Université de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par l'Institut National Polytechnique de Toulouse Discipline : Ecologie

Présentée et soutenue par LAËTITIA BUISSON

Le 1^{er} Octobre 2009

POISSONS DES RIVIERES FRANÇAISES ET CHANGEMENT CLIMATIQUE :

IMPACTS SUR LA DISTRIBUTION DES ESPECES ET INCERTITUDES DES

PROJECTIONS

COMPOSITION DU JURY

Gaël GRENOUILLET	Maître de Conférences, Université Paul Sabatier, Toulouse	Co-directeur de thèse
Bernard HUGUENY	Directeur de Recherche, IRD, Paris	Rapporteur
Donald JACKSON	Associate Professor, University of Toronto, Canada	Rapporteur
Puy LIM	Professeur Emérite, ENSAT, Toulouse	Directeur de thèse
David MOUILLOT	Professeur, Université Montpellier 2, Montpellier	Examinateur
Nuria ROURA-PASCUAL	Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Espagne	Examinatrice
Nirmala SEON-MASSIN	Chargée de mission, ONEMA, Vincennes	Examinatrice

Ecole doctorale : Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)
 Unités de recherche : Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle (ECOLAB) & Laboratoire Evolution et Diversité Biologique (EDB)
 Directeurs de thèse : Puy LIM & Gaël GRENOUILLET

A Pik

On s'imagine que la partie « Remerciements » est la partie de la thèse la plus facile à rédiger. Pour moi, il n'en est rien. Comment pourrais-je en effet remercier en seulement quelques mots les personnes qui m'ont soutenue pendant ces trois années, tant leur aide et leur présence quotidienne ont été précieuses à mes yeux ? J'aurais tant à leur dire... Mais la rédaction de ce manuscrit est maintenant terminée, la soutenance orale approche à grands pas, et une thèse sans remerciements serait peut-être mal perçue. Alors, il est temps pour moi d'inscrire ici le nom des personnes à qui je voudrais simplement dire MERCI.

La première personne que je tiens à remercier est *Gaël Grenouillet*, mon directeur de thèse au Laboratoire Evolution et Diversité Biologique. Merci Gaël de m'avoir fait confiance en me proposant ce sujet de stage puis de thèse, et de m'avoir accompagnée quotidiennement dans cette belle aventure. Mille mercis pour tes conseils avisés, ta patience, tes explications, ta disponibilité, tes encouragements dans les périodes difficiles. La liste serait longue, alors, tout simplement merci...

Je remercie également *Puy Lim*, mon co-directeur de thèse au Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle, qui m'a donné la possibilité de réaliser cette thèse et l'a encadrée de loin, puis de très loin (géographiquement, j'entends).

Je tiens à remercier chaleureusement *Donald Jackson* et *Bernard Hugueny* pour avoir accepté le rôle difficile de rapporteur de ce manuscrit. Mes remerciements s'adressent également à *David Mouillot*, *Nuria Roura-Pascual* et *Nirmala Seon-Massin* qui ont accepté d'évaluer ce travail en étant membre du jury.

Un grand merci à *Sovan Lek* qui a été le premier à me faire confiance en me proposant un stage dans son équipe en 2006, dans le feu Laboratoire Dynamique de la Biodiversité. Vos exigences, vos suggestions et vos conseils avisés ont permis le bon déroulement de cette thèse.

Cette thèse repose sur l'analyse de données collectées par *les agents de l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques.* Sans leur travail, cette thèse aurait tout simplement été impossible. Je les remercie donc pour le travail minutieux de terrain qu'ils réalisent chaque année, et pour les connaissances qu'ils fournissent ainsi sur « l'état de santé » de nos milieux aquatiques. Un merci tout particulier à *Laurence Blanc* et *Romuald Berrebi* pour la mise à disposition des données, ainsi qu'à *Nicolas Poulet* pour son « éclaircissement » des missions de l'ONEMA.

Je tiens également à remercier *Wilfried Thuiller* pour notre collaboration, pour les données climatiques qu'il a mises à ma disposition et pour nos (trop rares) heures de discussion qui m'ont permis de ré-orienter mon travail et de bénéficier de ses conseils avisés.

Je remercie également l'ensemble des partenaires du programme européen *Euro-limpacs* qui ont permis la réalisation de cette thèse et l'intégration de ses résultats dans un contexte plus global.

Merci à *Nicolas Casajus*, étudiant de Master 2 que j'ai co-encadré, pour son aide précieuse et sa maîtrise de R qui ont permis une avancée très rapide d'une partie de cette thèse. Bon vent au pays des caribous !

Un immense merci à *Dominique Galy, Marie-Martine Bégué* et *Peggy Leroy* pour leur gentillesse et leur aide dans les « à-côté » de la thèse (notamment les formalités administratives et la gestion des missions...). Je remercie également *Roselyne Etienne* sur laquelle je me suis beaucoup reposée dans la partie « manips » de cette thèse.

Une pensée spéciale pour *Muriel Gevrey*, ma collègue-copine, toujours de bonne humeur... Que de souvenirs avec toi : nos entraînements de natation à faire les otaries avec la planche sur la tête, nos séances de montage de meubles Ikea, nos goûters Kinder ou Haribo et surtout, nos bavardages sans fin... Tout cela va me manquer quand tu ne seras plus là. Et merci également pour ton aide et ton soutien au labo.

Petite dédicace à *Leslie*, ma vieille connaissance de lycée ! Je n'aurais jamais cru te revoir un jour quand j'ai quitté les bancs de la terminale... Et pourtant, tu es encore là maintenant, et tu m'auras soutenue pendant toute ma thèse. Merci ma poulette !

Un grand merci à toute l'équipe « Poissons » : stagiaires, thésards, post-docs, permanents, gens de passage, ceux que j'ai croisés, ceux qui sont encore là ou ceux qui le sont à moitié… Merci d'avoir participé à ce que mon travail puisse se faire dans une ambiance sereine, détendue et sérieuse quand il le fallait, ce qui a également contribué au bon déroulement de mes trois années de thèse. Mention spéciale à *Clem, Bobby, Gé* et *Simon* (et une léchouille pour *Gala*, évidemment), *Seb, Flamby, Fred, Lise, Lionel, Karlito* et *Pierrick B* (eh, un ancien Chizéen !). Et désolée pour ceux que j'oublie, mais trois années, c'est long pour mon cerveau de poisson rouge...

Sur un plan plus personnel, il y a aussi des gens que je tiens à remercier pour leur soutien et leurs encouragements tout au long de ces trois années, même s'ils ont souvent suivi ce que je faisais de loin, voire de très loin. Ma famille tout d'abord, et en particulier *ma maman* qui m'a donné les moyens d'arriver jusqu'ici et a essayé de suivre ce que je faisais sans forcément bien comprendre. Merci aussi à *ma p'tite sœur* qui a essayé de me soutenir autant que je pouvais la soutenir dans ces projets d'archi. Mille mercis à mes amies, en particulier *Marion, Camille, Fabienne, Christelle* et *Lucile*. Heureusement que vous avez été là pour me soutenir dans mes moments de doute... Et désolée de mes absences et de mes visite-éclairs, je vais essayer de m'améliorer.

Merci à *Pik* qui a été auprès de moi pendant toute ma thèse, et qui malheureusement m'a quittée il y a quelques semaines. Ton mutisme et ton indifférence ne m'ont certes pas beaucoup aidée, mais tu resteras à jamais comme celui qui a été, durant ces trois années, mon (fidèle) compagnon... au fond de ton aquarium !

Et puis, j'ai envie de remercier un petit coin de paradis que j'ai découvert durant ma thèse : les Pyrénées... Belles, grandes, majestueuses, sauvages, elles m'ont permis de souffler et de me ressourcer afin de revenir à ma thèse avec le cerveau libéré et les idées plus claires.

Enfin, comme je le disais au début de ces remerciements, les mots ne suffisent pas pour te remercier, *Pierrick*, d'avoir été à mes côtés (enfin, à 200 km...) pendant toute cette thèse, dans les moments de joie comme de déception. Tu m'apportes tant chaque jour, bien au delà de cette thèse. Alors, tout simplement, merci...



Ce manuscrit est structuré en deux parties. La première partie est une synthèse des travaux de recherche menés durant les trois années de ma thèse qui s'est focalisée sur l'évaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les assemblages de poissons des rivières françaises. Après une présentation générale du contexte et un état de l'art, cette synthèse aborde les données et les approches méthodologiques utilisées, puis les principaux résultats obtenus. Suite à cette synthèse, sept articles constituent la seconde partie de ce manuscrit : cinq d'entre eux ont été publiés (3), acceptés (1) ou soumis (1) dans des revues internationales à comité de lecture ; les deux autres sont des chapitres d'ouvrage, l'un en anglais dans un livre publié par l'*American Fisheries Society*, et l'autre en français dans un livre publié par l'*Association Française pour l'Avancement des Sciences*. Bien que la synthèse ait été rédigée de façon à limiter le recours aux articles présentés en seconde partie, il sera toutefois nécessaire au lecteur de s'y reporter pour y trouver de plus amples détails.

Le « nous » et le « je » sont tous deux utilisés dans le texte pour faire référence respectivement à l'ensemble des co-auteurs des articles et à des observations, décisions et autres interprétations personnelles.

SOMMAIRE DE LA PREMIERE PARTIE

	15
I. Les changements climatiques	17
A. Définitions : changements climatiques vs. changements globaux	17
B. Les changements climatiques observés au cours du 20 ^{ème} siècle	17
C. Les changements climatiques projetés pour le 21 ^{ème} siècle	19
II. Les réponses écologiques aux changements climatiques récents	20
A. Effets sur la phénologie et la physiologie des organismes	21
B. Changements de distribution des espèces	22
C. Changements dans la composition et la structure des communautés	23
III. Poissons de rivière et climat	25
A. Les écosystèmes aquatiques continentaux, des milieux vulnérables	25
B. Effets physiques majeurs des changements climatiques sur les écosystèmes aquatiques	
continentaux	26
C. Les poissons de rivière, des animaux ectothermes soumis à des contraintes hydrologiques	
importantes	27
D. Réponses observées des poissons de rivière au changement climatique et conséquences fu	tures
attendues	28
IV. Les approches permettant d'évaluer les effets des changements climatiques	30
A. La paléoécologie	30
B. Les observations récentes	30
C. Les expérimentations	31
D. La modélisation	31
CONTEXTE ET OBJECTIFS DE LA THESE.	33
CHAPITRE 1 · Données et méthodologie	37
L I a modélisation des niches écologiques	
La modensation des menes écologiques	39
 La modensation des menes écologiques. A. Le concept de niche écologique	39 39 39
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce. C. Des emèces supposées à l'équilibre avec leur environnement. 	39 39 40
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce C. Des espèces supposées à l'équilibre avec leur environnement 	39 39 40 41
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce C. Des espèces supposées à l'équilibre avec leur environnement D. Une approche spécifique 	39 39 40 41 42 42
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 42
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce C. Des espèces supposées à l'équilibre avec leur environnement D. Une approche spécifique E. Intégration de ces postulats dans la thèse II. Description et récolte des données	39 39 40 41 42 42 42 43
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 43
 A. Le concept de niche écologiques. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 43 43 44 45 45
 A. Le concept de niche écologiques. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 43 45 45 47
 A. Le concept de niche écologiques	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 45 45 47 47
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 45 45 47 47
 A. Le concept de niche écologiques. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 45 45 45 47 47 47 47 47
 A. Le concept de niche écologiques. A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce. C. Des espèces supposées à l'équilibre avec leur environnement. D. Une approche spécifique. E. Intégration de ces postulats dans la thèse. II. Description et récolte des données A. Les données de l'ONEMA. 1. Le rôle de l'ONEMA. 2. Les réseaux de sites de référence. 3. Les échelles spatiales d'étude. 4. Les données piscicoles 5. Les données environnementales. B. Les données climatiques. III. Démarche méthodologique et application des modèles de distribution d'espèces	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 43 43 44 45 47 47 47 47 47 48 49
 A. Le concept de niche écologiques. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 43 43 44 45 45 47 47 47 47 48 49 50
 A. Le concept de niche écologiques. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 43 45 45 47 47 47 47 48 49 50 50
 A. Le concept de niche écologiques. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 43 45 45 47 47 47 47 47 48 49 50 50 52
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 43 43 43 43 43 43 43 43 45 45 47 47 47 47 47 47 47 50 50 52 52 53
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce	39 39 40 41 42 42 43 45 45 47 47 47 47 45 47 47 45 47 47 45 47 47 45 50 50 50 50 50
 A. Le concept de niche écologique. B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce. C. Des espèces supposées à l'équilibre avec leur environnement. D. Une approche spécifique. E. Intégration de ces postulats dans la thèse. II. Description et récolte des données A. Les données de l'ONEMA. 1. Le rôle de l'ONEMA. 2. Les réseaux de sites de référence. 3. Les échelles spatiales d'étude. 4. Les données piscicoles. 5. Les données environnementales. B. Les données climatiques. III. Démarche méthodologique et application des modèles de distribution d'espèces. A. Transformation des données. 1. Des données piscicoles en présence-absence. 2. Réduction du nombre de variables environnementales et climatiques. B. Modélisation de la distribution des espèces 1. Calibration des modèles statistiques. a) Le choix des méthodes statistiques. a) Le choix des méthodes statistiques. b) L'étape de calibration. 	$\begin{array}{c} \dots 39 \\ \dots 39 \\ \dots 39 \\ \dots 40 \\ \dots 41 \\ \dots 42 \\ \dots 42 \\ \dots 43 \\ \dots 44 \\ \dots 45 \\ \dots 47 \\ \dots 50 \\ \dots 50 \\ \dots 50 \\ \dots 52 \\ \dots 53 \end{array}$

	1. Distribution actuelle	55
P	2. Distributions futures sous l'hypothèse de changements climatiques	
D.	Evaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les poissons de riv	vière 57
CHA	PITRE 2 : Déterminants environnementaux de la distribution spatiale des espèc	es de
poiss	on de rivière	61
I.	Description des assemblages d'espèces de poisson des rivières françaises	64
II.	Quels sont les principaux déterminants environnementaux de la distribution des espèc	es de
poiss	on ?	65
III.	Les réponses écologiques des espèces à leur environnement sont-elles toutes identiqu	es ? 66
IV. des r	Implications pour l'évaluation des impacts potentiels du changement climatique sur le vières françaises	es poissons 69
CHA	PITRE 3 : Modélisation des patrons actuels et futurs de distribution : incertitud oches d'ensembles	es et 71
пррі І	Prédictions des patrons de distribution actuelle des espèces de poisson : quelle(s) mét	hode(s)
statis	tique(s) choisir ?	75
Δ	Comparaison des distributions actuelles prédites	
R	Comparaison des performances prédictives	
п D.	Projections des patrons futurs de distribution des espèces : les facteurs d'incertitude	
II. III.	Comment prendre en compte la variabilité dans les prédictions des patrons de distribu	ution
actue	Ile et future ? Les approches de consensus	
IV.	Les caractéristiques de distribution des espèces peuvent-elles influencer les sorties de	s modèles
de di	stribution ?	
V.	La variabilité entre les projections est-elle structurée spatialement ?	85
VI.	Implications pour l'évaluation des impacts potentiels du changement climatique sur le	es poissons
des r	vières françaises	87
CHA	PITKE 4 : Evaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les p	oissons des
rivie	res françaises.	
1.	Impacts potentiels du changement climatique sur la distribution des espèces de poisso	on 93
A.	Modifications de la probabilité d'occurrence	
В.	Changements de distribution des espèces	
т С.	Bilan	
п.	Impacts potentiels du changement climatique sur la diversite, la composition et la sim	illarite des
asser	iblages de poissons	
A.	Impacts sur la diversité des assemblages	
В.	Impacts sur la composition des assemblages	101
C.	Impacts sur la similarité des assemblages	
D.	Bilan	
III.	Les limites de l'évaluation des impacts du changement climatique projetés pour les p	oissons des
riviè	es françaises	105
Α.	Des impacts qui restent potentiels	105
В.	Les limites de l'évaluation	106
	1. Des modèles pour représenter la réalité	106
	2. Des contraintes à la dispersion	106
	3. La rapidité des changements climatiques	107
	4. Des réponses adaptatives possibles	107
	5. Des espèces qui interagissent	108
IV.	Implications pour la gestion et la conservation des peuplements piscicoles français	109
CON	CLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES	
I.	Conclusions générales	115
II.	Perspectives de recherche	116
BIBI	JOGRAPHIE	121

LISTE DES ARTICLES PRESENTES DANS LA DEUXIEME PARTIE

• Publications dans des revues internationales

P1) **Buisson L.**, Blanc L. & Grenouillet G. (2008) Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology of Freshwater Fish*, **17**, 244-257.

P2) Grenouillet G., **Buisson L.**, Casajus N. & Lek S. (2009) Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges. Soumis à *Ecography* (Mai 2009).

P3) **Buisson L.**, Thuiller W., Casajus N., Lek S. & Grenouillet G. (2009) Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology*, sous presse.

P4) **Buisson L.**, Thuiller W., Lek S., Lim P. & Grenouillet G. (2008) Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology*, **14**, 2232-2248.

P5) **Buisson L**. & Grenouillet G. (2009) Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions*, **15**, 613-626.

• Chapitres d'ouvrages

C1) **Buisson L.,** Grenouillet G., Casajus N. & Lek S. (2009) Predicting the potential impacts of climate change on stream fish assemblages. Dans : *Community Ecology of Stream Fishes: concepts, approaches and techniques*. American Fisheries Society. Sous presse.

C2) **Buisson L.**, Grenouillet G. & Lek S. (2009) Poissons des rivières françaises et changement climatique. Dans : *Changement climatique et biodiversité*. Association Française pour l'Avancement des Sciences. Sous presse.

Premiere partie

Synthese des travaux de recherche



INTRODUCTION



Esox lucius

I. LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES

A. Définitions : changements climatiques vs. changements globaux

Selon les experts du Groupe Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC¹), le changement climatique peut être défini comme toute modification durable (de quelques décennies à des millénaires) des paramètres statistiques (e.g., moyenne, variabilité) du climat, qu'elle soit due à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine (IPCC 2007). On parle de changement climatique anthropique pour définir la part de variations climatiques attribuée aux activités humaines qui vient s'ajouter aux variations naturelles. Par abus de langage, les changements climatiques sont souvent assimilés aux changements globaux car ils en représentent la composante majeure. Néanmoins, tout changement naturel ou anthropique dans l'environnement global susceptible de modifier la capacité de la Terre à rendre possible la vie peut être considéré comme un changement global (U.S. Global Change Research Act of 1990). Par exemple, les changements dus à l'utilisation des terres et à la couverture des sols (e.g., déforestation), aux ressources en eau et à leur qualité, à la surexploitation des ressources ou à la fragmentation des milieux naturels sont des changements globaux (Sala *et al.* 2000). Ces multiples changements sont étroitement liés entre eux et interagissent avec les changements climatiques.

Au cours de ma thèse, je me suis intéressée à la composante climatique de ces changements globaux et j'ai considéré le changement climatique dans son intégralité, sans différencier la part naturelle de la part anthropique.

B. Les changements climatiques observés au cours du 20^{ème} siècle

Depuis 1850, date à laquelle les relevés instrumentaux de la température à la surface du globe ont débuté, le climat s'est considérablement réchauffé, notamment au cours des 30 dernières années (Fig. 1a). Entre 1905 et 2006, le réchauffement moyen est estimé à 0.74° C ($0.56 - 0.92^{\circ}$ C), mais ce réchauffement n'est pas homogène à la surface du globe : les régions continentales connaissent un réchauffement plus rapide que celui des océans, et ce réchauffement est plus important aux latitudes élevées de l'hémisphère nord (IPCC 2007).

En 1896, le chimiste suédois Svante Arrhénius a été le premier à émettre l'hypothèse que les concentrations en dioxyde de carbone (CO₂) atmosphériques pourraient avoir des

¹ Dans la suite du manuscrit, on se réfèrera à l'acronyme anglais IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*) pour désigner le GIEC.

effets sur le climat. Cette hypothèse a été largement vérifiée depuis cette époque, et les experts de l'IPCC dans leur 4^{ème} rapport d'évaluation (IPCC 2007) n'hésitent plus à affirmer que « l'essentiel de l'élévation de la température moyenne du globe observée au cours du $20^{\text{ème}}$ siècle est très *probablement* attribuable à la hausse des concentrations de gaz à effet de serre anthropiques » (CO₂, méthane, oxyde nitreux, hydrocarbures halogénés). Cette augmentation de la concentration en gaz à effet de serre serait principalement due à la combustion des énergies fossiles et aux changements d'affectation des terres.



Figure 1: Variations observées (a) de la température moyenne à la surface du globe, (b) du niveau moyen de la mer à l'échelle du globe, et (c) de la couverture neigeuse dans l'hémisphère nord en Mars–Avril. Tous les écarts sont calculés par rapport aux moyennes pour la période 1961-1990. Les courbes lissées représentent les moyennes décennales, et les cercles correspondent aux valeurs annuelles. Les zones ombrées représentent les intervalles d'incertitude. Source : IPCC (2007)

En relation avec le réchauffement, d'autres modifications notables du climat ont été observées au cours du 20^{ème} siècle : le niveau moyen de la mer s'est en effet élevé de 1.8 mm par an (Fig. 1b), les zones couvertes de neige ou de glace se sont réduites (Fig. 1c), les patrons de précipitations ont évolué de façon contrastée selon les régions, et la fréquence et/ou l'intensité de phénomènes météorologiques extrêmes (e.g., vagues de chaleur, épisodes de fortes précipitations, cyclones) a changé.

C. Les changements climatiques projetés pour le 21^{ème} siècle

Bien que des politiques de développement durable et d'atténuation des émissions de gaz à effet de serre soient actuellement mises en place, leurs concentrations devraient continuer à augmenter au cours des prochaines décennies, accentuant les changements climatiques observés au 20^{ème} siècle par des mécanismes de rétroaction (IPCC 2007). La température à la surface du globe devrait augmenter de 1.8 à 4°C d'ici la fin du 21^{ème} siècle selon le scénario d'émission de gaz à effet de serre considéré (Encadré 1, Fig. 2).



Figure 2: (a) Émissions mondiales de gaz à effet de serre (en Gigatonnes équivalent CO_2 / an) prédites pour la période 2000-2100 sous six scénarios de référence (SRES, Nakicenovic & Swart 2000) : B1 (bleu foncé), A1T (violet), B2 (orange), A1B (vert), A2 (rouge) et A1FI (bleu clair). La zone ombrée grise représente l'intervalle à 80% des scénarios publiés depuis le SRES tandis que les lignes pointillées délimitent la plage complète des scénarios post-SRES. (b) Réchauffement global de la température en surface par rapport à 1980-1999 (moyennes mondiales) pour trois scénarios de référence (B1 - bleu foncé, A1B - vert, A2 - rouge) en prolongement des simulations relatives au $20^{\text{ème}}$ siècle. La courbe rose correspond à un maintien des concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre aux niveaux de 2000. Les barres sur la droite précisent la fourchette probable d'augmentation de température pour la période 2090-2099 sous les six scénarios de référence. La zone foncée à l'intérieur des barres correspond à la valeur la plus probable de réchauffement. Source : IPCC (2007)

Les autres modifications du climat (e.g., élévation du niveau de la mer, réduction de la couverture neigeuse) devraient se poursuivre dans la continuité des tendances observées récemment. Au niveau régional, les patrons géographiques de changement climatique devraient être similaires à ceux observés au cours des dernières années, notamment pour les températures (Fig. 3). Quant aux précipitations, elles augmenteront *très probablement* aux latitudes élevées, alors qu'elles diminueront *probablement* dans la plupart des régions continentales et subtropicales. Les évènements climatiques extrêmes deviendront plus fréquents (IPCC 2007).

Encadré 1 Les scénarios d'émission de gaz à effet de serre (SRES)

Les scénarios de l'IPCC (40 au total) sont groupés en quatre familles étudiant des voies alternatives du développement mondial en fonction d'un large éventail de facteurs démographiques, économiques et technologiques ainsi que des émissions de gaz à effet de serre qui en résultent. Seules les politiques climatiques mises en place en 2000 sont prises en considération.

Famille A1 : Elle fait l'hypothèse d'un monde caractérisé par une croissance économique rapide, un pic de population mondiale au milieu du $21^{\text{ème}}$ siècle et l'adoption rapide de nouvelles technologies plus efficaces. Cette famille est divisée en trois groupes selon les orientations de l'évolution technologique du point de vue des sources d'énergie : forte composante fossile (A1FI), forte composante non fossile (A1T) et équilibre entre les sources (A1B).

Famille B1 : Elle décrit un monde convergent présentant les mêmes caractéristiques démographiques que A1, mais avec une évolution plus rapide des structures économiques vers une économie de service et d'information.

Famille B2: Elle correspond à un monde caractérisé par des niveaux intermédiaires de croissances démographique et économique, privilégiant l'action locale pour assurer une durabilité économique, sociale et environnementale.

Famille A2 : Elle décrit un monde très hétérogène ayant une forte croissance démographique, un faible développement économique et de lents progrès technologiques.



La position des quatre familles de scénario peut être résumée ainsi :



Figure 3 : Changement de température en surface projeté pour la période 2090-2099 par rapport à la période 1980-1999 sous le scénario A1B du SRES (Nakicenovic & Swart 2000). Source : IPCC (2007)

II. LES REPONSES ECOLOGIQUES AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES RECENTS

Selon l'IPCC, les changements climatiques actuels et futurs pourraient avoir des répercussions importantes dans de nombreux secteurs tels que l'agriculture (rendements agricoles), la santé (état sanitaire dégradé dans les zones en voie de développement), les ressources en eau ou les déplacements migratoires (« réfugiés climatiques » des zones côtières inondables).

Les écosystèmes et les espèces végétales et animales pourraient également être fortement affectés par ces modifications du climat (Sala *et al.* 2000). Bien que ces systèmes naturels aient déjà été soumis à de fortes variations naturelles du climat au cours des temps

géologiques (alternance de périodes glaciaires), la rapidité des changements climatiques actuels est sans précédent depuis au moins mille ans. De plus, ces bouleversements climatiques s'ajoutent à d'autres perturbations environnementales (e.g., changement d'utilisation des terres, surexploitation des ressources, pollution) rendant la situation extrêmement préoccupante.

Des observations empiriques réalisées au cours du 20^{ème} siècle ont permis de montrer que les changements climatiques ont déjà eu des conséquences notables sur de nombreux organismes présents dans différentes régions du globe (Hughes 2000; McCarty 2001; Walther *et al.* 2002; Parmesan & Yohe 2003; Root *et al.* 2003). Ces réponses écologiques sont généralement répertoriées en trois grands groupes : les changements phénologiques et physiologiques, les changements de distribution des espèces et les changements dans la composition et la structure des communautés (Fig. 4).



Figure 4 : Conséquences potentielles des changements climatiques sur les assemblages d'espèces. Adapté de Hughes (2000).

A. Effets sur la phénologie et la physiologie des organismes

Les variations saisonnières du climat déterminent de nombreux évènements périodiques chez les animaux et les plantes tels que la croissance, la floraison, la reproduction ou la migration. La phénologie est l'étude du calendrier de ces activités saisonnières. Elle permet de mettre facilement en évidence les réponses d'espèces à des changements environnementaux à condition que des suivis phénologiques à long terme soient disponibles.

Des modifications phénologiques ont été observées au cours des dernières décennies dans de nombreuses régions du globe et pour une large variété de groupes taxonomiques incluant notamment les papillons, les amphibiens, les oiseaux, les mammifères, ainsi que de nombreuses espèces de plantes ligneuses ou herbacées. Deux méta-analyses majeures ont mis en évidence que les évènements printaniers sont plus précoces qu'auparavant pour la plupart des espèces (Parmesan & Yohe 2003 ; Root et al. 2003), ceci étant principalement dû à une température plus élevée dans les mois précédant l'évènement (Menzel et al. 2006). Ces changements phénologiques se traduisent par une précocité de la plupart des activités printanières, par exemple la floraison ou le débourrement des plantes (e.g., Bradley et al. 1999), le premier chant, la reproduction ou la migration des oiseaux (e.g., Dunn & Winkler 1999), l'apparition des papillons (e.g., Roy & Sparks 2000) ou encore la ponte des amphibiens (e.g., Beebee 1995). Plus récemment, deux études ont évalué que les évènements printaniers ont globalement avancé d'environ 2.5 jours par décennie dans l'hémisphère nord et en Europe (Menzel et al. 2006; Parmesan 2007). A l'automne, certains évènements tels que la coloration et la chute des feuilles peuvent survenir plus tardivement. Cependant, ces changements phénologiques automnaux sont moins prononcés et plus hétérogènes que les changements printaniers (Menzel et al. 2001). Tous les changements phénologiques peuvent perturber la synchronie entre espèces et avoir ainsi des conséquences importantes sur les interactions biotiques (e.g., Visser et al. 1998 ; Both et al. 2009). Cette question sera abordée dans le paragraphe II.C..

D'autre part, les changements climatiques induits par des modifications dans les concentrations de CO_2 atmosphérique peuvent également affecter le métabolisme et le développement des animaux, ou des processus tels que la photosynthèse, la respiration, la croissance ou la composition des tissus chez les végétaux (Hughes 2000 ; Portner & Farrell 2008).

B. Changements de distribution des espèces

Les espèces animales et végétales se distribuent dans des zones où les conditions environnementales sont favorables à leur physiologie, notamment au travers de seuils de tolérance à la température ou à l'humidité relative. Soumises à un changement climatique, les espèces peuvent donc modifier leur distribution afin de suivre les modifications du climat (*climate tracking*), à condition que les capacités de dispersion des espèces et la disponibilité en ressources permettent ces déplacements (Walther *et al.* 2002).

De très nombreuses études ont montré que des glissements de distribution vers des latitudes ou altitudes plus élevées se sont produits au cours des dernières décennies en réponse à un réchauffement rapide du climat. Ces changements d'aires de distribution ont affecté une large gamme de groupes taxonomiques et de zones géographiques (Parmesan & Yohe 2003 ; Hickling *et al.* 2006), incluant notamment les papillons (e.g., Parmesan 1996 ; Parmesan *et al.* 1999 ; Wilson *et al.* 2005 ; Chen *et al.* 2009 ; Poyry *et al.* 2009), les oiseaux (e.g., Thomas & Lennon 1999 ; La Sorte & Thompson 2007 ; Devictor *et al.* 2008), les petits mammifères (Moritz *et al.* 2008), le zooplancton (e.g., Beaugrand *et al.* 2002, 2009), les poissons (e.g., Perry *et al.* 2005) ou les végétaux (e.g., Grabherr *et al.* 1994 ; Lenoir *et al.* 2008 ; Parolo & Rossi 2008 ; Roux & McGeoch 2008). Il a également été montré que les poissons de la mer du Nord ont modifié leur distribution verticale et sont actuellement présents à des profondeurs plus élevées qu'au début des années 1980 (Dulvy *et al.* 2008).

Néanmoins, très peu d'études ont réellement pu appréhender ces glissements d'aires de distribution au sens strict car il est rare de disposer de jeux de données englobant la totalité de l'aire de distribution d'une espèce (suivis nationaux le plus fréquemment). Dans l'ensemble, les limites marquant l'altitude ou la latitude supérieure (« limite nord ») de distribution ont été plus étudiées que les limites inférieures (mais voir Wilson *et al.* 2005), qui apparaissent moins sensibles aux modifications du climat (e.g., Thomas & Lennon 1999; mais voir Franco *et al.* 2006).

L'ensemble de ces mouvements peut conduire à des réductions des aires de distribution, voire à des extinctions d'espèces. En effet, l'habitat climatiquement favorable à une espèce peut devenir trop petit ou trop isolé de son aire de distribution géographique initiale du fait d'une fragmentation naturelle (e.g., relief, continent) et/ou anthropique (e.g., routes, terres cultivées, tissu urbain) trop importante pour qu'elle assure sa dispersion au rythme rapide des changements climatiques actuels. Au contraire, des espèces peuvent être favorisées par les modifications du climat, et profiter par ailleurs de brèches dans les frontières biogéographiques causées par les activités anthropiques (e.g., échanges mondiaux, introductions d'espèces non-natives), colonisant ainsi de nombreux nouveaux habitats et pouvant devenir potentiellement invasives (Walther *et al.* 2002 ; Rahel & Olden 2008).

C. Changements dans la composition et la structure des communautés

Les communautés écologiques sont des assemblages d'espèces qui sont présentes simultanément dans l'espace et dans le temps (Begon *et al.* 1996). Etant donné que les espèces répondent individuellement aux perturbations climatiques, que ce soit au niveau phénologique, physiologique ou de la distribution (cf. II.A. et II.B.), il apparaît évident que

les associations spatiales et temporelles entre espèces d'un même niveau trophique (compétition) ou de niveaux trophiques adjacents (prédation) peuvent être perturbées. Les relations de parasitisme peuvent également être altérées.

Des modifications importantes de la structure et la composition de certaines communautés ont été observées au cours du $20^{\text{ème}}$ siècle. Brown *et al.* (1997) ont montré que, sous l'influence de changements dans le régime des précipitations, certaines prairies arides du sud-ouest des Etats-Unis dotées d'une abondante faune sont devenues des zones désertiques dominées par des arbustes. Des changements d'abondance ont également été rapportés pour des espèces de macro-invertébrés présentes sur un estran rocheux en Californie (Sagarin *et al.* 1999) et pour des espèces vivant dans les forêts d'altitude du Costa-Rica (Pounds *et al.* 1999). Les assemblages de papillons britanniques ont également vu leur composition largement modifiée au cours des vingt dernières années (Gonzalez-Megias *et al.* 2008). Récemment, Myers *et al.* (2009) ont mis en évidence que les assemblages de petits mammifères de la région des Grands Lacs sont passés d'une domination numérique des espèces du nord à une domination numérique des espèces du sud au cours du $20^{\text{ème}}$ siècle.

La majeure partie des changements de composition des communautés observés récemment a principalement été expliquée par une perte de synchronie trophique (*mismatch*) entre les espèces due à des réponses phénologiques aux changements du climat. Les cycles de vie de proies et prédateurs, d'hôtes et de parasites ou de pollinisateurs et de plantes en floraison peuvent en effet devenir désynchronisés (e.g., Beebee 1995 ; Martin 2007 ; Both *et al.* 2009 ; Saino *et al.* 2009). Par exemple, l'augmentation des températures printanières depuis le début des années 1960 a provoqué un décalage temporel entre le bloom phytoplanctonique des diatomées d'un lac tempéré nord américain, et les populations de daphnies qui se nourrissent de ces diatomées (Winder & Schindler 2004).

A l'heure actuelle, peu d'études se sont focalisées sur les conséquences visibles des changements de distribution des espèces sur les communautés (e.g., Gonzalez-Megias *et al.* 2008). Néanmoins, il apparaît d'ores et déjà que les colonisations d'habitats climatiquement favorables par des espèces provenant de faibles latitudes ou altitudes sont plus rapides que les migrations d'espèces vers des latitudes ou altitudes plus élevées (Walther *et al.* 2002). Une augmentation transitoire de la richesse spécifique de la communauté ainsi que des changements dans sa composition et son fonctionnement sont donc à prévoir.

III. POISSONS DE RIVIERE ET CLIMAT

A. Les écosystèmes aquatiques continentaux, des milieux vulnérables

Les écosystèmes aquatiques continentaux² ne couvrent qu'une infime fraction de la surface terrestre (environ 0.8 %) et contiennent moins de 0.01 % de la quantité d'eau présente à la surface du globe, alors que 6 % des 1.8 millions d'espèces décrites y vivent, dont un tiers de tous les vertébrés recensés (Dudgeon *et al.* 2006 ; Balian *et al.* 2008). Ces écosystèmes rendent des services vitaux aux humains en fournissant des eaux saines pour l'usage domestique (e.g., eaux potables) et industriel ainsi que pour l'agriculture et les activités de loisirs. Ils fournissent également des ressources nutritives (e.g., pêcheries) (Millenium Ecosystem Assessment 2005).

Pourtant, ces écosystèmes sont particulièrement vulnérables aux activités humaines et aux changements environnementaux. La dégradation et la perte de ces écosystèmes sont aussi rapides, voire plus rapides, que celles des écosystèmes marins et terrestres (Millenium Ecosystem Assessment 2005 ; Dudgeon *et al.* 2006 ; Heino *et al.* 2009). La biodiversité des milieux aquatiques continentaux a déjà subi des déclins, notamment au sein des populations d'amphibiens (Dudgeon *et al.* 2006). Il semblerait que les taux d'extinction de la faune aquatique d'eau douce nord-américaine soient extrêmement élevés comparés à la faune terrestre et marine, et cet écart pourrait encore s'aggraver dans le futur (Ricciardi & Rasmussen 1999).

Récemment, plusieurs études ont recensé les facteurs pouvant expliquer la vulnérabilité de la biodiversité aquatique. Sala *et al.* (2000) ont mis en évidence que les écosystèmes aquatiques d'eau douce sont principalement sensibles aux changements d'utilisation des sols, aux changements climatiques et aux invasions d'espèces exotiques. Toutefois, ils ont montré que les changements du climat affectent plus la biodiversité des cours d'eau que celle des lacs. Il existe également une variation dans les impacts attendus pour les cours d'eau, depuis les rivières tropicales qui seraient plus sensibles aux changements dans l'utilisation des sols, jusqu'aux rivières situées à des hautes latitudes qui seraient plus touchées par les changements climatiques. Outre ces trois facteurs, l'acidification, l'eutrophication, les pollutions diverses, la surexploitation des ressources ou encore la dégradation des habitats sont aussi des menaces pour la biodiversité des milieux aquatiques

² Ce terme regroupe les milieux aquatiques lentiques (eaux stagnantes) comme les lacs, les mares, les réservoirs et les zones humides, les milieux aquatiques lotiques (eaux courantes) comme les rivières et les fleuves, et les milieux aquatiques souterrains comme les nappes d'eau souterraines.

d'eau douce, amplifiées par les interactions qui peuvent survenir entre elles (Carpenter *et al.* 1992 ; Meyer *et al.* 1999 ; Allan *et al.* 2005 ; Millenium Ecosystem Assessment 2005 ; Dudgeon *et al.* 2006 ; Rahel & Olden 2008 ; Heino *et al.* 2009).

B. Effets physiques majeurs des changements climatiques sur les écosystèmes aquatiques continentaux

Comme mentionné précédemment, les écosystèmes aquatiques continentaux pourraient être sensibles aux changements climatiques, et plus particulièrement à l'augmentation de la température de l'air et aux modifications du cycle hydrologique (Allan *et al.* 2005). La conséquence directe majeure du réchauffement de l'air serait une augmentation de la température de l'eau (Mohseni & Stefan 1999). Ceci devrait être notamment le cas pour les cours d'eau, qui sont des systèmes relativement peu profonds, bien brassés et dont la température est uniformément répartie le long d'un gradient vertical. Pour les plans d'eau profonds, le réchauffement de l'air pourrait provoquer une altération de la stratification thermique estivale.

On s'attend également à ce que la fonte des glaces et des neiges soit plus précoce dans les prochaines décennies. Ainsi, alors que la période durant laquelle les lacs et les rivières sont recouverts de glace a déjà été raccourcie au cours des 150 dernières années dans l'hémisphère nord (Magnuson *et al.* 2000), cette tendance pourrait s'accentuer dans les prochaines décennies.

Le réchauffement de l'air pourrait également modifier le cycle de l'eau à divers niveaux et avoir ainsi des conséquences indirectes sur les écosystèmes aquatiques continentaux (Allan *et al.* 2005). Il est notamment annoncé une intensification du cycle hydrologique, c'est-à-dire des taux d'évaporation des eaux de surface et d'évapotranspiration des végétaux accrus, combinés à une plus grande proportion de précipitations liquides comparativement aux précipitations solides (i.e., neige). La quantité d'eau de fonte alimentant les rivières et les lacs (e.g., neige, glaciers) pourrait augmenter dans un premier temps, puis être réduite. Certains cours d'eau pourraient passer d'un régime nival³ à un régime pluvio-nival voire pluvial⁴ du fait du réchauffement de l'air.

Cette intensification du cycle hydrologique, associée à des changements potentiels de la quantité et de la saisonnalité des précipitations, pourrait affecter le volume total des eaux de ruissellement, l'humidité contenue dans le sol et les réserves en eau souterraine, mais

³ Cours d'eau exclusivement alimentés par des précipitations sous forme de neige.

⁴ Cours d'eau exclusivement alimentés par des précipitations sous forme de pluie.

provoquer également des modifications importantes dans les régimes hydrologiques des cours d'eau (Allan *et al.* 2005 ; Heino *et al.* 2009). Alors que le régime des débits des cours d'eau⁵ est déjà perturbé par les activités humaines (e.g., barrages, changement d'utilisation des sols), il pourrait être encore plus altéré par les modifications des précipitations et de l'évapotranspiration. La morphologie des rivières pourrait également être modifiée en réponse à des précipitations et un ruissellement plus variables (e.g., inondations, sécheresse) qui augmenteraient l'érosion et le transport sédimentaire (Carpenter *et al.* 1992). Néanmoins, les incertitudes quant aux réponses locales et régionales des cycles hydrologiques demeurent encore nombreuses, rendant délicate la quantification précise des effets du changement climatique sur cette composante des milieux aquatiques continentaux (Allan *et al.* 2005).

C. Les poissons de rivière, des animaux ectothermes soumis à des contraintes hydrologiques importantes

Les poissons de rivière sont des animaux ectothermes dont la chaleur corporelle provient du milieu extérieur. Leur organisme est incapable de produire de la chaleur et de réguler physiologiquement leur température corporelle. La température de l'eau influence le métabolisme des poissons (Gillooly et al. 2001), leur reproduction (Mills & Mann 1985), leur développement et leur croissance (Mann 1991; Wolter 2007) ou leur comportement (Taniguchi et al. 1998). Chaque espèce de poisson est capable de tolérer une certaine gamme de températures (« tolérance thermique ») au sein de laquelle il existe une gamme restreinte de préférences thermiques permettant à l'espèce d'optimiser ses performances physiologiques, écologiques et reproductives (Coutant 1987). Selon l'étendue de la gamme de tolérance thermique, les espèces sont qualifiées d'eurythermes (i.e., capables de supporter de grandes variations de température) ou de sténothermes (i.e., capables de ne supporter que de faibles amplitudes thermiques). En deçà et au-delà des températures limites, la survie de l'espèce n'est plus assurée (Magnuson et al. 1997). Généralement, un réchauffement de l'eau induit une augmentation de l'activité métabolique jusqu'à ce que la température létale soit atteinte. Les préférences thermiques des espèces sont souvent proches de la température létale supérieure (Magnuson et al. 1997). Ceci contraint donc les poissons à sélectionner des habitats qui leur sont thermiquement favorables, c'est-à-dire dans lesquels ils maximisent leur taux de croissance (Magnuson et al. 1979; Jobling 1981). Les tolérances thermiques gouvernent donc à la fois les distributions locale et biogéographique des espèces.

⁵ Le régime des débits est caractérisé par la variabilité dans l'intensité, la durée, la fréquence, l'enchaînement et la vitesse des changements du débit des rivières (Poff *et al.* 1997).

Les poissons d'eau douce des zones tempérées peuvent être séparés en trois grands groupes selon leurs préférences au sein de leur gamme de tolérance thermique : les espèces d'eau chaude (*warm-water species*) préférant une température estivale comprise entre 27 et 31°C, les espèces d'eau fraîche (*cool-water species*) qui affectionnent des eaux entre 21 et 25°C, et les espèces d'eau froide (*cold-water species*) ne supportant pas les eaux dépassant 11 à 15°C en été (Magnuson *et al.* 1979 ; Heino *et al.* 2009).

En plus d'être sensibles à la température, les poissons vivant dans les systèmes lotiques sont soumis à des contraintes hydrologiques importantes, notamment au travers de débits extrêmes et de la variabilité des régimes hydrologiques. Les poissons sélectionnent généralement leurs habitats en fonction du régime des débits, de la vitesse du courant ou du volume d'eau disponible, qui peuvent affecter leur croissance ou leur survie (Horwitz 1978; Schlosser 1985 ; Poff & Allan 1995 ; Crozier & Zabel 2006 ; Ficke et al. 2007). Les exigences hydrologiques peuvent toutefois être différentes selon le stade de développement du poisson (e.g., Crisp 1996 ; Mann 1996). Peterson & Kwak (1999) ont par exemple montré que le régime des débits influence fortement la survie hivernale des juvéniles du black-bass à petite bouche, les forts débits pouvant être particulièrement préjudiciables pendant la période de ponte et les premiers stades de développement. Les évènements extrêmes tels que les inondations, les crues-éclair ou les sécheresses sont d'autres facteurs qui influencent largement l'écologie des poissons de rivière (Matthews 1998). Les crues peuvent par exemple causer un déplacement ou une mortalité importante aussi bien chez les juvéniles que chez les adultes (e.g., Schlosser 1985 ; Harvey 1987). Les déplacements migratoires des espèces sont également sensibles aux variations du régime hydrologique des cours d'eau (e.g., Tetzlaff et al. 2008).

D. Réponses observées des poissons de rivière au changement climatique et conséquences futures attendues

Etant donné l'importance de la température et des régimes hydrologiques dans la biologie et l'écologie des poissons de rivière, on peut supposer que les conséquences du changement climatique vont être multiples et non négligeables.

Comme chez les autres organismes, les poissons de rivière peuvent répondre de différentes façons aux changements climatiques. Les réponses qui ont été les plus fréquemment observées sont des modifications de la distribution dues à une augmentation de la température de l'eau. En effet, afin de trouver des habitats thermiquement favorables, les

espèces ont tendance à se déplacer vers le nord lorsque les réseaux hydrographiques sont orientés selon un axe nord-sud, mais plus généralement, les espèces modifient leur distribution le long du réseau vers des zones fraîches ou froides situées le plus souvent dans les parties amont (Carpenter *et al.* 1992 ; Magnuson *et al.* 1997 ; Allan *et al.* 2005 ; Hari *et al.* 2006 ; Hickling *et al.* 2006 ; Heino *et al.* 2009). Ces mouvements devraient se poursuivre au cours du siècle à venir (e.g., Eaton & Scheller 1996 ; Chu *et al.* 2005 ; Sharma *et al.* 2007). Néanmoins, ces déplacements ne sont possibles que si les espèces sont capables de disperser vers les habitats favorables, ce qui est une contrainte supplémentaire pour les poissons de rivière qui vivent dans des milieux fortement fragmentés par les activités humaines (e.g., barrages), mais également par des barrières naturelles, les réseaux hydrographiques étant déconnectés les uns des autres. Ces changements de distribution peuvent conduire à une réorganisation des assemblages d'espèces (e.g., Daufresne & Boët 2007) ou à une fragmentation des populations (Rahel *et al.* 1996).

Les réponses phénologiques ou physiologiques des poissons à l'augmentation de température ont été beaucoup moins étudiées que dans d'autres groupes taxonomiques. Pourtant, on peut s'attendre à ce que de tels mécanismes se mettent en place afin d'éviter une réponse métabolique trop importante. En effet, une augmentation importante de la température peut provoquer un accroissement de l'activité respiratoire et métabolique afin de réparer les protéines endommagées par l'excès de chaleur. Cette activité métabolique accrue a un coût énergétique élevé et peut par conséquent altérer les autres fonctions physiologiques telles que la croissance, le succès reproducteur, l'alimentation ou l'osmorégulation (Ficke *et al.* 2007). Si le réchauffement est supérieur à la température létale de l'espèce, il peut même entraîner la mort et causer ainsi une extinction locale (Reist *et al.* 2006a).

Enfin, comme mentionné dans le paragraphe précédent, étant donné que les poissons sont extrêmement sensibles au régime hydrologique des cours d'eau et à leur variabilité, les modifications climatiques (e.g., changements dans la fréquence et/ou l'intensité des périodes de hautes et basses eaux, crues, sécheresses) pourraient avoir des répercussions importantes sur les poissons de rivière. On pourrait ainsi assister à une altération de leur comportement migratoire, à des mortalités accrues des juvéniles et des larves, à des déclins de populations et d'abondances ou à l'isolement de certaines populations (Harvey 1987 ; Carpenter *et al.* 1992 ; Matthews & Marsh-Matthews 2003 ; Ficke *et al.* 2007 ; Marshall & Randhir 2008 ; Graham & Harrod 2009 ; Nicola *et al.* 2009).

IV. LES APPROCHES PERMETTANT D'EVALUER LES EFFETS DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Cette section vise à présenter les différentes approches permettant d'évaluer les impacts du changement climatique à différentes échelles temporelles (e.g., passé, futur) et spatiales (e.g., microcosmes, continents) ainsi qu'à différents niveaux d'organisation de la biodiversité (e.g., individus, écosystèmes).

A. La paléoécologie

La paléoécologie est l'étude des relations entre des êtres vivants fossiles et leur environnement. Les fossiles (e.g., pollens, diatomées, foraminifères) sont des témoins des variations naturelles du climat qui peuvent être reconstituées à partir de données géologiques, géophysiques ou géochimiques. Les climatologues ont montré que le climat a été marqué par des périodes de réchauffement intense au cours des temps géologiques, notamment durant les périodes inter-glaciaires. Ainsi, comprendre les réponses des organismes à des changements climatiques passés pourrait permettre de mieux évaluer les conséquences des changements climatiques à venir (Overpeck *et al.* 2005 ; Willis *et al.* 2007 ; Walker & Pellatt 2008).

B. Les observations récentes

Des observations empiriques conduites sur de longues périodes (e.g., suivis phénologiques, mesures d'abondance, descriptions des communautés) permettent de mesurer les effets des changements environnementaux sur les organismes concernés (cf. paragraphe II.). Cependant, ce type de données est difficile à acquérir, coûteux en temps et en main d'œuvre et ne peut se limiter qu'à des organismes qui répondent rapidement aux changements environnementaux. De plus, il est souvent délicat d'identifier les causes réelles des changements phénologiques, physiologiques ou de distribution observés car elles sont souvent multiples. Les modifications climatiques ne sont en effet qu'une composante des changements globaux qui affectent la Terre, et une corrélation entre changements du climat et changements de la biodiversité n'est pas forcément synonyme d'une vraie relation de causalité (Parmesan & Yohe 2003 ; Thuiller 2007). De plus, ces changements peuvent être le résultat de fluctuations naturelles des populations.

Les travaux ayant utilisé des suivis temporels pour étudier les impacts du changement climatique ont mis en évidence des conséquences passées de ces changements, mais n'ont pas permis d'en évaluer les effets dans le futur. Au mieux, des hypothèses sur l'évolution des futures tendances ont été formulées. De plus, ces études sont généralement limitées à une zone géographique ou une espèce particulière, bien que des méta-analyses regroupant les résultats de dizaines d'études aient été conduites récemment (Parmesan & Yohe 2003 ; Root *et al.* 2003). Les réseaux d'observations mis en place au cours des dernières décennies devraient permettre de mutualiser les données locales et d'élargir ainsi les étendues géographiques des études d'impacts reposant sur ce type de données.

C. Les expérimentations

Des expérimentations reliant des espèces à des facteurs climatiques peuvent être mises en place pour évaluer les impacts de certaines modifications du climat. Elles sont particulièrement importantes pour mesurer les seuils de tolérance physiologique des organismes à la température ou à l'humidité par exemple, et simuler ainsi les réponses d'espèces ou d'écosystèmes aux changements climatiques futurs (e.g., Hollister *et al.* 2005 ; Walker *et al.* 2006 ; Feuchtmayr *et al.* 2007). Ces manipulations expérimentales peuvent également être utilisées pour étudier les interactions entre espèces sous différentes conditions climatiques (e.g., Davis *et al.* 1998).

Néanmoins, la mise en place d'installations telles que des mésocosmes est souvent coûteuse et ces expérimentations sont limitées à un nombre restreint d'espèces et de facteurs climatiques. Les facteurs non climatiques sont généralement contrôlés, perturbant ainsi les interactions entre facteurs abiotiques qui peuvent se produire dans les écosystèmes et rendant donc difficile la transposition des résultats aux conditions naturelles (Thuiller 2007).

D. La modélisation

A l'exception de la paléoécologie, les approches présentées précédemment ont en commun le défaut d'être limitées dans l'espace, le temps et le nombre d'espèces étudiées. La modélisation apparaît comme un outil privilégié pour contourner cet obstacle. Cette approche consiste à représenter des phénomènes biologiques réels en appliquant des théories fondamentales et en se servant d'outils mathématiques ou statistiques. Dans le cadre qui nous intéresse, la modélisation vise donc à étudier les liens existants entre les espèces et leur environnement à une grande échelle spatiale (macroécologie, Brown 1995). Elle est aujourd'hui particulièrement utilisée pour simuler les réponses des espèces aux facteurs du milieu, projeter les futures distributions des organismes sous diverses modifications environnementales (dont les changements du climat), prédire les habitats colonisables par des

espèces invasives ou déduire les paléoclimats des observations actuelles. Lorsqu'elle est utilisée dans le contexte du changement climatique, les modèles sont dits bioclimatiques et ont pour principal objectif de projeter les impacts du changement climatique sur les aires de distribution des espèces dans le futur. Ces modèles sont groupés en deux grandes classes : les modèles mécanistiques et les modèles empiriques.

Les modèles mécanistiques sont basés sur les tolérances physiologiques des espèces à des facteurs environnementaux (e.g., température, humidité) qui permettent de prédire les aires de distribution (Prentice *et al.* 1992; Kearney & Porter 2004; Hijmans & Graham 2006; Morin *et al.* 2008). Ils permettent ainsi de déterminer, par exemple, les limites climatiques de la distribution des espèces. L'avantage de ce type de modèles est qu'ils sont indépendants de la distribution observée de l'espèce. Par contre, ils nécessitent beaucoup de connaissances et de données sur la physiologie des organismes qui ne sont pas toujours disponibles.

Contrairement aux modèles mécanistiques, les modèles empiriques (ou statiques) considèrent la distribution de l'organisme, et non plus ses tolérances physiologiques. Ces modèles utilisent des données décrivant la distribution observée d'espèces et y associent des variables mesurées du milieu telles que le climat, la topographie ou le type de sol afin de modéliser statistiquement les enveloppes écologiques dans lesquelles les espèces peuvent vivre (Guisan & Zimmermann 2000; Guisan & Thuiller 2005). Ces enveloppes peuvent ensuite être projetées dans le futur ou dans d'autres zones géographiques en modifiant les valeurs des variables du milieu utilisées (Pearson & Dawson 2003 ; Jeschke & Strayer 2008). Ces modèles empiriques apparaissent donc particulièrement appropriés pour évaluer les impacts des changements climatiques à des échelles spatiales larges et pour un grand nombre d'espèces, et ont déjà été largement utilisés (e.g., Berry et al. 2002 ; Peterson et al. 2002 ; Peterson 2003b; Thuiller 2003; Thomas et al. 2004; Thuiller et al. 2005b; Araujo et al. 2006 ; Levinsky et al. 2007 ; Virkkala et al. 2008). Néanmoins, des études récentes ont remis en question l'utilisation de tels modèles en évoquant les nombreuses incertitudes et hypothèses sur lesquelles ils reposent (Pearson & Dawson 2003; Guisan & Thuiller 2005; Dormann 2007). Ces hypothèses seront développées au cours des chapitres suivants.

Contexte et objectifs de la these



Alburnus alburnus



Euro-limpacs

Integrated project to evaluate impacts of global change on European freshwater ecosystems

Les travaux présentés dans ce manuscrit ont été réalisés dans le cadre du projet européen Euro-limpacs (n° GOEC-CT-2003-505540) qui s'est achevé en Janvier 2009. Ce projet visait à évaluer les impacts des changements globaux sur les écosystèmes aquatiques continentaux européens. Les partenaires de ce projet ont utilisé des approches variées (e.g., observations, expérimentations, modélisation) appliquées à différentes échelles (e.g., mésocosmes, bassin-versant, pays) pour évaluer les effets de la modification de divers facteurs influençant les écosystèmes aquatiques (e.g., climat, utilisation des sols, nutriments, substances toxiques) et de leurs interactions sur des paramètres physiques et/ou biologiques.

Au sein de ce projet, je me suis intéressée à la composante climatique des changements globaux, et à leurs impacts sur les poissons de rivière en France. Le but principal de cette thèse est donc d'apporter ma contribution à la compréhension et à l'évaluation des impacts potentiels des changements climatiques sur la distribution des espèces de poisson dans les rivières françaises, mais également sur la structure et la composition des assemblages⁶. L'approche utilisée pour évaluer ces impacts est la modélisation statique car elle est la plus simple à mettre en œuvre et la plus pertinente compte tenu des données disponibles et des connaissances actuelles sur la réponse des poissons d'eau douce aux changements du climat. En effet, peu de suivis temporels sont disponibles sur de longues périodes pour les poissons comparés à d'autres groupes taxonomiques (e.g., plantes, oiseaux, papillons : Parmesan & Yohe 2003 ; Root et al. 2003 ; Menzel et al. 2006) hormis en Angleterre où des suivis sont réalisés depuis les années 1960 (Hickling et al. 2006). De plus, les informations sur les tolérances physiologiques et la biologie des espèces sont trop éparses et ne sont pas disponibles pour toutes les espèces empêchant la construction de modèles mécanistiques. Enfin, les modèles statiques de distribution d'espèces ont à ce jour été assez peu appliqués à ce groupe taxonomique pour projeter les impacts des modifications environnementales attendues (mais voir Sharma et al. 2007; Lassalle & Rochard 2009), et il est donc essentiel de combler cette lacune. Néanmoins, étant donné les critiques de plus en plus nombreuses quant à l'utilisation de cette approche statistique (Pearson & Dawson 2003 ; Guisan & Thuiller 2005 ; Heikkinen et al. 2006 ; Dormann 2007), ma thèse comprend une

⁶ Le terme assemblage sera utilisé dans la suite du manuscrit pour définir le *pool* d'espèces de poisson présentes simultanément dans un même lieu.

forte composante méthodologique permettant de justifier et d'optimiser l'application de ces modèles aux espèces de poisson.

A la suite d'un premier chapitre présentant les données et la méthodologie générale, trois chapitres synthétisant les travaux réalisés et les résultats obtenus autour d'une question centrale se succèdent. Ces chapitres sont basés sur un ou plusieurs articles et/ou chapitres d'ouvrage.

Le second chapitre s'interroge sur les facteurs environnementaux qui déterminent la distribution des espèces de poisson, et notamment sur la pertinence de considérer à la fois des facteurs climatiques et des facteurs de l'habitat. Il vise également à vérifier que les modèles statiques de distribution d'espèces peuvent être utiles pour décrire les répartitions observées actuellement et les réponses écologiques des poissons aux variations des facteurs du milieu.

Le troisième chapitre concerne les aspects méthodologiques des modèles de distribution d'espèces et considère les différentes sources d'incertitude de ces modèles, aussi bien lorsqu'ils sont utilisés pour décrire la distribution actuelle des espèces que pour projeter leur distribution future face à des changements du climat. Dans ce chapitre, je m'intéresse également aux caractéristiques biologiques des espèces qui peuvent influencer les sorties des modèles de distribution. Ce troisième chapitre vise donc principalement à justifier les décisions méthodologiques prises lors de l'évaluation des impacts potentiels des changements climatiques sur les poissons de rivière qui est traitée dans le quatrième et dernier chapitre.

Le dernier chapitre fournit en effet une quantification des conséquences que pourraient avoir un réchauffement et un changement du régime des précipitations sur la distribution des espèces de poisson en France. Il présente également les impacts projetés au niveau des assemblages d'espèces en terme de composition taxonomique et fonctionnelle. Les développements méthodologiques apportés dans le troisième chapitre permettent de prendre en compte les incertitudes des impacts projetés, et ainsi, de fournir des réponses pertinentes aux acteurs de la conservation de la biodiversité.

Ce manuscrit s'achève par des conclusions générales et des perspectives émergeant des principaux résultats obtenus.
Chapitre 1

Données et méthodologie



Perca fluviatilis

L'ensemble des travaux réalisés au cours de cette thèse repose sur une méthodologie commune qui a été adaptée à chaque étude en fonction des données disponibles et des objectifs. Cette approche est basée sur la quantification statistique des relations existant entre les organismes et leur environnement. Il s'agit plus particulièrement de modéliser les niches écologiques des espèces, ce qui permet de comprendre, d'expliquer et de prédire la distribution spatiale des espèces et des communautés à plus ou moins large échelle. Cette approche est largement utilisée en biogéographie et en macroécologie et peut permettre, à terme, d'évaluer l'influence d'un changement environnemental sur la distribution d'une ou de plusieurs espèces (e.g., utilisation des terres : Bomhard *et al.* 2005 ; Wisz *et al.* 2008a - climat : Peterson *et al.* 2002 ; Pearson & Dawson 2003 ; Thuiller *et al.* 2005b), de prédire les habitats colonisables par des espèces invasives (e.g., Ficetola *et al.* 2007 ; Jeschke & Strayer 2008) ou de mettre en place des réseaux de conservation (e.g., Araujo *et al.* 2002, 2004).

Le but de ce chapitre est tout d'abord de présenter les modèles basés sur les niches écologiques des espèces et de préciser les concepts et postulats sur lesquels ils reposent. Puis, je détaillerai les jeux de données qui ont été utilisés dans les différentes études et la démarche méthodologique qui leur a été appliquée afin d'aboutir à l'évaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les poissons de rivière.

I. LA MODELISATION DES NICHES ECOLOGIQUES

Les modèles basés sur les niches écologiques des espèces sont variablement appelés « modèles basés sur les enveloppes », « modèles de distribution d'espèces » ou « modèles bioclimatiques » lorsqu'ils ne considèrent que la composante climatique de l'environnement.

A. Le concept de niche écologique

La compréhension des relations entre les espèces animales et végétales et leur environnement est une question centrale en écologie. La quantification de ces liens par des relations statistiques est au cœur de la modélisation des distributions d'espèces. Ces modèles sont basés sur les niches écologiques, c'est-à-dire l'ensemble des habitats qui répondent aux exigences écologiques d'une espèce.

Les premiers fondements de la niche écologique ont été introduits par Grinnell (1917) au début du 20^{ème} siècle. Il définissait alors la niche d'une espèce comme l'ensemble des conditions environnementales nécessaires à sa reproduction et son développement tout en ignorant les effets de la compétition exercée par d'autres organismes. Quelques années plus tard, Elton (1927) proposa indépendamment une autre définition de la niche écologique. Celle-ci mettait plutôt l'accent sur les effets qu'une espèce peut avoir sur son environnement en fonction de son rôle écologique (notamment trophique) et était donc plus reliée à la théorie des réseaux trophiques.

En 1957, Hutchinson proposa une reformulation de la niche écologique en l'assimilant à un hypervolume à *n* dimensions, chaque dimension représentant un facteur environnemental nécessaire à l'espèce. Chaque point de cet hypervolume correspond ainsi à un état de l'environnement qui permettrait à l'espèce d'exister indéfiniment. Cette définition est devenue le point central de nombreuses théories écologiques (Pulliam 2000).

B. Des modèles basés sur la niche réalisée de l'espèce

La définition de la niche d'Hutchinson donnée dans le paragraphe précédent serait incomplète s'il n'était pas fait mention de la distinction entre niche fondamentale et niche réalisée (Hutchinson 1957). En effet, l'espace défini par l'hypervolume de variables environnementales dans lequel l'espèce peut assurer sa croissance et sa reproduction correspond à la niche fondamentale de l'espèce. Sous conditions normales de reproduction et de dispersion, la répartition observée de l'espèce doit donc correspondre à la distribution de la niche fondamentale. Or, dans la nature, des paramètres biotiques (e.g., compétition) ou physiologiques (e.g., reproduction) peuvent contraindre la distribution d'une espèce, ce qui a conduit Hutchinson à formuler le concept de niche réalisée. La dispersion de l'espèce et ses interactions avec d'autres organismes (e.g., parasitisme, prédation, compétition, facilitation) peuvent donc exclure cette espèce de certaines portions de sa niche fondamentale. La niche réalisée correspond donc à la niche réellement occupée par une espèce et devrait être toujours plus restreinte que la niche fondamentale (Hutchinson 1957).

Cette distinction entre niche fondamentale et niche réalisée est importante puisqu'elle détermine le type de modèles statistiques qui va être appliqué (Pearson & Dawson 2003). En effet, les modèles statiques de distribution d'espèces sont basés sur des relations empiriques entre la distribution observée d'une espèce et un nombre limité de variables environnementales. Ils caractérisent donc la niche réalisée d'une espèce puisque sa distribution observée est contrainte par d'autres facteurs incluant notamment les interactions biotiques. Au contraire, les modèles mécanistiques, décrits dans l'introduction mais qui n'ont pas été utilisés au cours de cette thèse, tentent d'identifier la niche fondamentale de l'espèce en modélisant les mécanismes physiologiques limitant sa distribution.

C. Des espèces supposées à l'équilibre avec leur environnement

Une hypothèse essentielle sur laquelle sont fondés les modèles statiques de distribution d'espèces est l'équilibre, ou au moins le pseudo-équilibre, des espèces avec leur environnement (Guisan & Theurillat 2000 ; Guisan & Zimmermann 2000 ; Guisan & Thuiller 2005). Les données utilisées pour construire ces modèles sont généralement récoltées sur un laps de temps relativement court et une étendue géographique restreinte. Ces données constituent donc un « instantané » de la distribution actuelle des espèces, et les modèles ignorent donc les perturbations environnementales (e.g., pollution, utilisation des sols, sécheresse) ainsi que les évènements historiques (e.g., glaciations) qui peuvent conduire à des situations où l'équilibre n'est pas atteint. Les modèles de distribution sont incapables de gérer ces situations de non-équilibre car ils ne sont pas en mesure de distinguer la réponse transitoire de la réponse à l'équilibre d'une espèce confrontée à un changement environnemental. Cette hypothèse d'équilibre est plus justifiée pour des espèces relativement persistantes ou répondant lentement à la variabilité des conditions environnementales. Par contre, de nombreuses espèces invasives ne sont vraisemblablement pas encore à l'équilibre avec leur environnement dans la zone colonisée (Peterson 2003a).

Pour justifier ce postulat, de nombreuses études ont montré que les modèles bioclimatiques de distribution permettent de prédire avec succès la distribution actuelle d'un grand nombre d'espèces à large échelle (e.g., Pearson *et al.* 2002; Peterson *et al.* 2002), suggérant ainsi *a posteriori* que les espèces sont en équilibre avec leur environnement (notamment le climat). Par contre, assez peu d'études se sont directement penchées sur la question de savoir si le système modélisé est en équilibre ou pas avec son milieu, et les résultats sont contrastés. Il semblerait que de nombreuses espèces de plantes européennes soient toujours contrôlées par des contraintes de dispersion liées à l'expansion post-glaciaire, et ne soient donc pas en équilibre avec leur environnement dans toutes les zones qu'elles occupent (Svenning & Skov 2004, mais voir aussi Morin *et al.* 2007). Araujo & Pearson (2005) ont mis en évidence que le degré d'équilibre avec le climat dépend du groupe taxonomique : les assemblages de plantes et d'oiseaux nicheurs européens semblent relativement plus proches de l'équilibre que les reptiles et les amphibiens. Là encore, les capacités de dispersion des organismes depuis les dernières glaciations pourraient expliquer ces phénomènes.

Une alternative à cette hypothèse d'équilibre est l'utilisation de modèles de simulation dynamique (Korzukhin *et al.* 1996) qui simulent les distributions sur un pas de temps donné en tenant compte des interactions biotiques et des capacités de dispersion des espèces, comme par exemple les modèles globaux de dynamique de la végétation (Cramer *et al.* 2001 ; Bachelet *et al.* 2003 ; Sato *et al.* 2007 ; Schwager *et al.* 2008). Leur inconvénient majeur est qu'ils nécessitent de grandes quantités d'information sur les espèces et sur leurs habitats, limitant ainsi leur application.

Enfin, il faut garder à l'esprit que cette hypothèse d'équilibre est fondamentale lorsque les modèles basés sur les niches sont utilisés pour projeter des distributions potentielles sous diverses modifications environnementales.

D. Une approche spécifique

Une question qui s'est couramment posée est de savoir si un modèle doit être basé sur l'espèce ou sur l'assemblage d'espèces (Prentice *et al.* 1992). Les données paléoécologiques semblent montrer que les assemblages (de plantes, principalement) n'ont jamais été stables dans le passé et que les espèces ont répondu individuellement aux variations du climat (Webb 1981 ; Taberlet & Cheddadi 2002). De plus, il semblerait que les assemblages modernes aient une histoire relativement courte et il est peu probable qu'ils évoluent comme une seule entité en réponse aux modifications climatiques (Huntley & Prentice 1988). Modéliser les espèces individuellement apparaît donc être la solution la plus pertinente, bien que cette approche suppose que les espèces sont toutes indépendantes et qu'elles n'interagissent pas entre elles. Ce point sera discuté ultérieurement.

E. Intégration de ces postulats dans la thèse

L'utilisation de modèles statiques basés sur les niches écologiques, que j'appellerai modèles de distribution d'espèces (SDM, *Species Distribution Models*) dans la suite de ce manuscrit, repose donc sur plusieurs postulats qu'il est nécessaire d'avoir clairement à l'esprit. Dans toute la suite, je considèrerai donc que les espèces de poissons étudiées sont en équilibre avec leur milieu et que les distributions observées correspondent aux niches réalisées des espèces. La modélisation sera effectuée pour chaque espèce séparément.

II. DESCRIPTION ET RECOLTE DES DONNEES

A. Les données de l'ONEMA

1. Le rôle de l'ONEMA



Les données ayant permis la réalisation de cette thèse ont majoritairement été fournies par l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) dans le cadre d'une convention passée entre cet organisme et le laboratoire Evolution et Diversité Biologique. L'ONEMA est un établissement public de l'État sous tutelle du Ministère en charge de l'écologie. Il s'agit de l'organisme français de référence sur la connaissance et la surveillance de l'état des eaux et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques continentaux. Sa finalité est de favoriser une gestion globale et durable de la ressource en eau et des écosystèmes aquatiques. Sa création s'inscrit dans l'objectif fixé par la Directive cadre européenne sur l'eau de reconquête de la qualité des eaux et d'atteinte de leur bon état d'ici à 2015.

2. Les réseaux de sites de référence

Les données que j'ai utilisées ont été extraites de la Banque de Données Milieux Aquatiques et Poissons (BDMAP) de l'ONEMA. Elles proviennent d'échantillonnages piscicoles effectués dans le cadre de réseaux de suivis (Réseau Hydrobiologique et Piscicole, Réseau de Contrôle de Surveillance) et d'études ponctuelles. Les tronçons de rivière échantillonnés (que j'appellerai stations dans la suite du manuscrit) ont été classifiés par expertise selon leur état (biologique, physico-chimique, hydro-morphologique). Je n'ai considéré que les stations étant dans des « conditions de référence », c'est-à-dire évaluées comme ne subissant pas ou peu de pressions anthropiques. En effet, étudier les réponses des poissons aux perturbations climatiques à venir nécessite de travailler sur des assemblages d'espèces non perturbés par d'autres facteurs (e.g., pollution, barrage).

3. Les échelles spatiales d'étude

Dans cette thèse, j'ai considéré deux échelles spatiales différentes. Tout d'abord, je me suis intéressée aux espèces de poisson fréquentant 141 tronçons de rivières répartis de façon homogène dans le bassin hydrographique Adour-Garonne (*P1*). Ce grand bassin du sud-ouest de la France est constitué de milieux très contrastés, tant du point de vue climatique que de celui de la géographie ou du relief. Pour toutes les autres études, j'ai considéré des stations réparties sur l'ensemble du territoire métropolitain français. Les stations sélectionnées sont représentatives des différents types de cours d'eau (e.g., petites rivières de tête de bassin, fleuves, rivières côtières). Le nombre de ces stations a varié au cours de ma thèse en fonction de leur disponibilité au moment de l'étude (655 stations dans P4, 1110 stations dans P2, P3, P5, C1 et C2) et certaines stations sont communes à deux voire trois jeux de données (Fig. 5). Ces stations sont réparties de façon relativement homogène dans neuf grandes unités hydrographiques.



Figure 5 : Distribution spatiale des stations utilisées dans chacune des études.

Dans chacune des stations, les agents de l'ONEMA récoltent deux types de données : des données piscicoles et des données abiotiques permettant de décrire la station.

4. Les données piscicoles

L'échantillonnage des peuplements piscicoles est réalisé annuellement entre Mai et Octobre (période de basses eaux) par pêche électrique (encadré 2) selon un protocole standardisé. Généralement, un tronçon de rivière d'une centaine de mètres est d'abord délimité par des filets. La pêche électrique est ensuite réalisée à pied pour les rivières peu profondes et peu larges, et en bateau pour les rivières plus grandes. Tous les poissons capturés sont collectés, déterminés, mesurés, pesés puis relâchés. Les abondances de chaque espèce ainsi que la richesse spécifique sont ainsi disponibles pour chaque station échantillonnée.

Encadré 2						
	Les avantages de la pêche électrique :					
-	efficacité de capture et faible sélectivité					
-	technique faiblement destructrice pour					
	les organismes					
-	conditions opératoires standardisées et					
	reproductibles					

Au total, 55 espèces de poisson ont été collectées au moins une fois dans au moins une des stations étudiées. Elles appartiennent à 18 familles : Cyprinidae (26), Salmonidae (6), Percidae (3), Petromyzontidae (3), Centrarchidae (2), Gasterosteidae (2), Mugilidae (2), Anguillidae (1), Atherinidae (1), Balitoridae (1), Cobitidae (1), Cottidae (1), Esocidae (1), Ictaluridae (1), Lotidae (1), Pleuronectidae (1), Poeciliidae (1) et Siluridae (1). La richesse spécifique varie de une à 26 espèces selon les stations (moyenne : 6.8 espèces).

5. Les données environnementales

Simultanément à la pêche électrique, l'ONEMA décrit chaque station en mesurant de nombreux paramètres morphologiques, hydrologiques, topographiques, physiques ou chimiques. Parmi tous ces paramètres, j'ai choisi d'en conserver six qui me semblaient avoir le plus d'influence sur la répartition des poissons (Matthews 1998) :

- la distance entre la source et la station (DS, km)
- la superficie du bassin drainé en amont de la station (SDB, km²)
- l'altitude de la station (*ELE*, m)
- la pente moyenne mesurée sur la longueur de la station (SLO, ‰)
- la largeur moyenne de la station (*WID*, m)
- la profondeur moyenne de la station (*DEP*, m)

B. Les données climatiques

Deux composantes climatiques majeures influençant l'écologie et la biologie des poissons ont été étudiées : la température et les précipitations.

