



Réponses des communautés piscicoles aux changements globaux : patrons et processus

Lucie Kuczynski

► To cite this version:

Lucie Kuczynski. Réponses des communautés piscicoles aux changements globaux : patrons et processus. Ecologie, Environnement. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2017. Français. NNT : 2017TOU30206 . tel-01928521

HAL Id: tel-01928521

<https://theses.hal.science/tel-01928521>

Submitted on 20 Nov 2018

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

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



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par : l'Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Présentée et soutenue le 15/12/2017 par :

Lucie Kuczynski

RÉPONSES DES COMMUNAUTÉS PISCICOLES AUX CHANGEMENTS GLOBAUX:
PATRONS ET PROCESSUS

JURY

Christine ARGILLIER
Sébastien BROSSE
Vincent DEVICTOR
Gaël GRENOUILLET
Sébastien LAVERGNE
David MOUILLOT
Sandrine PAVOINE

Directrice de Recherche
Professeur
Chargé de Recherche
Maître de conférence
Chargé de Recherche
Directeur de Recherche
Maître de conférence

Membre du Jury
Membre du Jury
Rapporteur
Directeur de thèse
Rapporteur
Membre du Jury
Membre du jury

École doctorale et spécialité :

SEVAB : Écologie, biodiversité et évolution

Unité de Recherche :

Laboratoire Évolution et Diversité Biologique (UMR 5174)

Directeur de Thèse :

Gaël GRENOUILLET

Rapporteurs :

Vincent DEVICTOR et Sébastien LAVERGNE

Remerciements

Oulala! Ca y est... J'en suis donc là... à cette fameuse partie que sont les remerciements. Il y a trop de choses à dire dans cette partie pour qu'elle soit complète ou du moins satisfaisante. Je vous prie, à vous qui lirez ces quelques lignes de me pardonner par avance pour cette absence d'exhaustivité. Passons maintenant aux choses un peu sérieuses..! La première chose à dire est que peu importe dans quelle mesure les personnes qui ont traversé ma vie pendant ces trois dernières années l'ont fait, elles ont nécessairement et systématiquement contribué à cette thèse d'une façon ou d'une autre et à ce que je suis aujourd'hui de façon plus globale; les personnes évoquées plus loin ne sont donc pas les seules qui ont contribué à la réussite de ce projet professionnel mais sont les personnes en qui je me sens fondamentalement redevable pour cette réussite et l'accomplissement personnel qu'elle représente.

Je crois que tout commence par Gaël évidemment! Merci Gaël. Merci pour ces trois ans. Je me rends désormais compte que ma thèse s'est déroulée dans un monde de bisounours et ce en partie grâce à toi. Mais plus important que ce confort, tu m'as permis de voir, de comprendre et d'apprendre (j'espère un peu..) ce qu'étais qu'être chercheur pendant ces trois ans. Merci pour la confiance et la patience que tu as eu envers moi pendant ces trois années (et demi en réalité). Ah et aussi! Merci de m'avoir permise d'aller à plein d'endroits pour des conférences dont la Tasmanie, je crois que sans ça, je n'y aurais jamais mis les pieds.

Merci à mes rapporteurs ainsi qu'aux autres membres du jury d'avoir accepté de juger et critiquer ce travail. Ecrivant ces remerciements avant la soutenance et même avant l'envoi du manuscrit, je ne sais pas ce qui ressortira exactement de nos échanges mais j'aime à penser qu'ils seront constructifs. Je voudrais donc encore une fois remercier les membres de mon jury : Christine Argillier, Sébastien Brosse, Vincent Devictor, Sandrine Pavoine, Sébastien Lavergne et David Mouillot. J'espère que l'évaluation de mon travail n'a pas été trop fastidieuse et qu'au contraire, elle a été intéressante au moins autant que sa réalisation l'a été pour moi.

Je voudrais également remercier l'ancien ONEMA devenu l'AFB pendant ma thèse pour avoir mis à disposition les données sur lesquelles cette thèse se base.

Le moment des copains... J'ai l'impression de pouvoir écrire une page sur chacun d'entre vous et sachez que ça m'angoisse de ne vous accorder que quelques lignes (#maisaumoinscestlemomentdeshashtags). Les copains de La Rochelle. #cœurcœurcœur. Je ne vous ai pas vu aussi souvent que je ne l'aurais aimé ces dernières années (oui ben depuis 2009 quoi..) et je n'ai pas pris les nouvelles que j'aurais du, pardon pour ça les copains d'amour. Mais je crois (et je sais en fait!) que sans vous, je n'en serais actuellement pas là. J'annonce : je fais par ordre alphabétique, je ne saurais pas à qui penser en premier sinon.. Alice, mon petit chat d'amour! Tu es un modèle de courage et de combativité et donc

évidemment d'inspiration. Tu sais tout le bien que je pense de toi et à quel point, même si je ne prends pas de nouvelles souvent, je pense à toi. Marine (A.), je me souviens de cette période pas cool où on s'appelait trois fois par semaine et je crois que sans toi, j'aurais totalement déprimée, tu m'as fait rire quand je n'en avais plus envie et je crois que tu es la seule personne qui a eu le droit à une de mes crises de larmes au téléphone (#LuckyYouhein?!). Simon, merci pour les quelques soirées que j'ai pu passer chez toi, pour ces jeux de mots plus foireux les uns que les autres, et pour nous laisser te bizuter (ça re-booste notre ego)! Aude! Petit chat qui est partie bien trop loin à mon goût! Tu es celle qui est toujours là pour me foutre un coup de pied au cul et je sais que je peux toujours compter sur ta bonne humeur pour retrouver la mienne! Reviens vite et encore merci pour ce déguisement probablement au top du confort (#etpleinsdalcoolgraceamarine)! Marine (F.), tu es probablement celle que j'ai le plus vue ces trois dernières années : merci pour ces soirées entre nanas, ces repas insensés (#tordumaisbougremementintelligent) et ces vacances par procuration que j'ai pu vivre! Rachel... Oh petit chat d'amour! J'aime à penser que l'on refera toujours le monde, que c'est une habitude immuable et que rien ne changera ça. Je te dis donc tout simplement Merci pour ces conversations et ces moments précieux. J'espère aussi qu'en tant que PP, tu classes tes élèves par ordre alphabétique le premier jour, ça peut avoir des conséquences folles et incroyables! Félix, merci à toi aussi. Tu es une des personnes les plus gentille, ouverte d'esprit et réconfortante que je connaisse : merci pour ça! Amaury, malgré des moments honteux pour moi (des vieux et des plus récents), tu es toujours là et je suis désolée de ne pas prendre assez de tes nouvelles. Dans tous les cas, merci pour ta gentillesse et ton ouverture d'esprit. Et Grégoire, tu es le dernier.. Je poserais bien la question de la coïncidence mais je trouve ça un peu limite! Ahhh, Grégoire, eh bien je te propose de revenir en France et ensuite, on avisera! Toi aussi tu manques, mais je pense que tu es plus heureux à voyager, alors voyage! Mes petits chats, pour finir, je n'ai pas d'anecdotes particulières à raconter sur vous mais le simple fait de savoir que je pouvais compter sur vous (c'est ce que j'aime à penser en tout cas) a été d'une importance majeure pour moi, et pas que depuis le début de cette thèse mais depuis mon départ de La Rochelle. Vous m'avez appris à ne pas pleurer les départs car on retient toujours le meilleur des endroits quittés. Et je crois que de LR, il n'y a que vous à retenir.

Ahhh! Passons à Toulouse... Quelle histoire! Rien que d'y repenser, je souris niaisement! Je vais essayer de faire par ordre plus ou moins chronologique. Je crois que la première amie que j'ai eu à Toulouse, c'était toi Maud.. Quelle histoire, quelles thèses, quelles vies! Je crois que ces cinq années à Toulouse auraient été fondamentalement différentes de ce qu'elles ont été si tu n'avais pas été là. Merci pour ton soutien, ta joie et ton écoute (beaucoup, beaucoup, beaucoup d'écoute..!). Hugo, tu as été une source d'inspiration pour beaucoup de choses et je reste toujours admirative de la personne que tu es (#momentémotions). Au delà de ça, tu as toujours été un excellent ami, qui a su me faire relativiser les mauvais moments et surtout apprécier les bons. Pendant, cette époque je t'ai aussi rencontrée toi, Alice, petite perruche.. (#ouisijepouvaisjemettraisunGIF). Je crois que je n'ai jamais rencontré quelqu'un d'aussi névrosé à propos des chats que moi... mis à part toi! Il n'y a pas à dire, grâce à toi, la balade digestive est devenue une institution (tout comme notre binôme en vrai..) et quand je partirai, saches que nos conversations, autant les sérieuses que les niaises, me manqueront particulièrement (#dieumerciWhatsAppexiste). Et quand on parle de binôme, je crois que la suivante que je veux remercier s'impose

tout naturellement : Cotecote! Ohhh.. quel doux surnom! Passons. Ces quelques années de rires et de commérages (oui ben avouons le tout même!) ont été d'un réconfort et d'un soutien sans faille tandis que nos échanges professionnels ont été des plus enrichissants! Merci à vous quatre donc!

Pour continuer à Toulouse, je dois dire que l'ambiance de EDB était folle parce que pleine de bonne humeur, de sympathie et d'amicalité tout en étant professionnelle et intellectuellement stimulante! C'était une chance assez incroyable je crois de travailler dans ce laboratoire et uniquement grâce aux personnes qui s'y sont trouvées (oui, clairement, ce n'est pas le bureau où il fait 45°C au moindre rayon de soleil qui a permis l'aboutissement de cette thèse). Merci à l'équipe AQUAECO pour cette pêche d'équipe qui a un peu -beaucoup- changé ma vie, pour ces bières (on ne va pas s' mentir..), et pour cette bonne ambiance générale. Un merci particulier à Pablo, Thierry et Julien (pour des raisons différentes mais très pertinentes d'après moi). Merci à toutes les personnes du laboratoire, encore une fois, même si nos chemins ne se sont qu'à peine croisés, je pense que chacun d'entre vous a permis dans une certaine mesure à l'avancée de cette aventure. Cependant, je voulais tout de même remercier particulièrement, et ce pour des raisons (encore une fois) différentes (et non détaillées), Pierrick, Dominique ainsi que toutes les personnes qui m'ont permise de faire de l'enseignement.

Merci également à tous les membres organisateurs d'Ecology Behaviour. C'était une drôle d'aventure mais très formatrice je pense. Merci à vous tous donc!

Et pour la fin, je retourne aux sources, la boucle est finalement bouclée... Les anciens, les vieux, les mentors! J'ai envie de commencer avec ceux du bureau 33. Olivia, Paul, Mathieu, Isabel, Juan et depuis peu Alexandre. Ces trois dernières années n'auraient pas été les mêmes sans vous. Merci pour tout, votre bonne humeur (et la mauvaise aussi) au quotidien et pour votre soutien dans mes moments de stress et de panique (un peu hystérique parfois). Merci au bureau 30, Jade et Kévin, vous étiez mon deuxième (premier en réalité) bureau et d'une aide et d'un soutien sans faille. A vous aussi, un grand merci donc pour tout! Merci à tous les autres (sans ordre particulier) : Marine, Céline, Arthur, Boris, Isabelle, Blaise, Félix, Guilhem, Fabian, Jan, Sébastien Cali et tout ceux que je pourrais potentiellement oublié mais qui se sentent concernés (pardon pardon pardon, mais c'est super dur en vrai!). Un merci à Noé aussi qui finalement joue un peu hors catégorie parce que pas du laboratoire mais un peu quand même! Enfin, à celui qui part, qui revient, qui a un pied dans mon bureau, dans celui de Kévin et Jade et dans celui de Cotecote et Félix : Merci Cornu, dire que tu es un mentor est un euphémisme évidemment. Blague à part, tu as été un ami au top (en plus de m'enseigner la nécessité de mettre des points sur une droite..). J'espère que tu vas bien gérer et qu'on va partir sur les îles grecques (#joyeuxanniversairelulu). Encore une fois, j'ai un peu la trouille d'avoir oublié quelqu'un, par avance : je vous prie de m'excuser sincèrement!

Un second merci particulier à Cotecote, Alice, Kévin et Hugo qui ont pris le temps malgré un emploi du temps chargé de me relire.

Enfin, un moment pas facile pour moi : celui de la famille. Tout le monde le sait, je ne suis pas une grande démonstrative (sauf à des très très rares occasions) et, je pense, encore moins envers ma famille. Un merci sans borne (je ne sais pas si ça se dit vraiment...) à Alain. Tu es celui qui a inspiré mon intérêt et ma curiosité pour les Sciences et ce depuis ma plus tendre enfance. Pour éviter un excès

de sentimentalisme : merci ! Maman, tu es la seconde personne que je veux remercier. Tu m'as appris beaucoup de choses (et je ne doute pas que tu vas continuer !) mais la plus importante est de savoir et de comprendre que l'on a toujours les ressources nécessaires pour affronter ce qui nous arrive en nous, et que c'est à nous, et seulement à nous, de le voir. C'est probablement grâce à ça que j'essaye de toujours positiver, trouver des solutions, relativiser et finalement garder le sourire. Merci pour cela ! Pour tout le reste mais surtout pour cela. Chris ! This is the only part in English of the all phd manuscript (so please, enjoy it !). Thanks a lot for everything, for your help (obviously) but also for your unconditional support. You teach me that one of the most important thing is to always have choices. Thanks for that and all the rest (and also for the byriani #heartheartheart) ! Je voudrais évidemment remercier Papa et Solange. Je pense que nous sommes différents à de nombreux points de vue, mais ces dernières années, j'ai le sentiment que toutes ces différences m'ont rendu moins fermée sur moi même et plus ouverte au monde qui m'entoure avec davantage d'empathie. Merci à vous deux pour cela et votre soutien ! Merci également à tous les autres qui ont toujours été un soutien même si le monde de la recherche leur a probablement paru étrange(r) !

Et bien qu'on dira de moi que je suis niaise (et on pourra aller jusqu'à bécasse voire totalement idiote) : Merci à George et Caillou qui ont tout (mais vraiment tout !) supporté sans broncher ni même miauler une seule fois (sauf Caillou qui est un peu relou tout de même) !

Encore une fois, je ne peux pas dire tout le bien que je pense de vous et à vrai dire, ce n'est pas vraiment le but, mais j'en suis tout de même désolée...

Merci les petits chats pour cette aventure !

Table des matières

Remerciements	i
Table des matières	viii
Liste des tableaux	x
Table des figures	xi
Liste des articles	xv
1 Introduction	1
1.1 Les communautés écologiques	1
Qu'est ce qu'une communauté?	1
Une communauté : un simple nombre d'espèces?	5
Différentes facettes pour décrire les communautés	7
Des patrons aux processus d'assemblage des communautés	9
Deux facettes équivalentes?	12
Au-delà des facettes, des composantes complémentaires de la diversité	16
1.2 Les communautés et leur environnement	17
Le déterminisme environnemental	17
Les changements globaux	21
Quelles conséquences des changements globaux pour la diversité?	23
1.3 Les milieux d'eau douce	29
Un système aux propriétés singulières	29
Conclusion	32
1.4 Les objectifs de la thèse	33
2 Données et méthodes	37
2.1 Données piscicoles	37
Occurrences piscicoles à large échelle	37
Abondances piscicoles à échelle locale	37
2.2 Caractéristiques des espèces	39
Traits fonctionnels : écologie, morphologie et préférence thermique	39
Phylogénie	40

2.3	Déterminants abiotiques et biotiques	40
	Données européennes : Environnement physique	40
	Données françaises : Gradients environnementaux	44
	Données françaises : Changements environnementaux	44
	Données françaises : Invasions biologiques	46
2.4	Description des communautés piscicoles	47
	Indices de diversité	47
	Indices de diversité fonctionnelle	47
	Indices de diversité phylogénétique	49
	Indices de diversité entre communautés	50
	Modèles nuls	50
	Dynamiques temporelles	52
3	Les patrons spatiaux à large échelle	55
3.1	La diversité n'est pas distribuée de façon homogène	55
3.2	Des facettes supposées interchangeable	57
3.3	La complémentarité à large échelle	59
3.4	Un déterminisme environnemental différentiel selon les facettes et les composantes . . .	62
3.5	La pertinence de considérer l'ensemble des traits simultanément	63
3.6	L'impact des invasions biologiques	66
3.7	Conclusion	67
4	La réorganisation des communautés	71
4.1	La réorganisation des communautés en France	71
4.2	Les communautés les unes par rapport aux autres	74
4.3	Les réorganisations du point de vue fonctionnel	75
4.4	Conclusion	76
5	Les changements de règles d'assemblage	81
5.1	Les dynamiques temporelles de processus	81
5.2	Les filtres environnementaux comme processus historique	82
5.3	Les filtres environnementaux, une force de plus en plus structurante	83
5.4	La restructuration des communautés par les changements globaux	84
	L'hypothèse de prédominance du stress et le changement climatique	85
	Le casse-tête de Darwin et les invasions biologique	86
5.5	Conclusion	86
6	Conclusion générale et perspectives	89
6.1	Bilan des travaux de thèse	89
6.2	La dynamique des différences entre communautés	89
6.3	Les synergies et les dettes	91

6.4 Les conséquences	92
Bibliographie	95
A Patterns and drivers of diversity in European stream fish assemblages	113
B Trait dispersion and its determinants	143
C Morphology and Ecology	159
D Drivers of French stream fish assemblage reorganization	175
E Community disassembly under global change	191
F Phenology and climate	209

Liste des tableaux

2.1	Traits fonctionnels étudiés	43
2.2	Les espèces non-natives françaises	47
3.1	Déterminisme environnemental des indices de diversité à l'échelle européenne	64
3.2	Déterminisme environnemental trait par trait	66
A.1	Environmental drivers of diversity	128
B.1	Dispersion of traits	157
B.2	Environmental drivers of trait diversity	157
C.1	Results of co-inertia analyses	172
C.2	Results of correlations between morphological and functional indices	172
E.1	Environmental drivers of assembly rules changes	206

Table des figures

1.1	La variabilité spatiale et temporelle des communautés	4
1.2	Le parc de Yellowstone	6
1.3	Les points chauds de diversité	6
1.4	Les espèces ingénieurs	7
1.5	Les facettes de la diversité	8
1.6	Les règles d'assemblage	11
1.7	Le conservatisme, un résultat	14
1.8	Le conservatisme, un processus	15
1.9	Les composantes de la diversité	17
1.10	La relation Environnement – Diversité	19
1.11	Le changement climatique	22
1.12	L'urbanisation	23
1.13	La fragmentation	24
1.14	Les moyennes de traits pondérées	26
1.15	L'homogénéisation biotique	28
1.16	Les milieux aquatiques continentaux	30
1.17	Les écosystèmes lotiques	31
2.1	La base de données européenne	38
2.2	La base de données française	39
2.3	Les différents rapports morphologiques	41
2.4	Les préférences thermiques	41
2.5	La phylogénie des poissons	42
2.6	Les tendances climatiques en France métropolitaine	45
2.7	L'occupation des sols en France métropolitaine	46
2.8	Les espèces non-natives françaises	48
3.1	Le gradient latitudinal de la biodiversité	56
3.2	Le gradient européen de la biodiversité	57
3.3	Les zones biogéographiques d'Europe	58
3.4	Les patrons spatiaux de la diversité des communautés piscicoles européennes	60
3.5	La complémentarité des facettes	62
3.6	Les traits α et β	65

3.7	L'influence des espèces non-natives à large échelle	67
4.1	Les changements temporels de diversité	71
4.2	Les déterminants de la réorganisation des communautés	72
4.3	Les changements temporels d'originalité	75
4.4	Les changements temporels de CTI	77
4.5	La relation entre CT_{max} et TP	77
5.1	La variabilité spatiale des règles d'assemblage historique	82
5.2	Les changements théoriques possibles des règles d'assemblage dans le temps	83
5.3	La distribution spatiale des changements de règles d'assemblage	84
5.4	Les changements temporels de règles d'assemblage	85
6.1	L'originalité fonctionnelle	90
6.2	Les différences fonctionnelles et phylogénétique	91
6.3	La stabilité des communautés	93
A.1	Spatial patterns of the different facets	127
A.2	Relationships between the different facets	127
B.1	Spatial patterns of trait diversity	155
B.2	Influence of non-native species on trait diversity	155
B.3	Environmental drivers of trait diversity	156
C.1	Morphological measurements	168
C.2	Phylogenetic signal in traits	169
C.3	Coinertia	170
C.4	Correlations between morphology and ecology	171
D.1	Methodological approach	186
D.2	Spatial patterns of reorganization	186
D.3	Results of model averaging	187
D.4	Interplay between stressors	188
E.1	Theoretical changes in assembly rules	203
E.2	Maps of temporal trends in assembly rules	204
E.3	Temporal changes in assembly rules	204
E.4	Congruence between assembly rules	205

Liste des articles

Les résultats et les conclusions présentés tout au long de ce manuscrit s'appuient sur différents articles en préparation, soumis ou acceptés dans des revues à comité de lecture. Les versions intégrales de ces articles sont proposées à la fin du manuscrit en annexe.

Annexe A : Kuczynski Lucie*, Côte Jessica*, Toussaint Aurèle, Brosse Sébastien, Buisson Laëtitia and Grenouillet Gaël. (Under review) Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity and determinants of biogeographical patterns in European freshwater fish faunas. *Submitted to Ecography*.