Les cours d'eau sont des milieux bien brassés qui échangent facilement de la chaleur avec l'atmosphère. Il a d'ailleurs été observé que les températures de l'air et de l'eau sont fortement corrélées positivement (Mohseni & Stefan 1999 ; Caissie 2006). Ainsi, j'ai utilisé la température de l'air comme descripteur des conditions thermiques du cours d'eau. Trois variables thermiques ont été retenues : la température moyenne du mois le plus froid (*MTC*), celle du mois le plus chaud (*MTW*) et la température moyenne annuelle (*TAN*).

La quantité moyenne de précipitations annuelles (*PAN*) a également été utilisée. Bien que les précipitations n'influencent pas directement la biologie des poissons, elles déterminent les caractéristiques hydrologiques des cours d'eau, et ainsi, la structure des habitats disponibles pour les poissons.

Les données météorologiques décrivant le climat actuel ont été fournies par Meteo-France pour *P1*. Il s'agit de moyennes annuelles pour 200 stations météorologiques réparties uniformément dans le bassin Adour-Garonne, qui ont ensuite été interpolées afin d'extraire les valeurs du climat actuel pour les 141 stations piscicoles. Pour les autres études, les données météorologiques ont été extraites de la base de données du Climatic Research Unit (CRU CL 2.0) disponible sur Internet⁷ (New *et al.* 2002). Elles correspondent à des moyennes sur la période 1961-1990 et sont sous forme d'un maillage géographique de résolution 10' x 10' à l'échelle de la France.

Les données climatiques pour le futur proviennent de différents modèles de circulation globale (GCM, *Global Circulation Model*). Les GCM sont des représentations des processus physiques de l'atmosphère, des océans et des surfaces de terre et de glace, permettant de simuler les réponses du système climatique global à l'augmentation des concentrations en gaz à effet de serre. Ils reposent sur des lois physiques fondamentales qui sont ensuite soumises à des approximations physiques ou mathématiques (Randall *et al.* 2007). Au total, 23 GCM ont été développés par 18 centres de recherche en météorologie du monde entier. Les GCM varient en fonction des conditions initiales et des modèles mathématiques utilisés pour leur construction, mais également suivant leur façon de représenter le système terrestre (e.g., couverture nuageuse) ou de prendre en compte les rétroactions climatiques (Meehl *et al.* 2007); Beaumont *et al.* 2008). Bien que ces modèles climatiques aient quelques faiblesses (e.g., simulations du climat régional imprécises, mauvaise représentation des relations internes entre variables), ils sont actuellement le meilleur outil disponible pour modéliser la réponse du climat à des concentrations croissantes en gaz à effet de serre.

Parmi les GCM disponibles, j'en ai sélectionné quelques uns desquels les valeurs des quatre variables climatiques étudiées ont été extraites. Les projections climatiques futures sont également des moyennes sur des périodes de 30 ans à plus ou moins long terme (1991-2020, 2021-2050, 2051-2080) et à une résolution 10' x 10'.

Les valeurs des quatre variables climatiques actuelles et futures ont ensuite été extraites pour toutes les mailles contenant une ou plusieurs stations de l'ONEMA.

⁷ <u>http://www.cru.uea.ac.uk/~timm/grid/CRU_CL_2_0.html</u>

III. DEMARCHE METHODOLOGIQUE ET APPLICATION DES MODELES DE DISTRIBUTION D'ESPECES

Afin d'évaluer les impacts du changement climatique sur les poissons des rivières françaises, la niche écologique des espèces a été modélisée à l'aide de modèles statistiques de distribution d'espèces, puis projetée dans le futur sous différents scénarios de changement climatique. Cette section vise à expliciter les grandes étapes de la démarche méthodologique et à en justifier certains choix.

A. Transformation des données

1. Des données piscicoles en présence-absence

Pour leur construction, les SDM nécessitent des données décrivant la distribution observée des espèces étudiées (variable à expliquer ou réponse). Ces données peuvent être de différents types (abondances, présences ou présences-absences) et déterminent la classe de modèles qui pourra être appliquée. Lorsque l'on collecte des données sur les animaux, les présences d'une espèce sont assez fiables tandis que les absences peuvent être le fait d'une non détection de l'espèce qui était pourtant présente. Cependant, la pêche électrique est une méthode de capture relativement efficace notamment dans les petits cours d'eau. En théorie, une espèce non capturée est donc réellement absente de la station échantillonnée. Par conséquent, j'ai fait l'hypothèse que l'absence de collecte d'une espèce était une vraie absence. Ainsi, j'ai utilisé des données de présence-absence dans toute cette thèse.

Les modèles statistiques peuvent fournir une représentation correcte des phénomènes biologiques réels à condition de répondre à un certain nombre d'exigences quant à leur applicabilité. Parmi ces contraintes, le nombre d'observations permettant la construction d'un modèle statistique doit être suffisamment élevé afin qu'il y ait une bonne représentativité de la gamme de variation des données. Ceci permet de réduire les erreurs associées à de trop petits échantillons (Stockwell & Peterson 2002 ; Barry & Elith 2006). Ainsi, j'ai limité mes analyses aux espèces qui apparaissaient un nombre suffisant de fois dans les jeux de données, c'est-à-dire dans au moins 5 % des stations pour *P1* et dans plus de 25 stations pour les autres études. Au total, 28 à 35 espèces ont été étudiées (tab. 1). Chaque espèce a ensuite été modélisée séparément.

Famille	Code	Espèce	Nom vernaculaire		<i>P4</i>	P2 P3 P5 C1 C2
Anguillidae	Ana	Anguilla anguilla	Anguille		Х	Х
Balitoridae	Bab	Barbatula barbatula	Loche franche		Х	Х
Centrarchidae	Leg	Lepomis gibbosus	Perche-soleil		Х	Х
	Mis	Micropterus salmoides	Black-bass à grande bouche	Х		
Cottidae	Cog	Cottus gobio	Chabot	Х	Х	Х
Cyprinidae	Abb	Abramis brama	Brème commune	Х	Х	Х
	Alb	Alburnoides bipunctatus	Spirlin		Х	Х
	Ala	Alburnus alburnus	Ablette	Х	Х	Х
	Bar	Barbus barbus	Barbeau fluviatile	Х	Х	Х
	Bam	Barbus meridionalis	Barbeau méridional		Х	Х
	Blb	Blicca bjoerkna	Brème bordelière	Х	Х	Х
	Cac	Carassius carassius	Carassin	Х		Х
	Chn	Chondrostoma nasus	Hotu		Х	Х
	Cht	Chondrostoma toxostoma	Toxostome	Х	Х	Х
	Cyc	Cyprinus carpio	Carpe commune	Х		Х
	Gog	Gobio gobio	Goujon	Х	Х	Х
	Lec	Leuciscus cephalus	Chevesne	Х	Х	Х
	Lel	Leuciscus leuciscus	Vandoise	Х	Х	Х
	Les	Leuciscus souffia	Blageon		Х	Х
	Php	Phoxinus phoxinus	Vairon	Х	Х	Х
	Rha	Rhodeus amarus	Bouvière		Х	Х
	Rur	Rutilus rutilus	Gardon	Х	Х	Х
	Sce	Scardinius erythrophtalmus	Rotengle	Х	Х	Х
	Tit	Tinca tinca	Tanche	Х	Х	Х
Esocidae	Esl	Esox lucius	Brochet	Х	Х	Х
Gasterosteidae	Gaa	Gasterosteus aculeatus	Epinoche		Х	Х
	Pup	Pungitius pungitius	Epinochette		Х	Х
Ictaluridae	Amm	Ameiurus melas	Poisson-chat	Х		Х
Lotidae	Lol	Lota lota	Lote de rivière			Х
Percidae	Gyc	Gymnocephalus cernuus	Grémille	Х	Х	Х
	Pef	Perca fluviatilis	Perche	Х	Х	Х
	Sal	Sander lucioperca	Sandre	Х		Х
Petromyzontidae	Lap	Lampetra planeri	Lamproie de Planer	Х	Х	Х
Salmonidae	Onm	Onchorhynchus mykiss	Truite arc-en-ciel	Х		
	Sas	Salmo salar	Saumon atlantique	Х	Х	Х
	Sat	Salmo trutta fario	Truite fario	Х	Х	Х
	Tht	Thymallus thymallus	Ombre commun		Х	Х

Tableau 1 : Liste des espèces étudiées.

2. Réduction du nombre de variables environnementales et climatiques

Préalablement à la construction de tout modèle statistique, il est nécessaire de choisir un nombre restreint de variables explicatives (ou prédicteurs) qui ne doivent pas être fortement corrélées entre elles (Harrell *et al.* 1996 ; Guisan & Zimmermann 2000 ; Heikkinen *et al.* 2006). J'ai donc choisi de résumer les variables fortement corrélées par des variables synthétiques, réduisant le nombre de variables par la même occasion. D'une part, comme les variables DS et SDB décrivent toutes les deux la position des stations au sein des réseaux hydrographiques, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été effectuée afin d'éliminer la corrélation entre ces deux variables. Le premier axe de cette ACP a été conservé comme une variable synthétique G décrivant la position de la station le long du gradient amont-aval. En effet, les réseaux hydrographiques sont organisés suivant un gradient longitudinal continu des paramètres physiques (e.g., largeur, température, profondeur) depuis les petites rivières situées au niveau des têtes de bassin jusqu'à l'embouchure des grands fleuves (Vannote *et al.* 1980).

D'autre part, les variables *SLO*, *WID* et *DEP* caractérisent les conditions hydrauliques locales du cours d'eau. J'ai donc synthétisé ces trois variables par une variable V décrivant approximativement la vitesse locale du cours d'eau au niveau de la station suivant la formule ci-dessous (Oberdorff *et al.* 2001) :

(1) $V = \log WID + \log DEP + \log SLO - \log(WID + 2DEP)$

Les trois variables thermiques étant également corrélées entre elles, j'ai choisi de définir une nouvelle variable thermique *TAM* correspondant à l'amplitude entre la température du mois le plus froid (*MTC*) et celle du mois le plus chaud (*MTW*), réduisant ainsi à deux le nombre de variables associées à la température (*TAN* et *TAM*).

Au total, six descripteurs environnementaux et climatiques ont donc été utilisés comme variables explicatives : G, V, ELE, TAN, TAM (sauf dans P4) et PAN (sauf dans P1). Toutefois, il est à noter que les trois variables environnementales étaient fortement corrélées aux trois variables climatiques. J'ai donc éliminé ces corrélations en construisant des modèles statistiques simples reliant individuellement chacune des variables environnementales aux trois variables climatiques. Les résidus de ces modèles, c'est-à-dire la partie non expliquée par les variables climatiques, ont ensuite été eux-mêmes utilisés comme variables explicatives en remplacement des variables G, V et ELE.

B. Modélisation de la distribution des espèces

Le protocole de modélisation peut être séparé en deux grandes phases : la première consiste en la calibration (ou construction) du modèle statistique et la seconde est une étape de validation (ou d'évaluation). Un tirage aléatoire des stations du jeu de données initial (poissons et environnement) a été effectué conduisant à un jeu de calibration comprenant 2/3 des données, tandis que le jeu de validation était constitué du tiers restant (Fig. 6, étape 1). Cette procédure a été répétée cent fois (sauf dans *P1*).

1. Calibration des modèles statistiques

a) Le choix des méthodes statistiques

D'après Guisan & Zimmermann (2000), l'élaboration d'un modèle commence par le choix (1) d'un algorithme adapté, et (2) d'une approche statistique optimale selon le contexte de modélisation.

Les différentes approches en modélisation statistique sont traditionnellement groupées en six grandes classes : les enveloppes géographiques, les enveloppes climatiques, les méthodes multivariées, les méthodes de régression, les méthodes de classification et les méthodes d'apprentissage (Guisan & Zimmermann 2000). Ces approches diffèrent par le type de données nécessaires, les hypothèses sous-jacentes, les algorithmes mathématiques ou la complexité de la modélisation.

Etant donné les récentes études ayant comparé les performances prédictives de différentes techniques de modélisation (e.g., Elith *et al.* 2006 ; Lawler *et al.* 2006 ; Pearson *et al.* 2006), je me suis focalisée sur trois classes de modèles comprenant chacune plusieurs méthodes statistiques :

- <u>méthodes de régression</u>: *Generalized Linear Model* (GLM), *Generalized Additive Models* (GAM), *Multivariate Adaptive Regression Splines* (MARS)
- <u>méthodes de classification</u> : *Linear Discriminant Analysis* (FDA), *Classification and Regression Trees* (CART)
- <u>méthodes d'apprentissage</u> : *Artificial Neural Networks* (ANN), *Random Forests* (RF), *Aggregated Boosted Trees* (ABT).

Ces huit méthodes sont brièvement décrites dans l'encadré 3. Le choix de ces méthodes a également été guidé par leur facilité d'implémentation dans le logiciel libre \mathbb{R}^8 (R Development Core Team 2008) au travers des librairies disponibles. Selon les études constituant cette thèse et leurs objectifs, une (ou plusieurs) méthode(s) parmi ces huit (a) ont été sélectionnée(s).

⁸ Le logiciel R a par ailleurs été utilisé pour réaliser toutes les analyses présentées dans ce manuscrit (hormis les représentations cartographiques).

Pour plus d'informations, voir le site Internet : http://www.r-project.org/



Figure 6 : Principales étapes de l'approche méthodologique utilisée. La méthodologie représentée s'applique à chaque espèce individuellement. Des détails de chaque étape sont fournis dans le texte.

1) Séparation du jeu de données (stations) en un jeu de calibration (2/3) et un jeu de validation (1/3). Cette étape a été répétée 100 fois conduisant à 100 jeux de calibration et 100 jeux de validation différents.

2) Calibration du modèle. Huit méthodes statistiques (SDM) ont été appliquées à chaque jeu de calibration.

3) Evaluation des performances explicatives du modèle calibré.

4) Prédiction des probabilités d'occurrence par le modèle calibré pour le jeu de validation.

5) Evaluation des performances prédictives du modèle calibré par comparaison des prédictions et des observations du jeu de validation.

6) Prédiction des probabilités d'occurrence actuelles par le modèle calibré pour toutes les stations.

7) Transformation des probabilités d'occurrence en présences-absences par application d'un seuil.

8) Projection des probabilités d'occurrence futures par le modèle calibré pour toutes les stations. Douze combinaisons GCM x GES ont été introduites dans le modèle calibré.

9) Transformation des probabilités d'occurrence futures en présences-absences par application du même seuil que dans (7).

10) Evaluation des impacts du changement climatique sur les espèces par comparaison des prédictions actuelles et des projections futures.

Encadré 3				
Méthodes statistiques et librairies R utilisées				
	Librairie R			
<i>ABT</i> : méthode basée sur la construction de séquences d'arbres de décision en combinant un algorithme de « boosting » et un algorithme d'arbre de régression (Friedman 2001; De'ath 2007)	gbmplus			
<i>ANN</i> : basés sur des combinaisons pondérées de manière optimale et non linéaire des variables explicatives pour parfaire la prédiction de la réponse. Ici, le perceptron multicouche avec algorithme de rétropropagation a été utilisé (Rumelhart & McClelland 1986).	AMORE			
<i>CART</i> : méthode de classification non paramétrique basée sur un partitionnement récursif binaire des données en groupes homogènes de plus en plus petits (Breiman <i>et al.</i> 1984)	rpart			
<i>FDA</i> : méthode basée sur la construction de combinaisons linéaires des prédicteurs qui discriminent au mieux les groupes pré-définis (ici, les présences et absences)	MASS			
<i>GAM</i> : extensions non paramétriques des GLM utilisant des fonction de lissage non linéaires (Hastie & Tibshirani 1990)	gam			
<i>GLM</i> : extensions des modèles linéaires capables de modéliser différentes formes de distribution en ajustant des termes paramétriques (ici, distribution binomiale) (McCullagh & Nelder 1989)	MASS			
<i>MARS</i> : méthode d'ajustement adaptatif par régression non linéaire, basée sur un partitionnement des données en sous-groupes pour lesquels un ajustement local par lissage est effectué (Friedman 1991)	mda			
RF: méthode basée sur la construction d'un très grand nombre d'arbres de classification de façon aléatoire (tirage aléatoire des observations et des prédicteurs), qui sont ensuite agrégés par moyenne (Breiman 2001)	randomForest			

b) <u>L'étape de calibration</u>

La calibration est l'étape de modélisation qui correspond à l'estimation et à l'ajustement des coefficients et constantes du modèle afin d'optimiser la concordance entre les sorties du modèle et les données utilisées pour sa construction (Rykiel 1996). La résolution de l'équation du modèle au travers d'un processus « essai-erreur » permet généralement l'estimation des coefficients et des constantes qui varient en fonction de la méthode statistique. Certains paramètres peuvent être modifiés manuellement en entrée des modèles (e.g., ANN : nombre de neurones, taux d'apprentissage ; RF : nombre d'arbres ; GLM : critère de sélection des variables), mais les constantes et les coefficients sont estimés au cours du processus de calibration. Durant la phase de calibration, les variables ayant le plus fort pouvoir explicatif peuvent aussi être sélection de variables diverses (e.g., *stepwise*).

Ici, la calibration a été menée pour chaque espèce et pour chaque méthode statistique considérée en utilisant les jeux de calibration générés aléatoirement (Fig. 6, étape 2), ce qui a conduit à un très grand nombre de modèles calibrés en fonction des études (de 28 modèles dans *P1* à 28000 modèles dans *P2*).

2. Evaluation des modèles statistiques

Les modèles statistiques de distribution d'espèces ont un double rôle. D'une part, ils permettent de comprendre les processus conduisant à des patrons écologiques ou à des relations entre une espèce et son environnement. Leur fonction est alors explicative. D'autre part, ils ont un rôle prédictif et cherchent à produire une relation statistique entre une réponse et des prédicteurs. Un modèle calibré est ainsi capable de prédire la valeur de la réponse pour n'importe quel autre point pour lequel les valeurs des prédicteurs sont disponibles (e.g., site, date). Dans les deux cas, les performances des modèles doivent être évaluées afin de quantifier le degré de confiance qui peut leur être accordé.

a) Evaluation des performances explicatives

L'objectif est ici de savoir si la combinaison de variables explicatives introduite dans le modèle statistique permet d'expliquer correctement les variations de la réponse. On mesure donc le degré de concordance entre les observations et les valeurs ajustées par le modèle (Pearce & Ferrier 2000). Pour quantifier cette performance, différentes mesures existent selon le type de méthodes statistiques. Il peut s'agir par exemple d'un R² pour les modèles linéaires, d'un pourcentage de déviance expliquée pour les GLM et les GAM ou d'un pourcentage de contribution pour les ABT. Au cours de ma thèse, l'aspect explicatif n'a été considéré que dans *P1* et *P4*. Ayant choisi d'utiliser des GAM dans ces deux études, j'ai évalué les performances explicatives des modèles en quantifiant la proportion de déviance expliquée par les variables explicatives (Fig. 6, étape 3) :

(2)
$$DévianceExpliquée = 1 - \frac{DévianceRésiduelle}{DévianceNulle}$$

Plus un modèle explique convenablement les variations de la réponse et plus la proportion de déviance expliquée est proche de 1.

b) Evaluation des performances prédictives

Dans le cas présent, l'objectif est de quantifier la capacité du modèle statistique calibré à reproduire une distribution observée, et donc, à discriminer entre les présences et les absences. Cette évaluation est fondamentale car elle permet de déterminer l'utilité du modèle dans certaines applications pratiques, de comparer différentes techniques de modélisation ou encore d'identifier les aspects d'un modèle nécessitant des développements particuliers (Pearce & Ferrier 2000). Généralement, il est recommandé d'utiliser un jeu de données indépendant de celui utilisé pour la calibration afin d'obtenir une évaluation robuste des performances prédictives du modèle et de ne pas les sur-évaluer (Fielding & Bell 1997; Araujo *et al.* 2005a). Cependant, de tels jeux de données sont rarement disponibles, et une technique fréquemment employée est de séparer le jeu de données initial en un jeu de calibration et un jeu de validation qui constituent alors des jeux de données pseudo-indépendants.

Comme mentionné précédemment, j'ai donc utilisé un jeu de validation constitué d'un tiers des stations pour mesurer la capacité prédictive des SDM. Le principe est d'appliquer le modèle calibré aux données du jeu de validation (ici, prédicteurs environnementaux et climatiques ; Fig. 6, étape 4), puis de comparer les valeurs prédites par ce modèle aux observations (ici, présence-absence d'espèces ; Fig. 6, étape 5). Les données en entrée étant binaires, les modèles prédisent des probabilités correspondant à la probabilité d'occurrence de l'espèce dans chaque station du jeu de validation. Les valeurs prédites doivent donc être ramenées à des données binaires et un seuil doit être déterminé. Au dessus de ce seuil, la probabilité d'occurrence de l'espèce est assimilée à une présence, et en dessous à une absence. La fixation de ce seuil permet d'établir une matrice de confusion croisant les présences-absences observées et les présences-absences prédites. Différentes mesures de performance peuvent ensuite être calculées à partir de cette matrice (Fielding & Bell 1997).

Plutôt que d'appliquer un seuil arbitrairement fixé à 0.5 et souvent discuté (e.g., Manel *et al.* 2001 ; Chu *et al.* 2005 ; Liu *et al.* 2005 ; Sharma & Jackson 2008), il est possible (1) d'ajuster un seuil optimal produisant la meilleure adéquation entre valeurs prédites et valeurs observées, ou (2) d'utiliser une mesure de performance indépendante du seuil. Parmi les approches permettant de déterminer un seuil optimal (Liu *et al.* 2005), j'ai choisi celle reposant sur la maximisation de la somme de deux mesures de performance des modèles, la sensibilité et la spécificité. La sensibilité mesure la capacité du modèle à prédire correctement les présences, tandis que la spécificité mesure la capacité à prédire les absences (Fielding & Bell 1997). Pour chaque combinaison espèce x méthode statistique, ces deux mesures sont donc calculées pour toute une gamme de seuils variant entre zéro et un, puis sommées. Le seuil correspondant à la somme la plus élevée est retenu. Une fois ce seuil déterminé, les probabilités d'occurrence sont transformées en présences-absences. Ceci m'a permis d'établir la matrice de confusion à partir de laquelle j'ai calculé d'autres mesures de performance, en plus de la sensibilité et de la spécificité : (1) l'indice de Kappa qui évalue la proportion de présences et d'absences correctement prédites après avoir soustrait l'effet de la chance seule

(Cohen 1960), et (2) la proportion de présences et d'absences mal classées (erreurs de prédiction).

J'ai également utilisé une mesure indépendante du seuil au moyen de la courbe ROC (*Receiver Operating Characteristics*, Hanley & McNeil 1982; Zweig & Campbell 1993; Pearce & Ferrier 2000; Manel *et al.* 2001). Bien que son utilisation ait été récemment discutée (Lobo *et al.* 2008), cette méthode est très largement utilisée pour évaluer les capacités prédictives des modèles basés sur les niches des espèces (e.g., Thuiller 2003; Araujo *et al.* 2006; Ficetola *et al.* 2007; Virkkala *et al.* 2008). Elle relie la sensibilité à (1 – la spécificité) pour une gamme continue de valeurs de seuil. L'aire comprise entre la courbe ROC et la première bissectrice (AUC, *Area Under the Curve*) traduit la capacité du modèle à discriminer les présences et les absences. L'AUC est comprise entre zéro et un : plus elle est proche de un, plus la sensibilité et la spécificité sont grandes indiquant que le modèle a de bonnes capacités discriminantes (Swets 1988).

C. Prédictions de la distribution des espèces

1. Distribution actuelle

A l'issue des étapes de calibration et de validation, j'ai utilisé les modèles calibrés afin de réaliser des prédictions pour l'ensemble des stations étudiées (Fig. 6, étape 6). Les probabilités d'occurrence prédites ont été transformées en présences-absences suivant la même méthode que celle détaillée précédemment (Fig. 6, étape 7). Ainsi, la distribution actuelle de chaque espèce de poisson a pu être prédite, faisant l'objet des études *P1* et *P2*.

2. Distributions futures sous l'hypothèse de changements climatiques

L'évolution du climat est incertaine du fait des interrogations sur l'évolution des concentrations en gaz à effet de serre, des possibles interventions humaines pour atténuer ces émissions, des mécanismes de rétroaction qui sont encore mal appréhendés ou de la variabilité naturelle du climat. Ces incertitudes sont contenues dans la variabilité des projections climatiques futures existant entre les différents modèles climatiques (GCM, cf. II.B.) et les différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre (GES, cf. encadré 1). En fonction des données disponibles, j'ai donc choisi de considérer trois GCM : (1) HadCM3 (Hadley Centre Coupled Model, version 3) développé au Royaume-Uni ; (2) CGCM2 (Second Generation

Coupled Global Climate Model) développé au Canada ; et (3) CSIRO2 (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization) développé en Australie. Pour chaque GCM, j'ai choisi d'étudier quatre GES (Nakicenovic & Swart 2000) : A1FI, A2, B1 et B2 (cf. encadré 1). Ces quatre scénarios ont été sélectionnés car ils sont représentatifs de la gamme d'émissions de gaz à effet de serre projetées au cours du 21^{ème} siècle (Fig. 2). A1FI est le plus pessimiste en terme d'émissions de gaz à effet de serre tandis que B1 est le plus modéré. A2 et B2 sont intermédiaires. Un ou plusieurs GCM et GES ont été retenus suivant les objectifs de chaque étude.

Mon objectif étant d'évaluer les impacts du changement climatique sur la distribution des espèces de poisson, j'ai utilisé les modèles calibrés sur les distributions actuelles pour extrapoler les distributions futures sous différents scénarios de modifications du climat. Ainsi, les valeurs des variables climatiques *PAN*, *TAN*, *MTC* et *MTW* prédites par les combinaisons GCM x GES pour le futur (12 au maximum) ont été intégrées dans les modèles calibrés (Fig. 6, étape 8). Les valeurs des trois variables environnementales *G*, *V* et *ELE* sont restées fixes car elles sont indépendantes du climat (résidus, cf. III.A.2.), et donc non modifiées dans le cas présent où seul l'effet du changement climatique est étudié. Les probabilités d'occurrence futures pour les nouvelles conditions climatiques ont ensuite été prédites, puis transformées en présences-absences en utilisant les seuils définis pour la prédiction de la distribution actuelle (Fig. 6, étape 9), permettant ainsi de projeter les habitats potentiellement favorables dans le futur pour chacune des espèces de poisson étudiées.

A ce stade, il est nécessaire de faire la distinction entre les futurs habitats potentiels et les futures distributions. En effet, comme mentionné au début de ce chapitre, les SDM reposent sur le postulat que les espèces sont à l'équilibre avec leur milieu et calibrent donc des combinaisons de variables susceptibles de prédire la distribution à l'équilibre, sans tenir compte de la dynamique des populations (e.g., dispersion, compétition). Utilisés sous des scénarios de changements environnementaux, ces modèles projettent les zones où les combinaisons de variables sont favorables à l'espèce, et donc les habitats potentiels. Il n'est donc pas possible d'assimiler directement les futurs habitats potentiels d'une espèce à sa future distribution sans prendre en compte des facteurs tels que sa dispersion et ses capacités de colonisation (Guisan & Thuiller 2005). C'est pourquoi, dans la suite du manuscrit, j'utiliserai le terme de distribution future potentielle pour faire référence aux habitats potentiellement favorables dans le futur pour l'espèce.

D. Evaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les poissons de rivière

Après avoir modélisé la distribution actuelle des espèces de poisson et projeté leurs distributions futures potentielles, j'ai pu quantifier les impacts du changement climatique à venir sur les poissons de rivière en utilisant différentes métriques.

Au niveau des espèces, une comparaison entre les probabilités d'occurrence actuelle et future prédites dans chacune des stations m'a permis d'analyser l'évolution de la « favorabilité » (*suitability*) des tronçons de cours d'eau pour chacune des espèces. J'ai également évalué les changements potentiels de distribution des espèces à l'aide de représentations cartographiques ou en calculant le nombre de stations « perdues » (i.e., devenant défavorables dans le futur), « gagnées » (i.e., nouvellement favorables) ainsi qu'une combinaison de ces deux mesures (e.g., Erasmus *et al.* 2002 ; Thuiller *et al.* 2005b ; Broennimann *et al.* 2006 ; Ohlemüller *et al.* 2006).

Les réponses individuelles des espèces aux changements climatiques ont ensuite été agrégées afin d'évaluer les impacts au niveau des assemblages d'espèces. Différentes mesures ont été utilisées pour évaluer les changements de :

- <u>Diversité</u> : en calculant la richesse spécifique actuelle et future (SR) dans chaque station par simple somme du nombre d'espèces présentes actuellement et potentiellement présentes dans le futur (e.g., Saetersdal *et al.* 1998 ; Ferrier & Guisan 2006 ; Levinsky *et al.* 2007).
- <u>Composition</u>: en comparant la composition des assemblages actuels aux assemblages qui pourraient potentiellement se mettre en place, grâce à une mesure de « turnover » calculée pour chaque station (e.g., Peterson *et al.* 2002; Thuiller *et al.* 2005b; Broennimann *et al.* 2006; Lawler *et al.* 2009):

(3)
$$Turnover = 100 \times \frac{SG + SL}{SG + SR}$$

avec *SG* représentant le nombre d'espèces pour lesquelles la station considérée pourrait devenir potentiellement favorable dans le futur (gain d'espèces) et *SL* représentant le nombre d'espèces pour lesquelles la station ne serait plus adaptée à leurs exigences (perte d'espèces). Le turnover varie entre zéro et 100 : zéro correspond à un assemblage prédit pour le futur parfaitement semblable à l'assemblage actuel et 100 signifie qu'il n'y a aucune espèce commune aux deux assemblages.

<u>Similarité entre les assemblages</u> : en calculant un indice de similarité (e.g., Jaccard, beta-Simpson) pour toutes les paires d'assemblages actuels, puis en le comparant à ce même indice calculé pour toutes les paires d'assemblages prédits pour le futur. Ainsi,

une augmentation de la similarité entre les assemblages pourrait suggérer une homogénéisation biotique et une diminution de la diversité globale (Olden & Rooney 2006).

Les objectifs détaillés de chaque étude ainsi qu'une synthèse des données, des méthodes et des approches utilisées sont résumés dans le tableau 2.

Tableau 2 : Synthèse des objectifs, des données, des méthodes et des approches utilisées dans les articles constituant cette thèse.

	Objectifs	Echelle spatiale	Nombre d'espèces	Approche assemblages	Méthodes statistiques	Projections futures
Р 1	Identifier les principaux déterminants environnementaux de la distribution des espèces de poisson	Bassin hydrographique (Adour-Garonne) 141 stations	28		GAM	
P 2	Comparer les prédictions de distribution actuelle et les capacités prédictives de plusieurs méthodes statistiques Evaluer l'influence des caractéristiques des patrons de distribution des espèces sur les sorties des modèles	France 1110 stations	35	Similarité	ABT GAM AFD GLM ANN MARS CART RF « modèle moyen »	
P 3	Quantifier l'incertitude dans les projections de distribution future Identifier les principaux facteurs d'incertitude	France 1110 stations	35	Turnover	ABT GLM AFD MARS CART RF GAM RF	HadCM3 CGCM2 CSIRO2 A1FI A2 B1 B2
P 4	Evaluer l'impact du changement climatique sur les espèces de poisson dans les rivières françaises	France 655 stations 9 unités hydrographiques	30	Richesse Turnover	GAM	HadCM3 x A2 B1
P 5	Evaluer l'impact du changement climatique sur la diversité, la composition et la similarité des assemblages de poissons des rivières françaises	France 1110 stations Gradient amont- aval	35	Richesse Turnover Similarité	ABT GLM AFD MARS CART RF GAM RF	HadCM3 x A1FI B2
	taxonomique et une approche basée sur les traits biologiques				« modèle moyen »	
С 1	Synthèse des résultats de <i>P2, P3, P4</i> et <i>P5</i> .	France 1110 stations	35	Richesse Turnover	ABT GLM AFD MARS CART RF GAM « modèle moyen »	HadCM3 CGCM2 CSIRO2 A1FI A2 B1 B2
C 2	Evaluer l'impact du changement climatique sur les espèces et les assemblages de poissons dans les rivières françaises (destination grand public)	France 1110 stations	35	Richesse Similarité	ABT GLM AFD MARS CART RF GAM RF	HadCM3 x A1FI

Notes : L'échelle spatiale fait référence à l'étendue géographique de l'étude. La colonne « Approche assemblages » indique la (ou les) mesure(s) utilisée(s) pour décrire les assemblages de poissons (cf. III.D.). Cf. encadré 3 pour les détails des méthodes statistiques. Le terme « modèle moyen » indique que la moyenne des prédictions issues de plusieurs méthodes statistiques a été utilisée (cf. détails dans le chapitre 3). Les études pour lesquelles des projections ont été réalisées dans le futur sont indiquées par la nature des données ayant permis les projections : modèle de circulation générale et scénario d'émission de gaz à effet de serre (Nakicenovic & Swart 2000).

CHAPITRE 2

Déterminants environnementaux de la distribution spatiale des espèces de poisson de rivière



Barbus barbus

Depuis longtemps, l'écologie aquatique s'est concentrée sur les effets que peuvent avoir les gradients environnementaux sur les patrons des assemblages de poissons (e.g., Jackson et al. 2001 ; Wang et al. 2003 ; Brazner et al. 2005 ; Taylor et al. 2006). Les assemblages de poissons sont en effet fortement structurés spatialement et temporellement le long de profils longitudinaux tels que des gradients thermique, chimique ou physique (Jackson et al. 2001). De nombreuses études ont cherché à mettre en évidence les principaux facteurs déterminant la structure des assemblages d'espèces mais les résultats divergent selon la nature de l'écosystème, l'échelle spatiale de l'étude ou la résolution des données (e.g., Wang et al. 2003 ; Quist et al. 2004 ; Smith & Kraft 2005 ; Humpl & Pivnicka 2006 ; Murray & Innes 2009). En réalité, il semblerait que les assemblages de poissons soient plutôt influencés par un système complexe de facteurs abiotiques (e.g., hydrologie, chimie, température, couvert végétal, type de substrat) et biotiques (e.g., prédation, compétition) agissant à différentes échelles (locale vs. régionale) (Matthews 1998 ; Jackson et al. 2001 ; Smith & Kraft 2005 ; Ferreira et al. 2007). Néanmoins, les conditions climatiques, au travers de la température de l'eau ou du régime hydrologique des rivières, reviennent fréquemment parmi les principaux déterminants de la structure des assemblages de poissons (e.g., Koel & Peterka 2003 ; Wang et al. 2003 ; Brazner et al. 2005 ; Ferreira et al. 2007 ; Chu et al. 2008 ; Murray & Innes 2009). Une augmentation de la température et des changements dans le régime des précipitations seraient donc susceptibles de modifier l'organisation des assemblages. Avant de chercher à évaluer les impacts du changement climatique sur les poissons des rivières en France, il apparaît donc fondamental de quantifier l'importance relative de ces facteurs climatiques comparée aux autres descripteurs de l'habitat.

Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre est de décrire les assemblages de poissons présents dans les rivières françaises (cf. *P4*), puis d'identifier les principaux facteurs environnementaux déterminant la distribution des espèces de poisson, et enfin, de séparer les effets du climat de ceux des variables physiques décrivant l'habitat (cf. *P1*).

I. DESCRIPTION DES ASSEMBLAGES D'ESPECES DE POISSON DES RIVIERES FRANÇAISES

Pour étudier les assemblages de poissons de rivière, des approches multivariées (e.g., analyse canonique des correspondances) ont très souvent été utilisées car elles permettent d'identifier des patrons dans les assemblages d'espèces et leurs relations avec les conditions environnementales (e.g., Taylor *et al.* 1993 ; Wang *et al.* 2003 ; Ferreira *et al.* 2007 ; Murray & Innes 2009). Parmi ces approches multivariées, nous avons choisi d'appliquer une approche d'*Outlying Mean Index* (OMI, Dolédec *et al.* 2000) qui permet de séparer les niches écologiques des espèces le long de plusieurs gradients environnementaux en mesurant la position moyenne de la niche sur un axe de marginalité. De plus, il s'agit d'une approche descriptive permettant d'étudier les relations espèce-environnement. Ainsi, nous avons pu identifier les principaux gradients environnementaux structurant les assemblages de poissons dans les rivières françaises.

Les deux premiers axes de l'OMI expliquent 97 % de la variabilité dans la séparation entre les niches écologiques des espèces indiquant que les assemblages de poissons sont principalement structurés par deux gradients majeurs (Fig. 7). Le premier axe résume le gradient longitudinal : à l'amont, les stations sont situées à des altitudes élevées et sont très pentues, tandis qu'à l'aval, les cours d'eau sont plus larges, plus profonds et à des distances importantes de la source (Fig. 7a). Le second axe résume le gradient thermique.



Figure 7 : Résultats de l'analyse d'OMI. (a) Poids canoniques des variables environnementales et climatiques (cf. chapitre 1 pour les codes). (b) Distribution des espèces le long des deux premiers axes de l'OMI (cf. tab. 1 pour les codes).

A l'amont des réseaux hydrographiques, on retrouve une espèce caractéristique des têtes de bassin, la truite fario, accompagnée d'espèces comme le chabot, la lamproie de Planer ou le vairon (Fig. 7b). L'autre extrémité du gradient longitudinal est plutôt favorable à des

espèces préférant les cours d'eau de plaine, larges, profonds et calmes, telles que la bouvière, la brème commune, la brème bordelière ou la tanche. Seuls le barbeau méridional, le toxostome et l'ombre commun semblent plus positionner leur niche écologique par rapport au gradient thermique qu'au gradient amont-aval.

Ces premiers résultats corroborent les patrons généraux de distribution d'espèces de poisson observés dans les systèmes lotiques (e.g., Wang *et al.* 2003 ; Brazner *et al.* 2005 ; Ibarra *et al.* 2005 ; Humpl & Pivnicka 2006 ; Ferreira *et al.* 2007 ; Lasne *et al.* 2007 ; Murray & Innes 2009). Ils semblent correspondre aux zonations de Huet (1959) décrites pour les cours d'eau d'Europe occidentale, bien qu'ici, aucune information ne nous permette de savoir si les niches des espèces se succèdent de façon abrupte ou graduelle le long du gradient longitudinal. Cette approche descriptive suggère également que le gradient longitudinal et les variables thermiques sont pertinents pour étudier la structure des assemblages d'espèces de poisson dans les rivières françaises.

II. QUELS SONT LES PRINCIPAUX DETERMINANTS ENVIRONNEMENTAUX DE LA DISTRIBUTION DES ESPECES DE POISSON ?

Deux approches statistiques ont été utilisées dans *P1* afin d'identifier les principaux facteurs de l'habitat et/ou climatiques permettant d'expliquer la distribution des espèces de poisson étudiées. L'une de ces approches repose sur la méthodologie générale décrite dans le chapitre précédent au cours de laquelle une sélection des variables les plus pertinentes a été effectuée dans la phase de calibration des modèles de distribution (GAM). La seconde est une méthode de partition hiérarchique (Chevan & Sutherland 1991) qui permet de quantifier l'influence relative de chaque variable environnementale sur la distribution de l'espèce. Le principe de la partition hiérarchique est de mesurer l'augmentation de pouvoir explicatif générée par une variable introduite dans une série de modèles qui ne comprenait pas initialement cette variable, puis de moyenner cette augmentation de pouvoir explicatif afin d'obtenir l'effet indépendant de cette variable.

Nous avons trouvé que les deux approches donnent des résultats concordants puisqu'elles suggèrent toutes les deux que la position le long du gradient amont-aval et la température moyenne sont les principaux déterminants de la distribution spatiale des espèces de poisson dans les réseaux hydrographiques. En effet, ces deux variables sont presque toujours sélectionnées dans les modèles de distribution d'espèces (GAM) et elles ont en moyenne les plus fortes contributions indépendantes dans la partition hiérarchique (G : 29.9 %, TAN : 24.8 %) bien que ce résultat soit contrasté suivant les espèces (Fig. 8). Les deux approches statistiques s'accordent également sur le fait que l'amplitude thermique TAM n'influence pas ou très peu la distribution des espèces. L'altitude et l'indice de vitesse du courant ont une influence relative moindre que G et TAN, mais qui n'est pas négligeable.



Figure 8: Contribution relative des variables environnementales à la distribution de 28 espèces de poisson. Le pourcentage moyen de contribution indépendante relative obtenue par l'approche de partition hiérarchique pour les 28 espèces ainsi que l'écart-type associé sont représentés. La valeur figurant au dessus des barres correspond au nombre d'espèces (sur 28) pour lesquelles la variable environnementale a été sélectionnée dans le modèle statistique de distribution (GAM).

Ces résultats confirment ainsi ce qui a été observé dans l'approche descriptive et permettent d'affirmer que la distribution des espèces de poisson dans les rivières françaises est déterminée par une combinaison de facteurs physiques et climatiques agissant localement et régionalement. L'importance de la position du cours d'eau au sein du réseau hydrographique sur la distribution des poissons a été mise en évidence depuis longtemps (Huet 1959 ; Matthews 1998), et des études plus récentes mesurant la contribution relative de plusieurs variables environnementales à l'aide de méthodes variées sont également en accord avec ce résultat (e.g., Oakes *et al.* 2005 ; Pont *et al.* 2005). Le rôle important de la température moyenne n'est pas non plus surprenant étant donné que les poissons de rivière sont ectothermes et tolérants à une gamme spécifique de températures (cf. introduction ; Magnuson *et al.* 1979 ; Crisp 1996 ; Mann 1996).

III. LES REPONSES ECOLOGIQUES DES ESPECES A LEUR ENVIRONNEMENT SONT-ELLES TOUTES IDENTIQUES ?

Une analyse plus fine des résultats issus des deux approches précédemment décrites montre que les espèces de poisson répondent différemment aux variables du milieu, permettant ainsi de justifier le niveau d'organisation retenu au cours de cette thèse, à savoir celui de l'espèce. En effet, l'analyse de partition hiérarchique conduit à des contributions indépendantes très différentes de chacune des variables environnementales selon l'espèce (Fig. 8). Par exemple, la variable G a une contribution indépendante variant de 2.1 % (saumon atlantique) à 61.7 % (grémille). La distribution des différentes espèces ne serait donc pas forcément déterminée par les mêmes facteurs, vraisemblablement car les espèces ont toutes des exigences et des tolérances écologiques différentes (Oakes *et al.* 2005). Par exemple, nous avons mis en évidence que les espèces ayant de fortes exigences thermiques sont principalement sensibles à la température moyenne, alors que la position le long du gradient amont-aval influence essentiellement les espèces préférant les parties aval des réseaux hydrographiques. La spécificité des déterminants environnementaux de la distribution des poissons est cohérente avec d'autres études ayant montré que la plupart des variables environnementales considérées sont importantes pour au moins une espèce, mais qu'il est quasiment impossible de trouver une variable importante pour toutes les espèces (Olden & Jackson 2002 ; Olden 2003 ; Oakes *et al.* 2005 ; Pont *et al.* 2005).

Les modèles de distribution construits pour chaque espèce individuellement sont également très différents d'une espèce à l'autre, les variables retenues n'étant pas forcément identiques. Leurs performances explicatives et prédictives sont contrastées, indiquant que certaines espèces sont moins bien modélisées que d'autres à l'aide des facteurs d'habitat et climatiques considérés. Enfin, les réponses écologiques des espèces à ces paramètres sont également toutes différentes bien que des tendances soient communes à plusieurs espèces (Fig. 9). Par exemple, plusieurs espèces présentent une réponse en cloche au gradient longitudinal (chabot, loche de rivière, lamproie de Planer, vairon, vandoise) révélant que ces espèces affectionnent plus particulièrement des zones positionnées ni trop à l'amont, ni trop à l'aval des réseaux hydrographiques (zones intermédiaires). Les autres espèces ont plutôt tendance à augmenter leur probabilité de présence en se rapprochant des parties aval (e.g., brème commune, ablette, chevesne, perche), même si cette tendance reste assez peu marquée pour un petit nombre d'entre elles (e.g., poisson-chat, grémille). Seule la truite fario a un comportement opposé.

L'ensemble de ces résultats met en évidence l'importance d'une approche de modélisation basée sur les espèces étant donné que toutes les espèces de poisson ne répondent pas similairement aux contraintes locales et régionales de leur environnement (Olden 2003 ; Pont *et al.* 2005). Ceci peut conduire à des performances de modélisation très contrastées et rendre même inadaptée la modélisation de la réponse d'une espèce à certains paramètres environnementaux. Pourtant, à ce jour, la plupart des études qui se sont penchées sur des assemblages de poissons constitués d'un nombre relativement important d'espèces ont (1) utilisé des métriques simples permettant de résumer la structure de l'assemblage telles que la

richesse spécifique (e.g., Rathert *et al.* 1999; Taylor *et al.* 2006; Ibanez *et al.* 2007), (2) classifié les espèces en guildes, c'est-à-dire des groupes d'espèces partageant des attributs communs (e.g., trophiques, reproductifs) (e.g., Ibarra *et al.* 2003; Wang *et al.* 2003; Chu *et al.* 2008) ou (3) utilisé des approches multivariées afin de grouper les espèces ayant des réponses communes à un ou plusieurs facteurs environnementaux (e.g., Taylor *et al.* 1993; Brazner *et al.* 2005). Mais la réponse individuelle de chaque espèce a été moins souvent étudiée (mais voir Oberdorff *et al.* 2001; Olden & Jackson 2002; Oakes *et al.* 2005; Pont *et al.* 2007).



Figure 9: Probabilité de présence de 28 espèces de poisson le long du gradient longitudinal réparti en huit classes de l'amont vers l'aval. Les probabilités de présence sont prédites par des GAM calibrés sur un jeu de données du bassin hydrographique Adour-Garonne. Cf. tab. 1 pour les codes des espèces.

IV. IMPLICATIONS POUR L'EVALUATION DES IMPACTS POTENTIELS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES POISSONS DES RIVIERES FRANÇAISES

Les résultats détaillés dans ce chapitre ont des implications importantes pour la suite de cette thèse. Tout d'abord, ils confirment qu'il est essentiel de se situer au niveau de l'espèce pour prédire les réponses des poissons à des perturbations environnementales de façon pertinente. Projeter directement les impacts des changements climatiques sur les assemblages pourrait masquer d'éventuelles conséquences négatives sur certaines espèces. Par exemple, il pourrait être prédit que la richesse spécifique d'un assemblage ne sera pas modifiée par le changement climatique du fait d'un équilibre entre les « extinctions » et les « colonisations » locales, alors que des espèces rares ou à forte valeur patrimoniale pourraient disparaître localement et être remplacées par des espèces communes.

Deuxièmement, ces résultats montrent que les modèles de distribution d'espèces de poisson doivent être construits en utilisant à la fois des variables climatiques et des variables physiques décrivant l'habitat local et la position au sein du réseau hydrographique. Au cours des dernières années, la question de savoir si les modèles de distribution d'espèces doivent inclure d'autres facteurs environnementaux (e.g., type de sol, utilisation des sols, topographie, géologie) que les variables climatiques a été longuement discutée (Pearson & Dawson 2003 ; Dormann 2007). L'utilisation de modèles strictement bioclimatiques a souvent été justifiée par le fait que le climat serait le principal déterminant de la niche écologique des espèces à large échelle (continent), alors que les autres facteurs environnementaux interviendraient à des échelles plus fines (régionale ou locale) (Pearson & Dawson 2003 ; Pearson *et al.* 2004 ; Parviainen *et al.* 2008). Pearson & Dawson (2003) ont d'ailleurs proposé de prendre en compte les facteurs topographiques lorsque l'étendue de l'étude est régionale (i.e., inférieure à 2000 km). Suivant cette recommandation et les résultats présentés dans ce chapitre, j'ai donc choisi d'évaluer les impacts du changement climatiques et non climatiques.

Enfin, l'ensemble des variables climatiques et physiques étudiées dans *P1* ont été conservées pour les études suivantes étant donné les performances explicatives et prédictives correctes obtenues pour la plupart des espèces. Néanmoins, cette première étude se limitant à la température pour décrire le climat, j'ai choisi d'inclure également les précipitations dans la suite de cette thèse.

CHAPITRE 3

Modélisation des patrons actuels et futurs de distribution des espèces de poisson : incertitudes et approches d'ensembles



Phoxinus phoxinus
A différents stades de la procédure de modélisation détaillée dans le premier chapitre de cette thèse, plusieurs décisions méthodologiques doivent être prises, soit arbitrairement, soit après d'éventuelles analyses. Ces choix peuvent influencer fortement les sorties des modèles de distribution d'espèces ainsi que leurs performances explicatives et/ou prédictives (Barry & Elith 2006 ; Heikkinen *et al.* 2006). Les sources d'incertitude⁹ sont diverses et peuvent être liées à la qualité des données et à leur disponibilité, à la modélisation statistique ou aux prédictions. Une liste non exhaustive de ces sources d'incertitude est fournie dans le tableau 3. Lorsque les modèles de distribution d'espèces servent à projeter les changements potentiels de distribution dus au changement climatique, les sources d'incertitude sont encore plus nombreuses vu le nombre important de GCM et de GES disponibles (cf. encadré 1 et chapitre 1). La figure 10 illustre par exemple que l'augmentation de température moyenne à la surface du globe pour la fin du $21^{\text{ème}}$ siècle sous le scénario A2 pourrait varier de +2.5 à +4.5°C et le pourcentage de précipitation de +2 à +8 % selon le GCM. De même, le réchauffement pourrait être plus intense sous le scénario A2 que B1 (Fig. 10).



Figure 10: Variabilité des projections de changement climatique entre GCM (gauche) et GES (droite). La colonne de gauche représente les séries temporelles de l'augmentation de température en surface (haut) et de changement de précipitations (bas) prédites par 23 GCM pour le scénario A2. Les valeurs sont des moyennes annuelles comparées à la moyenne sur la période 1980-1999. Le trait noir épais (points noirs) représente la moyenne de ces 23 GCM. La colonne de droite représente le changement de température en surface projeté en moyenne par les 23 GCM pour la période 2046-2065 par rapport à la période 1980-1999 sous les scénarios B1 (haut) et A2 (bas) du SRES.

Source : Meehl et al. (2007)

⁹ Dans ce chapitre, les termes incertitude et variabilité sont utilisés de façon synonyme pour décrire les variations dans les sorties des modèles de distribution d'espèces.

Tableau 3 : Liste non	exhaustive de	s facteurs pouvant	conduire à de la	a variabilité entre	différents 1	modèles de
distribution d'espèces.	Des référence	s bibliographiques	ayant étudié ces	sources d'incerti	tude sont c	itées à titre
d'illustration.						

	Sources d'incertitude	Références bibliographiques	
Données	 Taille de l'échantillon Nombre de sites / étendue géographique Prévalence de l'espèce 	Stockwell & Peterson 2002 ; Kadmon <i>et al.</i> 2003 ; Araujo <i>et al.</i> 2005b ; Wisz <i>et al.</i> 2008b ; Roura- Pascual <i>et al.</i> 2009	
	Erreurs d'échantillonnage / qualité des données	Kadmon <i>et al.</i> 2003 ; Dormann <i>et al.</i> 2008a ; Graham <i>et al.</i> 2008 ; Osborne & Leitao 2009	
	Sélection des variables explicatives	Beaumont <i>et al.</i> 2005 ; Hartley <i>et al.</i> 2006 ; Dormann <i>et al.</i> 2008b	
	Corrélation entre les variables explicatives	Dormann et al. 2008a	
Modélisation	Type de méthodes statistiques (SDM)	Olden & Jackson 2002 ; Thuiller 2003, 2004 ; Araujo <i>et al.</i> 2005b ; Araujo <i>et al.</i> 2006 ; Elith <i>et al.</i> 2006 ; Lawler <i>et al.</i> 2006 ; Pearson <i>et al.</i> 2006 ; Guisan <i>et al.</i> 2007 ; Crossman & Bass 2008 ; Dormann <i>et al.</i> 2008a ; Sharma & Jackson 2008 ; Roura- Pascual <i>et al.</i> 2009	
	 Paramétrisation des modèles statistiques Valeurs des paramètres Critères de sélection des variables et des modèles Prise en compte de l'autocorrélation spatiale 	Araujo & Guisan 2006 ; Elith <i>et al.</i> 2006 ; Maggini <i>et al.</i> 2006 ; Pearson <i>et al.</i> 2006 ; Segurado <i>et al.</i> 2006 ; Dormann <i>et al.</i> 2008a	
Prédictions actuelles	Seuil de transformation des probabilités en valeurs binaires	Thuiller 2004 ; Araujo <i>et al.</i> 2005b ; Liu <i>et al.</i> 2005 ; Araujo <i>et al.</i> 2006	
Projections futures	Scénarios d'émission de gaz à effet de serre (GES)	Thuiller 2004 ; Tuck <i>et al.</i> 2006 ; Beaumont <i>et al.</i> 2008 ; Dormann <i>et al.</i> 2008a ; Mika <i>et al.</i> 2008 ; Lawler <i>et al.</i> 2009	
	Modèles de circulation générale (GCM)	Tuck <i>et al.</i> 2006 ; Beaumont <i>et al.</i> 2008 ; Mika <i>et al.</i> 2008 ; Bradley 2009 ; Durner <i>et al.</i> 2009	
	Variabilité interne des GCM	Beaumont et al. 2007	
	Scénarios de dispersion des espèces	Peterson 2003b ; Midgley et al. 2006	

Dans ce contexte, il semble légitime de s'interroger sur la pertinence des prédictions des impacts du changement climatique issues par exemple d'un unique jeu de données, d'une seule méthode statistique, d'une seule paramétrisation ou d'un seul GCM. Face à cette variabilité, une solution qui a été proposée est l'utilisation d'approches d'ensembles dans lesquelles toute une série de modèles est construite (Araujo & New 2007). Ces modèles sont issus de la combinaison de différentes modalités de plusieurs sources d'incertitude, par exemple plusieurs méthodes statistiques combinées à plusieurs paramétrisations et plusieurs GES. Puis, des techniques appropriées sont appliquées pour étudier la gamme de prédictions

issues de cet ensemble de modèles ou pour en extraire la partie consensuelle. Ces approches d'ensembles et de consensus sont très attractives puisqu'elles permettent de prendre en compte la variabilité entre les prédictions. Bien que très communes dans des champs disciplinaires telles que la météorologie (e.g., Milly *et al.* 2005 ; Weigel *et al.* 2008) ou l'économie (e.g., Gregory *et al.* 2001), elles n'ont pourtant été appliquées à l'écologie que depuis récemment (e.g., Thuiller 2004 ; Araujo *et al.* 2005b, 2006 ; Crossman & Bass 2008 ; Barbet-Massin *et al.* 2009 ; Lawler *et al.* 2009 ; Marmion *et al.* 2009b ; Roura-Pascual *et al.* 2009).

L'objectif de ce chapitre est donc de considérer plusieurs facteurs pouvant induire une variabilité dans les sorties des modèles de distribution d'espèces, à la fois dans les prédictions des patrons de distribution actuelle, dans les projections des patrons de distribution face à un changement climatique, et dans les qualités prédictives. Une solution permettant la prise en compte de cette incertitude est proposée et discutée. L'influence éventuelle de certaines caractéristiques biologiques des espèces sur les sorties des modèles est également abordée. Ces points ont été traités dans P2, P3 et C1.

I. PREDICTIONS DES PATRONS DE DISTRIBUTION ACTUELLE DES ESPECES DE POISSON : QUELLE(S) METHODE(S) STATISTIQUE(S) CHOISIR ?

Bien que les différences entre les performances des méthodes statistiques et leurs prédictions aient été largement démontrées au cours des dernières années (e.g., Segurado & Araujo 2004 ; Elith *et al.* 2006 ; Lawler *et al.* 2006 ; Pearson *et al.* 2006 ; Guisan *et al.* 2007 ; Evangelista *et al.* 2008 ; Roura-Pascual *et al.* 2009), nous avons choisi de modéliser la distribution actuelle des espèces de poisson dans les rivières françaises en utilisant huit méthodes statistiques différentes (cf. chapitre 1). Les prédictions des huit SDM ainsi que leurs performances prédictives ont ensuite été comparées au niveau de l'espèce et de l'assemblage.

A. Comparaison des distributions actuelles prédites

Une ACP a été réalisée sur les prédictions des distributions actuelles des espèces de poisson issues des huit SDM (Thuiller 2004). Le premier axe de cette ACP résume les patrons cohérents dans la distribution prédite des espèces et reflète ainsi la tendance générale suivie par les huit SDM (Marmion *et al.* 2009b). Nous avons trouvé que ce premier axe explique

69.7 à 94.1 % (84.5 % en moyenne) de la variabilité totale entre les prédictions selon l'espèce considérée, indiquant que les distributions prédites par les huit méthodes individuelles sont relativement cohérentes même si les différences sont plus marquées pour certaines espèces. On retrouve ce résultat lorsque les prédictions des modèles sont comparées d'un point de vue spatial. La figure 11 illustre la distribution observée du barbeau méridional ainsi que les distributions prédites par les huit SDM. Même si, à première vue, les cartes semblent très différentes, on peut remarquer que la zone géographique où le barbeau méridional est observé (bassin méditerranéen) est bien prédite par tous les modèles, et que la grande majorité des absences le sont également (nord-est, Bretagne). Toutefois, des zones d'incohérence entre modèles sont observables (e.g., sud-ouest) ce qui illustre l'importance de considérer plusieurs méthodes statistiques pour prédire la distribution actuelle de cette espèce.



Figure 11 : Distributions observée et prédites par les huit méthodes statistiques du barbeau méridional.

B. Comparaison des performances prédictives

Les huit méthodes statistiques utilisées ont toutes des performances correctes pour prédire la distribution des espèces et la composition des assemblages. L'AUC varie en moyenne de 0.72 à 0.85 (moyenne sur 100 répétitions et 35 espèces) selon le SDM suggérant des qualités prédictives correctes (Swets 1988). De la même façon, le pourcentage de bonnes prédictions est compris entre 73 et 78 % ce qui indique que les modèles statistiques prédisent correctement l'absence ou la présence d'une espèce dans environ trois cas sur quatre (Fig. 12a). L'indice de similarité entre assemblages observés et assemblages prédits varie quant à lui entre 0.73 et 0.84. Globalement, les arbres de classification (CART) ont les moins bonnes performances prédictives et les *Random Forest* (RF) les meilleures. Ce résultat est confirmé par le classement des méthodes selon la valeur d'AUC (Fig. 12b). En moyenne sur les 35

espèces, les CART ont l'AUC le plus faible dans la quasi-totalité des 100 répétitions, tandis que les RF ont le meilleur AUC dans presque 30 % des répétitions. Les GAM, les GLM et les ABT font généralement partie des quatre meilleures techniques. Par contre, ce classement des méthodes est moins net lorsque l'on compare l'AUC moyen sur les 100 répétitions prédit pour chaque espèce par les huit SDM (Fig. 12c). En effet, il est impossible de trouver une méthode possédant les meilleures qualités prédictives pour toutes les espèces simultanément. Par exemple, cinq espèces sont les mieux prédites par les GAM, quatre par les GLM et 19 par les RF.



Figure 12: Performances prédictives des huit méthodes statistiques individuelles et d'un modèle moyen combinant les prédictions de ces huit SDM. (a) Performances prédictives au niveau de l'espèce (pourcentage de bonnes prédictions) et de l'assemblage (indice de similarité). Chaque carré correspond à un jeu de validation, les ronds correspondent à la moyenne sur les 100 répétitions. Cf. chapitre 1 pour les codes des méthodes statistiques. (b) Classement des méthodes en fonction de l'AUC moyen calculé sur les 35 espèces pour chacune des 100 répétitions. Pour chaque répétition, les modèles ont été classés de 1 (AUC le plus bas) à 9 (AUC le plus haut). (c) Classement des méthodes en fonction de l'AUC moyen calculé sur les 100 répétitions pour chacune des 35 espèces. Pour chaque espèce, les modèles ont été classés de 1 à 9.

L'ensemble de ces résultats révèle que les différentes méthodes statistiques étudiées sont relativement cohérentes et sont capables de prédire convenablement la distribution actuelle des espèces. Néanmoins, il s'avère que certaines méthodes statistiques ont de meilleures performances prédictives que d'autres, mais qu'il est impossible de mettre en évidence une méthode qui soit meilleure que les autres pour toutes les espèces simultanément (Thuiller 2003 ; Segurado & Araujo 2004). De plus, les prédictions des patrons de distribution actuelle peuvent manquer de cohérence entre les méthodes statistiques dans certaines zones géographiques, notamment pour prédire les absences. Par conséquent, il semble délicat de

choisir arbitrairement une seule méthode statistique pour modéliser la distribution actuelle des espèces de poisson, et la question de savoir quelle méthode statistique retenir reste entière.

II. PROJECTIONS DES PATRONS FUTURS DE DISTRIBUTION DES ESPECES : LES FACTEURS D'INCERTITUDE

La question abordée dans le paragraphe précédent est également fondamentale lorsque les modèles de distribution d'espèces sont utilisés pour projeter les effets du changement climatique dans le futur. En effet, une interrogation réside dans la façon dont les modèles statistiques se comportent pour extrapoler des projections en dehors de la gamme de données sur laquelle ils ont été calibrés (Pearson *et al.* 2006 ; Elith & Graham 2009). Ainsi, il a été montré que de légères différences entre les prédictions de distribution actuelle issues de différentes techniques de modélisation pourraient être exacerbées dans le futur (Thuiller 2003). De plus, il n'est pas certain que la méthode statistique prédisant le mieux la distribution actuelle d'une espèce soit également celle qui permettra d'évaluer les impacts du changement climatique de façon optimale (Thuiller 2003, 2004 ; Araujo *et al.* 2005a). A ces interrogations liées au choix de la méthode statistique ou aux données viennent s'ajouter des facteurs de variabilité supplémentaires lorsque les SDM sont utilisés pour évaluer les effets du changement climatique (tab. 3 : GCM, GES).

Dans *P3*, nous avons donc choisi de projeter les patrons de distribution future potentielle des espèces de poisson pour un grand nombre de combinaisons de plusieurs modalités de quatre facteurs d'incertitude : le jeu de données initial (Data), la méthode statistique (SDM), le modèle climatique (GCM) et le scénario d'émission de gaz à effet de serre (GES). Au total, 8400 projections (100 Data x 7 SDM x 3 GCM x 4 GES) de changement de distribution¹⁰ (SRC) ont été simulées pour chacune des 35 espèces de poisson étudiées. Cet ensemble de projections a été comparé, puis la part de variabilité entre ces projections due à chaque facteur d'incertitude a été quantifiée à l'aide d'un GLM reliant les projections de SRC aux modalités des quatre facteurs d'incertitude. Une mesure de la déviance expliquée par chaque facteur a ainsi été fournie.

¹⁰ Le changement de distribution d'une espèce (SRC, *species range change*) est calculé comme la différence entre le nombre de sites inoccupés actuellement par l'espèce qui pourraient devenir potentiellement favorables, et le nombre de sites occupés actuellement par l'espèce dont les conditions environnementales pourraient devenir défavorables à son maintien, cette différence étant pondérée par le nombre de sites actuellement favorables à l'espèce.

Nous avons trouvé que les projections de SRC sont très variables selon la combinaison Data x SDM x GCM x GES (Fig. 13). Cette variabilité est plus importante en 2050 et en 2080 qu'en 2020. Par exemple, en 2080, le changement de distribution pourrait varier en moyenne sur les 35 espèces de +4.9 à +255.7 % selon la combinaison. Ce résultat indique que les impacts du changement climatique sur les poissons pourraient aller de « très faibles changements de distribution » à « grandes expansions », ce qui n'est absolument pas informatif si ces projections doivent ensuite être utilisées pour prendre des mesures concrètes de conservation.



Figure 13 : Fonctions de densité de probabilité pour les 8400 projections de changement de distribution. Le SRC moyen sur les 35 espèces a été calculé pour chacune des 8400 projections. Le graphique représente la distribution de ces 8400 valeurs pour trois périodes : 1991-2020 (bleu), 2021-2050 (vert) et 2051-2080 (rouge).

La variabilité des projections est confirmée par une ACP réalisée sur les 8400 projections de distribution future potentielle montrant que seule 57 % de la variation au sein des projections peut être résumée par le premier axe. Néanmoins, ce pourcentage de consensus est très variable d'une espèce à l'autre (de 30.8 % pour la grémille à 69.9 % pour le goujon) indiquant que les facteurs d'incertitude peuvent conduire à des projections très incohérentes pour certaines espèces et relativement cohérentes pour d'autres.

Pour les trois périodes étudiées, la variabilité des 8400 projections est principalement expliquée par la méthode statistique, bien que la contribution relative des SDM diminue au cours du temps de 51.2 % en moyenne en 2020 à 28.9 % en 2080 (Fig. 14). Les GCM sont la deuxième source de variabilité des projections. A l'inverse des SDM, leur contribution relative augmente plus l'avenir est lointain et se rapproche de celle des SDM pour la période 2051-2080. La part de variabilité due aux jeux de données initiaux ou aux GES est faible quelle que soit la période étudiée. On peut toutefois noter une très légère augmentation de la contribution des GES à la fin du 21^{ème} siècle. Enfin, la proportion de variabilité expliquée par chaque facteur d'incertitude est très variable suivant l'espèce considérée (Fig. 14).



Figure 14 : Pourcentage de déviance expliquée par chaque facteur d'incertitude (Data, SDM, GCM, GES) d'après un GLM reliant les 8400 projections de SRC aux quatre facteurs d'incertitude (un GLM pour chacune des 35 espèces) pour trois périodes : 1991-2020 (bleu), 2021-2050 (vert) et 2051-2080 (rouge).

Ces résultats corroborent ceux d'une étude récente menée par Dormann *et al.* (2008a) qui ont mis en évidence que les différentes étapes de modélisation, notamment le choix du modèle statistique, sont à l'origine d'une plus grande variation dans les changements de distribution projetés pour une espèce de passereau en Allemagne que les scénarios de changement climatique. Des tendances similaires avaient été mises en évidence précédemment (Thuiller 2004 ; Araujo *et al.* 2006). De plus, l'importante contribution des méthodes statistiques à l'incertitude des projections est également cohérente avec les nombreuses études ayant montré que les projections de la distribution des espèces peuvent être contrastées selon la méthode choisie (e.g., Thuiller 2003 ; Lawler *et al.* 2006 ; Roura-Pascual *et al.* 2009).

L'importance relative des GCM dans la variabilité des projections, notamment à la fin du $21^{\text{ème}}$ siècle, est un résultat particulièrement intéressant étant donné que leur influence a reçu jusque maintenant assez peu d'attention comparée à celle des SDM (mais voir Thuiller 2004 ; Araujo *et al.* 2006 ; Mika *et al.* 2008 ; Durner *et al.* 2009 ; Lawler *et al.* 2009). Nos résultats suggèrent que les projections des futures distributions pourraient être aussi sensibles au choix du GCM qu'à celui du SDM en 2080, ce qui s'explique notamment par l'augmentation des divergences entre GCM plus le futur est éloigné (Meehl *et al.* 2007). Il est donc essentiel de prendre en compte cette source d'incertitude dans les études à venir évaluant les impacts des changements climatiques sur la biodiversité (Beaumont *et al.* 2008 ; Watson 2008). Par contre, la considération de plusieurs scénarios d'émission de gaz à effet de serre est plus discutable au vu de leur faible contribution relative à la variabilité des projections.

III. COMMENT PRENDRE EN COMPTE LA VARIABILITE DANS LES PREDICTIONS DES PATRONS DE DISTRIBUTION ACTUELLE ET FUTURE ? LES APPROCHES DE CONSENSUS

Les résultats présentés dans les deux sections précédentes mettent en évidence la nécessité de considérer un ensemble de projections issues au moins de plusieurs techniques de modélisation, et si possible de plusieurs modèles climatiques, lorsque l'on cherche à évaluer les impacts du changement climatique sur la distribution de la biodiversité. Néanmoins, il est évident que présenter directement les sorties de cet ensemble est peu pertinent si l'on souhaite fournir des évaluations d'impact concrètes dans un but de préservation ou de conservation. A ces fins, on s'attachera plutôt à présenter une réponse « moyenne » ainsi qu'une évaluation de l'incertitude liée à cette réponse.

Traditionnellement, la plupart des études qui ont utilisé une approche d'ensembles ont cherché à identifier le « meilleur » modèle parmi un ensemble de prédictions, en se basant généralement sur une mesure de performances prédictives (e.g., Segurado & Araujo 2004 ; Elith *et al.* 2006 ; Lawler *et al.* 2006 ; Sharma & Jackson 2008). Une approche alternative recommandée par Araujo & New (2007) est de prendre en compte la variabilité contenue dans l'ensemble de projections à l'aide d'approches de consensus.

Parmi les différentes méthodes permettant de construire des prédictions consensuelles (Marmion *et al.* 2009b), nous avons choisi de combiner l'ensemble de prédictions en utilisant la valeur moyenne des prédictions calculée sur les différentes méthodes statistiques, pour les prédictions actuelles et les projections futures respectivement. En effet, la méthode statistique est la source majeure de variation dans les prédictions de distribution actuelle et future (cf. paragraphes I et II) et l'approche de consensus basée sur une simple moyenne apparaît aussi performante que des méthodes plus sophistiquées (Armstrong 1989 ; Clemen 1989 ; Marmion *et al.* 2009b).

Pour vérifier la pertinence de cette approche de consensus basée sur la moyenne, nous avons évalué les performances prédictives de ce modèle moyen¹¹, et nous les avons comparées aux performances des modèles statistiques individuels (Fig. 12, « Moyenne »). Globalement, aussi bien au niveau de l'espèce qu'à celui de l'assemblage, le modèle moyen a significativement de meilleures performances prédictives que tous les modèles individuels

¹¹ Par souci de simplicité, le terme « modèle moyen » est utilisé pour désigner les prédictions issues de la moyenne de l'ensemble de prédictions. Toutefois, il est important de noter que ce modèle moyen est purement théorique et n'a jamais été construit à proprement parler. Seules les prédictions issues de plusieurs méthodes statistiques ont été moyennées.

(méthode des couples, P<0.001), à l'exception de la mesure de bonnes prédictions calculée pour les *Random Forest* (Fig. 12a). De plus, en terme d'AUC, ce modèle moyen se classe parmi les trois meilleurs modèles dans plus de 80 % des répétitions (Fig. 12b), et parmi les deux meilleurs pour 31 des 35 espèces étudiées (Fig. 12c).

La méthode de consensus basée sur la moyenne de l'ensemble de prédictions issues de plusieurs méthodes statistiques semble donc être particulièrement performante pour prédire la distribution actuelle des espèces de poisson et permet de prendre en compte une partie importante de la variabilité entre les prédictions mise en évidence précédemment. Ce résultat est cohérent avec des études récentes ayant montré que les performances des modèles individuels de distribution d'espèce peuvent être améliorées par l'utilisation de méthodes de consensus (e.g., Araujo *et al.* 2005b ; Crossman & Bass 2008 ; Marmion *et al.* 2009b).

IV. Les caracteristiques de distribution des especes peuvent-elles influencer les sorties des modeles de distribution ?

Les caractéristiques écologiques des espèces sont susceptibles d'avoir un effet sur les sorties des modèles de distribution en influençant la qualité des données disponibles ou en rendant difficile la modélisation statistique de la relation entre une espèce et son environnement (McPherson & Jetz 2007). Plusieurs études se sont penchées sur l'influence potentielle de certains attributs géographiques sur les performances des modèles statistiques, tels que la prévalence (e.g., Manel *et al.* 2001), la distribution latitudinale (e.g., Segurado & Araujo 2004), l'autocorrélation spatiale (e.g., Boone & Krohn 1999) ou la rareté (e.g., Karl *et al.* 2000).

Dans ce contexte, nous avons choisi de tester si certaines caractéristiques décrivant les patrons de distribution des espèces peuvent influencer les sorties des modèles statistiques, aussi bien en terme de performances prédictives que de prédictions des patrons de la distribution actuelle et future des espèces. Ainsi, quatre caractéristiques de distribution ont été définies pour chacune des 35 espèces étudiées : l'étendue latitudinale de la distribution, son étendue altitudinale, son étendue le long du gradient amont-aval, et enfin, son étendue le long d'un gradient thermique. Ces quatre caractéristiques ont été reliées individuellement à plusieurs paramètres de sortie des modèles (e.g., performances prédictives, prédictions) en utilisant des GEE (*Generalized Estimation Equations*) afin de prendre en compte les relations phylogénétiques entre espèces (Paradis *et al.* 2004). En effet, des espèces phylogénétiquement

proches partagent souvent des caractéristiques communes et les espèces ne peuvent donc pas être considérées comme des points indépendants dans ce type d'analyses comparatives (Paradis & Claude 2002).

Globalement, ces analyses indiquent que les prédictions de la distribution actuelle par le modèle moyen sont meilleures (en terme d'AUC) pour les espèces ayant une distribution faiblement étendue le long d'un gradient de température ou d'altitude (tab. 4). La distribution actuelle de ces mêmes espèces est également prédite avec plus de cohérence entre méthodes statistiques que celle des espèces ayant une large distribution le long de ces deux gradients environnementaux. De plus, les résultats des GEE indiquent que le modèle moyen permet d'améliorer les qualités prédictives des modèles individuels de façon plus importante pour les espèces ayant des distributions peu étendues le long des quatre gradients environnementaux et géographiques. Enfin, il apparaît que les changements de distribution projetés en réponse au changement climatique sont plus cohérents pour des espèces ayant une grande distribution géographique (latitude ou le long du gradient amont-aval) ou de fortes exigences au niveau de la température ou de l'altitude.

Tableau 4 : Influence des caractéristiques de distribution des espèces de poisson sur les sorties des modèles statistiques d'après des *Generalized Estimation Equations* (GEE). Les GEE ont été appliquées : (1) au pourcentage de consensus entre les prédictions de distribution actuelle issues de huit SDM, (2) à la valeur d'AUC du modèle moyen, (3) au changement d'AUC dû à l'application d'un modèle moyen (i.e., différence entre l'AUC du modèle moyen et l'AUC moyen calculé sur les huit SDM individuels) et (4) à une mesure de variabilité entre les projections de changements de distribution future pour 2080 (i.e., erreur-standard sur les 8400 projections).

	Etendue de la distribution			
Sorties des modèles	Latitude	Température	Gradient amont-aval	Altitude
Consensus entre les prédictions actuelles	ns	-0.423	ns	-0.001
AUC du modèle moyen	ns	-0.038	-0.038	-0.001
Changement d'AUC dû au modèle moyen	-0.041	-0.081	-0.049	-0.084
Variabilité entre les projections futures	-0.001	0.407	-0.185	0.002

Note : Les valeurs données dans le tableau correspondent aux estimations des coefficients significatifs après une correction de Bonferroni (ns, non significatif). Les effets des quatre caractéristiques de la distribution des espèces ont été testés individuellement sur chaque paramètre de sortie du modèle après avoir pris en compte la phylogénie et la prévalence de l'espèce.

Une partie de ces résultats est donc cohérente avec de nombreuses études qui ont montré que la distribution d'espèces possédant des exigences écologiques strictes est généralement mieux prédite que celle d'espèces tolérantes à une grande variété d'habitats (e.g., Segurado & Araujo 2004 ; Luoto *et al.* 2005 ; Guisan *et al.* 2007 ; McPherson & Jetz 2007 ; Evangelista *et al.* 2008 ; Franklin *et al.* 2009 ; Marmion *et al.* 2009a). Ceci serait

principalement dû au fait qu'il est plus facile de modéliser la niche écologique d'espèces spécialistes. Toutefois, la plupart de ces études ont aussi montré que les espèces occupant des zones géographiques faiblement étendues (e.g., latitude) sont également mieux prédites que celles étant largement distribuées, ce que nous n'avons pu que partiellement mettre en évidence (tab. 4). Quant à l'influence potentielle des caractéristiques écologiques des espèces sur la cohérence des prédictions au sein d'un ensemble ou sur l'utilité des approches de consensus, elle n'a, à notre connaissance, jamais été abordée, empêchant une comparaison de nos résultats avec d'autres études.

Ces résultats apparaissent donc particulièrement prometteurs puisqu'ils indiquent que, d'une part, la distribution actuelle des espèces « spécialistes » (i.e., avec des distributions restreintes le long des deux gradients environnementaux considérés) est généralement mieux prédite, de façon plus consensuelle et bénéficie d'une amélioration des performances prédictives liée à l'utilisation d'une approche de consensus plus importante que la distribution des espèces « généralistes ». D'autre part, la distribution future potentielle de ces espèces « spécialistes » serait projetée avec moins de variabilité que les « généralistes » malgré la combinaison de plusieurs sources d'incertitude. Cependant, ces deux résultats sont issus d'analyses conduites indépendamment (P2 vs. P3) et ne nous permettent pas de conclure significativement que les espèces dont la distribution est bien prédite actuellement (i.e., spécialistes) sont également celles dont la distribution sera prédite avec le moins de variabilité dans le futur. Cette hypothèse reste donc à vérifier, mais sa validation pourrait être particulièrement utile pour les gestionnaires de la biodiversité (e.g., confiance accordée aux projections des modèles des espèces spécialistes) et pour les bio-modélisateurs (e.g., orientation des efforts vers l'amélioration des modèles des espèces généralistes, importance des approches d'ensembles pour les espèces généralistes).

V. LA VARIABILITE ENTRE LES PROJECTIONS EST-ELLE STRUCTUREE SPATIALEMENT ?

Les prédictions de distribution actuelle et future potentielle obtenues au moyen de l'approche d'ensembles présentée dans ce chapitre nous ont également permis de nous interroger sur une éventuelle spatialisation de la variabilité entre les prédictions. En effet, une spatialisation de l'incertitude pourrait indiquer que les résultats obtenus dans certaines zones manquent de pertinence et devraient être considérés avec précaution (Hartley *et al.* 2006). A ce jour, de telles considérations sur la spatialisation des prédictions ont rarement été abordées bien que des cartes comparant les prédictions issues de plusieurs méthodes statistiques aient été fournies (e.g., Thuiller 2003; Brotons *et al.* 2004; Elith *et al.* 2006; Crossman & Bass 2008; Roura-Pascual *et al.* 2009). Ici, nous avons donc cherché à mettre en évidence des zones géographiques dans lesquelles les prédictions des modèles de distribution d'espèces étaient fortement cohérentes ou incohérentes.

La figure 15 illustre les distributions observées, prédites actuellement et projetées pour 2080 de trois espèces de poisson ayant des exigences écologiques contrastées. Globalement, la variabilité entre les prédictions semble spatialisée, aussi bien pour les prédictions actuelles que pour les projections futures, puisque l'on peut distinguer des zones de cohérence (zones géographiques dominées par des carrés rouges ou bleus) et des zones d'incohérence (teintes intermédiaires) bien individualisées. Les distributions observées des espèces sont bien prédites par toutes les techniques de modélisation (Fig. 15a-b, carrés rouges), mais on peut noter d'importantes divergences entre SDM en limite de distribution des espèces. Ce patron est vraisemblablement lié au fait que les probabilités d'occurrence prédites dans ces zones de bordure sont certainement proches du seuil qui a été retenu pour transformer les probabilités en présences-absences, certaines méthodes prédisant ainsi une absence tandis que d'autres prédisent une présence. En ce qui concerne la cohérence des 8400 projections de distribution future, on peut noter qu'elles s'accordent pour la très grande majorité des sites étudiés, aussi bien pour projeter les futures absences (chabot) que les futures présences (blageon, carassin) (Fig. 15c). Toutefois, il est possible de mettre en évidence des zones de divergence communes aux trois espèces : la Bretagne, la Normandie, l'Alsace et les zones de montagne (Alpes, Pyrénées, Massif Central).



Figure 15: Cartes représentant la distribution spatiale actuelle et future de trois espèces de poisson (chabot, blageon et carassin) : (a) distribution observée, (b) distribution actuelle prédite par les huit SDM et (c) distribution future potentielle projetée sous 8400 combinaisons de quatre facteurs d'incertitude (cf. texte pour détails). Pour (b), les prédictions en présences-absences des huit SDM ont été sommées. La cohérence entre les huit SDM est représentée par une échelle allant du bleu (les huit SDM prédisent une absence) au rouge (les huit SDM prédisent une présence) ; les couleurs intermédiaires représentent donc des stations où les prédictions entre les SDM sont incohérentes. Le principe est le même pour (c) mais la somme a été calculée sur les 8400 projections de distribution future. Le bleu indique que moins de 1000 combinaisons ont projeté une présence (donc au moins 7400 combinaisons ont projeté une absence), le rouge foncé indique que plus de 8000 combinaisons ont projeté une présence et les couleurs intermédiaires indiquent que les 8400 combinaisons ne sont pas ou peu cohérentes entre elles.

VI. IMPLICATIONS POUR L'EVALUATION DES IMPACTS POTENTIELS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES POISSONS DES RIVIERES FRANÇAISES

Au cours de ce chapitre, il a été mis en évidence que les sorties des modèles de distribution d'espèces combinant plusieurs sources d'incertitude (e.g., techniques de modélisation) sont relativement variables, aussi bien en terme de prédictions des patrons de distribution que de performances prédictives. Il apparaît donc fondamental de considérer plusieurs sources d'incertitude afin de produire des ensembles de prédictions lorsque l'on évalue les impacts du changement climatique sur la biodiversité (Araujo & New 2007). La prise en compte de plusieurs techniques de modélisation statistique doit constituer la base de ces approches d'ensembles (Thuiller 2004 ; Dormann *et al.* 2008a) à laquelle peuvent venir se superposer d'autres facteurs d'incertitude, en particulier les modèles climatiques produits par les climatologues. L'influence des deux autres sources de variabilité testées dans ce chapitre est nettement plus discutable.

Dans un second temps, il est essentiel de prendre en compte la variabilité de cet ensemble et de ne pas se contenter de la mettre en évidence. Pour cela, nous avons proposé une approche de consensus basée sur la moyenne des prédictions issues de plusieurs techniques de modélisation statistique (Marmion *et al.* 2009b). Cette approche résume ainsi la variabilité entre les prédictions et apparaît extrêmement performante, voire meilleure que les méthodes de modélisation individuelles. Une quantification de la variabilité entre les prédictions, soit au moyen de mesures telles que l'erreur-standard ou les intervalles de confiance, soit à l'aide de représentations cartographiques pertinentes, s'avère également indispensable pour attribuer un degré de confiance aux prédictions, qui pourront être ainsi utilisées à des fins de conservation ou de gestion (Hartley *et al.* 2006).

D'autre part, nos résultats suggèrent que certaines caractéristiques de la distribution des espèces peuvent influencer les sorties des modèles de distribution (Segurado & Araujo 2004 ; McPherson & Jetz 2007). En effet, les prédictions obtenues pour les espèces « spécialistes » peuvent être considérées avec plus de fiabilité que celles obtenues pour les « généralistes ». Par ailleurs, les zones géographiques situées en limite de distribution sont globalement des zones de prédictions divergentes entre méthodes statistiques, et les évaluations d'impact dans ces zones doivent donc être maniées avec précaution.

Enfin, il semblerait que les projections des distributions futures potentielles soient plus variables dans certaines zones géographiques (e.g., zones de montagne) laissant entrevoir une spatialisation des incertitudes. Ceci pourrait avoir des conséquences importantes sur l'évaluation des impacts du changement climatique au niveau des assemblages d'espèces (Hortal & Lobo 2006 ; Pineda & Lobo 2009). En effet, combiner les prédictions de plusieurs espèces pour lesquelles la distribution est projetée avec beaucoup d'incertitude dans des zones identiques pourrait conduire à une agrégation spatiale des erreurs, et ainsi, à une estimation biaisée des impacts potentiels du changement climatique dans ces zones.

CHAPITRE 4

Evaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les poissons des rivières françaises



Barbatula barbatula

Alors que les conséquences potentielles du changement climatique sur les poissons marins ont reçu une attention grandissante au cours des dernières années, notamment du fait de l'importance économique de ces organismes (e.g., Perry et al. 2005; Arnason 2007; Mackenzie et al. 2007; Dulvy et al. 2008), le nombre d'études concernant les poissons de rivière est plus restreint. Ces dernières ont majoritairement été conduites en Amérique du Nord (Minns & Moore 1995; Sinokrot et al. 1995; Eaton & Scheller 1996; Magnuson et al. 1997 ; Jackson & Mandrak 2002 ; Mohseni et al. 2003 ; Chu et al. 2005, 2008 ; Sharma et al. 2007) ou dans les régions arctiques (Lehtonen 1996 ; Lappalainen & Lehtonen 1997 ; Reist et al. 2006a,b). Elles se sont principalement focalisées sur les effets du changement climatique sur les salmonidés (Keleher & Rahel 1996 ; Nakano et al. 1996 ; Rahel et al. 1996 ; Crozier & Zabel 2006 ; Hari et al. 2006 ; Rieman et al. 2007 ; Crozier et al. 2008 ; Todd et al. 2008 ; Yates et al. 2008) ou sur d'autres espèces présentant un intérêt récréatif et/ou commercial (e.g., black-bass à petite bouche : Peterson & Kwak 1999 ; Jackson & Mandrak 2002 ; Shuter et al. 2002; Sharma & Jackson 2008). Les impacts potentiels du changement climatique sur les assemblages de poissons d'eau douce européens ont été plus rarement abordés (e.g., Daufresne et al. 2004 ; Graham & Harrod 2009 ; Lassalle & Rochard 2009) alors que l'Europe pourrait subir des modifications importantes et contrastées de son climat (Christensen et al. 2007). Par exemple, la température annuelle moyenne en Europe devrait augmenter plus que la température moyenne à la surface du globe (Fig. 16), avec un réchauffement plus intense dans le nord de l'Europe en hiver et plus intense en Méditerranée en été. La quantité de précipitations annuelles pourrait également augmenter dans le nord de l'Europe et diminuer en Méditerranée.



Figure 16: Changements de température annuelle moyenne projetés en Europe sous le scénario A1FI par le modèle HadCM3 (moyenne sur la période 2050-2080). Le changement est évalué par rapport à des moyennes sur la période 1961-1990.

Simuler la réponse des espèces de poisson européennes aux perturbations climatiques à venir s'avère donc crucial afin d'améliorer la compréhension des impacts potentiels du changement climatique sur la biodiversité aquatique et d'anticiper ces impacts.

A ce jour, les études ayant utilisé des modèles statistiques pour évaluer les conséquences du changement climatique sur la distribution des espèces de poisson se sont très souvent limitées à des variables climatiques pour décrire les patrons de distribution (e.g., Chu *et al.* 2005 ; Sharma & Jackson 2008) sans considérer les autres facteurs de l'habitat qui sont pourtant essentiels (cf. *P1*) (mais voir Minns & Moore 1995 ; Sharma *et al.* 2007 ; Lassalle & Rochard 2009). De plus, à l'exception des récents travaux de Sharma *et al.* (2007) qui ont modélisé la distribution actuelle du black-bass à petite bouche à l'aide de quatre méthodes statistiques différentes, les études se sont généralement limitées à une seule méthode en dépit de la diversité de méthodes disponibles (voir Elith *et al.* 2006 ; Heikkinen *et al.* 2006). Enfin, seules quelques études ont considéré les projections de plusieurs GCM et de plusieurs GES (Sharma *et al.* 2007 ; Chu *et al.* 2008).

Etant donné le manque de travaux concernant la réponse des espèces de poisson des rivières européennes aux changements climatiques en terme de modifications des patrons de distribution et de structure des assemblages, ainsi que les résultats présentés dans les deux chapitres précédents, l'objectif de ce dernier chapitre est d'évaluer qualitativement et quantitativement les impacts potentiels du changement climatique sur les poissons des rivières françaises en prenant en compte l'ensemble des résultats et des implications présentés auparavant.

A cette fin, ce chapitre se concentre sur la réponse individuelle de 35 espèces de poisson aux modifications climatiques projetées en France pour la seconde partie du $21^{\text{ème}}$ siècle (2051-2080). Pour chaque espèce, la réponse consensuelle basée sur la moyenne des projections issues de sept approches statistiques et de cent répétitions de la procédure de modélisation, est présentée afin de fournir une réponse prenant en compte une part importante de l'incertitude. Le choix du GCM ou du GES influençant faiblement les projections comparativement aux modèles statistiques (cf. *P3*), un seul GCM (HadCM3) et un seul scénario d'émission (A1FI) ont été retenus pour alléger la présentation des résultats. Le choix du scénario A1FI semble être conforté par une étude récente ayant mis en évidence que les émissions de CO₂ ont augmenté plus rapidement entre 2000 et 2004 que l'augmentation prédite par le scénario A1FI qui est pourtant le scénario le plus pessimiste formulé par l'IPCC (Raupach *et al.* 2007). L'étude des variations du climat au Quaternaire semble également suggérer que les scénarios intermédiaires de l'IPCC auraient tendance à sous-estimer le

changement climatique (Watson 2008). Enfin, un modèle couplant des données économiques et climatiques développé par le *Massachussetts Institute of Technology* prévoit une augmentation de température de 5.1°C pour 2100, valeur plus importante que celle de 4°C prédite par le scénario A1FI (Sokolov *et al.* 2009). Parmi les quatre scénarios testés dans cette thèse, le scénario A1FI semble donc être le plus probable en l'état actuel des connaissances.

Les réponses individuelles des 35 espèces de poisson ont ensuite été agrégées (stratégie « *predict first, assemble later* », Ferrier & Guisan 2006) afin d'évaluer les conséquences des changements climatiques sur les assemblages d'espèces en termes de diversité, de composition et de similarité.

I. IMPACTS POTENTIELS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA DISTRIBUTION DES ESPECES DE POISSON

A. Modifications de la probabilité d'occurrence

Soumis à de nouvelles conditions climatiques, un tronçon de cours d'eau peut devenir plus ou moins favorable à une espèce. Nous avons donc analysé l'évolution de la favorabilité des stations pour chacune des 35 espèces en comparant la probabilité de présence actuelle prédite par le modèle moyen et la probabilité de présence future projetée sous le scénario HadCM3 x A1FI (Fig. 17). Cette approche présente l'avantage d'analyser directement les valeurs brutes de probabilité d'occurrence prédites par les modèles statistiques sans avoir à passer par le choix d'un seuil permettant la transformation en données binaires. De plus, elle permet de présenter simultanément les impacts potentiels du changement climatique pour toutes les espèces de poisson et de prendre en compte la variabilité de leurs réponses entre les sites. Une valeur négative de changement de probabilité d'occurrence indique que le site pourrait devenir potentiellement moins favorable à l'espèce qu'il ne l'est actuellement, et *vice-versa*.

En moyenne, le changement de probabilité de présence prédit varie entre -36.6 % (truite fario) et +44.6 % (blageon). Bien que les changements de probabilité soient contrastés entre les espèces, quatre groupes de réponses ont été identifiés par une analyse de classification hiérarchique (Fig. 17).



Figure 17 : Changements de probabilité de présence prédits sous le scénario HadCM3 x A1FI pour la période 2051-2080. Le changement de probabilité de présence correspond à la différence entre les prédictions futures et actuelles issues du modèle moyen. La couleur des boîtes à moustaches représente le groupe de réponse dans lequel est classée chaque espèce à l'issue d'une analyse de classification hiérarchique. Cf. tab. 1 pour codes espèces.

Huit espèces (blageon, chevesne, anguille, barbeau, toxostome, spirlin, perche-soleil et saumon atlantique) forment le premier groupe (Fig. 17, bleu) : ces espèces répondent positivement au changement climatique et accroissent en moyenne leur probabilité d'occurrence de 25.3 %. La très grande majorité des stations pourrait devenir plus favorable à ces espèces qu'elles ne le sont actuellement. Un second groupe est constitué de 15 espèces (Fig. 17, vert) pour lesquelles une augmentation moyenne de probabilité d'occurrence de 10.1 % est prédite. Globalement, les stations pourraient devenir plus favorables à ces espèces, mais il faut toutefois noter que, pour la plupart de ces 15 espèces, un certain nombre de stations pourrait aussi diminuer leur favorabilité. Le troisième groupe est composé de dix espèces (Fig. 17, jaune). Certaines de ces espèces répondent très faiblement aux modifications du climat (brochet, épinoche, brème, lote, grémille, épinochette), tandis que d'autres (loche franche, vairon, perche, lamproie de Planer) ont des réponses très contrastées selon les stations (augmentation vs. diminution importante de la probabilité d'occurrence). Enfin, deux espèces forment le dernier groupe : le chabot et la truite fario. La probabilité d'occurrence de ces deux espèces pourrait diminuer de 33 % en moyenne sur les stations étudiées et elle ne devrait augmenter que dans un nombre restreint de stations pour le chabot et quasiment nul pour la truite.

B. Changements de distribution des espèces

La mesure de SRC définie dans le chapitre précédent permet d'étudier comment les espèces pourraient modifier l'étendue de leur distribution en réponse aux changements climatiques. Une valeur négative de SRC indique une réduction de l'étendue de la distribution, tandis qu'une valeur positive est synonyme d'expansion de la distribution. Les valeurs de SRC sont fournies dans le tableau 5 pour l'ensemble de 8400 projections et pour le scénario HadCM3 x A1FI.

De façon générale, on remarque que le changement de distribution projeté sous le scénario HadCM3 x A1FI est plus important que celui projeté par l'ensemble de 8400 projections, ce qui n'est pas surprenant puisque le scénario A1FI est le plus pessimiste des scénarios testés. De plus, les valeurs d'erreur-standard mesurées sur cet ensemble confirment une importante variabilité des impacts projetés. En se focalisant sur les résultats présentés pour HadCM3 x A1FI, on peut noter que seules cinq espèces (chabot, lamproie de Planer, perche, vairon et truite fario) pourraient réduire leur distribution (tab. 5, SRC < 0). Par exemple, la truite fario, espèce actuellement présente dans 69.9 % des stations, pourrait réduire sa distribution de 75.9 %. Les 30 autres espèces devraient occuper plus de stations dans le futur qu'elles n'en occupent actuellement (tab. 5, SRC > 0). Parmi ces espèces, une valeur de SRC comprise entre zéro et 100 est projetée pour 13 espèces indiquant que ces dernières pourraient être capables d'étendre leur distribution, sans toutefois la doubler. Néanmoins, pour des espèces largement distribuées actuellement, cette augmentation peut représenter un nombre de stations très important. Par exemple, le chevesne présent actuellement dans 48.4 % des stations pourrait occuper dans le futur 87 % des stations étudiées. Les 17 autres espèces pourraient au minimum doubler le nombre de stations occupées actuellement (tab. 5, SRC > 100). A titre d'illustration, le toxostome pourrait étendre sa distribution de 420 %, passant ainsi d'une prévalence de 13.1 % actuellement à 68.1 % dans le futur. De même, presque 85 % des stations pourraient être favorables dans le futur au blageon alors que seules 21.4 % le sont actuellement.

Tableau 5: Changement de distribution (SRC) projeté pour les 35 espèces de poisson étudiées. La seconde colonne correspond à la prévalence actuelle de l'espèce prédite par le modèle moyen (nombre de sites actuellement occupés / nombre de sites total), la troisième correspond au SRC moyen calculé sur l'ensemble de 8400 projections (cf. chapitre 3) et à son erreur-standard, et la quatrième colonne correspond au SRC moyen projeté sous le scénario A1FI du modèle HadCM3.

		SRC (%)	
Espèce	Prévalence actuelle (modèle moyen, %)	Ensemble de 8400 projections (moyenne ± erreur-standard)	HadCM3 x A1FI
Abb	30.7	17.1 ± 44.4	26.5
Ala	28.6	45.3 ± 24.9	54.6
Alb	24.8	56.6 ± 69.1	132.0
Amm	16.7	117.3 ± 76.4	198.0
Ana	40.5	49.4 ± 22.3	79.2
Bab	55.2	18.8 ± 16.2	18.8
Bar	27.5	83.5 ± 44.9	135.0
Bam	22.0	162.7 ± 97.8	229.5
Blb	22.1	57.2 ± 66.2	122.5
Cac	12.3	114.5 ± 124.0	199.5
Chn	16.8	57.5 ± 73.0	139.6
Cht	13.1	265.1 ± 129.2	420.0
Cog	48.3	-61.8 ± 17.5	-68.0
Cyc	23.2	81.2 ± 63.1	124.7
Esl	31.4	14.5 ± 27.2	30.0
Gaa	19.3	-13.6 ± 47.7	24.1
Gog	54.3	26.8 ± 11.3	25.1
Gyc	15.0	11.5 ± 48.6	36.3
Lap	35.9	-30.9 ± 31.1	-60.1
Lec	48.4	53.5 ± 20.5	80.5
Leg	22.7	106.5 ± 46.0	145.4
Lel	31.6	32.8 ± 25.3	63.4
Les	21.4	167.2 ± 152.3	295.0
Lol	11.9	43.1 ± 79.8	101.0
Pef	40.4	-2.7 ± 27.3	-9.8
Php	54.2	14.0 ± 22.8	-11.0
Pup	22.3	-2.8 ± 45.3	24.4
Rha	24.3	38.5 ± 61.2	100.8
Rur	44.4	27.4 ± 19.9	44.4
Sal	10.3	76.7 ± 116.6	167.9
Sas	10.4	109.6 ± 155.1	251.6
Sat	69.9	-50.8 ± 17.1	-75.9
Sce	28.9	35.7 ± 76.0	113.9
Tht	12.6	56.5 ± 88.7	163.3
Tit	36.6	34.9 ± 48.3	72.6

Afin d'analyser plus finement les modifications spatiales des patrons de distribution des espèces de poisson, nous avons comparé les distributions actuelle et future prédites par le modèle moyen. Les résultats sont présentés pour trois espèces ayant des réponses contrastées aux modifications du climat (Fig. 18).

Le modèle moyen prédit que le barbeau, espèce rhéophile¹² relativement commune en France, devrait étendre davantage sa distribution en réponse à un changement du climat. Cette espèce pourrait coloniser des rivières nouvellement favorables localisées dans les zones de montagne (Massif Central, Jura, Pyrénées) ou dans le nord-ouest de la France. Le nombre de stations occupées par le brochet devrait augmenter légèrement (tab. 5), mais cette espèce pourrait déplacer sa distribution. En effet, il serait susceptible de trouver des stations nouvellement favorables dans l'est de la France et dans les régions montagneuses, mais il pourrait par contre subir des extinctions locales à l'ouest de la France. Enfin, la truite fario, qui est actuellement distribuée dans les rivières froides des zones montagneuses et des zones côtières du nord-ouest de la France, pourrait être la plus sévèrement affectée par les modifications du climat. Aucune station ne pourrait lui devenir nouvellement favorable et elle pourrait donc assister à une forte réduction de sa distribution qui se limiterait alors aux parties les plus apicales des régions de montagne et aux rivières de Bretagne.



Figure 18 : Distributions prédites de trois espèces de poisson (barbeau commun, brochet et truite fario) pour la période actuelle et le futur (2051-2080, HadCM3 x A1FI). Les distributions prédites sont issues de la moyenne des prédictions de sept méthodes statistiques et de 100 répétitions.

¹²Se dit d'un organisme affectionnant les zones de courant.

Les cartes présentées dans le chapitre précédent (Fig. 15) permettent également d'évaluer les changements de distribution qui pourraient résulter des modifications du climat. Elles indiquent que la distribution du chabot pourrait être réduite à la Bretagne et à quelques stations situées dans les zones montagneuses, car la majeure partie de ses habitats actuels devrait devenir défavorable. Au contraire, le blageon et le carassin pourraient tous deux étendre leur distribution. Le blageon, actuellement présent essentiellement dans le bassin du Rhône, devrait se maintenir dans cette zone géographique et de nouvelles stations pourraient lui être favorables dans les plaines du sud-ouest et du nord-est de la France. Par contre, les zones de montagne ne deviendraient pas favorables à son établissement. Les tendances sont à peu près similaires pour le carassin, hormis le fait que sa distribution actuelle est plus hétérogène et moins localisée que celle du blageon.

C. Bilan

Les résultats présentés pour les changements de probabilité d'occurrence et de distribution sont globalement cohérents et suggèrent que toutes les espèces de poisson ne devraient pas être affectées de la même façon par le changement climatique. Parmi les 35 espèces étudiées, seules quelques unes devraient répondre négativement au changement climatique (truite fario et ses espèces accompagnatrices : chabot, vairon, lamproie de Planer) mais ces dernières pourraient subir des réductions d'habitat très importantes. La truite fario et le chabot pourraient être particulièrement vulnérables et disparaître dans plus de deux tiers des stations qu'elles occupent actuellement, ce qui s'explique par leurs fortes exigences thermiques (espèces d'eau froide, Bruslé & Quignard 2001). Ces espèces pourraient se maintenir ou trouver refuge dans les parties les plus apicales des réseaux hydrographiques, notamment dans les petits cours d'eau de montagne. Au contraire, les espèces affectionnant les eaux plus chaudes pourraient trouver plus de stations favorables à leurs tolérances thermiques, et ainsi, coloniser de nouveaux habitats en amont ou dans des zones intermédiaires. Toutefois, cette expansion de la distribution ne pourra être possible que si les conditions physiques locales leur sont également favorables, ce qui explique vraisemblablement que des espèces limnophiles¹³ telles que la brème, la tanche ou l'épinoche, qui sont pourtant tolérantes à des températures élevées, devraient modifier très peu leur distribution face à des conditions climatiques changeantes. Enfin, un petit nombre d'espèces,

¹³ Se dit d'un organisme affectionnant les eaux stagnantes ou à faible courant.

à l'image du brochet, pourrait modifier leur distribution sans pour autant l'étendre (glissement de distribution).

Globalement, ces résultats sont cohérents avec les études réalisées en Amérique du Nord et dans le nord de l'Europe qui ont toutes projeté une réduction de la distribution des espèces d'eau froide (salmonidés notamment), mais des réponses plus contrastées entre les études pour les espèces d'eau fraîche et chaude (Eaton & Sheller 1996 ; Lehtonen 1996 ; Rahel *et al.* 1996 ; Lappalainen & Lehtonen 1997 ; Mohseni *et al.* 2003 ; Chu *et al.* 2005 ; Rieman *et al.* 2007 ; Sharma *et al.* 2007 ; Sharma & Jackson 2008). Comparée à d'autres groupes taxonomiques pour lesquels le changement climatique pourrait avoir des conséquences désastreuses en terme de distribution (e.g., Thomas *et al.* 2004, 2006 ; Jetz *et al.* 2007 ; Virkkala *et al.* 2008 ; Durner *et al.* 2009), l'évaluation globale pour les poissons des rivières françaises est beaucoup moins alarmante puisque plus d'espèces pourraient répondre positivement que négativement aux modifications du climat. Ce résultat se retrouve pour les assemblages de poissons d'eau douce de Grande-Bretagne et d'Irlande (Graham & Harrod 2009) qui, comme ceux présents en France, sont constitués presque exclusivement de poissons mésothermes¹⁴ et eurythermes, expliquant ainsi l'évaluation positive globale.

II. IMPACTS POTENTIELS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA DIVERSITE, LA COMPOSITION ET LA SIMILARITE DES ASSEMBLAGES DE POISSONS

Les prédictions de la distribution actuelle et future des 35 espèces de poisson ont été agrégées afin de décrire respectivement l'assemblage d'espèces actuel et futur de chaque station. Ces assemblages actuels et futurs ont ensuite été comparés. A l'aide d'une base de données décrivant 19 traits biologiques (e.g., morphologie, reproduction, habitat, alimentation) pour les 35 espèces étudiées, ces assemblages d'espèces ont également été décrits en terme d'assemblages de traits biologiques, permettant ainsi l'évaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les assemblages de poissons d'un point de vue taxonomique et fonctionnel.

¹⁴ Se dit d'un organisme affectionnant les eaux de température « moyenne » correspondant aux conditions climatiques des régions tempérées.

A. Impacts sur la diversité des assemblages

Les changements de richesse spécifique et de diversité de traits biologiques projetés par le modèle moyen sous le scénario HadCM3 x A1FI ont été mesurés dans chacune des stations. La mesure de diversité de traits biologiques a été calculée d'après la méthode décrite par Champely & Chessel (2002) qui est basée sur la dissimilarité entre les traits biologiques des espèces.

Globalement, nous avons trouvé que la richesse spécifique pourrait augmenter de 10.3 \pm 8.0 espèces par station actuellement à 19.5 \pm 7.3 espèces pour la période 2051-2080. Cependant, ce changement de richesse ne serait pas homogène dans toutes les stations (Fig. 19a), certaines régions ayant tendance à diminuer légèrement leur richesse (e.g., Bretagne), tandis qu'elle pourrait s'accroître très fortement dans d'autres (e.g., sud du Massif Central, Pyrénées). Les stations localisées dans les parties apicales ou intermédiaires des réseaux hydrographiques devraient voir leur richesse spécifique augmenter plus fortement que celles situées dans les parties aval qui devraient maintenir leur richesse à un niveau à peu près constant (Fig. 19a, courbe en cloche).



Figure 19: Changement de diversité projeté sous le scénario HadCM3 x A1FI pour la période 2051-2080 : (a) changement de richesse spécifique (nombre d'espèces), (b) changement de diversité de traits biologiques. La colonne de gauche représente la distribution spatiale des changements de diversité, tandis que la colonne de diversité le long du gradient amont-aval G. Les prédictions (ligne pleine) associées à leur erreur-standard (zone grise) sont issues d'un GAM.

La diversité de traits biologiques pourrait également croître légèrement passant de 0.23 \pm 0.10 actuellement à 0.29 \pm 0.02 dans le futur. Comme pour la richesse spécifique, le changement de diversité de traits pourrait être contrasté selon les zones géographiques (Fig. 19b), le nord-ouest de la France subissant essentiellement des diminutions ou de très légères augmentations de cette diversité de traits, tandis que le sud des Alpes, le Massif Central et les

Pyrénées orientales devraient faire face à des augmentations plus conséquentes. A l'échelle du réseau hydrographique, ce changement devrait être plus important dans les têtes de bassin que dans les parties aval (Fig. 19b, relation négative).

B. Impacts sur la composition des assemblages

La mesure de turnover détaillée dans le premier chapitre a été appliquée aux assemblages d'espèces et de traits biologiques afin de quantifier les changements dans la composition des assemblages de poissons dus aux modifications du climat projetées sous le scénario HadCM3 x A1FI.

Globalement, nous avons trouvé que les changements de distribution des espèces pourraient résulter en de profonds réarrangements des assemblages, avec par exemple, plus de la moitié des espèces modifiées dans environ deux tiers des assemblages étudiés (Fig. 20a). Ces changements de composition pourraient toutefois être plus prononcés du point de vue taxonomique que de celui des traits biologiques ($67.0 \pm 26.2 \% vs. 21.2 \pm 22.7 \%$). Dans les deux cas, les assemblages localisés dans certaines régions telles que les zones de montagne ou l'est de la France pourraient voir leur composition plus modifiée que dans d'autres régions (Fig. 20a-b). Les assemblages des zones amont devraient également connaître des changements de composition plus intenses que les assemblages présents dans les parties aval des réseaux hydrographiques (Fig. 20, relations négatives).



Figure 20: Changement de composition projeté sous le scénario HadCM3 x A1FI pour la période 2051-2080 : (a) changement de composition taxonomique (turnover d'espèces), (b) changement de composition de traits biologiques (turnover de traits). La colonne de gauche représente la distribution spatiale des changements de composition, tandis que la colonne de droite représente ces changements de composition le long du gradient amont-aval G. Les prédictions (ligne pleine) associées à leur erreur-standard (zone grise) sont issues d'un GAM.

C. Impacts sur la similarité des assemblages

Nous avons calculé l'indice de similarité de Jaccard pour toutes les paires d'assemblages d'espèces et de traits biologiques. Cet indice varie entre zéro et un : une valeur de zéro indique que les assemblages comparés n'ont aucune espèce (aucun trait) en commun, tandis qu'une valeur de un indique que les assemblages comparés ont toutes les espèces (tous les traits) en commun. Le changement de similarité dû aux modifications climatiques a ensuite été mesuré par comparaison des valeurs de similarité prédites pour la période actuelle et projetées dans le futur.

Nous avons trouvé que la similarité entre les assemblages de poissons à l'échelle de la France devrait augmenter aussi bien en termes d'espèces que de traits. L'indice de similarité de Jaccard moyen pourrait en effet passer de 0.25 à 0.51 pour l'approche taxonomique et de 0.70 à 0.93 pour l'approche basée sur les traits biologiques. Ce résultat suggère donc que les assemblages de poissons pourraient devenir plus semblables qu'ils ne le sont actuellement à l'échelle globale, laissant entrevoir le spectre d'une homogénéisation biotique et fonctionnelle des assemblages de poissons dans les rivières françaises. Toutefois, l'intensité de cet accroissement de la similarité pourrait être contrastée suivant la position des stations le long du gradient amont-aval (Fig. 21). En effet, il semble que, pour l'approche basée sur les espèces, l'homogénéisation soit plus importante pour les assemblages de l'amont auraient tendance à modifier très légèrement leur similarité (Fig. 21a). Une tendance inverse est observée pour l'approche basée sur les traits biologiques (Fig. 21b), bien que ce résultat soit discutable vu la similarité très importante des assemblages situés dans les parties intermédiaires et aval à l'heure actuelle (0.98).



Figure 21 : Changement de similarité projeté sous le scénario HadCM3 x A1FI le long du gradient amont-aval : (a) approche taxonomique, (b) approche basée sur les traits biologiques. Les valeurs représentées correspondent à la similarité moyenne et à l'erreur-standard obtenues pour toutes les paires d'assemblages de la classe de gradient considérée. Les trois classes de gradient (amont, milieu, aval) ont été définies à l'aide d'une classification hiérarchique.

D. Bilan

L'ensemble des résultats présentés dans cette section suggère que l'on peut s'attendre à ce que les réponses individuelles des espèces de poisson aux modifications du climat aient des répercussions importantes sur la structure des assemblages en termes de diversité, de composition et de similarité. Ces changements pourraient être plus marqués lorsque l'évaluation des impacts est basée sur les espèces plutôt que sur les traits biologiques, ce qui a également été mis en évidence par Bonada *et al.* (2007). Ce résultat peut s'expliquer facilement par le concept de redondance fonctionnelle (Lawton & Brown 1993; Rosenfeld 2002). En effet, des traits biologiques peuvent être partagés par différentes espèces qui peuvent donc avoir des rôles comparables dans le fonctionnement de l'écosystème. Le remplacement d'une espèce par une autre possédant des caractéristiques fonctionnelles comparables peut ainsi passer inaperçu dans une approche basée sur les traits, alors qu'il sera visible dans une approche basée sur les espèces.

Nous avons projeté une augmentation importante de la richesse spécifique à l'échelle de la France pour la fin du 21^{ème} siècle (+9.2 espèces par station en moyenne). Ce résultat corrobore l'augmentation de diversité spécifique qui a été observée durant les dernières décennies pour les poissons marins (Hiddink & ter Hofstede 2008) et d'eau douce (Daufresne & Boët 2007), mais également pour d'autres groupes taxonomiques (e.g., Grabherr *et al.* 1994 ; Menendez *et al.* 2006 ; Jurasinski & Kreyling 2007). Cet accroissement est également en accord avec la forte augmentation de richesse spécifique projetée pour les poissons d'eau douce du Canada sous l'hypothèse d'un changement du climat (Minns & Moore 1995). Cette augmentation de la diversité spécifique peut s'expliquer par le fait que les habitats rendus favorables par les modifications du climat devraient être rapidement colonisés par un grand nombre d'espèces provenant des parties aval des réseaux hydrographiques, comparé au nombre restreint d'espèces répondant négativement au changement climatique.

Alors que les impacts du changement climatique sur la diversité taxonomique ont été fréquemment étudiés (e.g., Broennimann *et al.* 2006 ; Thuiller *et al.* 2006a), leurs effets sur la diversité fonctionnelle ont été plus rarement considérés rendant délicate la comparaison de nos résultats avec d'autres travaux. Toutefois, Thuiller *et al.* (2006b) ont montré que la diversité fonctionnelle d'arbres pourrait être modifiée sous l'effet de modifications du climat à l'échelle de l'Europe, mais de façon hétérogène suivant les régions, ce qui semble être également le cas pour les poissons des rivières françaises. La légère augmentation globale de la diversité de traits projetée ici est très probablement liée à l'augmentation de richesse spécifique.

Les changements de composition pourraient être quant à eux aussi importants, voire plus, que ceux projetés pour d'autres organismes (Peterson *et al.* 2002 ; Thuiller *et al.* 2005b ; Broennimann *et al.* 2006). Ils indiquent que l'on pourrait assister à une réorganisation complète des assemblages de poissons, ce qui va dans le sens des observations récentes ayant constaté que les assemblages tendent maintenant à être dominés par des espèces thermophiles ou provenant de régions situées à des latitudes inférieures, aussi bien chez les poissons d'eau douce (Daufresne *et al.* 2004 ; Daufresne & Boët 2007) que dans d'autres groupes taxonomiques (e.g., Brown *et al.* 1997 ; Sagarin *et al.* 1999 ; Myers *et al.* 2009).

Une autre conséquence des changements de distribution des espèces pourrait être une homogénéisation des assemblages, aussi bien en termes d'espèces que de traits biologiques. A ce jour, la question de l'homogénéisation a été largement considérée dans le cadre des invasions par des espèces exotiques introduites par les activités humaines (Rahel 2000; McKinney 2004 ; Olden 2006 ; Olden & Rooney 2006). Quelques études se sont également penchées sur les liens potentiels existant entre changements climatiques récents et évolution de la similarité entre les assemblages. Par exemple, Jurasinski & Kreyling (2007) ont montré que les modifications du climat observées au cours du siècle dernier ont conduit à une homogénéisation des assemblages de plantes alpines occupant les sommets. Une tendance similaire a été mise en évidence pour les assemblages de végétaux occupant des altitudes moins élevées en Ecosse, même si la relation avec les modifications du climat est moins nette, l'homogénéisation pouvant également être due à la pollution azotée (Britton et al. 2009). Bien qu'il soit délicat de comparer directement des résultats obtenus chez les végétaux et chez les poissons, l'augmentation de similarité que nous avons prédite semble donc concordante avec ces premières observations puisqu'elle suggère que l'homogénéisation amorcée au cours des dernières décennies pourrait se poursuivre dans le futur. Cependant, à notre connaissance, aucune autre étude n'a cherché à tester si les assemblages prédits sous l'effet des changements du climat seront plus similaires que ceux présents actuellement. De plus, il faut tenir compte du fait que les changements climatiques pourraient amplifier l'homogénéisation des assemblages de poissons d'eau douce causée par l'introduction d'espèces exotiques (e.g., Rahel 2000 ; Leprieur et al. 2008 ; Olden et al. 2008).

Enfin, nous avons pu mettre en évidence que les conséquences du changement climatique sur les assemblages de poissons pourraient être très contrastées suivant la position de l'assemblage dans le réseau hydrographique, et plus précisément en fonction de sa position le long du gradient amont-aval. Les assemblages présents dans les têtes de bassin devraient en effet subir de plus importantes modifications de leur diversité et de leur composition que ceux présents à l'aval des réseaux qui pourraient être assez peu affectés par les modifications du climat. Ce résultat est particulièrement intéressant puisqu'il confirme la nécessité de prendre en compte des facteurs non climatiques pour évaluer au mieux les impacts du changement climatique (Pearson & Dawson 2003).

III. LES LIMITES DE L'EVALUATION DES IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE PROJETES POUR LES POISSONS DES RIVIERES FRANÇAISES

A. Des impacts qui restent potentiels

Au vu des projections présentées dans ce chapitre, il apparaît indéniable que, si le scénario de changement climatique envisagé venait à se réaliser, la structure des assemblages de poissons fréquentant les rivières françaises serait profondément modifiée, faisant suite aux réponses individuelles des espèces aux perturbations du climat. Qualitativement, les changements de distribution projetés sont vraisemblablement corrects : les espèces affectionnant les petites rivières aux eaux froides devraient restreindre leur distribution à des zones refuge climatiquement favorables situées principalement à l'amont des réseaux hydrographiques, tandis que les espèces préférant les eaux ayant des températures plus élevées pourraient trouver de nouveaux habitats favorables et étendre leur distribution. Toutefois, d'autres caractéristiques de l'habitat, comme la vitesse du courant ou l'altitude, pourraient empêcher la colonisation de ces nouveaux habitats climatiquement favorables.

Quantitativement, les impacts projetés sont à prendre avec plus de précaution. En effet, les sources d'incertitude sont nombreuses (cf. chapitre 3) et les projections sont effectuées ici pour un modèle moyen supposé prendre en compte une part importante de la variabilité. Toutefois, d'autres sources de variabilité ont été négligées (e.g., paramétrisation des modèles) et les impacts sont décrits dans ce chapitre pour une seule combinaison GCM x GES. Les valeurs fournies dans ce manuscrit correspondent donc à un état possible des futurs assemblages de poissons, mais rien ne garantit la réalisation de ces changements. Il s'agit d'estimations préliminaires donnant une idée de la portée des changements climatiques sur les poissons d'eau douce français.

B. Les limites de l'évaluation

Plusieurs points, qui ont donné lieu à d'importantes discussions au cours de ces dernières années (Pearson & Dawson 2003 ; Guisan & Thuiller 2005 ; Dormann 2007), n'ont pas été considérés dans cette évaluation.

1. Des modèles pour représenter la réalité

Tout d'abord, il faut garder à l'esprit que tous les résultats présentés ici sont issus de modèles statistiques. Bien que très utiles dans de très nombreuses disciplines (e.g., météorologie, finance, épidémiologie), ils ne sont que des représentations simplifiées de la réalité (Guisan & Zimmermann 2000). Par exemple, dans cette thèse, un nombre limité de facteurs environnementaux a été pris en compte pour modéliser la distribution des espèces de poisson. Malgré la justification de ces choix (cf. chapitre 2), il existe bien d'autres paramètres influençant la distribution des espèces au niveau local (Matthews 1998). Nous avons en effet réduit le climat aux seules températures et précipitations alors qu'il s'agit d'un système beaucoup plus complexe dont la variabilité pourrait influencer fortement les cycles de vie des poissons. Nous n'avons pas non plus pris en compte les perturbations locales (e.g., pollutions, morphologie du cours d'eau, dégradation de l'habitat) ou la quantité de ressources disponibles qui peuvent pourtant empêcher l'établissement d'une espèce dans un habitat climatiquement favorable.

2. Des contraintes à la dispersion

Les glissements de distribution projetés pourraient être entravés par des contraintes à la dispersion. Les résultats présentés reposent en effet sur l'hypothèse que les espèces seront capables d'atteindre toutes les stations qui deviendront climatiquement favorables et disparaîtront de toutes les stations qui deviendront défavorables (dispersion universelle ou illimitée : Peterson 2003b ; Thuiller *et al.* 2006a ; Levinsky *et al.* 2007). Cette hypothèse extrême est parfois opposée à l'hypothèse nulle (i.e., les espèces sont incapables de disperser et subissent uniquement des réductions de leur distribution actuelle). La réalité est vraisemblablement quelque part entre ces deux extrêmes (Pearson 2006). L'hypothèse de dispersion illimitée que nous avons choisie est discutable car les déplacements des espèces vers des stations nouvellement favorables pourraient être limités par des barrières naturelles (e.g., déplacement par voie aquatique, unités hydrographiques déconnectées, distances à

parcourir importantes) ou anthropiques (e.g., fragmentation des cours d'eau par des barrages ou des chaussées). Ainsi, il est possible que les projections d'expansion de distribution de certaines espèces aient été surestimées.

Par ailleurs, il est évident que toutes les espèces n'ont pas les mêmes capacités de dispersion, ces dernières étant dépendantes de certaines caractéristiques biologiques telles que la taille du corps, les stratégies de reproduction (e.g., dispersion des œufs), la durée des cycles de vie ou le comportement migratoire (Perry *et al.* 2005 ; Jenkins *et al.* 2007 ; Lenoir *et al.* 2008 ; Munguia *et al.* 2008). Ainsi, l'hypothèse de dispersion universelle pourrait être plus adaptée à certaines espèces de poisson (e.g., espèce à pontes multiples, espèce migratrice, espèce rhéophile) qu'à d'autres, mais ceci reste à vérifier.

3. La rapidité des changements climatiques

Les espèces pourraient également être incapables de modifier leur distribution à la même allure que celle des changements climatiques actuels qui sont extrêmement rapides. Les premières études s'étant intéressées à ce phénomène ont obtenu des résultats contrastés : les réponses biologiques des organismes terrestres seraient en effet plus lentes que les modifications du climat (e.g., Menendez *et al.* 2006 ; Devictor *et al.* 2008), alors que les organismes marins pourraient modifier leurs patrons biogéographiques à un rythme suffisamment élevé (e.g., Perry *et al.* 2005 ; Beaugrand *et al.* 2009). Une des hypothèses avancées pour expliquer cette différence serait que les obstacles à la dispersion sont moins nombreux et les pressions anthropiques moins fortes en milieu marin qu'en milieu terrestre. Les poissons de rivière occupent des milieux aquatiques continentaux qui subissent des pressions aussi importantes que les autres milieux terrestres (Ricciardi & Rasmussen 1999 ; Sala *et al.* 2000), suggérant qu'ils pourraient être incapables de modifier leur distribution à un rythme suffisamment élevé. Mais à l'heure actuelle, aucune étude ne s'est penchée sur ce sujet.

4. Des réponses adaptatives possibles

Nous avons fait l'hypothèse que la seule réponse possible des espèces de poisson aux modifications du climat serait une modification de leur distribution spatiale au sein ou entre les réseaux hydrographiques. Pourtant, d'autres réponses peuvent être envisagées, notamment par le biais de modifications comportementales (e.g., phénologie) ou de la plasticité phénotypique (i.e., modifications de traits biologiques comme la croissance ou la reproduction en réponse aux changements de l'environnement). De telles réponses adaptatives ont déjà été observées chez les amphibiens, les plantes ou les oiseaux (e.g., Beebee 1995; Bradley et al. 1999 ; Dunn & Winkler 1999), mais à notre connaissance, aucune étude analysant la relation entre réponses adaptatives et changement climatique n'a été menée pour les poissons d'eau douce. Pourtant, il est reconnu que les poissons sont capables de chercher des refuges temporaires ou d'adapter leur physiologie et/ou leur comportement en cas de perturbations environnementales à court terme (e.g., résistance à la sécheresse : Magoulick & Kobza 2003). Par exemple, en période de basses eaux, les poissons peuvent trouver refuge dans des habitats plus profonds, et lorsque la température devient trop élevée, ils sont capables d'accroître leur ventilation ou de restreindre leur activité de recherche alimentaire à des zones ombragées (Magoulick & Kobza 2003). Il a également été mis en évidence que certains salmonidés trouvent refuge dans des zones plus froides, notamment dans des zones alimentées par des eaux souterraines, afin de maintenir leur température corporelle dans leur gamme de tolérance thermique lorsque la température est trop chaude (Snucins & Gunn 1995; Baird & Kruger 2003).

5. Des espèces qui interagissent

Un biais non négligeable dans l'évaluation des impacts est le fait que nous avons considéré que toutes les espèces étudiées sont indépendantes les unes des autres, permettant ainsi l'utilisation des modèles statistiques basés sur les niches des espèces. Or, il est désormais admis que les interactions biotiques (e.g., compétition, prédation, facilitation) ont un rôle important dans la structuration des assemblages, notamment à l'échelle locale (Davis *et al.* 1998 ; Pearson & Dawson 2003 ; Guisan & Thuiller 2005 ; Araujo & Luoto 2007 ; Heikkinen *et al.* 2007). Les assemblages d'espèces de poisson qui pourraient potentiellement se mettre en place en réponse aux changements climatiques pourraient être constitués d'espèces qui n'ont jamais été observées ensemble simultanément (Williams & Jackson 2007). Ceci remet ainsi en question la durabilité et la survie de tels assemblages au sein desquels les interactions sont totalement inconnues. Des relations de prédation ou de compétition (Jackson *et al.* 2001) empêchant l'établissement de ces nouveaux assemblages ou la survie d'une espèce dans un habitat face à la colonisation par de nouvelles espèces pourraient en effet survenir. Par exemple, au Canada, Jackson & Mandrak (2002) ont mis en évidence que le black-bass à petite bouche, en agrandissant sa distribution du fait des
modifications du climat, pourrait provoquer l'extirpation de plus de 25000 populations de quatre espèces de cyprinidés. Néanmoins, plusieurs études ont montré que les interactions entre espèces de poisson ont un rôle relativement négligeable dans la composition des assemblages d'espèces comparé à celui des facteurs environnementaux agissant à l'échelle régionale (Oberdorff *et al.* 1998 ; Peres-Neto 2004).

IV. IMPLICATIONS POUR LA GESTION ET LA CONSERVATION DES PEUPLEMENTS PISCICOLES FRANÇAIS

Malgré les limites évoquées dans la section précédente, les impacts projetés permettent de fournir des bases préliminaires pour envisager la gestion et la conservation des peuplements piscicoles français dans les prochaines années.

Tout d'abord, nos résultats suggèrent que, sous l'influence du changement climatique, les rivières françaises pourraient perdre une partie de leur valeur en termes de biens et de services écologiques (voir aussi Schroter et al. 2005). En effet, les espèces supposées étendre fortement leur distribution sont, soit des espèces non natives (e.g., perche-soleil), soit des espèces ubiquistes (e.g., blageon, chevesne). Au contraire, l'espèce qui devrait être la plus négativement affectée par les modifications du climat est la truite qui est une espèce à forte valeur patrimoniale étant donné son importance économique (e.g., pêche, loisir) et écologique (bio-indicateur de la qualité des écosystèmes aquatiques). Ainsi, il apparaît urgent de mettre en place des mesures de conservation prioritaires pour les espèces d'eau froide. En effet, au vu de la rapidité de l'augmentation des émissions de CO₂ (Raupach et al. 2007) et de la lenteur des mécanismes climatiques, il est maintenant clair que, même si des mesures d'atténuation de ces émissions sont prises dans les prochaines années, la température de l'eau va se réchauffer au cours du 21^{ème} siècle, et donc que ces espèces pourraient être sévèrement affectées. Dans ces conditions, il est important de limiter les effets de toutes les autres perturbations d'origine anthropique (e.g., pollution, canalisation, prélèvement d'eau, pêche excessive, dégradation des habitats) qui sont connues pour affecter la survie des populations aquatiques (Dudgeon et al. 2006) et qui pourraient aggraver la situation de certaines espèces. Cependant, il est à noter que certaines espèces menacées actuellement pourraient profiter des modifications du climat, et la tendance pourrait ainsi être renversée. C'est par exemple le cas du barbeau méridional dont la distribution est actuellement limitée à certains cours d'eau du bassin méditerranéen. Cette espèce figure dans la catégorie « Near Threatened » de la liste rouge de l'IUCN (Crivelli 2006) du fait des modifications de son habitat et des prélèvements d'eau, alors que nos prédictions suggèrent qu'il pourrait coloniser de nombreux nouveaux habitats en réponse au changement du climat, à condition d'être capables de les coloniser.

Il est également nécessaire de veiller à ce que la fragmentation des cours d'eau soit réduite afin de respecter et/ou de restaurer la continuité amont-aval qui permettra les mouvements des espèces vers les zones favorables des réseaux hydrographiques, et limitera par ailleurs l'isolement génétique des populations. Cette mesure est au cœur du projet « Continuité écologique » actuellement piloté par l'ONEMA pour répondre aux nouvelles exigences réglementaires de restauration des écosystèmes aquatiques (Directive Cadre Européenne, Loi sur l'Eau, Grenelle de l'environnement). Ce projet vise à recenser l'ensemble des obstacles existant en France afin d'évaluer les risques d'impact sur les écosystèmes. A terme, cet inventaire permettra de repérer les obstacles les plus problématiques. Dans les zones où la discontinuité écologique ne peut être évitée, des mécanismes appropriés (e.g., passes à poissons) devront être construits afin de permettre le passage de toutes les espèces. Des opérations de translocation (ou de « migration assistée ») des espèces les plus vulnérables au changement climatique vers les zones identifiées comme refuges pourront également être envisagées si les habitats potentiellement favorables dans le futur sont déconnectés des habitats actuels (Rahel et al. 2008), bien que cette méthode ne semble pas être une stratégie de conservation durable à long terme (Ricciardi & Simberloff 2009).

Spatialement, nos résultats suggèrent que les parties les plus apicales des réseaux hydrographiques pourraient servir de refuge pour les espèces d'eau froide, mais également devenir des zones potentiellement favorables pour un grand nombre d'espèces. Ainsi, il semble urgent de mettre en place des plans de conservation pour ces zones particulières afin qu'elles ne soient pas dégradées par d'autres facteurs anthropiques et restent favorables à la survie d'espèces vulnérables. Par exemple, il pourrait être possible d'identifier les tronçons de cours d'eau susceptibles d'être des refuges pour plusieurs espèces (e.g., truite, chabot), puis d'initier des arrêtés préfectoraux de biotope pour ces portions de cours d'eau après avoir clairement reconnu le danger qui pèse sur ces espèces et établi leur statut d'espèces protégées. Ces outils réglementaires permettraient ainsi de protéger efficacement ces tronçons en prescrivant des obligations de protection particulières et en interdisant certaines activités. La conservation prioritaire des espèces d'eau froide et de ces zones amont devrait également être

prise en compte dans les futurs plans de gestion piscicoles, contrats de rivière ou SDAGE¹⁵. Cependant, les zones refuge des têtes de bassin sont également les zones géographiques dans lesquelles nous avons projeté les impacts avec la plus grande incertitude, et il s'avère donc nécessaire de la réduire avant de prendre des mesures concrètes de préservation. Les regards restent donc tournés vers les bio-modélisateurs qui vont devoir concentrer leurs efforts sur l'amélioration des projections dans ces zones en prenant par exemple en compte des contraintes particulières liées à la topographie de ces régions, qui sont souvent des zones de montagne.

Enfin, nous avons mis en évidence que la diversité locale des assemblages pourrait croître parallèlement à une diminution de la diversité globale (homogénéisation). Ce résultat soulève d'importantes questions en terme de conservation et de gestion des écosystèmes aquatiques. En effet, différentes mesures de l'impact potentiel du changement climatique sur les assemblages de poissons pourraient donner lieu à des plans de conservation contrastés. Ce paradoxe a déjà été observé pour les plantes alpines (Jurasinski & Kreyling 2007; Britton et al. 2009) confirmant que ces tendances pourraient se poursuivre dans le futur. Du point de vue de la conservation, l'augmentation de la richesse projetée est une conséquence plutôt positive du changement climatique. Cependant, accompagnée d'une augmentation de la similarité à l'échelle régionale, la gestion future des peuplements piscicoles n'apparaît plus si simple. Ceci prouve la nécessité de considérer plusieurs aspects de la biodiversité à différentes échelles, au delà de la simple notion de richesse spécifique (Sax & Gaines 2003 ; Jurasinski & Kreyling 2007). Au cours des dernières années, des solutions permettant de limiter l'homogénéisation biotique résultant des invasions par des espèces exotiques ont été proposées (Rahel 2002, 2007). Elles passent par la limitation des introductions d'espèces non natives, la réduction des dégradations portées aux habitats ou la réhabilitation de ceux qui ont été dégradés. Même si l'homogénéisation biotique projetée dans cette thèse provient d'un autre type de perturbations (i.e., climat), ces mesures de protection devraient d'ores et déjà être mises en place dans les écosystèmes aquatiques français afin d'éviter que les changements climatiques accentuent ce phénomène de perte de diversité globale.

¹⁵ Schéma directeur d'aménagement et de gestion des eaux. Le SDAGE fixe pour chaque bassin hydrographique métropolitain les orientations fondamentales d'une gestion équilibrée de la ressource en eau dans l'intérêt général et dans le respect des principes de la loi sur l'eau.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES



Cottus gobio

I. CONCLUSIONS GENERALES

L'objectif de cette thèse était d'évaluer les impacts potentiels du changement climatique sur les poissons des rivières françaises en utilisant une approche de modélisation basée sur les niches écologiques des espèces. Deux composantes, l'une méthodologique et l'autre écologique, ont ainsi constitué cette thèse. D'une part, la composante méthodologique m'a permis d'optimiser la modélisation de la distribution des espèces de poisson et de fournir des projections d'impacts les plus robustes possibles, dans la limite des connaissances actuelles. D'autre part, ce travail m'a permis d'aborder différents aspects de l'écologie : l'écologie des communautés aquatiques, la biogéographie prédictive, la macroécologie ou encore les impacts des changements globaux sur la biodiversité.

Tout au long de ce manuscrit, les chapitres se sont enchaînés suivant le cheminement de notre réflexion concernant l'approche méthodologique utilisée. Ce fil conducteur nous a permis d'aboutir à une estimation des impacts potentiels du changement climatique sur les poissons de rivière qui est issue de choix méthodologiques justifiés et que nous espérons donc la moins biaisée possible.

Tout d'abord, nous avons identifié les principaux facteurs environnementaux influençant la distribution des espèces de poisson au sein des réseaux hydrographiques, ce qui nous a menés à construire des modèles de distribution d'espèces combinant des variables climatiques et des variables décrivant l'habitat local et la position des habitats au sein des réseaux hydrographiques. Puis, nous avons étudié l'impact de différentes sources d'incertitude sur les projections des impacts du changement climatique. Enfin, une approche de consensus a permis d'évaluer les conséquences du changement climatique sur les poissons des rivières françaises. Nous avons ainsi montré que les modifications du climat pourraient affecter la distribution des espèces de poisson, les réponses étant contrastées selon les espèces et leurs préférences thermiques. Les espèces d'eau froide pourraient en effet restreindre leur distribution à des zones refuges, tandis que l'on pourrait assister dans le même temps à une très forte expansion des distributions d'un grand nombre d'espèces préférant des températures plus élevées. Ces modifications au niveau de l'espèce pourraient conduire à un réarrangement des assemblages tant sur les plans de la diversité locale que globale.

Cette démarche méthodologique nous a ainsi permis de déterminer les tendances générales des réponses des poissons et de quantifier les incertitudes associées à ces prédictions, fournissant ainsi une base de travail aux acteurs de la gestion des écosystèmes aquatiques afin d'initier des mesures de conservation concrètes. Par ailleurs, cette thèse

illustre parfaitement l'importance des réseaux d'observation tels que ceux qui sont mis en œuvre par l'ONEMA et qui se doivent d'être pérennisés en cette période d'érosion de la biodiversité. De plus, ils permettent de favoriser les échanges entre le monde des gestionnaires de la biodiversité et celui des chercheurs en écologie, qui apparaissent très souvent cloisonnés, alors qu'ils oeuvrent tous deux à la préservation des écosystèmes naturels, chacun avec les moyens mis à sa disposition.

II. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Tandis que le chapitre précédent s'est achevé sur les implications de nos résultats et quelques recommandations en termes de gestion et de conservation des peuplements piscicoles dans les rivières françaises, cette section vise à détailler quelques unes des perspectives de recherche qui pourraient être menées à l'issue de cette thèse. Leur développement pourrait en effet permettre d'obtenir des projections des impacts du changement climatique plus réalistes et de fournir ainsi des outils plus robustes pour la mise en place de mesures de préservation des peuplements de poissons en France. Certaines de ces perspectives pourraient même avoir des portées plus larges et s'appliquer à d'autres groupes taxonomiques et d'autres régions. Les paragraphes suivants décrivent succinctement une liste non exhaustive de considérations méthodologiques et écologiques sur lesquelles de prochaines recherches devront se focaliser.

• Prendre en compte les obstacles physiques à la dispersion des poissons

Le chapitre précédent a fait mention que les projections des futurs habitats potentiels des espèces de poisson ne prennent pas en compte les barrières physiques pouvant entraver les déplacements des poissons. Ces obstacles peuvent correspondre à des barrages qui fragmentent la continuité amont-aval (e.g., Poff *et al.* 1997 ; Rosenberg *et al.* 2000 ; Poff & Hart 2002 ; Fukushima *et al.* 2007). Ils pourraient être facilement pris en compte dans les études à venir étant donné qu'il existe des bases de données recensant l'ensemble des barrages dans le monde (e.g., EEA *European Lakes, Dams and REservoirs Database Eldred* 2.08 ; bases de l'ICOLD¹⁶ et de l'IWPDC¹⁷, voir Vorosmarty *et al.* 2003). En France, une trentaine de base de données recensant les obstacles existent à ce jour, construites par les différents

¹⁶ International COmmission of Large Dams

¹⁷ International Water Power and Dam Construction

acteurs de l'eau (e.g., agences de l'eau, EDF, Directions Régionales de l'Environnement). L'ONEMA travaille actuellement à la mise en place d'une base nationale centralisatrice, unifiant et consolidant les informations existantes, tout en assimilant les nouveaux inventaires et les actualisations à venir.

Récemment, Lassalle *et al.* (2009) ont analysé l'influence de plusieurs caractéristiques des grands barrages européens sur la distribution des espèces de poisson migrateurs en les intégrant dans des modèles de distribution. Ils ont montré que la plupart des espèces réagissent négativement à la présence de ces obstacles (e.g., perturbation du régime des débits, perte de connectivité des habitats). Ainsi, la prise en compte de ces barrières physiques pourrait se faire (1) lors de la modélisation, en intégrant des variables telles que le nombre de barrages en aval de la station, leur hauteur cumulée ou leur équipement en passes à poissons, ou (2) *a posteriori*, en comparant les distributions prédites actuelles et futures, puis en considérant défavorables tous les habitats futurs potentiels séparés d'un nombre trop important de barrages des habitats actuel.

Une seconde barrière physique au déplacement des poissons vers les zones nouvellement favorables est l'absence de connectivité entre les réseaux hydrographiques, bien que l'importance de cet obstacle puisse être nuancée par le fait que la France est équipée d'un important système de canaux reliant les grandes unités hydrographiques. A cause de cette discontinuité, les espèces endémiques d'un bassin (e.g., chabot du Lez, apron) pourraient être incapables de disperser dans d'autres unités hydrographiques même si les conditions environnementales y sont favorables. Ce phénomène d'insularité des réseaux hydrographiques pourrait être facilement pris en compte dans les modèles de distribution d'espèce de la même façon que les barrages, soit directement dans les modèles, soit *a posteriori* par une analyse plus fine des projections.

• Quantifier les capacités de dispersion des espèces

A ce jour, la majorité des études qui ont évalué les impacts du changement climatique sur la distribution de la biodiversité ont considéré deux hypothèses extrêmes : l'absence de dispersion ou la dispersion illimitée (cf. chapitre 4). Il pourrait être intéressant de tester des hypothèses intermédiaires qui sont vraisemblablement plus proches de la réalité. Par exemple, Peterson (2003b) a testé une hypothèse de dispersion contiguë selon laquelle les espèces d'oiseaux seraient capables de disperser au travers d'habitats continus en réponse au changement climatique, mais incapables de traverser des barrières ou des zones de discontinuité trop larges. D'autres études ont fait l'hypothèse d'une distance de dispersion maximale ou ont évalué un taux de migration (e.g., Broennimann *et al.* 2006 ; Midgley *et al.* 2006 ; Pearson 2006 ; Williams *et al.* 2007). Cette prise en compte des capacités de dispersion des espèces est maintenant bien amorcée chez les végétaux (Thuiller *et al.* 2008), et des modèles simulant leur migration en considérant les taux de dispersion, de colonisation, de croissance et d'extinction sont même disponibles (e.g., MigClim : Engler & Guisan 2009).

Cependant, les recherches dans ce domaine pour les espèces animales sont moins avancées et il est donc important que les efforts se focalisent sur l'estimation d'un taux de dispersion par unité de temps pour ces dernières. Pour les espèces de poisson d'eau douce, ce taux de dispersion pourrait par exemple être estimé à partir des vitesses de colonisation des habitats suite à des (ré)-introductions ou des patrons de recolonisation depuis la dernière glaciation (Persat & Keith 1997 ; Durand *et al.* 2000, 2003 ; Griffiths 2006). Des analyses sur la structure génétique des populations pourraient également donner une information sur le potentiel de dispersion des espèces. En effet, des approches génétiques (e.g., calcul de l'index de fixation FST) permettent d'estimer les migrations des individus à travers l'analyse des flux géniques (Hedrick 2001 ; Frankham 2005). La prise en compte de certaines caractéristiques biologiques des espèces de poisson (e.g., durée des cycles de vie, nombre de pontes, aptitude à migrer, capacités de nage) pourrait également permettre l'élaboration d'un indice des capacités de dispersion pour chaque espèce.

Ainsi, l'estimation des capacités de dispersion des espèces pourrait permettre de réduire l'incertitude dans les projections liée à l'hypothèse de dispersion illimitée (Engler & Guisan 2009).

• Analyser le lien entre caractéristiques biologiques et écologiques des espèces et réponses aux modifications climatiques

Dans ce manuscrit, le niveau d'organisation retenu pour évaluer les impacts du changement climatique était l'espèce, hormis dans *P5* où nous avons étudié ses conséquences sur la composition en traits biologiques des assemblages. De plus, nous avons analysé l'influence de certaines caractéristiques des patrons de distribution des espèces sur les incertitudes dans les projections. Cependant, nous n'avons pas cherché à identifier les caractéristiques écologiques et/ou biologiques (i.e., traits) qui pourraient être les plus sensibles aux modifications du climat, alors que cette question apparaît cruciale pour comprendre la vulnérabilité des organismes à ces perturbations (Williams *et al.* 2008).

Dernièrement, des études ont montré qu'il existe une relation significative entre les changements de distribution récents liés au réchauffement climatique et certains traits des espèces de papillons (Poyry et al. 2009), d'oiseaux (Jiguet et al. 2007), de poissons marins (Perry et al. 2005) et de plantes (Lenoir et al. 2008). Cette même question a été abordée pour les projections des futurs habitats potentiels de certaines espèces de végétaux (Thuiller et al. 2005a ; Broennimann et al. 2006). A notre connaissance, aucune étude de ce type n'a encore été menée chez les poissons d'eau douce alors qu'elle permettrait d'identifier les caractéristiques écologiques et biologiques des espèces de poisson les plus sensibles aux modifications du climat, de comparer les résultats avec les autres groupes taxonomiques afin d'établir éventuellement une liste commune de traits vulnérables, et enfin de généraliser les résultats à d'autres espèces de poisson ou d'autres organismes afin de prédire les impacts du changement climatique en s'affranchissant de la procédure de modélisation. En effet, certaines zones géographiques et certains groupes taxonomiques ont reçu une faible attention de la part de la communauté scientifique quant à l'évaluation des conséquences potentielles du changement climatique sur leur biodiversité (Felton et al. 2009). Il pourrait donc être extrêmement intéressant de projeter des tendances de réponse dans ces zones ou pour ces organismes à partir des connaissances sur l'écologie ou la biologie des espèces. A l'inverse, cette généralisation des réponses des espèces à partir des caractéristiques écologiques pourrait également permettre de restreindre le travail de modélisation lorsque le nombre d'espèces à étudier est trop important.

• Tester la cohérence entre les impacts futurs projetés du changement climatique et les réponses observées récemment

La plupart des études qui ont abordé les impacts du changement climatique sur la distribution de la biodiversité ont utilisé soit des données historiques pour illustrer les déplacements d'espèces (e.g., Thomas & Lennon 1999; Wilson *et al.* 2007; Lenoir *et al.* 2008), soit des modèles prédictifs de distribution tels que ceux présentés dans cette thèse afin de projeter les changements de distribution à venir. Mais à ce jour, très peu d'études se sont intéressées à la cohérence des résultats issus de ces deux approches, alors qu'une telle cohérence pourrait augmenter la crédibilité des tendances futures projetées.

Des données collectées par l'ONEMA pour une période relativement longue (au moins 30 ans) pourraient permettre de décrire l'évolution de la distribution des espèces de poisson dans les rivières françaises au cours des dernières décennies. Ces modifications observées des distributions pourraient ensuite être confrontées aux conséquences du changement climatique futur projetées dans cette thèse.

• Combiner les modèles statiques de distribution à des modèles mécanistiques : vers des approches multi-échelles

Une autre voie de recherche prometteuse serait de coupler les méthodes statiques que nous avons utilisées dans cette thèse pour modéliser la distribution des espèces à large échelle, et les approches mécanistiques reposant sur les processus physiologiques (Dormann 2007 ; Williams *et al.* 2008). Ces dernières ont été brièvement décrites dans l'introduction et ont reçu une attention grandissante au cours des dernières années (e.g., Hijmans & Graham 2006 ; Kearney *et al.* 2008 ; Morin & Lechowicz 2008 ; Morin *et al.* 2008). Le couplage de ces approches est actuellement un des défis majeurs pour les équipes de recherche travaillant sur la prédiction des impacts des changements globaux sur la distribution des espèces végétales (Thuiller *et al.* 2008). Le développement de telles approches pour les espèces animales en est à ses premiers balbutiements (e.g., Kearney & Porter 2004) et cette voie de recherche est encore à construire.

A l'instar de ce qui a été fait chez les végétaux, la première étape consisterait en la construction de modèles mécanistiques pour les différentes espèces de poisson étudiées. Des informations seraient donc nécessaires sur les tolérances physiologiques des espèces ou leurs cycles de vie afin de modéliser la croissance des individus ou leur *fitness*. Une comparaison des projections fournies par les modèles de distribution et les modèles mécanistiques pourrait être effectuée (Kearney & Porter 2004 ; Hijmans & Graham 2006 ; Morin & Thuiller 2009). Cette comparaison permettrait d'identifier les résultats convergents, et donc robustes, et les résultats divergents où des efforts d'amélioration devraient se concentrer (Beaumont *et al.* 2007).

Dans un second temps, les approches statiques et mécanistiques pourraient être combinées afin de construire un modèle « hybride » (e.g., Keith *et al.* 2008 ; Morin & Thuiller 2009). Pour chaque habitat projeté comme potentiellement favorable dans le futur (projections issues de modèles de distribution d'espèces à large échelle), les dynamiques spatiales et démographiques de chaque espèce (e.g., dispersion, recrutement, compétition, survie) seraient ensuite intégrées afin d'évaluer les impacts du changement climatique sur les espèces à une échelle plus fine. Les projections devraient ainsi être plus robustes et plus réalistes permettant ainsi le développement de stratégies de conservation plus efficaces (Keith *et al.* 2008).

BIBLIOGRAPHIE



Akaike H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, **19**, 716-723.

Allan J.D., Palmer M. & Poff N.L. (2005) Climate change and freshwater ecosystems. In: *Climate change and biodiversity* (eds. Lovejoy T.E. & Hannah L.), pp 274-290. Yale University Press.

Araujo M.B., Williams P.H. & Fuller R.J. (2002) Dynamics of extinction and the selection of nature reserves. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **269**, 1971-1980.

Araujo M.B., Cabeza M., Thuiller W., Hannah L. & Williams P.H. (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology*, **10**, 1618-1626.

Araujo M.B. & Pearson R.G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28, 693-695.

Araujo M.B., Pearson R.G., Thuiller W. & Erhard M. (2005a) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**, 1504-1513.

Araujo M.B., Whittaker R.J., Ladle R.J. & Erhard M. (2005b) Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 529-538.

Araujo M.B. & Guisan A. (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33**, 1677-1688.

Araujo M.B., Thuiller W. & Pearson R.G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33**, 1712-1728.

Araujo M.B. & Luoto M. (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 743-753.

Araujo M.B. & New M. (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 42-47.

Armstrong J.S. (1989) Combining forecasts - the end of the beginning or the beginning of the end. *International Journal of Forecasting*, **5**, 585-588.

Arnason R. (2007) Climate change and fisheries: Assessing the economic impact in Iceland and Greenland. *Natural Resource Modeling*, **20**, 163-197.

Arrhenius S. (1896) On the influence of carbonic acid in the air upon temperature of the ground. *Philosophical Magazine and Journal of Science*, **41**, 237-275.

- B -

Bachelet D., Neilson R.P., Hickler T., Drapek R.J., Lenihan J.M., Sykes M.T. *et al.* (2003) Simulating past and future dynamics of natural ecosystems in the United States. *Global Biogeochemical Cycles*, **17**.

Baird O.E. & Krueger C.C. (2003) Behavioral thermoregulation of brook and rainbow trout: Comparison of summer habitat use in an Adirondack River, New York. *Transactions of the American Fisheries Society*, **132**, 1194-1206.

Balian E.V., Segers H., Leveque C. & Martens K. (2008) The freshwater animal diversity assessment: An overview of the results. *Hydrobiologia*, **595**, 627-637.

Barbet-Massin M., Walther B.A., Thuiller W., Rahbek C. & Jiguet F. (2009) Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaearctic migrant passerines. *Biology Letters*, **5**, 248-251.

Barry S. & Elith J. (2006) Error and uncertainty in habitat models. Journal of Applied Ecology, 43, 413-423.