Annexe B : Kuczynski Lucie*, Côte Jessica* and Grenouillet Gaël. On the need to consider functional traits individually : a case study of stream fish trait dispersion at regional scale. *In prep*.

Annexe C : Kuczynski Lucie*, Côte Jessica* and Grenouillet Gaël. Tell me what do you look like and I tell you how you live : morphology is a good indicator of ecological strategy for stream fish. *In prep*.

Annexe D : Kuczynski Lucie, Legendre Pierre and Grenouillet Gaël. (Accepted). Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity and determinants of biogeographical patterns in European freshwater fish faunas. *Global Ecology and Biogeography*.

Annexe E : Kuczynski Lucie and Grenouillet Gaël. (Under review). Community disassembly under global change : evidence in favor of the stress dominance hypothesis. *Submitted to Global Change and Biology*.

Annexe F : Kuczynski Lucie, Chevalier Mathieu, Legrand Marin, Laffaille Pascal and Grenouillet Gaël. (2017). Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes *PLoS ONE* 12(4) : e0175735. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175735>.

1 Introduction

1.1 | Les communautés écologiques

Qu'est-ce qu'une communauté? Les multiples définitions d'une notion largement usitée

Dans le domaine de l'écologie, la notion de *communauté écologique* est largement utilisée (Encadré 1) malgré une définition qui reste floue. Cette absence de définition claire rend pourtant impossible une analyse globale des travaux effectués jusqu'à présent sur les communautés étant donné les différences de présupposés sur lesquels les études reposent (intrinsèquement liés à la définition donnée à la notion de communauté). Ainsi, le manque de définition, au-delà de témoigner du manque d'un consensus au sein de la communauté scientifique, empêche, dans le meilleur des cas, une consolidation et une avancée du savoir global du système dans lequel nous évoluons voire, dans le pire des cas, implique des conclusions erronées sur la description et le fonctionnement de ce dernier. Bien qu'il n'y ait pas de définition consensuelle, certains concepts sont communs à toutes celles proposées jusqu'à présent : une communauté est un ensemble de populations d'espèces différentes qui coexistent spatialement. D'autres critères peuvent se surimposer à cette définition initiale.

Au début du xx^e siècle, Clements (1916) énonce une théorie holistique de la communauté mettant l'accent sur les interactions entre les différentes espèces coexistantes au sein d'une communauté. Clements propose l'idée que les communautés sont comparables à des super-organismes dont les propriétés ne sont pas uniquement la somme des propriétés propres à chaque espèce individuelle. Ainsi, de l'association des espèces, et donc des interactions entre ces dernières, découlent des propriétés émergentes. La théorie de Clements implique une définition qui place la notion d'interactions entre espèces de façon particulièrement centrale (Clements 1916).

Dix ans plus tard, une théorie proposée par Gleason (1926) s'oppose à la théorie holistique de Clements. Cette théorie individualiste stipule que les communautés écologiques sont un ensemble d'espèces coexistantes uniquement en raison de leurs préférences et besoins écologiques ainsi que de par leurs réponses individuelles aux différents gradients abiotiques. La définition d'une communauté sous-entendue dans la théorie de Gleason, qui met l'accent sur le déterminisme des coexistences par les gradients abiotiques, n'implique donc pas la notion d'interactions entre les espèces. À partir de la seconde moitié du xx^e siècle, cette théorie est devenue la théorie majoritairement acceptée (e.g. McIntosh 1983; Tansley 1935). De nos jours, bien que peu d'études considèrent de potentielles propriétés émergentes dans les communautés, les interactions entre espèces coexistantes sont de nouveau envisagées

comme des forces majeures dans la structuration des communautés écologiques (e.g. Diamond 1975; Drake 1991; Fukami 2010; Jackson et al. 2001; MacArthur et Edward 1967).

Pour définir la notion de communauté écologique, il apparaît donc établi que trois composantes doivent être prises en compte : les espèces coexistent *spatialement* et *interagissent* entre elles. Bien que la notion d'espèce soit régulièrement remise en cause et débattue, nous nous arrêterons à la définition suivante, proposée par Mayr (1942) : une espèce est un groupe de populations naturelles, effectivement ou potentiellement inter-fécondes, génétiquement isolées d'autres groupes similaires. La dimension spatiale est également une notion clef dans la définition de la communauté. A quelle échelle doit-on se placer ? Une étude portant sur les communautés microbiennes ne sera que peu pertinente à s'intéresser à plus de quelques dizaines de mètres carrés, voire même de centimètres carrés (e.g. Dunbar et al. 1999). En revanche, une communauté d'oiseaux peut être définie sur plusieurs hectares voire dizaines d'hectares, échelle à laquelle les individus considérés peuvent toujours interagir de façon significative (e.g. Lindström et al. 2012). Il semble donc que la dimension spatiale dans laquelle les espèces coexistent peut être relativement restreinte ou au contraire très étendue, cela étant principalement déterminé par le modèle d'étude et probablement implicitement à ses capacités de déplacement. Une deuxième dimension, que l'on peut concevoir d'une certaine façon analogue à la dimension spatiale, est la dimension temporelle. Or cette temporalité est rarement explicite dans la définition de la communauté écologique bien qu'une hypothèse tacite souvent faite lors des travaux sur les communautés est la coexistence à un temps donné. Cependant, une communauté peut être vue autrement qu'un ensemble d'espèces statique dans le temps mais, au contraire, comme dynamique et constamment en évolution dans sa structure (e.g. succession végétale, communauté évoluant après des efforts de restauration écologique). Dans ce cas, la coexistence temporelle des espèces n'est pas un prérequis dans la considération de la communauté étudiée. Finalement, la notion d'interactions entre espèces est également centrale dans la définition des communautés écologiques. Les interactions interspécifiques correspondent aux effets que les espèces ont les unes sur les autres, aucun organisme vivant n'étant en isolation totale. Il apparaît donc nécessaire de clairement définir les échelles spatio-temporelles à laquelle la communauté est observée et étudiée ainsi que les interactions pouvant se mettre en place en son sein afin de s'appuyer sur des présupposés clairs et précis, en particulier lors de la formulation de conclusions écologiques.

Pour conclure, la définition de la communauté écologique évolue selon le modèle d'étude ainsi que les problématiques abordées lors des travaux de recherche et aucune définition ne peut (ou ne devrait) être absolue étant donné l'étendue des contextes dans lesquels elle s'inscrit comme une entité centrale. Bien qu'elle ne soit pas problématique en soi, cette absence de consensus implique une nécessité de correctement définir l'objet d'étude, aussi arbitraire que soit cette définition. Pour la suite de ce manuscrit, une communauté écologique sera donc définie comme un ensemble temporellement dynamique d'espèces coexistantes sur quelques dizaines de mètres carrés interagissant ensemble à un temps donné (Encadré 1).

ENCADRÉ 1. Les communautés : des entités dynamiques

Communauté écologique Classiquement, les études dont l'objet est la communauté écologique l'ont définie comme un ensemble de populations d'espèces différentes qui coexistent spatialement et temporellement et qui, de plus, interagissent entre elles. Dans le cadre de cette thèse, une communauté est définie comme un ensemble d'espèces coexistantes à un endroit donné et qui est caractérisé par une certaine dynamique temporelle. Ainsi, dans le cadre de ce travail en particulier, la stabilité temporelle des interactions n'est pas une condition *sine qua non* pour définir une communauté.

Biodiversité La biodiversité englobe la diversité du vivant à tous les niveaux d'organisation : les écosystèmes, les communautés, les espèces, les gènes, etc. Bien que le concept semble théoriquement aisé à définir, sa mesure est en réalité particulièrement difficile et délicate, en particulier, si elle vise à être aussi générale que sa définition. Ainsi, la biodiversité est, d'une certaine façon, une notion paradoxale de par sa définition générale et ses mesures spécifiques et précises (si elles se veulent utiles).

Indice de biodiversité De nombreux indices de biodiversité ont été proposés pour quantifier cette dernière. Une mesure largement utilisée, la plus intuitive probablement pour la diversité taxonomique, est la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces. Bien qu'un indice de biodiversité nous renseigne sur la biodiversité, il ne correspond pas à la diversité elle-même et ne peut prendre en compte l'ensemble des caractéristiques d'une communauté. Ainsi, il est nécessaire de garder à l'esprit, lors des études de la diversité, que la mesure d'un objet et cet objet sont deux concepts différents et que le premier ne peut donner une image complète du second. Une multitude d'indices de diversité a été proposé, ces indices étant généralement issus de différents cadres mathématiques. Lors des études qui prennent en compte plusieurs facettes de la diversité, il est particulièrement intéressant d'utiliser des indices qui quantifient de la même façon (*i.e.* issu du même cadre théorique mathématique) les composantes de la diversité indépendamment de la facette considérée, permettant ainsi une comparaison directe entre les facettes.

Facette de la biodiversité La diversité peut être décrite au travers de l'utilisation de plusieurs facettes, généralement complémentaires. La première, la plus intuitive et la plus répandue dans son utilisation est la **facette taxonomique** de la diversité. Une des mesures qui la décrit se base sur le nombre d'espèces (*i.e.* la richesse spécifique) et fait une hypothèse forte et généralement erronée : les espèces sont écologiquement équivalentes. Or ces dernières diffèrent entre elles par leur caractéristiques écologiques (*e.g.* morphologies, tolérances et besoins physiologiques, comportements, etc.) ainsi que par l'histoire évolutive qu'elles représentent. Tandis que la **diversité fonctionnelle** permet de prendre en compte les différences entre caractéristiques, la **diversité phylogénétique** permet de tenir compte de l'histoire évolutive des espèces. Bien que ces trois facettes soient celles qui seront utilisées et étudiées tout au long de cette thèse, d'autres facettes peuvent être considérées. Par exemple, une facette relative à la conservation, prenant en compte le statut de conservation des espèces, leur risque d'extinction, la valeur patrimoniale qu'elles représentent, etc. pourrait être étudiée.

Composante de la biodiversité La **richesse** est la composante la plus communément utilisée pour quantifier la diversité, quelque soit la facette considérée. Elle correspond à l'accumulation d'éléments au sein d'une communauté comme par exemple les espèces, des groupes fonctionnels, de l'espace fonctionnel, des branches phylogénétiques, etc. Une deuxième composante très répandue est la **régularité** qui a été proposée pour décrire la distribution des éléments (généralement les espèces ou les individus d'une communauté) au sein de la richesse. Pour la suite de cette thèse, la régularité ne fera référence qu'à la distribution des espèces (et non des individus) au sein d'un espace fonctionnel ou phylogénétique. Enfin, la **divergence** rend compte des différences entre espèces, qu'elles soient fonctionnelles ou phylogénétiques. La multiplication récente des indices de diversité est, entre autres, le résultat de la description de ces multiples composantes. Conceptuellement et mathématiquement, les différentes composantes sont indépendantes et complémentaires.

Au cours du temps, les programmes de suivi de la biodiversité ont vu leur nombre augmenter (Dornelas et al. 2014; Olsen et al. 1999). Cette augmentation vise à répondre à deux objectifs principaux. En premier lieu, un objectif scientifique dont le but ultime est de comprendre le comportement et la dynamique des systèmes étudiés (Yoccoz et al. 2001). Les suivis dans ce cas, peuvent se faire de deux façons différentes. La première consiste en des suivis expérimentaux permettant la maîtrise et la manipulation d'un (ou plusieurs) paramètre(s) du système. En comparant les observations faites à la suite des modifications induites par l'expérimentateur aux attendus théoriques, les hypothèses faites *a priori* de l'expérimentation peuvent être confirmées ou infirmées (Walters et Green 1997). Cependant, la manipulation d'un système n'est pas

toujours possible et les analyses rétrospectives des dynamiques temporelles permettent de tester des hypothèses en se basant sur les variations naturelles observées dans un système (Green 1979). C'est dans ce contexte que les changements globaux sont perçus comme des expériences *in natura*. D'autre part, un objectif de gestion vise à identifier l'état d'un système et fournir des informations sur les réponses du système aux pratiques de gestion (Yoccoz et al. 2001).

Faute de données disponibles sur leur dynamique, les communautés ont pendant longtemps été considérées comme des entités temporellement figées et les variations spatiales ont été largement utilisées comme substituts aux variations temporelles. Cependant, l'intérêt des gestionnaires pour l'étude des conséquences des politiques et des actions de gestion a favorisé le développement de programmes de suivi temporel des communautés permettant ainsi l'intégration de cette dimension dans les études à visée aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les suivis temporels des communautés permettent de répondre à plusieurs questions, parmi lesquelles :

- Comment les patrons spatiaux évoluent au cours du temps ?
- Comment la diversité mondiale, régionale et/ou locale évolue-t-elle au cours du temps ?
- Quel impact ont les changements environnementaux sur les patrons de diversité ?
- Quelles sont les conséquences des changements de diversité au cours du temps ?
- Les changements de diversité au cours du temps présentent-ils des patrons spatiaux particuliers ?
- Peut-on prédire la diversité future à l'aide des données actuellement disponibles ?
- Quels sont les processus déterminant la dynamique de la biodiversité ?

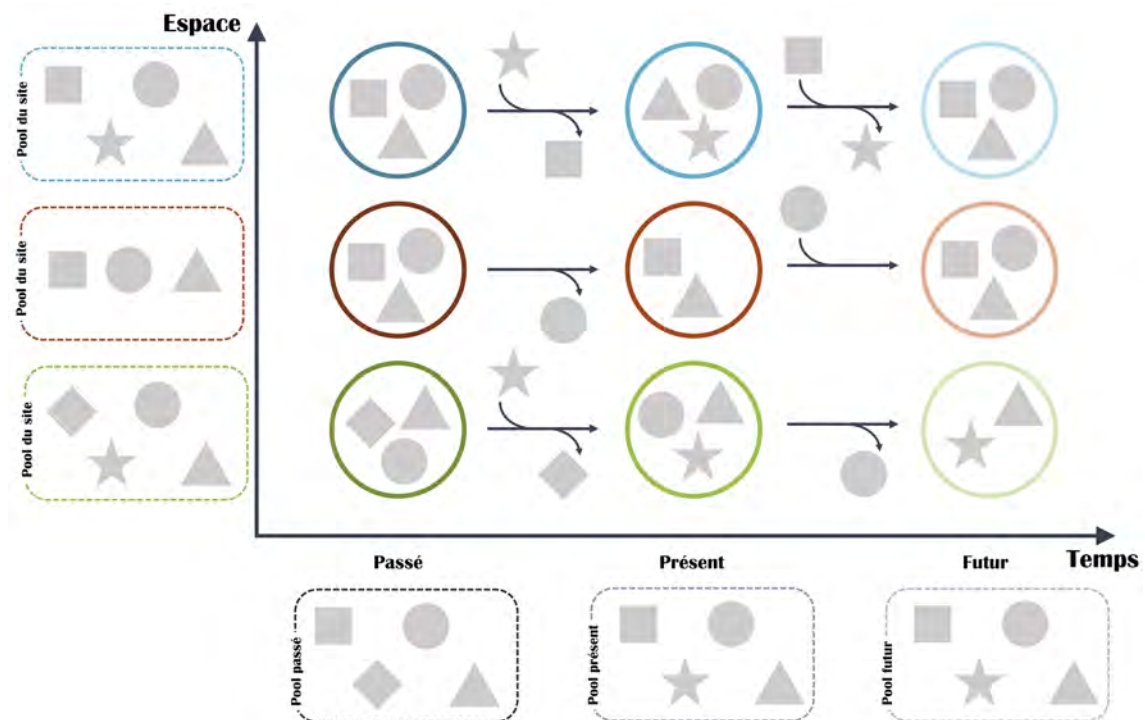


FIGURE 1.1 – Représentation de variations temporelles et spatiales potentielles et théoriques de trois communautés hypothétiques. Chaque cercle de couleur correspond à une communauté tandis que la luminosité correspond à la période à laquelle la communauté est représentée. Les espèces sont représentées par des symboles gris. Les communautés peuvent varier temporellement (selon l'axe X) ou bien spatialement (selon l'axe Y). Des espèces peuvent être perdues au cours du temps ou gagnées : par exemple, la communauté verte a gagné l'espèce "étoile" tandis que la bleue perdra cette même espèce.

Lorsqu'elles cherchent à comprendre la diversité des communautés, les études portent un certain soin à multiplier les communautés étudiées afin de limiter les biais dus à un faible nombre d'échantillon (les conclusions écologiques basées sur une unique communauté sont moins robustes que celles issues d'une centaine de communautés, par exemple). La même considération peut être évoquée pour les dynamiques spatiales. Plus particulièrement, lorsqu'elles sont considérées comme temporellement statiques, un seul

échantillon sera caractérisé. Or ceci peut mener à des conclusions éronnées (e.g. deux communautés sont différentes ou identiques alors que cet état n'est que transitoire). Par exemple, deux communautés historiquement identiques (communautés bleue et rouge) peuvent être affectées par différentes perturbations (e.g. introduction d'une espèce non-native, entraînant une forte compétition voire l'extinction locale d'espèces natives de la communauté bleue; perturbation physique pour la communauté rouge). La différenciation peut n'être que ponctuelle et transitoire si les communautés sont suffisamment résilientes (c'est-à-dire capables de revenir à leur état initial à la suite d'une perturbation). Cependant, sur l'unique base de la description contemporaine de la communauté, les prédictions de la composition auraient probablement différé selon la communauté considérée. A l'inverse, deux communautés historiquement différentes (communautés bleue et verte) peuvent devenir identiques à la suite de la colonisation par une espèce non-native par exemple, éliminant les espèces qui différenciaient les communautés dans le passé. La description contemporaine des deux communautés montre alors des compositions identiques. Cependant, tandis que l'espèce non-native peut réussir à coloniser la communauté dans un cas (communauté verte) entraînant la diminution de la diversité de la communauté, elle peut également échouer laissant ainsi la communauté revenir à son état initial (communauté bleue).

Pour conclure, de la même façon que les communautés varient spatialement (variation des pools d'espèces selon les sites), il apparait évident et trivial que les communautés varient également au cours du temps (variation des pools d'espèces selon les périodes de temps) et parfois de façon importante. Certains auteurs mettent une emphase particulière sur l'historique des invasions comme déterminant essentiel dans la composition contemporaine des structures, expliquant les différences de composition entre communautés formées à partir d'un même pool régional d'espèces (e.g. Chase 2003; Fukami 2010; Gleason 1926).

Une communauté : un simple nombre d'espèces ?

La description quantitative des communautés passe généralement par la mesure de la *biodiversité* qu'elles représentent (Encadré 1). L'intérêt porté à la biodiversité et plus particulièrement sa quantification par les institutions publiques et notamment académiques s'est renforcé simultanément à l'émergence de l'écologie de la conservation, car répondant à ses besoins concrets et logistiques. L'écologie de la conservation moderne se développe à partir du XVIII^e siècle, en particulier en Angleterre et en Écosse. Trois principes sont alors proposés comme piliers de ce pan de l'écologie moderne : l'Homme et ses activités endommagent l'écosystème planétaire; un devoir moral incombe à l'humanité contemporaine d'assurer à l'humanité future un système capable de subvenir à ses besoins; la Science a pour but de rendre possible ce devoir moral. Ces principes ont été appliqués rapidement à des échelles locales puis à des échelles plus larges dont une des premières manifestations est la création du parc national nord-américain du Yellowstone (Figure 1.2). Un problème majeur auquel sont confrontés les gestionnaires est le choix des systèmes à protéger, à restaurer et à conserver (e.g. Barroux 2016), choix nécessaire et obligatoire du fait des contraintes budgétaires (étant de plus en plus limitantes au cours du temps; Le Monde 2013). Pour faciliter ce choix, les gestionnaires ont globalement décidé de préserver les zones les plus riches, autrement dit les plus diverses. Comment définir ces zones? Que signifie, biologiquement parlant, plus riches? plus diverses? Une des définitions, de nos jours largement acceptée, de la diversité est la suivante : "la variété des formes vivantes, à tous les niveaux des systèmes biologiques (*i.e.*, de la molécule, de l'organisme, de la population, de l'espèce et de l'écosystème)" (Wilcox 1984). Ainsi, les espèces coexistant dans une communauté sont une forme de diversité, et la richesse spécifique (c'est-à-dire le nombre d'espèce) en est la mesure. En utilisant cette mesure de diversité, plusieurs points chauds (ou "*hotspot*") de diversité ont été définis (incluant également dans leur définition les menaces qui pèsent sur les espèces qu'ils abritent ainsi que la vulnérabilité de ces espèces; Figure 1.3), soulignant ainsi leur priorité dans les efforts de conservation à allouer à chaque zone de la planète.



FIGURE 1.2 – Le parc de Yellowstone, créé en 1872, est caractérisé entre autre par plus de 10000 sources d'eau chaude ainsi que plus de 200 geysers. Ces geysers abritent notamment la célèbre bactérie *Thermus aquaticus* capable de produire l'enzyme essentielle à l'amplification génétique de l'ADN, technique qui a permis l'essor du génie génétique.