Beaugrand G., Reid P.C., Ibanez F., Lindley J.A. & Edwards M. (2002) Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, **296**, 1692-1694.

Beaugrand G., Luczak C. & Martin E. (2009) Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, **15**, 1790-1803.

Beaumont L.J., Hughes L. & Poulsen M. (2005) Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, **186**, 250-269.

Beaumont L.J., Pitman A.J., Poulsen M. & Hughes L. (2007) Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. *Global Change Biology*, **13**, 1368-1385.

Beaumont L.J., Hughes L. & Pitman A.J. (2008) Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? *Ecology Letters*, **11**, 1135-1146.

Beebee T.J.C. (1995) Amphibian breeding and climate. Nature, 374, 219-220.

Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. (1996) Ecology: individuals, populations and communities (3rd edition). Blackwell Science, Oxford.

Berry P.M., Dawson T.P., Harrison P.A. & Pearson R.G. (2002) Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 453-462.

Bomhard B., Richardson D.M., Donaldson J.S., Hughes G.O., Midgley G.F., Raimondo D.C. *et al.* (2005) Potential impacts of future land use and climate change on the Red List status of the Proteaceae in the Cape Floristic Region, South Africa. *Global Change Biology*, **11**, 1452-1468.

Bonada N., Dolédec S. & Statzner B. (2007) Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, **13**, 1658-1671.

Boone R.B. & Krohn W.B. (1999) Modeling the occurrence of bird species: Are the errors predictable? *Ecological Applications*, **9**, 835-848.

Both C., van Asch M., Bijlsma R.G., van den Burg A.B. & Visser M.E. (2009) Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology*, **78**, 73-83.

Bradley B.A. (2009) Regional analysis of the impacts of climate change on cheatgrass invasion shows potential risk and opportunity. *Global Change Biology*, **15**, 196-208.

Bradley N.L., Leopold A.C., Ross J. & Huffaker W. (1999) Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 9701-9704.

Brazner J.C., Tanner D.K., Detenbeck N.E., Batterman S.L., Stark S.L., Jagger L.A. *et al.* (2005) Regional, watershed, and site-specific environmental influences on fish assemblage structure and function in western Lake Superior tributaries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 1254-1270.

Breiman L. (2001) Random forests. Machine Learning, 45, 5-32.

Breiman L., Friedman J.H., Olshen R.A. & Stone C.J. (1984) Classification and Regression Trees. Wadsworth and Brooks, Pacific Grove.

Britton A.J., Beale C.M., Towers W. & Hewison R.L. (2009) Biodiversity gains and losses: Evidence for homogenisation of Scottish alpine vegetation. *Biological Conservation*, **142**, 1728-1739.

Broennimann O., Thuiller W., Hughes G.F., Midgley G., Alkemade J.M.R. & Guisan A. (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079-1093.

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.

Brown J.H. (1995) Macroecology. University of Chicago Press.

Brown J.H., Valone T.J. & Curtin C.G. (1997) Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 9729-9733.

Bruslé J. & Quignard J.-P. (2001) Biologie des poissons d'eau douce européens. Collection Aquaculture - Pisciculture. Technique & Documentation.

Caissie D. (2006) The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology*, **51**, 1389-1406.

Carpenter S.R., Fisher S.G., Grimm N.B. & Kitchell J.F. (1992) Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 119-139.

Champely S. & Chessel D. (2002) Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics*, **9**, 167-177.

Chen I.C., Shiu H.J., Benedick S., Holloway J.D., Cheye V.K., Barlow H.S. *et al.* (2009). Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 1479-1483.

Chevan A. & Sutherland M. (1991) Hierarchical partitioning. American Statistician, 45, 90-96.

Christensen J.H., Hewitson B., Busuioc A., Chen A., Gao X., Held I. *et al.* (2007) Regional climate projections. In: *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M. & Miller H.L.), pp 847-940. Cambridge University Press, Cambridge and New York.

Chu C., Mandrak N.E. & Minns C.K. (2005) Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions*, **11**, 299-310.

Chu C., Jones N.E., Mandrak N.E., Piggott A.R. & Minns C.K. (2008) The influence of air temperature, groundwater discharge, and climate change on the thermal diversity of stream fishes in southern Ontario watersheds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 297-308.

Clemen R.T. (1989) Combining forecasts - a review and annotated-bibliography. *International Journal of Forecasting*, **5**, 559-583.

Cohen J. (1960) A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, **20**, 37–46.

Coutant C.C. (1987) Thermal preference: when does an asset become a liability? *Environmental Biology of Fishes*, **18**, 161-172.

Cramer W., Bondeau A., Woodward F.I., Prentice I.C., Betts R.A., Brovkin V. *et al.* (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO2 and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, **7**, 357-373.

Crisp D.T. (1996) Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia*, **323**, 201-221.

Crivelli A.J. (2006) Barbus meridionalis. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1

Crossman N.D. & Bass D.A. (2008) Application of common predictive habitat techniques for post-border weed risk management. *Diversity and Distributions*, **14**, 213-224.

Crozier L.G. & Zabel R.W. (2006) Climate impacts at multiple scales: evidence for differential population responses in juvenile Chinook salmon. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1100-1109.

Crozier L.G., Zabel R.W & Hamlett A.F. (2008) Predicting differential effects of climate change at the population level with life-cycle models of spring Chinook salmon. *Global Change Biology*, **14**, 236-249.

- D -

Daufresne M., Roger M.C., Capra H. & Lamouroux N. (2004) Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhone River: effects of climatic factors. *Global Change Biology*, **10**, 124-140.

Daufresne M. & Boët P. (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, **13**, 2467-2478.

Davis A.J., Lawton J.H., Shorrocks B. & Jenkinson L.S. (1998) Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 600-612.

De'ath G. (2007) Boosted trees for ecological modeling and prediction. Ecology, 88, 243-251

Devictor V., Julliard R., Couvet D. & Jiguet F. (2008) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2743-2748.

Dolédec S., Chessel D. & Gimaret-Carpentier C. (2000) Niche separation in community analysis: A new method. *Ecology*, **81**, 2914-2927.

Dormann C.F. (2007) Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 387-397.

Dormann C.F., Purschke O., Marquez J.R.G., Lautenbach S. & Schroder B. (2008a) Components of uncertainty in species distribution analysis: a case study of the Great Grey Shrike. *Ecology*, **89**, 3371-3386.

Dormann C.F., Schweiger O., Arens P., Augenstein I., Aviron S., Bailey D. *et al.* (2008b) Prediction uncertainty of environmental change effects on temperate European biodiversity. *Ecology Letters*, **11**, 235-244.

Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.I., Knowler D.J., Leveque C. *et al.* (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, **81**, 163-182.

Dulvy N.K., Rogers S.I., Jennings S., Stelzenmuller V., Dye S.R. & Skjoldal H.R. (2008) Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1029-1039.

Dunn P.O. & Winkler D.W. (1999) Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **266**, 2487-2490.

Durand J.D., Unlu E., Doadrio I., Pipoyan S. & Templeton A.R. (2000) Origin, radiation, dispersion and allopatric hybridization in the chub *Leuciscus cephalus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **267**, 1687-1697.

Durand J.D., Bianco P.G., Laroche J. & Gilles A. (2003) Insight into the origin of endemic Mediterranean ichthyofauna: Phylogeography of Chondrostoma genus (Teleostei, Cyprinidae). *Journal of Heredity*, **94**, 315-328.

Durner G.M., Douglas D.C., Nielson R.M., Amstrup C.S., McDonald T.L., Stirling I. *et al.* (2009) Predicting 21st-century polar bear habitat distribution from global climate models. *Ecological Monographs*, **79**, 25-58.

- E -

Eaton J.G. & Scheller R.M. (1996) Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1109-1115.

Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudik M., Ferrier S., Guisan A. *et al.* (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.

Elith J. & Graham C.H. (2009) Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, **32**, 66-77.

Elton C. (1927) Animal Ecology. Sidgwick and Jackson, London.

Engler R. & Guisan A. (2009) MIGCLIM: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions*, **15**, 590-601.

Erasmus B.F.N., Van Jaarsveld A.S., Chown S.L., Kshatriya M. & Wessels K.J. (2002) Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology*, **8**, 679-693.

Evangelista P.H., Kumar S., Stohlgren T.J., Jamevich C.S., Crall A.W., Norman J.B. *et al.* (2008) Modelling invasion for a habitat generalist and a specialist plant species. *Diversity and Distributions*, **14**, 808-817.

- *F* -

Felton A., Fischer J., Lindenmayer D.B., Montague-Drake R., Lowe A.R., Saunders D. *et al.* (2009) Climate change, conservation and management: an assessment of the peer-reviewed scientific journal literature. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 2243-2253.

Ferreira M.T., Sousa L., Santos J.M., Reino L., Oliveira J., Almeida P.R. *et al.* (2007) Regional and local environmental correlates of native Iberian fish fauna. *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 504-514.

Ferrier S. & Guisan A. (2006) Spatial Modelling of Biodiversity at the Community Level. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 393-404.

Feuchtmayr H., McKee D., Harvey I.F., Atkinson D. & Moss B. (2007) Response of macroinvertebrates to warming, nutrient addition and predation in large-scale mesocosm tanks. *Hydrobiologia*, **584**, 425-432.

Ficetola G.F., Thuiller W. & Miaud C. (2007) Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, **13**, 476-485.

Ficke A.D., Myrick C.A. & Hansen L.J. (2007) Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **17**, 581-613.

Fielding A.H. & Bell J.F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**, 38-49.

Franco A.M.A., Hill J.K., Kitschke C., Collingham Y.C., Roy D.B., Fox R. *et al.* (2006) Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, **12**, 1545-1553.

Frankham R. (2005) Genetics and extinction. Biological Conservation, 126, 131-140.

Franklin J., Wejnert K.E., Hathaway S.A., Rochester C.J. & Fisher R.N. (2009) Effect of species rarity on the accuracy of species distribution models for reptiles and amphibians in southern California. *Diversity and Distributions*, **15**, 167-177.

Friedman J.H. (1991) Multivariate Adaptive Regression Splines. Annals of Statistics, 19, 1-141.

Friedman J.H. (2001) Greedy function approximation: a gradient boosting machine. *The Annals of Statistics*, **29**, 1189-1232.

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 -

Gillooly J.F., Brown J.H., West G.B., Savage V.M. & Charnov E.L. (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**, 2248-2251.

Gonzalez-Megias A., Menendez R., Roy D., Brereton T. & Thomas C.D. (2008) Changes in the composition of British butterfly assemblages over two decades. *Global Change Biology*, **14**, 1464-1474.

Grabherr G., Gottfried M. & Pauli H. (1994) Climate effects on mountain plants. Nature, 369, 448.

Graham C.H., Elith J., Hijmans R.J., Guisan A., Peterson A.T. & Loiselle B.A. (2008) The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 239-247.

Graham C.T. & Harrod C. (2009) Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology*, **74**, 1143-1205.

Gregory A.W., Smith G.W. & Yetman J. (2001) Testing for Forecast Consensus. *Journal of Business & Economic Statistics*, **19**, 34-43.

Griffiths D. (2006) Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 734-751.

Grinnell J. (1917) The niche relationship of the California thrasher. The Auk, 34, 427-433.

Guisan A. & Theurillat J.P. (2000) Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? *Phytocoenologia*, **30**, 353-384.

Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186.

Guisan A. & Thuiller W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.

Guisan A., Zimmermann N.E., Elith J., Graham C.H., Phillips S. & Peterson A.T. (2007) What matters for predicting the occurrences of trees: Techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs*, **77**, 615-630.

- \mathcal{H} -

Hanley J.A. & McNeil B.J. (1982) The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, **143**, 29-36.

Hari R.E., Livingstone D.M., Siber R., Burkhardt-Holm P. & Guttinger H. (2006) Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Global Change Biology*, **12**, 10-26.

Harrell F.E., Lee K.L. & Mark D.B. (1996) Multivariable prognostic models: Issues in developing models, evaluating assumptions and adequacy, and measuring and reducing errors. *Statistics in Medicine*, **15**, 361-387.

Hartley S., Harris R. & Lester P.J. (2006) Quantifying uncertainty in the potential distribution of an invasive species: climate and the Argentine ant. *Ecology Letters*, **9**, 1068-1079.

Harvey B.C. (1987) Susceptibility of young-of-the-year fishes to downstream displacement by flooding. *Transactions of the American Fisheries Society*, **116**, 851-855.

Hastie T. & Tibshirani R. (1990) Generalized additive models. Chapman and Hall, London, UK.

Hedrick P.W. (2001) Conservation genetics: where are we now? Trends in Ecology and Evolution, 16, 629-636.

Heikkinen R.K., Luoto M., Araujo M.B., Virkkala R., Thuiller W. & Sykes M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, **30**, 751-777.

Heikkinen R.K., Luoto M., Virkkala R., Pearson R.G. & Korber J.H. (2007) Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 754-763.

Heino J., Virkkala R. & Toivonen H. (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews*, **84**, 39-54.

Hickling R., Roy D.B., Hill J.K., Fox R. & Thomas C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, **12**, 450-455.

Hiddink J.G. & ter Hofstede R. (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology*, **14**, 453-460.

Hijmans R.J. & Graham C.H. (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, **12**, 2272-2281.

Hollister R.D., Webber P.J. & Tweedie C.E. (2005) The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: differences between short- and long-term responses. *Global Change Biology*, **11**, 525-536.

Hortal J. & Lobo J.M. (2006) Towards synecological framework for systematic conservation planning. *Biodiversity Informatics*, **3**, 16-45.

Horwitz R.J. (1978) Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs*, **48**, 307-321.

Huet M. (1959) Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. *Transactions of the American Fisheries Society*, **88**, 156-163.

Hughes L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 56-61.

Humpl M. & Pivnicka K. (2006) Fish assemblages as influenced by environmental factors in streams in protected areas of the Czech Republic. *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 96-103.

Huntley B. & Prentice I.C. (1988) July temperatures in Europe from pollen data, 6000 years before present. *Science*, **241**, 687-690.

Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415-427.

- I -

Ibanez C., Oberdorff T., Teugeis G., Mamononekene V., Lavoue S., Fermon Y. *et al.* (2007) Fish assemblages structure and function along environmental gradients in rivers of Gabon (Africa). *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 315-334.

Ibarra A.A., Gevrey M., Park Y.S., Lim P. & Lek S. (2003) Modelling the factors that influence fish guilds composition using a back-propagation network: Assessment of metrics for indices of biotic integrity. *Ecological Modelling*, **160**, 281-290.

Ibarra A.A., Park Y.S., Brosse S., Reyjol Y., Lim P. & Lek S. (2005) Nested patterns of spatial diversity revealed for fish assemblages in a west European river. *Ecology of Freshwater Fish*, **14**, 233-242.

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 (eds. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M. & Miller H.L.). Cambridge University Press, Cambridge and New York.

- J -

Jackson D.A., Peres-Neto P.R. & Olden J.D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 157-170.

Jackson D.A. & Mandrak N.E. (2002) Changing fish biodiversity: predicting the loss of cyprinid biodiversity due to global climate change. In: *Fisheries in a Changing Climate* (ed. McGinn N.A.). American Fisheries Society, Bethesda MD.

Jenkins D.G., Brescacin C.R., Duxbury C.V., Elliott J.A., Evans J.A., Grablow K.R. et al. (2007) Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 415-425.

Jeschke J.M. & Strayer D.L. (2008) Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1134**, 1-24.

Jetz W., Wilcove D.S. & Dobson A.P. (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLOS Biology*, **5**, 1211-1219.

Jiguet F., Gadot A.S., Julliard R., Newson S.E. & Couvet D. (2007) Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*, **13**, 1672-1684.

Jobling M. (1981) Temperature tolerance and the final preferendum - rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. *Journal of Fish Biology*, **19**, 439-455.

Jurasinski G. & Kreyling J. (2007) Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of mountain summits. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 711-718.

- K -

Kadmon R., Farber O. & Danin A. (2003) A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*, **13**, 853-867.

Karl J.W., Heglund P.J., Garton E.O., Scott J.M., Wright N.M. & Hutto R.L. (2000) Sensitivity of species habitat-relationship model performance to factors of scale. *Ecological Applications*, **10**, 1690-1705.

Kearney M. & Porter W.P. (2004) Mapping the fundamental niche: Physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, **85**, 3119-3131.

Kearney M., Phillips B.L., Tracy C.R., Christian K.A., Betts G. & Porter W.P. (2008) Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography*, **31**, 423-434.

Keith D.A., Akcakaya H.R., Thuiller W., Midgley G.F., Pearson R.G., Phillips S.J. *et al.* (2008) Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters*, **4**, 560-563.

Keleher C.J. & Rahel F.J. (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.

Koel T.M. & Peterka J.J. (2003) Stream fish communities and environmental correlates in the Red River of the North, Minnesota and North Dakota. *Environmental Biology of Fishes*, **67**, 137-155.

Korzukhin M.D., TerMikaelian M.T. & Wagner R.G. (1996) Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management? *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 879-887.

- L -

La Sorte F.A. & Thompson F.R. (2007) Poleward shifts in winter ranges of North American birds. *Ecology*, **88**, 1803-1812.

Lappalainen J. & Lehtonen H. (1997) Temperature habitats for freshwater fishes in a warming climate. *Boreal Environment Research*, **2**, 69-84.

Lasne E., Bergerot B., Lek S. & Laffaille P. (2007) Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: Example of the Loire Basin (France). *River Research and Applications*, **23**, 877-890.

Lassalle G., Crouzet P. & Rochard E. (2009) Modelling the current distribution of European diadromous fishes: an approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshwater Biology*, **54**, 587-606.

Lassalle G. & Rochard E. (2009) Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology*, **15**, 1072-1089.

Lawler J.J., White D., Neilson R.P. & Blaustein A.R. (2006) Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Global Change Biology*, **12**, 1568-1584.

Lawler J.J., Shafer S.L., White D., Kareiva P., Maurer E.P., Blaustein A.R. *et al.* (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*, **90**, 588-597.

Lawton J.H. & Brown V.K. (1993) Redundancy in ecosystems. In: *Biodiversity and ecosystem function* (ed. Schulze E.D. & Mooney H.A.), pp. 255-268. Springer, New-York.

Lehtonen H. (1996) Potential effects of global warming on northern European freshwater fish and fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, **3**, 59-71.

Lenoir J., Gegout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P. & Brisse H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**, 1768-1771.

Leprieur F., Beauchard O., Hugueny B., Grenouillet G. & Brosse S. (2008) Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, **14**, 291-300.

Levinsky I., Skov F., Svenning J.C. & Rahbek C. (2007) Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 3803-3816.

Liu C.R., Berry P.M., Dawson T.P. & Pearson R.G. (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**, 385-393.

Lobo J.M., Jimenez-Valverde A. & Real R. (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 145-151.

Luoto M., Poyry J., Heikkinen R.K. & Saarinen K. (2005) Uncertainty of bioclimate envelope models based on the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 575-584.

- M -

Mackenzie B.R., Gislason H., Mollmann C. & Koster F.W. (2007) Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries. *Global Change Biology*, **13**, 1348-1367.

Maggini R., Lehmann A., Zimmermann Z.E. & Guisan A. (2006) Improving generalized regression analysis for the spatial prediction of forest communities. *Journal of Biogeography*, **33**, 1729-1749.

Magnuson J.J., Crowder L.B. & Medvick P.A. (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*, **19**, 331-343.

Magnuson J.J., Webster K.E., Assel R.A., Bowser C.J., Dillon P.J., Eaton J.G. *et al.* (1997) Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. *Hydrological Processes*, **11**, 825-871.

Magnuson J.J., Robertson D.M., Benson B.J., Wynne R.H., Livingstone D.M., Arai T. *et al.* (2000) Historical Trends in Lake and River Ice Cover in the Northern Hemisphere. *Science*, **289**, 1743-1746.

Magoulick D.D. & Kobza R.M. (2003) The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwater Biology*, **48**, 1186-1198.

Manel S., Williams H.C. & Ormerod S.J. (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 921-931.

Mann R.H.K. (1991) Growth and production. In: *Cyprinids fishes – systematics, biology and exploitation* (eds. Winfield I.J. & Nelson J.S.), pp. 457-482. Chapman and Hall, London.

Mann R.H.K. (1996) Environmental requirements of European non-salmonid fish in rivers. *Hydrobiologia*, **323**, 223-235.

Marmion M., Luoto M., Heikkinen R.K. & Thuiller W. (2009a) The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. *Ecological Modelling*, sous presse.

Marmion M., Parviainen M., Luoto M., Heikkinen R.K. & Thuiller W. (2009b) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **15**, 59-69.

Marshall E. & Randhir T. (2008) Effect of climate change on watershed system: a regional analysis. *Climatic Change*, **89**, 263-280.

Martin T.E. (2007) Climate correlates of 20 years of trophic changes in a high-elevation riparian system. *Ecology*, **88**, 367-380.

Matthews W.J. (1998). Patterns in Freshwater Fish Ecology. Chapman and Hall, London.

Matthews W.J. & Marsh-Matthews E. (2003) Effects of drought on fish across axes of space, time and ecological complexity. *Freshwater Biology*, **48**, 1232-1253.

McCarty J.P. (2001) Ecological consequences of recent climate change. conservation biology, 15, 320-331.

McCullagh P. & Nelder J. (1989) Generalized Linear Models, Second Edition. Chapman and Hall, London, UK.

McKinney M.L. (2004) Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 47-53.

McPherson J.M. & Jetz W. (2007) Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models. *Ecography*, **30**, 135-151.

Meehl G.A., Stocker T.F., Collins W.D., Friedlingstein P., Gaye A.T., Gregory J.M. *et al.* (2007) Global climate projections. In: *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M. & Miller H.L.), pp 747-846. Cambridge University Press, Cambridge and New York.

Menendez R., Megias A.G., Hill J.K., Braschler B., Willis S.G., Collingham Y. *et al.* (2006) Species richness changes lag behind climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 1465-1470.

Menzel A., Estrella N. & Fabian P. (2001) Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology*, **7**, 657-666.

Menzel A., Sparks T.H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R. *et al.* (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**, 1969-1976.

Meyer J.L., Sale M.J., Mulholland P.J. & Poff N.L. (1999) Impacts of climate change on aquatic ecosystem functioning and health. *Journal of the American Water Resources Association*, **35**, 1373-1386.

Midgley G.F., Hughes G.O., Thuiller W. & Rebelo W.G. (2006) Migration rate limitations on climate changeinduced range shifts in Cape Proteaceae. *Diversity and Distributions*, **12**, 555-562.

Mika A.M., Weiss R.M., Olfert O., Hallett R.H. & Newman J.A. (2008) Will climate change be beneficial or detrimental to the invasive swede midge in North America? Contrasting predictions using climate projections from different general circulation models. *Global Change Biology*, **14**, 1721-1733.

Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and Human Well-Being: Wetlands and Water Synthesis. World Resources Institute, Washington DC.

Mills C.A. & Mann R.H.K. (1985) Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. *Journal of Fish Biology*, **27**, 209-226.

Milly P.C.D., Dunne K.A. & Vecchia A.V. (2005) Global pattern of trends in streamflow and water availability in a changing climate. *Nature*, **438**, 347-350.

Minns C.K. & Moore J.E. (1995) Factors limiting the distributions of Ontario's freshwater fishes: the role of climate and other variables, and the potential impacts of climate change. In: *Climate Change and Northern Fish Populations* (ed. Beamish R.J.), pp. 137-160. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences 121, Ottawa.

Mohseni O. & Stefan H.G. (1999) Stream temperature / air temperature relationship: a physical interpretation. *Journal of Hydrology*, **218**, 128-141.

Mohseni O., Stefan H.G. & Eaton J.G. (2003) Global warming and potential changes in fish habitat in US streams. *Climatic Change*, **59**, 389-409.

Morin X., Augspurger C. & Chuine I. (2007) Process-based modeling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*, **88**, 2280-2291.

Morin X. & Lechowicz M.J. (2008) Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology Letters*, **4**, 573-576.

Morin X., Viner D. & Chuine I. (2008) Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology*, **96**, 784-794.

Morin X. & Thuiller W. (2009) Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology*, **90**, 1301-1313.

Moritz C., Patton J.L., Conroy C.J., Parra J.L., White G.C. & Beissinger S.R. (2008) Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, **322**, 261-264.

Munguia M., Peterson A.T. & Sanchez-Cordero V. (2008) Dispersal limitation and geographical distributions of mammal species. *Journal of Biogeography*, **35**, 1879-1887.

Murray S. & Innes J.L. (2009) Effects of environment on fish species distributions in the Mackenzie River drainage basin of northeastern British Columbia, Canada. *Ecology of Freshwater Fish*, **18**, 183-196.

Myers P., Lundrigan B.L., Hoffman S.M.G., Haraminac A.P. & Seto S.H. (2009) Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region. *Global Change Biology*, **15**, 1434-1454.

- N -

Nakano S., Kitano F. & Maekawa K. (1996) Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese archipelago due to climatic warming. *Freshwater Biology*, **36**, 711-722.

Nakicenovic N. & Swart R. (eds) (2000) Special Report on Emissions Scenarios. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

New M., Lister D., Hulme M. & Makin I. (2002) A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research*, **21**, 1-25.

Nicola G.G., Almodovar A. & Elvira B. (2009) Influence of hydrologic attributes on brown trout recruitment in low-latitude range margins. *Oecologia*, **160**, 515-524.

Oakes R.M., Gido K.B., Falke J.A., Olden J.D. & Brock B.L. (2005) Modelling of stream fishes in the Great Plains, USA. *Ecology of Freshwater Fish*, **14**, 361-374.

Oberdorff T., Hugueny B., Compin A. & Belkessam D. (1998) Non-interactive fish communities in the coastal streams of North-western France. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 472-484.

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.

Ohlemüller R., Gritti E.S., Sykes M.T. & Thomas C.D. (2006) Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*, **12**, 1788-1799.

Olden J.D. (2003) A species-specific approach to modeling biological communities and its potential for conservation. *Conservation Biology*, **17**, 854-863.

Olden J.D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027-2039.

Olden J.D. & Jackson D.A. (2002) A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater Biology*, **47**, 1976-1995.

Olden J.D. & Rooney T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113-120.

Olden J.D., Kennard M.J. & Pusey B.J. (2008) Species invasions and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 25-37.

Osborne P.E. & Leitao P.J. (2009) Effects of species and habitat positional errors on the performance and interpretation of species distribution models. *Diversity and Distributions*, **15**, 671-681.

Overpeck J., Cole J. & Bartlein P. (2005) A "Paleoperspective" on climate variability and change. In: *Climate change and biodiversity* (eds. Lovejoy T.E. & Hannah L.), pp 91-108. Yale University Press.

- P -

Paradis E. & Claude J. (2002) Analysis of comparative data using generalized estimating equations. *Journal of Theoretical Biology*, **218**, 175-185.

Paradis E., Claude J. & Strimmer K. (2004) APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289-290.

Parmesan C. (1996) Climate and species' range. Nature, 382, 765-766.

Parmesan C. (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, **13**, 1860-1872.

Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J.K., Thomas C.D., Descimon H. *et al.* (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579-583.

Parmesan C. & Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.

Parolo G. & Rossi G. (2008) Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 100-107.

Parviainen M., Luoto M., Ryttari T. & Heikkinen R.K. (2008) Modelling the occurrence of threatened plant species in taiga landscapes: methodological and ecological perspectives. *Journal of Biogeography*, **35**, 1888-1905.

Pearce J. & Ferrier S. (2000) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, **133**, 225-245.

Pearson R.G. (2006) Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 111-113.

Pearson R.G., Dawson T.P., Berry P.M. & Harrison P.A. (2002) SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling*, **154**, 289-300.

Pearson R.G. & Dawson T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371.

Pearson R.G., Dawson T.P. & Liu C. (2004) Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography*, **27**, 285-298.

Pearson R.G., Thuiller W., Araujo M.B., Martinez-Meyer E., Brotons L., McClean C. *et al.* (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, **33**, 1704-1711.

Peres-Neto P.R. (2004) Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, **140**, 352-360.

Perry A.L., Low P.J., Ellis J.R. & Reynolds J.D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, **308**, 1912-1915.

Persat H. & Keith P. (1997) La répartition géographique des poissons d'eau douce en France : qui est autochtone et qui ne l'est pas ? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **344-345**, 15-32.

Peterson A.T. (2003a) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, **78**, 419-433.

Peterson A.T. (2003b) Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity consequences. *Global Change Biology*, **9**, 647-655.

Peterson A.T., Ortega-Huerta M., Bartley J., Sanchez-Cordero V., Soberon J., Buddemeier R.H. *et al.* (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626-629.

Peterson J.T. & Kwak T.J. (1999) Modeling the effects of land use and climate change on riverine smallmouth bass. *Ecological Applications*, **9**, 1391-1404.

Pineda E. & Lobo J.M. (2009) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 182-190.

Poff N.L. & Allan J.D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, **76**, 606-627.

Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestegaard K.L., Richter B.D. et al. (1997) The natural flow regime. Bioscience, 47, 769-784.

Poff N.L. & Hart D.D. (2002) How dams vary and why it matters for the emerging science of dam removal. *Bioscience*, **52**, 659-668.

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.

Portner H.O. & Farrell A.P. (2008) Physiology and Climate Change. Science, 322, 690-692.

Pounds J.A., Fogden M.P.L. & Campbell J.H. (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**, 611-615.

Poyry J., Luoto M., Heikkinen R.K., Kuussaari M. & Saarinen K. (2009) Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies. *Global Change Biology*, **15**, 732-743.

Prentice I.P., Cramer W., Harrison S.P., Leemans R., Monserud R.A. & Solomon A.M. (1992) A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, **19**, 117-134.

Pulliam H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. Ecology Letters, 3, 349-361.

- Q -

Quist M.C., Hubert W.A. & Isaak D.J. (2004) Fish assemblage structure and relations with environmental conditions in a Rocky Mountain watershed. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 1554-1565.

- R -

R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rahel F.J. (2000) Homogenization of fish faunas across the United States. Science, 288, 854-856.

Rahel F.J. (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 291-315.

Rahel F.J. (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, **52**, 696-710.

Rahel F.J., Keleher C.J. & Anderson J.L. (1996) Potential habitat loss and population fragmentation for cold water fish in the North Platte river drainage of the Rocky Mountains: Response to climate warming. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1116-1123.

Rahel F.J., Bierwagen B. & Taniguchi Y. (2008) Managing aquatic species of conservation concern in the face of climate change and invasive species. *Conservation Biology*, **22**, 551-561.

Rahel F.J. & Olden J.D. (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, **22**, 521-533.

Randall D.A., Wood R.A., Bony S., Colman R., Fichefet T., Fyfe J. *et al.* (2007) Climate models and their evaluation. In: *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M. & Miller H.L.), pp 589-662. Cambridge University Press, Cambridge and New York.

Rathert D., White D., Sifneos J.C. & Hughes R.M. (1999) Environmental correlates of species richness for native freshwater fish in Oregon, USA. *Journal of Biogeography*, **26**, 257-273.

Raupach M.R., Marland G., Ciais P., Le Quere C., Canadell J.G., Klepper G. *et al.* (2007) Global and regional drivers of accelerating CO2 emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* **104**, 10288-10293.

Reist J.D., Wrona F.J., Prowse T.D., Power M., Dempson J.B., Beamish R.J. et al. (2006a) General effects of climate change on Arctic fishes and fish populations. *Ambio*, **35**, 370-380.

Reist J.D., Wrona F.J., Prowse T.D., Power M., Dempson J.B., King J.R. *et al.* (2006b) An overview of effects of climate change on selected Arctic freshwater and anadromous fishes. *Ambio*, **35**, 381-387.

Ricciardi A. & Rasmussen J.B. (1999) Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, **13**, 1220-1222.

Ricciardi A. & Simberloff D. (2009) Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 248-253.

Rieman B.E., Isaak D., Adams S., Horan D., Nagel D., Luce C. *et al.* (2007) Anticipated climate warming effects on bull trout habitats and populations across the interior Columbia River basin. *Transactions of the American Fisheries Society*, **136**, 1552-1565.

Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C. & Pounds J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.

Rosenberg D.M., McCully P. & Pringle C.M. (2000) Global-scale environmental effects of hydrological alterations: Introduction. *Bioscience*, **50**, 746-751.

Rosenfeld J.S. (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. Oikos, 98, 156-162.

Roura-Pascual N., Brotons L., Peterson A.T. & Thuiller W. (2009) Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. *Biological Invasions*, **11**, 1017-1031.

Roux P.C.L. & McGeoch M.A. (2008) Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Global Change Biology*, **14**, 2950-2962.

Roy D.B. & Sparks T.H. (2000) Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, **6**, 407-416.

Rumelhart D.E. & Mc Clelland J.L. (1986) Parallel Distributed Processing: Explorations in the Microstructure of Cognition. MIT Press, Cambridge, USA.

Rykiel E.J. (1996) Testing ecological models: The meaning of validation. Ecological Modelling, 90, 229-244.

- S -

Saetersdal M., Birks H.J.B. & Peglar S.M. (1998) Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change. *Journal of Biogeography*, **25**, 111-122.

Sagarin R.D., Barry J.P., Gilman S.E. & Baxter C.H. (1999) Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales. *Ecological Monographs*, **69**, 465-490.

Saino N., Rubolini D., Lehikoinen E., Sokolov L.V., Bonisoli-Alquati A., Ambrosini R. *et al.* (2009) Climate change effects on migration phenology may mismatch brood parasitic cuckoos and their hosts. *Biology Letters*, **5**, 539-541

Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R. et al. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science, 287, 1770-1774.

Sato H., Itoh A. & Kohyama T. (2007) SEIB-DGVM: a new dynamic global vegetation model using a spatially explicit individual-based approach. *Ecological Modelling*, **200**, 279-307.

Sax D.F. & Gaines S.D. (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 561-566.

Schlosser I.J. (1985) Flow regime, juvenile abundance, and the assemblage structure of stream fishes. *Ecology*, **66**, 1484-1490.

Schroter D., Cramer W., Leemans R., Prentice I.C., Araujo M.B., Arnell N.W. *et al.* (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, **310**, 1333-1337.

Schwager M., Covas R., Blaum N. & Jeltsch F. (2008) Limitations of population models in predicting climate change effects: a simulation study of sociable weavers in southern Africa. *Oikos*, **117**, 1417-1427.

Segurado P. & Araujo M.B. (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, **31**, 1555-1568.

Segurado P., Araujo M.B. & Kunin W.E. (2006) Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 433-444.

Sharma S., Jackson D.A., Minns C.K. & Shuter B.J. (2007) Will northern fish populations be in hot water because of climate change? *Global Change Biology*, **13**, 2052-2064.

Sharma S. & Jackson D.A. (2008) Predicting smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) occurrence across North America under climate change: a comparison of statistical approaches. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 471-481.

Shuter B.J., Minns C.K. & Lester N. (2002) Climate change, freshwater fish, and fisheries: Case studies from Ontario and their use in assessing potential impacts. *Fisheries in a Changing Climate*, **32**, 77-87. American Fisheries Society symposium.

Sinokrot B.A., Stefan H.G., McCormick J.H. & Eaton J.G. (1995) Modeling of climate-change effects on stream temperatures and fish habitats below dams and near groundwater inputs. *Climatic change*, **30**, 181-200.

Smith T.A. & Kraft C.E. (2005) Stream fish assemblages in relation to landscape position and local habitat variables. *Transactions of the American Fisheries Society*, **134**, 430-440.

Snucins E.J. & Gunn J.M. (1995) Coping with a warm environment - behavioral thermoregulation by lake trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, **124**, 118-123.

Sokolov A.P., Stone P.H., Forest C.E., Prinn R., Sarofim M.C., Webster M. *et al.* (2009) Probabilistic forecast for 21st century climate based on uncertainties in emissions (without policy) and climate parameters. MIT Joint Program on the Science and Policy of Global Change.

Stockwell D.R.B. & Peterson A.T. (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, **148**, 1-13.

Svenning J.C. & Skov F. (2004) Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, **7**, 565-573.

Swets J.A. (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science, 240, 1285-1293.

- T -

Taberlet P. & Cheddadi R. (2002) Quaternary refugia and persistence of biodiversity. Science, 297, 2009-2010.

Taniguchi Y., Rahel F.J., Novinger D.C. & Geron K.G. (1998) Temperature mediation of competitive interactions among three fish species that replace each other along longitudinal stream gradients. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 1894-1901.

Taylor C.M., Winston M.R. & Matthews W.J. (1993) Fish species-environment and abundance relationships in a great-plains river system. *Ecography*, **16**, 16-23.

Taylor C.M., Holder T.L., Fiorillo R.A., Williams L.R., Thomas R.B. & Warren M.L. (2006) Distribution, abundance, and diversity of stream fishes under variable environmental conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 43-54.

Tetzlaff D., Gibbins C., Bacon P.J., Youngson A.F. & Soulsby C. (2008) Influence of hydrological regimes on the pre-spawning entry of Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) into an upland river. *River Research and Applications*, **24**, 528-542.

Thomas C.D. & Lennon J.J. (1999) Birds extend their ranges northwards. Nature, 399, 213-213.

Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C. *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.

Thomas C.D., Franco A.M.A. & Hill J.K. (2006) Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 415-416.

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. (2007) Climate change and the ecologist. Nature, 448, 550-552.

Thuiller W., Araujo M.B. & Lavorel S. (2004) Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography*, **31**, 353-361.

Thuiller W., Lavorel S. & Araujo M.B. (2005a) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 347-357.

Thuiller W., Lavorel S., Araujo M.B., Sykes M.T. & Prentice I.C. (2005b) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 8245-8250.

Thuiller W., Broennimann O., Hughes G., Alkemade J.R.M., Midgley G.F. & Corsi F. (2006a) Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology*, **12**, 424-440.

Thuiller W., Lavorel S., Sykes M.T. & Araujo M.B. (2006b) Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions*, **12**, 49-60.

Thuiller W., Albert C., Araujo M.B., Berry P.M., Cabeza M., Guisan A. *et al.* (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **9**, 137-152.

Todd C.D., Hughes S.L., Marshall C.T., Maclean J.C., Lonergan M.E. & Biuw E.M. (2008) Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Global Change Biology*, **14**, 958-970.

Tuck G., Glendining M.J., Smith P., House J.I. & Wattenbach M. (2006) The potential distribution of bioenergy crops in Europe under present and future climate. *Biomass and Bioenergy*, **30**, 183-197.

- V -

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. (1980) River continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.

Virkkala R., Heikkinen R.K., Leikola N. & Luoto M. (2008) Projected large-scale range reductions of northernboreal land bird species due to climate change. *Biological Conservation*, **141**, 1343-1353.

Visser M.E., van Noordwijk A.J., Tinbergen J.M. & Lessells C.M. (1998) Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **265**, 1867-1870.

Vorosmarty 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.

- W -

Walker I.R. & Pellatt M.G. (2008) Climate change and ecosystem response in the northern Columbia River basin - A paleoenvironmental perspective. *Environmental Reviews*, **16**, 113-140.

Walker M.D., Wahren C.H., Hollister R.D., Henry G.H.R., Ahlquist L.E., Alatalo J.M. *et al.* (2006) Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 1342-1346.

Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C. *et al.* (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.

Wang L.Z., Lyons J., Rasmussen P., Seelbach P., Simon T., Wiley M. *et al.* (2003) Watershed, reach, and riparian influences on stream fish assemblages in the Northern Lakes and Forest Ecoregion, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 491-505.

Watson A.J. (2008) Certainty and uncertainty in climate change predictions: What use are climate models? *Environmental and Resource Economics*, **39**, 37-44.

Webb T. (1981) The past 11,000 years of vegetational change in Eastern North America. *Bioscience*, **31**, 501-506.

Weigel A.P., Liniger M.A. & Appenzeller C. (2008) Can multi-model combination really enhance the prediction skill of probabilistic ensemble forecasts? *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **134**, 241-260.

Williams J.W. & Jackson S.T. (2007) Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 475-482.

Williams J.W., Jackson S.T. & Kutzbacht J.E. (2007) Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 5738-5742.

Williams S.E., Shoo L.P., Isaac J.L., Hoffmann A.A. & Langham G. (2008) Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. *PLOS Biology*, **6**, 2621-2626.

Willis K.J., Araujo M.B., Bennett K.D., Figueroa-Rangel B., Froyd C.A. & Myers N. (2007) How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **362**, 175-186.

Wilson R.J., Gutierrez D., Gutierrez J., Martinez D., Agudo R. & Monserrat V.J. (2005) Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, **8**, 1138-1146.

Wilson R.J., Gutierrez D., Gutierrez J. & Monserrat V.J. (2007) An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, **13**, 1873-1887.

Winder M. & Schindler D.E. (2004) Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*, **85**, 2100-2106.

Wisz M., Dendoncker N., Madsen J., Rounsevell M., Jespersen M., Kuijken E. *et al.* (2008a) Modelling pinkfooted goose (*Anser brachyrhynchus*) wintering distributions for the year 2050: potential effects of land-use change in Europe. *Diversity and Distributions*, **14**, 721-731. Wisz M.S., Hijmans R.J., Li J., Peterson A.T., Graham C.H. & Guisan A. (2008b) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, **14**, 763-773.

Wolter C. (2007) Temperature influence on the fish assemblage structure in a large lowland river, the lower Oder River, Germany. *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 493-503.

Yates D., Galbraith H., Purkey D., Huber-Lee A., Sieber J., West J. *et al.* (2008) Climate warming, water storage, and Chinook salmon in California's Sacramento Valley. *Climatic Change*, **91**, 335-350.

- Z -

Zweig M.H. & Campbell G. (1993) Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, **39**, 561-577.

DEUXIEME PARTIE

PUBLICATIONS



Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors.

Laëtitia Buisson, Laurence Blanc & Gaël Grenouillet

Ecology of Freshwater Fish (2008), 17, 244-257
ECOLOGY OF FRESHWATER FISH

Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors

Buisson L, Blanc L, Grenouillet G. Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors.

Ecology of Freshwater Fish 2008: 17: 244–257. © 2007 The Authors Journal compilation © 2007 Blackwell Munksgaard

Abstract - The relative influence of temperature versus local physical factors on the spatial distribution of riverine fish species was investigated in a large watershed of south-western France. Using generalised additive models and hierarchical partitioning, we modelled the ecological responses of 28 fish species to a set of five environmental predictors, and we quantified the independent effect of each predictor. The spatial distribution of fish species was primarily determined by both mean temperature and position along the upstream-downstream gradient. However, responses to these environmental factors varied according to the species considered. Fish species with strong thermal requirements (e.g., common carp, black bullhead, Atlantic salmon) were mainly sensitive to temperature whereas longitudinal gradient was of primary importance for downstream species (e.g., common bream, largemouth bass, pike perch). Both the statistical methods used gave concordant results and appeared complementary. This dual-approach, quantifying the relative contribution of each environmental factor, appears particularly useful to understand the spatial distribution of stream fish species. Separating the effects of temperature versus habitat factors is crucial to accurately predict species distribution modifications in the current context of global change.

L. Buisson¹, L. Blanc², G. Grenouillet¹

¹Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR CNRS-Université Paul Sabatier, Toulouse cedex, France, ²Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques, Délégation régionale Aquitaine & Midi-Pyrénées, Toulouse, France

Key words: stream fish; species distribution; statistical modelling; GAM; hierarchical partitioning

L. Buisson, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR CNRS-Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4, France; e-mail: buisson@cict.fr

Accepted for publication September 24, 2007

Introduction

Species distribution modelling has always been a central issue in ecology (reviewed in Guisan & Thuiller 2005). In recent years, an increasing number of studies in ecology, biogeography, or conservation biology have tried to build predictive models of species distribution aiming at a better protection and management of natural resources and ecosystems. Generally, most of them use static modelling techniques which relate the currently observed distribution of species to a pool of available environmental variables (Guisan & Zimmermann 2000; Thuiller 2003).

In stream fish ecology, many studies have been conducted to relate fish assemblage structure to their

environment (reviewed in Matthews 1998). Fish assemblage structure has been frequently examined either at the scale of one single stream and its tributaries (e.g., Meador & Matthews 1992; Humpl & Pivnicka 2006; Taylor et al. 2006) or at the scale of several large hydrographical units (e.g., Rathert et al. 1999; Oberdorff et al. 2001; Pont et al. 2005; Lamouroux & Cattanéo 2006; Hoeinghaus et al. 2007). Most of these papers conclude that fish species distribution is influenced by a wide range of environmental factors.

Climate is known to be a major determining factor operating at large-scale for many taxa (e.g., Pearson & Dawson 2003). For stream fish, temperature appears to be one of the main determinant factors of spatial distribution (e.g., Shuter & Post 1990; Heino 2002; Brazner et al. 2005). Indeed freshwater fish are particularly sensitive to temperature because they are ectothermic animals (Magnuson et al. 1979) in which both survival and growth are dependent on temperature. Temperature has an effect on their metabolism (Gillooly et al. 2001), breeding (Mills & Mann 1985), development and growth (Mann 1991; Wolter 2007) and behaviour (Taniguchi et al. 1998). Each fish species typically selects thermal habitats in which its growth rate is near maximum (Jobling 1981) and which maximises the metabolic power available for growth, activity and reproduction (Kelsch 1996).

However, other local environmental factors have been shown to determine fish assemblage structure as well. For instance, hydraulic conditions may also influence fish assemblages (Marchetti & Moyle 2001; Lamouroux & Cattanéo 2006), as do physical conditions such as substratum type (Humpl & Pivnicka 2006) or riparian vegetation (Maridet et al. 1998; Growns et al. 2003) and the chemical environment (Matthews et al. 1992; Taylor et al. 1993; Lappaleinen & Soininen 2006). The distributional range of freshwater fish species seems therefore to be greatly affected by a combination of environmental factors acting at different scales (Matthews 1998; Jackson et al. 2001; Ferreira et al. 2007).

Stream fish species distribution is also influenced by the atypical structure of the watershed they live in. Indeed, one of the key features of river systems is the network structure of the drainage basin. A whole watershed offers a large variability of environmental conditions ranging from small headwater streams in mountain areas to large lowland channels downstream (Vannote et al. 1980). Each of the previously detailed environmental factors (e.g., temperature, current velocity, discharge, etc.) is thus organised according to a longitudinal upstream-downstream gradient. Fish can disperse throughout this gradient but prefer the environments that are the most adapted to their biology and needs. In European freshwater ecosystems, there has been described a fish species zonation along this longitudinal gradient (Huet 1959) characterised by successive replacements of species from upstream to downstream. Although previous studies emphasised the influence of tributaries' spatial position within the watershed on fish assemblage richness and structure (Osborne & Wiley 1992; Grenouillet et al. 2004), the upstream-downstream gradient remains the most well-known pattern in stream fish assemblages (reviewed in Matthews 1998). Thus, we propose that changes in fish assemblages are due to a gradient in environmental conditions if no other disturbance occurs (e.g., anthropic pollution).

Recently, several studies have focused on developing predictive models of fish assemblage structure according to a large diversity of environmental predictors (e.g., Oberdorff et al. 2001; Kennard et al. 2006) with the purpose that they could be used in streams bioassessment.

However, to our knowledge, despite this vast literature, studies aiming at separating the effects of climate from local habitat factors on stream fish species distributions are scarce. In this context, the aim of the present study was to determine the relative influence of both temperature and physical variables on the fish species distribution using a data set of French riverine fish species occurring in contrasting streams of the Adour-Garonne basin. Temperature was analyzed as a climate surrogate even if numerous other climatic factors may have a great influence. The detailed objectives were: (i) to model the response of fish species to several environmental factors, (ii) to determine the independent effect of each environmental predictor and to separate temperature from physical effects and (iii) to discuss the relative influence of temperature and local habitat on spatial distribution of stream fish assemblage.

Study area

The study area was the Adour–Garonne drainage basin in south-western France. This hydrographic network comprises 120,000 km of flowing waters draining a total area of 116,000 km². Six hydrographic subbasins (Adour, Charente, Dordogne, Garonne, Lot, Tarn-Aveyron) form this large watershed which covers 1/5 of France. This area is characterised by much contrasted regions in terms of climate, geology and relief ranging from small headwater streams in the Pyrenean mountains to large rivers at the mouth of the main channels.

Material and methods

Fish data

We extracted data from the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) database covering a period of 12 years from 1994 to 2005. The ONEMA is the national fisheries organisation in charge of the protection and conservation of freshwater ecosystems in France. To regularly monitor fish assemblages in French rivers, the ONEMA samples a network of sites every year to collect fisheries data. In the Adour-Garonne watershed 141 sites were sampled annually between 1994 and 2005 (Fig. 1) leading to a set of 1557 capture sessions. Each site was consequently sampled several times but each site × year combination has been considered as one independent observation in the following analyses. We are aware that this sampling scheme may have potentially led to pseudoreplication, carrying statistical consequences which will be discussed. The selected sites were typical of the



Fig. 1. Geographical distribution of fish sampling sites in the Adour–Garonne basin, France.

different kinds of rivers that can be found in the whole basin and covered a large diversity of environmental influences. Sites stream order ranged from 1 to 7 (median = 4). Sampling sites corresponded to whole stream reaches including several pool-riffle sequences. The prospected areas ranged from 80 to 4882 m² (mean = $856.2 \pm 486.9 \text{ m}^2$). Fish sampling was conducted with standardised electrofishing methods during low-flow periods (May-October). Most sites were sampled by two-pass removal electrofishing. Two different sampling methods were used depending on river depth and width: smaller rivers were sampled by wading and larger ones by boat. Fishing material was a towed Héron 180-1000 V (1-4 A) direct current apparatus (Dream électronique, Pessac, France). Caught fish were identified to the species level, the number of individuals per species counted, and then the fish were released back into the river. Only presence-absence data are used here.

Physical variables

Six environmental descriptors were available for each site (Table 1): distance from the headwater source DS (km), surface area of the drainage basin above the sampling site SDB (km²), elevation ELE (m), slope SLO ($\%_{00}$), mean stream width WID (m) and depth DEP (m) of the sampled rivers at sites. The last two variables, which were measured during the data collection, were used to describe the river size and could fluctuate from year to year whereas the first four variables, derived from 1:25,000-scale topographic maps, remained unchanged between 1994 and 2005.

Table 1. Characteristics of local habitat and climatic variables of the Adour– Garonne basin.

	SDB	DS	ELE	SL0	WID	DEP	T _m	Ta
Min	2.1	1	2	0.2	1.9	0.05	4.7	6.2
Mean	2114	75.7	304.5	8	24.4	0.67	12.7	10.5
Median	220.4	33.3	175	2.8	10.8	0.39	13.3	10.5
Max	49796	476	1800	154	167	3.8	15.3	13.1

SDB, surface of drainage basin above the site (km²); DS, distance from the source (km); ELE, elevation (m); SLO, slope ($\%_{o}$); WID, stream width (m); DEP, stream depth (m); T_{m} , mean air temperature (°C); T_{a} , air temperature range (°C).

Both DS and SDB describe the position of sites in the upstream–downstream gradient. Principal component analysis (PCA) was used to eliminate the colinearity between these two variables. The first axis of the PCA was kept as a synthetic variable describing the longitudinal gradient G:

 $G = -4.12 + 0.58 \log \text{DS} + 0.36 \log \text{SDB}$ (1)

Thus, high G values corresponded to the most downstream sites.

WID, DEP and SLO influence water velocity and current characteristics. Following Oberdorff et al. (2001), a rough approximation of local velocity derived from the Chezy formula was calculated:

$$V = \log \text{WID} + \log \text{DEP} + \log \text{SLO} - \log(\text{WID} + 2\text{DEP})$$
(2)

V was high for the most upstream rivers (steep slope, small width and depth).

ELE was not included in G or in V because it did not describe the longitudinal gradient or local hydraulic conditions: indeed, some small streams may be found at low elevations especially in the piedmont zone. ELE was log-transformed to check the hypothesis of normal distribution.

Climate variables

Streams are reasonably well-mixed water bodies that easily exchange heat with the atmosphere. It has already been found that air and river water temperatures are strongly positively correlated (Mohseni & Stefan 1999; Caissie 2006), especially for large-scale studies. Therefore air temperatures were used as a substitute for water temperatures.

The French Meteorological Service (Meteo France) provided us with daily minimum and maximum air temperatures between the 1st January 1994 and the 31st December 2005 for about 200 sites uniformly distributed within the Adour–Garonne watershed. From these data we first calculated mean annual minimum (maximum) temperature as the mean value of minimum (maximum) daily values for each year for each of the

200 meteorological sites. Then the mean annual minimum and maximum temperatures were interpolated by co-kriging for each year including elevation as a determinant factor. The R software (Ihaka & Gentleman 1996) and 'gstat' package (Pebesma 2004) were used to interpolate air temperatures. From this interpolation step the minimum and maximum temperatures (T_{\min} and T_{\max}) were predicted for the 141 fish-sampled sites for each year between 1994 and 2005. Two variables obtained from the minimum and maximum temperatures were used in this study, the mean annual air temperature (T_{m}) and the mean annual temperature range (T_{a}) at each of the 141 fish-sampling sites for each of the 12 years of study (Table 1):

$$T_{\rm m} = \frac{T_{\rm min} + T_{\rm max}}{2} \tag{3}$$

$$T_{\rm a} = T_{\rm max} - T_{\rm min} \tag{4}$$

 $T_{\rm m}$ and $T_{\rm a}$ were both retained because they may be of great importance in freshwater fish biological requirements (Crisp 1996; Mann 1996). A different mean temperature and range was used for each *site* × *year* combination although no significant trend between 1994 and 2005 was detected (P = 0.48, $R^2 = 0.05$).

Overall, three physical and two thermal variables were used to model the responses of freshwater fish species in the Adour–Garonne watershed. These five environmental descriptors were not completely independent but they were not highly correlated (Pearson's coefficient values ranged from -0.72 to 0.65).

Statistical analyses

Species response modelling: generalised additive models

Generalised additive models are semi-parametric extensions of generalised linear models (GLM) (Hastie & Tibshirani 1990). They are designed to use the strengths of the GLMs without requiring the problematic step of postulating the shape of a response curve or a specific parametric function. GAMs are consequently more flexible and allow the combination of both linear and complex additive responses (e.g., non symmetrical responses) within the same model. GAMs were performed using the 'gam' library in the R software.

A key step in building GAMs is choosing the appropriate level of the 'smoothness' for a predictor (Guisan et al. 2002). In our study, we wanted to get simple responses interpretable in terms of fish biology, and showing only one single optimum. The smoothing parameter for each predictor was thus set to a value of two in equivalent degrees of freedom.

One purpose of this study was to select the most parsimonious model for each species, and thereby the model that best fits the data by using the smallest number of variables. The GAMs were built using a stepwise selection procedure to select both relevant explanatory variables and the level of complexity of the response shapes to each variable. First an initial model including all the environmental predictors in linear form was fitted (linear response). Then a series of models was fitted, each corresponding to a formula obtained by moving each of the variables one step up or down: each variable could be either dropped out of the model (no response to the variable), converted to quadratic form (bell-shaped response) using a secondorder polynomial, or smoothed with two degrees of freedom (asymmetrical response) using a spline function. Once all the possible models had been fitted, the 'best' model in terms of the AIC statistic (Akaike Information Criterion) was selected (Akaike 1974; Burnham & Anderson 2002).

The response variable of fish species to environmental variability is a binary value (presence or absence of the species). Thus a binomial distribution of error was assumed and the probability of species occurrence was related to the set of environmental variables via a logistic link function.

Species occurrence probability =

$$\alpha + f_1(G) + f_2(V) + f_3(Tm)$$
(5)
+ f_4(T_a) + f_5(ELE) + ε

where f_i could be either absence of a predictor, the predictor in linear form, the predictor in quadratic form, or the smoothed predictor.

For statistical reasons (Gauch 1982) only species which had a mean occurrence (also called prevalence) >5% in our whole data set were studied.

Model evaluation

The original data set (1557 catches) was randomly separated into a model training set (987 catches = 63.4%) and a model validation set (570 catches = 36.6%) (split-sample approach). The training data set consisted of 7 years of samples for each site selected by randomisation. The other years were used for the validation. This partition was chosen to keep the same proportion of the 141 sites in the two data sets and to avoid a regional trend that could occur in one of the sets. The number of samples per site being equal in the training data set, model parameter estimates were considered unbiased.

The final series of models of fish species occurrence were fitted with the training set and then validated by applying them to the model validation set. Because the response variable of stream fish species represented a binary variable, a threshold value was set (Pearce &

Buisson et al.

Ferrier 2000) to compare the probability of occurrence of each fish species predicted for the validation set to the observed value (0 or 1). Below the threshold value, fish species was considered as absent and above as present. To calculate this value, we maximised the sum of two model performance measures (Manel et al. 2001; Luck 2002; Liu et al. 2005): sensitivity, which measures the ability of the model to predict the actual presence, and specificity, which measures the ability to predict the actual absence (Fielding & Bell 1997).

For this threshold value the Kappa index was calculated. Kappa index measures the rate of correct classification after removing the probability of chance agreement. Values of the Kappa statistic can be classified as: 0-0.4 = poor; 0.4-0.6 = moderate; 0.6-0.8 = good; 0.8-1 = excellent (Landis & Koch 1977).

A second method of evaluating models performance was the area under the curve (AUC) of a receiver operating characteristic (ROC) plot (Hanley & McNeil 1982; Zweig & Campbell 1993; Pearce & Ferrier 2000). Unlike the Kappa index, this technique is a threshold-independent measure that relates relative proportions of correctly and incorrectly classified cells over a wide and continuous range of threshold levels. The AUC ranges between 0.5 for models that discriminate no better than random sorting would, and 1 for models that discriminate perfectly (Swets 1988).

Relative importance of the environmental variables: hierarchical partitioning

The multivariate regression methods described above produce the best model to predict values of the dependent variable (the probability of species occurrence). Nevertheless, these techniques do not highlight the most likely causal variables and the relative influence of each predictor on the dependent variable. The method of hierarchical partitioning developed by Chevan & Sutherland (1991) fills this gap. It has only recently been used in ecology (e.g., Heikkinen et al. 2005; Pont et al. 2005; Luoto et al. 2006). Hierarchical partitioning is recommended when the predictors are significantly intercorrelated because in this case the response of the dependent variable to a given descriptor may be an indirect effect of high correlation between that descriptor and other variables.

Hierarchical partitioning was performed using the 'hier.part' package which was run on the R statistical software. Logistic regression and log-likelihood as a measure of goodness-of-fit were used for the hierarchical partitioning of the probability of species occurrence.

Hierarchical partitioning involves computing the increase in fit for all models with a particular predictor compared with the equivalent model without that predictor, and averaging the improvement in fit (here, the reduction of deviance) across all possible models with that predictor. The outcome is, for each explanatory predictor *i*, an estimate of the independent effect (I_i) and joint influence with all other variables (J_i). The relative independent contribution of each predictor *i* ($\% I_i$) can thus be evaluated. According to Pont et al. (2005), it was considered that a predictor had high explanatory power when $\% I_i$ was higher than 100/N (where N is the number of predictors, thus $\% I_i$ is higher than 20% in this study).

Statistical significances of the relative independent contributions were tested by a randomisation routine, yielding Z-scores for the generated distribution of randomised independent contributions and a measure of statistical significance based on an upper 0.95 confidence limit (Mac Nally 2002). According to Mac Nally (2002), if the calculated independent contribution of a predictor is not significant, this predictor can be eliminated because it does not explain the dependent variable.

The ratio |I/J| was also analyzed (Chevan & Sutherland 1991; Mac Nally 2000): if ratio |I/J| < 1, it indicates that the predictor variables are highly correlated.

Hierarchical partitioning had nonetheless a main drawback: only linear relationships could be assessed and the values of independent contribution were thus not meaningful for all the species responses.

Results

Overall 54 fish species were found in the Adour-Garonne basin between 1994 and 2005. Local species ranged from 1 22 richness to species (mean = 8.2 ± 4.5). Eight species composed almost 90% of the captured individuals: Eurasian minnow (21.2%), gudgeon (20.5%), brown trout (15.1%), bleak (8%), stone loach (7.4%), roach (6.9%), chub (5.9%) and barbel (4%) (see Table 2 for scientific names). For some very rare species, <5 individuals were caught during the 12-year study period: twaite shad Alosa fallax, thinlip mullet Liza ramado, river lamprey Lampetra fluviatilis, sea trout Salmo trutta trutta, European plaice Pleuronectes platessa and goldfish Carassius auratus.

Twenty-eight fish species occurring in more than 5% of the whole data set were retained for the study (Table 2). Gudgeon, Eurasian minnow, brown trout, chub, stone loach and roach were present in more than 50% of the catches. The 28 selected species belonged to 10 families: Anguillidae (1), Balitoridae (1), Centrarchidae (2), Cottidae (1), Cyprinidae (14), Esocidae (1), Ictaluridae (1), Percidae (3), Petromyzontidae (1) and Salmonidae (3).

Temperature versus physical determinants of stream fish distribution

Table 2. Mean occurrence of the 28 fish species studied.

Code	Common name	Species	Family	Occurrence
Abb	Bream	Abramis brama	Cyprinidae	0.169
Ala	Bleak	Alburnus alburnus	Cyprinidae	0.407
Amm	Black bullhead	Ameiurus melas	lctaluridae	0.096
Ana	European eel	Anguilla anguilla	Anguillidae	0.491
Bab	Stone loach	Barbatula barbatula	Balitoridae	0.590
Bar	Barbel	Barbus barbus	Cyprinidae	0.445
Blb	White bream	Blicca bjoerkna	Cyprinidae	0.097
Cac	Crucian carp	Carassius carassius	Cyprinidae	0.127
Cht	French nase	Chondrostoma toxostoma	Cyprinidae	0.158
Cog	Bullhead	Cottus gobio	Cottidae	0.226
Сус	Common carp	Cyprinus carpio	Cyprinidae	0.134
Esl	Northern pike	Esox lucius	Esocidae	0.157
Gog	Gudgeon	Gobio gobio	Cyprinidae	0.712
Gyc	Ruffe	Gymnocephalus cernua	Percidae	0.065
Lap	Brook lamprey	Lampetra planeri	Petromyzontidae	0.203
Lec	European chub	Leuciscus cephalus	Cyprinidae	0.592
Leg	Pumpkinseed	Lepomis gibbosus	Centrarchidae	0.308
Lel	Common dace	Leuciscus leuciscus	Cyprinidae	0.285
Mis	Largemouth bass	Micropterus salmoides	Centrarchidae	0.078
Onm	Rainbow trout	Onchorhynchus mykiss	Salmonidae	0.077
Pef	Perch	Perca fluviatilis	Percidae	0.256
Php	Eurasian minnow	Phoxinus phoxinus	Cyprinidae	0.677
Rur	Roach	Rutilus rutilus	Cyprinidae	0.523
Sas	Atlantic salmon	Salmo salar	Salmonidae	0.055
Sat	Brown trout	Salmo trutta fario	Salmonidae	0.611
Sce	Rudd	Scardinius erythrophtalmus	Cyprinidae	0.128
Stl	Pike perch	Stizostedion lucioperca	Percidae	0.063
Tit	Tench	Tinca tinca	Cyprinidae	0.168

Species responses to the environmental predictors

All the specific models retained at least three out of five variables after the selection procedure (Table 3): six species selected only three variables, 13 species selected four variables and the other nine retained all five variables. Species that selected only three variables retained the three physical variables (G, V andELE) in most cases and did not respond to the thermal variables ($T_{\rm m}$ and $T_{\rm a}$). Overall, in the 28 species models, at least two out of the three physical variables were retained. G was selected in all models except for common carp and Atlantic salmon, V was only absent from the white bream model and ELE from the rainbow trout model. Thermal range (T_a) was dropped from the models of 15 out of 28 species, and mean temperature (T_m) was not included in the models of largemouth-bass, common bream, stone loach, rudd, pike perch and tench.

Variables in the form of smoothed predictors were the most common (about 47%), then as quadratic predictors (39.1%). Linear predictors were only selected in 13.9% of the cases.

The amount of deviance explained by the 28 specific models ranged from 8.7% (rainbow trout) to 56.6% (eel) with a mean of 31.3% ($\pm 13.2\%$) (Table 3).

AUC values derived from the validation process (Table 3) ranged from 0.755 (tench) to 0.933 (eel) (mean = 0.846 ± 0.065). Thus AUC was considered as fair (from 0.7 to 0.8) for eight species, good (from

0.8 to 0.9) for 11 species and excellent (from 0.9 to 1) for nine species.

Kappa index values gave similar results (Table 3) with values ranging from 0.194 (rainbow trout) to 0.748 (brown trout) (mean = 0.429 ± 0.188). Fifteen specific models had poor Kappa indexes, seven species moderate ones, and only six species models obtained good Kappa indexes.

All three performance measures were significantly and positively cross-correlated (P < 0.0001). The prevalence was correlated with the Kappa index (Pearson's coefficient = 0.74, P < 0.0001) and the amount of explained deviance to a smaller extent (Pearson's coefficient = 0.50, P = 0.0065) as well.

Four types of response to the temperature and physical factors were observed (Fig. 2): (i) only one species (brown trout) showed a decreasing probability of occurrence all along the upstream-downstream gradient (negative sigmoidal response); (ii) some species (e.g., bullhead, stone loach, brook lamprey, French nase, Eurasian minnow and dace) preferred an intermediate longitudinal gradient and showed a bellshaped response; (iii) other species (e.g., bleak, eel, barbel, bream, northern pike, chub, roach, gudgeon, perch, pumpkinseed or tench) revealed to be more often present at high longitudinal gradient scores in the downstream parts of the Adour-Garonne basin (positive sigmoidal response); (iv) it was difficult to model the responses of crucian carp, common carp, ruffe, black bullhead, Atlantic salmon and rainbow

Buisson et al.

Table 3. Results derived from the hierarchical partitioning and generalised additive models. The relative independent contribution of each environmental predictor is given as a percentage of the total independent contribution. For the models selected from the stepwise selection procedure, 'poly' and 's' correspond to polynomial and spline functions respectively. Given are percentage of explained deviance, threshold value, AUC (with a standard deviation calculated after 200 permutations) and the Kappa index, calculated from the validation data set (except the amount of explained deviance). See Methods for details and Table 2 for species codes.

	Hierarchical partitioning			ing		Generalised additive models						
Code	G	V	T _m	Ta	ELE	Selected models	Explained deviance (%)	Threshold	AUC ± SD	Карра		
Abb	47.49	7.72	16.96	2.65	25.18	s(G,2) + s(V,2) + poly(ELE,2)	0.420	0.342	0.921 ± 0.013	0.579		
Ala	46.59	14.11	21.40	3.37	14.53	$s(G,2) + s(V,2) + s(T_m,2) + poly(T_a,2) + poly(ELE,2)$	0.525	0.510	0.923 ± 0.010	0.714		
Amm	15.09	26.44	41.32	3.85	13.30	$poly(G,2) + poly(V,2) + poly(T_m,2) + poly(ELE,2)$	0.276	0.136	0.793 ± 0.023	0.198		
Ana	12.98	11.39	19.35	2.90	53.38	$s(G,2) + s(V,2) + s(T_m,2) + s(ELE,2)$	0.566	0.553	0.933 ± 0.010	0.699		
Bab	9.80	32.45	30.44	16.51	10.80	$s(G,2) + s(V,2) + s(T_a,2) + s(ELE,2)$	0.168	0.656	0.763 ± 0.018	0.428		
Bar	47.64	12.81	22.79	6.19	10.57	$poly(G,2) + s(V,2) + T_m + poly(T_a, 2) + s(ELE,2)$	0.480	0.501	0.890 ± 0.013	0.618		
Blb	61.14	5.54	12.52	2.57	18.24	$s(G,2) + T_m + poly(ELE,2)$	0.362	0.072	0.894 ± 0.016	0.270		
Cac	15.99	27.45	36.11	4.34	16.10	$poly(G,2) + V + s(T_m,2) + poly(T_a,2) + poly(ELE,2)$	0.257	0.187	0.802 ± 0.022	0.332		
Cht	3.06	14.55	61.44	5.47	15.47	$poly(G,2) + s(V,2) + poly(T_m,2) + poly(T_a,2) + s(ELE,2)$	0.272	0.252	0.829 ± 0.020	0.313		
Cog	9.75	53.17	8.39	8.72	19.96	$poly(G,2) + s(V,2) + s(T_m,2) + poly(ELE,2)$	0.220	0.245	0.773 ± 0.023	0.301		
Сус	7.55	29.21	50.23	3.62	9.39	$s(V,2) + T_m + poly(T_a, 2) + poly(ELE, 2)$	0.213	0.254	0.839 ± 0.023	0.399		
Esl	33.90	13.18	16.06	2.24	34.61	$poly(G,2) + s(V,2) + poly(T_m,2) + s(ELE,2)$	0.263	0.171	0.804 ± 0.022	0.236		
Gog	23.59	22.52	30.98	10.47	12.44	$poly(G,2) + s(V,2) + s(T_m,2) + poly(ELE,2)$	0.371	0.747	0.892 ± 0.015	0.593		
Gyc	61.67	2.67	7.32	9.87	18.47	$s(G,2) + s(V,2) + T_m + T_a + poly(ELE,2)$	0.281	0.121	0.913 ± 0.016	0.360		
Lap	29.22	5.39	9.92	26.64	28.83	$poly(G,2) + s(V,2) + poly(T_m,2) + s(T_a,2) + s(ELE,2)$	0.158	0.191	0.763 ± 0.021	0.233		
Lec	34.15	17.00	26.49	5.02	17.35	$s(G,2) + poly(V,2) + s(T_m,2) + T_a + poly(ELE,2)$	0.493	0.549	0.912 ± 0.014	0.719		
Leg	26.97	9.71	16.91	3.27	43.14	$s(G,2) + s(V,2) + T_m + poly(ELE,2)$	0.311	0.251	0.844 ± 0.017	0.473		
Lel	38.91	32.16	14.62	5.38	8.93	$poly(G,2) + s(V,2) + s(T_m,2) + s(ELE,2)$	0.246	0.351	0.808 ± 0.019	0.426		
Mis	60.91	2.97	15.66	3.35	17.11	G + s(V,2) + poly(ELE,2)	0.412	0.189	0.926 ± 0.015	0.579		
Onm	12.90	32.58	32.44	15.89	6.19	$s(G,2) + s(V,2) + s(T_m,2) + T_a$	0.087	0.112	0.766 ± 0.036	0.194		
Pef	37.02	12.13	19.45	3.44	27.96	$s(G,2) + V + T_m + poly(ELE,2)$	0.190	0.195	0.762 ± 0.022	0.305		
Php	36.06	13.97	25.47	6.41	18.09	$s(G,2) + poly(V,2) + poly(T_m,2) + s(ELE,2)$	0.289	0.696	0.823 ± 0.019	0.518		
Rur	26.48	24.04	18.36	3.08	28.04	$s(G,2) + s(V,2) + T_m + poly(T_a, 2) + s(ELE,2)$	0.517	0.525	0.921 ± 0.011	0.744		
Sas	2.05	34.24	41.81	4.47	17.43	$s(V,2) + T_m + poly(T_a, 2) + poly(ELE, 2)$	0.257	0.082	0.844 ± 0.033	0.159		
Sat	16.71	25.24	27.42	3.15	27.49	$poly(G,2) + poly(V,2) + s(T_m,2) + poly(T_a,2) + s(ELE,2)$	0.516	0.526	0.927 ± 0.011	0.748		
Sce	33.79	11.21	25.38	3.80	25.82	G + s(V,2) + poly(ELE,2)	0.173	0.279	0.767 ± 0.029	0.336		
Stl	59.30	7.29	18.86	4.58	9.96	s(G,2) + V + poly(ELE,2)	0.291	0.140	0.912 ± 0.018	0.285		
Tit	26.42	23.57	25.26	3.58	21.16	poly(G,2) + s(V,2) + poly(ELE,2)	0.163	0.197	0.755 ± 0.024	0.265		

ELE, elevation (m); T_m , mean air temperature (°C); T_a , air temperature range (°C); AUC, area under the curve.

trout because their probability of occurrence was highly variable wherever along the gradient. Furthermore, it was noticed that the prevalences of these species were among the lowest and the Kappa values of these specific models were very low as well.

Relative effects of temperature versus physical variables on fish species distribution

In hierarchical partitioning, the independent contributions of all five variables included in the specific models were statistically significant for all species, except the longitudinal gradient G in the Atlantic salmon model. The other small independent contributions were surprisingly all significant.

Only 10 species out of the 28 studied species had larger independent contributions than joint effects (ratio |L/J| > 1), and this was especially true for stone loach, brook lamprey, rainbow trout and French nase.

On average, the longitudinal gradient *G* had the highest independent contribution (29.90%) followed by mean temperature $T_{\rm m}$ (24.76%) and elevation ELE (20.36%) (Table 3). The thermal range $T_{\rm a}$ had the

lowest independent contribution (6.24%) and rarely exceeded 20% (only for brook lamprey).

G was the main contributing predictor for 14 species and ranged from 2.05% (Sas) to 61.67% (Gyc). *G* was also considered as a highly explanatory predictor (%I > 20%) for four extra species. Largemouth bass, white bream, ruffe and pike perch were very sensitive to the longitudinal gradient (% I_G > 59%) and for these four species all the other variables had little importance.

 $T_{\rm m}$ was the main contributing variable for only six species and ranged from 7.32% (Gyc) to 61.44% (Cht). $T_{\rm m}$ was the unique main predictor for French nase (% $I_{\rm Tm} = 61.4\%$). However, $T_{\rm m}$ was a highly explanatory variable for nine extra species.

Elevation had the third mean highest independent contribution and ranged from 6.19% (Onm) to 53.38% (Ana). It was the most important variable for five species but five extra species also showed a strong independent effect of elevation. Eel was the only species that responded strongly only to elevation ($\% I_{\rm ELE} = 53.4\%$) and for which the independent contributions of the four other variables were very low.





Fig. 2. Probability of occurrence of the 28 fish species for eight classes of longitudinal gradient G values. See Table 3 for model details and Table 2 for species codes.

The velocity measurement V was the main effect for only three species but was >20% for nine other species. Bullhead was sensitive to only this predictor ($%I_V = 53.2\%$).

Ultimately, it was observed that most of the 28 species distributions studied were determined by one or two single environmental predictors.

Discussion

This study was a triple-purpose analysis of a large data set reflecting the spatial distribution of stream fish species in the Adour–Garonne watershed in southwestern France. The first aim was to describe the ecological responses of the 28 most common fish species to several environmental variables using species-specific modelling techniques. Secondly, we attempted to determine the relative effects of both temperature and physical variables for the 28 fish species by hierarchical partitioning. The third goal was to compare the results obtained from both methods used and to discuss the techniques employed.

Fish species responses to the environmental variables

The responses of the 28 most common fish species in the Adour–Garonne to the selected environmental factors were analyzed by using both classical regression methods and hierarchical partitioning. The GAM models allowed us to describe the fish species responses to temperature and physical factors, whereas hierarchical partitioning was used to determine the

Buisson et al.

importance of each factor retained in the GAMs. These methods gave concordant results.

First, although the environmental factors chosen to study fish species distribution were simple, they were ecologically relevant. All the specific models effectively selected at least three variables out of five, and even if the amount of deviance explained by the models was about 30% on average, it reached almost 50% for six species. AUC values showed that model predictive quality was satisfactory as well. Furthermore, except for the longitudinal gradient in the Atlantic salmon model, all independent contributions calculated with the hierarchical partitioning method were significant. Nevertheless, we found that thermal range was not at all relevant in explaining fish species distribution. This variable was excluded from more than half of the species-models and its independent contribution was very low for almost all species. Thermal range was not found to be an important predictor in Pont et al. (2005) either. While mean water or air temperature has been extensively used as an indicator of fish ecological requirements (e.g., Wang et al. 2003; Lappaleinen & Soininen 2006; Wolter 2007), very few authors have regarded the influence of the thermal amplitude on fish biology (e.g., Rathert et al. 1999), maybe because its interpretation is less obvious. Indeed, each fish species is characterised by a tolerance range of temperatures varying from a few degrees to more than 10° (Crisp 1996; Mann 1996). Although each species has a thermal preferendum, they are flexible and can adapt to a certain extent by physiological adjustments (Johnson & Kelsch 1998) or behavioural thermoregulation (e.g., Heggenes et al. 1993). Temperate species are used to seasonal variation in temperatures (Johnson & Kelsch 1998) and this may be one explanation of why most species did not respond to the thermal range in this study. Another reason why the thermal range may not appear important here could be its relatively restricted variability (6.2-13.1 °C but 50% of the sites between 10 and 11.1 °C).

The four other environmental variables studied appeared to have a strong influence on fish species distribution. Thus, both local habitat and mean temperature play an important role when looking at the relationship between species probability of occurrence and environmental conditions. Fish species distribution is influenced by a combination of both thermal and physical factors, but many other factors which have not been considered in this study are also of major importance for freshwater fish (Matthews 1998). This is probably the reason why the explanatory performances of our species-models were not excellent. Indeed, climate has been reduced to thermal variables whereas it is well-known that it is rather a complex interplay between thermal and hydrological regimes. Factors such as precipitation or discharge could have been integrated in our models to better separate the effects of the whole climate component from the physical factors. In addition, other stream characteristics (e.g., chemical variables) have not been addressed in this study, although these factors are expected to act upon the fish species responses (e.g., Cooney & Allen 2006). Moreover, to prevent the influence of site disturbance, only reference sites (i.e., least-affected by human activity) could have been included in our data set (Kennard et al. 2006). Taking into account such relevant factors could thus improve the quality of our species distribution models.

Overall, the position along the upstream-downstream gradient obtained the highest mean independent contributions and was selected in almost all the specific models. The mean temperature was the second most explanatory variable followed by elevation. These results are in agreement with both the zonation concept of Huet (1959) and thermal niche preferences (Magnuson et al. 1979) that are known to be the two factors that best explain fish species distribution (reviewed in Matthews 1998).

Secondly, our results confirm those of some rare previous studies (e.g., Olden 2003; Pont et al. 2005) showing the need to use a species-specific modelling approach. Indeed, a different model was obtained for each species. Even if the selected variables were the same between two species-models, responses were not the same as model coefficients were different. The hierarchical partitioning approach led to quite the same conclusion because the independent and joint effects were different for each species, showing that the fish species distributions were not determined by the same environmental factors. To date, in spite of these rare studies, many other papers have studied fish community structure only at the species richness level (Angermeier & Winston 1998: Rathert et al. 1999: Kennard et al. 2006; Taylor et al. 2006) or with synthetic descriptors (e.g., guilds: Lamouroux & Cattanéo 2006). Multivariate statistical approaches were also used to group together species having common responses to one or more environmental factors (Taylor et al. 1993; Brazner et al. 2005; Humpl & Pivnicka 2006) but the individual response of each species has rarely been discussed. Although this species-specific approach gave interesting results, it could be criticised as it did not allow us to include some important biotic interactions which could greatly influence fish species distribution. Nonetheless, previous studies suggested that species interactions are negligible in structuring communities compared with the strong influence of regional processes (Oberdorff et al. 1998).

Therefore, although many other biotic or abiotic factors could have been included in the models, our

results are interesting with regard to fish species biology. Indeed, at the species level the longitudinal gradient was a highly explanatory variable for species with contrasted ecological requirements (e.g., feeding, reproduction, behaviour). Nevertheless, except for Eurasian minnow and brook lamprev. all these species generally occupy the intermediate or lower parts of streams. Furthermore, very high values of the relative independent contribution of G were found for the most downstream species (white bream, largemouth bass, ruffe, pike perch) indicating that these species are only present in the downstream parts of the largest watershed and do not have other strong ecological requirements. This result is concordant with the findings of Pont et al. (2005) who found that species that responded strongly to drainage basin area were species of the downstream parts of rivers. These authors found that the slope was of great importance to almost all species considered. In our study, the effect of slope was not analyzed as a single factor but was included in the water velocity index. Unlike this previous reference, velocity was found to have a strong effect for only two small benthic fishes (bullhead and stone loach) and two salmonid species (rainbow trout and Atlantic salmon). This is in agreement with the current literature (Zweimüller 1995; Crisp 1996; Mann 1996; Lamouroux et al. 1999; Keith & Allardi 2001; Lamouroux & Cattanéo 2006): these four species are known to prefer fast-flowing waters and require strong local hydraulic constraints, especially during the spawning period.

Mean temperature appeared to be the single climatic variable influencing species distribution. This was especially true for species which have pronounced thermal requirements, including some warm-water species such as non-native species (e.g., common and crucian carps, black-bullhead), but also tench or gudgeon, as well as some cold- or cool-water species such as French nase, Atlantic salmon, but also rainbow and brown trouts and their associated species, stone loach and Eurasian minnow. These results are in good agreement with the known thermal requirements of fish species (Crisp 1996; Mann 1996) as the nonindigenous species are the ones that prefer and support the highest temperatures whereas the salmonid species are found particularly in mountain streams where the water temperature can drop down to a few degrees above 0 °C (Heggenes et al. 1993). The geographic range of all these species could consequently be explained by temperature.

Lastly, for some species, the relative independent contributions of all the variables were almost equal (e.g., tench, brown trout, roach) indicating that the distribution of these species could not be explained by one or two single factors but was determined by a combination of all the climatic and physical factors studied (Brazner et al. 2005).

Methodological aspects

A large part of the results we obtained with the two different statistical methods used are concordant with fish species biology. More importantly, these two methods were highly complementary (Heikkinen et al. 2005; Luoto et al. 2006). Hierarchical partitioning solves the problem of multicolinearity between the predictors as it calculates each effect independently of the others. A major shortcoming of this approach is that non-monotonous functions cannot be taken into account whereas nonlinear responses of fish to environmental factors are quite common (Lamouroux et al. 1999; Oberdorff et al. 2001; Pont et al. 2005). No information on the type of response is thus given. This may lead to spurious conclusions as a predictor can have a low independent contribution if considered as linear, and yet be of major importance when taken as a non-linear predictor. For instance, bullhead and stone loach had a bell-shaped response to the longitudinal gradient (Fig. 2) and we found that G had a low independent contribution (9.75 and 9.8%, respectively). This is not surprising as G was considered as a linear predictor in hierarchical partitioning for both species, whereas it was expressed in a quadratic and smoothed form in respective GAMs. While Mac Nally (2002) suggested selecting the most significant variables through a randomisation process, this method did not help us to select any of the variables for any of the species (except Atlantic salmon). Hence the influence of each factor could only be discussed on the basis of the independent contribution values. No predictive model can be generated by using only hierarchical partitioning. Generalised additive models and the associated selection procedure are a reasonably good alternative to solving this dual-problem. These models allow more flexibility in modelling species responses and it has already been shown that modelling techniques able to summarise non-linear and complex relationships have greater efficiency than linear approaches (Brosse & Lek 2000; Bio et al. 2002; Olden & Jackson 2002; Segurado & Araujo 2004; Araujo et al. 2005). The inclusion of smoothed predictors or second-order forms of a variable in GAMs allowed us to describe bell-humped or sigmoidal responses that are relatively coherent with the known responses of the species. Furthermore, in our results more than 86% of the selected variables were expressed in a non-linear form, confirming the advantage of the use of generalised additive models instead of linear regression settings.

Both of our statistical approaches are also concordant in that, when an environmental factor was

Buisson et al.

dropped from the model during the selection procedure, its independent contribution calculated by hierarchical partitioning was very low (in almost all cases), although the opposite was not always true. Indeed, the GAM selection procedure did not lead us to greatly reduce the number of variables for each species model. Therefore GAMs can be used to describe the species response to the most explanatory abiotic factors, whereas hierarchical partitioning confirms whether the predictors selected in GAMs are amongst the most likely causal variables (Epps et al. 2004; Gibson et al. 2004) and quantify the effects of the predictors when responses are linear.

To date, AUC is one of the most used performance measures in ecology (e.g., Manel et al. 1999, 2001; Guisan & Zimmermann 2000; Pearce & Ferrier 2000; Luck 2002; Gibson et al. 2004; Araujo et al. 2005; Luoto et al. 2006). Being an independent threshold measure of quality, it appears to be the strictest performance measure (Fielding & Bell 1997). Eel had the highest AUC value and was also the species for which the percentage of explained deviance was the greatest. In contrast, rainbow trout had both the lowest explained deviance and Kappa index, and its AUC value was one of the poorest. One explanation can be given to understand this result. Some species did not occur often in the Adour-Garonne watershed even though it was chosen to retain only the species occurring in more than 5% of the sampled sites. Rainbow trout was one of these comparatively rare species, which may explain why its model obtained such poor performance measures, given the high degree of correlation between prevalence and Kappa index scores. Furthermore rainbow trout is not an isolated case as the 15 species which had a poor Kappa index (below 0.4) also had the lowest occurrences (<0.256). This problem of sensitivity to prevalence has already been discussed by several authors (Manel et al. 2001; Liu et al. 2005; Virkkala et al. 2005) who obtained discordant results. Some of them obtained low Kappa values for species with both the lowest and highest prevalence (Virkkala et al. 2005) showing that low Kappa indexes occur when the size of one class clearly exceeds the other (Fielding & Bell 1997). However, this complete pattern was not found in our work. It was also noticed in our study that for most of the species with a low Kappa index, the response curve was very flat and it was difficult to classify these species as upstream, intermediate or downstream species. Therefore, to ensure that our results are independent of species prevalence, we could only focus on the AUC values. We think that our AUC values are strong enough as we calculated them with a separate data set that had not previously been used to build our models. Nonetheless, this validation set was spatially autocorrelated with the calibration set as the same sites were used for both data sets (Legendre 1993), differing only in the dates. Our models' performance measures may consequently be optimistic estimates of their true predictive capability (Araujo et al. 2005). However, even if AUC values are slightly overestimated, 20 species had AUC values >0.8 indicating that 71% of our specific models showed good to excellent model performance. Another slight concern in our methodological approach is the pseudoreplication issue that occurred because we used several catches collected at different years for each site in the calibration set. Thus the repetition of each site could lead to underestimation of standard errors and consequently, to an increase of the chance of detecting statistically significant results by inflated Type I error rate (Hurlbert 1984; Millar & Anderson 2004). Species-models could therefore be slightly different leading to different predictions as well as explanatory and predictive performances.

To conclude, our results revealed that the spatial distribution of stream fish species could be modelled in a simple manner, and that modelling stream fish distribution using both temperature and physical habitat descriptors could enhance our understanding of fish assemblage structure.

In the current context of global change, this approach reveals interesting perspectives with regards to aquatic ecosystems management. Conservation biologists and environmental managers are indeed very interested in these kinds of models as they appear to be a simple and useful tool to not only explain current species distribution, but also to predict what could happen under global change scenarios (Guisan & Thuiller 2005). As it has been discussed in this study, stream fish could be highly vulnerable to broad-scale environmental change because they are fairly responsive to temperature and only show restricted dispersal ability because of the drainage network structure (Tonn 1990; Sinokrot et al. 1995; Eaton & Sheller 1996). Therefore, isolating the effects of climate from habitat is one of the main challenging issues to accurately predict the impacts of climate change on fish species distribution in streams. To date, different scenarios of climate change are available (Gibelin & Déqué 2003) and could be applied to the specific models developed in this study. Nevertheless, to be applied in the context of climate change, climate cannot be restricted to temperature and other climatic variables for which climate scenarios are available (e.g., precipitation, hydrological cycle) should be included in our fish species distribution models. Thus, testing the effects of these climatic scenarios would allow us to forecast the future range distribution of these common French fish species and also to predict potential modifications of fish assemblages that could have serious consequences for aquatic ecosystems functioning.

Acknowledgements

This research was part of the EU project Euro-limpacs (contract number GOEC-CT-2003-505540). We are indebted to the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques for providing fish data. We are grateful to L. Tudesque for his instrumental help with thematic maps and GIS support. We also thank F. Leprieur and F. Sanspiche, as well as three anonymous referees, for their insightful comments on the early draft of this manuscript. C. Rogers and C. Shinn gave linguistic advice.

References

- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions on Automatic Control 19: 716–723.
- Angermeier, P.L. & Winston, M.R. 1998. Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. Ecology 79: 911–927.
- Araujo, M.B., Pearson, R.G., Thuillier, W. & Erhard, M. 2005. Validation of species–climate impact models under climate change. Global Change Biology 11: 1504–1513.
- Bio, A.M.F., De Becker, P., De Bie, E., Huybrechts, W. & Wassen, M. 2002. Prediction of plant species distribution in lowland river valleys in Belgium: modelling species response to site conditions. Biodiversity and Conservation 11: 2189– 2216.
- Brazner, J.C., Tanner, D.K., Detenbeck, N.E., Batterman, S.L., Stark, S.L., Jagger, L.A. & Snarski, V.M. 2005. Regional, watershed, and site-specific environmental influences on fish assemblage structure and function in western Lake Superior tributaries. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62: 1254–1270.
- Brosse, S. & Lek, S. 2000. Modelling roach (*Rutilus rutilus L.*) microhabitat using linear and non-linear techniques. Freshwater Biology 44: 441–452.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical-theoretic approach, 2nd edn. New York: Springer-Verlag.
- Caissie, D. 2006. The thermal regime of rivers: a review. Freshwater Biology 51: 1389–1406.
- Chevan, A. & Sutherland, M. 1991. Hierarchical partitioning. The American Statistician 45: 90–96.
- Cooney, P.B. & Allen, M.S. 2006. Effects of introduced groundwater on water chemistry and fish assemblages in Central Florida lakes. Hydrobiologia 556: 279–294.
- Crisp, D.T. 1996. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in freshwater with particular reference to physical and chemical aspects. Hydrobiologia 323: 201–221.
- Eaton, J.G. & Sheller, R.M. 1996. Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States. Limnology and Oceanography 41: 1109–1115.
- Epps, C.W., Mac Cullough, D.R., Wehausen, J.D., Bleich, V.C. & Rechel, J.L. 2004. Effects of climate change on population persistence of desert-dwelling mountain sheep in California. Conservation Biology 18: 102–113.
- Ferreira, M.T., Sousa, L., Santos, J.M., Reino, L., Oliveira, J., Almeida, P.R. & Cortes, R.V. 2007. Regional and local

environmental correlates of native Iberian fish fauna. Ecology of Freshwater Fish, doi:10.1111/j.1600-0633.2007.00241.x.

- Fielding, A.H. & Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environmental Conservation 24: 38–49.
- Gauch, H.G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. New York: Cambridge University Press, pp. 298.
- Gibelin, A.-L. & Déqué, M. 2003. Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. Climate Dynamics 20: 327–339.
- Gibson, L.A., Wilson, B.A., Cahill, D.M. & Hill, J. 2004. Spatial prediction of rufous bristlebird habitat in a coastal heathland: a GIS-based approach. Journal of Applied Ecology 41: 213–223.
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage Van, M. & Charnov, E.L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. Science 293: 2248–2251.
- Grenouillet, G., Pont, D. & Hérissé, C. 2004. Within-basin fish assemblage structure: the relative influence of habitat versus stream spatial position on local species richness. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 61: 93–102.
- Growns, I., Gehrke, P.C., Astles, K.L. & Pollard, D.A. 2003. A comparison of fish assemblages associated with different riparian vegetation types in the Hawkesbury-Nepean River system. Fisheries Management and Ecology 10: 209–220.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters 8: 993–1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135: 147–186.
- Guisan, A., Edwards, T.C. & Hastie, T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. Ecological Modelling 157: 89–100.
- Hanley, J.A. & McNeil, B.J. 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. Radiology 143: 29–36.
- Hastie, T. & Tibshirani, R. 1990. Generalized additive models. London: Chapman and Hall.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindås, O.R., Dokk, J.G. & Bremnes, T. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. Journal of Animal Ecology 62: 295– 308.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Kuussaari, M. & Pöyry, J. 2005. New insights into butterfly-environment relationships using partitioning methods. Proceedings of the Royal Society B 272: 2203–2210.
- Heino, J. 2002. Concordance of species richness patterns among multiple freshwater taxa: a regional perspective. Biodiversity and Conservation 11: 137–147.
- Hoeinghaus, D.J., Winemiller, K.O. & Birnbaum, J.S. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. Journal of Biogeography 34: 324–338.
- Huet, M. 1959. Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. Transactions of the American Fisheries Society 88: 156–163.

Buisson et al.

- Humpl, M. & Pivnicka, K. 2006. Fish assemblages as influenced by environmental factors in streams in protected areas of the Czech Republic. Ecology of Freshwater Fish 15: 96–103.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs 54: 187–211.
- Ihaka, R. & Gentleman, R. 1996. R: a language for data analysis and graphics. Journal of Computational and Graphical Statistics 5: 99–314.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R. & Olden, J.D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities the roles of biotic, abiotic, and spatial factors? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 157–170.
- Jobling, M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. Journal of Fish Biology 19: 439–455.
- Johnson, J.A. & Kelsch, S.W. 1998. Effects of evolutionary thermal environment on temperature-preference relationships in fishes. Environmental Biology of Fishes 53: 447–458.
- Keith, P. & Allardi, J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels 47: 387.
- Kelsch, S.W. 1996. Temperature selection and performance by bluegills: evidence for selection in response to available power. Transactions of the American Fisheries Society 125: 948–955.
- Kennard, M.J., Pusey, J.B., Arthington, A.H., Harch, B.D. & Mackay, S.J. 2006. Development and application of a predictive model of freshwater fish composition to evaluate river health in eastern Australia. Hydrobiologia 572: 33–57.
- Lamouroux, N. & Cattanéo, F. 2006. Fish assemblages and stream hydraulics: consistent relations across spatial scales and regions. River Research and Applications 22: 727–737.
- Lamouroux, N., Capra, H., Pouilly, M. & Souchon, Y. 1999. Fish habitat preferences in large streams of southern France. Freshwater Biology 42: 673–687.
- Landis, J. & Koch, G. 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. Biometrics 33: 159–174.
- Lappaleinen, J. & Soininen, J. 2006. Latitudinal gradients in niche breadth and position – regional patterns in freshwater fish. Naturwissenschaften 93: 246–250.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? Ecology 74: 1659–1673.
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P. & Pearson, R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. Ecography 28: 385–393.
- Luck, G.W. 2002. The habitat requirements of the rufous treecreeper. 2. Validating predictive habitat models. Biological Conservation 105: 395–403.
- Luoto, M., Heikkinen, R.K., Pöyry, J. & Saarinen, K. 2006. Determinants of the biogeographical distribution of butterflies in boreal regions. Journal of Biogeography 33: 1764– 1778.
- Mac Nally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between – and reconciliation of – 'predictive' and 'explanatory' models. Biodiversity and Conservation 9: 655–671.
- Mac Nally, R. 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on

identifying important predictor variables. Biodiversity and Conservation 11: 1397–1401.

- Magnuson, J.J., Crowder, L.B. & Medvick, P.A. 1979. Temperature as an ecological resource. American Zoologist 19: 331–343.
- Manel, S., Dias, J.M., Buckton, S.T. & Ormerod, S.J. 1999. Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds. Journal of Applied Ecology 36: 734–747.
- Manel, S., Williams, H.C. & Ormerod, S.J. 2001. Evaluating presence–absence models in ecology: the need to account for prevalence. Journal of Applied Ecology 38: 921–931.
- Mann, R.H.K. 1991. Growth and production. In: Winfield, I.J. & Nelson, J.S., eds Cyprinids fishes – systematics, biology and exploitation. London: Chapman and Hall, pp. 457–482.
- Mann, R.H.K. 1996. Environmental requirements of European non-salmonid fish in rivers. Hydrobiologia 323: 223–235.
- Marchetti, M.P. & Moyle, P.B. 2001. Effects of flow regime on fish assemblages in a regulated California stream. Ecological Applications 11: 530–539.
- Maridet, L., Wasson, J.G., Philippe, M., Amoros, C. & Naiman, R.J. 1998. Trophic structure of three streams with contrasting riparian vegetation and geomorphology. Archiv für Hydrobiologie 144: 61–85.
- Matthews, W.J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. New York: Chapman and Hall, Norwell.
- Matthews, W.J., Hough, D.J. & Robison, H.W. 1992. Similarities in fish distribution and water quality patterns in streams of Arkansas: congruence of multivariate analyses. Copeia 1992: 296–305.
- Meador, M.R. & Matthews, W.J. 1992. Spatial and temporal patterns in fish assemblage structure of an intermittent Texas stream. American Midland Naturalist 127: 106–114.
- Millar, R.B. & Anderson, M.J. 2004. Remedies for pseudoreplication. Fisheries Research 70: 397–407.
- Mills, C.A. & Mann, R.H.K. 1985. Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. Journal of Fish Biology 27: 209–226.
- Mohseni, O. & Stefan, H.G. 1999. Stream temperature/air temperature relationship: a physical interpretation. Journal of Hydrology 218: 128–141.
- Oberdorff, T., Hugueny, B., Compin, A. & Belkessam, D. 1998. Non-interactive fish communities in the coastal streams of north-western France. Journal of Animal Ecology 67: 472– 484.
- 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.
- Olden, J.D. 2003. A species-specific approach to modeling biological communities and its potential for conservation. Conservation Biology 17: 854–863.
- Olden, J.D. & Jackson, D.A. 2002. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. Freshwater Biology 47: 1976–1995.
- Osborne, L.L & Wiley, L.J. 1992. Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49: 671–681.

Temperature versus physical determinants of stream fish distribution

- Pearce, J. & Ferrier, S. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. Ecological Modelling 133: 225–245.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimatic envelope models useful? Global Ecology and Biogeography 12: 361–371.
- Pebesma, E.J. 2004. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. Computers & Geosciences 30: 683–691.
- Pont, D., Hugueny, B. & Oberdorff, T. 2005. Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional constraints? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62: 163–173.
- Rathert, D., White, D., Sifneos, J.C. & Hughes, R.M. 1999. Environmental correlates of species richness for native freshwater fish in Oregon, USA. Journal of Biogeography 26: 257–273.
- Segurado, P. & Araujo, M.B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. Journal of Biogeography 31: 1555–1568.
- Shuter, B.J. & Post, J.R. 1990. Climate, population variability, and the zoogeography of temperate fishes. Transactions of the American Fisheries Society 119: 314–336.
- Sinokrot, B.A., Stefan, H.G., McCormick, J.H. & Eaton, J.G. 1995. Modeling of climate change effects on stream temperature and fish habitats below dams and near groundwater inputs. Climatic Change 30: 182–200.
- Swets, K. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science 240: 1285–1293.
- Taniguchi, Y., Rahel, F.J., Novingen, D.C. & Gerow, K.G. 1998. Temperature mediation of competitive interactions among three fish species that replace each other along longitudinal stream gradients. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 1894–1901.
- Taylor, C.M., Winston, M.R. & Matthews, W.J. 1993. Fish species-environment and abundance relationships in a Great Plains river system. Ecography 16: 16–23.

- Taylor, C.M., Holder, T.L., Fiorillo, R.A., Williams, L.R., Thomas, R.B. & Warren, M.L. 2006. Distribution, abundance, and diversity of stream fishes under variable environmental conditions. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63: 43–54.
- Thuiller, W. 2003. BIOMOD optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. Global Change Biology 9: 1353–1362.
- Tonn, W.M. 1990. Climate change and fish communities: a conceptual framework. Transactions of the American Fisheries Society 119: 337–352.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. 1980. The river continuum concept. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37: 130–137.
- Virkkala, R., Luoto, M., Heikkinen, R.K. & Leikola, N. 2005. Distribution patterns of boreal marshland birds: modelling the relationships to land cover and climate. Journal of Biogeography 32: 1957–1970.
- Wang, L., Lyons, J., Rasmussen, P., Seelbach, P., Simon, T., Wiley, M., Kanehl, P., Baker, E., Niemela, S. & Stewart, P.M. 2003. Watershed, reach, and riparian influences on stream fish assemblages in the Northern Lakes and Forest Ecoregion, USA. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 60: 491–505.
- Wolter, C. 2007. Temperature influence on the fish assemblage structure in a large lowland river, the lower Oder River, Germany. Ecology of Freshwater Fish, doi:10.1111/j.1600-0633.2007.00237.x.
- Zweig, M.H. & Campbell, G. 1993. Receiver-operating characteristic (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. Clinical Chemistry 39: 561–577.
- Zweimüller, I. 1995. Microhabitat use by two small benthic stream fish in a second order stream. Hydrobiologia 303: 125–137.

Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges.

Gaël Grenouillet, Laëtitia Buisson, Nicolas Casajus & Sovan Lek

Soumis à *Ecography*

Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges

Gael Grenouillet^{1*}, Laetitia Buisson¹, Nicolas Casajus² and Sovan Lek¹

¹Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4, France.

²Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC,G5L 3A1, Canada.

* Corresponding author: gael.grenouillet@cict.fr / Tel: + 33 5 61 55 69 11

Abstract

The aim of this study was to analyse the effects of species geographical and environmental ranges on the predictive performances and the consensus among the predictions of species distribution models (SDMs). We explored the usefulness of ensemble modelling approaches and tested whether species attributes influenced the outcomes of such approaches. Eight SDMs were used to model the current distribution of 35 fish species at 1110 stream sections in France. We first quantified the consensus among the resulting set of predictions for each fish species. Next, we combined the whole predictions ensemble by computing the mean value of this ensemble and we tested whether the average model improved the predictive performances of single SDMs. Lastly, we described the ranges of fish species along four gradients: latitudinal, thermal, stream gradient (i.e., upstream-downstream) and elevation. After accounting for the effects of phylogenetic relatedness and species prevalence, these four species attributes were related to the observed variations in both consensus among SDMs and predictive performances by using generalized estimation equations. Our results highlighted the usefulness of ensemble approaches in localizing geographical areas of agreement among predictions. Although the geographical extent of species had no effect on the performances of SDMs, we demonstrated that more consensual and accurate predictions were obtained for species with low thermal and elevation ranges, validating the hypothesis that specialist species yield models with higher accuracy than generalist ones. We emphasized that significant improvements in the accuracy of SDMs can be achieved by using an average model. Furthermore, these improvements were higher for species with smaller ranges along the four gradients studied. The geographical extent and ranges of species along environmental gradients provide promising insights into our understanding of uncertainties in species distribution modelling.

Introduction

Over the last decade, species distribution models (SDMs) have diversified and become widely used in both basic and applied ecology. Dozens of statistical methods are now available and applied routinely (Guisan and Zimmermann 2000, Elith et al. 2006), and an increasing number of studies have compared model performances and predictions across multiple methods (Segurado and Araújo 2004, Pearson et al. 2006, Heikkinen et al. 2006, Dormann et al. 2008, Roura-Pascual et al. 2009). The techniques implemented have been shown to vary considerably in both performance and spatial predictions of species distributions.

In view of this variability between predictions of SDMs, the recommendation emerging is to simultaneously apply several methods (ensemble modelling, Araújo et al. 2005, Araújo and New 2007) within a consensus modelling framework (Thuiller 2004, Marmion et al. 2009). Such a modelling framework is attractive as it reduces the predictive uncertainty of single-models by combining their predictions. To date, most available studies have demonstrated that the accuracy of species distribution predictions could be substantially improved by applying consensus methods (Araújo et al. 2005, Crossman and Bass 2008, Marmion et al. 2009).

Moreover, it has been emphasized that results derived from SDMs are not equally reliable for all species (Luoto et al. 2005) and that the best performing models are not always the same for different species (Segurado and Araújo 2004, Barbet-Massin et al. 2009). Recent literature has thus focused on the effects of the characteristics of species on model performance (see McPherson and Jetz (2007) for a review). Earlier studies have addressed the effects of geographical attributes of species, such as species prevalence (Manel et al. 2001), latitudinal range (Segurado and Araújo 2004), spatial autocorrelation (Boone and Krohn 1999), or rarity (Karl et al. 2000), on the performance of SDMs. The effects of species range along environmental gradients (i.e., distribution in environmental space) have also been addressed. Although the way SDMs behave when modelling species with different ecological and geographical characteristics can depend on the modelling technique (Marmion et al. 2008), the overall message emerging from these studies is that the characteristics of species distribution patterns can significantly influence the behaviour and uncertainty of SDMs (Heikkinen et al. 2006). A general pattern is that species with small geographical extent and strict ecological requirements (i.e., habitat specialists) yield models with higher accuracy than those with larger areas of occupancy and that are habitat generalists (Kadmon et al. 2003, Segurado and Araújo 2004, Hernandez et al. 2006, Tsoar et al. 2007, Franklin et al. 2009).

Despite the growing literature on the ecological characteristics of species that affect the performance of SDMs, how different attributes of species distribution patterns affect the results of ensemble modelling and consensus approaches remains unexplored. There is, to our knowledge, no study addressing the issue of the relationship between species' attributes and the consensus among different modelling methods. If ensemble modelling and consensus approaches are expected to be increasingly used in conservation and management planning studies, thorough examinations of their performances for species with different ecological and geographical characteristics remain to be evaluated.

In this study, we modelled the current distribution of stream fish species using eight different SDMs. These eight single-models provided the ensemble of predictions, which contained the eight separate predictive distributions generated for 35 fish species at 1110 stream sections in France. For each fish species, we quantified the consensus among the resulting set of predictions and we combined the whole predictions ensemble by computing the mean value of this ensemble. The main objectives of this study were (i) to test whether the average model improved the predictive performances of single SDMs, and (ii) to relate the observed variations in both consensus among SDMs and predictive performances to species ranges along four environmental gradients: latitudinal, thermal, stream gradient (i.e., upstream-downstream) and elevation ranges. We tested the hypothesis that restricted-range species are modelled more accurately, and we examined whether the predictive improvements achieved with a multi-model ensemble depended on the attributes of the species distribution patterns.

Material and methods

Fish data

Fish data were provided by the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA), the national fisheries organization in charge of the protection and conservation of freshwater ecosystems in France. A standard electrofishing protocol was carried out during low-flow periods (May–October) to collect information about fish assemblages present in a large number of French stream sections. From this database, we extracted a set of 1110 sites selected to be representative of the heterogeneity among French streams and to cover a broad array of environmental conditions (Fig.1). The presence-absence of the 35 most common species was used in this study.



Figure 1: Geographical distribution of fish sampling sites in nine river units in France.

Climate and environmental data

The CRU CL 2.0 (Climatic Research Unit Climatology 2.0 version) dataset (New et al. 2002) at a resolution of 10'x 10' was chosen to describe current climate. Three variables related to fish ecological requirements were extracted: mean annual precipitation (PAN, mm), mean annual air temperature (TAN, °C) and annual thermal range (TAM, °C), calculated as the difference between the mean air temperature of the warmest month (MTW, °C) and the mean air temperature of the coldest month (MTC, °C). Climate data were obtained from the average of the period 1961-1990.

Six environmental descriptors were used to describe the 1110 studied sites: surface area of the drainage basin above the sampling site (SDB, km²), distance from the headwater source (DS, km), mean stream width (WID, m), mean water depth (DEP, m), river slope (SLO, ‰), and elevation (ELE, m). Five of these six variables were grouped into two synthetic descriptors: (i) a stream gradient G derived from the first axis of a Principal Component Analysis (PCA) on DS and SDB describing the position of the sites along the upstream-dowstream gradient; and (ii) a water velocity index V derived from WID, DEP and SLO. To eliminate the

colinearity between environmental (i.e., G, V, ELE) and climate, Generalized Additive Models were fitted between each of the three environmental variables and the climate descriptors. Residuals from these three models were used afterwards as individual predictors (see Buisson et al. (2008) for details).

Species range along environmental gradients

For each fish species, ranges along four environmental gradients were computed: latitudinal, thermal, stream gradient and elevation ranges.

The species latitudinal range was described as the difference between the average latitude of the 10% northernmost and southernmost sites where species occurred in the fish dataset. To define the species thermal range, a PCA was first performed on the three thermal variables TAN, MTC and MTW. The first axis of this PCA, accounting for 90% of the total variability, was kept as a synthetic variable describing thermal conditions. Then, considering only sites where a given species was observed, the species thermal range was calculated as the difference between the average position of the 10% highest and lowest values along this axis. Lastly, stream gradient and elevation ranges were described as the differences between the average G and ELE values of the 10% most extreme sites where species occurred, respectively.

Ensemble modelling of species distributions

The presence-absence of species was modelled using eight different statistical methods (reviewed in Heikkinen et al. 2006). These methods included three regression methods (generalized linear models, GLM; generalized additive models, GAM; multivariate adaptive regression splines, MARS), three machine learning methods (artificial neural networks, ANN; random forest, RF; aggregated boosted trees, ABT) and two classification methods (factorial discriminant analysis, FDA; classification tree analysis, CTA).

For each 35 species, the eight SDMs were built using a random subset of data containing 70% of the sites (i.e., 777 sites). The remaining 30% of the data (i.e., 333 sites) were used to evaluate the predictive performance of the models. This split-sample procedure was repeated 100 times, leading to 800 different statistical models calibrated for each species. The predictions of these 800 models were converted into binary values using a threshold maximizing the sum of two measures: sensitivity, which measures the percentage of presence correctly predicted, and specificity, which measures the percentage of absence correctly predicted (Fielding and Bell 1997).

Consensus among the whole predictions ensemble

Following Thuiller (2004), we performed a PCA on the different species distributions predicted by the eight SDMs (i.e., 800 predictions). The first axis of this PCA (hereafter called "consensus axis") is equivalent to a line that goes through the centroid of all sets of model predictions and minimizes the square of the distance of each set of predictions to that line (Araújo et al. 2005). This consensus axis captures consistent patterns in species distributions and reflects the general trend followed by the different predictions (Marmion et al. 2009). For each fish species, we thus applied this approach to quantify the consensus among the whole predictions ensemble. Consensus was evaluated through the proportion of variance among predictions accounted for by the consensus axis. If all predictions were similar (i.e., no variability across predictions), the consensus axis would explain 100% of the variation. Thus, consensus decreased with increasing variability across the models.

To highlight potential spatial patterns in agreement among predictions, we first averaged the 100 predictions from each single SDM and we converted the mean probabilities of species occurrence into 0-1. Then, we mapped the sum of the single-SDM predictions. This enabled us to visualize geographical areas of agreement for both absence (i.e., sum equals 0) and presence (i.e., sum equals 8), and areas of high disagreement (i.e., intermediate sum values) among the SDMs.

Average model

We combined the predictions ensemble by computing the mean value of this ensemble (Marmion et al. 2009). For each of the 100 iterations, the averaged predictions across the eight statistical modelling techniques resulted in a single prediction at each site for each species (hereafter referred as the "average model"). As for the single models, the predictions of the average model were converted into 0-1.

Model evaluation

The predictive performances of both single- and average models were first evaluated on validation datasets using the Area Under the Curve (AUC) of a Receiver Operating Characteristic (ROC) plot (Fielding and Bell 1997). AUC values range from 0 to 1, where 0.5 indicates that the models' discrimination is no better than random sorting, and 1 indicates that the model discriminates perfectly (Swets 1988). We then assessed the predictive accuracy of each model by measuring the percentage of both presence and absence correctly predicted for

each species. Finally, we analysed the similarity between the observed and predicted species composition at each site by calculating the inverse of the beta-Simpson's index (Pineda and Lobo 2009). This similarity index (hereafter referred as β_{sim}) focuses on compositional differences independently of species richness gradients (Koleff et al. 2003), with values ranging from 0 when two species groups have no species in common, to 1 when the two groups have similar composition.

We tested whether the average model increased the performance of single-SDMs by comparing its performance (i.e., AUC, accuracy and β_{sim}) with the values obtained from each single SDMs. Paired *t*-tests were used as the three modelling measures were normally distributed.

Species range effects and phylogenetic relatedness

As closely related species often share similar characteristics, species cannot be considered as independent points in comparative analyses (Paradis and Claude 2002). We thus examined whether the geographical and environmental ranges of the species could significantly explain the observed differences in model performance after accounting for phylogenetic relatedness among them.

First, we built the phylogeny of the 35 species studied. We used molecular data to reconstruct phylogenetic relationships based on three mitochondrial genes (cytochrome b, cytochrome oxidase I and ribosomial 16S sub-unit). Sequence data were obtained from Genbank. We reconstructed phylogeny using the Bayesian method under the TVM + I + G substitution model and we implemented the phylogeny estimation with MrBayes and PAUP softwares (see Appendix 1).

Then, we related observed differences in modelling accuracy among species to the species ranges by applying generalized estimation equations (GEEs) as implemented in the APE library (Paradis et al. 2004) in the R statistical environment (R Development Core Team 2006). This approach takes into account the phylogenetic relatedness among fish species by constructing a species-to-species correlation matrix derived from the phylogenetic tree.

As the effects of the sizes of the species range on model performance have been shown to be largely artefactual and due to sample prevalence (McPherson et al. 2004), we applied GEEs while accounting for the effect of species prevalence. We evaluated the effect of each species range on three modelling indices: (i) the predictive performance (i.e., AUC value) from each single-SDM and from the average model, (ii) the change in AUC value (Δ_{AUC}) measured by

the difference between the AUC value from the average model and the mean value from the eight single-SDMs, and (iii) the consensus among the whole predictions ensemble.

Results

The attributes of the species distribution patterns are shown in Appendix 2. Except for the range along the stream gradient, species ranges were positively correlated with prevalence (Table 1). Among the cross-species correlations of species ranges, the highest correlation occurred between thermal and elevation ranges (Pearson correlation, r = 0.72, P < 0.001), while all other pair-wise correlations were weak (Pearson correlation, r < 0.4).

Table 1: Cross-species correlations of attributes of fish species distribution patterns. Values are Spearman rank coefficients (r) for each pair-wise correlation. PV = prevalence; LR = latitudinal range (km); TR = thermal range; GR = stream gradient range; ER = elevation range (m). See Methods for details.

	PV	LR	TR	GR
LR	0.475 **			
TR	0.607 ***	0.392 *		
GR	-0.088	0.399 *	-0.059	
ER	0.709 ***	0.080	0.725 ***	-0.355 *
	•			

Statistical significance: *P < 0.05, **P < 0.01 and ***P < 0.001.

Single-SDM and average model performances

Overall, the eight single-SDMs showed good ability to predict observed distributions, with mean AUC values across all species ranging from 0.72 to 0.86 (mean = 0.82), and accuracy ranging from 0.73 to 0.78 (mean = 0.76). At the assemblage level, the similarity between the observed and predicted species composition (i.e., β_{sim}) ranged from 0.73 to 0.84 (mean = 0.81). On average, accuracy and β_{sim} values were lowest for CTA (although a large variability between iterations was observed) and highest for RF (Fig. 2a). The relative ranking of SDMs according to their AUC values showed that RF more frequently yielded the models with the highest predictive performance (Fig. 2b). GAM, GLM and ABT came next, frequently among the top four techniques. ANN proved sensitive to iterations, while CART almost always performed the worst.

Single-SDMs had consistently lower modelling performances than the average model. For accuracy values, only RF did not significantly (paired *t*-test, P = 0.67) differ from the average

model. For AUC and β_{sim} values, the average model significantly (paired *t*-test, *P* < 0.001) outperformed all single-SDMs.



Figure 2: Modelling performances for the eight single-SDMs and the average model combining the predictions ensemble from the eight single-SDMs. (a) Species-level (i.e., accuracy values) and assemblage-level (i.e., β_{sim} values) performances. Each square corresponds to one validation dataset, circles indicate mean values across the 100 iterations. (b) Model ranking according to AUC values across all species. For each iteration, models were ranked from 1 (i.e., lowest AUC) to 9 (i.e., highest AUC). See Methods for details.

Consensus among the whole predictions ensemble

The variability accounted for by the first axis of the consensus PCA varied from 69.7 to 94.1% (mean = 84.5%) of the total variability across predictions depending on the fish species considered.

To illustrate geographical areas of agreement between the modelling techniques, we produced maps summing the predictions from the eight individual SDMs for three species (Fig. 3). These three examples showed that the recorded distributions of fish species were well predicted by all single-SDMs, with areas consensually predicted as suitable or unsuitable by all modelling techniques. Visual inspection of these maps revealed that the most notable disagreement between predictions occurred at the edge of the recorded distributions of species.



Figure 3: Maps showing three examples of (a) recorded distributions of fish species, and (b) sum of the eight single-SDM predictions of presence versus absence. Agreement among predictions is shown as a slope from blue (all single-SDMs predict absence) to red (all single-SDMs predict presence), while areas of high disagreement among SDMs appear in yellow .

Species range effects

When accounting for the effect of phylogenetic relatedness among fish species, the predictive performance (i.e., AUC) of single-SDMs was unrelated to species prevalence, except for ABT which showed a significant decrease in AUC values with increasing species prevalence (Table 2). According to a GEE analysis, species prevalence was also negatively related to the predictive improvement (i.e., Δ_{AUC}) achieved with the average model, and positively related to the consensus among SDM predictions.

After accounting for both the effects of prevalence and phylogenetic relatedness, the effects of species ranges on modelling performance were highly consistent among single-SDMs. Overall, results from the GEE analysis showed that fish species with small thermal and elevation ranges yielded models with higher AUC, while the latitudinal range had no significant effect. Species with small stream gradient ranges yielded models with higher AUC for CTA, GAM and RF.

As for most single-SDMs, the predictive performance of the average model was negatively related to thermal, stream gradient and elevation ranges. The change in AUC value (Δ_{AUC}) was negatively related to all species ranges.

Lastly, more consensual predictions among SDMs were observed for fish species with small thermal and elevation ranges, while latitudinal and stream gradient ranges did not influence the consensus among predictions.

Table 2: Relationships between the statistical model outputs and the attributes of fish species distribution patterns according to generalized estimation equations (GEE). GEE were applied for AUC values from single-SDMs and from the average model, change in AUC (Δ_{AUC}) and consensus among the whole predictions ensemble (%). Codes as in Table 1.

		Species ranges			
Model output	PV	LR	TR	GR	ER
ABT AUC	-0.06	ns	-0.029	ns	-0.001
FDA AUC	ns	ns	-0.048	ns	-0.001
ANN AUC	ns	ns	-0.041	ns	-0.001
CTA AUC	ns	ns	-0.034	-0.028	ns
MARS AUC	ns	ns	-0.035	ns	-0.001
GLM AUC	ns	ns	-0.049	ns	-0.001
GAM AUC	ns	ns	-0.040	-0.032	-0.001
RF AUC	ns	ns	-0.031	-0.028	-0.001
Average model AUC	ns	ns	-0.038	-0.038	-0.001
Δ_{AUC}	-0.049	-0.041	-0.081	-0.049	-0.084
Consensus	15.256	ns	-0.423	ns	-0.001

The estimates of coefficients that were significant after a Bonferroni correction (*ns*, not significant) are given, with significances based on a deviance change test. The effect of prevalence was tested after accounting for the effect of phylogenetic relatedness, while the effects of the four species ranges were tested after accounting for both the effects of species prevalence and phylogenetic relatedness.

Discussion

Numerous studies have compared the predictive performance of different modelling methods (e.g., Segurado and Araújo 2004, Elith et al. 2006, Pearson et al. 2006) and the reasons for the observed differences have long been discussed (e.g., Guisan and Zimmermann 2000). SDMs may vary in how they model the shape, nature and complexity of species responses (i.e., realized niche), select predictor variables, weight variable contributions, or allow for interactions (Guisan and Zimmermann 2000, Elith et al. 2006, Austin 2007). In this study, our main objective was not to address the differences between single-SDMs, but rather to focus on how to cope with such differences. We thus explored the usefulness of ensemble

modelling approaches and we investigated whether species attributes influenced the accuracy of such approaches.

We defined an average model by computing the mean values of the predictions ensemble obtained from eight statistical methods. Although other methods have been proposed to reduce uncertainty and improve accuracy from ensemble modelling approaches (i.e., Araújo et al. 2005), few ecological studies have compared several consensus methods (but see Marmion et al. 2009). However, such approaches have been commonly used in other disciplines such as economics, management or meteorology (see Clemen (1989) for a review of the historical development of the combining forecasts literature). The use of a simple average has proven to perform as well as more sophisticated approaches (Armstrong 1989).

In this study, we confirmed that the average model significantly improved the predictive performance of all single-SDMs, at both species and assemblage levels. Previous ecological studies have explained that the good performance of consensual methods based on average function could be due to the low-pass filtering ability (i.e., "cleaning" effect) of the average function (Marmion et al. 2009). Based on accuracy values, we found that only RF showed predictive performances equalling those of the average model. As recently noticed by Marmion et al. (2009), this result is not surprising since RF incorporates the notion of ensemble modelling given that thousands of trees are produced and the predictions aggregated by averaging (Araújo and New 2007).

The percentage of consensus across predictions varied from 69.7 to 94.1% of the total variability depending on the fish species considered. As most other studies dealing with consensual predictions have not directly quantified this consensus (e.g., Marmion et al. 2009, Roura-Pascual et al. 2009), comparisons with other taxonomic groups remain difficult. Nevertheless, some rare studies have described consensus responses in projecting species distributions under environmental changes (e.g., climate change: Thuiller 2004). For instance, Araújo et al. (2006) showed a high degree of consensus in European amphibian and reptile responses to climate change with 80% variability across the projections captured by a consensus PCA axis, whereas only 29.9% of this variability could be summarized for bird species in Great Britain (Araújo et al. 2005). Additional investigations are thus needed to evaluate better both within- and between-taxonomic group variability in consensus across predictions of current species distributions.

Although studies which have used multiple statistical models to predict habitat suitability have identified areas of consistency or divergence by comparing maps of projections (e.g., Elith et al. 2006, Crossmann and Bass 2008), maps of uncertainty have rarely been provided

(Roura-Pascual et al. 2009). Puschendorf et al. (2009) mapped the standard deviations of predictions emanating from different runs of the same statistical method and distinguished areas of higher confidence, but few studies have addressed spatial agreement between maps arising from various statistical methods (but see Brotons et al. 2004, Johnson and Gillingham 2005). In our case, we found that the agreement between SDMs was spatially structured, with the most notable disagreement between predictions occurring at the edge of the recorded distributions of species. For mapping purposes, threshold (i.e., cut-off) values are used to derive probability values from SDMs into presence-absence data. This methodological approach is known to lead potentially to contrasting predicted distributions between modelling techniques (Thuiller 2004). The observed pattern in spatial agreement between SDMs could be expected, since (i) the agreement between presence-absence predictions coming from different statistical methods is expected to be lower for values of probability of occurrence close to the threshold value, and (ii) such probability values are typically predicted at the edge of species distribution area (e.g., Arntzen 2006). To date, much attention has focused on the spatial pattern of the errors of prediction, which may result from both inadequacies in the algorithm or in the data used to do the modelling (Fielding and Bell 1997), and biological processes not included in the models (Fitzpatrick et al. 2007). These errors have also been shown to be spatially structured (e.g., Pineda and Lobo 2009), but relating these errors of prediction to the recorded distributions of species has been ignored. Our findings suggest that not only the consensus among SDM predictions, but also the spatial pattern in model agreement, should be addressed when using ensemble modelling of species distribution. We argue that a better understanding of the causes of such spatial patterns could be of considerable interest in forthcoming research as it may have important implications for both conservation planning and ecological management.

Whereas we found that species latitudinal range had no significant effect on model performance, more accurate predictions were obtained for species with low thermal and elevation ranges, thus validating the hypothesis that specialist species yield models with higher accuracy than generalist ones. Recently, the idea that model performance is not independent of the geographical or environmental distribution of species has been tested for species from a variety of major taxonomic groups, including plants, insects, amphibians, reptiles, birds and mammals (e.g., Kadmon et al. 2003, Segurado and Araújo 2004, Luoto et al. 2005, McPherson and Jetz 2007, Guisan et al. 2007, Franklin et al. 2009). These studies have shown that species with smaller areas of occupancy or extent of occurrence, and those found over a restricted range of environmental conditions (habitat specialists), were modelled

more accurately than those with larger ranges (habitat generalists). Therefore, our results were consistent with previous studies demonstrating that the differences in the model performance could reflect the variation in the level of habitat specificity between the species studied (Luoto et al. 2005). Our results, however, did not support the assumption that the accuracy of SDMs is greater for species with small geographical (i.e., latitudinal) ranges (e.g., Segurado and Araújo 2004, Hernandez et al. 2006). In these studies, three main explanations have been proposed to explain this assumption. Firstly, species with large geographical range are expected to encompass greater ecological heterogeneity, increasing the likelihood that more factors determine their distributions (Osborne and Suárez-Seoane 2002) or leading to noisier occurrence-environment relationships (McPherson and Jetz 2007). Secondly, since local ecological adaptation by sub-populations is more likely to occur for widely distributed species, differences in ecological preferences between sub-populations could lead to a decrease in model accuracy when the species is modelled as a whole over its entire geographical range (Hernandez et al. 2006). Thirdly, species described as widely distributed might simply not be limited by any of the considered predictive factors at the scale at which models are fitted (Brotons et al. 2004). Here, since the performance of the models was independent of the species latitudinal range after accounting for the effect of species prevalence, none of these three explanations could be verified. It has recently been pointed out that most previous studies have ignored such confounding effects and that their findings might be trivial and potentially reflect statistical artefacts rather than real range size effects (McPherson et al. 2004, Jiménez-Valverde et al. 2008).

More consensual predictions among SDMs were obtained for species with low thermal and elevation ranges. This finding, along with the result previously discussed, could reflect that species more accurately modelled by single-SDMs showed more consensual predictions among statistical methods. However, we suggest that this pattern is not simply trivial since the consensus among prediction increased with species prevalence, while the predictive performance of single-SDMs was unrelated to prevalence. Although some recent studies have investigated how variation in species distributions affect the performance of different modelling techniques, none has, to our knowledge, related the geographical and environmental distributions of species to the consensus among SDM predictions. The finding that specialist species are modelled with more consistency than generalists could have important implications for ensemble modelling of species distributions. In addition to being used to face the increasing number of statistical methods, and thereby the variability between SDMs predictions (Araújo et al. 2005, Araújo and New 2007), such ensemble approaches

could actually be very useful to predict the distribution of species with large environmental ranges. Further studies are clearly needed to generalize this finding, but our results caution against applying one single statistical method when modelling habitat generalist species.

Lastly, we emphasized that improvements in the accuracy of SDMs achieved by an average model were higher for species with smaller ranges along both geographical and environmental gradients. This finding is of considerable interest to practitioners, since species with narrow geographical ranges or high constraints in their habitat requirements are typically species of particular concern (e.g., endemic or endangered species) in conservation planning and biodiversity management. Using ensemble modelling approaches for these species could thus be very helpful to understand better their distribution and to assess the potential impacts of environmental changes.

Conclusion

Along with some other recent papers, this study strengthens the usefulness of ensemble modelling of species distribution for conservation and biodiversity management. While ensemble modelling has been proposed to reduce the uncertainties in various model predictions, we highlighted that these uncertainties can be related to the geographical extent and ranges of species along environmental gradients. We recommend that the application of a single modelling technique should be avoided especially for species with large environmental ranges. We also encourage researchers to investigate more thoroughly the agreement among predictions obtained from a variety of statistical methods. Although further research is needed to generalize our results, additional studies should now identify species traits linked to the geographical and environmental patterns of their distribution. This could be useful to highlight traits associated with the quality of species distribution models (Pöyry et al. 2008) and would provide promising insights into our understanding of uncertainties in species distribution modelling.

Acknowledgements

This research was part of the EU project Euro-Limpacs (contract number GOEC-CT-2003-505540). We are indebted to the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) for providing fish data and we thank the many fieldworkers who contributed to the fish records. We also thank Pierre-Jean Malé and Emilie Lecompte, who helped with the phylogenetic analyses, and John Woodley for the English.

References

- Armstrong, J. S. 1989. Combining forecasts: the end of the beginning or the beginning of the end? Int. J. Forecasting 5: 585-588.
- Arntzen, J. W. 2006. From descriptive to predictive distribution models: a working example with Iberian amphibians and reptiles. Front. Zool. 2006: 3-8.
- Araújo, M. B. and New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends Ecol. Evol. 22: 42-47.
- Araújo, M. B. et al. 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. – Global Change Biol. 14: 529-538.
- Araújo, M. B. et al. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. J. Biogeogr. 33:1712-1728.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. – Ecol. Model. 200: 1-19.
- Barbet-Massin, M. et al. 2009. Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaearctic migrant passerines. Biol. Lett. 5: 248-251.
- Boone, R. B. and Krohn, W. B. 1999. Modeling the occurrence of bird species: are the errors predictable? Ecol. Appl. 9: 835-848.
- Brotons, L. et al. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. Ecography 27: 437-448.
- Buisson, L. et al. 2008. Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. Global Change Biol. 14: 2232-2248.
- Clemen, R. T. 1989. Combining forecasts: a review and annotated bibliography. Int. J. Forecasting 5: 559-583.
- Crossman, N. D. and Bass, D. A. 2008. Application of common predictive habitat techniques for post-border weed risk management. Divers. Distrib. 14: 213–224.
- Dormann, C. F. et al. 2008. Components of uncertainty in species distribution analysis: a case study of the Great Grey Shrike. Ecology 89: 3371-3386.
- Elith, J. et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography 29: 129–151.
- Fielding, A. H. and Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environ. Conserv. 24: 38-49.
- Fitzpatrick, M.C. et al. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? Global Ecol. Biogeogr. 16: 24-33.

- Franklin, J., et al. 2009. Effect of species rarity on the accuracy of species distribution models for reptiles and amphibians in southern California. Divers. Distrib. 15: 167-177.
- Guisan, A. and Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol. Model. 135: 147-186.
- Guisan, A. et al. 2007. What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species'characteristics? Ecol. Monogr. 77: 615-630.
- Heikkinen, R. K. et al. 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. Prog. Phys. Geog. 30: 751-777.
- Hernandez, P. A. et al. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. – Ecography 29: 773-785.
- Jiménez-Valverde, A. et al. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. Divers. Distrib. 14: 885-890.
- Johnson, C. J. and Gillingham, M. P. 2005. An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. Environ. Conserv. 32: 1-12.
- Kadmon, R. et al. 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. Ecol. Appl. 13: 853-867.
- Karl, J. W. et al. 2000. Sensitivity of species habitat-relationship model performance to factors of scale. Ecol. Appl. 10: 1690-1705.
- Koleff, P. et al. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. Journal of Animal Ecology 72: 367-382.
- Luoto, M. et al. 2005. Uncertainty of bioclimatic envelope models based on the geographical distribution of species. Global Ecol. Biogeogr. 14: 575-584.
- Manel, S. et al. 2001. Evaluating presence–absence models in ecology: the need to account for prevalence. J. Appl. Ecol. 38: 921–931.
- Marmion, M. et al. 2008. The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. – Ecol. Model. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.10.019.
- Marmion, M. et al. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. Divers. Distrib. 15: 59-69.
- McPherson, J. M. and Jetz, W. 2007. Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models. Ecography 30: 135-151.

- McPherson, J. M. et al. 2004. The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? – J. Appl. Ecol. 41: 811-823.
- New, M. et al. 2002. A high-resolution data set of surface climate over global land areas. Clim. Res. 21: 1-25.
- Osborne, P. E. and Suárez-Seoane, S. 2002. Should data be partitioned before building largescale distribution models? – Ecol. Model. 157: 249-259.
- Paradis, E. and Claude, J. 2002. Analysis of comparative data using generalized estimating equations. J. Theor. Biol. 218: 175-185.
- Paradis, E. et al. 2004. APE : an R package for analyses of phylogenetics and evolution. Bioinformatics 20: 289-290.
- Pearson, R. G. et al. 2006. Model-based uncertainty in species' range prediction. J. Biogeogr. 33: 1704-1711.
- Pineda, E. and Lobo, J. M. 2009. Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. J. Anim. Ecol. 78: 182-190.
- Pöyry, J. et al. 2008. Species traits are associated with the quality of bioclimatic models. Global Ecol. Biogeogr. 17: 403-414.
- R Development Core Team 2006. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Roura-Pascual, N. et al. 2009. Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. – Biol. Invasions 11: 1017-1031.
- Segurado, P. and Araújo, M. B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. J. Biogeogr. 31: 1555-1568.
- Swets, K. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science 240: 1285-1293.
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. Global Change Biol. 10: 2020-2027.
- Tsoar, A. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. Divers. Distrib. 13: 39-40.
Supplementary Material

Appendix 1: The phylogenetic tree used in the comparative analyses to calculate the species to-species correlation matrix.



Appendix 2: Attributes of the fish species distribution patterns. PV = prevalence; LR = latitudinal range (km); TR = thermal range; GR = stream gradient range; ER = elevation range (m). See Methods for details.

Family	Species	PV	LR	TR	GR	ER
Anguillidae	Anguilla anguilla	0.35	759.65	3.78	5.24	323.41
Balitoridae	Barbatula barbatula	0.56	708.14	4.39	4.06	703.47
Centrarchidae	Lepomis gibbosus	0.14	623.87	4.14	4.91	464.87
Cottidae	Cottus gobio	0.50	669.53	3.95	4.11	736.91
Cyprinidae	Abramis brama	0.09	713.21	3.41	4.61	282.80
	Alburnoides bipunctatus	0.11	654.26	4.06	3.80	422.33
	Alburnus alburnus	0.18	710.40	3.64	4.03	332.80
	Barbus barbus	0.19	694.81	4.00	4.32	562.81
	Barbus meridionalis	0.06	200.80	4.09	3.53	497.14
	Blicca bjoerkna	0.06	673.86	3.93	4.85	253.43
	Carassius carassius	0.03	713.34	4.57	5.29	318.33
	Chondrostoma nasus	0.08	614.54	3.34	4.35	427.22
	Chondrostoma toxostoma	0.04	275.26	3.58	3.74	603.75
	Cyprinus carpio	0.06	711.48	3.91	5.06	294.29
	Gobio gobio	0.49	744.32	4.43	4.46	666.20
	Leuciscus cephalus	0.45	728.66	4.16	4.70	505.52
	Leuciscus leuciscus	0.23	706.47	3.71	4.22	357.50
	Leuciscus souffia	0.06	423.08	4.84	3.72	647.14
	Phoxinus phoxinus	0.56	729.73	4.84	3.98	826.52
	Rhodeus amarus	0.07	622.95	3.08	3.66	265.00
	Rutilus rutilus	0.36	716.95	3.88	4.76	358.60
	Scardinius erythrophthalmus	0.09	654.77	3.52	5.26	389.70
	Tinca tinca	0.12	686.33	3.94	4.92	378.07
Esocidae	Esox lucius	0.17	667.12	3.61	4.54	313.11
Gasterosteidae	Gasterosteus aculeatus	0.09	737.75	3.72	4.44	284.10
	Pungitius pungitius	0.07	426.69	2.41	3.86	194.88
Ictaluridae	Ameiurus melas	0.05	489.05	2.89	4.84	390.60
Lotidae	Lota lota	0.03	330.81	1.67	4.58	278.00
Percidae	ercidae Gymnocephalus cernuus		588.61	2.64	4.10	264.00
	Perca fluviatilis	0.24	660.88	3.47	4.89	411.48
	Sander lucioperca	0.03	664.64	3.49	4.49	253.33
Petromyzontidae	Lampetra planeri	0.26	658.75	3.78	3.78	482.14
Salmonidae	Salmo salar	0.05	661.96	3.09	3.88	421.20
	Salmo trutta	0.76	765.03	6.05	3.94	1162.69
	Thymallus thymallus	0.03	600.12	3.92	4.27	703.50

Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution

Laëtitia Buisson, Wilfried Thuiller, Nicolas Casajus, Sovan Lek & Gaël Grenouillet Global Change Biology (sous presse)

Global Change Biology (2009), doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x

Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution

LAËTITIA BUISSON*†, WILFRIED THUILLER‡, NICOLAS CASAJUS§, SOVAN LEK* and GAËL GRENOUILLET*

*Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR CNRS 5174, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4, France, †Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle, UMR CNRS 5245, ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, BP 32607, Auzeville-Tolosane, 31326 Castanet-Tolosan, France, ‡Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR CNRS 5553, Université Joseph Fourier, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France, §Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, G5L 3A1, Canada

Abstract

Species distribution modelling has been widely applied in order to assess the potential impacts of climate change on biodiversity. Many methodological decisions, taken during the modelling process and forecasts, may, however, lead to a large variability in the assessment of future impacts. Using measures of species range change and turnover, the potential impacts of climate change on French stream fish species and assemblages were evaluated. Our main focus was to quantify the uncertainty in the projections of these impacts arising from four sources of uncertainty: initial datasets (Data), statistical methods [species distribution models (SDM)], general circulation models (GCM), and gas emission scenarios (GES). Several modalities of the aforementioned uncertainty sources were combined in an ensemble forecasting framework resulting in 8400 different projections. The variance explained by each source was then extracted from this whole ensemble of projections. Overall, SDM contributed to the largest variation in projections, followed by GCM, whose contribution increased over time equalling almost the proportion of variance explained by SDM in 2080. Data and GES had little influence on the variability in projections. Future projections of range change were more consistent for species with a large geographical extent (i.e., distribution along latitudinal or stream gradients) or with restricted environmental requirements (i.e., small thermal or elevation ranges). Variability in projections of turnover was spatially structured at the scale of France, indicating that certain particular geographical areas should be considered with care when projecting the potential impacts of climate change. The results of this study, therefore, emphasized that particular attention should be paid to the use of predictions ensembles resulting from the application of several statistical methods and climate models. Moreover, forecasted impacts of climate change should always be provided with an assessment of their uncertainty, so that management and conservation decisions can be taken in the full knowledge of their reliability.

Keywords: climate change, ensemble forecasting, environmental gradient, spatial autocorrelation, species distribution, uncertainty

Received 27 March 2009 and accepted 23 May 2009

Introduction

Recent advances in computing, and the development of large databases, have made species distribution modelling easier, faster, and more widely used in both basic and applied ecology. Species distribution models (SDM) have become increasingly popular in recent years for

Correspondence: Laëtitia Buisson, tel. + 33 5 61 55 69 11, fax + 33 5 61 55 67 28, e-mail: buisson@cict.fr

predicting the suitability of the current habitat (Guisan & Zimmermann, 2000), evaluating the potential for the establishment and spread of invasive species (e.g., Hartley *et al.*, 2006; Ficetola *et al.*, 2007; Mika *et al.*, 2008; Roura-Pascual *et al.*, 2009) or assessing the magnitude of biological responses to environmental changes such as climate change (e.g., Erasmus *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2002; Thuiller, 2003; Bomhard *et al.*, 2005; Thuiller *et al.*, 2005; Araujo *et al.*, 2006).

To date, many statistical methods are available and applied routinely. Facing this wide range of methods, several studies have focused on comparing model performances and ecological predictions. These studies have found that SDM do not perform equally in predicting current species distribution (e.g., Segurado & Araujo, 2004; Elith et al., 2006; Lawler et al., 2006; Pearson et al., 2006; Guisan et al., 2007; Heikkinen et al., 2007) and that SDM give contrasted predictions of habitat suitability (e.g., Elith et al., 2006; Guisan et al., 2007; Evangelista et al., 2008; Roura-Pascual et al., 2009). Predictions have also been shown to be sensitive to diverse steps of the modelling process such as model parameterization or model selection criteria (Araujo & Guisan, 2006; Elith et al., 2006; Heikkinen et al., 2006; Dormann et al., 2008). Some data characteristics, such as sample size, errors in sampling both species distribution and environmental variables, or correlations between environmental descriptors, have also been revealed as important sources of variability (Barry & Elith, 2006; Guisan et al., 2006; Heikkinen et al., 2006; Dormann et al., 2008; Graham et al., 2008).

A growing concern has recently emerged for ensemble forecasting approaches, which fit a number of alternative models (i.e., various initial conditions combined with several statistical methods) and explore the range of resulting projections (Araujo & New, 2007). Most studies that have explored several models in ensemble framework have mainly attempted (i) to identify the 'best' model (i.e., the model with the best predictive performance) among extensive model comparisons (e.g., Segurado & Araujo, 2004; Elith et al., 2006; Lawler et al., 2006; Sharma & Jackson, 2008), or (ii) to use a consensus approach that summarizes the variability within the ensemble of predictions (e.g., Thuiller, 2004; Araujo et al., 2005b, 2006; Crossman & Bass, 2008; Barbet-Massin et al., 2009; Lawler et al., 2009; Marmion et al., 2009b). Variability in projections of such ensembles, however, has rarely been considered itself (but see Hartley et al., 2006, for a special case of one model with several parameterizations), although calls have arisen to improve knowledge of the uncertainty factors that may decrease the reliability of predictions (Thuiller, 2004; Araujo et al., 2005b; Barry & Elith, 2006; Guisan et al., 2006; Heikkinen et al., 2006).

In the context of climate change, uncertainty in projections becomes even more worrying as additional sources of variability arise at two levels with the use of future climate scenarios (Heikkinen *et al.*, 2006; Araujo & New, 2007; Beaumont *et al.*, 2008; Dormann *et al.*, 2008). Firstly, a large number of general circulation models (GCM) have been developed simultaneously, by several meteorological research centres, to represent physical processes in the atmosphere, ocean, cryosphere, and land surface, allowing to simulate the response of the global climate system to increasing greenhouse gas concentrations. Secondly, four story-lines, which are alternative images of how the future might unfold assuming a certain level of future greenhouse gas emissions, have been defined (Special Report on Emission Scenarios, Nakicenovic & Swart, 2000). These greenhouse gas emission scenarios (GES) are derived from a complex interplay between demographic and socio-economic developments, as well as technological changes. The outputs of all GCM × GES combinations, therefore, cover a large range of potential future climate conditions, thus increasingly emphasizing the need of ensemble forecasting approaches when assessing uncertainties in future species distributions.

While dozens of previous ecological studies have long demonstrated and widely discussed the influence of SDM on future species distributions (e.g., Thuiller, 2003, 2004; Araujo et al., 2005b, Lawler et al., 2006; Pearson et al., 2006), studies exploring a range of climate scenarios have more recently been undertaken, but comparisons between different GES are now commonly addressed (e.g., Peterson et al., 2002; Thuiller, 2004; Thuiller et al., 2005; Araujo et al., 2006; Broennimann et al., 2006; Mika et al., 2008; Barbet-Massin et al., 2009; Lawler et al., 2009). Such comparisons between different GCM, however, are less frequent (but see Tuck et al., 2006; Mika et al., 2008; Barbet-Massin et al., 2009; Bradley, 2009; Durner et al., 2009; Lawler et al., 2009) and as yet remain to be thoroughly considered (Beaumont et al., 2008).

Very little attention has been focused on quantifying (i) the variability between the projections obtained from ensembles combining several sources of uncertainty (but see Hartley *et al.*, 2006), and (ii) the relative contribution to projections of each of these uncertainty components (but see Dormann *et al.*, 2008). As potential impacts of climate change on species distribution should be predicted with an assessment of their uncertainty, so that management and conservation decisions can be taken with full knowledge of the predictions' reliability (Hartley *et al.*, 2006), quantifying the effects of the different sources of uncertainty appears a crucial issue.

In this context, this study was designed to quantify the uncertainty in projections of the impact of climate change on 35 fish species in French streams. We focused on the variability in future projections of climate change impacts on fish species and assemblages due to four uncertainty components: initial dataset, SDM, GCM, and GES. After measuring the variability's extent, we evaluated the relative contribution of each of the four uncertainty components to this variability. Then, we tested whether the magnitude of variability between future projections of species distribution was related to some species' biological attributes. Finally, the potential occurrence of spatial patterns in the distribution of the uncertainty at the scale of France was analysed.

Materials and methods

Biotic and abiotic data

Fish data. Fish data were provided by the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA), which is the national fisheries organization in charge of the protection and conservation of freshwater ecosystems in France. A standard electrofishing protocol is conducted yearly during low-flow periods by the ONEMA to collect information on fish assemblages present in a large number of French stream sections (hereafter referred to as 'sites'). We extracted a set of 1110 sites within French boundaries from the ONEMA database. For statistical reasons, the current study was limited to the 35 most common stream fish species (i.e., occurring in >25 out of 1110 sites) among a total number of 55 collected species. Species presence-absence were used.

Climate data. Three variables, related to fish ecological requirements, were used to describe climate conditions: mean annual precipitation, mean annual air temperature (TAN, °C), and annual air temperature range (TAM, °C) derived from the difference between mean air temperature of the warmest month (MTW, °C) and mean air temperature of the coldest month (MTC, °C). These values were extracted from the CRU CL 2.0 (Climatic Research Unit Climatology version 2.0) dataset (New *et al.*, 2002) at a resolution of $10' \times 10'$, and then averaged for the period 1961–1990 to describe the current climate.

Future climate predictions were averaged for three 30-year periods ending in 2020, 2050, and 2080 (referred to as 2020, 2050, and 2080 scenarios, respectively). They were derived from three GCM, namely CGCM2 (Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis), CSIRO2 (Australia's Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization), and HadCM3 (Hadley Centre for Climate Prediction and Research's General Circulation Model). These three GCM were selected as they have been commonly used in recent studies dealing with the impacts of climate change on biodiversity (e.g., Thuiller, 2004; Araujo et al., 2006; Tuck et al., 2006; Mika et al., 2008). For each GCM, four GES were examined: A1FI, A2, B1, and B2 (IPCC SRES, Nakicenovic & Swart, 2000). These GES were chosen to capture a range of greenhouse gas emission levels predicted for the 21st century. A1FI was the most pessimistic GES, A2 and B2 were intermediate and B1

was the most moderate one. For each of the 1110 sites, values of the three climatic variables studied were extracted for all $GCM \times GES$ combinations, thus providing 12 different projections of future climate conditions for each time period.

Environmental data. In addition to climate descriptors, six environmental variables were used to describe the 1110 sites studied: surface area of the drainage basin above the sampling site (SDB, km²), distance from the headwater source (DS, km), mean stream width (WID, m), mean water depth (DEP, m), river slope (SLO, ‰), and elevation (ELE, m). Five of these six variables were grouped into two synthetic descriptors: (i) a longitudinal gradient G derived from the first axis of a principal component analysis (PCA) on DS and SDB describing the position of the sites along the upstream-dowstream gradient; and (ii) a local water velocity index V summarizing WID, DEP and SLO. Generalized additive models were then fitted between each of the three environmental variables (i.e., G, V, ELE) and climate because of strong correlations. Residuals from these three models were collected and used as individual predictors independent of climate (see Buisson et al., 2008, for details).

Species biological attributes

For each species, five biological attributes were evaluated from fish, climate, and environmental datasets. Firstly, species prevalence was calculated as the number of sites where the species occurred relative to the total number of sites (1110). Secondly, species latitudinal range was described as the difference between the average latitude of the 10% northernmost and southernmost sites where species occurred in the fish dataset. Then, to define species thermal range, a PCA was conducted on the three thermal variables TAN, MTC, and MTW. The first axis of this PCA, accounting for 90% of the total variability, was kept as a synthetic variable describing thermal conditions. Species thermal range was calculated as the difference between the average of the 10% highest and lowest values along this axis where species was observed. Finally, both longitudinal gradient (hereafter called 'stream gradient') range and elevation range were described as the differences between the average position along the stream gradient/elevation of the 10% most upstream/highest and downstream/lowest sites where species occurred, respectively.

Ensemble forecasting of species distribution modelling

Fish species presence–absence was related individually to the six environmental and climate variables using seven different statistical methods based on presence–absence input data, which are widely applied to model species distribution (see Heikkinen *et al.*, 2006, for a review; Thuiller *et al.*, 2009). These seven SDM included three regression methods [generalized linear models (GLM), generalized additive models (GAM), multivariate adaptive regression spines], two machinelearning methods [random forests (RF), boosted regression trees (BRT)] and two classification methods [linear discriminant analysis, classification tree analysis]. Depending on the statistical methods, different modelling parameters have been selected (e.g., second-order polynomial in GLM, number of smoothing splines in GAM, number of trees to fit in BRT or RF).

For each of the 35 species, the seven SDM were built using a subset of data containing 70% of the sites selected at random. The remaining 30% of the data was used to evaluate the current predictive performance of the models. This split-sample procedure was repeated 100 times, and thus, 700 different statistical models were calibrated for each species.

Then, current predictions of probability of occurrence of each species were calculated from the calibrated models for the 1110 sites. They were converted into presence– absence using a threshold maximizing the sum of two measures: sensitivity (i.e., the percentage of presence correctly predicted), and specificity (i.e., the percentage of absence correctly predicted) (Fielding & Bell, 1997).

Calibrated models were then used to generate projections of future potential distributions under each 12 GCM \times GES combinations for 2020, 2050, and 2080 scenarios. These future probabilities of occurrence were transformed into presence–absence values by using the same threshold value as for current predictions.

This procedure led to a full factorial design crossing 100 calibration datasets (Data), seven statistical methods (SDM), three GCM, and four GES, thus resulting in 8400 different projections of future distribution for each species and each of the three time periods. This projections ensemble represented possible states of species distribution in the future.

Assessment of the potential impacts of climate change

For each of the 8400 projections, a species range change (SRC) was calculated for each of the 35 species as the difference between the number of sites gained by the species (i.e., sites where the species could be present in the future but where it is absent at the moment) and the number of sites lost (i.e., sites where the species could be absent in the future but where it is currently present) relative to the number of sites currently occupied (e.g., Erasmus *et al.*, 2002; Thuiller *et al.*, 2005; Broennimann *et al.*, 2006). In this paper, we assumed that species had unlimited dispersal capacity.