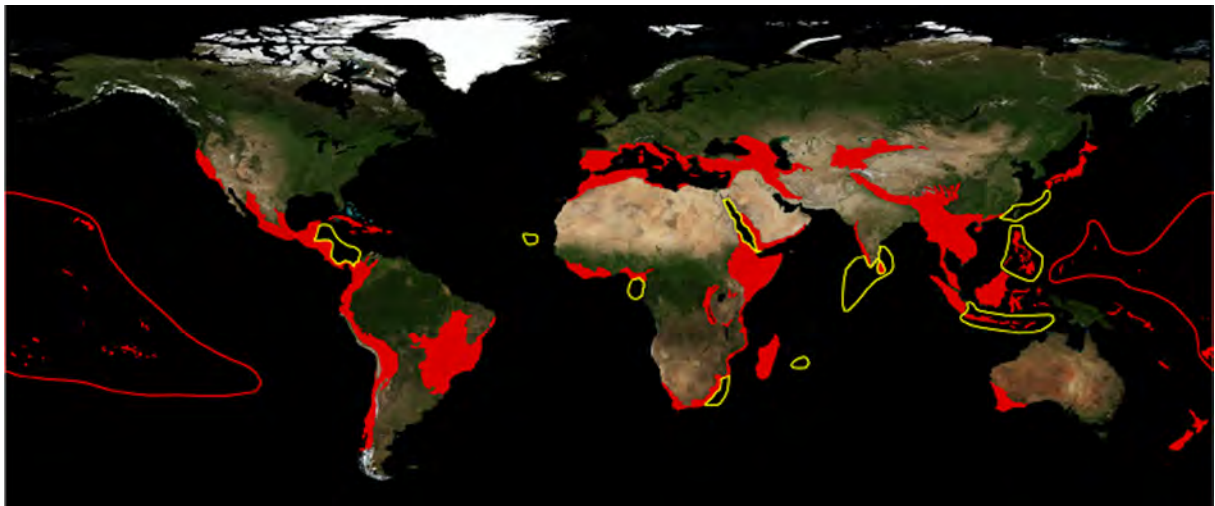


FIGURE 1.3 – Les points chauds de diversité ("hotspots"), initialement définis par Myers et al. (2000), terrestres et marins sont respectivement représentés en rouge et jaune. crédits Global landcover map ©ESA – MEDIAS France/Postel

La richesse spécifique est une mesure de la diversité taxonomique et parmi les plus critiquées des mesures de la biodiversité. D'une part, elle ne permet pas la prise en compte des abondances des différentes espèces coexistantes. Or un patron typique dans les abondances dans une communauté est maintenant bien connu : quelques espèces très abondantes et de nombreuses espèces rares (sur la base du nombre d'individus ; Hubbell 2001 ; MacArthur 1957 ; Preston 1948). L'hypothèse que les espèces abondantes, en matière de fonctionnement écosystémique, ont un rôle prépondérant, simplement du fait de leur abondance, a été démontrée et défendue (Grime 1998 ; Schwartz et al. 2000) bien que les espèces rares puissent également avoir un rôle important en dépit de leur faible abondance (cette hypothèse a été largement moins testée que la première ; mais voir Hector et al. 2001 ; Leopold 1986 ; Mouillot et al. 2013). En matière de conservation, les espèces rares peuvent être prises en compte de façon prépondérante, étant donné leur plus fort risque d'extinction. En effet, leurs faibles effectifs nécessitent



FIGURE 1.4 – Les espèces ingénieurs sont des espèces qui présentent des rôles fonctionnels particulièrement marqués. En effet, leur présence implique généralement des modifications de l'environnement fortes : le castor en construisant son terrier (en haut à gauche) modifie l'écoulement de l'eau et favorise la formation de retenues d'eau ; les forêts de kelp (à droite) permettent à de nombreuses espèces de poissons de prospérer en prodiguant un habitat, une source alimentaire et ou un lieu de reproduction ; les formations coralliennes (en bas à gauche) fournissent également un habitat à de très nombreuses espèces de poissons. Crédits Schmiebel ; Fascinating Universe ; Aquaimages

souvent des efforts de conservation plus soutenus que pour les espèces abondantes (e.g. le séquoia géant *Sequoiadendron giganteum*, la tortue luth *Demochelys coriacea*, le panda géant *Ailuropoda melanoleuca* ou encore la baleine bleue *Balaenoptera musculus*). Ainsi, de plus en plus communément, les abondances des espèces sont prises en compte dans les mesures de diversité lorsque la disponibilité de telles données le permet (e.g. Magurran 2013; Rao 1982; Shannon 1948; Simpson 1949). D'autre part, la diversité taxonomique fait une hypothèse majeure concernant les espèces d'une communauté : elles sont équivalentes (et donc interchangeables et remplaçables). Or, il apparaît, de façon intuitive, que toutes les espèces ne sont pas identiques et ont des caractéristiques qui leur sont propres comme par exemple les fonctions qu'elles assurent dans l'écosystème (le cas manifeste des espèces ingénieurs ; Figure 1.4) ou le potentiel évolutif qu'elles représentent. Ainsi, la définition de la diversité, à l'instar de celle de la communauté écologique, est en constante évolution, prenant en compte une multitude de notions.

Différentes facettes pour décrire les communautés

Bien que la description de la diversité au travers de la richesse spécifique a été une étape nécessaire en écologie, il apparaît désormais nécessaire de prendre en compte les différences entre espèces (Webb et al. 2002). Darwin (1859) a été un des premiers à considérer ces différences et leurs impacts sur les relations entre espèces en déclarant que deux espèces d'un même genre sont en compétition de manière plus importante que deux espèces de genres distincts. L'hypothèse sous-entendue par cette affirmation est que deux espèces du même genre, c'est-à-dire proches phylogénétiquement, partagent

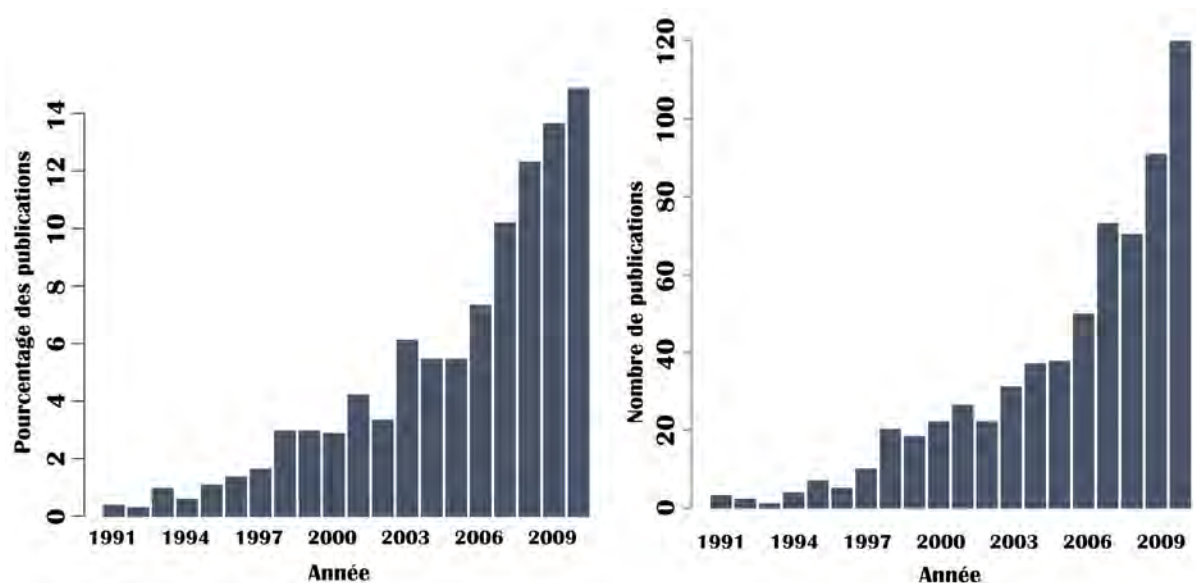


FIGURE 1.5 – Les facettes complémentaires à la facette taxonomique sont de plus en plus utilisées dans le but de décrire la diversité ainsi que la structure des communautés. A gauche : le pourcentage de publications accessibles depuis *ISI Web of Knowledge* en utilisant les mots clefs "*functional diversity*" et "*ecology*" par rapport au nombre de papiers publiés entre 1990 et 2010 en écologie (adapté de Cadotte et al. 2011). A droite : le nombre de publications accessibles *ISI Web of Knowledge* en utilisant les mots clefs "*phylogenetic*" ou "*phylogeny*" et "*community ecology*" (adapté de Mouquet et al. 2012).

des caractères phénotypiques similaires et ont des besoins et exigences écologiques proches (Blomberg et al. 2003; Losos 2008a), menant à une forte compétition pour les ressources (MacArthur et Edward 1967). Darwin semble être un des premiers à souligner que les espèces ne sont pas des entités indépendantes mais qu'au contraire, elles partagent certaines caractéristiques du fait de leur ancêtre commun, leur conférant des similitudes, plus ou moins fortes selon l'âge de l'ancêtre commun le plus récent (Darwin 1859; Felsenstein 1985). Ainsi, la prise en compte de la *diversité fonctionnelle* et/ou *phylogénétique* permet de s'affranchir des hypothèses d'équivalence et d'indépendance des espèces (Encadré 1). C'est pourtant seulement à partir des années 90 que ces deux facettes ont pris de l'importance dans les études de la biodiversité (e.g. Faith 1992; Keddy 1992; Weiher et Keddy 1995) et diverses raisons ont ensuite motivé l'essor de l'utilisation de ces différentes facettes de la biodiversité (Figure 1.5; Gerhold et al. 2015; Lopez et al. 2016; Webb et al. 2002). La diversité phylogénétique permet de quantifier l'histoire évolutive accumulée par les espèces coexistant (Harvey et Pagel 1991; Mace et al. 2003). La diversité fonctionnelle, quant à elle, mesure la diversité des traits en intégrant les caractéristiques des espèces telles que, entre autres, la physiologie, l'écologie ou la morphologie dans les mesures de diversité (Petchey et Gaston 2006; Violle et al. 2007).

Que ce soit la diversité fonctionnelle ou la diversité phylogénétique, les deux ont largement été développées et utilisées pour compléter la diversité taxonomique dans la définition des *hotspots* de diversité et plus généralement des patrons spatiaux de la diversité (e.g. Barbet-Massin et Jetz 2015; Davies et Buckley 2011; Mazel et al. 2014; Mouillot et al. 2016; Safi et al. 2011, 2013; Toussaint et al. 2016). De plus, en utilisant les différences entre espèces, il est possible d'estimer l'originalité d'une espèce; ce que les mesures de diversité taxonomique ne permettent pas (Crozier 1997; Isaac et al. 2007; Pavoine

et al. 2005; Redding et Mooers 2006; Violle et al. 2017). Le programme EDGE (*Evolutionary Distinct and Globally Endangered*) est un exemple concret de la prise en compte des différences, dans ce cas, phylogénétiques, entre les espèces pour aider à la hiérarchisation des efforts de conservation en donnant un poids plus important aux espèces les plus originales phylogénétiquement (c'est-à-dire avec très peu d'espèces proches relativement à d'autres taxa) et en danger d'extinction (Isaac et al. 2007). Un aspect intéressant de la diversité phylogénétique en matière de politiques de conservation est qu'elle permet d'appréhender le potentiel évolutif des espèces (Harvey et Pagel 1991; Mace et al. 2003). Ce potentiel évolutif est d'autant plus précieux qu'il représente un potentiel adaptatif aux changements globaux auxquels les espèces doivent actuellement faire face (e.g. Condamine et al. 2013; Forest et al. 2007). Dans une optique d'aide à la décision dans les politiques de conservation, la diversité fonctionnelle est également utile parce qu'elle permet d'appréhender le fonctionnement des écosystèmes et donc les services et biens prodigués par ces derniers (Díaz et Cabido 2001; Díaz et al. 2007; Hulot et al. 2000; Tilman et al. 1997). Le fonctionnement des écosystèmes correspond, entre autres, à l'ensemble des processus qui permettent aux différents cycles bio-géo-chimiques de se dérouler normalement. Par l'ensemble de ces cycles, les écosystèmes fournissent aux êtres vivants dont l'Homme de nombreux services et biens parmi lesquels la production alimentaire, la purification de l'eau et de l'air, un effet tampon de certaines perturbations (e.g. inondations), des services culturels et esthétiques, le recyclage de la biomasse morte, etc. La perte de ces services est largement préjudiciable d'un point de vue pécuniaire à l'humanité. Par exemple, l'activité des pollinisateurs a été estimée à environ 153 milliards d'euros en 2005, en considérant uniquement les principales cultures à but alimentaire (Gallai et al. 2009). Or, en Chine, et plus particulièrement dans les pommeraies du Sichuan, du fait de la déforestation mais également de l'utilisation massive de produits phytosanitaires (vraisemblablement nécessaire en raison de l'éradication de certains oiseaux insectivores mangeant des insectes nuisibles aux cultures), les effectifs d'insectes pollinisateurs ont spectaculairement chuté obligeant les agriculteurs à polliniser manuellement les arbres fruitiers (Thibault 2014), système précaire de pollinisation des plantes (Partap et Ya 2012). Cet exemple tristement célèbre de perte de services écosystémiques illustre l'intérêt économique (au-delà de la valeur d'existence intrinsèque des écosystèmes indépendante de toute vision capitaliste et consumériste de la nature) que l'humanité a à préserver les services écosystémiques (de Groot et al. 2012). Ainsi, la conservation de la diversité fonctionnelle peut aider à la conservation des systèmes ainsi que de leur fonctionnement dont nous dépendons. Il apparaît donc, dans une optique de conservation et de gestion de la biodiversité, nécessaire de protéger les zones riches taxonomiquement mais également fonctionnellement et phylogénétiquement.

Des patrons aux processus d'assemblage des communautés

Si la recherche est vue de façon dichotomique avec un aspect appliqué et son pendant fondamental, les diversités fonctionnelle et phylogénétique s'intègrent parfaitement dans ces deux démarches. En effet, dans le cadre de la recherche appliquée, ces deux facettes apportent une aide à la décision pour les politiques de conservation. En parallèle, et dans une optique de recherche fondamentale, les diversités fonctionnelle et phylogénétique, en décrivant les patrons de diversité, permettent de déterminer

les règles d'assemblage structurant les communautés (Encadré 2 ; Diamond 1975; MacArthur et Edward 1967; Mayfield et Levine 2010; Webb et al. 2002). Les études opposent généralement deux grands mécanismes , historiquement énoncés par Diamond (1975) : les filtres environnementaux et la limite à la ressemblance (en anglais, respectivement, "*habitat filtering*" et "*limiting similarity*"; Encadré 2; Drake 1990a,b, 1991; Keddy 1992). Bien qu'initialement envisagés comme deux processus mutuellement exclusifs, ils sont désormais appréhendés de façon plus nuancée et comme agissant simultanément, avec un processus généralement prépondérant par rapport à l'autre. Les mesures de diversité fonctionnelle et/ou phylogénétique permettent de quantifier l'équilibre entre ces deux processus depuis les patrons de diversité observés (Webb et al. 2002; Encadré 2). Plus précisément, lorsqu'une communauté est plus pauvre (du point de vue fonctionnel et/ou phylogénétique) qu'attendue étant donné le nombre d'espèces qu'elle regroupe, on observe une forte similitude entre les espèces. La théorie dit que dans ce cas, les filtres environnementaux ont sélectionné ces espèces, espèces étant les seules capables de vivre et de se maintenir dans les conditions environnementales rencontrées car possédant des traits particuliers le leur permettant (Encadré 2; Díaz et Cabido 2001; Grime 2002; Keddy 1992). A l'inverse, une communauté plus riche qu'attendu étant donné le nombre d'espèces qu'elle contient, c'est-à-dire que les espèces sont particulièrement différentes, est structurée par la limite à la ressemblance qui restreint les redondances de besoins des espèces en certaines ressources et les recouvrements de niches écologiques (Encadré 2; Ackerly et Cornwell 2007; Brown et al. 2000; MacArthur et Edward 1967).

Il est essentiel de noter que la détection de ses processus, se faisant grâce aux patrons de diversité, est nécessairement influencée par l'échelle spatiale à laquelle est faite l'étude (Kraft et al. 2007; Silvertown et al. 2006; Zobel 1997). Les filtres environnementaux agissent aussi bien à large échelle qu'à l'échelle locale et seront donc d'autant plus forts que l'échelle est large (Cornwell et al. 2006; Díaz et al. 1999). En effet, à mesure que l'échelle devient plus fine, la limite à la ressemblance augmente en intensité (Cavender-Bares et al. 2004; Slingsby et Verboom 2006). Ainsi, à une échelle locale, bien que les filtres environnementaux jouent toujours un rôle dans la structuration des communautés, leur effet est virtuellement plus faible du fait de la limite à la ressemblance.

Bien que ces problématiques s'inscrivent dans une science à visée plutôt fondamentale, leurs retombées peuvent être appliquées dans le cadre de l'écologie de la conservation (Encadré 2). En effet, une communauté fortement structurée par des filtres environnementaux est probablement particulièrement sensible à des changements des conditions abiotiques, qui pourraient atteindre des valeurs pour lesquelles les espèces n'ont pas la capacité de survivre (étant donné qu'elles ont été sélectionnées par l'environnement pour survivre à une gamme particulière de conditions environnementales). À l'inverse, une communauté structurée par la limite à la ressemblance pourra être peu impactée par des changements abiotiques importants, étant donné la large gamme des conditions environnementales à laquelle l'ensemble des espèces peut faire face. En revanche, l'invasion par des espèces généralistes peut potentiellement entraîner une forte compétition avec les espèces locales, ces dernières ayant des niches écologiques plutôt restreintes. Si ces espèces généralistes non natives ont, de surcroît une forte capacité de compétition, les espèces locales risquent de connaître d'importants déclin de populations voire des

extinctions locales.

ENCADRÉ 2. Les règles d'assemblage

Règle d'assemblage Il est désormais admis que les communautés ne sont pas de simples ensembles aléatoires d'espèces mais qu'au contraire, elles sont structurées selon certains processus appelés règles d'assemblage. Les deux règles communément considérées, contraignant la structure des communautés, sont les filtres environnementaux et la limite à la ressemblance. Les filtres environnementaux permettent uniquement la coexistence d'espèces dont les traits rendent possibles la survie et le maintien de leur population dans un environnement particulier. Les espèces qui peuvent survivre présentent alors des stratégies similaires d'adaptation au milieu (dans le cas de sélection stabilisante). À l'inverse, la limite à la ressemblance ne permet la coexistence seulement des espèces dont les caractéristiques sont différentes. Dans le cas où les niches écologiques de deux espèces sont très similaires, une des deux espèces éliminera l'autre du fait de ses capacités de compétition supérieures. La communauté structurée par la limite à la ressemblance sera donc composée d'espèces différentes dont les niches ne sont que très peu voire pas chevauchantes (Voir Encadré 2).

Le concept de règles d'assemblage comme processus structurant les communautés a initialement été proposé par Diamond (1975). Un peu moins de deux décennies plus tard, Keddy (1992) précise que l'objectif visé par la définition et la description des règles d'assemblage est de prédire les espèces qui coexisteront dans une région donnée pour un milieu spécifique. Finalement, il y a cinq ans, Götzenberger et al. (2012) propose de définir les règles d'assemblage comme l'ensemble des contraintes s'exerçant sur la coexistence des espèces.

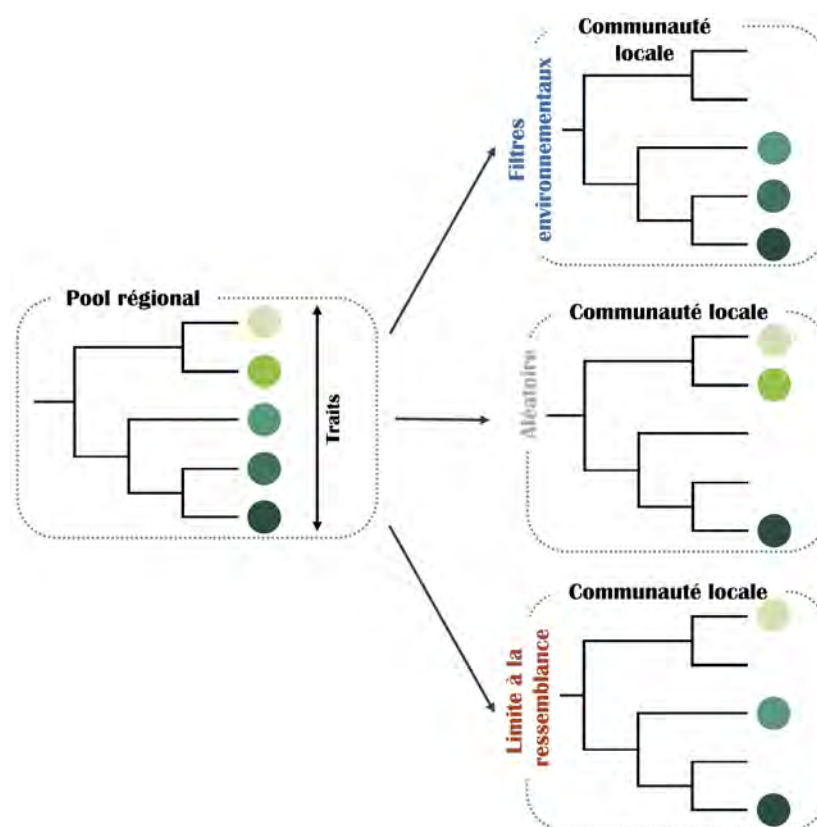


FIGURE 1.6 – L'ensemble régional des espèces est représenté à droite tandis que les communautés qui en sont issues sont représentées à gauche. Les cercles représentent les espèces, les couleurs sont des traits fonctionnels ; les deux étant distribués au sein d'une phylogénie. Les différences de couleur indiquent les différences de traits entre espèces.

Les patrons de diversité mis en évidence à une échelle locale sont le résultat de processus de sélection des espèces à partir d'un pool régional d'espèces. Chaque espèce est caractérisée par des traits fonctionnels ainsi que par une histoire évolutive particulière (i.e. relations de parenté avec les autres espèces). Dans le cas de conservatisme phylogénétique, les espèces phylogénétiquement proches présentent des traits similaires. Les deux forces qui sélectionnent les espèces depuis le pool régional sont les filtres environnementaux et la limite à la ressemblance. À partir des patrons de diversité, il est possible de déterminer

quel processus est le plus important. En particulier, lorsque les espèces se ressemblent fonctionnellement et phylogénétiquement (*i.e.* faible diversité), les filtres environnementaux sont le processus prédominant dans la structuration de la communauté. En effet, les conditions environnementales sont suffisamment rudes pour ne permettre qu'aux espèces possédant des caractéristiques particulières de survivre et de maintenir des populations pérennes dans un tel environnement. À l'inverse, des espèces particulièrement différentes fonctionnellement et phylogénétiquement qui coexistent dans une communauté (*i.e.* forte diversité) indiquent que la limite à la ressemblance est le principal processus déterminant la structure de la communauté. En effet, lorsque deux espèces dont les niches écologiques se chevauchent coexistent, la plus compétitive des deux aura tendance à mieux exploiter les ressources, éliminant ainsi l'espèce la moins compétitive. Cependant, la diversité observée permet d'inférer l'équilibre entre les deux processus : une faible (ou forte) diversité permet de conclure que la communauté est principalement (mais pas uniquement) structurée par les filtres environnementaux (ou la limite à la ressemblance). Lorsque la force de chacun des deux processus est équivalente, il est alors probable de détecter une diversité moyenne, patrons suggérant également une structuration aléatoire de la communauté à partir du pool régional. Les communautés structurées par les filtres environnementaux ne présentent qu'une faible gamme de stratégies pour faire face aux conditions environnementales dans lesquelles elles évoluent. Dans le cadre des changements globaux, les conditions deviennent plus sévères, diminuant d'autant plus le nombre de stratégies capables de survivre. À l'inverse, les communautés structurées par la limite à la ressemblance sont potentiellement peu sensibles aux changements dans les conditions abiotiques mais particulièrement vulnérables aux invasions biologiques par des espèces notablement compétitives. Ensemble, la description des patrons de diversité et la compréhension de processus qui les sous-tendent semblent utiles en matière de politiques de gestion et de conservation de la biodiversité.

Les diversités fonctionnelle et phylogénétique permettent de comprendre la façon dont sont formées les communautés à travers différents processus d'une part, et d'autre part, de hiérarchiser les zones géographiques à protéger, quant aux efforts de conservation ainsi que d'adapter ces efforts au regard des processus structurant les communautés.

Deux facettes équivalentes ?

Les diversités fonctionnelle et phylogénétique sont utilisées pour décrire les patrons de diversité et inférer les processus qui les gouvernent. En particulier, la diversité phylogénétique a longtemps été utilisée comme équivalent de la diversité fonctionnelle (*e.g.* Alexandrou et al. 2014; Allan et al. 2013). Historiquement, un des premiers exemples est celui de Darwin (1859) qui propose que des espèces du même genre (c'est-à-dire phylogénétiquement) subissent une compétition interspécifique plus forte que des espèces de genres distincts. Cette compétition résultant de la superposition des niches, l'hypothèse implicite faite par Darwin est que des espèces proches phylogénétiquement partagent des traits et des besoins écologiques similaires, hérités de leur ancêtre commun relativement récent (Losos 2008a). Ainsi, la distance phylogénétique entre espèces serait positivement corrélée avec la distance fonctionnelle entre celles-ci : les traits fonctionnels présenteraient alors un fort *signal phylogénétique* (Encadré 3). L'avantage d'une telle hypothèse est qu'elle permet de récolter des données uniquement pour construire la phylogénie des espèces d'intérêt qui englobera l'information portée par de nombreux traits dont les mesures sont coûteuses en temps et en argent voire impossibles (Gerhold et al. 2015). Cependant, le signal phylogénétique, et donc le signal en faveur du *conservatisme phylogénétique des traits* (Encadré 3) est généralement dépendant de l'échelle phylogénétique à laquelle il est testé (Cavender-Bares et al. 2006; Newton et al. 2007; Swenson et Enquist 2007; Swenson et al. 2006). En effet, à large échelle phylogénétique, les traits fonctionnels sont moins variables bien que le signal phylogénétique puisse être atténué du fait d'homoplasies, par exemple dans le cas où différentes lignées éloignées ont

vu leurs traits converger en raison de conditions environnementales similaires (Cavender-Bares et al. 2009). À l'inverse, à des échelles phylogénétiques plus fines, les traits peuvent être plus labiles entre espèces proches du fait de déplacement de caractères, de radiations adaptatives, de dérive génétique ou encore de sélection divergente à la suite de spéciation allopatrique (Cavender-Bares et al. 2009). Ainsi, le conservatisme phylogénétique n'est pas systématiquement observé ou du moins est très souvent dépendant des traits considérés (Blomberg et al. 2003; Losos 2008a) et un nombre croissant d'études souligne la labilité des traits dans les phylogénies à fine échelle phylogénétique (e.g. Losos et al. 2003; Pearman et al. 2008). Il apparaît ainsi nécessaire, lorsque la diversité phylogénétique est utilisée comme équivalent de la diversité fonctionnelle, de tester dans quelle mesure les niches écologiques et donc les traits qui les sous-tendent sont phylogénétiquement conservés (Losos 2008a). Dans le cas d'une absence de signal phylogénétique dans les traits fonctionnels, la diversité phylogénétique apparaît donc comme complémentaire de la diversité fonctionnelle (Gerhold et al. 2015; Lopez et al. 2016) permettant ainsi de décrire des patrons de diversité et de comprendre les processus sous-jacents à ces patrons spécifiquement pour les traits phylogénétiquement conservés. Finalement, la diversité phylogénétique peut être utilisée pour quantifier l'accumulation de l'histoire évolutive portée par un ensemble d'espèce. Il apparaît nécessaire néanmoins, lors d'inférences et de conclusions biologiques de prendre en compte les hypothèses sous-jacentes (et plus particulier la présence ou non de signal phylogénétique) à la façon dont est interprétée la diversité phylogénétique.

ENCADRÉ 3. Le conservatisme phylogénétique des traits : causes et conséquences

Signal phylogénétique Le signal phylogénétique permet d'établir la mesure dans laquelle les caractéristiques écologiques des espèces sont phylogénétiquement conservées. Lors du processus de spéciation, la nouvelle espèce partagera une grande partie de ses caractéristiques écologiques avec l'espèce ancestrale dont elle issue. Ainsi, les espèces phylogénétiquement proches sont écologiquement proches. Dans ce cas de **conservatisme phylogénétique** des traits, le signal phylogénétique observé est fort. Cependant, les caractéristiques évoluent du fait de nombreuses contraintes environnementales et des **homoplasies** (e.g. convergences évolutives, réversion, etc.) sont régulièrement observées. Ces homoplasies tendent à diminuer le signal phylogénétique indiquant que deux espèces phylogénétiquement proches ne le sont pas nécessairement du point de vue de leurs caractéristiques écologiques. C'est du fait du signal phylogénétique fort observé pour certains traits que de nombreuses études utilisent la diversité phylogénétique comme substitut de la diversité fonctionnelle (Voir Encadré 3).

Depuis les années 2010, un intérêt grandissant est porté au conservatisme phylogénétique des traits. En 2011, 55% des études répertoriées dans *Google Scholar* sur ce sujet (soit 664 articles) ont été publiées entre 2009 et 2011 (Crisp et Cook 2012). La notion de conservatisme, aussi parfois appelée inertie phylogénétique (e.g. Shanahan 2011) est définie comme la tendance qu'ont les espèces à maintenir constants les traits liés à leur niche écologique au cours de l'évolution (i.e. des événements de spéciation et à une échelle temporelle macroécologique) (Ackerly 2003; Cooper et al. 2011; Harvey et Pagel 1991; Wiens et al. 2010). Le conservatisme des traits liés de la niche écologique des espèces détermine donc les environnements physiques dans lesquels les clades peuvent se développer, les aires géographiques jusqu'auxquelles elles peuvent disperser ainsi que la nature des barrières écologiques à leur dispersion (Wiens 2004). À l'inverse, l'évolution des traits permet aux espèces de coloniser de nouveaux habitats et/ou de subsister dans des zones soumises à des changements environnementaux (Wiens 2004). Il apparaît donc que aussi bien le conservatisme que l'évolution des traits doivent être considérés dans l'étude de l'histoire biogéographique des clades (Wiens 2004).

Par définition, le conservatisme phylogénétique concerne des traits héritable et définissant la niche écologique (Crisp et Cook 2012). Le conservatisme de trait ne peut être nul, même lorsque les traits évoluent selon un mouvement Brownien (Derrickson et Ricklefs 1988; Losos 2011). En effet, le mouvement Brownien permet de modéliser la dérive génétique dans l'évolution des traits. Or, bien que les traits évoluent de façon aléatoire, les espèces héritent des caractéristiques de leur ancêtres : deux espèces phylogénétiquement proches seront donc écologiquement similaires (*i.e.* signal phylogénétique observé dans les traits), sans qu'aucune contrainte particulière ne s'exerce sur l'évolution des traits. Certains auteurs proposent de ne considérer le conservatisme phylogénétique uniquement quand le signal phylogénétique détecté est significativement supérieur à celui observé sous mouvement Brownien (Losos 2008a,b, 2011). Cependant, la plupart des mesures de conservatisme phylogénétique des traits sont en réalité des mesures de signal phylogénétique (c'est-à-dire sans le comparer à un attendu sous mouvement Brownien).

Actuellement, un débat autour de la vision du conservatisme a lieu dans le but de déterminer si le conservatisme phylogénétique est un patron ou un processus. Considérer le conservatisme comme un patron est équivalent à l'appréhender comme le résultat de différents processus (Crisp et Cook 2012; Losos 2008a), la phylogénie d'un clade et donc l'évolution des traits de ce clade étant eux même le résultat de différents processus (Losos 2011). A l'inverse, appréhender le conservatisme comme un processus est équivalent à le définir comme la cause de patrons (Wiens et al. 2010). Fondamentalement, les deux visions ne sont pas antinomiques et le conservatisme peut être vu comme le résultat de différents processus, lui-même ayant des conséquences (et donc agissant comme un processus).

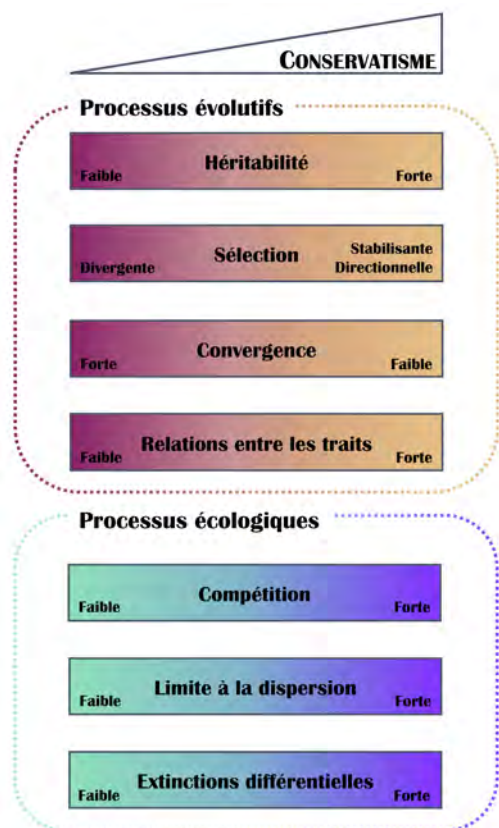


FIGURE 1.7 – Lorsque le conservatisme phylogénétique des traits est appréhendé comme un patron, les études dont il est objet visent entre autre à comprendre les processus dont résulte ce patron. Tandis que certains processus évolutifs et écologiques favorisent le conservatisme phylogénétique, d'autres peuvent au contraire le diminuer (adapté de Crisp et Cook 2012).

→ Causes évolutives

La divergence entre deux lignées, potentiellement due à la dérive génétique, implique donc un signal phylogénétique qui peut être, selon son intensité, considéré comme révélateur d'un conservatisme phylogénétique des traits. Cependant, ce dernier varie considérablement selon les traits et les clades (*e.g.* Losos 2008a; Swenson et Enquist 2007), indépendamment du signal phylogénétique basal inévitable dû à la dérive génétique, indiquant d'autres processus à l'œuvre ; à noter que dans ce cas, le conservatisme est compris comme patron.

Une sélection stabilisante ou directionnelle sur des traits fortement liés à la survie favorise le conservatisme phylogénétique. Par exemple, des traits morphologiques tels que la présence d'ailes chez les oiseaux sont fortement maintenus dans ce clade riche pendant plusieurs dizaines de millions d'années, illustrant le conservatisme phylogénétique. Cependant, dans le cas où cette adaptation n'est plus adaptative, le trait

historiquement conservé peut être rapidement perdu. À l'inverse, par définition, une sélection divergente prévient l'apparition de conservatisme phylogénétique pour un trait.

Les convergences évolutives correspondent à l'apparition d'homoplasies (*i.e.* trait identique chez deux clades bien que ce dernier ne soit pas issu d'un ancêtre commun) chez deux clades phylogénétiquement éloignés dues à une adaptation à des contraintes similaires. Ainsi, les homoplasies tendent à diminuer le conservatisme phylogénétique des traits.

Enfin, un autre processus pouvant favoriser le conservatisme phylogénétique des traits est l'ensemble des relations entre les traits. En effet, si deux traits sont fortement liés et qu'un des deux est nettement conservé, alors le second le sera également (Crisp et Cook 2012).

→ Causes écologiques

La compétition entre deux espèces phylogénétiquement proches, de façon analogue à la sélection naturelle directionnelle ou stabilisante, peut également mener à un conservatisme phylogénétique. La lumière est, par exemple, une ressource largement limitante pour les communautés végétales forestière. Les espèces les plus à même de survivre dans un environnement fortement compétitif seront les espèces les plus hautes (Mayfield et Levine 2010).

La dispersion peut jouer un rôle important dans le conservatisme de traits. En effet, lorsque les espèces phylogénétiquement proches ne peuvent pas coloniser de nouveaux milieux très distants (du fait de barrières à la dispersion ou en raison de l'impossibilité anatomique et/ou métabolique de disperser), elles sont contraintes par des conditions environnementales similaires. Ainsi, ces espèces phylogénétiquement proches présentent des traits similaires, c'est-à-dire un fort conservatisme phylogénétique des traits (Crisp et Cook 2012). Les extinctions différentielles peuvent résulter en un conservatisme phylogénétique artefactuel. Par exemple, un trait, sous sélection divergente, peut se différencier au cours du temps. Si à la suite de cette différenciation se produit une forte modification des conditions environnementales, une partie seulement des espèces pourra persister, résultant en une faible variabilité du trait en question. En effet, les espèces incapables de survivre auront été éliminées, menant à un apparent conservatisme phylogénétique (Crisp et Cook 2012).

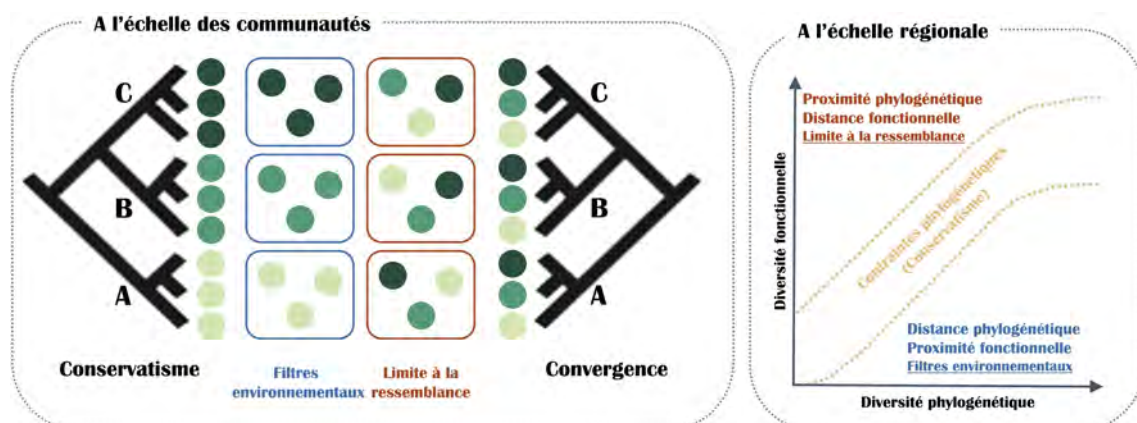


FIGURE 1.8 – Lorsque le conservatisme phylogénétique des traits est appréhendé comme un processus, il est nécessaire d'en tenir compte dans l'interprétation des patrons de diversité observés, aussi bien à l'échelle locale (figure à gauche; adaptée de Emerson et Gillespie 2008) que globale (figure à droite; adaptée depuis Safi et al. 2011).

Bien que lui-même pouvant être défini comme un patron, le conservatisme peut également être lui-même la cause de patrons (Wiens et al. 2010). La prise en compte de ce processus devient alors essentielle pour une interprétation correcte de certains patrons, tels que la structure des communautés. À l'échelle locale, que les communautés soient structurées par les filtres environnementaux ou par la limite à la ressemblance, si les traits fonctionnels sont conservés, le même processus sera inféré que ce soit à partir de la diversité phylogénétique ou de la diversité fonctionnelle. En revanche, si les traits ne sont pas conservés phylogénétiquement, l'analyse des patrons de diversité phylogénétique doit être précautionneuse. Lorsque les filtres environnementaux sont la principale force structurante d'une communauté, les espèces se ressemblent du point de vue fonctionnel mais sont éloignées du point de vue phylogénétique. Il est important de noter que si les convergences de ce trait ne sont pas régulières, le patron de diversité phylogénétique devient alors aléatoire. À l'inverse, lorsque la limite à la ressemblance est le principal processus structurant une communauté, les espèces présentent des traits fonctionnels différents (*i.e.* forte diversité fonctionnelle). Deux cas sont possibles : soit les espèces appartiennent toutes au même clade (par exemple, le clade A) soit elles

appartiennent à des clades différents (par exemple, les clades A et B ou les clades A, B et C sont deux possibilités). Ainsi, dans un cas, les patrons de diversité phylogénétique sont facilement interprétables, tandis que dans l'autre cas, l'interprétation doit être prudente, d'autant plus que les convergences ne sont pas nécessairement aussi claires (et caricaturales) que présentées dans la Figure 1.8.

A l'échelle régionale (i.e. à l'échelle de l'ensemble des communautés), le conservatisme phylogénétique va également influencer sur la relation entre diversité fonctionnelle et diversité phylogénétique. S'il est fort, la relation entre les deux diversités devrait être confondue avec la première bissectrice. En revanche, s'il est faible (i.e. dans le cas de convergences évolutives), les communautés se placeront à la fois au-dessus et au-dessous de la première bissectrice selon qu'elles sont, respectivement, structurées par la limite à la ressemblance ou bien par les filtres environnementaux. Lorsque les communautés présentent une forte diversité fonctionnelle étant donné leur diversité phylogénétique, on peut parler de surplus fonctionnel. Ce surplus peut indiquer la limite à la ressemblance comme principale force structurante mais également une forte hétérogénéité environnementale (sélectionnant de nombreux traits, chacun adapté aux microenvironnements rencontrés par la communauté) ou une évolution rapide des traits. À l'inverse, lorsqu'une communauté présente une faible diversité fonctionnelle étant donné la diversité phylogénétique qui y est observée, on peut parler de déficit fonctionnel. Le déficit indique alors une forte structuration par les filtres environnementaux mais également une forte homogénéité des conditions environnementales ainsi qu'une évolution lente des traits.

Au-delà des facettes, des composantes complémentaires de la diversité

La diversité peut être appréhendée et caractérisée à travers l'utilisation de différentes facettes : taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique. Mais elle ne se résume pas pour autant uniquement à la richesse d'une de ces facettes. En effet, différentes composantes ont été proposées pour décrire la diversité (Encadré 1, Figure 1.9) : la *richesse*, la *régularité* et la *divergence* étant les principales utilisées (Mason et al. 2005; Mouchet et al. 2010; Pavoine et Bonsall 2011; Tucker et al. 2016; Villéger et al. 2008). La richesse se mesure généralement en nombre d'espèces quand il s'agit de richesse taxonomique, en volume occupé dans un espace fonctionnel quand il s'agit de richesse fonctionnelle (e.g. Villéger et al. 2008) ou en longueur de branches d'arbres phylogénétique lorsqu'il s'agit de richesse phylogénétique (e.g. Faith 1992; Figure 1.9). La richesse est une composante commune à toutes les facettes de la diversité et de nombreuses études se basent sur cette mesure de la diversité pour décrire les patrons de diversité (e.g. Cadotte et al. 2012; Cumming et Child 2009; Paquette et Messier 2011).