To describe local fish assemblages, the projections for the 35 species were combined for current and future periods, respectively. A species turnover rate was measured at each site for each 8400 projections:

Species Turnover =
$$100 \times \frac{SG + SL}{SR + SG}$$
, (1)

where SG is the number of species predicted to appear in a site (species gain), SL the number of species predicted to no longer be present in the future (species loss), and SR the current species richness (Peterson *et al.*, 2002). Species turnover indicated the amount of change in the fish assemblages' composition (see Buisson *et al.*, 2008, for details).

Evaluating the relative contribution of uncertainty components in projections

The 8400 values of SRC (for each species separately) and turnover (for each site separately) for 2020, 2050, and 2080 were related to the four uncertainty factors (Data, SDM, GCM, and GES) using a generalized linear model. Uncertainty factors were considered as categorical predictors coded in 100, seven, three, and four modalities, respectively. SRC were normally distributed and a Gaussian distribution of errors was thus assumed. As turnover rates ranged between 0 and 1, a binomial distribution of errors and a logistic link function were applied.

Then, we partitioned out the variability in projections due to each uncertainty component using the ratio between the deviance explained by one factor and the null deviance. The proportion of deviance explained by each uncertainty component was measured separately for each species, each site, and each time period.

Measuring the uncertainty in future projections

The variability of both SRC and turnover, between projections, was measured by calculating the standard deviation across the 8400 projections for each species and site, respectively. We also examined the variability of SRC and turnover due to each uncertainty component by calculating the standard deviation across the modalities of one factor after averaging the projections resulting from all the modalities of the three other factors.

Linking uncertainty in projections of species range change to species biological attributes

Closely related species often share many similar characteristics compared with more distantly related species. Therefore, species cannot be considered as independent points in statistical analyses comparing multiple species (Paradis & Claude, 2002). We thus tested whether species biological attributes significantly influenced the variability in projections of SRC after accounting for phylogenetic relatedness among fish species.

The first step was to build the phylogeny of the 35 studied fish species. We used molecular data to reconstruct phylogenetic relationships based on three mitochondrial genes (cytochrome *b*, cytochrome oxidase I, and ribosomial 16S subunit). Sequence data were obtained from GenBank and phylogeny was reconstructed using the Bayesian method under the TVM + I + G substitution model. We implemented the phylogeny estimation with MRBAYES and PAUP softwares (see Supporting Information Appendix S1).

Second, we applied generalized estimation equations (GEEs) as implemented in the ape package (Paradis et al., 2004) in the R statistical environment (R Development Core Team, 2007, R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) to relate the variability in projections of SRC to species biological attributes. This approach takes into account the phylogenetic relatedness among fish species by constructing a species-tospecies correlation matrix derived from the built phylogenetic tree. GEEs also permit to include covariates in a model to control for the effects of other factors that are likely to have an impact on the dependent variable. As species prevalence was expected to be strongly related to the value of SRC, and thus to its standard deviation by a statistical artefact, it was included as a covariate in the GEEs. Therefore, we tested separately the effects of each species' biological attribute on the standard deviation of SRC while accounting for both the effect of prevalence and phylogenetic relatedness.

Spatial patterns in uncertainty of fish assemblages' projections

To localize geographical areas of high variability between projections, standard deviations of species turnover projections were mapped at the scale of France. Then, to highlight potential spatial patterns in the distribution of uncertainty, two matrices of site-pair distances were computed using normalized Euclidean distance, relating to (i) geographical distance and (ii) dissimilarities in standard deviation of species turnover between each pair of site. Mantel correlograms (Oden & Sokal, 1986; Sokal, 1986) were computed to describe the spatial structure of variability in turnover. The geographical distance matrix was divided into 20 distance classes using Sturge's rule to set the range of pairwise distances in each class (Legendre & Legendre, 1998). Monte Carlo permutations were used to test if the observed values of the Mantel-test statistic $(r_{\rm M})$ differed from those expected under the null hypothesis (i.e., no spatial arrangement). We evaluated the significance of $r_{\rm M}$ values at each distance class by comparing it with the distribution of 10 000 random permutation values obtained under the null hypothesis (Manly, 1994) using a Bonferroni correction to correct for multiple significance tests.

Results

Both projected SRC and turnover were highly variable depending on the Data × SDM × GCM × GES combinations (Fig. 1). Overall, SRC increased from $19.4 \pm 12.7\%$ across the 8400 projections in 2020 to $48.9 \pm 24.4\%$ in 2050 and $51.8 \pm 33.7\%$ in 2080 (Fig. 1a). A similar increase was observed for turnover projections, which averaged $26.9 \pm 7.3\%$ in 2020, $44.4 \pm 9.0\%$ in 2050, and $50.3 \pm 9.8\%$ in 2080 (Fig. 1b). SRC projections varied more in 2050 and 2080 than in 2020 whereas variability in turnover projections was more stable over time.

Quantifying the relative contribution of uncertainty components to projections

Overall, the four uncertainty components studied explained an important part of the total variability for both SRC and turnover projections whatever the time period. The proportion of explained deviance decreased from 70.5% in 2020 to 58.1% in 2080 for SRC projections, and it increased from 51.5% to 61.7% over time for turnover projections.

For both SRC and turnover values, SDM explained the largest part of variability in future projections for the three time periods studied (Fig. 2). On average, the relative contribution of SDM decreased from 51.2% in 2020 to 28.9% in 2080 for SRC projections, but remained stable at around 40-45% for turnover projections. Variability in projections of SRC and turnover was secondly explained by GCM. As the time horizon increased, the relative contribution of GCM also increased, ranging on average from 12.6% and 2.7% in 2020 to 19.2% and 10.6% in 2080 for projections of SRC and turnover, respectively (Fig. 2a and b). The proportion of variability in projections explained by Data and GES was small and rarely exceeded 10% for both SRC and turnover (Fig. 2). The effect of Data was relatively stable over time while GES explained a slightly increasing part of variability as the time horizon increased, especially for turnover projections (from 0.1% in 2020 to 5.4% in 2080).

The effects of species biological attributes on uncertainty in projections of species range change

After accounting for the effects of prevalence and phylogenetic relatedness, all four biological attributes exhibited a significant relationship with the total



Fig. 1 Probability density functions for (a) species range change and (b) turnover projections based on the 8400 Data \times SDM \times GCM \times GES combinations for 2020 (dashed), 2050 (grey), and 2080 (black) scenarios. The mean value of SRC across the 35 species and the mean value of turnover across the 1110 sites were first calculated for each of the 8400 projections, and their distributions are shown. SDM, species distribution model; GCM, general circulation model; GES, gas emission scenario; SRC, species range change.



Fig. 2 Percentage of deviance explained by each uncertainty component (Data, SDM, GCM and GES) using a GLM relating the 8400 (a) species range change (35 species), and (b) species turnover (1110 sites) projections to the four uncertainty components for the three time periods: 2020 (white), 2050 (light grey), and 2080 (dark grey). SDM, species distribution model; GCM, general circulation model; GES, gas emission scenario; GLM, generalized linear model.

variability in SRC (Table 1). Standard deviation of SRC was negatively related to species latitudinal and stream gradient ranges and positively related to thermal and elevation ranges. Thus, the whole projections ensemble

of SRC was more consistent for fish species with a large geographical extent, small thermal range or small elevation range.

When separating the variability in SRC due to each uncertainty component, similar results were found (Table 1) except for the standard deviations across GCM, which were positively related to the four environmental ranges studied.

Spatial patterns in uncertainty of fish assemblages' projections

The variability in projections of turnover depended on the assemblages' location (Fig. 3). Standard deviation for the whole ensemble of projections ranged from 6.6% to 38.4% and half of the assemblages had standard deviations >16.2%. The highest values were observed in mountainous and south-western areas, whereas less variability was projected for many assemblages located in the north-eastern France (Fig. 3a). The Mantel correlogram exhibited positive autocorrelation for the smallest distant classes, and negative autocorrelation among the largest distant classes, hence revealing gradual changes in standard deviation values (Fig. 4a).

When separating the variability due to each uncertainty component, spatial patterns were contrasted depending on the considered component. Standard deviations of turnover values due to Data and GES were small (on average 3.3% and 4.1%, respectively) and consistent throughout France (Fig. 3b and e). Only the Mantel correlogram for GES indicated a slight spatial structure of variability (Fig. 4e). For variability due to SDM and GCM, although both Mantel correlograms highlighted a spatially structured variability in projections (Fig. 4c and d), divergent patterns were found. Standard deviation values due to SDM, globally

		Uncertainty sou	irces		
	Total	Data	SDM	GCM	GES
Latitudinal range	-0.001***	-0.001***	-0.001***	0.001*	-0.001***
Thermal range	0.407***	0.668***	0.188**	0.455***	0.718***
Stream gradient range	-0.185**	-0.292**	-0.287***	0.327**	-0.299*
Elevation range	0.002***	0.003***	0.001***	0.001***	0.003***

Table 1 Relationships between the variability of species range change (standard deviations) projected for 2080, and species biological attributes according to generalized estimation equations (GEEs)

SDM, species distribution model; GCM, general circulation model; GES, gas emission scenario. Given are estimates of coefficients and significance:

****P*<0.001,

***P* < 0.01,

*P<0.05



Fig. 3 Standard deviations of turnover values (%) in 2080 calculated across (a) 8400 projections, and (b) Data, (c) SDM, (d) GCM, (e) GES modalities projections. SDM, species distribution model; GCM, general circulation model; GES, gas emission scenario.

© 2009 Blackwell Publishing Ltd, Global Change Biology, doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02000.x



Fig. 4 Mantel correlograms for spatial autocorrelation of standard deviations of turnover values in 2080 calculated across (a) 8400 projections, and (b) Data, (c) SDM, (d) GCM, (e) GES modalities projections. Dark circles indicate significant correlations (assessed using a Bonferroni correction) between site dissimilarity and geographical distance (upper class limit in km). SDM, species distribution model; GCM, general circulation model; GES, gas emission scenario.

high, showed a strong gradient pattern and were positively autocorrelated for assemblages as far as 350 km apart (Fig. 4c). The highest variability occurred below a straight line joining north-western France to south-eastern France (Fig. 3c). Standard deviation of turnover values due to GCM displayed a patchy spatial structure (Fig. 4d): patches of high variability were located in mountainous areas whereas the distribution of lowest values was more homogeneous (Fig. 3d).

Discussion

In the present study, we evaluated the variability in projections of climate change impacts on fish species and assemblages. Large divergences in magnitude of species range change and turnover projections were highlighted, especially at long-term, arguing strongly for displaying the full range of projections in climate change impact studies. These results thus strengthen the need for ensemble forecasting framework combining the outputs of several sources of uncertainty in order to enhance reliability of projected future impacts (Araujo & New, 2007). Advances in computing and the development of platforms or tools such as BIOMOD (Thuiller *et al.*, 2009) or NEURALENSEMBLES (O'Hanley, 2009) will undoubtedly facilitate such approaches.

What are the main drivers of uncertainty in future projections?

Partitioning out the different sources of uncertainty might help in deciding where to focus future research to reduce variability in projections (Guisan *et al.*, 2006). Our results suggested that the choice of the statistical method may strongly determine values of projections because SDMs introduced the largest part of variability

in the short-, medium-, and long-term compared with the other three sources of uncertainty tested in this study. Between one-third and half of the total variability in future projections could be due to the statistical method. This result thus corroborates the recent study by Dormann et al. (2008) who found that the different modelling steps, especially the model type, caused far greater variation in projected change of the Great Grey Shrike distribution than differences between climate change scenarios. Their results thus suggested that the methodological uncertainty due to statistical techniques could hide the effects of using different future climate scenarios. Similar trends have been highlighted by other studies although they did not strictly quantify the relative contribution of each uncertainty component (Thuiller, 2004; Araujo et al., 2006).

The important contribution of statistical method was in accordance with the large number of studies, which have compared projections of species distribution using a variety of modelling techniques and found contrasted patterns depending on the method selected (Thuiller, 2003; Lawler et al., 2006; Pearson et al., 2006; Roura-Pascual et al., 2009). Although SDM are all based on a correlative approach, they use different assumptions, mathematical algorithms, and parameterizations. They may vary in how they model the shape, nature, and complexity of species' response, select predictor variables, weight variable contributions, or allow for interactions (Guisan & Zimmermann, 2000; Elith et al., 2006; Austin, 2007). Species ecological niche may therefore be modelled with great discrepancies depending on the statistical method applied. Moreover, all techniques behave differently when extrapolating projections beyond the sampled values of data (Pearson et al., 2006; Elith & Graham, 2009) and may also be a cause of variability in future projections.

In this study, GCM were another important driver of the uncertainty in projections. Unlike SDM, the use of multiple GCM has only recently been considered in climate change impact studies (e.g., Thuiller, 2004; Araujo et al., 2006; Mika et al., 2008; Durner et al., 2009; Lawler et al., 2009), whereas 23 GCM from 18 modelling centres are included in the fourth assessment report of the IPCC. These GCM are very complex systems derived from fundamental physical laws, then subjected to physical and mathematical approximations and able to simulate current climate conditions (Randall et al., 2007). GCM basically differ in initial conditions and mathematical models from which they are built. In addition, at each step of the modelling process, variability is introduced by the way to represent Earth system process (e.g., clouds, water vapour), the number of climate feedback mechanisms operating, the spatial and vertical resolution or the internal climate variability (Meehl *et al.*, 2007; Beaumont *et al.*, 2008). These climate models may consequently drive to contrasted forecasts of future climate change, and their impacts on species distribution may thus be highly variable (e.g., Tuck *et al.*, 2006; Mika *et al.*, 2008; Barbet-Massin *et al.*, 2009; Bradley, 2009; Durner *et al.*, 2009).

Here, it was also found that GCM introduced increasing variation in future projections as the time horizon increased reaching almost 20% of the total variability of species range change projections in 2080. Uncertainty due to GCM could therefore be as large as uncertainty due to SDM at the end of the 21st century. At a lesser extent, a similar increasing trend was highlighted for the emission scenarios that had no effect on the variability in projections for the first half of the 21st century while they could explain approximately 5% of the variability in turnover at the end of the century. These results thus suggest that the choice of emission scenarios has little effect when projecting future species distribution for the first few decades of the 21st century. This was not surprising as Stott & Kettleborough (2002) have found that there is remarkably little difference between climate predictions from a representative range of emission scenarios until 2040. The relevance of studies comparing future impacts of climate change on biodiversity under several emission scenarios in the short-term thus deserves to be questioned. More attention should rather be paid to the use of different climate models that mainly drive variations in climate projections in the first half of the 21st century. However, as both climate models and emission scenarios are expected to increase their divergences over the 21st century (Stott & Kettleborough, 2002; Meehl et al., 2007), the inclusion of several GCM and GES is particularly relevant for long-term projections in order to sample a sufficient fraction of the uncertainty in future conditions (Beaumont et al., 2008).

For which species are projections of range change the most consistent?

Species' ecological characteristics may affect the outputs of SDMs by influencing the quality of available data or by making it difficult to statistically capture the relationship between the species distribution and environmental conditions (McPherson & Jetz, 2007). Here, we focused on the variability in species range change projections as an indicator of the amount of reliability that could be placed in those projections. Outputs of the GEEs suggested that projections of range change were more consistent for species with a large geographical extent (i.e., large distribution along latitudinal or upstream–downstream gradients), or with small thermal or elevation ranges. Greater confidence

should thus be given to the projections of climate change future impacts for species with strict thermal or elevation requirements, which can be coarsely defined as 'specialist' species. On the contrary, projections for species with a large thermal tolerance or a large elevation tolerance or a small geographical extent should be treated with care for conservation purposes.

Recently, an extensive number of studies have investigated the relationship between the performances of SDM at predicting present-day distribution and species ecological characteristics (e.g., Segurado & Araujo, 2004; Luoto et al., 2005; Seoane et al., 2005; Elith et al., 2006; Guisan et al., 2007; McPherson & Jetz, 2007; Evangelista et al., 2008; Poyry et al., 2008; Marmion et al., 2009a). Overall, it appeared that species with limited geographical extent or specialist species with strict ecological requirements yielded models with higher accuracy than generalist species or species with a wide geographical range. Reasons mentioned to explain such findings are diverse, but are mainly based on the ecological niche complexity. It would actually be easier to discriminate suitable from unsuitable habitat for habitat specialist, and thus to best describe their current ecological niche. In the context of climate change, evaluating which species distributions will be projected accurately in the future is more difficult as there are no possible comparisons given that these events have not vet occurred (Araujo et al., 2005a). To date, a few studies have attempted to highlight which species' biological attributes could explain the sensitivity of species to climate modifications (e.g., Thuiller et al., 2005; Broennimann et al., 2006; Poyry et al., 2009). However, no studies have focused on the species' ecological characteristics, which could influence the uncertainty in future projections. A crucial issue would therefore be to test whether species, whose current distribution is predicted with the greatest accuracy, would also be species projected with the greatest consistency in the future. Given our promising finding that specialist species would be more consistently projected than generalists, this hypothesis deserves to be thoroughly tested.

Where are projections of species turnover the most consistent?

To date, studies that have used multiple statistical models or climate scenarios to predict habitat suitability or climate change impacts have identified areas of consistency or areas of divergences by comparing maps of projections (e.g., Elith *et al.*, 2006; Crossman & Bass, 2008; Bradley, 2009). However, maps of uncertainty (e.g., confidence intervals around predictions, standard errors) have rarely been provided (Roura-Pascual *et al.*, 2009), whereas they could allow management decisions

to be taken with greater certainty than would be possible from mean predictions alone (Hartley *et al.*, 2006). For instance, it could be informative for a nature reserve manager to learn that 90% of the models project that one particular species will disappear from the reserve boundaries under climate change, whereas only 50% of the models predict the extinction of a second species. Confidence given to these forecasts will probably drive to different priorities in terms of conservation. Moreover, maps of uncertainty could allow the classification of geographical areas as 'certain' or 'uncertain' for predicting the potential impacts of climate change, and thus help to identify areas where every effort should be focused to achieve a better understanding of the future impacts of climate change.

Here, we statistically demonstrated that variability in turnover projections was not randomly distributed and even that uncertainty due to SDM and GCM was spatially structured. We were not surprised that no spatial structure was highlighted in variability due to Data and GES, because these factors entered little variation in projections. Overall, maps of standard deviations indicated that projections of species turnover were not consistent for assemblages located below a straight line joining north-western France to south-eastern France. Within this large area, some patches of highest variability were projected especially in mountainous areas and in south-western France. Understanding the causes of such spatial patterns in uncertainty between projections could be very helpful for future research. For instance, although many features of the simulated climate change are qualitatively consistent among climate models for the majority of Europe, substantial divergences actually remain especially on the magnitude and geographical details of precipitation change (Christensen et al., 2007). Moreover, Giorgi et al. (2001) showed that a number of consistent patterns of regional climate change across GCM and scenarios are now emerging, but cases of inconsistency occur in some geographical areas of the world. Thus, it could be interesting to consider the geographical variability in climate data between GCM and GES and its potential link with the uncertainty in turnover projections. Another point would be to look in more details at the composition of assemblages located in the areas of high uncertainty since they probably include species whose future distribution is predicted inconsistently. Errors of prediction of the current species distribution have been shown to be spatially structured (Pineda & Lobo, 2009). Thus, combining the projections of several individual species into turnover values could provide spatially structured patterns of turnover variability. Since the agreement between predictions is expected to be lower for intermediate values of probability of occurrence (i.e., at the edge of species distribution area), we could expect that the geographical areas of high uncertainty could also correspond to the environmental range margins of several species. Nevertheless, while these spatial patterns will not be clarified, projections of climate change future impacts in the 'uncertain' geographical areas should be considered with care and further studies conducted to reduce the risk of those projected impacts being misused.

Conclusion

Given the rate at which studies using SDM expand, and the importance of their potential implications in terms of conservation and management of biodiversity, a better knowledge of the uncertainty associated with the outputs of these models will be one of the main challenges of forthcoming research. Proliferation of distribution modelling studies will be fruitless while uncertainty arising from different steps of the modelling process is not strictly assessed and quantified. Ensemble forecasting approaches appear to be a promising tool to capture a wide range of the variability generated by the modelling procedure. Nevertheless, fundamental research aiming at understanding why outputs of SDM differ should be conducted simultaneously (Elith & Graham, 2009).

To conclude, we recommend paying more attention to the following points when evaluating the impacts of climate change on biodiversity: (i) using several statistical methods in an ensemble forecasting framework, (ii) using climate projections from different GCM to assess impacts in the short- and long-term, (iii) using different climate scenarios only for impacts in the longterm, (iv) always providing maps of uncertainty in conjunction with maps of projected impacts, and (v) taking into account species biological attributes when combining responses of individual species to assess impacts on assemblages. Following these recommendations, efforts could be made to achieve a more realistic understanding of the future impacts of climate change on biodiversity, allowing management and conservation decisions to be taken with awareness of the inherent uncertainty in those impacts.

Acknowledgements

This research was part of the EU project Euro-Limpacs (contract number GOEC-CT-2003-505540). WT received support from the FP6 EU funded Ecochange (challenges in assessing and forecasting biodiversity and ecosystem changes in Europe, number 066866 GOCE) project. We are indebted to the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) for providing fish data. We are grateful to Pierre-Jean Malé and Emilie Lecompte, for help with phylogenetic analyses. Elanor France gave linguistic advice.

References

- Araujo MB, Guisan A (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33, 1677–1688.
- Araujo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 42–47.
- Araujo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005a) Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**, 1504–1513.
- Araujo MB, Thuiller W, Pearson RG (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33, 1712–1728.
- Araujo MB, Whittaker RJ, Ladle RJ, Erhard M (2005b) Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 529–538.
- Austin M (2007) Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, **200**, 1–19.
- Barbet-Massin M, Walther BA, Thuiller W, Rahbek C, Jiguet F (2009) Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaearctic migrant passerines. *Biology Letters*, 5, 248–251.
- Barry S, Elith J (2006) Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 413–423.
- Beaumont LJ, Hughes L, Pitman AJ (2008) Why is the choice of future climate scenarios for species distribution modelling important? *Ecology Letters*, **11**, 1135–1146.
- Bomhard B, Richardson DM, Donaldson JS *et al.* (2005) Potential impacts of future land use and climate change on the Red List status of the Proteaceae in the Cape Floristic Region, South Africa. *Global Change Biology*, **11**, 1452–1468.
- Bradley BA (2009) Regional analysis of the impacts of climate change on cheatgrass invasion shows potential risk and opportunity. *Global Change Biology*, **15**, 196–208.
- Broennimann O, Thuiller W, Hughes G, Midgley GF, Alkemade JMR, Guisan A (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079–1093.
- Buisson L, Thuiller W, Lek S, Lim P, Grenouillet G (2008) Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology*, 14, 2232–2248.
- Christensen JH, Hewitson B, Busuioc A et al. (2007) Regional climate projections. In: Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL), pp. 847–940. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crossman ND, Bass DA (2008) Application of common predictive habitat techniques for post-border weed risk management. *Diversity and Distributions*, 14, 213–224.
- Dormann CF, Purschke O, Marquez JRG, Lautenbach S, Schroder B (2008) Components of uncertainty in species distribution analysis: a case study of the Great Grey Shrike. *Ecology*, 89, 3371–3386.
- Durner GM, Douglas DC, Nielson RM *et al.* (2009) Predicting 21st-century polar bear habitat distribution from global climate models. *Ecological Monographs*, **79**, 25–58.

12 L. BUISSON et al.

- Elith J, Graham CH (2009) Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, **32**, 66–77.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP *et al.* (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129–151.

Erasmus BFN, Van Jaarsveld AS, Chown SL, Kshatriya M, Wessels KJ (2002) Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology*, **8**, 679–693.

- Evangelista PH, Kumar S, Stohlgren TJ, Jamevich CS, Crall AW, Norman JB, Barnett DT (2008) Modelling invasion for a habitat generalist and a specialist plant species. *Diversity and Distributions*, 14, 808–817.
- Ficetola GF, Thuiller W, Miaud C (2007) Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species – the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, **13**, 476–485.
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Giorgi F, Whetton PH, Jones RG *et al.* (2001) Emerging patterns of simulated regional climatic changes for the 21st century due to anthropogenic forcings. *Geophysical Research Letters*, 28, 3317–3320.
- Graham CH, Elith J, Hijmans RJ, Guisan A, Peterson AT, Loiselle BA (2008) The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 45, 239–247.
- Guisan A, Lehmann A, Ferrier S, Austin M, Overton JMC, Aspinall R, Hastie T (2006) Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43, 386–392.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.
- Guisan A, Zimmermann NE, Elith J, Graham CH, Phillips S, Peterson AT (2007) What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs*, 77, 615–630.
- Hartley S, Harris R, Lester PJ (2006) Quantifying uncertainty in the potential distribution of an invasive species: climate and the Argentine ant. *Ecology Letters*, **9**, 1068–1079.
- Heikkinen RK, Luoto M, Araujo MB, Virkkala R, Thuiller W, Sykes MT (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, **30**, 751–777.
- Heikkinen RK, Luoto M, Kuussaari M, Toivonen T (2007) Modelling the spatial distribution of a threatened butterfly: impacts of scale and statistical technique. *Landscape and Urban Planning*, 79, 347–357.
- Lawler JJ, Shafer SL, White D, Kareiva P, Maurer EP, Blaustein AR, Bartlein PJ (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*, **90**, 588–597.
- Lawler JJ, White D, Neilson RP, Blaustein AT (2006) Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Global Change Biology*, **12**, 1568–1584.
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam.

- Luoto M, Poyry J, Heikkinen RK, Saarinen K (2005) Uncertainty of bioclimate envelope models based on the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 575–584.
- Manly BFJ (1994) Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall, London.
- Marmion M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2009a) The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. *Ecological Modelling*, in press.
- Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2009b) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **15**, 59–69.
- McPherson JM, Jetz W (2007) Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models. *Ecography*, **30**, 135–151.
- Meehl GA, Stocker TF, Collins WD et al. (2007) Global climate projections. In: Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL), pp. 747–846. Cambridge University Press, Cambridge and New York.
- Mika AM, Weiss RM, Olfert O, Hallett RH, Newman JA (2008) Will climate change be beneficial or detrimental to the invasive swede midge in North America? Contrasting predictions using climate projections from different general circulation models. *Global Change Biology*, **14**, 1721–1733.
- Nakicenovic N, Swart R (2000) Special Report on Emissions Scenarios. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- New M, Lister D, Hulme M, Makin I (2002) A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research*, **21**, 1–25.
- Oden NL, Sokal RR (1986) Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Systematic Zoology*, **35**, 608–617.
- O'Hanley JR (2009) NeuralEnsembles: a neural network based ensemble forecasting program for habitat and bioclimatic suitability analysis. *Ecography*, **32**, 89–93.
- Paradis E, Claude J (2002) Analysis of comparative data using generalized estimating equations. *Journal of Theoretical Biology*, 218, 175–185.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Pearson RG, Thuiller W, Araujo MB et al. (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33, 1704–1711.
- Peterson A, Ortega-Huerta MA, Bartley J, Sanchez-Cordero V, Soberon J, Buddemeier RH, Stockwell DRB (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626–629.
- Pineda E, Lobo JM (2009) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 182–190.

- Poyry J, Luoto M, Heikkinen RK, Kuussaari M, Saarinen K (2009) Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies. *Global Change Biology*, **15**, 732–743.
- Poyry J, Luoto M, Heikkinen RK, Saarinen K (2008) Species traits are associated with the quality of bioclimatic models. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 403–414.
- Randall DA, Wood RA, Bony S et al. (2007) Climate models and their evaluation. In: Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL), pp. 589–662. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roura-Pascual N, Brotons L, Peterson AT, Thuiller W (2009) Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. *Biological Invasions*, **11**, 1017–1031.
- Segurado P, Araujo MB (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 31, 1555–1568.
- Seoane J, Carrascal LM, Alonso CL, Palomino D (2005) Speciesspecific traits associated to prediction errors in bird habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, 185, 299–308.
- Sharma S, Jackson DA (2008) Predicting smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) occurrence across North America under climate change: a comparison of statistical approaches. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 471–481.
- Sokal RR (1986) Spatial data analysis and historical processes. In: *Data analysis and informatics* (eds Diday E, Escoufier Y, Lebart L, Pages JP, Schektman Y, Tomassone R), North-Holland, Amsterdam.
- Stott PA, Kettleborough JA (2002) Origins and estimates of uncertainty in predictions of twenty-first century temperature rise. *Nature*, **416**, 723–726.

- 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, Lafourcade B, Engler R, Araujo MB (2009) BIOMOD – A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369–373.
- Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT, Prentice IC (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 8245–8250.
- Tuck G, Glendining MJ, Smith P, House JI, Wattenbach M (2006) The potential distribution of bioenergy crops in Europe under present and future climate. *Biomass and Bioenergy*, **30**, 183–197.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1. The phylogenetic tree used in the comparative analysis to calculate the species-to-species correlation matrix.

Please note: Wiley-Blackwell are not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

SUPPORTING INFORMATION

Appendix S1: The phylogenetic tree used in the comparative analysis to calculate the

species-to-species correlation matrix.



Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. Laëtitia Buisson, Wilfried Thuiller, Sovan Lek, Puy Lim & Gaël Grenouillet *Global Change Biology* (2008), **14**, 2232-2248

Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages

LAËTITIA BUISSON*†, WILFRIED THUILLER‡, SOVAN LEK*, PUY LIM† and GAËL GRENOUILLET*

*Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 4, France, †Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle, UMR 5245, ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, BP 32607, Auzeville-Tolosane, 31326 Castanet-Tolosan, France, ‡Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France

Abstract

Stream fish are expected to be significantly influenced by climate change, as they are ectothermic animals whose dispersal is limited within hydrographic networks. Nonetheless, they are also controlled by other physical factors that may prevent them moving to new thermally suitable sites. Using presence-absence records in 655 sites widespread throughout nine French river units, we predicted the potential future distribution of 30 common stream fish species facing temperature warming and change in precipitation regime. We also assessed the potential impacts on fish assemblages' structure and diversity. Only cold-water species, whose diversity is very low in French streams, were predicted to experience a strong reduction in the number of suitable sites. In contrast, most cool-water and warm-water fish species were projected to colonize many newly suitable sites. Considering that cold headwater streams are the most numerous on the Earth's surface, our results suggested that headwater species would undergo a deleterious effect of climate change, whereas downstream species would expand their range by migrating to sites located in intermediate streams or upstream. As a result, local species richness was forecasted to increase greatly and high turnover rates indicated future fundamental changes in assemblages' structure. Changes in assemblage composition were also positively related to the intensity of warming. Overall, these results (1) stressed the importance of accounting for both climatic and topographic factors when assessing the future distribution of riverine fish species and (2) may be viewed as a first estimation of climate change impacts on European freshwater fish assemblages.

Keywords: climate change, fish assemblages, GAM, predictive models, species distribution, species turnover, stream fish, upstream–downstream gradient

Received 15 January 2008; revised version received 15 March 2008 and accepted 12 March 2008

Introduction

To evaluate the impacts of climate change on animal and plant species distribution, correlative models relating species distribution to their environment have been developed, progressively improved (Guisan & Zimmermann, 2000; Pearson & Dawson, 2003; Guisan & Thuiller, 2005) and applied to a large diversity of taxa (e.g. Sætersdal *et al.*, 1998; Berry *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2002; Peterson, 2003; Thuiller *et al.*, 2006a; Levinsky *et al.*, 2007). Nevertheless, such approaches have been

Correspondence: Laëtitia Buisson, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 4, France, tel. + 33 5 61 55 69 11, fax + 33 5 61 55 67 28, e-mail: buisson@cict.fr rarely applied to predict the impacts of the ongoing climate change on fish species, although both marine and freshwater fish represent a major food resource for the human population (Millennium Ecosystem Assessment, 2005a, b). Fish distribution could be strongly affected by climate warming, as most fish species have no physiological ability to regulate their body temperature (Wood & McDonald, 1997). Recent studies have shown special concern for ecological and economic impacts on marine fish and fisheries (Perry et al., 2005; Arnason, 2007; Mackenzie et al., 2007). However, freshwater fish could be even more highly vulnerable to broad-scale environmental changes, because their dispersal ability is constrained by the network structure of the drainage basins (Grant et al., 2007). Indeed, fish cannot disperse across terrestrial areas and are consequently limited to the river basin they currently live in. Most of the previous studies exploring climate change impacts on freshwater fish have been conducted in North America (Minns & Moore, 1995; Eaton & Sheller, 1996; Magnuson et al., 1997; Jackson & Mandrak, 2002; Mohseni et al., 2003; Chu et al., 2005; Sharma et al., 2007) and frequently concerned only cold water species (salmonids) (Keleher & Rahel, 1996; Nakano et al., 1996; Rahel et al., 1996) or recreational species such as smallmouth bass (Micropterus dolomieu) (Peterson & Kwak, 1999). Moreover, most of these studies were focused on determining the thermal habitat suitable under climate change scenarios, assuming that species would be able to survive in that habitat or to colonize it without giving consideration to the other local factors that could influence fish species distribution (Eaton & Sheller, 1996; Rahel et al., 1996; Mohseni et al., 2003; Sharma et al., 2007). Indeed, although climate largely influences fish species distribution (e.g. Minns & Moore, 1995; Buisson et al., 2008), it is well known that many other abiotic factors as well as biotic interactions are also determinant (reviewed in Matthews, 1998). The geographical position along the upstream-downstream gradient is particularly important for most fish species distribution (e.g. Buisson et al., 2008).

To our knowledge, compared with other organisms such as plants or birds, there is a lack of studies using species distribution models to assess the impacts of the most recent climate change scenarios on both common and recreational stream fish species. In this context, we used species distribution models to predict the potential impacts of climate change on stream fish species distribution within French territorial boundaries. At this spatial level, Pearson & Dawson (2003) proposed to consider both climate and topography to predict the impacts of climate change. We thus included nonclimatic factors such as the position along the upstreamdownstream gradient in order to improve the accuracy of the predicted future distributions and determine more realistic future assemblages. In addition, because freshwater fish are spatially constrained by the dendritic nature of river ecosystems, geographic and homogenous grids commonly used for other taxa (e.g. Thuiller et al., 2005a; Araujo et al., 2006) were not appropriate. Therefore, fish records at the scale of local stream reaches were needed. Such variation in the spatial cover could thus result in a differential response to climate change of stream fish and terrestrial organisms.

The main objectives of this study were (1) to predict the potential changes in fish species distribution in France under different climate change scenarios, then (2) to relate these potential changes to ecological niche parameters in order to highlight species sensitivity to climatic modifications, and finally (3) to assess the potential impacts of climate change on fish assemblages' structure and diversity.

Materials and methods

Materials

Sites selection. Data were extracted from the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) database. This national fisheries organization is in charge of the protection and conservation of freshwater ecosystems in France and monitors fish assemblages in French rivers yearly. Among the surveyed sites, we selected 655 reference (i.e. least impacted by anthropic perturbations) sites to avoid biased results due to nonclimatic disturbances. These sites were widespread throughout nine large river units (Fig. 1).

Species datasets. A standardized electrofishing protocol conducted during low-flow periods (May–October) was used for each fish sampling. Most sites were sampled by two-pass removal electrofishing. Two different sampling methods were used depending on the river depth and width: smaller rivers were sampled by wading and larger ones by boat. Caught fish were identified to the species level, and then released back



Fig. 1 Spatial distribution of fish sampling sites in nine river units in France. River unit codes: 1, English Channel; 2, Garonne; 3, Loire; 4, Mediterranean sea; 5, Meuse; 6, North Atlantic Ocean; 7, Rhine; 8, Rhone; 9, Seine.

into the river. To reduce errors associated with small sample sizes (Stockwell & Peterson, 2002), only data of fish species that occurred in more than 25 sites were retained. This resulted in a dataset of 30 fish species belonging to 11 families (Table 2).

Species presence–absence data were used to describe fish assemblages.

Climate data. The CRU CL 2.0 (Climatic Research Unit Climatology 2.0 version) dataset (New et al., 2002) at a resolution of $10' \times 10'$ was chosen to describe the current climate. Four variables related to fish ecological requirements were extracted (Table 1): mean annual precipitation (PAN), mean annual air temperature (TAN), mean air temperature of the coldest month (MTC) and mean air temperature of the warmest month (MTW). Indeed, the precipitations partly determine the amount of flowing waters and act consequently on the microhabitat structure available for fish species. In addition, fish species are ectothermic animals and tolerate a range of temperatures in which they are able to achieve breeding and development (Mills & Mann, 1985; Mann, 1991). Larvae and juvenile survival is also dependent on maximum temperatures. Air temperature was used as a substitute for water temperature, as both are strongly correlated (Caissie, 2006). Climate data for the current period were obtained from the average of the period 1961-1990.

Future climate predictions were calculated and averaged for the time period 2051-2080 (referred to as the 2080 scenario) and derived from HadCM3 (Hadley Centre for Climate Prediction and Research's General Circulation Model) for each of the four selected climatic descriptors. Two greenhouse gas emission scenarios from the Special Report on Emission Scenarios of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC SRES) were used, A2 and B1 (Nakicenovic & Swart, 2000). The A2 storyline describes a very heterogeneous world preserving local identities and resulting in continuously increasing population. Economic development is primarily regionally oriented and per capita economic growth and technological change more fragmented and slower than other storylines. The B1 storyline describes a convergent world with the same global population that peaks in mid-century and declines thereafter, but with rapid change in economic structures with reductions in material intensity and the introduction of clean and resource-efficient technologies.

Values of the studied climatic variables for current and future scenarios were extracted for all the grid cells containing the 655 sites. PAN was log-transformed to correct for normal distribution. *Environmental characteristics.* Six environmental descriptors were available at each site (Table 1): surface area of the drainage basin above the sampling site SDB (km²), distance from the headwater source DS (km), mean stream width WID (m), mean water depth DEP (m), river slope SLO (‰) and elevation ELE (m). They were called 'environmental descriptors' in opposition to the 'climate descriptors'. All the environmental descriptors were log-transformed to check the normality hypothesis.

Both DS and SDB describe the position of sites along the upstream–downstream gradient. A principal component analysis (PCA) was used to eliminate the colinearity between these two variables. The first axis of the PCA was kept as a synthetic variable describing the longitudinal gradient *G*:

$$G = -3.1 + 0.59 \log \text{DS} + 0.38 \log \text{SDB}.$$
 (1)

WID, DEP and SLO influence water velocity and current characteristics. Following Oberdorff *et al.* (2001), a rough approximation of local velocity derived from the Chezy formula was calculated:

$$V = \log \text{WID} + \log \text{DEP} + \log \text{SLO} - \log(\text{WID} + 2\text{DEP}).$$
(2)

Methods

Fish species niche separation along environmental and climatic gradients. To identify the main environmental gradients separating fish species niches and structuring fish assemblages, we first used a multivariate approach, the outlying mean index (OMI; Dolédec et al., 2000) analysis. OMI analysis allows to separate species niches and to measure two niche descriptors: niche position (i.e. marginality) and niche breadth (i.e. tolerance). The marginality of species habitat distribution measured the distance between the mean habitat conditions used by a species and the mean habitat conditions across the 655 studied sites. Species tolerance, a variance term, measured the amplitude of the distribution of each species along the sampled environmental gradients. A Monte-Carlo permutation test was used to check the statistical significance of the two niche parameters for each species. We compared the observed marginality and tolerance values with the frequency distribution of 1000 random values obtained with the random permutations of the rows of datasets.

Fish species – environment modelling

Model construction. Predicting the potential impacts of climate change on species distribution has been done by using a large variety of modelling techniques (e.g. Elith *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2006; Broennimann *et al.*, 2007). Among them, generalized additive models

		Environme	nt					Climate			
River unit	и	SDB	DS	WID	DEP	SLO	ELE	MTC	MTW	TAN	PAN
English Channel	65	37	8	4	0.4	6.6	65	3.2	17.2	10.4	819.6
)		2-4000	1 - 103	0.5 - 35	0.2 - 1.9	0.5 - 20	10-240	1.7 - 5.7	16.3 - 18	9.6 - 11.5	688.6-1170.8
Garonne	124	35.5	11.1	5.4	0.3	10	560	1.2	18.2	9.5	919.7
		2 - 13672	0.4 - 284	2.2 - 101	0.1 - 1.8	0.3 - 130	12 - 1800	-4.8-5.1	11.8-21.8	2.9–13.1	763.9-1383.1
Loire	71	75	14	4.1	0.4	4.7	220	2	18.1	10.1	798.8
		1 - 20358	1–316	0.9 - 120	0.2 - 1.1	0.3 - 60	15-1200	-2-4.1	14.9 - 19.8	6.3-11.9	657.9-1069.4
Mediterranean	77	25	10	5.3	0.4	11	350	3.3	20.4	11.3	864.2
		2-2770	1 - 130	1–75	0.1 - 5	0.3 - 85	2-1540	-4.5-7.2	11.8–23.6	2.9 - 14.9	639.3-1355.6
Meuse	42	50	6	ы С	0.5	3.3	186	0.1	17.9	9.2	1109.5
		3-4145	1–337	0.8 - 40	0.2 - 1.9	0.3 - 54	105 - 315	-0.3 - 1.6	16.9 - 18.3	8.4–9.9	719-1221.9
North Atlantic Ocean	72	100.5	16.5	7.6	0.4	3.7	98	4.6	20	11.6	1043.5
		2-1163	1–186	1.1 - 40	0.2 - 1.1	0.2 - 52	10 - 1520	-5.1 - 6.9	12–21.7	2.7-13.8	847.3-1455.5
Rhine	32	63	15.5	6	0.4	6.6	337	-1.3	17.7	8.6	855.4
		5 - 36832	3-422	1 - 50	0.1 - 1	0.6-60	163 - 638	-3.2 to -0.1	15.2 - 19.6	6.4 - 10.1	633.4-1011.6
Rhone	111	31	10	6	0.3	19	659	-0.3	17.8	8.6	975.8
		2-6960	1-420	0.8 - 80	0.1 - 1.5	0.2 - 180	40 - 1945	-7.9-4.5	9.1–23.3	0.3 - 13.8	690.2-1442.2
Seine	61	400	26	10	0.7	1.5	89	1.3	18.5	10	689.3
		5 - 30800	2–395	1 - 150	0.2 - 4.5	0.1 - 11	22–340	-0.3 - 2.5	17.2–19.7	9.2-11.1	614.9–966.6
Given are the median, r SDB, surface of drainage mean air temperature of	minimum e basin al of the co	n and maximu oove the site (k ldest month (m values for t m ²); DS, distar °C); MTW, m	he environme nce from the s ean air temp	ental and cli source (km); erature of tl	matic variabl WID, stream he warmest 1	es for each riv width (m); DE nonth (°C); T	er unit (<i>n</i> is the r P, stream depth (1 AN, mean annue	number of sites n); SLO, slope 11 air temperat	: within each r (‰); ELE, elev. ure (°C); PAN	ver unit). htion (m); MTC, , mean annual
hterhimmin immin.											

© 2008 The Authors

Journal compilation © 2008 Blackwell Publishing Ltd, Global Change Biology, 14, 2232-2248

(GAM; Hastie & Tibshirani, 1990) allow the combination of both linear and complex additive responses within the same model in a simple way and have greater efficiency than other approaches (e.g. linear approaches) (e.g. Araujo et al., 2005). Nevertheless, they assume that the independent variables are uncorrelated (Graham, 2003). The three environmental variables were not highly correlated among themselves, but remained correlated with the climatic variables, especially with TAN. To avoid problems in regression fitting caused by the strong correlations between TAN and G, V and ELE, we adjusted these variables for TAN by fitting GAMs with four degrees of freedom (Leathwick et al., 2006; Thuiller et al., 2006c). We then used the residuals of each of the GAMs as individual predictors (called resG, resV and resELE). These residuals indicated the deviation from the average G, V and ELE expected at its TAN level. Thus, we eliminated the effect of TAN in each of the environmental descriptors and supposed that the residuals of G, V and ELE were independent of thermal variables. After this correction, all the seven predictors were poorly correlated except the three thermal variables.

Species-specific GAMs were then built relating the current fish species occurrence as the dependent variable to the seven environmental and climatic variables as independent variables. The geographical position of the 655 sites in one of the nine river units (BASIN) was also included into the models as a dummy variable. It appeared to be a good synthetic descriptor of regional environmental constraints not explained by the seven studied variables (e.g. geological background, geographical barriers, past glaciations). Moreover, when integrated into the models, the dispersal of species outside their initial current basins may be limited. A binomial distribution of errors was assumed and the probability of species occurrence was related to the set of environmental and climatic variables via a logistic link function. GAMs were performed using the 'gam' library in the R software (R Development Core Team, 2007).

Model evaluation. To maintain an equal repartition of each of the river units in the calibration and validation dataset, we randomly selected 70% of the sites within each river unit to calibrate the GAMs, leading to a set of 458 sites. A stepwise selection procedure was performed using the Akaike Information Criterion (AIC) to select the most parsimonious model (Akaike, 1974).

The explanatory power of the models was evaluated by calculating the percentage of deviance explained by each of the species models. The current predictive power was evaluated on the remaining 30% of the initial dataset (197 sites) using the area under the curve (AUC) of a receiver operating characteristic (ROC) plot (Fielding & Bell, 1997; Pearce & Ferrier, 2000). The AUC ranges between 0.5 for models that discriminate no better than random sorting would, and 1 for models that discriminate perfectly (Swets, 1988). We used AUC as a performance measure, because it does not require transformation of the predicted probability of occurrence in binary data. It is consequently independent of an artificial threshold value. In addition, it is not biased by species prevalence unlike the Kappa index (Fielding & Bell, 1997).

The current predicted probability of occurrence of each species was calculated for the 655 sites and converted into presence–absence using a threshold maximizing the sum of two measures: sensitivity, which measures the percentage of presence correctly predicted, and specificity, which measures the percentage of absence correctly predicted (Fielding & Bell, 1997). Below the threshold value, a fish species was considered as absent and above as present.

Model projections. Models calibrated under current conditions were then used to generate projections of future potential distributions for 2080 under both scenarios A2 and B1. Only climatic variables were changed because the other environmental factors were expected to be independent from climate. The future probabilities of occurrence were transformed into presence–absence values by using the same threshold value as for current predictions.

Ensemble forecasting. All the procedure, from the separation of the calibration and validation datasets to the predictions of future distributions, was repeated 100 times in order to ensure the robustness of the results (Broennimann *et al.*, 2007). Therefore, a mean value and its standard deviation were calculated for AUC, percentage of explained deviance, threshold, as well as current and future predictions for each of the 655 sites.

Assessment of the potential impacts of climate change

Fish species sensitivity to climate change. Our first goal was to evaluate the impacts of climate change on stream fish species distribution. We therefore compared the current distribution with the potential future distribution for each species. We calculated the change in probability of occurrence between the current situation and the 2080 scenarios for all 655 sites. A negative value indicated that the site would be less suitable than at present and a positive value more suitable. The latter could thus be considered as a potential favourable habitat for species in the future. This comparison was done for scenarios A2 and B1. We tested whether the A2 projected changes differed from the B1 projected changes with a paired-difference permutation test. The sign of the 655 paired-differences between the projected future probabilities A2 and B1 was permuted 1000 times. The observed statistics was then compared with the frequency distribution of these 1000 permuted values.

We also grouped together species with common responses to climate change by using a hierarchical clustering method. Euclidean distances between species responses were calculated and the Ward's minimum variance method was used to determine fish species clusters.

Then, from the probabilities of occurrence transformed into 0-1, we calculated for each species the percentage of sites where the species was currently absent but predicted to be present in the future (sites gained) and the percentage of sites where the species was currently present but predicted to be absent in the future (sites lost). Lastly, the difference between these two measures was calculated and defined as the change in prevalence, namely the change in the percentage of sites occupied by the species. We also tested whether the A2 results were different from those of B1 using the same paired-difference permutation test. We ran this test after calculating 1000 random values of percentages of sites gained, sites lost and change in prevalence obtained from a random sample of 500 sites from the dataset.

The influence of ecological niche parameters on species sensitivity to climate change was assessed by fitting linear relationships between the niche parameters and changes in prevalence.

Impacts of climate change on fish assemblage structure. Predicted current and future local species richness was calculated by summing the predicted current and future present species, respectively, for each of the 655 sites. We also calculated the number of species predicted to newly arrive (species gain, SG) and the number of species predicted to no longer be present in the future (species loss, SL) in each site. We, thus estimated the percentage of species turnover as

$$turnover = 100 \times \frac{SG + SL}{SR + SG}, \tag{3}$$

where SR is the current species richness (Peterson *et al.*, 2002; Broennimann *et al.*, 2006). A turnover value of 0 indicated that the predicted assemblage in the future would be the same as the current assemblage, whereas a turnover value of 100 indicated that the assemblage would be completely modified under climate change. The difference in turnovers predicted for scenarios B1 and A2 was tested by the same paired-difference permutation test as previously.

We then tested the hypothesis that turnover would increase with the intensity of climate change. For each climatic scenario, a GLM was used to relate the percentage of species turnover to the climatic anomalies for the 655 sites. The differences between the current and the future climatic conditions were named Δ PAN, Δ TAN, Δ MTC and Δ MTW. A stepwise selection procedure was used to select the most explanatory variables within each model (AIC; Akaike, 1974).

Results

Niche species separation along environmental and climatic gradients

The first two axes of the OMI analysis accounted for 97% of the explained variability in species niche separation. The first axis (92.6% of the variability) distinguished the well-known upstream–downstream gradient characterizing river watersheds (Fig. 2a). The most upstream sites were defined by high altitude, steep slopes



Fig. 2 Results of the outlying mean index (OMI) analysis used to investigate fish assemblages. (a) Canonical weights of environmental and climatic variables. (b) Distribution of species on the first two axes of the OMI analysis (codes as in Tables 1 and 2).

 Table 2
 Niche parameters for the 30 fish species

Code	Species	Family	OMI	Tol
Abr	Abramis brama	Cyprinidae	69.1	12.4
Ala	Alburnus alburnus	Cyprinidae	60.1	13.8
Alb	Alburnoides bipunctatus	Cyprinidae	53.8	12.8
Ana	Anguilla anguilla	Anguillidae	29.7	19.0
Bab	Barbatula barbatula	Balitoridae	13.2	31.5
Bam	Barbus meridionalis	Cyprinidae	42.8	15.9
Bar	Barbus barbus	Cyprinidae	46.2	20.2
Blb	Blicca bjoerkna	Cyprinidae	68.4	12.9
Chn	Chondrostoma nasus	Cyprinidae	61.3	12.5
Cht	Chondrostoma toxostoma	Cyprinidae	64.4	11.9
Cog	Cottus gobio	Cottidae	3.9	28.7
Esl	Esox lucius	Esocidae	48.7	19.6
Gaa	Gasterosteus aculeatus	Gasterosteidae	35.8	13.0
Gog	Gobio gobio	Cyprinidae	26.0	30.2
Gyc	Gymnocephalus cernuus	Percidae	68.6	10.2
Lap	Lampetra planeri	Petromyzontidae	10.6	20.6
Lec	Leuciscus cephalus	Cyprinidae	36.3	23.4
Leg	Lepomis gibbosus	Centrarchidae	53.3	21.0
Lel	Leuciscus leuciscus	Cyprinidae	51.5	15.2
Les	Leuciscus souffia	Cyprinidae	23.5	29.1
Pef	Perca fluviatilis	Percidae	53.6	19.9
Pph	Phoxinus phoxinus	Cyprinidae	7.0	36.6
Pup	Pungitius pungitius	Gasterosteidae	42.7	6.9
Rha	Rhodeus amarus	Cyprinidae	71.3	10.2
Rur	Rutilus rutilus	Cyprinidae	50.3	17.3
Sas	Salmo salar	Salmonidae	28.4	15.9
Sat	Salmo trutta fario	Salmonidae	2.4	40.3
Sce	$Scardinius\ erythrophtalmus$	Cyprinidae	60.9	18.1
Tht	Thymallus thymallus	Thymallidae	38.0	15.9
Tit	Tinca tinca	Cyprinidae	64.9	13.7

The outlying mean index (OMI) and the tolerance index (Tol) are given as percentages of the total variability. Statistical significance of each niche parameter was tested by a Monte-Carlo permutation test; significant niche parameters (P<0.05) are in bold.

and a large amount of rainfall, whereas downstream sites were located in large and deep rivers far from the source. Niche fish species were distributed along this longitudinal gradient, Salmo trutta fario (Sat) occupying the most upstream sites and a group of species with the highest marginality values on the other extremity of the gradient (e.g. Rha, Abr, Blb, Gyc - Fig. 2b, Table 2). The second axis explained 4.4% of the variability in marginality and was related to the three thermal variables. Three species had their ecological niche mainly influenced by this thermal gradient (Fig. 2b): Barbus meridionalis (Bam) whose distribution was limited to upstream but relatively warm sites, Thymallus thymallus (Tht) which inhabited intermediate streams but with cold waters and Chondrostoma toxostoma (Cht) which preferred warmer downstream sites than the other downstream species.

Niche position and niche breadth were highly variable between species (Table 2). The most uniformly distributed species were Sat, *Cottus gobio* (Cog) and *Phoxinus phoxinus* (Pph). *Rhodeus amarus* (Rha) was the species whose niche position was the most distant from the 'mean habitat' calculated from the environmental conditions of the 655 sites. *Pungitius pungitius* (Pup) had a low tolerance, indicating that it was a highly specialized species.

Modelling of current species distribution

The explanatory power of the 30 species models was relatively good, because GAMs globally explained 51% of the variability in species probability of occurrence (Table 3). Percentage of explained deviance ranged from 27% for Pph to 65% for Bam and was higher than 50% for 19 species.

Predictive performances were considered as excellent because AUC values for the evaluation dataset equalled 0.91, on average, and were higher than 0.8 for all 30 species (Table 3).

For both explained deviance and AUC, standard deviations calculated from the 100 repetitions were relatively low (Table 3) strengthening the robustness of the predictions.

Impacts of climate change on potential future fish species distribution

For both scenarios of climate change, all 30 fish species were positively or negatively affected by climate (Fig. 3, Table 4). For the most pessimistic scenario A2, changes in predicted probability of occurrence ranged on average from -34% for Sat to 47.7% for *Barbus barbus* (Bar). These changes were slightly less important for the B1 scenario, but they were significantly different from changes predicted under the A2 scenario for all species except *Gymnocephalus cernuus* (Gyc) which was equally affected by both scenarios.

Four groups of responses to climate change were identified both in scenarios B1 and A2 (Fig. 3). The first fish cluster grouped three species [Sat, Cog and *Lampetra planeri* (Lap)] that responded negatively. These species were also predicted to lose more previously suitable sites than to gain newly suitable habitats, presenting consequently a negative change in prevalence (Table 4, Fig. 4). In some sites, Sat could decrease its probability of occurrence by 77% resulting in a loss of 55% of the currently suitable sites under the most pessimistic scenario A2. The second fish cluster consisted of 12 species that had a median predicted change close to 0 but with some sites becoming less suitable and some others more suitable (Fig. 3 – for the B1

Table 3 Current prevalence of the fish species across the 655sites, and explanatory and predictive performances of thegeneralized additive models

Code	Prevalence	Explained deviance \pm SD	$\rm AUC\pm SD$
Abr	0.05	0.55 ± 0.04	0.95 ± 0.03
Ala	0.14	0.61 ± 0.03	0.95 ± 0.02
Alb	0.09	0.59 ± 0.03	0.94 ± 0.02
Ana	0.33	0.55 ± 0.03	0.93 ± 0.01
Bab	0.50	0.40 ± 0.02	0.87 ± 0.02
Bam	0.08	0.65 ± 0.04	0.96 ± 0.02
Bar	0.19	0.50 ± 0.03	0.91 ± 0.02
Blb	0.05	0.56 ± 0.06	0.91 ± 0.07
Chn	0.06	0.57 ± 0.05	0.93 ± 0.05
Cht	0.04	0.52 ± 0.06	0.91 ± 0.06
Cog	0.52	0.35 ± 0.02	0.84 ± 0.02
Esl	0.14	0.51 ± 0.03	0.91 ± 0.03
Gaa	0.06	0.36 ± 0.04	0.85 ± 0.04
Gog	0.40	0.47 ± 0.03	0.90 ± 0.02
Gyc	0.05	0.58 ± 0.06	0.91 ± 0.06
Lap	0.25	0.30 ± 0.02	0.81 ± 0.03
Lec	0.33	0.57 ± 0.03	0.93 ± 0.02
Leg	0.07	0.58 ± 0.04	0.89 ± 0.05
Lel	0.19	0.48 ± 0.03	0.91 ± 0.02
Les	0.06	0.62 ± 0.03	0.96 ± 0.01
Pef	0.14	0.52 ± 0.03	0.93 ± 0.02
Pph	0.57	0.27 ± 0.02	0.82 ± 0.03
Pup	0.05	0.47 ± 0.05	0.89 ± 0.05
Rha	0.06	0.64 ± 0.06	0.94 ± 0.04
Rur	0.22	0.62 ± 0.03	0.95 ± 0.01
Sas	0.07	0.59 ± 0.04	0.93 ± 0.04
Sat	0.86	0.54 ± 0.03	0.92 ± 0.02
Sce	0.05	0.41 ± 0.05	0.89 ± 0.06
Tht	0.04	0.38 ± 0.07	0.83 ± 0.06
Tit	0.06	0.55 ± 0.06	0.92 ± 0.04

The percentage of explained deviance and AUC are calculated for each 100 repetitions from the calibration and validation dataset, respectively. Given are the mean values and standard deviations obtained from the 100 repetitions. Species codes as in Table 2.

Fig. 3 Changes in the probability of occurrence for each of the 30 fish species for scenarios B1 (white circles) and A2 (black dots). Change is expressed as the difference between the current and future predictions. The medians of the changes in probability over the 655 sites are shown (dots), as well as the minimum and maximum changes predicted for each species. The statistical significance of the differences between scenarios B1 and A2 was evaluated through a paired-difference permutation test (****P* < 0.01; ns, nonsignificant). Fish species were grouped according to the results of a hierarchical clustering based on general dissimilarity matrices for A2 scenario (groups 1–4). Fish clusters were identical for the B1 scenario except for *Barbus meridionalis* (Bam) and *Rhodeus amarus* (Rha) which were inverted (see Table 2 for species codes).

scenario, Rha was included in this group, whereas Bam was excluded). This group was also characterized by a change in prevalence, which was slightly negative or positive (except for Bam), with site losses often compensated by newly gained sites (Fig. 4). For this group, the mean change in prevalence was $9.3 \pm 13.7\%$ and $4.2 \pm 7.7\%$ for the A2 and B1 scenarios, respectively. The third fish cluster grouped species that would experience an increase in their probability of occurrence in almost all the sites where they were already present (Fig. 3 – for the B1 scenario, Bam was included in this group, whereas Rha was excluded). Change in prevalence for this group was 36% and 28.4% on average for the A2 and B1 scenarios, respectively. Finally, *Gobio gobio* (Gog), *Leuciscus cephalus* (Lec) and Bar formed the last fish



	No. of occ	urrences		Sites g	ained (%)		Sites lo	ost (%)		Δ preval	ence (%)	
Code	Current	B1	A2	B1	A2	Р	B1	A2	Р	B1	A2	Р
Abr	108	55	69	1.4	3.5	***	9.5	9.5	ns	-8.1	-6.0	***
Ala	159	327	407	25.6	37.9	***	0	0	ns	25.6	37.9	***
Alb	142	289	320	22.4	27.2	***	0	0	ns	22.4	27.2	***
Ana	263	313	338	7.9	11.6	***	0.3	0.2	***	7.6	11.5	***
Bab	318	286	308	2.3	4.0	***	7.2	5.5	***	-4.9	-1.5	***
Bam	121	374	402	38.8	43.1	***	0.2	0.2	ns	38.6	42.9	***
Bar	197	499	547	46.1	53.4	***	0	0	ns	46.1	53.4	***
Blb	102	288	390	28.4	44.0	***	0	0	ns	28.4	44.0	***
Chn	98	250	281	23.2	27.9	***	0	0	ns	23.2	27.9	***
Cht	79	339	453	39.7	57.1	***	0	0	ns	39.7	57.1	***
Cog	279	204	167	0.2	0.2	ns	11.6	17.3	***	-11.5	-17.1	***
Esl	186	239	253	8.4	10.2	***	0.3	0	***	8.1	10.2	***
Gaa	162	352	381	29.0	33.4	***	0	0	ns	29.0	33.4	***
Gog	266	436	468	26.0	30.8	***	0	0	ns	26.0	30.8	***
Gyc	99	92	95	4.7	5.2	***	5.8	5.8	**	-1.1	-0.6	***
Lap	309	100	127	0	0	ns	31.9	27.8	***	-31.9	-27.8	***
Lec	253	489	522	36.0	41.1	***	0	0	ns	36.0	41.1	***
Leg	99	319	432	33.7	50.8	***	0.2	0	***	33.6	50.8	***
Lel	201	322	369	18.5	25.6	***	0	0	ns	18.5	25.6	***
Les	110	128	142	2.7	4.9	***	0	0	ns	2.7	4.9	***
Pef	155	184	224	5.8	10.7	***	1.4	0.2	***	4.4	10.5	***
Pph	357	366	386	6.3	7.0	***	4.9	2.6	***	1.4	4.4	***
Pup	100	211	232	17.3	20.3	***	0.3	0.2	***	16.9	20.2	***
Rha	86	158	219	11.0	20.3	***	0	0	ns	11.0	20.3	***
Rur	198	329	391	20.0	29.5	***	0	0	ns	20.0	29.5	***
Sas	98	87	66	1.2	0	***	2.9	4.9	***	-1.7	-4.9	***
Sat	497	226	137	0	0	ns	41.4	55.0	***	-41.4	-55.0	***
Sce	114	272	343	24.1	35.0	***	0	0	ns	24.1	35.0	***
Tht	159	403	441	37.3	43.1	***	0	0	ns	37.3	43.1	***
Tit	136	231	269	14.5	20.3	***	0	0	ns	14.5	20.3	***

Table 4 Number of occurrences predicted for current, B1 and A2 scenarios, percentages of gained and lost sites and difference between the predicted future and current percentages of sites occupied by species for both scenarios B1 and A2

Differences in percentages of sites gained, sites lost and number of occurrences between scenarios B1 and A2 were tested by a paired-difference permutation test.

****P*<0.01, ***P*<0.05; ns, nonsignificant. Species codes as in Table 2.

cluster which responded only positively to climate change. These three species would not experience any site losses in 2080 and would be able to colonize many sites, consequently increasing their mean prevalence (B1, 36%; A2, 41.8%).

Potential influence of ecological niche parameters on fish species responses to climate change

The relationships between the change in prevalence and the ecological niche parameters, namely niche position (OMI) and niche breadth (tolerance), were significant (P < 0.05) for both scenarios A2 and B1, although R^2 values were quite low (OMI: 0.24 and 0.3, respectively; Tol: 0.17 and 0.2, respectively – Fig. 5). Change in prevalence was positively related to niche position,

whereas its relationship was negative with niche breadth (Fig. 5).

Potential impacts of climate change on fish assemblage structure

Local species richness was predicted to experience a strong increase under climate change. Mean local species richness would increase from the current 8.3 species per site to 14 and 12.5 species in 2080 under the A2 and B1 scenarios, respectively. This mean increase was greatly variable according to the river unit (e.g. English Channel: + 1.5 species, Rhine: + 10.4 species). Only 37 sites had a reduction in species richness (maximum reduction of three species) and 20.6% of the sites gained more than 10 species under the A2 scenario.



Fig. 4 Box plots representing the percentages of (a) sites gained, (b) sites lost and (c) the change in prevalence for B1 (white) and A2 (grey) scenarios for the four groups of species defined by the hierarchical clustering method (see Fig. 3).

The number of species lost was very low (between one and six) contrary to the number of species gained that was much more important, being on average 5.3 species for the B1 scenario and seven species for the A2 scenario (Table 5). Lost species mainly belonged to fish cluster 1 (see Fig. 3).

Across the 655 sites, turnover equalled 52.7% for the B1 scenario and 59.3% for the A2 scenario (Table 5). The sites of five river units (Garonne, Loire, Meuse, Rhine and Rhone) were predicted to have a high turnover rate, exceeding a median value of 60% in the B1 scenario and 70% in the A2 scenario. Very few sites would have exactly the same assemblage as today (24 sites with a turnover equal to 0 under the B1 scenario), and they would be located in four river units: English Channel, Mediterranean, North Atlantic Ocean and Seine. Nevertheless, even within one river unit, there was a strong variability in the results, and the range of possible turnovers was very large (Table 5).

The difference Δ PAN did not influence the turnover in either scenario (Table 6). Although the selected



Fig. 5 Relationships between the changes in prevalence and (a) niche position (OMI), and (b) niche breadth (tolerance), for the B1 (white circles and dashed line) and A2 (black dots and line) scenarios. The linear relationship between OMI and change in prevalence was statistically significant for both scenarios (P < 0.01, $R^2 = 0.24$ and 0.3 for B1 and A2, respectively). The linear relationship between tolerance and change in prevalence was also statistically significant (P < 0.05, $R^2 = 0.17$ and 0.2 for B1 and A2, respectively).

thermal anomalies differed between both scenarios (Δ MTC and Δ MTW for A2, Δ TAN for B1), all the selected variables showed a positive relationship with species turnover.

Discussion

Fish species responses to climate change

Like many other taxa, stream fish are projected to be severely affected by climate change. Our results suggest that most of the French riverine fish species would have to face climate change by restricting their range or by

	No. of species lost		No. of specie	s gained	Turnover (%)		
River unit	B1	A2	B1	A2	B1	A2	
English Channel	2 (0–6)	2 (0–6)	2 (0–10)	3 (0–12)	42.9 (0-87.5)	50 (0-88.9)	
Garonne	1 (0-4)	0 (0-4)	5.5 (1-12)	7.5 (1–15)	76.9 (13.6-100)	86.2 (13.6–100)	
Loire	3 (0–5)	3 (0–5)	8 (1–14)	10 (2–16)	68.4 (16-100)	75 (15.4–94.4)	
Mediterranean	0 (0–2)	0 (0–2)	3 (0–8)	5 (0-10)	44.4 (0-87.5)	54.5 (0-90.9)	
Meuse	1 (0–2)	1 (0–2)	7.5 (1–17)	9.5 (1–19)	71.4 (4.2-84.2)	76.1 (4.2–91.7)	
North Atlantic Ocean	1 (0-4)	1 (0-4)	4 (0–9)	6 (0–12)	37.8 (0-100)	42.1 (0-100)	
Rhine	1 (0–2)	1 (0–2)	9 (1–18)	11.5 (1-20)	60.4 (7.7-84.2)	73.9 (7.7-85.4)	
Rhone	0 (0–3)	1 (0–3)	7 (0–15)	9 (0–18)	68.4 (0-100)	80 (0-100)	
Seine	1 (0-4)	2 (0-4)	3 (0–14)	5 (1–15)	24 (4–75)	28 (4-81.8)	

Table 5 Projected number of species lost and gained, and turnovers per site in each river unit under climate change scenarios

Given are the median values (minimum and maximum values in parentheses). Differences in turnovers calculated for B1 and A2 scenarios were statistically significant (P < 0.05) for all river units.

Table 6 Results of the stepwise GLM relating species turnover and climatic anomalies Δ TAN, Δ PAN, Δ MTC, Δ MTW for scenarios B1 and A2

Scenario	B1	A2
ΔΤΑΝ	< 0.001	ns
ΔΡΑΝ	ns	ns
ΔΜΤC	ns	< 0.001
ΔΜΤΨ	ns	< 0.001
Explained deviance (%)	21.2	24.2

Given are *P*-values of each variable (ns, nonsignificant) and the percentage of explained deviance by the GLM, retaining only statistically significant variables.

colonizing new climatically suitable habitats. Responses to climate change were idiosyncratic (Peterson et al., 2002; Peterson, 2003; Broennimann et al., 2006), but some of them were similar enough to be grouped together. These groups, although identified irrespective of fish thermal tolerances, corresponded reasonably well to the known thermal guilds (Magnuson et al., 1979). Cold-water species (i.e. S. trutta fario, C. gobio, Barbatula barbatula and L. planeri) would suffer from the warming and reduce their distributional area. Their future distribution would be restricted to the most upstream sites. Most cool- and warm-water species would tend to expand their range by colonizing new suitable sites in intermediate streams or upstream if the physical conditions (hydraulic conditions, elevation) were to suit them. However, some warm-water species were predicted to respond to climate change in a direction opposite to that expected on the basis of known physiological constraints (e.g. Abramis brama, G. cernuus). This may be due to the inclusion in the models of nonclimatic factors that may have restricted the amount of suitable sites for these species. Overall, our results were consistent with those obtained in previous studies conducted in North America, which predicted a decrease in salmonids distribution and more contrasted results for cool- and warm-water species (Eaton & Sheller, 1996; Rahel *et al.*, 1996; Mohseni *et al.*, 2003; Chu *et al.*, 2005; Sharma *et al.*, 2007).

Our results also confirmed that the impacts of climate change would be different according to the future climatic scenario, as predicted changes in prevalence or in probability of occurrence were significantly different between both scenarios for most species. Considering that we have chosen one moderate (B1) and one pessimistic (A2) climatic scenario, we assume that the real future climate would result in an in-between situation. The magnitude of future changes is therefore predicted to be within the range of values obtained here (Thuiller *et al.*, 2005b).

In the OMI analysis, we found that the least marginal species with the broadest niche were cold-water species (Sat, Cog, Pph, Lap), whereas marginal and specialized species were cool- and warm-water species (e.g. Blb, Gyc, Sce, Tit). Considering the consistent responses to climate change within each thermal guild, the positive relationship between OMI and change in prevalence and the negative relationship between tolerance and change in prevalence found in our results were not surprising. Nonetheless, they contrasted with numerous studies dealing with other flora and fauna, where species having the narrowest niche were found to be the most affected by climate change in terms of habitat loss (Swihart et al., 2003; Thuiller et al., 2005a; Broennimann et al., 2006; Menendez et al., 2006; Wilson et al., 2007). Such a difference between our results and those found in previous studies can be explained by several factors. First, fish live in hydrographic networks that are organized according to a dendritic structure where the number of small streams is much more important than of large channels. Headwater streams actually compose over two-thirds of total stream length in typical river drainage systems (Horton, 1945; Leopold et al., 1964; Freeman et al., 2007). In our dataset, headwater streams were also in great number. The 'mean habitat' defined in the OMI analysis was thus rather typical of small, cold headwater streams where dominant species are coldwater fish such as S. trutta fario or C. gobio. In addition, as headwater streams are known to be the coldest and the most dependent on the amount of precipitation (snow or rainfall), they would be the most affected by climate change. Therefore, in stream ecosystems, species classified as 'generalists' because occurring in common habitats are projected to suffer from range contractions and local extinctions. On the contrary, downstream species classified as 'specialists' would expand their range and colonize many newly suitable sites.

Compared with other taxa for which the impacts of climate change could be very detrimental (Thomas et al., 2004, 2006; Jetz et al., 2007; Levinsky et al., 2007), the global assessment for French stream fish species was rather positive. For example, nine species would increase their probability of occurrence in all the sites and 16 species would not experience any site loss under either B1 scenario or A2 scenario. On the contrary, these species would find many potential suitable habitats under climate change by moving to streams where the current temperature is too cold. Some other studies demonstrated that the sole effect of climate change could lead to positive effects on biological traits (Chamaille-Jammes et al., 2006), availability of reproductive habitats (Jensen et al., 2008) or range expansions (Araujo et al., 2006). The global positive impact of climate change on stream fish distribution may be caused by the fact that, in temperate stream systems, there are more cool- and warm-water species than cold-water species (e.g. Magnuson et al., 1979; Eaton & Sheller, 1996: 10 cold-water species out of 57). French fish assemblages contain few cold-water species (e.g. S. trutta fario, C. gobio) that are predicted to be negatively affected by climate change. All other species living in intermediate streams or downstream have a large range of thermal tolerance, and even under the most pessimistic scenario, maximum thermal tolerance would not be reached.

Changes in fish assemblages' diversity and structure

The large increase in fish species richness in most sites was very likely the result of the large number of positive individuals responses of fish species to climate change. This increase in species richness was also

observed (e.g. Grabherr et al., 1994; Menendez et al., 2006) or projected for the future (e.g. Sætersdal et al., 1998; Brown et al., 2007) for other organisms. However, previous studies have shown contrasted results, as species richness has also been predicted to be strongly reduced or unchanged depending on latitude, altitude, geographical area or organisms (Andrew & Hughes, 2005; Broennimann et al., 2006; Levinsky et al., 2007; Wilson et al., 2007). For freshwater fish, our results are overall concordant with those found by Minns & Moore (1995) in Canada, where a global average increase in species richness of 31.8 species for the studied tertiary watersheds was predicted. Interestingly, the increase in fish species richness found here was also concordant with the result obtained in a recent study aiming at evaluating the impact of recent past climate warming on global abundance, structure and diversity of fish communities in large French rivers (Daufresne & Boët, 2007). The authors reported a significant increase in specific richness and proportion of warm-water species over the last 25 years, which experienced a gradual increase in upstream water temperature. Thus, their paper states that climate warming is already having an effect on fish species richness, and our results suggest that the assemblages' diversity is predicted to carry on changing in the same direction as during the last 25 years. An identical trend was also observed for marine fishes of the North Sea (Hiddink & ter Hofstede, 2008).

Nevertheless, although the local increase in species richness could appear as a fairly positive aspect *per se*, fish assemblage structure in French streams could be strongly modified under climate change. Indeed, turnover rates could exceed 50% on average, indicating that more than half of the 655 studied sites would have at least half of the current pool of species changed. This rate is comparable to the turnover rate predicted for the Mexican fauna (Peterson et al., 2002), the endemic flora in southern Africa (Broennimann et al., 2006), the mammals in African national parks (Thuiller et al., 2006a) or the European plants (Thuiller et al., 2005b). This suggests that, despite the small loss of fish species from their current suitable sites, severe ecological perturbations may occur in the future and species' association shifts may cause fundamental change in assemblage structure. The aim of our approach was to evaluate the impacts of climate change at a taxonomic level. Nevertheless, recent studies have highlighted the potential ecosystem impacts of changes in functional diversity due to climate change (Thuiller et al., 2006b). Changing fish assemblage structure may also have important effects on assemblage functioning. Further studies dealing with the ecological attributes of fish species are thus needed to assess the functional impacts of species range shifts associated with climate change.

Lastly, we validated the hypothesis that turnover rates were positively related to the intensity of temperature change but not to precipitation anomalies. Highly modified assemblages would thus be located at sites where warming would be the greatest.