Parce qu'elle permet d'intégrer la distribution des espèces et éventuellement de leurs abondances au sein d'un volume fonctionnel ou d'un arbre phylogénétique, la régularité est également une composante largement utilisée. Dans sa version taxonomique, la régularité correspond à la distribution des abondances, autrement dit du nombre d'individus de la communauté, entre les différentes espèces. Quand elle est fonctionnelle ou phylogénétique, la régularité décrit la distribution des individus et/ou des espèces dans l'espace fonctionnel ou le long de la phylogénie (Figure 1.9). La divergence est une composante définie uniquement pour les diversités fonctionnelle et phylogénétique étant basée sur les différences fonctionnelle ou phylogénétique entre espèces. Elle mesure la variabilité des positions des espèces au sein de l'espace fonctionnel ou le long de la phylogénie (Mason et al. 2005; Tucker et al. 2016; Villéger et al. 2008; Figure 1.9).

Les différentes composantes de la diversité sont complémentaires ainsi que mathématiquement et biologiquement indépendantes et leur utilisation simultanée permet une meilleure compréhension de la structure des communautés. En effet, la richesse permet de quantifier la diversité, la régularité

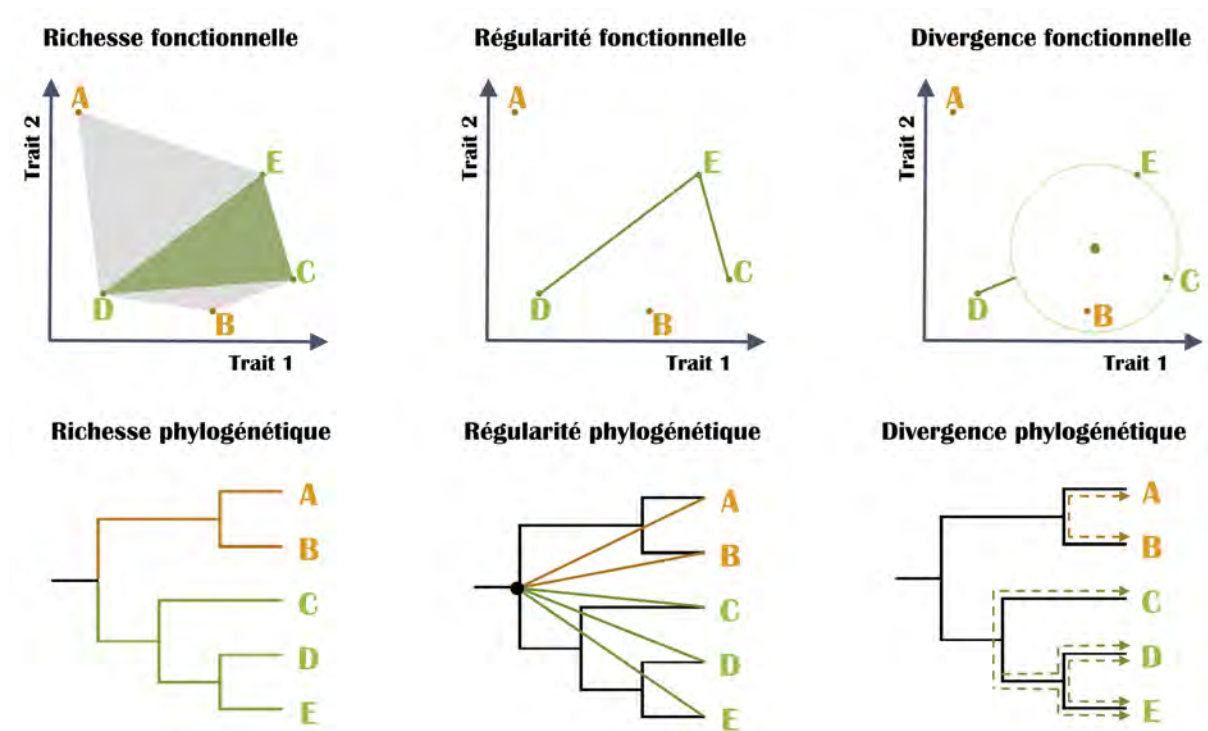


FIGURE 1.9 – Représentation schématique des trois composantes qui seront utilisées dans la suite de cette thèse : la richesse (première colonne), la régularité (deuxième colonne) et la divergence (troisième colonne) pour les facettes fonctionnelle (première ligne, adapté depuis Villéger et al. (2008)) et phylogénétique (seconde ligne, adapté depuis Tucker et al. (2016)) de la diversité. Dans ce cas extrêmement simplifié, cinq espèces composent le pool régional et se divise en deux communautés : la première constituée des espèces A et B (en orange) et la seconde composée des espèces C, D et E (en vert). La diversité fonctionnelle est décrite par deux traits fonctionnels. Dans le cas présent, la diversité fonctionnelle ne peut être définie pour la première communauté (en orange), le nombre d'espèce étant égal au nombre de dimensions de l'espace fonctionnel. La richesse fonctionnelle est déterminée par les espèces dont les traits ont des valeurs extrêmes. La régularité fonctionnelle est appréhendée comme la régularité des distances entre espèces au sein de l'espace fonctionnel ; dans notre cas, la régularité des segments reliant les espèces à leur plus proche voisin. Enfin, la divergence fonctionnelle permet de considérer la distance des espèces par rapport au centre de gravité de l'espace fonctionnel occupé par la communauté. Les mêmes composantes peuvent être quantifiées et décrites pour la facette phylogénétique de la diversité. La richesse phylogénétique permet de quantifier les différences phylogénétiques entre espèces au sein d'une communauté. La régularité phylogénétique permet de décrire la régularité avec laquelle sont distribuées les espèces d'une communauté dans la phylogénie. Enfin, la divergence phylogénétique permet d'appréhender les distances entre espèces.

permet de décrire la façon dont les espèces sont réparties dans cette richesse tandis que la divergence permet décrire les espèces les unes par rapport aux autres, au sein de cette richesse.

1.2 | Les communautés et leur environnement

Le déterminisme des communautés par leurs environnements physique et biologique

Les communautés peuvent donc être décrites de multiples façons pour indiquer la mesure dans laquelle elles diffèrent d'un ensemble aléatoire d'espèces et reflètent le résultat de processus particu-

liers, liés à l'environnement physique mais également biologique (*i.e.* biotique), dans lesquels elles évoluent (Weiher et Keddy 1995).

L'hypothèse de prédominance du stress (SDH; "*stress dominance hypothesis*" en anglais; Encadré 4) a été formulée par Weiher et Keddy (1995) bien que de potentiels mécanismes sous-jacents aient été proposés une décennie plus tôt (Thiery 1982). Elle se base sur la notion de sévérité des conditions environnementales en tant que déterminant de la diversité des communautés. La sévérité abiotique est une caractéristique environnementale compliquée à appréhender et à décrire du fait que seul ses effets peuvent être quantifiés et est donc relative aux organismes considérés (Thiery 1982). Lorsque les conditions environnementales sont rudes, la diversité attendue est plus faible que dans des conditions favorables étant donné que peu d'organismes sont capables de faire face à de telles conditions. Pour ce faire, elles doivent soit être spécifiquement adaptées à ce genre de conditions soit être tolérantes à une large gamme de conditions (Clavero et al. 2004). À l'inverse, des conditions abiotiques favorables permettent à un large nombre d'espèces de prospérer. Ainsi, le long d'un gradient de sévérité environnementale, la diversité devrait diminuer, indiquant une prédominance des filtres environnementaux croissante par rapport à la limite à la ressemblance. Plusieurs études ont mis en évidence des résultats en adéquation avec les prédictions faites à partir de cette hypothèse, que ce soit pour la diversité fonctionnelle ou la diversité phylogénétique. Par exemple, Kluge et Kessler (2011) ont montré que les communautés de fougères épiphytes présentaient une diversité fonctionnelle plus faible dans des conditions rudes comme un milieu sec à faible altitude ou un environnement gelé de haute-altitude. Leurs travaux ont montré qu'à l'inverse à des altitudes intermédiaires, c'est-à-dire où les conditions sont favorables au développement des fougères épiphytes, la diversité était maximale (Kluge et Kessler 2011). De la même façon, Graham et al. (2012) ont montré que les communautés de colibris étaient phylogénétiquement plus pauvres dans les environnements rudes que dans les plaines humides, milieu considéré comme ancestral. Cependant, si trop d'espèces peuvent coexister, les conditions biotiques (c'est-à-dire les interactions entre espèces), et en particulier la compétition, risquent de réduire le nombre d'espèces capables de coexister aux espèces les plus compétitives (MacArthur et Edward 1967; Thiery 1982). En considérant uniquement la diversité taxonomique, et en particulier la richesse spécifique, la compétition devrait restreindre la diversité lorsque les conditions environnementales sont favorables. Ainsi la relation entre sévérité environnementale et diversité devrait suivre une courbe en cloche (hypothèse de la perturbation intermédiaire; Eggeling 1947; Grime 2006; Watt 1947). En revanche, au regard des diversités fonctionnelle et/ou phylogénétique, les espèces, bien qu'en faible nombre, devraient maximiser leurs différences pour limiter les chevauchements de niches et donc la compétition. Ainsi, dans des milieux favorables, les communautés devraient présenter une faible diversité taxonomique mais une forte diversité fonctionnelle et/ou phylogénétique, du fait de l'environnement biotique et en particulier de la compétition. Par exemple, Machac et al. (2011) ont mis en évidence que les communautés de fourmis de trois systèmes montagneux américains tempérés étaient effectivement pauvres phylogénétiquement à haute altitude (*i.e.* dans des environnements contraignants) mais riches phylogénétiquement à basse altitude, indiquant que tandis que les filtres environnementaux ont une importance croissante quand la sévérité environnementale augmente, l'influence de la limite à la ressemblance sur la structure des

communautés augmente au fur et à mesure que l'environnement devient favorable.

ENCADRÉ 4. La relation Environnement – Diversité

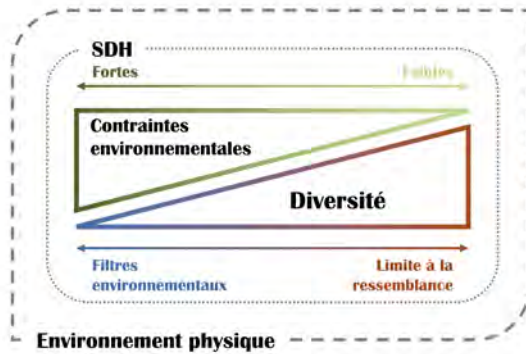
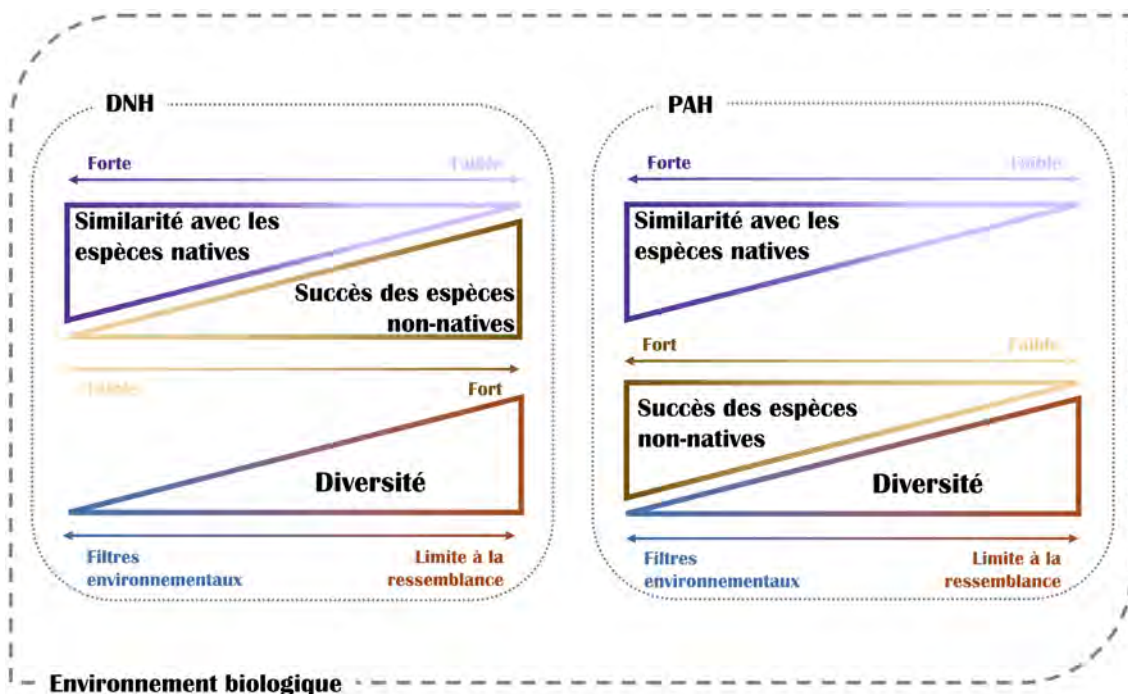


FIGURE 1.10 – Différents facteurs peuvent influencer la diversité, qu'ils soient physique (*i.e.* abiotique) ou biologique. Entre autres, les contraintes environnementales et les espèces non-natives représentent deux forces déterminantes dans la structuration des communautés. Ces deux composantes de l'environnement sont reconnues depuis longtemps comme des déterminants majeurs de la variabilité spatiale de la diversité. Cependant, leur dynamique temporelle et leurs impacts sur la variation de la diversité au cours du temps n'ont été que peu explorés.



Hypothèse de prédominance du stress L'hypothèse de prédominance du stress (SDH) propose d'expliquer la relation entre diversité et environnement. Plus particulièrement, les conditions environnementales lorsqu'elles sont dures et rigoureuses résultent en une diversité moindre. La SDH a initialement été proposée pour décrire la relation entre la diversité taxonomique et l'environnement. Néanmoins, elle est transposable aux autres facettes de la diversité, qui permettent d'ailleurs une meilleure compréhension du mécanisme sous-jacent : les conditions environnementales difficiles entraînent une sélection forte en faveur des traits permettant la survie et le maintien des espèces dans de tels environnements (*i.e.* renforcement des filtres environnementaux en tant que force structurante des communautés).

Casse-tête de Darwin sur l'acclimatation Le casse-tête de Darwin sur l'acclimatation (DNC) réunit deux hypothèses proposées par Darwin (1859) et qui visent à expliquer le succès des colonisations par des espèces non-natives. L'hypothèse d'acclimatation de Darwin (DNC) propose que les espèces non-natives dont les colonisations sont probantes sont les espèces dont la niche écologique est significativement différente de celle des espèces autochtones. Ainsi, les espèces n'entrent pas en compétition

entre elles. La seconde, l'hypothèse de pré-adaptation (PAH) propose, à l'inverse, que les espèces non-natives auront d'autant plus de chances de réussir la colonisation de nouvelles communautés que leurs caractéristiques écologiques sont proches de celles des espèces natives. En effet, les traits partagés représentent la capacité à survivre dans les futurs environnements et donc de s'y établir de façon pérenne. Certains travaux proposent de considérer ces hypothèses comme dépendantes de l'échelle spatiale ou encore de l'étape du processus d'invasion dans laquelle se trouve la communauté.

Tout le long de ce manuscrit, l'environnement physique est défini comme l'environnement abiotique tandis que l'environnement biologique (ou biotique) est celui qui est défini par les interactions avec la composante biotique de l'écosystème.

Ces deux composantes d'un écosystème (*i.e.* biotique et abiotique) sont reconnues comme des facteurs déterminants de la structure des communautés. En particulier, l'hypothèse de prédominance du stress (SDH) relie l'environnement physique et la structure des communautés. Un environnement physique stressant et contraignant devrait limiter la diversité (Figure 1.10). Une faible diversité indiquant une forte influence des filtres environnementaux sur la structure des communautés, les communautés de milieux contraignants devraient être principalement structurées et façonnées par les filtres environnementaux, davantage que les communautés de milieux plus cléments et favorables. En parallèle, les invasions par les espèces non-natives peuvent avoir un profond impact sur la diversité des communautés colonisées. Selon l'hypothèse d'acclimatation de Darwin (DNH), les espèces non-natives tendent à augmenter la diversité des communautés en augmentant les dissimilarités entre les espèces de la communauté (Figure 1.10). En effet, seules les espèces dont les caractéristiques sont éloignées de celles des espèces natives parviennent à coloniser de nouveaux habitats et plus particulièrement en limitant les interactions négatives avec les espèces natives. Ainsi, selon cette hypothèse, les espèces non-natives renforcent le signal indiquant que la limite à la ressemblance est la principale force structurant les communautés (Figure 1.10). A l'inverse, l'hypothèse de pré-adaptation (PAH) propose que les espèces non-natives favorisent le signal indiquant que les filtres environnementaux sont le principal processus structurant les communautés (Figure 1.10). En effet, les espèces non-natives capables de coloniser de nouveaux environnements sont celles dont les traits permettent leur survie et leur maintien.

Ces hypothèses (*i.e.* SDH, DNH et PAH) sont généralement étudiées au travers d'un gradient spatial (*i.e.* comparaison de deux communautés dont les conditions biologiques et/ou physiques diffèrent). Cependant, les gradients spatiaux et temporels sont potentiellement transposables. En effet, plutôt que comparer des communautés qui diffèrent géographiquement, il est aussi possible de se concentrer sur les différences au cours du temps. Ces différences sont d'autant plus marquées que l'ensemble de la planète subit de profondes modifications aussi bien biologiques (*e.g.* invasions biologiques, crise de la biodiversité) que physique (*e.g.* changement climatique, urbanisation).

Tandis que la SDH concerne l'environnement physique dans lequel les espèces évoluent, le *casse-tête de Darwin sur l'acclimatation* ("*Darwin's naturalization conundrum*" en anglais; DNC; Encadré 4) se rapporte à l'influence des invasions biologiques sur la structure des communautés et donc à leur environnement biotique (Diez et al. 2008; Thuiller et al. 2010). Le DNC propose deux mécanismes pour expliquer des patrons opposés observables à la suite de l'invasion d'une communauté par une espèce non-native. Les espèces les plus aptes à coloniser des communautés sont celles dont la similarité fonctionnelle et/ou phylogénétique avec les espèces autochtones est faible (*Hypothèse d'acclimatation de Darwin* ou "*Darwin's Naturalization Hypothesis*", DNH; Encadré 4; Darwin 1859; Elton 1946; Rejmánek 1996; Sandlund et al. 2001). En effet, une forte différence peut d'une part, limiter le partage d'ennemis ou de pathogènes communs (Diamond et Case 1986; Levine et al. 2004; Liu et Stiling 2006) et d'autre part, limiter le recouvrement de niche et donc la compétition interspécifique (Case 1990; Chesson 2000), augmentant le signal de limite à la ressemblance détecté grâce aux patrons de diversité. A l'inverse, les espèces non-natives ne peuvent survivre dans un environnement trop différent de celui auquel elles sont adaptées et il est probable qu'elles partagent donc des caractéristiques écologiques avec les espèces natives : c'est l'*hypothèse de préadaptation* ("*preadaptation hypothesis*" en anglais; PAH; Encadré 4; Daeh-

ler 2001; Darwin 1859; Ricciardi et Mottiar 2006; Thuiller et al. 2010). Ainsi, à la suite d'une invasion, la diversité fonctionnelle ou phylogénétique devrait augmenter de façon moindre par rapport à la diversité taxonomique (qui elle augmente) du fait d'une ressemblance augmentée entre les espèces, augmentant le signal de filtres environnementaux comme principaux facteurs structurant la communauté. Bien que ces deux hypothèses semblent contradictoires, certains auteurs suggèrent qu'un équilibre existe entre ces deux mécanismes qui pourraient dépendre de l'échelle spatiale à laquelle les études sont faites (Carboni et al. 2013; Diez et al. 2008; Thuiller et al. 2010), de l'étape du processus d'invasion dans laquelle se trouve le système étudié (Pellock et al. 2013) ainsi que du temps depuis lequel l'espèce non-native est installée dans la communauté (Li et al. 2015).

Les changements globaux : des changements planétaires multifactoriels

Bien qu'il n'y ait aucune définition officielle des changements globaux, les caractéristiques reconnues semblent être une échelle planétaire, une dynamique rapide, un impact profond sur les cycles et processus naturels ainsi que l'Homme et ses activités en tant que causes ou du moins catalyseurs de ces changements (Steffen et al. 2007). Certaines études attribuent une telle responsabilité dans ces changements aux activités humaines que la création d'une nouvelle ère géologique, l'Anthropocène, a été proposée comme commençant au xix^e siècle avec le début de l'industrialisation (Steffen et al. 2007). Les changements globaux incluent différentes composantes parmi lesquelles le changement climatique, les modifications des cycles de l'azote et du phosphore, l'urbanisation, la pollution, la crise de la biodiversité ou encore les invasions biologiques (Steffen et al. 2011). L'écosystème planétaire est un système complexe où les changements abiotiques peuvent résulter en des pertes de biodiversité, eux même entraînant une perte des processus et fonctions écosystémiques qui permettent la viabilité des populations humaines. Dans un souci de pérennité de la société humaine dans des conditions similaires aux conditions contemporaines, il apparaît donc essentiel de comprendre les impacts des changements globaux sur la biodiversité, à travers l'étude des réponses des différentes facettes, afin d'appréhender au mieux leurs conséquences.