Some limitations to the assessment of the impacts of climate change

Our species-models were enhanced compared with strictly bioclimatic models because they considered both climate and physical factors as drivers of fish species distribution. Nevertheless, none of the climatic variables considered took into account the potential effects of the increased climate variability. For instance, mean precipitation was used as a surrogate variable to describe stream flows, but increase in hydrological variability may also have great effects on stream fish assemblages. Nonetheless, the good predictive quality of our models suggested that mean climate variables were a quite good alternative to predict fish species distributions. Still, the predicted future fish distributions and assemblages may be considered only as 'potential assemblages under altered environmental conditions' (Dormann, 2007) without taking into account the numerous other factors that could hinder these assemblages to be established. Indeed, it is now well recognized that many other factors acting at different spatial or temporal scales may also influence species distribution and block some of the projected displacements (Pearson & Dawson, 2003; Dormann, 2007). For stream fish species, such factors include (1) biotic interactions, (2) barriers to natural displacements and (3) biological ability to disperse.

The first limitation is that the species-specific modelling approach used here did not allow us to include the effects of the potential biotic interactions that are nevertheless recognized as being of great importance in structuring species assemblages, especially at the local scale (Pearson & Dawson, 2003; Guisan & Thuiller, 2005; Araujo & Luoto, 2007). Future fish assemblages are predicted to be strongly modified. However, some of these new assemblages are composed of species that did not occur together historically. Therefore, the sustainability of such assemblages in the long-term is questionable. Nonetheless, Oberdorff et al. (1998) reported that species interactions are negligible in structuring stream fish assemblages in France, relating it to the fact that the European freshwater fish fauna is currently unsaturated following past glaciations (Nahon, 1984). We can thus assume that the potential biotic interactions existing between fish species would not greatly alter the predictions of our models.

The second limitation to the predicted changes in fish species distribution and assemblage structure is the barriers to fish dispersal. To deal with this dispersal problem, studies usually propose two extreme assumptions: 'universal dispersal' opposed to 'no dispersal' (e.g. Peterson, 2003; Thuiller et al., 2006a). It has also been suggested to consider the distance that could be reasonably covered by species (Peterson, 2003; Midgley et al., 2006; Ohlemüller et al., 2006). In this study, all the future predictions assumed that there would not be any constraint to the dispersal, but this assumption is questionable. Indeed, both natural and physical barriers could hinder fish displacements to newly suitable sites. Adjacent rivers may be disconnected if they are not included in the same watershed. The insular nature of watersheds thus stops the natural dispersal of fish species to river units where those species are nonnative. To limit dispersal to unattainable sites, a river unit effect was included in the species-models, which hindered to predict suitable habitats in river units where the species was first absent (e.g. Les, Gaa, Pup, Chn, Leg, Alb). However, despite this effect, some species were expected to gain many suitable habitats in river units where they do not currently occur (e.g. Bam, Tht, Cht). Many habitats would consequently be suitable in the future but impossible to be colonized via natural dispersal means. Stream and river fragmentation could also be an artificial obstacle to fish dispersal. Indeed, streams worldwide have been fragmented by manmade barriers such as dams or flood control structures. These alterations would hinder the ability of fishes to move upstream to new habitats that could otherwise become suitable under climate change (Gosset et al., 2006; Fukushima et al., 2007).

The third limitation to dispersal would be the inability of species to disperse at a sufficient rate to keep up with the changing climate. In the present study, it was assumed that all the 30 fish species have the same dispersal ability. However, it is known that fish dispersal ability is related to the species' biological characteristics and life-history traits, such as size (Jenkins *et al.*, 2007) or reproductive strategies (e.g. seed production or dispersal mode for plants: Pearson, 2006; Van der Veken *et al.*, 2007). Further studies allowing quantification of the true dispersal capacity of fish are thus needed to improve the accuracy of future fish species distributions.

Lastly, our results could be questioned in the context of biological invasions. Indeed, fish invasions have often caused local extirpations of native fish species (e.g. Mercado-Silva *et al.*, 2006; Olden *et al.*, 2006). Here, the predicted expansion of many French species may have an additional effect on species already suffering from range reductions caused by climate change, by an increase in competitive interactions. Thus, in the long term, potential extirpation of vulnerable species may occur as a consequence not only of the direct effect of climate change but also of the invasion of species favoured by climate warming. For example, Jackson & Mandrak (2002) demonstrated that smallmouth bass, a predatory fish species, would largely expand its distributional area in Ontario under climate change and cause the extirpation of more than 25000 populations of four cyprinid species. As a direct consequence, our results should be viewed in terms of ecosystem services and supplies. Indeed, species predicting to invade French streams are either exotic species (e.g. Lepomis gibbosus) or common species with low ecological or commercial importance (e.g. L. cephalus). The species with the highest risk of local extinction is S. trutta fario, which has a high recreational and commercial value and is also considered as a good biological indicator of river health. If our predictions are accurate, French streams and rivers could thus lose a large part of their supply of economic and ecological resources.

Conclusion

To our knowledge, this study is one of the first ones to assess the potential impacts of climate change on stream fish species and assemblages for a large number of species including not only recreational or commercial fish, on the European continent. Compared with bioclimatic envelope models applied to many other taxa at a large scale, the inclusion of additional nonclimatic factors into our species distribution models allowed us to project the future distributions more precisely. It also allowed us to consider the upstream-downstream gradient, which is a major determinant of local structure of fish assemblages. Our results suggest that stream fish species and assemblage structure would be affected by climate change even for moderate scenarios. Overall, fish species diversity is likely to increase, but this probably would be at the expense of cold-water species such as S. trutta fario. This may be due to two factors that are characteristic of French watersheds in aquatic environments. First, fish species diversity is dominated by cool- and warm-water species which would be favoured by the increase in temperature. Secondly, French hydrographic networks are mainly constituted of small, cold-water streams that would become warmer and thus suitable for most species.

It would also be interesting to generate comparative studies with other systems. In particular, stream fish species from North America are characterized by many specialized and highly sedentary species. On the contrary, European fauna is marked by the abundance of generalist species, often capable of extensive movement within the hydrographic network (Belliard *et al.*, 1997). Such differences may affect the responses of stream fish species to climate change, and inter-continental comparisons would probably reveal different patterns of future fish assemblage modifications. Taking into account ecological characteristics of species should be helpful to identify similar responses across contrasted assemblages (Thuiller *et al.*, 2004, 2006b) and should thus enhance our understanding of potential impacts of climate change on stream fish assemblages.

Acknowledgements

This research was part of the EU project Euro-Limpacs (contract number GOEC-CT-2003-505540). We are indebted to the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) for providing fish data. We are grateful to F. Leprieur for his comments on a previous draft of this manuscript. C. Shinn gave linguistic advice.

References

- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, **19**, 716–723.
- Andrew NR, Hughes L (2005) Diversity and assemblage structure of phytophagous Hemiptera along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 249–262.
- Araujo MB, Luoto M (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 743–753.
- Araujo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005) Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**, 1504–1513.
- Araujo MB, Thuiller W, Pearson RG (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33, 1712–1728.
- Arnason R (2007) Climate change and fisheries: assessing the economic impact in Iceland and Greenland. *Natural Resource Modeling*, **20**, 163–197.
- Belliard J, Boët P, Tales E (1997) Regional and longitudinal patterns of fish community structure in the Seine River basin, France. *Environmental Biology of Fishes*, **50**, 133–147.
- Berry PM, Dawson TP, Harrison PA, Pearson RG (2002) Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 453–462.
- Broennimann O, Thuiller W, Hughes G, Midgley GF, Alkemade JMR, Guisan A (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079–1093.
- Broennimann O, Treier UA, Müller-Shärer H, Thuiller W, Peterson AT, Guisan A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, **10**, 701–709.
- Brown LE, Hannah DM, Milner AM (2007) Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks. *Global Change Biology*, 13, 958–966.

2246 L. BUISSON et al.

- Buisson L, Blanc L, Grenouillet G (2008) Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology of Freshwater Fish*, 17, 244–257.
- Caissie D (2006) The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology*, **51**, 1389–1406.
- Chamaille-Jammes S, Massot M, Aragon P, Clobert J (2006) Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology*, **12**, 392–402.
- 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.
- Daufresne M, Boët P (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, 13, 2467–2478.
- Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81, 2914–2927.
- Dormann CF (2007) Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 387–397.
- Eaton JG, Sheller RM (1996) Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1109–1115.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP *et al.* (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129–151.
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Freeman MC, Pringle CM, Jackson CR (2007) Hydrologic connectivity and the contribution of stream headwaters to ecological integrity at regional scales. *Journal of the American Water Resources Association*, **43**, 5–14.
- Fukushima M, Kameyama S, Kaneko M, Nakao K, Steel EA (2007) Modelling the effects of dams on freshwater fish distributions in Hokkaido, Japan. *Freshwater Biology*, **52**, 1511–1524.
- Gosset C, Rives J, Labonne J (2006) Effect of habitat fragmentation on spawning migration of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, 15, 247–254.
- Grabherr G, Gottfried M, Pauli H (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature*, **369**, 448.
- Graham MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, **84**, 2809–2815.
- Grant EHC, Lowe WH, Fagan WF (2007) Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, **10**, 165–175.
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.
- Hastie T, Tibshirani R (1990) *Generalized additive models*. Chapman & Hall, London.
- Hiddink JG, ter Hofstede R (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology*, **14**, 453–460.

- Horton RE (1945) Erosional development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative morphology. *Geological Society of America Bulletin*, 56, 275–370.
- Jackson DA, Mandrak NE (2002) Changing fish biodiversity: predicting the loss of cyprinid biodiversity due to global climate change. In: *Fisheries in a Changing Climate* (ed. McGinn NA), pp. 89–98. American Fisheries Society, Bethesda, MD.
- Jenkins DG, Brescacin CR, Duxbury CV *et al.* (2007) Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 415–425.
- Jensen RA, Madsen J, O'Connell M, Wisz MS, Mehlum F (2008) Prediction of the distribution of Arctic-nesting pink-footed geese under a warmer climate scenario. *Global Change Biology*, 14, 1–10.
- Jetz W, Wilcove DS, Dobson AP (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLOS Biology*, **5**, 1211–1219.
- 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.
- Leathwick JR, Elith J, Francis MS, Hastie T, Taylor P (2006) Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology Progress Series*, **321**, 267–281.
- Leopold LB, Wolman MG, Miller JP (1964) *Fluvial Processes in Geomorphology*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Levinsky I, Skov F, Svenning J-C, Rahbek C (2007) Potential impacts of climate change on the distribution and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 3803–3816.
- Mackenzie BR, Gislason H, Mollmann C, Koster FW (2007) Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries. *Global Change Biology*, **13**, 1348–1367.
- Magnuson JJ, Crowder LB, Medvick PA (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*, **19**, 331–343.
- Magnuson JJ, Webster KE, Assel RA *et al.* (1997) Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. *Hydrological Processes*, 11, 825–871.
- Mann RHK (1991) Growth and production. In: Cyprinids Fishes Systematics, Biology and Exploitation (eds Winfield IJ, Nelson JS), pp. 457–482. Chapman & Hall, London.
- Matthews WJ (1998) *Patterns in Freshwater Fish Ecology*. Chapman & Hall, New York.
- Menendez R, Megias AG, Hill JK et al. (2006) Species richness changes lag behind climate change. Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences, 273, 1465–1470.
- Mercado-Silva N, Olden JD, Maxted JT, Hrabik TR, Vander Zenden MJ (2006) Forecasting the spread of invasive rainbow smelt in the Laurentian Great Lakes region of North America. *Conservation Biology*, **20**, 1740–1749.
- Midgley GF, Hughes GO, Thuiller W, Rebelo AG (2006) Migration rate limitations on climate change-induced range shifts in Cape Proteaceae. *Diversity and Distributions*, **12**, 555–562.

- Millennium Ecosystem Assessment (2005a) *Ecosystems and Human Well-Being: Wetlands and Water Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005b) *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis.* World Resources Institute, Washington, DC.
- Mills CA, Mann RHK (1985) Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. *Journal of Fish Biology*, **27**, 209–226.
- Minns CK, Moore JE (1995) Factors limiting the distributions of Ontario's freshwater fishes: the role of climate and other variables, and the potential impacts of climate change. *Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences*, **121**, 137–160.
- Mohseni O, Stefan HG, Eaton JG (2003) Global warming and potential changes in fish habitat in US streams. *Climatic Change*, **59**, 389–409.
- Nahon R (1984) Divergent structure in fish taxocenes of North temperate streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **41**, 330–350.
- Nakano S, Kitano F, Maekawa K (1996) Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese archipelago due to climatic warming. *Freshwater Biology*, **36**, 711–722.
- Nakicenovic N, Swart R (eds) (2000) Special Report on Emissions Scenarios. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- New M, Lister D, Hulme M, Makin I (2002) A high-resolution dataset of surface climate over global land areas. *Climate Research*, **21**, 1–25.
- Oberdorff T, Hugueny B, Compin A, Belkessam D (1998) Noninteractive fish communities in the coastal streams of North-Western France. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 472–484.
- 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.
- Ohlemüller R, Gritti ES, Sykes MT, Thomas CD (2006) Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*, **12**, 1788–1799.
- Olden JD, Poff NL, Bestgen KR (2006) Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs*, **76**, 25–40.
- Pearce J, Ferrier S (2000) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, **133**, 225–245.
- Pearson RG (2006) Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 111–113.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of specie: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361–371.
- Pearson RG, Thuiller W, Araujo MB *et al.* (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33, 1704–1711.
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308, 1912–1915.

- Peterson AT (2003) Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity consequences. *Global Change Biology*, **9**, 647–655.
- Peterson AT, Ortega-Huerta MA, Bartley J, Sanchez-Cordero V, Soberon J, Buddemeier RH, Stockwell DRB (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626–629.
- Peterson JT, Kwak TJ (1999) Modeling the effects of land use and climate change on riverine smallmouth bass. *Ecological Applications*, **9**, 1391–1404.
- R Development Core Team (2007) *R: a language and environment* for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rahel FJ, Keleher CJ, Anderson JL (1996) Potential habitat loss and population fragmentation for cold water fish in the North Platte River drainage of the Rocky Mountains: response to climate warming. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1116–1123.
- Sætersdal M, Birks HJB, Peglar SM (1998) Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change. *Journal of Biogeography*, **25**, 111–122.
- Sharma S, Jackson DA, Minns CK, Shuter BJ (2007) Will northern fish populations be in hot water because of climate change? *Diversity and Distributions*, **13**, 2052–2064.
- Stockwell DRB, Peterson AT (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148, 1–13.
- Swets K (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, **240**, 1285–1293.
- Swihart RK, Gehring TM, Kolozsvary MB, Nupp TE (2003) Responses of 'resistant' vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity and Distributions*, 9, 1–18.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–148.
- Thomas CD, Franco AMA, Hill JK (2006) Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 415–416.
- Thuiller W, Broennimann O, Hughes G, Alkemade JRM, Midgley GF, Corsi F (2006a) Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology*, **12**, 424–440.
- Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB (2005a) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 347–357.
- Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT, Prentice IC (2005b) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 8245–8250.
- Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T (2004) Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology*, **85**, 1688–1699.
- Thuiller W, Lavorel S, Sykes MT, Araujo MB (2006b) Using nichebased modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions*, **12**, 49–60.
- Thuiller W, Midgley GF, Rouget M, Cowling RM (2006c) Predicting patterns of plant species richness in megadiverse South Africa. *Ecography*, **29**, 733–744.
- Van der Veken S, Bellemare J, Verheyen K, Hermy M (2007) Lifehistory traits are correlated with geographical distribution patterns of western European forest herb species. *Journal of Biogeography*, **34**, 1723–1735.
- Wilson RJ, Gutierrez D, Gutierrez J, Monserrat VJ (2007) An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, **13**, 1873–1887.
- Wood CM, McDonald G (1997) *Global Warming Implications* for Freshwater and Marine Fish. Cambridge University Press, Cambridge.

Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient.

Laëtitia Buisson & Gaël Grenouillet

Diversity and Distributions (2009), 15, 613-626



Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient

Laëtitia Buisson* and Gaël Grenouillet

Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 4, France

ABSTRACT

Aim To investigate the potential impacts of climate change on stream fish assemblages in terms of species and biological trait diversity, composition and similarity.

Location One-thousand one-hundred and ten stream sections in France.

Methods We predicted the future potential distribution of 35 common stream fish species facing changes in temperature and precipitation regime. Seven different species distribution models were applied and a consensus forecast was produced to limit uncertainty between single-models. The potential impacts of climate change on fish assemblages were assessed using both species and biological trait approaches. We then addressed the spatial distribution of potential impacts along the upstream–downstream gradient.

Results Overall, climate change was predicted to result in an increase in species and trait diversity. Species and trait composition of the fish assemblages were also projected to be highly modified. Changes in assemblages' diversity and composition differed strongly along the upstream–downstream gradient, with upstream and midstream assemblages more modified than downstream assemblages. We also predicted a global increase in species and trait similarity between pairwise assemblages indicating a future species and trait homogenization of fish assemblages. Nevertheless, we found that upstream assemblages would differentiate, whereas midstream and downstream assemblages would homogenize. Our results suggested that colonization could be the main driver of the predicted homogenization, while local extinctions could result in assemblage differentiation.

Main conclusions This study demonstrated that climate change could lead to contrasted impacts on fish assemblage structure and diversity depending on the position along the upstream–downstream gradient. These results could have important implications in terms of ecosystem monitoring as they could be useful in establishing areas that would need conservation prioritization.

Keywords

Climate change, ensemble forecasting, environmental gradient, homogenization, stream fish assemblages.

*Correspondence: Laëtitia Buisson, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 4, France. E-mail: buisson@cict.fr

INTRODUCTION

There is now ample evidence that the on-going climate change will irreversibly affect natural species across the globe (Sala *et al.*, 2000; Root *et al.*, 2003) and significant changes have already been demonstrated at different scales (Hughes, 2000; McCarty, 2001; Walther *et al.*, 2002; Parmesan & Yohe,

2003). Among them, climate change is expected to induce diverse functional (e.g. phenology, physiology) and structural (e.g. changes in species distribution, range contractions, latitudinal movements) ecological responses among organisms (Parmesan *et al.*, 1999; Thomas & Lennon, 1999; Beaugrand *et al.*, 2002; Hickling *et al.*, 2006; Menzel *et al.*, 2006; Jetz *et al.*, 2007; Levinsky *et al.*, 2007; Parmesan, 2007).

Many studies have investigated climate-induced effects for a large panel of single species. Idiosyncratic responses of species to future changes would result in progressive species association shifts and potentially cause fundamental changes in the structure and composition of current assemblages (Hughes, 2000; Walther *et al.*, 2002). Such changes have already been observed for butterflies (Menendez *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2007; Gonzalez-Megias *et al.*, 2008), freshwater macroinvertebrates (Burgmer *et al.*, 2007) and freshwater and marine fish (Daufresne & Boët, 2007; Hiddink & ter Hofstede, 2008) assemblages.

To date, many studies have aimed at predicting the future distribution of individual species by using species distribution models and climate change scenarios (e.g. Berry et al., 2002; Peterson et al., 2002). These models relating the present-day species distribution to climate and other environmental descriptors have been developed for species from a variety of major taxonomic groups, including plants (e.g. Saetersdal et al., 1998; Thuiller, 2004; Ohlemüller et al., 2006), insects (e.g. Peterson et al., 2004), mammals (e.g. Thuiller et al., 2006a; Levinsky et al., 2007), herptiles (e.g. Araujo et al., 2006) and birds (e.g. Peterson, 2003; Jensen et al., 2008; Virkkala et al., 2008). During the last few decades, a large number of statistical methods allowing to model species distribution have been developed, progressively improved and are now applied routinely. Recent studies have demonstrated that projections of the future distribution of a single species could be much contrasted depending on the statistical models applied (Thuiller, 2004; Araujo et al., 2005; Lawler et al., 2006; Pearson et al., 2006; Crossman & Bass, 2008). Therefore, calls have been made to fit a number of alternative models and to explore the resulting range of projections. Although very common in various fields such as meteorology (e.g. Weigel et al., 2008) or economics (e.g. Gregory et al., 2001), these consensus methods and ensemble forecasting approaches have been only recently applied in ecology (Thuiller, 2004; Araujo et al., 2005, 2006; Araujo & New, 2007; Crossman & Bass, 2008; Roura-Pascual et al., 2008; Marmion et al., 2009). Based on the central limit theorem in statistics, where central limits of particular projections are expected to be more likely than extremes (Araujo et al., 2006), such methods are very attractive as they reduce the predictive uncertainty in single-models by combining their predictions. To date, most available studies have demonstrated that the accuracy of species distribution predictions could be substantially improved by applying consensus methods (Araujo et al., 2005; Crossman & Bass, 2008; Marmion et al., 2009).

Like single species distribution models, these ensemble forecasting and consensus approaches may be used to apply an assemblage-level analysis to the resulting set of species distributions ('predict first, assemble later' strategy from Ferrier & Guisan, 2006). Assemblage-level modelling aggregates predictions obtained from multiple species distribution models in a simple manner and produces information on spatial pattern in the distribution of biodiversity. It also allows synthesizing complex data into a form more readily interpretable by scientists and decision-makers (Ferrier & Guisan, 2006). The studies that have applied this technique have mainly used measures such as species richness or species turnover to address the potential changes in assemblages' structure induced by future climate change (Peterson *et al.*, 2002; Thuiller *et al.*, 2005, 2006c; Broennimann *et al.*, 2006).

In recent years, a growing concern has been to highlight the potential ecosystem impacts of changes in functional diversity due to climate change (Thuiller et al., 2006b). Indeed, functional approaches are increasingly applied to assess ecological responses to anthropogenic perturbations (Poff & Allan, 1995) or as a tool for the biomonitoring of ecosystem functions (e.g. Gayraud et al., 2003; Doledec & Statzner, 2008). In studies assessing the impacts of climate change, species are often predicted to change their present-day distribution. Thus, a species may be replaced by another species in a particular assemblage. If this new species is redundant (in terms of functional traits) to the replaced species, the impact on the assemblage structure would be minimal compared to the replacement by a functionally dissimilar species (Díaz & Cabido, 1997; Rosenfeld, 2002). Therefore, the prediction of the potential effects of climate change on functional assemblages rather than on species assemblages could be more helpful to evaluate the impacts of species range shifts on ecosystem functioning (Thuiller et al., 2004, 2006b).

To our knowledge, there are at present very few studies which have addressed this issue. Most of them have concerned plants or biomes and used plant functional types (Díaz & Cabido, 1997; Lavorel *et al.*, 1997; Calef *et al.*, 2005; Thuiller *et al.*, 2006b,c) which allow simplifying complex plant communities. Some studies have also pooled species according to their feeding group, degree of habitat specialization or climate requirements (Beaugrand *et al.*, 2002; Andrew & Hughes, 2005; Golicher *et al.*, 2008) to analyse the potential impacts of climate change on these functional groups.

In this context, the purpose of our study was therefore to predict the impacts of climate change on stream fish assemblages for both taxonomic and trait approaches by using an ensemble forecasting framework. Fish, having no physiological ability to regulate their body temperature (Wood & McDonald, 1997), could be highly sensitive to climate warming. In recent years, it has been found that freshwater fish species could greatly change their present-day distribution in response to climate change (e.g. Eaton & Sheller, 1996; Mohseni *et al.*, 2003; Chu *et al.*, 2005; Buisson *et al.*, 2008). However, the impacts of climate modifications on fish assemblages' structure and diversity remain to be investigated.

Therefore, the main objectives of this study were: (1) to predict the future potential distribution of 35 stream fish species by using several species distribution models and consensual predictions; (2) to aggregate these individual predictions to assess the potential impacts of climate change on stream fish assemblages in terms of composition, diversity and similarity; and (3) to compare the effects for both taxonomic and trait approaches.

METHODS

Description of the data

Fish data

Fish data were extracted from the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) database. The ONEMA is the national fisheries organization in charge of the conservation of freshwater ecosystems in France. We selected a set of 1110 sites spread over nine French river units. A standard electrofishing protocol was conducted during low-flow periods in these 1110 sites. Presence and absence of the 35 most common species were used in this study.

Fish autecological characteristics were described using 19 biological traits that we thereafter coded in 67 modalities. Traits coding was derived from the literature and FishBase website. These biological traits described body length, shape and swimming factors, reproduction habitat, absolute and relative fecundity, number of spawning events, egg diameter, age at female maturity, life span, larval length, presence or absence of parental care, duration of the incubation period, feeding habitat and diet, rheophily and salinity preferences, habitat and migration behaviour (see Appendix S1 in Supporting Information).

Environmental data

Six environmental variables measured by the ONEMA were used to describe the 1110 studied sites: surface area of the drainage basin above the sampling site (SDB, km²), distance from the headwater source (DS, km), mean stream width (WID, m), mean water depth (DEP, m), river slope (SLO, $\frac{1}{000}$) and elevation (ELE, m).

To eliminate the colinearity between DS and SDB which both describe the position of sites along the upstream– downstream gradient, we used a principal component analysis (PCA). The first axis of the PCA was kept as a synthetic variable describing the longitudinal gradient G. It accounted for 93.2% of the total variability.

WID, DEP and SLO influence water velocity and current characteristics. Following Oberdorff *et al.* (2001), a rough approximation of local velocity derived from the Chezy formula was calculated:

$$V = \log \text{WID} + \log \text{DEP} + \log \text{SLO} - \log (\text{WID} + 2\text{DEP}).$$
(1)

Climate data

The CRU CL 2.0 dataset (Climatic Research Unit Climatology 2.0 version) (New *et al.*, 2002) at a resolution of $10' \times 10'$ was chosen to describe the current climate. Four variables related to fish ecological requirements were extracted: mean annual precipitation (PAN, mm), mean annual air temperature (TAN, °C), mean air temperature of the coldest month (MTC, °C) and mean air temperature of the warmest month (MTW, °C).

MTC and MTW were grouped in a single variable describing the annual thermal range (TAM, °C):

$$\Gamma AM = MTW - MTC. \tag{2}$$

Climate data for the current period were obtained from the average of the period 1961-90. Future climate predictions were calculated and averaged for the time period 2051-80 (referred to as the 2080 scenario) and derived from HadCM3 (Hadley Centre for Climate Prediction and Research's General Circulation Model) for each of the four selected climatic descriptors. Two greenhouse gas emissions scenarios from the Special Report on Emission Scenarios of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC SRES) were used, B2 and A1FI (Nakicenovic & Swart, 2000). The CO2 levels under the B2 and A1FI scenarios are expected to be respectively around 550 and 800 p.p.m. in 2080, an increase of 150% and more than 200% in comparison with the levels measured in 2000 (IPCC, 2001). The A1FI scenario is mainly fossil-fuel intensive and is thus more pessimistic about future climate warming than the B2 scenario.

Ensemble forecasting and consensus

First, we randomly split the dataset into two subsets: the model calibration dataset including 70% of the sites (i.e. 777 sites) and the evaluation dataset containing 30% of the 1110 sites (i.e. 333 sites).

We then simulated the distribution of 35 fish species using seven different statistical methods: three regression methods (generalized linear models, generalized additive models, multivariate adaptive regression splines), two machine learning methods (random forest, general boosted models) and two classification methods (factorial discriminant analysis, classification tree analysis). We restricted our attention to these seven methods because they are amongst the most widely applied methods to model species distributions based on presence–absence data (see Heikkinen *et al.*, 2006, for a review).

The calibrated models were then used to predict the current distribution of the 35 fish species for the 1110 studied sites and to generate projections of future potential distributions for 2080 under both A1FI and B2 scenarios. These predicted current and future probabilities of occurrence were converted into binary values using a cut-off threshold. Two measures of performance, sensitivity (i.e. the percentage of presence correctly predicted) and specificity (i.e. the percentage of absence correctly predicted), were calculated for a large range of threshold values between 0 and 1. We selected the accurate threshold as the one which maximized the sum of these two measures (Fielding & Bell, 1997). If the probability of occurrence of a given species in a site was above this threshold, it was considered as present, and below as absent.

We used a consensus method based on the computation of the average value of the ensemble of predictions. Indeed, several studies have suggested that this method provides significantly more robust predictions than all the single-models

and other consensus methods (e.g. Clemen, 1989; Araujo et al., 2005; Marmion et al., 2009). To test whether this hypothesis was true in our study, we evaluated the predictive accuracy of both the seven single-models and the 'consensual model' (i.e. average of the current predictions across the seven singlemodels), by using the computation of the rate of prediction errors (i.e. the rate of observed presence and absence wrongly predicted) on the remaining 30% of the initial dataset. We found that the prediction errors calculated for the 'consensual model' were lower on average across the 35 species (mean prediction error \pm SD: 18.92 \pm 5.44%) than prediction errors calculated for the single-models, which ranged from 20.51 ± 6.57 to $25.50 \pm 4.63\%$. It indicated that current consensual predictions of fish species distribution were more accurate than predictions coming from the single-models. Therefore, we also averaged the predictions across the seven statistical modelling techniques for both future scenarios. This resulted in a single prediction at each site for each species, for current and both climate change scenarios, which we thereafter transformed into presence-absence values following the previously mentioned method.

Combining predicted future species distributions

To determine the predicted species richness and other variables describing fish assemblages, we overlapped all the individual species distributions. Although summing distributions of individual species has become a widely used approach for obtaining estimates of species richness and composition (e.g. Thuiller et al., 2005, 2006c; Broennimann et al., 2006), recent studies have highlighted the need to provide measures of uncertainty along with the species distribution models (Hortal & Lobo, 2006; Pineda & Lobo, 2009). According to these authors, overlapping individual models to predict species richness can magnify the bias and overestimation of the prediction of individual distributions. This may result in a spatial aggregation of model errors, mainly at the edges of the observed distributions and also in other parts of the environmental spectrum (reviewed in Hortal & Lobo, 2006). This issue thus needed to be addressed before predicting changes in future assemblages. Therefore, we first quantified the prediction errors for each fish species by examining separately errors of commission and omission (i.e. observed absence predicted as presence and observed presence predicted as absence respectively) calculated on the evaluation dataset. Quite similar patterns were observed across all species (see Appendix S2), with a mean commission error of 18.90 \pm 5.95% (SD) and a mean omission error of $24.34 \pm 7.62\%$. Half of the species were wrongly predicted as absent in < 25% of the sites where they currently occur. We then found that the correlation between observed and predicted species richness values was high $(R^2 = 0.704)$, suggesting that combining predicted distributions across all species provided a reliable representation of the spatial pattern of fish species richness. Finally, we tested for spatial autocorrelation in prediction errors of this relationship (i.e. the residuals of the relationship between

predicted versus observed species richness) using Mantel tests and correlograms. Mantel tests showed that prediction errors were not correlated to geographical distance ($r_{\rm M} = -0.008$, P = 0.785) or to the distance between sites along the upstream–downstream gradient ($r_{\rm M} = 0.005$, P = 0.360). For both Mantel correlograms, none of the $r_{\rm M}$ -values in the different distance-classes was statistically significant at a 5% significance level. These results thus indicated that prediction errors of species richness were not spatially autocorrelated. We can therefore reject the hypothesis of a spatial aggregation of model errors, which could have been due to the combination of individual species distributions to derive information about future assemblages. Thus, the 'predict first, assemble later' strategy used to assess fish species richness and the other fish biological variables was strengthened.

Change in assemblages' diversity

We assessed the changes in fish species diversity by comparing the predicted species richness for current and future climate conditions at each of 1110 sites. To measure fish trait diversity, we followed Champely & Chessel (2002) by using biological information about the dissimilarity between species. Each of the 35 species being assigned to one modality of each of the 19 biological traits (see Appendix S1), we first computed the dissimilarity among fish species for each biological trait using the Jaccard distance (Gower & Legendre, 1986). The resulting dissimilarity matrix D_i contained the pairwise distance between species for trait *i*. Dissimilarity between two species for a given biological trait equalled zero, if the two species were coded in the same way and one, if they were assigned to different modalities of the given trait. We then combined the 19 resulting dissimilarity matrices through their quadratic mean (Hartl & Clark, 1989) to derive a global dissimilarity matrix of biological traits (D) as follows:

$$\mathbf{D} = \sqrt{\frac{1}{t} \sum_{i=1}^{t} \mathbf{D}_i^2},\tag{3}$$

where *t* is the number of biological traits (i.e. t = 19).

Finally, trait diversity (TD) for a given site j was computed by the product:

$$TD_{j} = \mathbf{P}_{j} \times \left(\frac{1}{2}\mathbf{D}^{2}\right) \times \mathbf{P}_{j}^{\mathrm{T}},\tag{4}$$

where **P** is the table describing fish species prevalence in the 1110 sites and \mathbf{P}^{T} was the transpose of **P**. Trait diversity was calculated for both predicted current and future assemblages.

Both changes in species and trait diversity were related to the upstream–downstream gradient G using generalized additive models.

Change in assemblages' composition

Change in fish assemblages' composition was assessed both for fish species and fish trait composition. For fish species composition, we calculated the number of species predicted to appear (species gain, SG) and the number of species predicted to be no longer present in the future (species loss, SL) in each site. We thus estimated the percentage of species turnover as:

Species turnover =
$$100 \times \frac{SG + SL}{SR + SG}$$
, (5)

where SR is the current species richness (Peterson et al., 2002).

For the trait approach, we derived a 'trait modalities-by-site' table (presence or absence of trait modalities in each site) for current and future scenarios, upon which the formula of species turnover was applied.

For both species and trait approaches, a turnover value of zero indicated that the predicted assemblage in the future would be the same as the current assemblage, whereas a turnover value of 100 indicated that the assemblage would be completely modified under climate change.

As for change in assemblages' diversity generalized additive models were used to relate the turnover rates to the upstream–downstream gradient *G*.

Change in assemblages' similarity

We evaluated the changes in similarity between assemblages under climate change scenarios for both species and trait approaches using the Jaccard similarity index. Previous authors have shown that this index could reflect a general size effect (Jackson et al., 1989), similar species richness leading to similar Jaccard index values even when the sets of species are quite random. To limit this effect, as fish species richness has been shown to increase with increasing stream size (reviewed in Matthews, 1998), we grouped sites according to their positions along the upstream-downstream gradient G. A hierarchical clustering method (using the Ward's method and Euclidean distance) was applied on G and three site clusters were defined: upstream, midstream and downstream sites. Within each cluster, we computed the Jaccard similarity index for current (J_{cur}) and both future $(J_{A1FI}$ and $J_{B2})$ predictions for each pair of sites. We then quantified the changes in similarity values (ΔJ) by calculating the differences between J_{A1FI} (J_{B2}) and J_{cur} . Positive values of ΔJ indicated that climate change would lead to an increase in similarity (i.e. fish assemblages would homogenize), whereas negative values indicated a decrease in similarity (differentiation of fish assemblages). Following Qian & Ricklefs (2006), we analysed ΔJ -values within three equal classes of increasing J_{cur} as ΔJ is dependent on the current similarity between assemblages. The number of classes was chosen arbitrarily.

Given this framework, testing for changes in similarity between assemblages means testing whether the mean ΔJ -value was significantly different from zero. This was performed using paired-difference permutation tests for each climate scenario, site cluster and level of initial similarity. For each test, the observed mean ΔJ -value was computed. The sign of all the pairwise combinations was then permuted and simulated mean ΔJ -value was computed. One thousand permutations were made this way, resulting in 1000 permuted values of mean ΔJ under the hypothesis of no similarity change. The observed mean ΔJ -value was then compared with the frequency distribution of these 1000 permuted values. We distinguished two cases: (1) if the observed value was positive and < 5% of the simulated values were higher than the observed value, we concluded that there was homogenization; and (2) if the observed value was negative and < 5% of the simulated values were lower than the observed value, we concluded that there was differentiation.

Finally, changes in similarity were analysed for two theoretical scenarios, as suggested by Olden & Poff (2003) who explained that both species extinctions and invasions may drive biotic homogenization. In our first scenario, climate change could only drive colonization; no extinction would occur. The second scenario hypothesized that species would not be able to colonize new suitable habitats and thus only extinction could occur. For these two scenarios, we calculated ΔJ for both species and trait approaches and for both climate change scenarios.

RESULTS

Change in assemblages' diversity

On average, species richness was predicted to increase from the current 10.3 species per site to 15.9 and 19.5 species in 2080 under B2 and A1FI scenario respectively, leading to strong changes in local species richness (Fig. 1a). Change in species number could range from -5 species to +27 species depending on the sites and future scenarios. At the site level, the increase in species richness under the B2 scenario was predicted to be moderate compared to A1FI (Fig. 1a). For both scenarios, some sites would experience a slight decrease in species richness, especially in north-west France (Brittany), but most sites would gain fish species. The relationship between the change in species richness and the position along the upstream-downstream gradient G was slightly bell-shaped for both climate scenarios (Fig. 2a): species richness would increase the most in the midstream sites, which are mainly located in medium-sized mountains (e.g. low elevations in the Pyrenees and the Alps), whereas most upstream and downstream sites would be colonized by a limited number of species.

On average, trait diversity rose from 0.23 currently to 0.27 and 0.29 under B2 and A1FI scenarios respectively. Therefore, a slight increase in trait diversity was predicted at the scale of France and this change was predicted to be negative in more sites than species richness, especially under the scenario B2 (Fig. 1c). A negative relationship was found between the change in trait diversity and the upstream–downstream gradient, being weaker for the B2 scenario (Fig. 2c). The largest increase in trait diversity would thus occur in upstream and mountainous regions, whereas downstream and lowland sites were projected to gain very few biological trait modalities (Fig. 2c).



Figure 1 Spatial distribution of predicted impacts of climate change on fish assemblages under B2 (left-hand column) and A1FI (right-hand column) climate change scenarios: (a) change in species richness, (b) species turnover, (c) change in biological trait diversity and (d) trait turnover.

Change in assemblages' composition

Species composition was predicted to be more highly modified than trait composition (Fig. 1b,d): a turnover value higher than 50% was exceeded for only 16% of the sites for the trait approach, whereas 71% of the sites exceeded this value for the species approach under the A1FI scenario. Trait turnover values could, nevertheless, be quite important in some areas, especially in mountainous regions (Fig. 1d). Furthermore, both species and trait turnover were negatively related to the upstream–downstream gradient (Fig. 2b,d).



Figure 2 Predicted modifications of fish assemblages under B2 (left-hand column) and A1FI (right-hand column) scenarios along the upstream–downstream gradient. Individual observations (black dots) and predictions (solid line) from fitted generalized additive models are shown.

Change in assemblages' similarity

For the species approach, among all pairwise-site combinations, the mean Jaccard similarity index equalled 24.6% for current and 35 and 50.7% under B2 and A1FI scenarios respectively. However, changes in species similarity differed depending on the position of the sites along the upstreamdownstream gradient. For example, under the B2 scenario, upstream assemblages were predicted to differentiate on average by 6.3%, whereas midstream and downstream assemblages would homogenize by 19.2 and 17.2% respectively (Table 1). For the trait approach, a global increase in trait similarity was also predicted, going from a mean J_{cur} of 69.5% to a mean J_{B2} -value of 83.2% and J_{A1FI} of 92.5%. This increase was expected regardless the position of the sites along the upstream-downstream gradient, but was slightly higher for the upstream assemblages (Table 1). For example, under the A1FI

Table	1 1	Mean	Jaccard	similarity	index	(%)	for	current	and	both
future	clin	nate d	change s	cenarios A	1FI ar	nd B2	2.			

	Current		B2
Species			
Upstream	31.4	39.8	25.1
Midstream	30.6	63.6	49.8
Downstream	65.4	87.7	82.6
Traits			
Upstream	62.1	87.9	74.4
Midstream	80.7	96.3	91.7
Downstream	98	99.4	99.6

Using paired-difference permutation tests, all the differences between the current and future scenarios were statistically significant (P < 0.001).

scenario, trait assemblages would homogenize by 25.8% on average in upstream sites, whereas downstream assemblages would homogenize by only 1.4%.

Globally, negative relationships between ΔJ and J_{cur} were found for both species and trait approaches (Fig. 3). This indicated that fish assemblages currently with low similarity would tend to be more homogenized than assemblages, which are currently more similar. Changes in similarity were much more complex for the species approach than for the trait approach. Indeed, for the trait approach, whatever the sites' location along the upstream– downstream gradient and whatever the current similarity and climate change scenario, assemblages would tend to become homogenized in terms of trait composition and very few pairs of assemblages would be differentiated (Fig. 3d–f).

Results were quite different for the species approach. Current dissimilar assemblages were expected to be strongly homogenized in the future, especially downstream assemblages (Fig. 3a). In comparison, current similar assemblages would differently change their similarity depending on the position along the upstream–downstream gradient. Upstream sites would tend to be differentiated, whereas midstream and downstream assemblages would be homogenized, but to a lesser extent than current dissimilar sites (Fig. 3c).

Finally, both theoretical scenarios gave contrasting results (Table 2). Under the colonization-only scenario, fish assemblages of upstream, midstream and downstream sites were predicted to homogenize both in terms of species and trait composition. Indeed, high percentage values (i.e. between 68 and 95.9% for the species approach; between 60.6 and 92.5% for the trait approach) indicated that more pairwise-site combinations would increase their similarity rather than keep it unchanged or decrease it. Homogenization was stronger for



Figure 3 Distribution of changes in Jaccard similarity index (ΔJ) between pairs of sites under A1FI (above) and B2 (below) scenarios, for both species (left) and trait (right) approaches. The pairs of sites are grouped by (1) degree of current similarity: (a,d) low similarity between pairwise sites ($J_{cur} < 0.33$), (b,e) medium similarity ($0.33 \le J_{cur} < 0.66$), (c,f) high similarity ($0.66 \le J_{cur}$); and by (2) position along the upstream–downstream gradient: upstream (white), midstream (grey) and downstream (black). Using paired-difference permutation tests, mean ΔJ -value was significantly different from zero (P < 0.001) for each level of initial similarity, each site cluster and each climate scenario.

Table 2 Percentage of pairwise-site combinations for whichchange in Jaccard similarity index is strictly positive (homo-genization) for colonization-only and extinction-only, underboth climate change scenarios.

	Colonizat	tion	Extinction			
	A1FI	B2	A1FI	B2		
Species						
Upstream	68	46.9	10.3	18		
Midstream	95.4	87.2	22.7	29.2		
Downstream	98.3	95.9	69.2	66.7		
Traits						
Upstream	91.9	82.9	14.7	18		
Midstream	92.5	86.1	10.3	8.3		
Downstream	60.6	61.4	0.7	1.3		

the A1FI scenario especially for the species approach. The single exception was the upstream assemblages for the species approach under the scenario B2. Only 46.9% of the pairwisesite combinations presented homogenization, suggesting that the majority of the assemblages would not change or would differentiate. Under the extinction-only scenario, changes in species and trait similarity were different according to the position along the upstream-downstream gradient. Under both climate change scenarios, low percentage values were found for upstream and midstream sites for both species and trait approaches. Under this extinction-only hypothesis, differentiation would thus occur more often than homogenization in these assemblages. However, downstream assemblages exhibited a different trend for the species approach as more than two-thirds of the pairwise-site combinations would increase their similarity in the future, indicating a taxonomic homogenization of these assemblages.

DISCUSSION

Like in many other organisms, individual responses of fish species to climate change would result in significant modifications of assemblages' structure. Our findings highlighted that both structural and functional changes in fish assemblages could occur when facing climate change. Nevertheless, the changes concerning species richness, composition and similarity appeared to be larger and more pronounced than the functional changes. Bonada et al. (2007) found a similar result when comparing stream macroinvertebrate communities of Mediterranean and temperate regions. They suggested that climate change could produce large modifications in the taxonomic but rather weak changes in the trait composition. Indeed, biological traits aggregate information shared among different species. This functional redundancy is based on the observation that some species perform similar roles in the assemblages and may therefore be replaceable with little impact on ecosystem functioning (Lawton & Brown, 1993; Rosenfeld, 2002; Micheli & Halpern, 2005).

Contrary to other studies that applied strictly bioclimatic models to predict the future impacts of climate change at a large scale (e.g. Saetersdal et al., 1998; Berry et al., 2002; Thuiller et al., 2005; Virkkala et al., 2008), we enhanced our species-models by including non-climatic factors. Pearson & Dawson (2003) recommended accounting for topography when studying the impacts of climate change at a regional or local scale. Trivedi et al. (2008) have also recently demonstrated that large-scale modelling studies, which did not account for topography, may have underestimated the potential impacts of climate change on mountain plants. As the studied sites covered different types of streams, they offered a large variability in environmental conditions ranging from small headwater streams in mountain areas to large lowland channels downstream. Taking into account such local factors in this study allowed us to describe the potential responses of fish assemblages both at the scale of France and along the upstream-downstream gradient.

Changes in fish assemblages at the scale of France

Fish assemblages were predicted to modify their composition, diversity and similarity for both species and trait approaches. Overall, we found an increase in species and trait diversity. This result is concordant with the increase in species richness, which has already been observed for marine (Hiddink & ter Hofstede, 2008) and freshwater fish species (Daufresne & Boët, 2007) during the last decades and also for other organisms (e.g. plants: Grabherr et al., 1994; butterflies: Menendez et al., 2006). Results are more contrasted when predicting species richness in the future (e.g. plants: Broennimann et al., 2006; mammals: Levinsky et al., 2007; butterflies: Wilson et al., 2007). However, for freshwater fish, our results are in accordance with those found by Minns & Moore (1995) in Canada, where an average increase in species richness of 31.8 species for the studied tertiary watersheds was predicted. As French fish assemblages contain few cold-water species, more fish species (cool- and warm-water species) would expand their range than reduce it under climate change. Thus, more species would locally occur, leading to this predicted rise in species richness.

While the effects of climate change on taxonomic diversity have been widely documented through the use of measures such as species richness (e.g. Broennimann *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2006c), few studies have focused on changes in trait diversity. Here we showed that fish assemblages could become more functionally diverse under climate change as globally a slight increase in trait diversity was predicted. It is commonly assumed that changes in species diversity lead to changes in functional diversity (Díaz & Cabido, 1997; Micheli & Halpern, 2005), which appears to be the case in our study. Indeed, fish species expanding their distributional area to newly suitable sites may be functionally different from species occurring currently in these sites, increasing thus assemblage trait diversity.

Species turnover rates indicated that at least half of the current pool of species would be changed in more than two-thirds of the studied sites. This taxonomic turnover rate is slightly higher than the rate found for other organisms (Peterson *et al.*, 2002; Thuiller *et al.*, 2005, 2006a; Broennimann *et al.*, 2006; Buisson *et al.*, 2008). Most of these previous studies have discussed the potential consequences of high species turnover rate, which could cause fundamental change in assemblage functioning. Our results confirmed that changes in fish trait composition could be globally important at the scale of France and they could induce substantial effects on stream fish assemblages functioning. As biotic interactions may undergo alterations, the sustainability of these future assemblages in the long term remains questionable.

This study also aimed at comparing the similarity between the 1110 fish assemblages at present and in the future. Overall, our findings suggested that the similarity between fish assemblages would be higher in the future for both species and trait approaches. Under the most pessimistic climate change scenario, fish assemblages may homogenize on average by 26.1 and 23% for the species and trait approaches respectively. This potential biotic homogenization of fish assemblages would be mainly caused by the future potential colonizations of fish species that would expand their distributional area to move to new habitats suiting their ecological requirements. The question of taxonomic homogenization has been largely documented in the context of biological invasions, especially for freshwater fishes and plants. Investigations have been carried out to verify whether the human-mediated introduction of exotic species has tended to homogenize historical assemblages from which native species were extirpated (e.g. Rahel, 2002; Olden, 2006; Olden & Rooney, 2006; Leprieur et al., 2008b). Most studies have shown that assemblages become more homogeneous when facing exotic species invasions and extirpations of native species (Rahel, 2000; McKinney, 2004; Qian & Ricklefs, 2006; Olden et al., 2008). To date, a few studies have investigated the effects of the recent observed climate modifications on the similarity between assemblages (e.g. macroinvertebrates: Burgmer et al., 2007; plants: Jurasinski & Kreyling, 2007). Jurasinski & Kreyling (2007) found that the upward shift of plant species during the last century has led to the homogenization of the vegetation in Alpine summit regions. Nonetheless, to our knowledge, no study has focused on predicting changes in similarity and potential biotic homogenization in the future climate via a speciesdistribution-modelling approach. In our study, we predicted that climate change could lead to both taxonomic and functional homogenization. The predicted functional homogenization could have important consequences for the fish assemblages' functioning. Future stream fish assemblages could actually increase their vulnerability to other large-scale environmental events as local assemblages would have synchronized and identical biological responses (Olden, 2006). Regarding taxonomic homogenization, we found that the value of homogenization for French fish assemblages in 2080 would be much higher than values of change in similarity observed among freshwater fish communities in recent decades and due to the invasions by alien species (Rahel, 2000; Taylor, 2004; Leprieur et al., 2008b; Olden et al., 2008). Therefore, this result suggests that climate change would tend to exacerbate the biotic homogenization, which has already started because of human-mediated introductions of invasive species (Leprieur *et al.*, 2008a).

Changes in fish assemblages along the upstreamdownstream gradient

Despite the global pattern of changes in fish assemblages' structure under climate change, one of the key results of our study was that these predicted changes could be highly contrasted depending on the position of the sites along the upstream-downstream gradient. This gradient is probably the most well-known, large-scale pattern in stream fish assemblages, generally reflecting an increase in fish species richness with increasing stream size (reviewed in Matthews, 1998). This typical longitudinal pattern has been well discussed, with different explanations being advanced such as differential rates of migration and extinction (Power et al., 1988), habitat diversity (Gorman & Karr, 1978) or sampling phenomenon (Angermeier & Schlosser, 1989). Although various competing factors (i.e. biotic, abiotic and spatial) have been identified in structuring stream fish assemblages (Jackson et al., 2001), much of the debate on the mechanisms responsible for such a large-scale pattern has focused on the concepts of 'addition' versus 'replacement' of species from headwaters to lower mainstreams (Matthews, 1998).

In the present study, upstream sites were predicted to suffer the most from the effects of climate change. Species richness and trait diversity in these sites were predicted to increase strongly and those sites would have the most changed species and trait composition. Moreover, the similarity between some upstream assemblages could decrease indicating a taxonomic differentiation. On the contrary, downstream sites would mainly lose a few species and biological traits leading to a predicted biotic homogenization.

Therefore, upstream assemblages would markedly respond to climate change by strongly modifying fish species and trait structure. In a previous study, Buisson *et al.* (2008) found that the most modified fish assemblages would be located at sites where climate warming would be the greatest. Both results are thus concordant as upstream sites are globally located in mountainous regions, which are expected to face more rapid and intense climate changes than other regions (Beniston, 2003; Schroter *et al.*, 2005).

Our findings would benefit from being compared with other studies dealing with the potential consequences of climate change along other environmental gradients such as altitudinal or latitudinal gradient. However, the lack of other studies precludes a wider comparison and additional investigations are thus urgently necessary.

Some limitations

Although our results were obtained from an ensemble forecasting approach, which appears to be a robust predictive method (Araujo & New, 2007), the predicted patterns in assemblages' diversity, composition and similarity may only be viewed as 'future potential assemblages' and may be greatly overstated or understated. Indeed, many factors acting at different spatial or temporal scales could hinder these assemblages to be established (Pearson & Dawson, 2003; Dormann, 2007).

First, both natural and physical barriers may obstruct fish displacements to newly suitable sites. In this study, a fundamental assumption is that a given species could reach every site that would become suitable in the future (universal dispersal), but this assumption is questionable. Indeed, although France has a large system of canals linking the internal river units and thus allowing potential inter-watershed transfer of aquatic organisms, adjacent rivers may be disconnected if they are not included in the same watershed. The insular nature of watersheds may thus stop the natural dispersal of fish species to river units where those species are not currently present. Stream fragmentation by weirs or dams could also be an artificial obstacle to fish dispersal.

Secondly, fish species may be unable to disperse at a sufficient rate to keep up with the changing climate. In this study, it was assumed that all the 35 fish species have the same dispersal ability. However, this assumption, although very common, is critical as dispersal ability is related to species' biological characteristics (i.e. size: Jenkins *et al.*, 2007) and life-history traits (i.e. reproduction).

Moreover, species could also adapt to future climate by modifying their behaviour. Such behavioural modifications have already been shown for amphibians and birds (earlier breeding: Beebee, 1995; Dunn & Winkler, 1999) or plants (earlier flowering: Bradley *et al.*, 1999). To our knowledge, no similar studies have illustrated such behavioural changes for stream fish.

Lastly, expected changes in mean precipitation have been used as a surrogate variable to describe stream flows and hydrological conditions. However, hydrology is a much more complex parameter, which concerns diverse fields such as meteorology, geomorphology, geology or geography. Thus, to assess the effects of hydrology on fish assemblages, including many more variables would certainly improve our species distribution models. Fish will certainly respond to changes in hydrological conditions, as these conditions determine the micro-structure of the habitat and also influence fish life cycles, especially reproduction and migration. Taking into account changes in hydrology, mainly the possibility of increased hydrological variability, when assessing the impacts of climate change on fish assemblages is an issue that would need to be addressed in further studies to enhance the accuracy of the predictions.

CONCLUSION

Our results indicated that the forecasted climate change could lead to both structural and functional changes in stream fish assemblages. The local fish species richness and trait diversity could increase in parallel with a global fish species and trait homogenization, raising interesting issues in terms of ecosystem conservation and management.

One of the key issues of this study was that the impacts of climate change on stream fish assemblages may be highly contrasted depending on the position along the upstream– downstream gradient. Thus, it revealed the importance of accounting for environmental gradients (e.g. altitudinal gradient) to predict more accurately the response of fauna and flora to climate change in future studies.

Such an approach allowed us to highlight the high sensitivity of upstream fish assemblages to the forecasted climate change compared to downstream assemblages, which could be more resilient. Upstream areas would be refuge areas for cold-water species as well as thermally suitable regions for cool- and warm-water species, leading to substantial changes in fish assemblages. These results may have important implications for identifying stream reaches and geographical areas that would need priority conservation measures in response to global climate change.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was part of the EU project Euro-Limpacs (contract number GOEC-CT-2003-505540). We are indebted to the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) for providing fish data. *N. Casajus* helped us with statistical modelling and predictions computing. We are grateful to *D. Jackson* and two anonymous referees, for their insightful comments on an earlier draft of the manuscript. *J.B. Gaudin* and *C. Shinn* offered help with language.

REFERENCES

- Andrew, N.R. & Hughes, L. (2005) Diversity and assemblage structure of phytophagous hemiptera along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 249–262.
- Angermeier, P.L. & Schlosser, I.J. (1989) Species-area relationships for stream fishes. *Ecology*, **70**, 1450–1462.
- Araujo, M.B. & New, M. (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 42–47.
- Araujo, M.B., Whittaker, R.J., Ladle, R.J. & Erhard, M. (2005) Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 529– 538.
- Araujo, M.B., Thuiller, W. & Pearson, R.G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33**, 1712–1728.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibanez, F., Lindley, J.A. & Edwards, M. (2002) Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, **296**, 1692–1694.
- Beebee, T.J.C. (1995) Amphibian breeding and climate. *Nature*, **374**, 219–220.
- Beniston, M. (2003) Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Climatic Change*, **59**, 5–31.

- Berry, P.M., Dawson, T.P., Harrison, P.A. & Pearson, R.G. (2002) Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 453–462.
- Bonada, N., Doledec, S. & Statzner, B. (2007) Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 13, 1658–1671.
- Bradley, N.L., Leopold, A.C., Ross, J. & Huffaker, W. (1999) Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96, 9701–9704.
- Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G.F., Alkemade, J.M.R. & Guisan, A. (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079–1093.
- Buisson, L., Thuiller, W., Lek, S., Lim, P. & Grenouillet, G. (2008) Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology*, 14, 2232–2248.
- Burgmer, T., Hillebrand, H. & Pfenninger, M. (2007) Effects of climate-driven temperature changes on the diversity of freshwater macroinvertebrates. *Oecologia*, **151**, 93–103.
- Calef, M.P., McGuire, A.D., Epstein, H.E., Rupp, T.S. & Shugart, H.H. (2005) Analysis of vegetation distribution in Interior Alaska and sensitivity to climate change using a logistic regression approach. *Journal of Biogeography*, 32, 863–878.
- Champely, S. & Chessel, D. (2002) Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics*, **9**, 167–177.
- Chu, C., Mandrak, N.E. & Minns, C.K. (2005) Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions*, **11**, 299–310.
- Clemen, R.T. (1989) Combining forecasts: a review and annotated bibliography. *International Journal of Forecasting*, 5, 559–583.
- Crossman, N.D. & Bass, D.A. (2008) Application of common predictive habitat techniques for post-border weed risk management. *Diversity and Distributions*, **14**, 213–224.
- Daufresne, M. & Boët, P. (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, **13**, 2467–2478.
- Díaz, S. & Cabido, M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 463–474.
- Doledec, S. & Statzner, B. (2008) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an assessment of specific types of human impact. *Freshwater Biology*, **53**, 617–634.
- Dormann, C.F. (2007) Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 387–397.
- Dunn, P.O. & Winkler, D.W. (1999) Climate change has affected breeding date of Tree swallows throughout North

America. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, **266**, 2487–2490.

- Eaton, J.G. & Sheller, R.M. (1996) Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1109–1115.
- Ferrier, S. & Guisan, A. (2006) Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 393–404.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/ absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Gayraud, S., Statzner, B., Bady, P., Haybachp, A., Scholl, F., Usseglio-Polatera, P. & Bacchi, M. (2003) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, **48**, 2045–2064.
- Golicher, D.J., Cayuela, L., Alkemade, J.R.M., Gonzalez-Espinosa, M. & Ramirez-Marcial, N. (2008) Applying climatically associated species pools to the modelling of compositional change in tropical montane forests. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 262–273.
- Gonzalez-Megias, A., Menendez, R., Roy, D., Brereton, T. & Thomas, C.D. (2008) Changes in the composition of british butterfly assemblages over two decades. *Global Change Biology*, **14**, 1464–1474.
- Gorman, O.T. & Karr, J.R. (1978) Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, **59**, 507–515.
- Gower, J.C. & Legendre, P. (1986) Metric and Euclidean properties of dissimilarity coefficients. *Journal of Classifica-tion*, **3**, 5–48.
- Grabherr, G., Gottfried, M. & Pauli, H. (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature*, **369**, 448.
- Gregory, A.W., Smith, G.W. & Yetman, J. (2001) Testing for forecast consensus. *Journal of Business & Economic Statistics*, 19, 34–43.
- Hartl, D.L. & Clark, A.G. (1989) *Principles of population genetics*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araujo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W. & Sykes, M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, **30**, 751–777.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R. & Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 12, 450–455.
- Hiddink, J.G. & ter Hofstede, R. (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology*, **14**, 453–460.
- Hortal, J. & Lobo, J.M. (2006) Towards a synecological framework for systematic conservation planning. *Biodiversity Informatics*, **3**, 14–45.
- Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 56–61.
- IPCC (2001) Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of

the Intergovernmental Panel on Climate Change (ed. by J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell and C.A. Johnson. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Jackson, D.A., Somers, K.M. & Harvey, H.H. (1989) Similarity coefficients: measures of co-occurrence and association or simply measures of occurrence? *The American Naturalist*, **133**, 436–453.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R. & Olden, J.D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 157–170.
- Jenkins, D.G., Brescacin, C.R., Duxbury, C.V., Elliott, J.A., Evans, J.A., Grablow, K.R., Hillegass, M., Lyon, B.N., Metzger, G.A., Olandese, M.L., Pepe, D., Silvers, G.A., Suresch, H.N., Thompson, T.N., Trexler, C.M., Williams, G.E., Williams, N.C. & Williams, S.E. (2007) Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography*, 16, 415–425.
- Jensen, R.A., Madsen, J., O'Connell, M., Wisz, M.S., Tommervik, H. & Mehlum, F. (2008) Prediction of the distribution of Arctic-nesting pink-footed geese under a warmer climate scenario. *Global Change Biology*, **14**, 1–10.
- Jetz, W., Wilcove, D.S. & Dobson, A.P. (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology*, **5**, 1211–1219.
- Jurasinski, G. & Kreyling, J. (2007) Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of mountain summits. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 711–718.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 474–478.
- Lawler, J.J., White, D., Neilson, R.P. & Blaustein, A.R. (2006) Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Global Change Biology*, **12**, 1568–1584.
- Lawton, J.H. & Brown, V.K. (1993) *Redundancy in ecosystems. Biodiversity and ecosystem function* (ed. by E.D. Schulze and H.A. Mooney), pp. 255–268. Springer, New York.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T. & Brosse, S. (2008a) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology*, **6**, 404–410.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2008b) Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, **14**, 291–300.
- Levinsky, I., Skov, F., Svenning, J.C. & Rahbek, C. (2007) Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 3803–3816.
- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K. & Thuiller, W. (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, **15**, 59–69.

- Matthews, W.J. (1998) Patterns in freshwater fish ecology. Chapman and Hall, London.
- McCarty, J.P. (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, **15**, 320–331.
- McKinney, M.L. (2004) Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 47–53.
- Menendez, R., Megias, A.G., Hill, J.K., Braschler, B., Willis, S.G., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2006) Species richness changes lag behind climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1465–1470.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, O., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remisová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S. & Zust, A. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12, 1969–1976.
- Micheli, F. & Halpern, B.S. (2005) Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, **8**, 391–400.
- Minns, C.K. & Moore, J.E. (1995) Factors limiting the distributions of Ontario's freshwater fishes: the role of climate and other variables, and the potential impacts of climate change. *Climate change and northern fish populations* (ed. by R.J. Beamish), pp. 137–160. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences 121, Ottawa, ON.
- Mohseni, O., Stefan, H.G. & Eaton, J.G. (2003) Global warming and potential changes in fish habitat in US streams. *Climatic Change*, **59**, 389–409.
- Nakicenovic, N. & Swart, R. (2000) Special Report on Emissions Scenarios. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- New, M., Lister, D., Hulme, M. & Makin, I. (2002) A highresolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research*, **21**, 1–25.
- 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.
- Ohlemüller, R., Gritti, E.S., Sykes, M.T. & Thomas, C.D. (2006) Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*, **12**, 1788–1799.
- Olden, J.D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027–2039.
- Olden, J.D. & Poff, N.L. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, **162**, 442–460.
- Olden, J.D. & Rooney, T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113–120.

- Olden, J.D., Kennard, M.J. & Pusey, B.J. (2008) Species invasions and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 25–37.
- Parmesan, C. (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, **13**, 1860–1872.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J., Thomas, C., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. & Warren, N. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579–583.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361–371.
- Pearson, R.G., Thuiller, W., Araujo, M., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T.P. & Lees, D.C. (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*, 33, 1704–1711.
- Peterson, A.T. (2003) Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity consequences. *Global Change Biology*, 9, 647– 655.
- Peterson, A.T., Ortega-Huerta, M., Bartley, J., Sanchez-Cordero, V., Soberon, J., Buddemeier, R.H. & Stockwell, D.R.B. (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626–629.
- Peterson, A.T., Martinez-Meyer, E., Gonzalez-Salazar, C. & Hall, P.W. (2004) Modeled climate change effects on distributions of Canadian butterfly species. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 851–858.
- Pineda, E. & Lobo, J.M. (2009) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 182–190.
- Poff, N.L. & Allan, J.D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, **76**, 606–627.
- Power, M.E., Stout, R.J., Cushing, C.E., Harper, P.P., Hauer, F.R., Matthews, W.J., Moyle, P.B., Statzner, B. & Wais De Badgen, I.R. (1988) Biotic and abiotic controls in river and stream communities. *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 456–479.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2006) The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, **9**, 1293–1298.
- Rahel, F.J. (2000) Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, **288**, 854–856.
- Rahel, F.J. (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 291–315.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig,C. & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57–60.

- Rosenfeld, J.S. (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, **98**, 156–162.
- Roura-Pascual, N., Brotons, L., Peterson, A.T. & Thuiller, W. (2008) Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. *Biological Invasions*, doi: 10.1007/ s10530-008-9313-3.
- Saetersdal, M., Birks, H.J.B. & Peglar, S.M. (1998) Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change. *Journal of Biogeography*, 25, 111–122.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Schroter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araujo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., de la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpaa, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabate, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S. & Zierl, B. (2005) Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, **310**, 1333–1337.
- Taylor, E.B. (2004) An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**, 68–79.
- Thomas, C.D. & Lennon, J.J. (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature*, **399**, 213.
- Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, **10**, 2020–2027.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Lavergne, S. & Rebelo, T. (2004) Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 Leucadendron taxa. *Ecology*, 85, 1688–1699.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T. & Prentice, I.C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **102**, 8245–8250.
- Thuiller, W., Broennimann, O., Hughes, G., Alkemade, J.R.M., Midgley, G.F. & Corsi, F. (2006a) Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology*, 12, 424–440.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Sykes, M.T. & Araujo, M.B. (2006b) Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions*, **12**, 49–60.
- Thuiller, W., Midgley, G.F., Hughes, G.O., Bomhard, B., Drew, G., Rutherford, M.C. & Woodward, F.I. (2006c) Endemic

species and ecosystem sensitivity to climate change in Namibia. *Global Change Biology*, **12**, 759–776.

- Trivedi, M.R., Berry, P.M., Morecroft, M.D. & Dawson, T.P. (2008) Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants. *Global Change Biology*, 14, 1089–1103.
- Virkkala, R., Heikkinen, R.K., Leikola, N. & Luoto, M. (2008) Projected large-scale range reductions of northern-boreal land bird species due to climate change. *Biological Conservation*, **141**, 1343–1353.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.
- Weigel, A.P., Liniger, M.A. & Appenzeller, C. (2008) Can multi-model combination really enhance the prediction skill of probabilistic ensemble forecasts? *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **134**, 241–260.
- Wilson, R.J., Gutierrez, D., Gutierrez, J. & Monserrat, V.J. (2007) An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, **13**, 1873–1887.

Wood, C.M. & McDonald, G. (1997) *Global warming – implications for freshwater and marine fish.* Cambridge University Press, Cambridge.

Editor: Hugh MacIsaac

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting information may be found in the online version of this article:

Appendix S1 Fish species biological traits.

Appendix S2 Errors of prediction, commission and omission for the 35 studied species calculated from the consensus method and evaluation dataset (333 sites).

Please note: Wiley-Blackwell is not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

Appendix S1

		Biological traits																		
Family	Species	BL	SH	SW	RE	FE	FR	ST	ED	MA	LS	LL	PC	IP	FH	FD	RH	SA	HA	MI
Anguillidae	Anguilla anguilla	4	4	3	5	3	3	1	1	5	3	1	1	-	1	5	3	4	3	1
Balitoridae	Barbatula barbatula	2	4	3	3	1	3	2	1	2	1	1	1	3	1	1	3	1	3	2
Centrarchidae	Lepomis gibbosus	2	1	2	3	2	-	2	1	2	2	1	2	1	2	1	2	1	2	3
Cottidae	Cottus gobio	2	2	2	2	1	1	1	3	2	1	3	2	3	1	1	1	2	3	3
Cyprinidae	Abramis brama	4	1	1	1	3	1	1	2	4	3	2	1	2	1	1	2	2	2	2
	Alburnoides bipunctatus	2	1	1	2	1	2	2	2	2	1	3	1	2	2	4	1	2	2	2
	Alburnus alburnus	2	3	1	3	1	3	2	2	2	1	2	1	2	2	1	3	2	2	2
	Barbus barbus	4	3	1	2	2	1	1	2	5	3	1	1	2	1	1	1	1	2	2
	Barbus meridionalis	3	4	1	2	2	1	2	-	-	1	-	1	-	1	4	1	1	2	2
	Blicca bjoerkna	3	1	1	1	3	2	2	2	3	2	2	1	1	1	4	3	2	3	2
	Carassius carassius	3	1	2	1	3	2	2	2	3	2	1	1	1	1	4	2	2	3	2
	Chondrostoma nasus	3	3	1	2	2	-	1	3	3	2	-	1	2	1	4	1	1	2	2
	Chondrostoma toxostoma	3	2	2	2	2	-	1	2	4	2	3	1	2	1	4	1	1	2	2
	Cyprinus carpio	4	1	2	1	3	2	2	2	4	3	2	1	1	1	4	2	2	2	2
	Gobio gobio	2	4	1	3	1	3	2	2	2	1	2	1	3	1	1	1	2	2	2
	Leuciscus cephalus	4	1	1	2	3	2	2	2	3	2	3	1	1	2	4	3	2	2	2
	Leuciscus leuciscus	3	3	1	3	2	2	1	2	3	2	3	1	3	2	4	1	2	2	2
	Leuciscus souffia	2	3	1	2	1	1	1	2	3	2	-	1	-	2	1	1	1	2	3
	Phoxinus phoxinus	1	3	1	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	2	1	1	2	3	2
	Rhodeus amarus	1	1	1	5	1	1	2	3	1	1	3	3	2	2	4	2	1	2	2
	Rutilus rutilus	3	1	1	1	2	3	1	2	2	2	2	1	2	2	4	2	2	2	2
	Scardinius erythrophtalmus	3	1	1	1	3	3	2	2	3	2	2	1	1	2	4	2	2	2	2
	Tinca tinca	3	1	3	1	3	2	2	1	3	2	2	1	1	1	4	2	2	3	2
Esocidae	Esox lucius	4	3	1	1	2	1	1	3	3	3	3	1	2	2	2	2	2	3	2
Gasterosteidae	Gasterosteus aculeatus	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	1	2	4	2	1

	Pungitius pungitius	1	4	1	1	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1	2	4	2	3
Ictaluridae	Ameiurus melas	3	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1	2	2	1	4	2	1	3	3
Lotidae	Lota lota	4	3	1	2	3	3	1	1	4	3	1	1	3	1	5	3	2	3	2
Percidae	Gymnocephalus cernuus	2	1	1	3	3	3	2	1	2	1	1	1	2	1	5	2	2	3	2
	Perca fluviatilis	3	1	1	3	2	2	1	3	3	3	2	1	3	2	5	3	2	3	1
	Sander lucioperca	4	3	1	3	3	3	1	1	4	2	1	2	2	2	5	2	2	1	2
Petromyzontidae	Lampetra planeri	2	4	3	2	1	3	1	1	5	1	1	3	1	1	4	1	1	3	2
Salmonidae	Salmo salar	4	1	1	2	1	1	1	3	5	2	-	3	3	2	5	1	4	2	1
	Salmo trutta fario	3	1	2	2	1	1	1	3	3	2	3	3	3	2	5	1	4	3	2
	Thymallus thymallus	3	3	1	2	1	1	1	3	3	1	3	3	3	2	1	1	2	2	3

Notes: BL is adult body length (cm): category 1: ≤ 10 , category 2: 10-20, category 3: 20-40, category 4: ≥ 40 ; SH is shape factor (ratio of total body length to maximum body depth): category 1: \leq 4.35, category 2: 4.35-4.78, category 3: 4.78-5.6, category 4: \geq 5.6; SW is swimming factor (ratio of minimum depth of the caudal peduncle to the maximum caudal fin depth): category $1 \le 0.38$, category 2: 0.38-0.43, category $3: \ge 0.43$; RE is reproduction habitat: category 1: phytophilic, category 2: lithophilic, category 3: phyto-lithophilic, category 4: psammophilic, category 5: other; FE is absolute fecundity (number of oocytes / year): category 1: \leq 10000, category 2: 10000-100000, category 3: >100000; FR is relative fecundity (number of oocytes / g): category 1: \leq 57, category 2: 57-200, category 3: > 200; ST is number of spawning events: category 1: 1, category 2: >1; ED is egg diameter (mm): category 1: < 1.35, category 2: 1.35-2, category 3: >2; MA is age at first maturity (year): category 1: \leq 2, category 2: 2-3, category 3: 3-4, category 4: 4-5, category 5: \geq 5; LS is life span (year): category 1: < 8, category 2: 8-15, category 3: > 15; LL is larval length (cm): category 1: \leq 4.2, category 2: 4.2-6.3, category 3: > 6.3; PC is parental care: category 1: no protection, category 2: protection with nesters or eggs hiders, category 3: no protection with nesters or eggs hiders; IP is incubation period (day): category 1: \leq 7, category 2: 7-14, category 3: > 14; FH is feeding habitat: category 1: benthivorous, category 2: water column; FD is feeding diet: category 1: invertivorous, category 2: piscivorous, category 3: phytophagous, category 4: omnivorous, category 5: carnivorous, category 6: other; RH is rheophily habitat: category 1: rheophilic, category 2: limnotopic, category 3: eurytopic; SA is salinity preference: category 1: freshwater, category 2: freshwaterbrackish, category 3: brackish-marine, category 4: freshwater-brackish-marine, category 5: freshwater-marine; HA is habitat preference: category 1: pelagic, category 2: benthopelagic, category 3: demersal; MI is migration type: category 1: diadromous, category 2: potamodromous, category 3: no migration, category 4: oceanodromous.

Appendix S2

S	Prediction	Commission	Omission			
Species	errors (%)	errors (%)	errors (%)			
Abramis brama	19.83	19.13	27.10			
Alburnoides bipunctatus	20.56	20.63	20.03			
Alburnus alburnus	16.20	16.36	15.44			
Ameiurus melas	14.24	13.81	22.30			
Anguilla anguilla	17.34	18.52	15.11			
Barbatula barbatula	24.43	26.07	23.08			
Barbus barbus	16.69	17.10	14.87			
Barbus meridionalis	13.68	12.97	24.19			
Blicca bjoerkna	16.83	15.68	33.46			
Carassius carassius	11.99	10.94	48.52			
Chondrostoma nasus	16.62	16.79	14.37			
Chondrostoma toxostoma	10.08	9.82	17.08			
Cottus gobio	26.73	26.38	26.96			
Cyprinus carpio	19.95	18.78	36.54			
Esox lucius	24.45	24.82	22.58			
Gasterosteus aculeatus	18.98	18.10	27.67			
Gobio gobio	21.46	25.14	17.55			
Gymnocephalus cernuus	13.05	12.11	30.33			
Lampetra planeri	30.93	31.19	30.17			
Lepomis gibbosus	26.32	26.68	24.02			
Leuciscus cephalus	17.21	18.40	15.74			
Leuciscus leuciscus	24.21	26.79	15.59			
Leuciscus souffia	17.91	17.02	30.24			
Lota lota	14.08	13.52	31.96			
Perca fluviatilis	26.61	27.98	22.30			
Phoxinus phoxinus	27.20	27.80	26.74			
Pungitius pungitius	18.39	17.93	23.90			
Rhodeus amarus	17.05	16.79	19.98			
Rutilus rutilus	21.69	22.16	20.83			
Salmo salar	7.81	7.51	13.59			
Salmo trutta fario	19.79	17.52	20.53			
Sander lucioperca	10.64	10.13	26.75			
Scardinius erythrophtalmus	21.92	20.32	37.05			
Thymallus thymallus	12.57	11.90	31.92			
Tinca tinca	24.60	24.73	23.55			

Predicting the potential impacts of climate change on stream fish assemblages.

Laëtitia Buisson, Gaël Grenouillet, Nicolas Casajus & Sovan Lek

Soumis à Community Ecology of Stream Fishes: concepts, approaches and techniques (American Fisheries Society book)

Predicting the potential impacts of climate change on stream fish assemblages

Laëtitia Buisson^{1*}, Gaël Grenouillet¹, Nicolas Casajus¹ and Sovan Lek¹

¹Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4

* Corresponding author: <u>buisson@cict.fr</u> / Tel: + 33 5 61 55 69 11

Running title: Climate change impacts on stream fish

Keywords: climate change, species distribution modelling, ensemble forecasting, stream fish assemblages

Abstract

Stream fish are expected to be influenced by climate change as they are ectothermic animals living in lotic systems. Using fish presence-absence records in 1110 stream sites across France, our study aimed at: (i) modelling current and future distributions of 35 stream fish species; (ii) using an ensemble forecasting approach, i.e. several 'General Circulation Models (GCM) x greenhouse gas emission scenarios (GES) x statistical species distribution models (SDM)' combinations, to quantify the variability in the future fish species distribution due to each component; and, (iii) assessing the potential impacts of climate change on fish species distribution and assemblage structure by using a consensus method that accounted for the variability in future projections.

We found that future projections of fish species distribution were relatively consistent among GCM x GES x SDM combinations, with 57% of the total variability between projections that were consensual. The statistical method used was the main driver of the variability between future projections accounting for 70% of the total variation. The projections were secondly influenced by the GCMs whereas the importance of GES was weak. Nonetheless, both the amount of consistency among projections and the relative contribution of each uncertainty component to the variability in projections were different depending on the species considered. Concerning the impacts of climate change, only the scarce cold-water species (e.g., Salmo trutta fario) were predicted to experience a strong reduction in their distributional area, whereas most cool- and warm-water fish species (e.g., Barbus barbus, Leuciscus cephalus) were predicted to colonize many newly suitable sites located in intermediate streams or upstream. As a result, local species richness was forecasted to increase greatly and high turnover rates indicated fundamental changes in the structure of assemblages in future. Moreover, we found that climate change could result in remarkably different impacts on the structure of fish assemblages depending on their position along the upstream-downstream gradient.

These findings may be viewed as a first estimation of climate-change impacts on European freshwater fish biodiversity. They also illustrate the need to account for different sources of uncertainty when estimating the potential impacts of climate change on species distribution modifications.

Introduction

There is now ample evidence that the on-going climatic change will irreversibly affect natural species across the globe (Hughes 2000; Sala et al. 2000; McCarthy 2001; Walther et al. 2002; Parmesan and Yohe 2003; Root et al. 2003). Among the predicted changes, climate change is expected to induce diverse functional (e.g., phenology, physiology) and structural (e.g., changes in species distribution, range contractions, poleward movements) ecological responses among organisms (Parmesan et al. 1999; Thomas and Lennon 1999; Beaugrand et al. 2002; Hickling et al. 2006; Menzel et al. 2006; Jetz et al. 2007; Levinsky et al. 2007; Parmesan 2007). Responses of single species to future changes would result in progressive species association shifts, and potentially cause fundamental changes in the structure and composition of current assemblages (Hughes 2000; Walther et al. 2002).

To date, many studies have attempted to predict the future distribution of animal and plant species by relating species distribution and climate-change scenarios (e.g., Berry et al. 2002; Peterson et al. 2002). Such correlative models have been applied to a large diversity of taxa including plants (e.g., Sætersdal et al. 1998; Thuiller 2004; Ohlemüller et al. 2006), insects (e.g., Peterson et al. 2004), mammals (e.g., Thuiller et al. 2006a; Levinsky et al. 2007), herptiles (e.g., Araujo et al. 2006) and birds (e.g., Peterson 2003; Jensen et al. 2008; Virkkala et al. 2008). Nevertheless, most of these previous studies only used a single statistical modelling technique whereas a wide range of these models have now been developed and are easily applied to large datasets.

In recent years, some studies have questioned the errors and uncertainties embedded in such statistical models (Thuiller 2004; Araujo et al. 2005; Hartley et al. 2006; Heikkinen et al. 2006; Lawler et al. 2006; Araujo and New 2007). Indeed, projections of the future distribution of a single species could differ considerably depending on the statistical models, and different models could even predict opposing outcomes (Araujo et al. 2005; Lawler et al. 2006; Pearson et al. 2006). Consensus methods and ensemble forecasting represent approaches to explore the range of resulting projections and to reduce the model-based uncertainty in predictions of species distribution (Thuiller 2004; Araujo and New 2007; Marmion et al. 2009). They are based on the combinations of different single-models and are very attractive because they have the advantages of taking into account the variability of the predictions derived from the individual models.

Nevertheless, other sources of uncertainty may lead to contrasting projections of future species distribution. Indeed, through the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) framework, several General Circulation Models (GCM) have been developed by different

meteorological research centres to represent physical processes in the atmosphere, ocean, cryosphere and land surface, and thus, to simulate the response of the global climate system to increasing greenhouse gas concentrations (IPCC 2007). Each GCM includes different storylines defined by the Special Report on Emission Scenarios (Nakicenovic and Swart 2000). Future greenhouse gas emissions will actually be the product of very complex dynamic systems, determined by driving forces such as demographic and socio-economic developments, as well as technological change. Their future evolution is highly uncertain and scenarios are thus alternative images of how the future might unfold.

Although crucial when forecasting species distributions under climate change, the relative importance of these different sources of uncertainty remains poorly investigated. Thus, combining different statistical modelling techniques, GCM and gas emission scenarios (GES) may increase the reliability of the predictions and greatly enhance our understanding of the potential impacts of climate change on species distribution.

In that context, this study focused on applying a range of species distribution models (SDM), GCM and GES to a set of fish species occurring in French streams. Compared to other organisms such as birds or plants, species distribution modelling approaches have been less applied to predict the impacts of the ongoing climate change on freshwater fish species, except in North America (e.g., Minns and Moore 1995; Eaton and Sheller 1996; Magnuson et al. 1997; Jackson and Mandrak 2002; Mohseni et al. 2003; Chu et al. 2005; Sharma et al. 2007). Stream fish could yet be highly vulnerable to broad-scale environmental changes as most fish species have no physiological ability to regulate their body temperature (Wood and McDonald 1997).

Thus, this study has three main objectives: (i) to model current and future distributions of the most common stream fish species in France; (ii) to use an ensemble forecasting approach (several 'GCM x GES x SDM' combinations) to quantify the uncertainty in the future fish species distribution due to each component; and, (iii) to assess the potential impacts of climate change on fish species distribution, and on structure and diversity of species assemblages by using a consensus method that accounted for the uncertainties in future projections.

Fish data

Data were extracted from the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) database, the national fisheries organization in charge of the protection and conservation of freshwater ecosystems in France. Among the surveyed sites, 1110 reference (i.e. least

impacted by anthropogenic perturbations) sites were selected. These sites were widespread throughout the national boundaries and they covered all types of streams, from small headwaters to large lowland rivers. Two standardized electrofishing methods were used depending on the river depth and width: smaller rivers were sampled by wading and larger ones by boat. Species presence–absence data were used to describe fish assemblages and only data of fish species that occurred in at least 25 sites were retained to reduce errors associated with excessively small sample sizes (Stockwell and Peterson 2002; Barry and Elith 2006). This resulted in a dataset of 35 fish species.

Current and future climate conditions

Three variables related to fish ecological requirements were used to describe climate conditions: mean annual precipitation, mean annual air temperature, and annual air temperature amplitude derived from the difference between mean air temperature of the warmest month and mean air temperature of the coldest month. Only mean annual precipitation was log-transformed to correct for non-normal distribution. The CRU CL 2.0 (Climatic Research Unit Climatology 2.0 version) dataset (New et al. 2002) at a resolution of 10' x 10' was chosen to describe the current climate. Climate conditions were averaged for the period 1961–1990.

Future climate predictions were averaged for the time period 2051–2080 (referred to as the 2080 scenario) for each of the three climatic descriptors. These predictions were derived from three General Circulation Models (GCM): HadCM3 (Hadley Centre for Climate Prediction and Research), CGCM2 (Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis) and CSIRO2 (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation). Four greenhouse gas emission scenarios (GES) from the Special Report on Emission Scenarios of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC SRES, Nakicenovic and Swart 2000) were used for each of the GCMs. These four GES were chosen to represent different degrees of climate change severity with expected concentrations in CO₂ by the year 2100 of 960, 840, 620 and 550 ppm for the A1FI, A2, B2 and B1, respectively. The A1FI scenario may be viewed as the 'high emission' scenario and is mainly fossil-fuel intensive. The A2 scenario ('medium-high') represents high human population growth and slow technological advancement, whereas the B2 scenario ('medium-low') has moderate population growth with more environmental protection. The B1 scenario is considered as the 'low emission' scenario with particular emphasis on global solutions to economic, social and environmental

sustainability. For each sampling site, values of the three studied climatic variables were extracted for all GCM x GES combinations, thus providing 12 different projections for future climate conditions.

Environmental characteristics

Although a large number of studies applied strictly bioclimatic models to predict the future impacts of climate change (e.g., Sætersdal et al. 1998; Berry et al. 2002; Thuiller et al. 2005; Virkkala et al. 2008), recent studies have demonstrated that large-scale modelling studies which did not account for non-climatic variability (e.g., topography) may have underestimated the potential impacts of climate change (Trivedi et al. 2008). As stream ecosystems have great variability in their environmental conditions ranging from small headwater streams to large lowland channels, it is crucial to take into account such local factors when addressing the potential impacts of climate change. Therefore, we included both climatic and non-climatic factors in our species-models, allowing us to assess the potential responses of fish assemblages both at the large scale (i.e. all of France) and along the upstream-downstream gradient.

At each site, six variables were measured to describe environmental conditions: surface area of the drainage basin above the sampling site SDB (km²); distance from the headwater source DS (km); mean stream width WID (m); mean water depth DEP (m); river slope SLO (%); and elevation ELE (m). A principal component analysis (PCA) was used to summarize the covariation between DS and SDB, and the first axis was kept as a synthetic variable describing the position of sites along the upstream–downstream gradient G. Following Oberdorff et al. (2001), a rough approximation of local velocity (V) derived from the Chezy formula was calculated from WID, DEP and SLO. Thus, three variables (i.e., ELE, G and V) were used to describe environmental characteristics at each site.

Because these three environmental variables were correlated with climatic variables, we adjusted these variables for the three climatic variables by fitting GAMs with four degrees of freedom (Leathwick et al. 2006; Thuiller et al. 2006b). The residuals of each of the GAMs indicated the deviation from the average G, V and ELE expected with their climatic conditions. We used these three residuals as individual predictors.

Species distribution modelling

For each fish species, seven statistical methods were used to model fish distribution: (1) generalized linear models (GLM) are extensions of linear models able to handle non-linear

relationships by fitting parametric terms (McCullagh and Nelder 1989); (2) generalized additive models (GAM) are non-parametric extensions of GLM using a smoother to fit nonlinear functions (Hastie and Tibshirani 1990); (3) multivariate adaptive regression splines (MARS) are an alternative regression-based method for fitting non-linear responses, using piecewise linear basis functions (Friedman 1991); (4) linear discriminant analysis (LDA) finds the linear combination of predictor variables that best discriminates between the defined groups; (5) classification and regression trees (CART) use recursive binary partitioning to split the data into increasingly smaller, homogenous, subsets until a termination is reached (Breiman et al. 1984); (6) aggregated boosted trees (ABT) compute a sequence of single regression trees by combining a boosting algorithm and a regression-tree algorithm (Friedman 2001; De'ath 2007); and (7) random forests (RF) are a model-averaging approach generating hundreds or thousands of random trees built from a set of randomly selected predictors and observations (Breiman 2001). Each modelling technique was implemented using the same six input variables and following the same modelling procedure (summarized in Fig. 1).



Figure 1: Modelling procedure (see text for details). It indicates the division of data into training and validation sets followed by its use in various GCM and GES models. SDM: species distribution models; GCM: general circulation models; GES: greenhouse gas emission scenarios.

First, we randomly selected 70% of the sites within each river unit to calibrate the models, allowing us to maintain an equal proportion of each river unit in the calibration (777 sites) and validation (333 sites) dataset (step 1, Fig. 1). Then we calibrated each SDM using the calibration dataset. Current predictions were subsequently calculated from the calibrated models for all of the 1110 sites (step 2, Fig. 1). These predictions of probability of occurrence of each species were converted into presence–absence using a threshold maximizing the sum of two measures: sensitivity (i.e. the percentage of presence correctly predicted), and specificity (i.e. the percentage of absence correctly predicted).

The next step was to evaluate the current predictive performance of each SDM using the validation set (step 3, Fig. 1). Two measures of performance were used: the area under the curve (AUC) of a receiver operating characteristic (ROC) plot (Fielding and Bell 1997; Pearce and Ferrier 2000) and the overall accuracy of each model. The AUC ranges between 0.5 for models that discriminate no better than random sorting would, and one for models that discriminate perfectly (Swets 1988). The AUC does not require transformation of the predicted probability of occurrence in binary data and it is not biased by species prevalence (Fielding and Bell 1997). The accuracy is based on binary predictions and measures the percentage of both presence and absence correctly predicted, thus allowing one to quantify the match between predicted and observed distributions using an independent dataset.

Overall, the performances of the individual models in predicting current distributions were good (Fig. 2). Across the 35 species, the mean AUC ranges from 0.72 ± 0.08 for the CART to 0.85 ± 0.05 for the RF method, and the mean accuracy from $74.50 \pm 4.64\%$ for the MARS to $79.50 \pm 6.57\%$ for the CART method. This last result indicated that around 75% of the sites were predicted in agreement with the observations. Performance measures were coarsely equivalent for all the seven statistical method (except the AUC of the CART method), whereas they differed greatly depending on fish species (Fig. 2).

Given their good predictive performances, the calibrated models were then used to project fish species distributions for year 2080 under each 12 of GCM x GES combinations assuming unlimited dispersal capacity of fish species (step 4, Fig. 1). The future probabilities of occurrence were then transformed into presence–absence values by using the same threshold value as for current predictions.

All procedures were repeated 100 times in order to increase the robustness of the results.



Figure 2: Predictive performance of statistical models based on the predictions of current distributions: (a) AUC, and (b) accuracy (i.e. percentage of correctly predicted presence and absence) for the 35 fish species. Individual statistical methods (light grey) and consensus approach based on the averaging of the whole ensemble of predictions (dark grey, 'Mean') are presented. For each boxplot, the median (line within the box), first and third quartiles (box), non-outlier range (wiskers) and outliers (dot) are shown.

Quantifying uncertainty in species distribution forecasting

The three factors tested here (seven SDM x three GCM x four GES) resulted in 84 projections for each 35 species, each of which representing a possible state of future species distributions in 2080. Following Thuiller (2004), we used a principal component analysis (PCA) on the projected presence-absence of fish species resulting from the 84 combinations of SDM, GCM and GES. Although the use of PCA is faulted when used with binary data (e.g., non-linear relationships), PCA using presence-absence data has been shown to perform well and to provide useful and informative results (Hirst & Jackson 2007). These authors suggested that other multivariate ordination methods could be used (e.g., principal coordinates analysis) to permit the use of resemblance measures more adapted to presence-absence data. To date, only PCA has been performed to summarize the outputs of species distribution model (i.e., probability of occurrence, Marmion et al. 2009) or species range shifts (Thuiller 2004; Araujo et al. 2005), and additional research is clearly needed.

Here, the first PCA axis is equivalent to a line that goes through the centroid of all sets of model projections and minimizes the square of the distance of each set of projections to that line (Araujo et al. 2005). This axis thus captured consistent patterns in fish species distributions across the different projections. If the 84 projections were perfectly unrelated (i.e., all pairwise comparisons equal zero), each axis would explain 1/84 of the total variation. The variability explained by the first axis represented the consensus (i.e., the shared information) among the whole set of projections (Thuiller 2004). This percentage of consensus was related to species occurrence using a Generalized Additive Model.

Globally, the first axis of the consensus PCA explained 57% of the total variability among projections across all fish species. As most other studies dealing with consensus projections under different combinations of uncertainty sources have not quantified this consensus (e.g., Marmion et al. 2009; Roura-Pascual et al. 2009), comparisons with other taxonomic groups remain difficult. However, our result was consistent with the few studies that described consensus responses in predicting impacts of climate change. For instance, Thuiller (2004) found a consensus axis accounting for 56.1% of the variability in species turnover across projections for 1350 European plant species for 2050. Araujo et al. (2006) showed higher percentage of consensus in European amphibian and reptile responses with 80% of variability across the projections captured by the first axis, whereas only 29.9% of this variability could be summarized by a consensus axis for bird species in Great Britain (Araujo et al. 2005).

In this study, we also found that the percentage of consensus across projections varied greatly depending on fish species. It ranged from 30.8% (*Gasterosteus aculeatus*) to 69.9% (*Gobio gobio*) (Table 1). For twelve (i.e. 1/3) of the studied fish species, the consensus was higher than 60%, whereas it was lower than 50% for 14 fish species. This result indicated that the three uncertainty sources studied here (SDM, GCM and GES) could lead to very different projections in some cases (e.g., *Gasterosteus aculeatus*, *Lota lota*, *Cottus gobio*), whereas other species show very consistent projected distributions (e.g., *Gobio gobio*, *Rutilus rutilus*, *Leuciscus cephalus*). Moreover, it appeared that the percentage of consensus was significantly (P=0.011) related to fish occurrence. The percentage of consensus was the lowest for the rarest fish species (Fig. 3) indicating that predicted future distributions of uncommon species would be more variable depending on the selected SDM x GCM x GES combination. This trend could be explained by the small number of occurrences used to calibrate the distribution models of rare species. Statistical methods may actually vary in how they model the shape, nature and complexity of species' response (Guisan and Zimmermann 2000). When few

records are available, a species ecological niche may be difficult to model, and divergences between statistical methods may increase.



Figure 3: Consensus across future projections of fish species distribution resulting from the 84 combinations of SDM, GCM and GES for each 35 fish species as a function of the observed fish species occurrence. A Generalized Additive Model (GAM) was fitted to model this relationship. Values predicted by this GAM are plotted (solid line) as well as their associated standard error estimates (dashed lines).

To quantify the relative contribution of each of the three uncertainty sources to the variability in projections of fish distribution, we related the entire set of projections to the three factors, using a Generalized Linear Model. We assessed the proportion of variability explained by each factor as the ratio between the deviance explained by one factor and the null deviance. This procedure was performed for each fish species separately.

Overall, variability in species projections was mainly explained by the statistical modelling technique (69.7%), followed by the GCM (24.4%), whereas variability across climate-change scenarios was weak (5.9%) (Fig. 4).

Here again, it is worth noting that the proportion of variability explained by each factor varied greatly among fish species (Table 1). Indeed, for five of the 35 fish species, GCM appeared to be the primary source of uncertainty in future species distribution, and emission scenarios were the secondary source of uncertainty for six fish species. Addressing the relationships between fish species characteristics and the relative importance of different uncertainty sources in species projections should thus be helpful to better predict the potential impacts of climate change on fish species distributions. To date, the paucity of similar studies precludes a wider comparison, and additional investigations are thus clearly needed.

Table 1: Consensus analysis and sources of variability in fish species projections under climate change for 2080. Given are the percentage of consensus among the different projections and the percentage of variability in projections explained by the species distribution model (SDM), the global circulation model (GCM) and the greenhouse gas emission scenario (GES) for each fish species. Higher percentages of consensus indicate a high degree of consistency between projections. Higher percentages of source of variability indicate that most of the variability in projections is due to the considered source of uncertainty.

				Source	e of vari	iability
Family	Fish species	Code	Consensus	SDM	GCM	GES
Anguillidae	Anguilla anguilla	Ana	68.10	55.82	14.10	30.07
Balitoridae	Barbatula barbatula	Bab	62.38	93.56	6.03	0.41
Centrarchidae	Lepomis gibbosus	Leg	55.39	85.15	11.26	3.59
Cottidae	Cottus gobio	Cog	41.45	78.72	4.97	16.31
Cyprinidae	Abramis brama	Abb	62.69	97.16	2.00	0.85
	Alburnoides bipunctatus	Alb	53.53	48.66	48.00	3.34
	Alburnus alburnus	Ala	69.86	87.98	11.04	0.98
	Barbus barbus	Bar	62.36	55.37	35.35	9.28
	Barbus meridionalis	Bam	45.08	96.34	0.13	3.53
	Blicca bjoerkna	Blb	49.94	66.98	29.68	3.34
	Carassius carassius	Cac	45.18	93.35	2.06	4.60
	Chondrostoma nasus	Chn	50.35	60.58	38.12	1.30
	Chondrostoma toxostoma	Cht	44.31	80.12	7.49	12.39
	Cyprinus carpio	Cyc	58.90	88.68	8.11	3.21
	Gobio gobio	Gog	69.91	94.76	2.45	2.79
	Leuciscus cephalus	Lec	68.72	30.24	53.81	15.94
	Leuciscus leuciscus	Lel	65.12	61.82	35.19	2.99
	Leuciscus souffia	Les	48.04	37.89	47.58	14.52
	Phoxinus phoxinus	Php	56.00	62.16	35.41	2.43
	Rhodeus amareus	Rha	58.18	43.95	54.85	1.20
	Rutilus rutilus	Rur	69.46	48.37	47.99	3.64
	Scardinius erythrophthalmus	Sce	45.23	58.05	39.64	2.31
	Tinca tinca	Tit	58.18	61.23	36.39	2.38
Esocidae	Esox lucius	Esl	64.97	79.45	20.27	0.28
Gasterosteidae	Gasterosteus aculeatus	Gaa	30.82	75.55	23.42	1.03
	Pungitius pungitius	Pup	41.38	87.10	7.86	5.04
Ictaluridae	Ameiurus melas	Amm	41.32	77.48	21.78	0.75
Lotidae	Lota lota	Lol	35.52	88.03	11.67	0.30
Percidae	Gymnocephalus cernuus	Gyc	59.42	94.25	5.60	0.16
	Perca fluviatilis	Pef	60.50	52.09	32.78	15.13
	Sander lucioperca	Sal	45.44	88.13	11.00	0.86
Petromyzontidae	Lampetra planeri	Lap	45.63	38.57	43.93	17.51
Salmonidae	Salmo salar	Sas	51.52	70.01	23.69	6.30
	Salmo trutta fario	Sat	62.54	60.65	24.47	14.88
	Thymallus thymallus	Tht	42.26	41.20	54.50	4.30


Figure 4: Percentage of variability among all projections explained by the three different uncertainty sources tested: species distribution model (SDM), general circulation model (GCM) and greenhouse gas emission scenario (GES). See Fig. 2 for details.

Recently, it has become clear that species projections are sensitive to the statistical methods used to calibrate the models (Araujo et al. 2005; Elith et al. 2006; Pearson et al. 2006). Here, our results are consistent with those of previous studies that showed that variability across projections from different modelling techniques could be large and may even hide the variability of using a range of climate-change scenarios (Thuiller 2004). Therefore, these results demonstrate that care must be taken when assessing the potential impacts of climate change from species distribution forecasting, and that special attention should be paid to choose the projections with best consensus, that is those that best summarize agreements among ensemble projections generated under different uncertainty sources.

Consensus forecasting

Given the relatively low percentage of variability explained by the GCM and GES in the different fish species projections, a single GCM (HadCM3) combined with a single emission scenario (A1FI) was arbitrarily chosen to assess the potential impacts of climate change on stream fish assemblages. Nevertheless, to deal with the variability resulting from the species distribution models, we used consensus predictions which combined the whole predictions ensemble obtained from single models.

Consensus methods have recently been applied in broad-scale conservation studies in order to deal with the variability due to SDM (Araujo et al. 2005, 2006; Hartley et al. 2006; Roura-Pascual et al. 2009). There are many different ways to build consensus predictions. Some methods are based on global (i.e. output of several single models) median, mean or weighted-average functions, whereas some others first retain certain methods based on selection criteria (e.g., AUC, PCA), and then combine these selected methods using an average or median

function (Araujo and New 2007; Marmion et al. 2009). Marmion et al. (2009) suggested that the consensus method based on the computation of the mean value of the predictions ensemble provides significantly more robust predictions than all of the single models and other consensus methods. Thus, for both current and future periods, we averaged the current (step 5, Fig. 1) and future (step 6, Fig. 1) predictions across the seven statistical modelling techniques, respectively. This resulted in a single prediction at each site, for each species, and for each time period. We then converted these current and future consensus predictions into binary values using a threshold selected in the same way as described for single models. As for individual statistical models, we examined the performances of this consensus approach in predicting the current distributions of fish species on the validation dataset. Across the 35 species, AUC averaged 0.86 ± 0.05 , and accuracy $81.08 \pm 5.52\%$ (Fig. 2). Therefore, the consensus approach performed very well in predicting current distributions, and even better than all the individual methods, strengthening the choice of this approach to evaluate subsequently the impacts of climate change on fish species.

Assessing the potential impacts of climate change on stream fish species distribution

First, we compared the current species distribution with the potential future distribution for each of the 35 species by calculating the change in probability of occurrence between the current situation and the 2080 scenario for all 1110 sites. A negative value indicated that the site would be less suitable than at present and a positive indicated increased suitability.

On average, changes in probability of occurrence ranged from -36.6% for *Salmo trutta fario* (Sat) to 44.6% for *Leuciscus souffia* (Les) (Fig. 5). Like results found for many other organisms (e.g., Peterson et al. 2002; Peterson 2003), individual fish species responded idiosyncratically to climate change. Nonetheless, three groups of responses to climate change could be coarsely identified (Fig. 5). A first group, including seven species such as *Leuciscus souffia* (Les), *Leuciscus cephalus* (Lec) or *Barbus Barbus* (Bar), was characterized by a global increase in the probability of occurrence (on average, +25.6%). All of these species were cool- and warm-water species with a large range of thermal tolerance. This positive response contrasted with the strong decrease in occurrence of two cold-water species – *Cottus gobio* (Cog) and *Salmo trutta fario* (Sat) - for which none of the 1110 sites would become more suitable in the future for this second group. Lastly, a third group of species composed of 26 species such as *Rutilus rutilus* (Rur), *Ameiurus melas* (Amm) or *Esox lucius* (Esl), could have an intermediate response to these two previous groups. On average, these fish species would change their probability of occurrence by +5.6% indicating a slightly positive response

to climate change. Nevertheless, some sites could also become less suitable in the future. For these species, local extinctions in some areas would be compensated by colonization of new thermally suitable sites.



Figure 5: Changes in the probability of occurrence for each of the 35 fish species predicted for 2080 under the scenario HadCM3 A1FI. Change is expressed as the difference between the consensual current and future predictions resulting from the averaging of the seven statistical methods. See Fig. 2 for details and Table 1 for species codes.

To analyze in greater detail the changes in fish species spatial distribution and to highlight potential range reductions or expansions, we compared maps of the predicted current and future distribution of some species. The results were illustrated for one species of each group described above: *Barbus barbus* (Bar), *Esox lucius* (Esl) and *Salmo trutta fario* (Sat) (Fig. 6). *Barbus barbus*, a rheophilic species relatively common in French streams, was predicted to expand its range greatly under climate change. The consensus model did not predict any extinction but rather, *Barbus barbus* may be able to colonize a large number of areas where it does not currently occur, for example the Pyrenees, the mountain range in Central France and the Jura mountains. It could also expand its range to north-western France. *Esox lucius*, a predatory species living among dense vegetation, was predicted to move to new suitable habitats mainly in eastern France and in mountainous areas, whereas it could suffer from local extinctions in western part of France where it currently occurs in many sites. Finally, *Salmo trutta fario* was predicted to be the most severely affected by climate change and to be most restricted relative to its current distributional area. Indeed, *Salmo trutta fario* is a salmonid species living in cold and well-oxygenated waters mainly in the head of the watersheds. The

consensus model predicted this species to be currently distributed in mountainous regions

(e.g., Pyrenees, Alps, mountain range in Central France and in eastern France) and also in coastal streams of north-western France. But in 2080, *Salmo trutta fario* may become extinct in a large number of these areas and restrict its distribution to the most upstream sites of the mountainous regions and some streams of north-western France, where habitats could remain suitable for the ecological requirements of this species.



Figure 6: Predicted spatial distribution of three fish species (*Barbus barbus, Esox lucius* and *Salmo trutta fario*) for current (1961-1990) and future (2051-2080) periods.

Our results thus illustrated that cold-water species living in headwater streams would undergo a very deleterious effect of climate change by reducing their distributional area whereas cooland warm-water fish species occurring currently downstream would expand their range by migrating to sites located in intermediate streams and upstream.

Overall, these results were in agreement with those obtained in North America, which consistently predicted a decrease in salmonid distribution, but divergent results for cool- and warm-water species. Those species could actually increase or decrease their distribution depending on species and studies (Eaton and Sheller 1996; Rahel et al. 1996; Mohseni et al. 2003; Chu et al. 2005; Sharma et al. 2007). Nevertheless, compared with other taxa for which the impacts of climate change could be very detrimental (e.g., Thomas et al. 2004, 2006; Jetz et al. 2007), the global assessment for French stream fish species was rather positive as most fish were predicted to expand their distributional area. This global positive impact of climate change compared to cool- and warm-water species which have a larger range of thermal tolerance.

Assessing the potential impacts of climate change on stream fish assemblages

Two measures were used to assess the potential impact of climate change on fish assemblages in French streams. First, we calculated the predicted current and future local species richness in each of the 1110 sites by summing the predicted current and future present species obtained from the consensus predictions, respectively. Current and future species richness were then compared. Second, we calculated the number of species predicted to newly arrive (species gain, SG) and the number of species predicted to no longer be present in the future (species loss, SL) in each site. We thus estimated the percentage of species turnover as:

(1) SpeciesTurnover =
$$100 \times \frac{SG + SL}{SR + SG}$$

where SR is the current species richness (Peterson et al. 2002). A turnover value of zero indicated that the predicted assemblage in the future would be the same as the current assemblage, whereas a turnover value of 100 indicated that the assemblage would be completely modified under climate change.

Both the change in species richness and the turnover rate were related to the upstreamdownstream gradient G using Generalized Additive Models in order to highlight potential spatial patterns in the response of fish assemblages to future climate change. Indeed, the upstream-downstream gradient which structures watersheds is known to influence greatly the distribution of individual fish species (Buisson et al. 2008) and thus, the structure of fish assemblages.

Mean local species richness was predicted to increase strongly from the current 10.3 ± 8.0 species per site to 19.5 ± 7.3 species in 2080. Only 20 sites would show a decline in species number whereas at least 10 species would be gained in 43% of the 1110 sites. The change in species richness would vary according to the position along the upstream-downstream gradient. Indeed, the relationship between the change in species richness and the position along the upstream-downstream gradient G was slightly bell-shaped (Fig. 7). This indicated that species richness would have the largest increase in the midstream sites which are mainly located at medium elevations (e.g., foothills at the base of the Pyrenees and the Alps mountains) whereas downstream sites would be colonized by a limited number of species. The most upstream sites would also gain new species but more moderately than midstream sites.

On average, turnover equalled $67.0 \pm 26.2\%$ (mean \pm standard deviation across the 1110 sites). A turnover value higher than 50% (i.e. at least half of the current pool of species in a site could be changed in the future) was achieved in more than two-thirds of the sites. Species

turnover was negatively related to the upstream-downstream gradient (Fig. 7) indicating that upstream assemblages would be highly modified due to the arrival and / or the local extinction of species. On the contrary, very few changes would occur in the composition of downstream assemblages.



Figure 7: Predicted modifications of fish assemblages along the upstream-downstream gradient for 2080 under the scenario HadCM3 A1FI. Predictions (solid line) and associated standard error estimates (dashed lines) from fitted Generalized Additive Models (GAMs) are shown.

The predicted large increase in fish species richness in French streams very likely resulted from the great number of positive individual responses of cool- and warm-water fish species to climate change. As French fish assemblages contain few cold-water species, more fish species would expand their distribution to newly suitable areas than reduce it. This result is in agreement with the increase in species richness which has already been observed for marine (Hiddink and ter Hofstede 2008) and freshwater fish species (Daufresne and Boët 2007) during the last decades, but also for other organisms (e.g., plants: Grabherr et al. 2004; butterflies: Menendez et al. 2006). However, results are more contrasted when predicting species richness in future (e.g., plants: Broennimann et al. 2006; mammals: Levinsky et al. 2007; butterflies: Wilson et al. 2007). For freshwater fish, our results are overall concordant with those found by Minns and Moore (1995) in Canada, where an average increase in species richness of 31.8 species for the studied tertiary watersheds was predicted.

Although appearing as a fairly positive aspect for fish fauna diversity, an increase in species richness may, however, hide local extinctions of species and lead to great changes in the structure of fish assemblages. Our findings suggested that fish assemblages' composition in French streams could be strongly modified under climate change. The species turnover rate was slightly higher than the turnover rate predicted for the Mexican fauna (Peterson et al. 2002), the endemic flora in southern Africa (Broennimann et al. 2006), the mammals in

African national parks (Thuiller et al. 2006a) or the European plants (Thuiller et al. 2005). Despite the small loss of fish species from their current suitable sites, severe ecological perturbations may thus occur in future and species' association shifts may cause substantial changes in assemblage structure and function.

Lastly, we predicted that changes in species richness and assemblages' composition could be highly contrasted depending on the location along the upstream-downstream gradient. Upstream assemblages could be the most sensitive to climate change as species richness was predicted to increase greatly and the assemblages' composition to be highly modified whereas presently these assemblages have low diversity. In comparison, downstream assemblages could be more resilient. These findings highlighted the importance of topography and local factors when assessing the effects of climate change on species. They could have important implications for identifying stream reaches and geographic areas that would need priority conservation measures.

Some limitations to the assessment of potential impacts of climate change

Although the predicted impacts of climate change on stream fish species and assemblages were obtained from an ensemble forecasting approach, which appears a robust predictive method (Araujo and New 2007), they should only be viewed as 'potential future impacts'. Indeed, we only identified the future habitat suitability for fish species, and its possible consequences on fish assemblages, without taking into account many factors acting at different spatial or temporal scales which could hinder these changes to occur (Pearson and Dawson 2003; Dormann 2007).

First, both natural and physical barriers may obstruct fish displacements to newly suitable sites. In this study, we assumed that a given species could reach every site within France that would become suitable in the future. Although France has a large system of canals linking the internal river units, thus allowing potential inter-watershed transfer of aquatic organisms, adjacent rivers may, however, be disconnected if they are not included in the same watershed. Natural dispersal of fish species to river units where they do not occur at present may thus be limited by the insular nature of watersheds, but also by artificial obstacles such as weirs or dams which result in stream fragmentation. Moreover, fish species may be unable to disperse at a sufficient rate to keep up with the changing climate. In the present study, we assumed that all the 35 fish species have the same dispersal ability. Although very common, this assumption is critical as dispersal ability is related to species' biological characteristics (i.e. size: Jenkins et al. 2007) and life-history traits (i.e. reproduction).

Secondly, we evaluated the potential impacts of climate change on fish species occurring within French boundaries. An underlying assumption was that there was a barrier around France, thus preventing any other species from colonizing French streams regardless of whether suitable habitat could appear under climate change. Predicted changes in species richness and assemblages' composition could be greatly underestimated if suitable habitat for species outside France would exist in future, especially in downstream parts of river units where very few changes are expected. These non-native species could also become invasive and, like non-native species occurring presently in French streams, have an additional negative effect on species already suffering from range reductions or displacements caused by climate change. Indeed, these non-native species have often wider environmental tolerances and may be more resilient to climate modifications than native species. Jackson and Mandrak (2002) illustrated this effect by showing that smallmouth bass, a predatory fish species, would largely expand its distributional area in Ontario under climate change and cause the extirpation of more than 25 000 populations of four cyprinid species. In our study, the five non-native species occurring in French streams (i.e. Ameiurus melas, Carassius carassius, Cyprinus carpio, Lepomis gibbosus and Sander lucioperca) were not amongst the fish species which were projected to colonize the largest number of sites under climate modifications (except Lepomis gibbosus, Fig. 5). Nonetheless, even slight changes in their distribution should be watched in future as they could cause local extirpations of species already vulnerable to climate change, by increasing competitive interactions. Besides, taking into account such biotic interactions in the assessment of future impacts of climate change should urgently be addressed (Pearson and Dawson 2003; Guisan and Thuiller 2005). Here, we used a species-specific modelling approach and then, combined the individual predictions to evaluate the impacts on fish assemblages. We thus assumed that the habitat suitability for a species was independent from the presence of other species. However, some of the predicted future assemblages are composed of species that did not occur together historically. Therefore, the sustainability of such assemblages in the long-term remains questionable.

Conclusions and implications

The ensemble forecasting framework and consensus approach used in this study allowed us to assess the potential impacts of the on-going climate change on French stream fish species by considering uncertainty due to some methodological issues such as the choice of the statistical methods. The predictions indicated that climate change will very likely affect fish species, and thus result in fundamental changes in the composition and structure of fish assemblages. As expected, cold-water species would suffer from range reductions and local extinctions, whereas cool- and warm-water species would expand their range to newly suitable habitat provided that they could be able to disperse to these areas. Given the small number of cold-water species in French streams, fish fauna could be more diverse in future, but fish assemblages completely modified. Nonetheless, many obstacles will arise before the existence and sustainability of such predicted assemblages. Contrasting impacts of climate change on stream fish assemblages along the upstream-downstream gradient revealed the importance of accounting for environmental gradients (e.g., altitudinal gradient) to predict more accurately the response of fauna and flora to climate change in forthcoming research.

Lastly, these findings should be viewed in terms of conservation and management strategies. Upstream areas would actually serve as refuge areas for cold-water species as well as new thermally suitable regions for cool- and warm-water species, whereas fish assemblages located downstream would be more resilient. This could have important implications in identifying stream reaches and geographic areas that would need priority conservation measures in response to climate modifications. Moreover, species predicted to be the most favoured by climate change are either common species with low ecological or commercial importance (e.g., *Leuciscus cephalus*) or exotic species (e.g., *Lepomis gibbosus*). The species with the highest risk of local extinction is *Salmo trutta fario*, which has a high recreational and commercial value and is also considered as a good biological indicator of river health. French streams and rivers could thus lose a large part of their supply of economic and ecological resources.

Acknowledgments

This research was part of the EU project Euro-Limpacs (contract number GOEC-CT-2003-505540). We are indebted to the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) for providing fish data.

References

- Araujo, M. B., R. J. Whittaker, R. J. Ladle, and M. Erhard. 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. Global Ecology and Biogeography 14:529-538.
- Araujo, M. B., W. Thuiller, and R. G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. Journal of Biogeography 33:1712-1728.
- Araujo, M. B., and M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends in Ecology and Evolution 22:42-47.
- Barry, S., and J. Elith. 2006. Error and uncertainty in habitat models. Journal of Applied Ecology 43:413-423.
- Beaugrand, G., P. C. Reid, F. Ibanez, J. A. Lindley, and M. Edwards. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. Science 296:1692-1694.
- Berry, P. M., T. P. Dawson, P. A. Harrison, and R. G. Pearson. 2002. Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. Global Ecology and Biogeography 11:453-462.
- Breiman, L. 2001. Random forests. Machine Learning 45:5-32.
- Breiman, L., J. H. Friedman, R. A. Olshen, and C. J. Stone. 1984. Classification and Regression Trees. Wadsworth and Brooks, Pacific Grove, USA.
- Broennimann, O., W. Thuiller, G. Hughes, G. F. Midgley, J. M. R. Alkemade, and A. Guisan. 2006. Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? Global Change Biology 12:1079-1093.
- Buisson, L., L. Blanc, and G. Grenouillet. 2008. Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. Ecology of Freshwater Fish 17:244-257.
- 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 11:299-310.
- Daufresne, M., and P. Boët. 2007. Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. Global Change Biology 13:2467-2478.
- De'ath, G. 2007. Boosted trees for ecological modeling and prediction. Ecology 88:243-251.
- Dormann, C. F. 2007. Promising the future? Global change projections of species distributions. Basic and Applied Ecology 8:387–397.
- Eaton, J. G., and R. M. Sheller. 1996. Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States. Limnology and Oceanography 41:1109-1115.

- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberon, W. Williams, M. S. Wisz, and N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography 29:129-151.
- Fielding, A. H., and J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environmental Conservation 24:38-49.
- Friedman, J. H. 1991. Multivariate Adaptive Regression Splines. Annals of Statistics 19:1-141.
- Friedman, J. H. 2001. Greedy function approximation: a gradient boosting machine. The Annals of Statistics 29:1189-1232.
- Grabherr, G., M. Gottfried, and H. Pauli. 1994. Climate effects on mountain plants. Nature 369:448.
- Guisan, A., and N. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135:147-186.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters 8:993–1009.
- Hartley, S., R. Harris, and P. J. Lester. 2006. Quantifying uncertainty in the potential distribution of an invasive species: climate and the Argentine ant. Ecology Letters 9:1068-1079.
- Hastie T., and R. Tibshirani. 1990. Generalized additive models. Chapman and Hall, London.
- Heikkinen, R. K., M. Luoto, M. B. Araujo, R. Virkkala, W. Thuiller, and M. T. Sykes. 2006. Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. Progress in Physical Geography 30:751-777.
- Hiddink, J. G., and R. ter Hofstede. 2008. Climate induced increases in species richness of marine fishes. Global Change Biology 14:453-460
- Hickling, R., D. B. Roy, J. K. Hill, R. Fox, and C. D. Thomas. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. Global Change Biology 12:450-455.
- Hirst, C. N., and D. A. Jackson. 2007. Reconstructing community relationships: the impact of sampling error, ordination approach, and gradient length. Diversity and Distributions 13:361-371.

- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology and Evolution 15:56-61.
- 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. Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor and H. L. Miller, editors. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and USA.
- Jackson, D. A., and N. E. Mandrak. 2002. Changing fish biodiversity: predicting the loss of cyprinid biodiversity due to global climate change. Pages 89-98 in N. A. McGinn, editor. Fisheries in a Changing Climate. American Fisheries Society Symposium 32, Bethesda, Maryland.
- Jenkins, D. G., C. R. Brescacin, C. V. Duxbury, J. A. Elliott, J. A. Evans, K. R. Grablow, M. Hillegass, B. N. Lyon, G. A. Metzger, M. L. Olandese, D. Pepe, G. A. Silvers, H. N. Suresch, T. N. Thompson, C. M. Trexler, G. E. Williams, N. C. Williams, and S. E. Williams. 2007. Does size matter for dispersal distance? Global Ecology and Biogeography 16:415–425.
- Jensen, R. A., J. Madsen, M. O'Connell, M. S. Wisz, H. Tommervik, and F. Mehlum. 2008. Prediction of the distribution of Arctic-nesting pink-footed geese under a warmer climate scenario. Global Change Biology 14:1-10.
- Jetz, W., D. S. Wilcove, and A. P. Dobson. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. Plos Biology 5:1211-1219.
- Lawler, J. J., D. White, R. P. Neilson, and A. R. Blaustein. 2006. Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. Global Change Biology 12:1568-1584.
- Leathwick, J. R., J. Elith, M. S. Francis, T. Hastie, and P. Taylor. 2006. Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. Marine Ecology Progress Series 321:267–281.
- Levinsky, I., F. Skov, J. C. Svenning, and C. Rahbek. 2007. Potential impacts of climate change on the distributions and diversity patterns of European mammals. Biodiversity and Conservation 16:3803-3816.
- Magnuson, J. J., K. E. Webster, R. A. Assel, C. J. Bowser, P. J. Dillon, J. G. Eaton, H. E. Evans, E. J. Fee, R. I. Hall, L. R. Mortsch, D. W. Schindler, and F. H. Quinn. 1997. Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. Hydrological Processes 11:825-871.

- Marmion, M., M. Parviainen, M. Luoto, R. K. Heikkinen, and W. Thuiller. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. Diversity and Distributions 15:59-69.
- McCarthy, J. P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. Conservation Biology 15:320-331.
- McCullagh, P., and J. Nelder. 1989. Generalized Linear Models, Second Edition. Chapman and Hall, London.
- Menendez, R., A. G. Megias, J. K. Hill, B. Braschler, S. G. Willis, Y. Collingham, R. Fox, D.B. Roy, and C. D. Thomas. 2006. Species richness changes lag behind climate change.Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 273:1465-1470.
- Menzel, A., T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kübler, P. Bissolli,
 O. Braslavská, A. Briede, F. M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, A. Dahl, C. Defila,
 A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatczak, F. Måge, A. Mestre, O. Nordli, J. Peñuelas, P. Pirinen,
 V. Remisova, H. Scheifinger, M. Striz, A. Susnik, A. J. H. Van Vliet, F.-E. Wielgolaski, S.
 Zach, and A. Zust. 2006. European phenological response to climate change matches the
 warming pattern. Global Change Biology 12:1969-1976.
- Minns C. K., and J. E. Moore. 1995. Factors limiting the distributions of Ontario's freshwater fishes: the role of climate and other variables, and the potential impacts of climate change. Pages 137-160 in R. J. Beamish, editor. Climate Change and Northern Fish Populations. Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences 121, Ottawa.
- Mohseni, O., H. G. Stefan, and J. G. Eaton. 2003. Global warming and potential changes in fish habitat in US streams. Climatic Change 59:389-409.
- Nakicenovic, N., and R. Swart, editors. 2000. Special Report on Emissions Scenarios. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- New, M., D. Lister, M. Hulme, and I. Makin. 2002. A high-resolution data set of surface climate over global land areas. Climate Research 21:1-25.
- Oberdorff, T., D. Pont, B. Hugueny, and D. Chessel. 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. Freshwater Biology 46:399-415.
- Ohlemüller, R., E. S. Gritti, M. T. Sykes, and C. D. Thomas. 2006. Quantifying components of risk for European woody species under climate change. Global Change Biology 12:1788-1799.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. Hill, C. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W. J. Tennent, J. A. Thomas, and N. Warren. 1999.

Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. Nature 399:579-583.

- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421:37-42.
- Parmesan, C. 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. Global Change Biology 13:1860-1872.
- Pearce, J., and S. Ferrier. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. Ecological Modelling 133:225–245.
- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Global Ecology and Biogeography 12:361–371.
- Pearson, R. G., W. Thuiller, M. B. Araujo, E. Martinez-Meyer, L. Brotons, C. McClean, L. Miles, P. Segurado, T. P. Dawson, and D. C. Lees. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. Journal of Biogeography 33:1704-1711.
- Peterson, A. T., M. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sanchez-Cordero, J. Soberon, R. H. Buddemeier, and D. R. B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. Nature 416:626-629.
- Peterson, A. T. 2003. Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity consequences. Global Change Biology 9:647-655.
- Peterson, A. T., E. Martinez-Meyer, C. Gonzalez-Salazar, and P. W. Hall. 2004. Modeled climate change effects on distributions of Canadian butterfly species. Canadian Journal of Zoology 82:851-858.
- Rahel, F. J., C. J. Keleher, and J. L. Anderson. 1996. Potential habitat loss and population fragmentation for cold water fish in the North Platte River drainage of the Rocky Mountains: response to climate warming. Limnology and Oceanography 41:1116-1123.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds. 2003.Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421:57-60.
- Roura-Pascual, N., L. Brotons, A. T. Peterson, and W. Thuiller. 2009. Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. Biological Invasions 11:1017-1031.
- Saetersdal, M., H. J. B. Birks, and S. M. Peglar. 1998. Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change. Journal of Biogeography 25:111-122.

- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287:1770-1774.
- Sharma, S., D. A. Jackson, C. K. Minns, B. J. Shuter. 2007. Will northern fish populations be in hot water because of climate change? Global Change Biology 13:2052-2064.
- Stockwell, D. R. B., and A. T. Peterson. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. Ecological Modelling 148:1–13.
- Swets, K. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science 240:1285-1293.
- Thomas, C. D., and J. J. Lennon. 1999. Birds extend their ranges northwards. Nature 399:213.
- Thomas, C. D., A. Cameron, and R. E. Green. 2004. Extinction risk from climate change. Nature 427:145-148.
- Thomas, C. D., A. M. A. Franco, and J. K. Hill. 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. Trends in Ecology and Evolution 21:415-416.
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. Global Change Biology 10:2020-2027.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M. B. Araujo, M. T. Sykes, and I. C. Prentice. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102:8245-8250.
- Thuiller, W., O. Broennimann, G. Hughes, J. R. M. Alkemade, G. F. Midgley, and F. Corsi. 2006a. Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. Global Change Biology 12:424-440.
- Thuiller, W., G. F. Midgley, M. Rouget, and R. M. Cowling. 2006b. Predicting patterns of plant species richness in megadiverse South Africa. Ecography 29:733–744.
- Trivedi, M. R., P. M. Berry, M. D. Morecroft, and T. P. Dawson. 2008. Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants. Global Change Biology 14:1089-1103.
- Virkkala, R., R. K. Heikkinen, N. Leikola, and M. Luoto. 2008. Projected large-scale range reductions of northern-boreal land bird species due to climate change. Biological Conservation 141:1343-1353.
- 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.

- Wood, C. M., and G. McDonald, editors. 1997. Global warming Implications for freshwater and marine fish. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilson, R. J., D. Gutierrez, J. Gutierrez, and V. J. Monserrat. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. Global Change Biology 13:1873-1887.

Poissons des rivières françaises et changement climatique.

Laëtitia Buisson, Gaël Grenouillet & Sovan Lek

Soumis à *Changement climatique et biodiversité* (Association Française pour l'Avancement des Sciences)

Poissons des rivières françaises et changements climatiques

Laëtitia Buisson^{1*}, Gaël Grenouillet¹ et Sovan Lek¹

¹Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR 5174, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4

^{*}Auteur correspondant : <u>buisson@cict.fr</u> / 05 61 55 69 11

1) Poissons et climat

La biodiversité des rivières est fortement menacée par les changements globaux, notamment par des modifications de l'occupation des sols et par les changements climatiques [Référence 1]. Dans ces milieux, les poissons sont particulièrement sensibles aux conditions climatiques. En effet, ce sont des animaux ectothermes, c'est-à-dire incapables de réguler leur température corporelle alors que leur activité, leur physiologie et leurs rythmes biologiques sont directement liés à la température de l'eau. Mais toutes les espèces de poissons n'ont pas besoin de la même température pour se développer ou survivre. Chaque espèce est tolérante à une gamme de températures, en dessous et au delà de laquelle elle ne peut survivre. Par exemple, la truite préfère les eaux relativement froides (généralement inférieures à 15°C) tandis que la carpe peut survivre à des températures bien plus élevées (plus de 30°C). Ainsi, chaque espèce sélectionne les habitats qui lui sont le plus favorables d'un point de vue thermique. Or, les modèles climatiques prédisent un réchauffement important au cours du siècle à venir. La température de l'eau devrait donc augmenter, ce qui pourrait conduire les espèces de poissons à modifier leur aire de répartition.

Cependant, la température n'est pas le seul facteur climatique influençant la distribution des poissons. En effet, les poissons vivent dans les cours d'eau dont le régime hydrologique est fortement influencé par les précipitations. Ainsi, des modifications dans le régime des précipitations pourraient également contraindre les poissons à modifier leur répartition spatiale.

Enfin, d'autres facteurs non climatiques déterminent aussi la distribution des espèces. Ces facteurs concernent généralement l'habitat local, comme par exemple l'hydromorphologie, la vitesse du courant, la présence de végétation aquatique, la concentration en oxygène ou encore la composition chimique de l'eau. Tous ces facteurs sont indirectement reliés au climat et pourraient donc être également modifiés si le climat change.

Dans ce contexte, l'objectif de ce travail est de prédire les impacts du changement climatique sur la distribution des espèces de poissons vivant dans les rivières françaises.

2) Des modèles statistiques pour prédire les changements de distribution des espèces

Avant de chercher à évaluer les impacts du changement climatique sur les poissons, il est important d'identifier avec précision les habitats qui sont actuellement favorables à chacune des espèces et qui résultent d'un long processus d'adaptation et d'évolution. Il faut également déterminer l'importance relative des facteurs climatiques dans la distribution des espèces comparée aux facteurs non climatiques. En effet, une espèce dont la répartition spatiale est actuellement peu influencée par le climat ne devrait pas voir sa distribution fortement modifiée si le climat change. On pourra ensuite prédire les habitats qui seront potentiellement favorables aux espèces dans le futur sous divers scénarios de changement climatique. Cette approche repose sur des modèles statistiques appelés « modèles de distribution d'espèces ».

La première étape consiste à prédire la distribution actuelle d'une espèce particulière à l'aide de descripteurs de l'environnement, en particulier, des facteurs décrivant le climat et l'habitat. Pour cela, des données concernant l'espèce en question, le climat et l'habitat, sont récoltées sur le terrain dans un nombre important de sites qui possèdent une grande variété de caractéristiques environnementales. Ces données servent à construire un modèle statistique permettant de réaliser cette prédiction. Puis, dans un second temps, les prévisions du climat futur fournies par les modèles météorologiques sont intégrées dans le modèle statistique à la place des données climatiques actuelles. La distribution future potentielle de l'espèce peut alors être prédite et comparée à la distribution actuelle.

En répétant cette procédure à toutes les espèces présentes sur un territoire donné, il est aussi possible de prédire les changements au niveau de la composition des assemblages, c'està-dire l'ensemble des espèces présentes simultanément dans un même lieu.

Ici, cette approche statistique a été appliquée aux espèces de poissons des rivières françaises afin d'évaluer les impacts potentiels des changements climatiques sur la distribution de ces espèces et sur la composition des assemblages. Tous les résultats présentés sont des prédictions potentielles réalisées pour 2080 en utilisant le modèle climatique HadCM3 et le scénario A1FI proposé par le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC/IPCC). L'augmentation de température pour ce scénario devrait être de 4.1°C en moyenne sur le territoire étudié. Ce scénario est l'un des plus pessimistes fait par ces experts et repose sur une croissance économique très rapide avec une forte utilisation des combustibles fossiles.

3) Modification des aires de distribution des espèces de poissons

La modification des aires de distribution a été étudiée en mesurant le changement de probabilité de présence entre la période actuelle et le futur pour les 35 espèces de poissons étudiées (Fig. 1).



Figure 1 : Impact potentiel du changement climatique sur la probabilité de présence des 35 espèces de poissons étudiées.

Ce graphique est basé sur la notion de probabilité de présence d'une espèce. Pour chaque site étudié, le modèle statistique permet en effet de prédire la probabilité de présence de l'espèce en fonction des caractéristiques environnementales du site, c'est-à-dire le pourcentage de chances que l'espèce soit présente. Plus cette proportion est grande (proche de 100%), plus l'habitat est favorable à l'espèce et plus on a de chances de l'y rencontrer. Dans un second temps, en intégrant des scénarios de changement climatique, le modèle peut aussi être utilisé pour prédire la probabilité de présence de l'espèce dans le futur, dans les nouvelles conditions climatiques.

Pour chaque site, les probabilités de présence actuelle et future peuvent ensuite être comparées, en calculant la différence entre la probabilité future et la probabilité actuelle (c'est-à-dire un changement de probabilité de présence). Si cette différence vaut 0, cela indique que les probabilités actuelle et future sont identiques et que le changement climatique ne devrait pas avoir d'effet sur l'espèce dans ce site. Si la différence est positive, cela signifie que l'on a plus de chances de rencontrer l'espèce dans le futur qu'actuellement dans ce site. Et inversement, si cette différence est négative, le site devrait devenir moins favorable pour l'espèce.

En répétant cette opération à tous les sites étudiés, on peut ainsi obtenir le changement de probabilité dans tous les sites. Comme nous avons étudié un grand nombre de sites (plus de 1000), nous avons choisi de représenter les résultats par des « boîtes à moustaches » qui synthétisent les valeurs obtenues pour tous les sites. Pour chaque espèce, les barres aux extrémités de la boîte représentent la valeur minimum et maximum de changement de probabilité de présence parmi les sites étudiés. Le trait à l'intérieur de la boîte représente la valeur médiane et la boîte contient les valeurs de changement de probabilité obtenues pour la moitié des sites. Par exemple, la probabilité de présence de la loche franche pourrait diminuer jusqu'à 35% dans un site (minimum) et augmenter jusqu'à 62% dans un autre site (maximum). Le changement de probabilité de présence pourrait être compris entre -13% et 20% pour la moitié des sites (intérieur de la boîte), avec une valeur médiane de 2%.

On remarque que les espèces présentent des réponses différentes au changement climatique. Trois espèces (la truite, le chabot et la lamproie de Planer) répondent globalement négativement puisque la probabilité de présence de ces espèces devrait diminuer dans plus de 75% des sites. Cette tendance n'est pas surprenante puisque le chabot et la truite sont sensibles à la température et ne supportent que des températures fraîches. A l'opposé, sept espèces comprenant le blageon, le chevesne, le barbeau ou encore l'anguille, présentent une réponse globalement positive avec une augmentation de 25,6% de leur probabilité de présence en moyenne sur l'ensemble des sites. Ces espèces sont généralement caractérisées par une large gamme de tolérance thermique mais préfèrent les eaux plutôt chaudes. Enfin, 25 espèces dont le gardon, le poisson-chat, l'ablette, le brochet ou la brème, pourraient répondre de façon intermédiaire, ce qui indique que, globalement, elles devraient augmenter très légèrement leur probabilité de présence, mais certains sites pourraient aussi devenir moins favorables. Parmi ces espèces, la grémille, la brème et la lote de rivière devraient être très peu affectées par les modifications du climat. Enfin, il est à noter que certaines espèces comme la loche franche, le goujon ou l'anguille pourraient réagir de façon très différente selon les sites. Une analyse spatiale plus précise de ces changements de distribution est donc nécessaire pour mieux évaluer les conséquences du changement climatique.

Une espèce de chacun des trois types de réponse mentionnés précédemment a été choisie pour illustrer ces modifications : le barbeau, le brochet et la truite. Les probabilités de présence actuelle et future de chacune des espèces ont été transformées en données de présence-absence. Ainsi, dans chaque site, si la probabilité de présence est supérieure à un seuil fixé, alors l'espèce est considérée comme présente. Les distributions actuelle et future prédites par les modèles ont été représentées spatialement à l'échelle de la France, puis comparées (Figure 2).



Figure 2 : Distributions spatiales prédites pour trois espèces de poissons (le barbeau, le brochet et la truite) et pour 2 périodes (actuelle et future en 2080 sous le scénario A1FI). Les distributions sont prédites par les modèles statistiques. Un carré noir représente un site favorable à l'espèce dans lequel elle est (actuelle) ou pourrait être (future) présente. En comparant les cartes actuelle et future, on peut mettre en évidence les zones dans lesquelles l'espèce pourrait disparaître ou apparaître si le climat change.

Actuellement, le barbeau est une espèce relativement commune dans les rivières françaises, à l'exception des cours d'eau de montagne et de Bretagne. Les modèles prédisent que le barbeau pourrait étendre très fortement sa distribution en réponse au changement climatique. Il ne devrait subir aucune extinction locale, mais au contraire, de nombreux sites pourraient devenir plus favorables. Ces habitats potentiellement colonisables sont localisés dans les régions montagneuses (Alpes, Pyrénées, Massif Central) mais aussi dans le nord-ouest de la France.

Le brochet est une espèce prédatrice vivant dans des zones denses en végétation aquatique. D'après les prédictions des modèles, des sites localisés principalement dans les zones montagneuses (Pyrénées et Alpes) et à l'est de la France pourraient devenir plus adaptés à ses conditions de vie, ce qui laisse supposer une expansion potentielle de sa distribution. Toutefois, de nombreux sites à l'ouest de la France dans lesquels le brochet est actuellement présent pourraient devenir moins favorables, ce qui pourrait mener à sa disparition dans ces zones. Ces deux tendances montrent que l'on pourrait donc assister à un déplacement de l'aire de distribution du brochet en réponse au changement climatique.

Enfin, parmi ces trois exemples, la truite pourrait être la plus sévèrement affectée par les modifications du climat. La truite est une espèce de salmonidés qui affectionne particulièrement les eaux fraîches et bien oxygénées, en amont des réseaux hydrographiques. Sa présence actuelle en France est importante, mais limitée aux régions de montagne et aux petits cours d'eau côtiers du nord-ouest de la France. En 2080, la quasi-totalité de ces habitats pourraient devenir défavorables à la présence de la truite qui devrait alors limiter sa distribution aux parties situées les plus en amont des cours d'eau de montagne (Pyrénées orientales, Alpes du Sud), et également à quelques cours d'eau du nord-ouest de la France. La situation de la truite pourrait donc devenir très préoccupante dans les prochaines décennies.

En résumé, ces illustrations permettent de montrer que, globalement, les espèces d'eau froide vivant dans les parties les plus apicales des bassins devraient trouver de moins en moins de sites répondant à leurs exigences écologiques et pourraient être confrontées à des risques d'extinction non négligeables. Au contraire, les espèces préférant des eaux plus chaudes pourraient trouver de nouveaux habitats favorables et coloniser ainsi des zones où elles sont actuellement absentes.

4) Augmentation de la richesse spécifique

En combinant les réponses des 35 espèces étudiées, il est possible d'aborder les impacts potentiels des changements climatiques à l'échelle des assemblages.

La figure 3 montre que le changement de richesse spécifique est très variable selon la zone géographique considérée. Il peut varier d'une perte de 3 espèces à un gain de 27 espèces. En moyenne, la richesse spécifique devrait passer de 10.3 espèces actuellement à 19.5 en 2080 sous les modifications climatiques attendues. Elle devrait diminuer dans un nombre limité de sites qui sont localisés presque exclusivement en Bretagne. Les cours d'eau de montagne (Pyrénées, Alpes et Massif Central) ainsi que ceux d'Alsace pourraient voir leur richesse spécifique augmenter très fortement : plus de 10 nouvelles espèces seraient susceptibles de coloniser ces habitats nouvellement favorables alors qu'il n'y en a actuellement que quelques unes.

L'augmentation globale de la richesse spécifique résulte très vraisemblablement du nombre important d'espèces répondant positivement aux modifications du climat. En effet, dans les rivières françaises, il y a peu d'espèces d'eau froide, et donc plus d'espèces sont susceptibles de voir des habitats devenir favorables au niveau thermique si le climat se réchauffe. De plus, une étude récente a montré que la richesse spécifique et la proportion d'espèces de poissons d'eau chaude ont augmenté significativement dans quelques grands cours d'eau français au cours des 25 dernières années, au même rythme que la température de

l'eau [2]. Ainsi, les résultats présentés ici montrent que la richesse spécifique devrait poursuivre son augmentation tout au long du 21^{ème} siècle.



Figure 3 : Changements de richesse spécifique locale prédits pour le scénario A1FI. La richesse spécifique est définie comme le nombre d'espèces de poissons présentes simultanément dans un site. A partir des cartes de distributions actuelles et futures prédites pour toutes les espèces (cf. Fig. 2), on peut calculer la richesse spécifique actuelle et future dans chaque site, puis les comparer en calculant la différence entre la richesse future et la richesse actuelle. Ce changement de richesse vaut 0 si la richesse est la même dans le futur qu'actuellement, est positif si le site contient plus d'espèces dans le futur qu'actuellement et est négatif si le site contient moins d'espèces dans le futur qu'actuellement.

5) Homogénéisation des assemblages

Pour mesurer la similarité entre la composition de deux assemblages, un indice de similarité est communément utilisé (ici, indice de similarité de Jaccard). Cet indice met en relation le nombre d'espèces communes aux deux assemblages et le nombre d'espèces présentes uniquement dans l'un et l'autre des assemblages. Il varie entre zéro (aucune espèce commune) et un (assemblages identiques). Ainsi, la similarité entre toutes les paires d'assemblages a été mesurée, d'abord pour la période actuelle, puis pour 2080, toujours sous le scénario de changement climatique A1FI. Une augmentation de la similarité au cours du temps traduit une homogénéisation, tandis qu'une diminution traduit une différenciation des assemblages.

La figure 4 illustre le changement de similarité entre les assemblages de poissons des rivières françaises. Les assemblages ont été classés en trois groupes : ceux présents dans les sites en amont des bassins, ceux présents dans des stations intermédiaires, et enfin, ceux présents dans les sites les plus à l'aval. Actuellement, les assemblages situés à l'aval sont ceux qui présentent les plus fortes valeurs de similarité. Cela reste vrai pour les assemblages prédits sous le scénario A1FI. De plus, quel que soit le groupe considéré, l'indice de similarité

de Jaccard devrait augmenter dans le futur (en moyenne, de 0.261). Cette augmentation serait plus forte pour les assemblages intermédiaires et de l'aval que pour ceux de l'amont. Globalement, on devrait donc assister à une homogénéisation des assemblages de poissons des rivières françaises en réponse au changement climatique.



Figure 4 : Indice de similarité entre les assemblages calculé pour la période actuelle et sous le scénario A1FI.

Cette figure repose sur le calcul d'un indice de similarité entre les assemblages d'espèces (cf. texte pour détails). Pour chaque groupe de sites, la valeur représentée est l'indice de similarité moyen sur toutes les paires d'assemblages. La barre représente l'écart-type (sd) qui mesure la dispersion autour de la moyenne des valeurs d'indice de similarité.

Plusieurs études récentes se sont intéressées à ce phénomène d'homogénéisation et ont montré que les assemblages de poissons sont déjà devenus plus similaires entre eux qu'ils ne l'étaient auparavant, principalement à cause des introductions d'espèces exotiques liées aux activités humaines [3, 4]. Le changement climatique risquerait donc d'amplifier ce phénomène, ce qui contribuerait à réduire la diversité spatiale globale puisque l'on retrouverait alors les mêmes espèces dans tous les types de cours d'eau. Il y aurait plus d'espèces dans les assemblages (augmentation de la richesse, cf. paragraphe précédent), mais ces assemblages se ressembleraient davantage.

6) Conclusions et perspectives

Cette étude suggère que les poissons des rivières françaises devraient être sensibles aux modifications du climat attendues au cours de ce siècle. Les changements en termes de distribution d'espèces et de composition des assemblages pourraient être importants.

Toutefois, ces résultats ne sont que des prédictions potentielles qui pourraient se produire si seul le climat changeait. Mais il est évident que la prise en compte d'autres facteurs tels que l'occupation des sols ou la pollution des cours d'eau pourrait modifier ces prédictions. La fragmentation des rivières par des barrages ou des chaussées naturelles pourrait également empêcher le déplacement des poissons vers des habitats potentiellement favorables.

Néanmoins, cette étude révèle que certaines espèces, notamment les espèces d'eau froide comme la truite, ont un urgent besoin de mesures concrètes visant à protéger leurs habitats d'autres perturbations qui pourraient amplifier leur disparition. De plus, les zones situées à l'amont des réseaux hydrographiques pourraient devenir à la fois des refuges pour les espèces d'eau froide, et de nouveaux habitats favorables pour les autres espèces. Des projets de restauration et de conservation devront donc être rapidement mis en œuvre dans ces zones sensibles pour limiter les effets du changement climatique, qui, même si les émissions de gaz à effet de serre sont réduites dans les prochaines décennies, conduira inéluctablement à une augmentation de la température de l'eau.

7) Remerciements

Cette étude s'intègre dans le cadre du programme européen Euro-Limpacs (numéro de contrat : GOEC-CT-2003-505540). Ce travail repose sur des données de pêche qui ont été fournies par l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA). Nous remercions donc l'ensemble des agents de l'ONEMA qui ont contribué à la collecte de ces données et ont ainsi permis la réalisation de cette étude

8) Références

(1) Sala, O., Chapin, F., Armesto, J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.

(2) Daufresne, M., & Boet, P. (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, *13*(12), 2467-2478.

(3) Rahel, F. (2000) Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854-856.

(4) Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2008) Fish invasions in the world's river systems: When natural processes are blurred by human activities. *PLOS Biology*, 6(2), 404-410.

Potential impacts of climate change on the distribution of freshwater fishes in French streams and uncertainty of projections

Climate change and its impact on biodiversity are receiving increasing attention from scientists and people managing natural ecosystems. Indeed, climate has a major influence on the biology and ecology of fauna and flora, from physiology to distribution. Climate change may thus have major consequences on species and assemblages.

Among freshwater ecosystems, stream fish have no physiological ability to regulate their body temperature and they have to cope with streams' hydrological variability and strong anthropogenic pressures. Yet their response to current and future climate change has been poorly studied.

The aim of this PhD thesis is to assess the potential impact of climate change on fish in French streams, mainly on species distribution and assemblages' structure. Data provided by the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques combined with a modelling approach based on species' ecological niche (i.e., distribution models) have been used. Several sources of uncertainty have also been considered in an ensemble modeling framework in order to account for the variability between projected impacts and to provide reliable estimates of such impact.

First, we have identified the main environmental factors that determine the spatial distribution of fish species within river networks. Overall, it appears that a combination of both climatic variables and variables describing the local habitat and its position within the river network is important to explain the current species distribution. Moreover, each fish species responded differently to the environmental factors.

Second, we have highlighted that the choice of the statistical method used to model the fish ecological niche is crucial given that the current and future patterns of distribution predicted by different statistical methods vary significantly. The statistical method appears to be the main source of uncertainty, resulting in more variability in projections than the global circulation models and greenhouse gas emission scenarios. The variability between predictions from several statistical methods can be taken into account by a consensus approach. Consensual predictions based on the computation of the average of the whole predictions ensemble have achieved accurate predictions of the current species distribution and assemblages' composition. We have therefore selected this approach to assess the potential impacts of climate change on fish in French streams at the end of the 21st century with the highest degree of confidence.

We have found that most fish species could be sensitive to the future climate modifications. Only a few cold-water species (i.e., brown trout, bullhead) could restrict their distribution to the most upstream parts of river networks. On the contrary, cool- and warm-water fish species could colonize many newly suitable habitats and expand strongly their distribution. These changes of species distribution could lead to a rearrangement of fish assemblages both at the taxonomic and functional levels. An increase in local diversity together with an increase in regional similarity (i.e., homogenization) are therefore expected.

All these results bring new insights for the understanding of stream fish species distribution and expected consequences of climate change. This work thus provides biodiversity managers and conservationists with a basis to take efficient preservation measures. In addition, methodological developments considered in this PhD thesis are an important contribution to the improvements of projections by statistical models of species distribution and to the quantification of their uncertainty.

Keywords: biological traits, climate change, ecological niche, environmental gradients, future projections, species' assemblages, species distribution, statistical modelling, stream fish, uncertainty.

Les changements climatiques et leurs impacts sur la biodiversité font aujourd'hui l'objet d'une attention croissante de la part de la communauté scientifique et des gestionnaires des écosystèmes naturels. En effet, le climat influence la biologie et l'écologie des espèces animales et végétales, depuis leur physiologie jusqu'à leur répartition. Les modifications climatiques pourraient donc avoir des répercussions importantes sur les espèces et les assemblages.

Au sein des écosystèmes aquatiques continentaux, les poissons de rivière sont des organismes incapables de réguler leur température corporelle et soumis à une variabilité hydrologique importante ainsi qu'à de fortes pressions anthropiques. Leur réponse aux modifications du climat actuelles et à venir a pourtant été encore peu abordée.

L'objectif de ce travail de thèse est donc d'évaluer les impacts potentiels du changement climatique sur les poissons des rivières françaises, et plus particulièrement sur la distribution des espèces et la structure des assemblages. Des données fournies par l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques ainsi qu'une approche de modélisation basée sur les niches écologiques des espèces (i.e., modèles de distribution) ont été utilisées. Différentes sources d'incertitude ont également été testées dans une approche d'ensembles afin de prendre en compte la variabilité entre les impacts projetés et fournir ainsi une évaluation robuste de ces impacts.

La première partie de ce travail a consisté en l'identification des principaux déterminants environnementaux qui structurent la répartition spatiale des espèces de poisson au sein des réseaux hydrographiques. Globalement, il apparaît qu'une combinaison de facteurs climatiques et de variables décrivant l'habitat local et la position des habitats au sein des réseaux hydrographiques est importante pour expliquer la distribution actuelle des espèces. De plus, les espèces ont toutes des réponses différentes aux facteurs de l'environnement.

Dans un second temps, nous avons mis en évidence que le choix de la méthode statistique de modélisation de la niche écologique est crucial, les patrons actuels et futurs de distribution prédits étant fortement contrastés selon la méthode de modélisation considérée. Cette dernière s'avère même être la principale source d'incertitude dans les projections futures, bien plus encore que les modèles climatiques de circulation générale et les scénarios d'émission de gaz à effet de serre. La variabilité entre les prédictions issues de plusieurs techniques de modélisation peut être prise en compte par une approche de consensus. Un modèle consensuel basé sur la valeur moyenne de l'ensemble de prédictions est capable de prédire correctement la distribution actuelle des espèces et la composition des assemblages. Nous avons donc choisi de retenir cette approche pour évaluer au mieux les impacts potentiels du changement climatique sur les poissons des rivières françaises à la fin du 21^{ème} siècle.

Nous avons montré que la majorité des espèces de poisson pourrait être affectée par les futures modifications du climat. Seules quelques espèces d'eau froide (e.g. truite fario, chabot) pourraient restreindre leur distribution aux parties les plus apicales des réseaux hydrographiques. Au contraire, les espèces tolérant des températures plus élevées pourraient coloniser de nouveaux habitats et étendre ainsi leur répartition. Ces modifications de la distribution des espèces pourraient conduire à un réarrangement des assemblages au niveau taxonomique et fonctionnel. Une augmentation de la diversité locale et de la similarité régionale (i.e., homogénéisation) sont ainsi prédites simultanément.

L'ensemble de ces résultats apporte donc des éléments sur la compréhension de la distribution des poissons d'eau douce et sur les conséquences du changement climatique qui peuvent être envisagées. Ce travail fournit ainsi une base aux acteurs de la gestion de la biodiversité afin d'initier des mesures de conservation concrètes. De plus, les considérations méthodologiques développées dans cette thèse sont une contribution importante à l'amélioration des projections issues de modèles statistiques de distribution et à la quantification de leur incertitude.

Mots clés : assemblages d'espèces, changement climatique, distribution d'espèces, gradients environnementaux, incertitudes, modélisation statistique, niche écologique, poissons d'eau douce, projections futures, traits biologiques.