Le changement climatique est une des composantes les plus étudiées des changements globaux et probablement, historiquement la première, dans une optique de caractérisation de l'influence des activités humaines sur l'environnement (*e.g.* The White House 1965). En particulier, son étude a mené à la création du Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC) en 1988, dont le travail a été récompensé par un prix Nobel de la Paix en 2007, soulignant de fait les enjeux écologiques, politiques et sociétaux qu'implique le changement climatique (GIEC et al. 2014). Depuis les années 1880, une hausse des températures globale a été observée à l'échelle planétaire d'environ 0,85°C (Figure 1.11; GIEC et al. 2014). Ce réchauffement est accompagné d'augmentation des précipitations depuis le début du xx^e siècle, en particulier dans les latitudes moyennes de l'hémisphère Nord (Figure 1.11; GIEC et al. 2014). Simultanément à ces changements dans les moyennes climatiques, les événements extrêmes ont augmenté en fréquence. Ainsi, ont été observées une diminution des extrêmes froids, une augmentation des extrêmes de chaleur ainsi que la multiplication d'épisodes de précipitations extrêmes

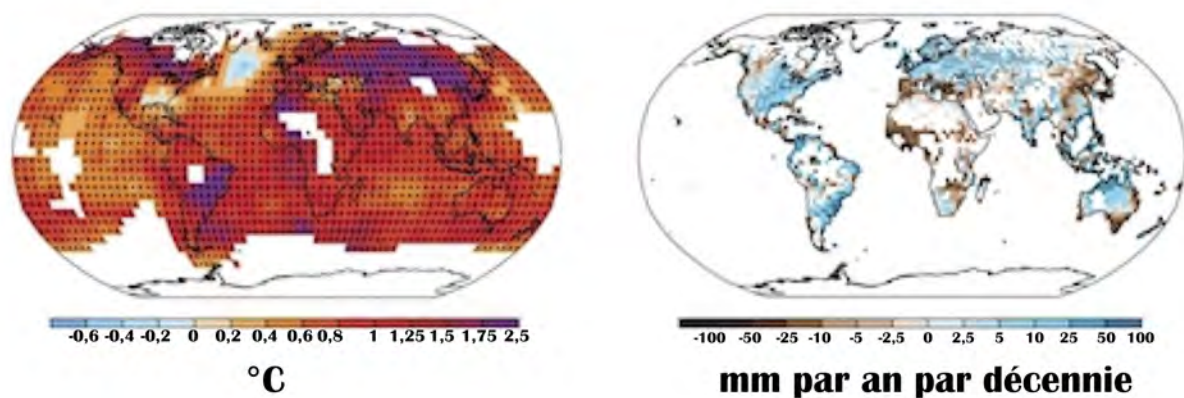


FIGURE 1.11 – Evolution des températures de surface entre 1901 et 2012 et des précipitations annuelles entre 1951 et 2010 (tirée du GIEC et al. 2014).

(GIEC et al. 2014).

Bien que le changement climatique soit probablement une des premières conséquences des activités humaines à avoir été étudiée, la première à avoir été manifeste est sans nul doute l'urbanisation (Figure 1.12). Alors que la population urbaine correspondait à 30% de la population mondiale en 1950, elle équivaut désormais à 54% en moyenne (aux États-Unis d'Amérique et en Europe, elle atteint respectivement 82% et 73%), représentant au total 3,9 milliards de personnes (United Nations et Department of Economic and Social Affairs 2014). Cet exode rural massif et planétaire a engendré une transformation profonde du paysage. Ainsi, la vitesse, la fréquence et la magnitude des modifications des paysages ont augmenté de façon drastique depuis le milieu du xx^e siècle (Antrop 2004). En parallèle à l'augmentation de la population urbaine, l'agriculture intensive a considérablement modifié les paysages naturels : déforestation, ajouts d'intrants pour favoriser la fertilité des sols, etc. (e.g. Skinner et al. 1997). Au-delà de la destruction immédiate de l'habitat que l'urbanisation et l'agriculture engendrent, elles augmentent la fragmentation des habitats, diminuant de fait la connectivité entre portions d'habitats adéquats et nécessaires pour les espèces (Figure 1.13; Millennium Ecosystem Assessment 2005).

Les invasions biologiques sont une des composantes biologiques des changements globaux (Simberloff et al. 2013; Vitousek et al. 1996). Elles sont une conséquence directe de la mondialisation des échanges humains. En effet, en se multipliant, les voies de transport et d'échange ont favorisé la dispersion des espèces, leur permettant ainsi d'atteindre des zones géographiques normalement inaccessibles (Vitousek et al. 1996). A travers le monde, presque 17 000 espèces ont été déplacées hors de leur distribution naturelle (Seebens et al. 2017). En Europe, plus 12 000 espèces ont été introduites, dont 2623 en France, soit plus de 20% des espèces exotiques européennes (Vilà et al. 2010). Les invasions biologiques représentent une menace telle pour la biodiversité et les écosystèmes que de nombreuses conventions ont été créées ces dernières décennies afin de comprendre et contrôler leur impact (e.g. convention sur la diversité biologique, convention de Berne, convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvage menacées d'extinction, convention de Bonn, convention de Ramsar, etc.).

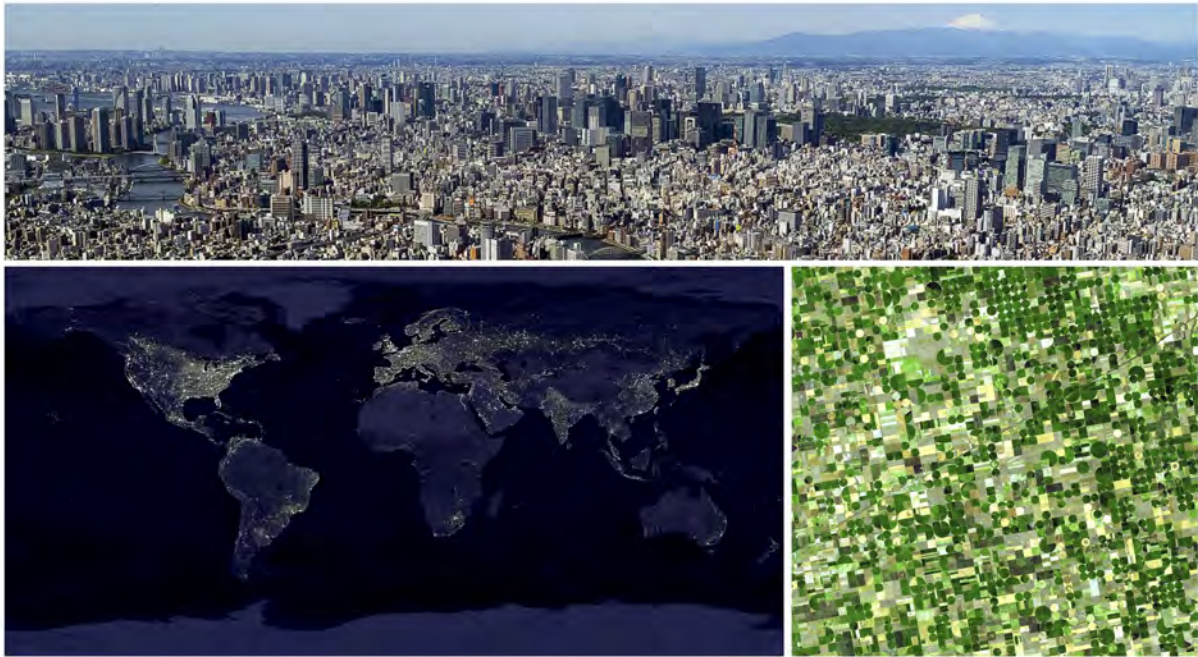


FIGURE 1.12 – L’urbanisation est une composante majeure des changements globaux. Les villes sont de plus en plus nombreuses et de plus en plus importantes, aussi bien en termes de population, de densité ou de surface. Par exemple, Tokyo est la ville la plus grande du monde (si l’on considère son agglomération) avec 38 millions d’habitats (photo en haut, crédits Yodalica). L’accroissement et la concentration de la population urbaine entraîne de multiples conséquences dont la pollution lumineuse (photo en bas à gauche, crédits Marc Imhoff (NASA GSFC), Christopher Elvidge (NOAA NGDC), Craig Mayhew and Robert Simmon (NASA GSFC)). De plus, l’accroissement de la population mondiale entraîne une augmentation des besoins alimentaires dont une conséquence est le développement de l’agriculture intensive (photo en bas à droite, les champs font entre 800 et 1600 mètres de diamètre, crédits NASA).

Quelles conséquences des changements globaux pour la diversité?

Les communautés sont des entités qui sont déterminées, au moins en partie, par leur environnement global (*i.e.* abiotique et biotique). Du fait des changements globaux, ce dernier évolue, entraînant des changements de structure et de composition des communautés. Ces modifications sont de fait de plus en plus considérées et perçues comme des expériences *in natura*, permettant une meilleure compréhension des systèmes écologiques. Cependant, la plupart des travaux effectués jusqu’à présent dépeignent des conséquences essentiellement négatives, aussi bien à des échelles temporelles et/ou spatiales fines que globales, invitant et encourageant les politiques modernes à diminuer l’impact des activités humaines.

Lorsqu’elles sont incapables de détecter ou de s’adapter à des changements auxquels elles sont exposées et si ces changements rendent les conditions environnementales dans lesquelles elles évoluent intolérables, les espèces sont vouées à s’éteindre, au moins localement. Par exemple, en 1997, El Niño (courant côtier saisonnier chaud du Pacifique) a entraîné des hausses de températures des eaux océaniques particulièrement fortes causant l’extinction de 16% des espèces de coraux (Hoegh-Guldberg 1999; Wilkinson 2000). Cependant, les espèces sont généralement capables de détecter les changements de leurs conditions environnementales, d’autant plus quand ces dernières s’éloignent significativement des optimums. Dans ce cas, les espèces peuvent présenter différentes réponses aux changements envi-



FIGURE 1.13 – La croissance démographique mondiale actuelle implique une forte urbanisation dont une des conséquences directes est la fragmentation des paysages. Cette fragmentation couvre l'ensemble des territoires et se manifeste différemment selon le type d'écosystème. La fragmentation des paysages forestiers est généralement le résultat de la déforestation due à l'exploitation forestière (carte à gauche, tirée de Estreguil et al. (2012) et photo en bas à droite de la forêt bolivienne, crédits NASA). Les milieux aquatiques continentaux sont quant à eux généralement altérés par l'implantation d'infrastructures telles que les barrages hydroélectriques permettant la production d'électricité et/ou l'approvisionnement en eau des territoires adjacents (photo en haut à droite du réservoir Cragin en Arizona).

ronnementaux; les différentes réponses n'étant pas mutuellement exclusives : changer le moment auquel se déroule les principales étapes de leur cycle de vie (*i.e.* réponses phénologiques; Parmesan 2006; Walther et al. 2002); changer leur métabolisme (*i.e.* réponses physiologiques et/ou comportementales, acclimatation; Chown et al. 2010; Pörtner et Farrell 2008) ou encore changer le lieu dans lequel elles évoluent (*i.e.* changement d'aire de répartition; Comte et Grenouillet 2013; Parmesan et Yohe 2003). Dans le cas de changements d'aire de répartition, des extinctions et des colonisations locales se produisent à la limite de l'aire de répartition initiale, sans pour autant que les espèces ne soient menacées à une échelle globale (excepté si les extinctions se font plus rapidement que les colonisations). Par exemple, les communautés végétales alpines se sont diversifiées du fait du changement climatique (Walther et al. 2005), les zones de haute-altitude étant désormais de nouvelles zones refuges pour les espèces adaptées aux climats les plus froids (Lenoir et Svenning 2015). Les changements d'aire de répartition se font progressivement, entraînant des variations dans les abondances. Ces variations sont d'autant plus importantes lorsqu'elles se font proches de la limite de l'aire. Les variations d'abondances (*i.e.* tendances des populations) et d'occurrences (*i.e.* extinctions et colonisations locales) réorganisent les communautés dont la structure change donc en réponse aux changements environnementaux subis (*e.g.* Graham et al. 2017). Notamment, pour une communauté donnée (c'est-à-dire à un lieu donné), à la suite d'un réchauffement du milieu, les populations d'espèces adaptées à des températures chaudes augmenteront tandis que les populations d'espèces adaptées aux températures froides déclinerront (*e.g.* Devictor et al. 2008; Holbrook

et al. 1997; Sagarin et al. 1999; Southward et al. 1995, 2004). Ainsi, bien que le nombre d'espèces reste constant malgré un changement environnemental, la structure de la communauté a quant à elle évolué, notamment en faveur des espèces de milieu chaud (dans le cas d'une réponse à un réchauffement climatique). Il apparaît nécessaire de prendre en compte la facette fonctionnelle pour correctement appréhender les changements de communautés en réponse aux changements globaux actuels plutôt que de ne considérer uniquement les changements de diversité taxonomique.

Une approche proposée pour quantifier l'équilibre entre les abondances d'espèces aux caractéristiques différentes (e.g. préférence thermique, préférence d'habitat, taille du corps, position trophique, etc.) au sein d'une communauté est l'utilisation des moyennes de traits pondérées ("*community weighted mean*" en anglais; CWM; Figure 1.14; Devictor et al. 2008; Garnier et al. 2004; Ricotta et Moretti 2011). La CWM est calculée comme étant la moyenne des valeurs observées d'un trait en particulier au sein d'une communauté, pondérée par les abondances de chaque espèce. Ainsi, les CWM indiquent les optimums phénotypiques locaux pour un trait et un milieu donnés. Bien que ce ne soit pas le seul (e.g. Barnagaud et al. 2011; Kampichler et al. 2012), la préférence thermique est un trait largement utilisé pour la quantification des réponses des communautés, en particulier au changement climatique (e.g. Clavero et al. 2011; Devictor et al. 2008; Lenoir et Svenning 2015; Roth et al. 2014). Les préférences thermiques sont dans un premier temps calculées pour chaque espèce comme étant la température moyenne rencontrée sur leur aire de répartition, généralement considérée comme une approximation de l'optimum thermique physiologique (mais voir Barnagaud et al. 2012). Une fois les préférences thermiques renseignées pour chaque espèce, il est aisé de calculer la CWM, dans ce cas précis appelé *Community Temperature Index* (CTI; Figure 1.14). Les CTI des communautés sont un reflet de l'équilibre des abondances entre les espèces de milieu chaud et les espèces de milieu froid. Ainsi, le long d'un gradient latitudinal, les communautés de milieu tropical ont un CTI plus élevé que les communautés de milieu tempéré (Figure 1.14; e.g. Devictor et al. 2008; Stuart-Smith et al. 2015). De façon analogue, lorsque la température augmente au cours du temps, du fait du changement climatique par exemple, les CTI ont également tendance à augmenter en raison de l'augmentation des espèces de milieu chaud (e.g. Devictor et al. 2008; Duque et al. 2015). L'utilisation des dynamiques temporelles des CTI a permis de mettre en évidence des réponses idiosyncratiques des espèces au changement climatique actuel liées à leurs caractéristiques écologiques différentes (Jiguet et al. 2007). D'autres composantes des changements globaux, telle que l'urbanisation peuvent également influencer les préférences thermiques des communautés. Plus particulièrement, les milieux fortement affectés par les activités humaines abritent des communautés de milieux chauds contrairement aux communautés plus rurales (Piano et al. 2017). Les CTI semblent donc être un indicateur adapté à la détection des réponses des communautés aux changements globaux ainsi que des mécanismes qui les sous-tendent.

Malgré leur intérêt évident, plusieurs critiques peuvent être formulées concernant les CTI. En effet, ces derniers sont des mesures qui se basent sur les préférences thermiques de chaque espèce, elles-mêmes étant calculées comme la température moyenne observée sur l'aire de distribution de chaque espèce. Le CTI est donc directement influencé par la qualité des données de distribution disponible. En effet, une étude se basant sur la distribution d'espèces uniquement en France alors que cette espèce

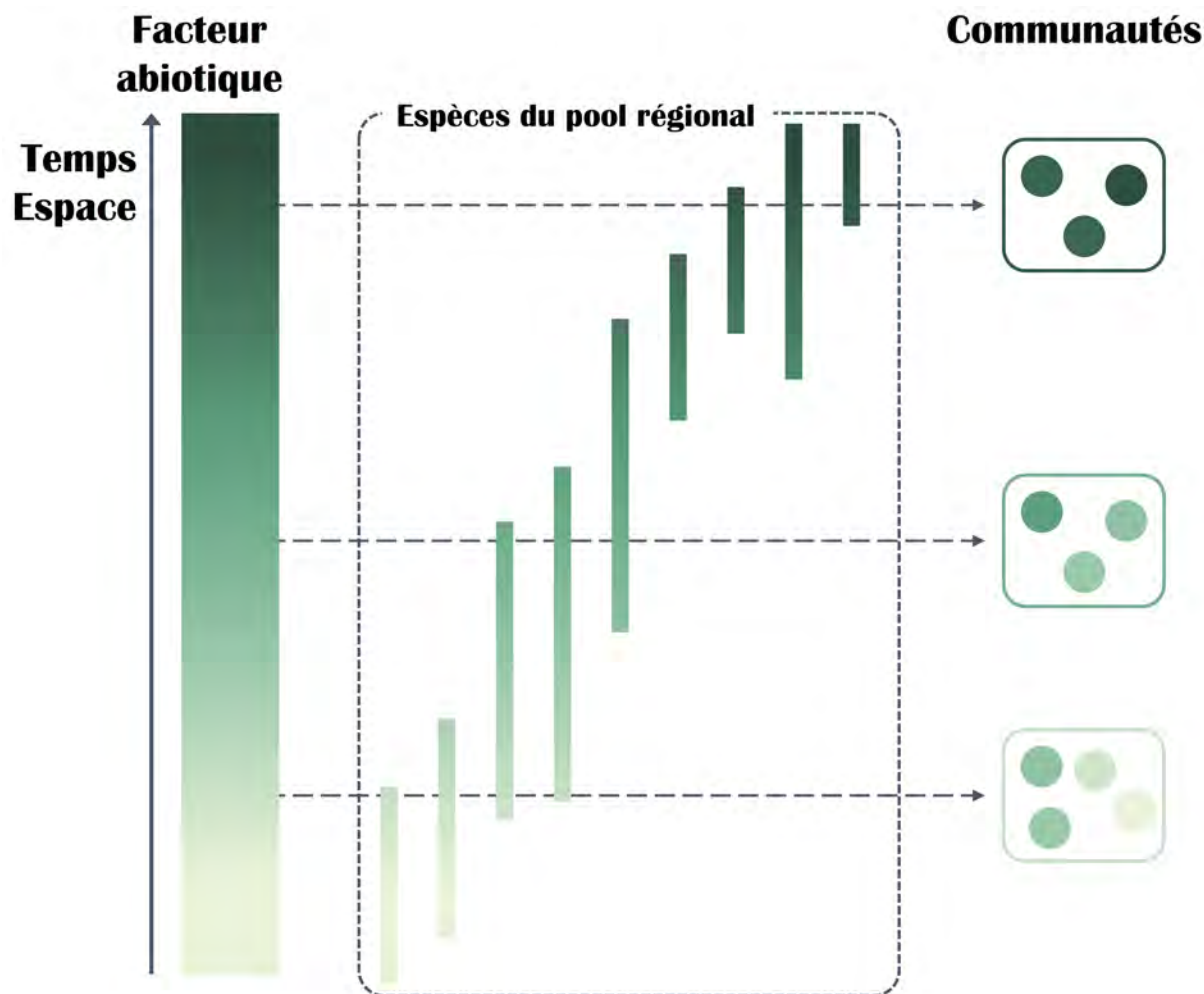


FIGURE 1.14 – A partir d'un gradient abiotique temporel ou spatial, les espèces peuvent être décrites à travers leurs préférences/tolérances vis-à-vis de ce gradient (barres verticales). Un continuum peut être ainsi décrit : certaines espèces sont largement généralistes et tolérantes (longues barres verticales) tandis que d'autres seront plutôt hautement spécialisées dans les habitats et les conditions abiotiques qu'elles peuvent tolérer (courtes barres verticales). Les communautés sont formées des espèces capables d'habiter dans les habitats concernés. La moyenne de traits pondérée (couleur des rectangles des communautés) sera la moyenne de conditions habitables moyennes des espèces coexistantes, pondérée par les abondances des espèces (adapté depuis Gaüzère 2016).

est également présente à des latitudes différentes, pourrait avoir une estimation faussée de la préférence thermique des espèces, et finalement, une estimation d'autant plus faussée du CTI. Il apparaît donc nécessaire de considérer l'aire de répartition complète de l'espèce pour estimer correctement les préférences thermiques de chaque espèce, or ces données ne sont pas toujours disponibles. A noter que cette critique est généralisable à l'ensemble des traits dont le calcul se fait à partir de la moyenne observée sur l'aire de répartition. D'autre part, le calcul des préférences thermiques se base sur la moyenne des températures dans lesquelles l'espèce considérée est rencontrée. Or les températures moyennes n'informent que dans une certaine mesure sur la tolérance des espèces aux températures extrêmes chaudes ou froides. Par exemple, une espèce dont la préférence thermique est de 20°C peut être le résultat de températures rencontrées sur l'aire de distribution comprises entre 10°C et 30°C (espèce alors capable de tolérer une large gamme de températures, plutôt généraliste) ou comprises entre 18°C et 22°C (es-

pèce alors restreinte par sa niche thermique et donc plutôt spécialiste). Il apparaît donc nécessaire de prendre en compte des métriques autre que la moyenne dans la quantification des caractéristiques écologiques des espèces (*e.g.* Barnagaud et al. 2011; Piano et al. 2017). Enfin, les CWM concerne un trait particulier. Ceci peut être considéré à la fois comme un avantage de la méthode et un inconvénient. En effet, les CWM permettent d'appréhender les réponses des communautés trait par trait et de comprendre les mécanismes qui s'appliquent à chaque trait individuellement. Cependant, elle ne permet pas une vision fonctionnelle intégrative de l'ensemble des traits des réponses des communautés.

Bien que les CWM permettent de prendre en compte la facette fonctionnelle de la diversité, elles ne rendent pas compte de la réponse de l'ensemble des traits fonctionnels des espèces à des changements environnementaux. Les indices multivariés de diversité fonctionnelle (Mason et al. 2005; Villéger et al. 2008) ont été utilisés pour palier à ce problème, en plus du fait que la diversité fonctionnelle est généralement un bon moyen d'appréhender le fonctionnement des écosystèmes (Díaz et Cabido 2001; Díaz et al. 2007; Hulot et al. 2000; Tilman et al. 1997). Ainsi, plusieurs études ont suggéré que les changements globaux avaient un impact fort sur cette facette de la diversité. Plus particulièrement, les changements globaux entraînent la perte d'espèces fonctionnellement uniques et complémentaires des autres espèces coexistantes. Plusieurs composantes des changements globaux peuvent entraîner cette perte de diversité fonctionnelle : les changements de régimes hydrologiques (*e.g.* Baptista et al. 2015; Gerisch et al. 2012), la fragmentation induite par les activités humaines (*e.g.* Magnago et al. 2014), la conversion des milieux naturels en surfaces agricoles (*e.g.* Flynn et al. 2009), le réchauffement du milieu (*e.g.* Jarzyna et Jetz 2017), etc.

Il apparaît que les changements globaux ont un fort impact négatif sur la diversité de façon générale. Même lorsque les effets ne sont pas détectables à l'échelle locale de la communauté, les études tendent à montrer que ces derniers sont visibles à une échelle plus globale : les communautés, même si elles ne perdent pas nécessairement de diversité à proprement parler, se ressemblent de plus en plus au regard de leur composition, perdant ainsi leur unicité au sein des biomes auxquels elles appartiennent (Olden et Rooney 2006). Ce patron dit d'homogénéisation peut être le résultat de deux processus, qui peuvent agir séparément, simultanément voire en synergie. Le premier est la disparition des espèces qui confèrent aux communautés leur originalité taxonomique (Figure 1.15). Les espèces les plus susceptibles de disparaître sont les espèces les plus sensibles aux variations environnementales, généralement en raison de leur important degré de spécialisation (*e.g.* Knop 2016). Les espèces dont l'aire de répartition est déjà restreinte, c'est-à-dire qui présentent un fort endémisme, sont également particulièrement sensibles aux changements environnementaux qui pourraient réduire davantage les milieux adéquats à leur maintien (*e.g.* Lockwood et al. 2000). Ainsi, les changements globaux favorisent l'homogénéisation biotique des communautés en éliminant les espèces uniques (*e.g.* Knop 2016; Lockwood et al. 2000). Le second mécanisme est l'ajout des mêmes espèces à l'ensemble des communautés. La colonisation par ces espèces peut être le résultat de l'implantation d'espèces non-natives ou bien de l'expansion d'espèces natives (Figure 1.15). L'introduction, volontaire ou non, d'espèces non-native se conclut généralement par une homogénéisation des communautés du fait de la grande capacité de dispersion et de compétition des espèces non-natives leur permettant de coloniser un grand nombre de communautés (*e.g.* McKin-

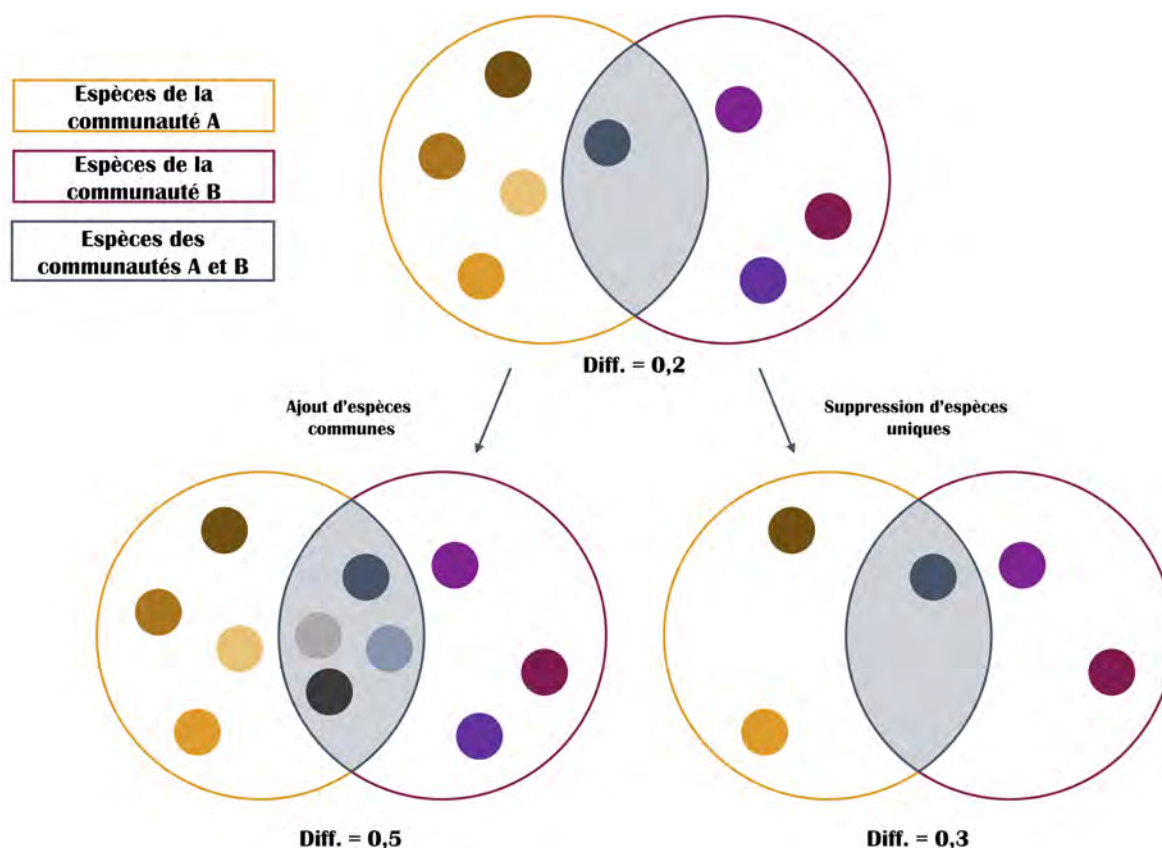


FIGURE 1.15 – Au cours du temps, la ressemblance de deux communautés peut augmenter indiquant un processus d'homogénéisation (*i.e.* augmentation du nombre d'espèces communes aux communautés). Ce processus peut être le résultat de l'ajout des mêmes espèces (partie gauche de la figure) ou au contraire, la suppression des espèces qui rendaient uniques les communautés (partie droite de la figure). La différence entre communautés peut être calculée de diverses façons ; dans le cas présent, elle correspond à deux fois le nombre d'espèces communes rapporté sur la somme des deux richesses spécifiques : $\text{Diff} = \frac{2 \times \text{espèces communes à A et B}}{(\text{espèces de A} + \text{espèces de B})}$.

ney 2004; Olden et Poff 2003). La prolifération d'espèces natives peut être le résultat de changements de distribution (*e.g.* Głowacki et Penczak 2013) grâce à de fortes capacités de dispersion et des cycles de vie courts (*e.g.* Lôbo et al. 2011) couplés à l'augmentation des habitats qui leur sont favorables, ces espèces étant généralement généralistes dans leurs préférences écologiques (*e.g.* Davey et al. 2012; Rooney et al. 2004). Enfin, les deux processus précédemment évoqués (*i.e.* disparition des espèces uniques et ajout d'espèces communes) peuvent agir simultanément voire en synergie. En effet, la perte d'espèces uniques laisse des niches écologiques libres qui pourront être colonisées par des espèces non-natives fortement compétitives. En parallèle, les espèces non-natives, de par leurs fortes capacités de compétition, peuvent provoquer ou favoriser les déclinés de populations des espèces natives, généralement déjà menacées par les changements environnementaux.

1.3 | Les milieux d'eau douce

Un système aux propriétés singulières

Bien que les écosystèmes aquatiques continentaux ne contiennent qu'une infime fraction de l'eau terrestre (Figure 1.16), à peine 0,01%, répartie sur 0,8% de la surface terrestre, un quart des espèces de vertébrés est concentré dans ces habitats (Dudgeon et al. 2006). Les écosystèmes aquatiques continentaux regroupent trois catégories de systèmes : les milieux aux eaux stagnantes dits lenti-ques comme les mares, les lacs, les réservoirs, les tourbières, etc. (Figure 1.16); les milieux aux eaux courantes dits lotiques qui comprennent les torrents, les ruisseaux, les rivières et les fleuves (Figure 1.16); les milieux souterrains qui englobent les nappes phréatiques ainsi que les rivières souterraines circulant dans les grottes (Figure 1.16). Bien que ces systèmes recouvrent une faible proportion de la surface terrestre, ils sont en lien avec de nombreux processus écosystémiques et rendent ainsi de nombreux services nécessaires à la prospérité de l'Homme (e.g. eau potable, irrigation, production d'énergie, transport, loisir, alimentation). Pour certains organismes, et en particulier les organismes strictement aquatiques, incapables de survivre en milieu terrestre, les bassins versants peuvent être considérés et appréhendés comme des îles biogéographiques en ce sens que les espèces ne sont pas capables de disperser d'un bassin à l'autre (Hugueny et al. 2010). Cette caractéristique rend ces écosystèmes particulièrement vulnérables aux changements globaux contemporains tout en présentant un intérêt tout à fait particulier.

Une propriété importante des milieux lotiques est leur nature dendritique (Figure 1.17). Les milieux dendritiques sont caractérisés par des mouvements contraints pour les espèces qui les occupent par le réseau physique (ici, réseau hydrographique) dont la perméabilité dépend, entre autres, des organismes considérés et plus particulièrement de leur capacité à survivre et/ou disperser hors du milieu aquatique (Campbell Grant et al. 2007; Rodriguez-Iturbe et al. 2009). De plus, les mouvements sont généralement contraints par la directionnalité du réseau (majoritairement de l'amont vers l'aval; bien que des mouvements puissent avoir lieu dans le sens inverse; Peterson et al. 2013). Ainsi, les organismes d'eau douce n'occupent qu'une fraction de leur aire de répartition potentielle, ne pouvant accéder à l'ensemble des milieux où les conditions environnementales sont favorables au développement et au maintien de populations. D'autre part, une modification d'une partie du réseau peut impacter l'ensemble de ce dernier (Peterson et al. 2013). Par exemple, l'implantation d'un barrage aura des conséquences aussi bien en amont (création d'une zone lenticque artificielle, rétention des nutriments, augmentation de la turbidité, etc.) qu'en aval (hydrologie perturbée, appauvrissement en nutriments, etc.).

Les milieux aquatiques continentaux et plus particulièrement les milieux lotiques sont caractérisés par plusieurs gradients spatiaux : un gradient latéral allant d'une rive à une autre, un gradient vertical de la surface au fond du cours d'eau et un gradient longitudinal allant de la source à l'estuaire du cours d'eau (Figure 1.17). Ce dernier, le gradient longitudinal, a donné naissance au concept de continuum fluvial (Vannote et al. 1980; Figure 1.17) qui propose de décomposer le long du gradient les cours d'eau des zones tempérées en trois grands domaines. Le premier est l'amont, commençant à la source

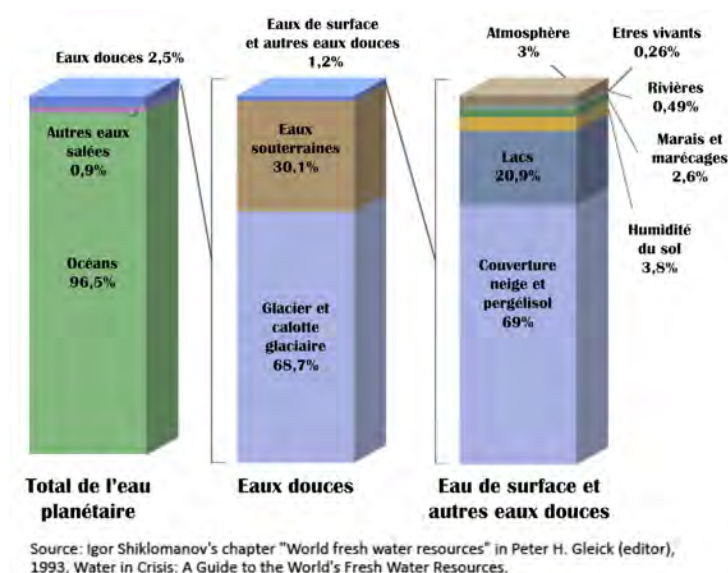


FIGURE 1.16 – L'eau n'est pas distribuée de façon homogène dans tous les compartiments qu'elle occupe (figure en bas à gauche). Par exemple, les systèmes lenti-ques représentent 0,0078% de l'eau mondiale (photo en haut à gauche, lacs glaciaires du Rila en Bulgarie) tandis que les eaux souterraines accumulent 1,69% de l'eau mondiale (photo au milieu à gauche, cave souterraine du Péloponnèse, crédits Alfie - Helmut Schütz). Finalement, malgré leur importance évidente dans la société, les milieux lotiques représentent seulement 0,0002% de l'eau planétaire (photos à droite, la Garonne à Toulouse et les rapides sur le Giffre à Samoëns).

du cours d'eau, caractérisé par cours d'eau étroit, un courant important, un débit faible, de la matière organique d'origine allochtone généralement et une ripisylve (*i.e.* les formations végétales présentes sur les rives) généralement bien développée. Un domaine intermédiaire vient ensuite avec un élargissement du cours d'eau, un courant plus faible, un débit qui augmente par rapport à l'amont et où la matière organique est autochtone (principalement des algues). Enfin, le dernier domaine, l'aval, se termine au niveau de l'estuaire où le cours d'eau se jette dans l'eau salée. Dans ce domaine, la matière organique est autochtone mais beaucoup plus abondante augmentant ainsi la turbidité et diminuant la photosynthèse, la largeur du cours d'eau est maximale, le courant est lent tandis que le débit est important. Le gradient longitudinal représente donc un gradient prenant en compte la largeur du cours d'eau, son hydrologie mais également la température, en particulier les températures sont plus fraîches en amont qu'en aval. Ces caractéristiques abiotiques ont un rôle prépondérant dans la structuration des communautés des milieux d'eau douce (*e.g.* Heino et al. 2009; Sala et al. 2010). La distribution des espèces de

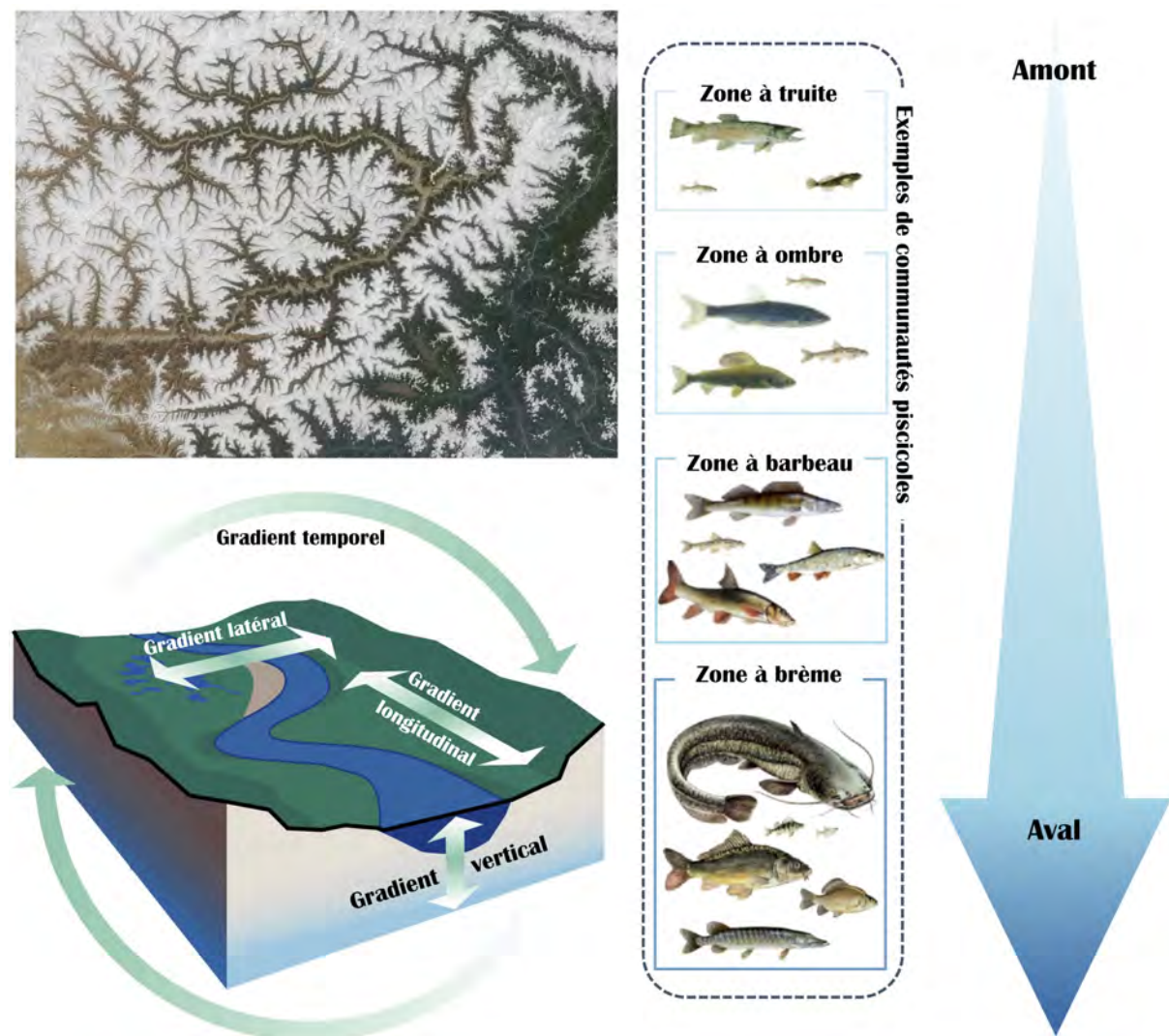


FIGURE 1.17 – Les milieux lotiques sont caractérisés par une structure dite dendritique (photo en haut à gauche, rivière qui prend sa source au Tibet et dont la structure est particulièrement visible grâce à l'absence de neige aux abords des rives de la rivière, crédits NASA). En effet, les différents affluents d'un fleuve dessinent une structure particulière avec de nombreuses ramifications denses. Le long de cette structure, un gradient longitudinal peut être décrit, en plus des gradients latéral, vertical et temporel (figure en bas à gauche, modifié depuis Natural Resources Conservation Service). Le gradient longitudinal correspond à l'ensemble des variations depuis l'amont (*i.e.* la source) jusqu'à l'aval (*i.e.* le delta). La description de ce gradient a permis la caractérisation de quatre zones dont les communautés piscicoles sont caractéristiques (figure à droite, crédits Maison de la Pêche et de la Nature).

poissons d'eau douce le long du gradient longitudinal est largement déterminée par les températures et le régime hydrologique (Carpenter et al. 1992; Magnuson et al. 2000). Ainsi, des espèces, comme les salmonidés, dont les optimums thermiques se trouvent entre 11 et 15°C, espèces dites d'eau froide, sont rencontrées dans les zones amont des cours d'eau. À l'inverse, les espèces dont les optimums thermiques sont compris entre 27 et 31°C, classiquement appelées espèces d'eau chaude et parmi lesquelles de nombreux cyprinidés sont retrouvés, sont généralement inféodées aux zones aval des cours d'eau. Du fait des variations environnementales le long du gradient longitudinal, quatre zones peuvent être définies d'après les communautés piscicoles qui les occupent (Huet 1954). La première, la plus en amont, est la zone à truite composée des ruisseaux proches des sources. Les poissons inféodés à cette zone sont

notamment la truite, le vairon et le chabot (Figure 1.17). La seconde zone est la zone à ombre. Parmi les espèces inféodées à ce milieu, on retrouve l'ombre commun, le hotu, le goujon (Figure 1.17). La truite et le vairon peuvent encore être présents. La zone suivante est la zone à barbeau dont les espèces de poissons les plus courantes sont le barbeau, le goujon, le sandre ou encore le chevesne (Figure 1.17). La dernière zone est celle à brème, située le plus en aval et particulièrement différente des trois zones précédemment décrites. En particulier, le courant est lent et calme, la température de l'eau est élevée, la largeur est maximale, l'oxygénation est très faible, la pente est extrêmement douce, la vase fait office de substrat et est généralement recouverte de végétation. Cette zone est particulièrement favorable aux cyprinidés tels que la carpe, l'ablette ou encore le carassin mais aussi des carnassiers comme la perche, le silure et parfois le brochet qui régulent les populations de cyprinidés (Figure 1.17).

La concentration d'une part importante de la diversité mondiale dans les milieux aquatiques continentaux tient donc aux propriétés uniques de ces derniers : des gradients forts concernant des facteurs environnementaux déterminants de la structure des communautés ainsi qu'un réseau dendritique fortement contraignant pour le déplacement aussi bien de la matière inorganique que des individus (Fausch et al. 2002; Olden et al. 2010). La concentration de cette biodiversité et donc les services écosystémiques qu'elle soutient sur une si faible fraction de la surface terrestre rend les milieux aquatiques continentaux particulièrement sensibles et vulnérables aux fortes pressions exercées par des activités humaines comme, par exemple, le changement climatique, les changements d'utilisation des sols, les invasions biologiques ou encore la fragmentation (Sala et al. 2010). Globalement, les températures de l'air, les précipitations et leur saisonnalité augmentent (GIEC et al. 2014), ayant un impact important sur les régimes hydrologiques (Döll et Zhang 2010; Poff et al. 2002; Poff 1992). De plus, les températures de l'eau ont également tendance à augmenter, provoquant d'une part un stress pour les organismes aquatiques, et plus particulièrement les organismes ectothermes, et d'autre part, une diminution de la disponibilité en oxygène (Pickering 1981). Les deux facteurs principaux (*i.e.* température et hydrologie) qui déterminent les communautés des milieux lotiques évoluent au cours du temps, ayant pour conséquence potentielle la réorganisation des communautés. Les réponses des organismes aquatiques, et plus particulièrement des poissons d'eau douce, ont principalement été quantifiées à l'échelle des espèces montrant des remontées en latitude ou en altitude (*e.g.* Comte et Grenouillet 2013; Heino et al. 2009). Cependant, il semble désormais nécessaire de comprendre les implications de ces déplacements d'aire de répartition et plus généralement les réponses des espèces aux changements globaux à des niveaux d'organisation supérieurs telles que les communautés.

Conclusion

La structure des communautés est un objet d'étude pour les écologues depuis de nombreuses décennies et de nombreux auteurs ont cherché à identifier et à comprendre les mécanismes sous-jacents à la diversité (*e.g.* Darwin 1859; MacArthur et Edward 1967; Mayfield et Levine 2010). En particulier, la grande majorité des travaux réalisés ont pendant longtemps eu pour but de comprendre les différences spatiales entre communautés, à partir desquelles les réponses aux changements globaux sont généralement inférées. Bien que ces réponses soient de plus en plus documentées et renseignées, en particulier au

cours du temps, peu d'études prennent en compte la multiplicité des facettes de la diversité tout en testant explicitement la relation entre les dynamiques de ces facettes et les changements globaux (mais voir Devictor et al. 2008). De plus, la temporalité des mécanismes qui sous-tendent la diversité (*i.e.* règles d'assemblage) n'a été que très peu explorée bien que sa description et sa compréhension permettraient d'appréhender de façon plus complète les effets des changements globaux. Jusqu'à présent, les travaux ayant porté sur la dynamique temporelle des règles d'assemblage l'ont fait dans le cadre des successions végétales (*e.g.* Allan et al. 2013). Ainsi, le but général des travaux réalisés au cours de cette thèse a été de répondre à ces besoins en prenant en compte les dynamiques des différentes facettes de la diversité ainsi que des règles d'assemblage qui structurent les communautés et de finalement les intégrer dans un contexte d'évolution rapide des conditions environnementales (*i.e.* biotiques et abiotiques).

1.4 | Les objectifs de la thèse

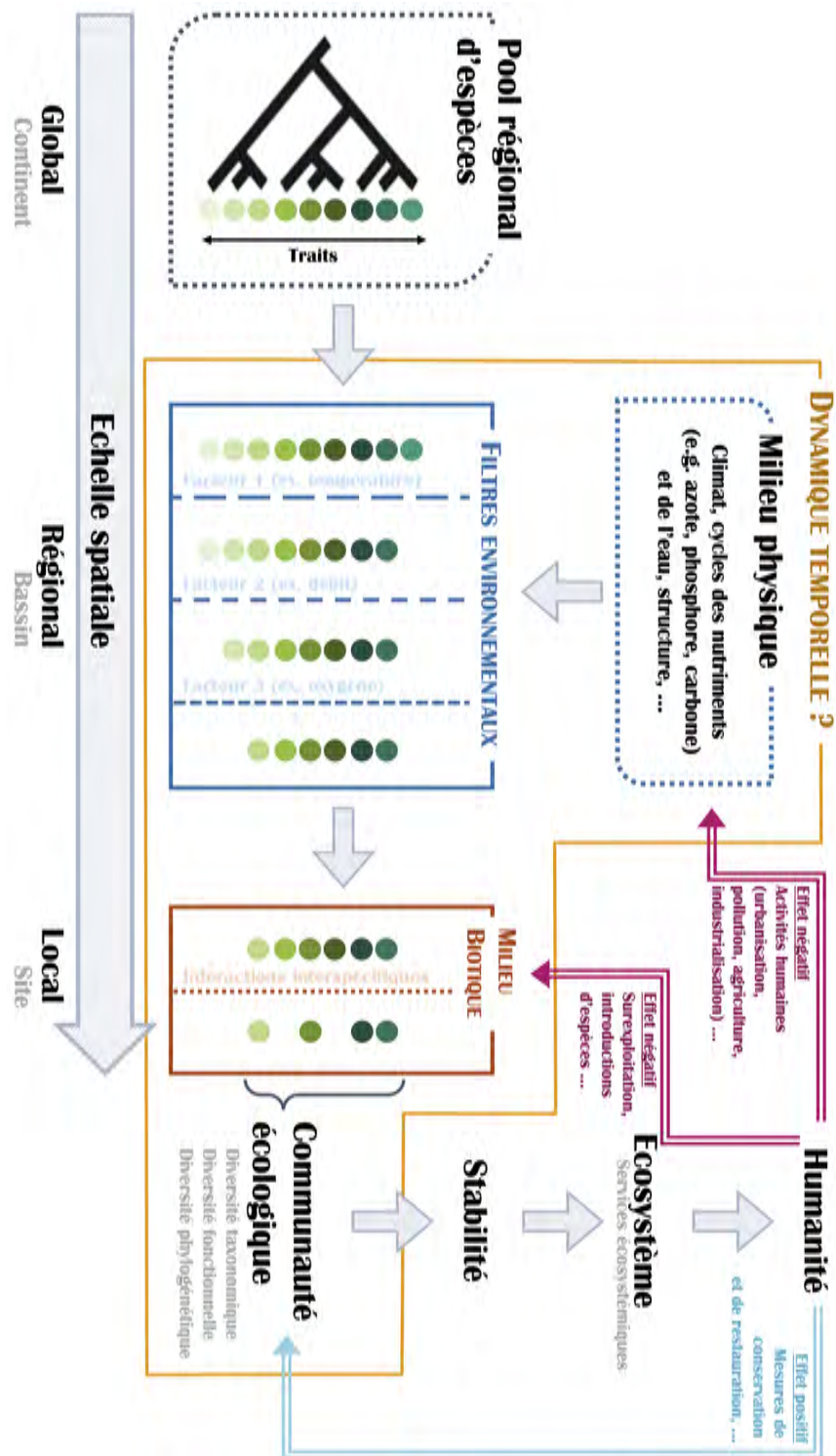
Dans un premier temps, il est apparu nécessaire de décrire et de comprendre les patrons spatiaux de diversité fonctionnelle, morphologique et phylogénétique à large échelle (*i.e.* continentale). En effet, la compréhension des patrons spatiaux de la diversité et la congruence entre facettes semble primordiale avant d'intégrer une dimension supplémentaire dans les analyses de la diversité, à savoir la temporalité (Chapitre 3 ; Annexe A, B et C).

Dans un deuxième temps, les travaux de thèse ont eu pour but de décrire les changements de diversité au cours du temps, à une échelle spatiale fine. Ces changements ont d'abord été quantifiés au sein des communautés, en prenant en compte la facette fonctionnelle de la diversité, puis entre communautés. En plus de décrire les changements temporels de diversité, ces derniers ont été mis en lien avec certaines composantes des changements globaux actuels (Chapitre 4 ; Annexe D).

Un troisième et dernier aspect de ces travaux de thèse concerne la mise en évidence de la dynamique temporelle des processus structurant les communautés. Pour ce faire, les diversités fonctionnelle et phylogénétique ont été utilisées permettant ainsi l'étude de la congruence entre les dynamiques de ces deux facettes rarement utilisées simultanément. Enfin, ces changements dans les règles d'assemblage façonnant les communautés ont été replacés dans le contexte contemporain des changements de conditions environnementales (Chapitre 5 ; Annexe E).

EN BREF ...

- Les communautés peuvent être décrites de multiples façons, généralement complémentaires plutôt que redondantes.
- Les changements globaux sont multifactoriels mais toujours à une échelle planétaire.
- Les changements environnementaux actuels que subissent les communautés résultent en de profondes conséquences en matière de structure et de processus des communautés.



2.1 | Données piscicoles

Occurrences piscicoles à large échelle

Les données utilisées pour examiner les patrons spatiaux de diversité à large échelle sont des données d'occurrences de poissons d'eau douce pour 329 bassins versants européens (Figure 2.1) extraites de la littérature scientifique, d'atlas, etc. (Annexe A). Les données couvrent 31 pays et renseignent les occurrences de 435 espèces, appartenant à 140 genres et représentant 37 familles. Le statut de l'ensemble des espèces (*i.e.* native ou non-native) est documenté. Les cinq espèces les plus abondantes sont l'anguille (*Anguilla anguilla*), la truite (*Salmo trutta*), la carpe (*Cyprinus carpio*), la perche commune (*Perca fluviatilis*) et le brochet (*Esox lucius*), respectivement, présentes dans 87, 81, 57, 55 et 54% des bassins versants européens (Figure 2.1). Les trois familles les plus représentées sont les Cyprinidés (39% des occurrences totales), les Salmonidés (13% des occurrences totales) et les Percidés (5% des occurrences totales) (Figure 2.1). Les trois bassins versants dont la richesse spécifique est la plus élevée sont le Danube (113 espèces), la Volga (96 espèces) et le Kuban (86 espèces). Le Danube est un long fleuve (3 000 km) qui prend sa source en Allemagne, traverse ensuite neuf pays avant de se jeter, depuis la Roumanie, dans la Mer Noire. La Volga, plus long fleuve d'Europe (3 690 km), prend sa source dans les collines du Nord-Ouest de la Russie et se jette dans la Mer Caspienne. Enfin, le Kuban naît en Russie, parcourt 870 km et se jette finalement, depuis la Russie dans la Mer d'Azov.

Pour des raisons d'ordre mathématique mais également biologique, uniquement les bassins dont la richesse spécifique était supérieure à 5 ont été utilisées pour les études faites à cette échelle. En effet, certains indices de diversité, et en particulier les indices fonctionnels multivariés nécessitent au moins cinq espèces pour être calculés. D'autre part, il est difficile de décrire la coexistence d'un faible nombre d'espèces à l'échelle d'un bassin (*i.e.* très faible densité d'espèces), les rencontres entre espèces étant vraisemblablement très rares. Finalement, entre 285 et 290 bassins ont été décrits selon les problématiques abordées, représentant entre 167 et 415 espèces.

Abondances piscicoles à échelle locale

L'Agence Française pour la Biodiversité (AFB) est une institution nouvellement créée et dans laquelle a été incorporée l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) qui a fournit

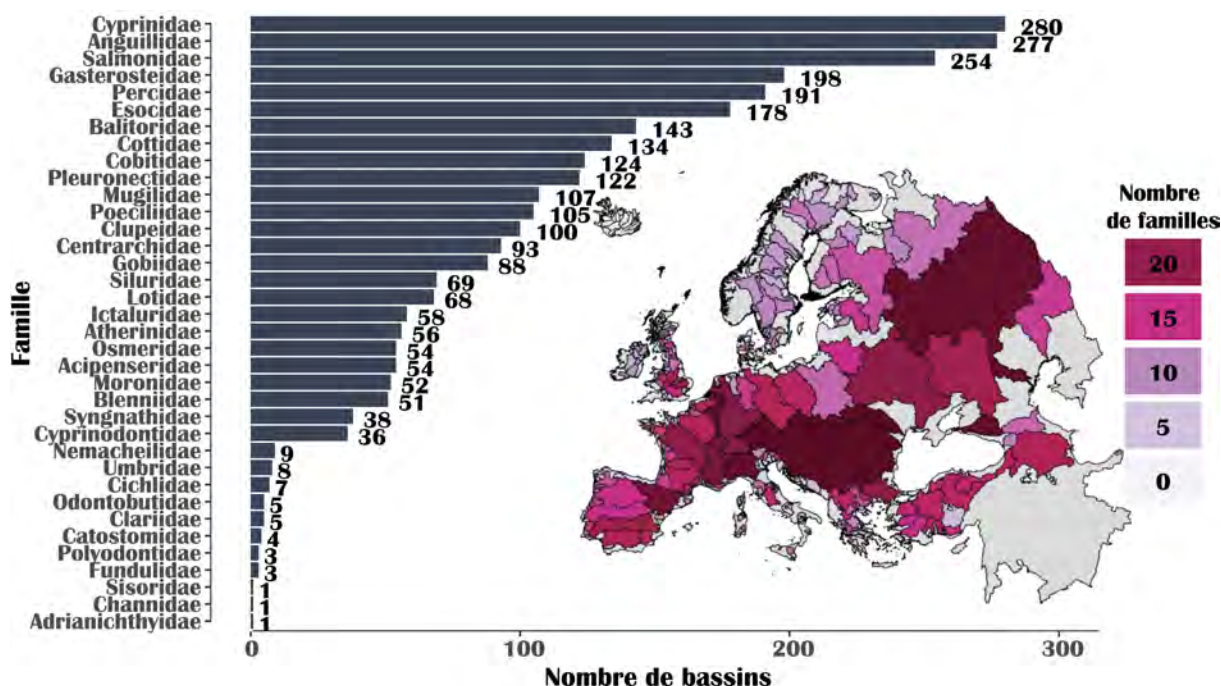


FIGURE 2.1 – Bassins européens étudiés, la couleur correspond au nombre de familles répertoriées pour chaque bassin. Les occurrences de chaque famille (*i.e.* nombre de bassins dans lesquels la famille a été observée) sont représentées à gauche.

les données utilisées pour la description et la caractérisation des dynamiques des communautés piscicoles françaises. Concernant les milieux aquatiques continentaux, l'AFB a pour mission, entre autres, le contrôle des usages de l'eau et des milieux aquatiques, la prévention, la restauration ainsi que la préservation des milieux, de la biodiversité et des processus et fonctions qu'ils représentent, l'acquisition de données relatives aux milieux aquatiques ainsi que le soutien à des programmes de recherche. Dans ce cadre, l'AFB a réalisé des campagnes d'échantillonnage qui ont permis de mettre en place la base de données utilisée (disponible en ligne¹). Depuis 1966, des suivis temporels sont réalisés pour plus de 12 500 stations (Figure 2.2). Chaque relevé décrit les abondances des espèces piscicoles observées, chaque individu pêché ayant été identifié, mesuré et finalement relâché. L'échantillonnage se fait par pêche électrique : les petits cours d'eau sont échantillonnés depuis les rives tandis que les pêches sur les grands cours d'eau sont faites depuis un bateau pour chaque mésohabitat rencontré. La pêche électrique est méthode peu invasive qui offre une faible sélectivité et permet une normalisation et une reproductibilité des protocoles utilisés. Depuis 1990, les abondances de 75 espèces ont été renseignées par l'AFB et ce, de façon homogène sur l'ensemble du territoire français métropolitain (Figure 2.2). La truite (*Salmo trutta*), le vairon (*Phoxinus phoxinus*), la loche franche (*Barbatula barbatula*), le goujon (*Gobio gobio*) ainsi que le chabot (*Cottus gobio*) sont les espèces les plus abondantes en France métropolitaine pour la période documentée (*i.e.* 1966 – 2012). Le statut de l'ensemble des espèces (*i.e.* native ou non-native) est documenté.

Deux méthodologies ont été adoptées dans le but de décrire les dynamiques de communautés.

1. <https://www.image.eaufrance.fr>

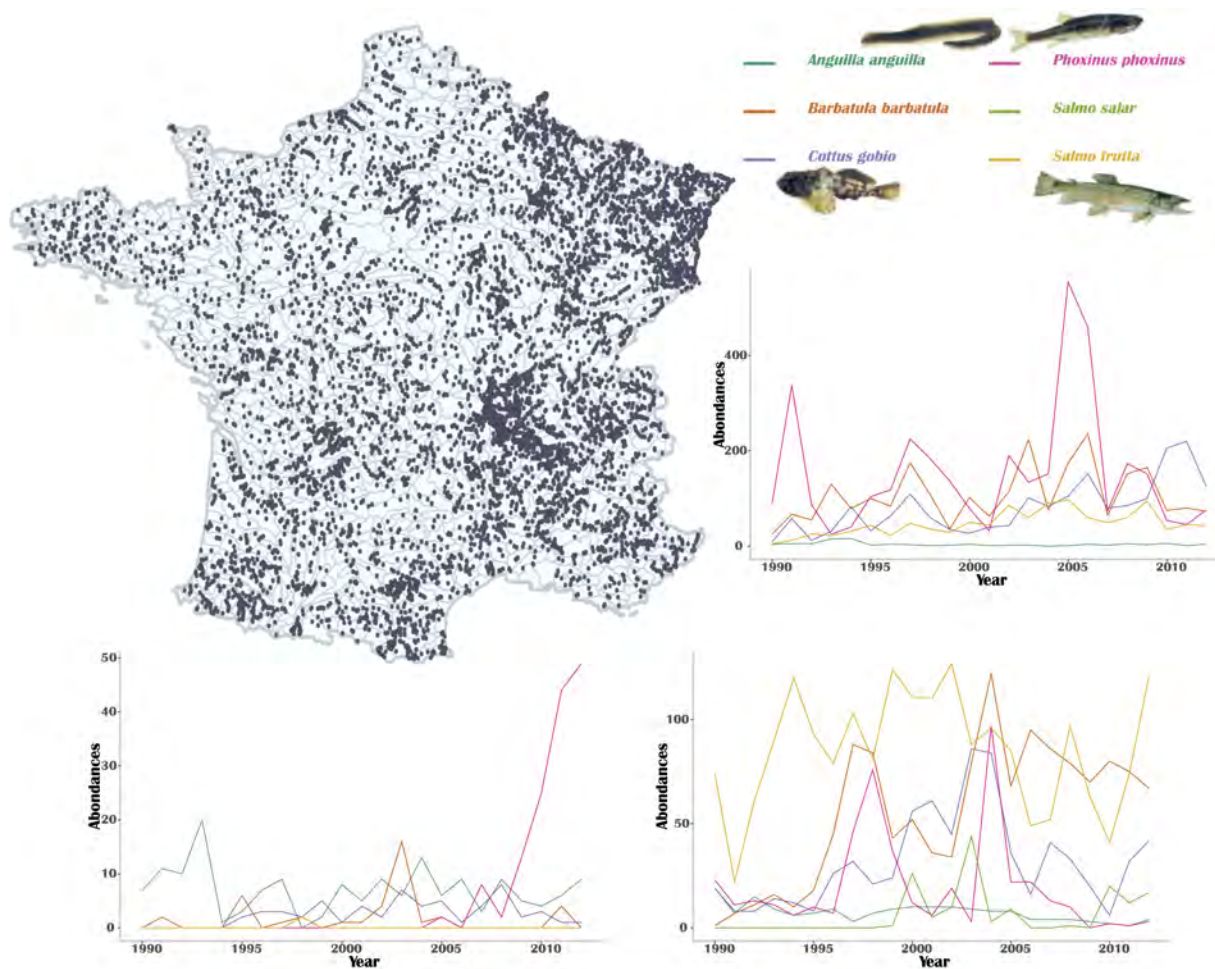


FIGURE 2.2 – Carte des stations échantillonnées par l'Agence Française de la Biodiversité pour lesquelles les séries temporelles d'abondances des espèces piscicoles sont renseignées (les sous-secteurs hydrographiques sont délimités en gris). Les données récoltées et disponibles sont illustrées pour trois sites.

La première a consisté en une comparaison de deux périodes. Plus précisément, 332 stations ont été sélectionnées pour permettre la comparaison entre un premier échantillonnage historique réalisé entre 1980 et 1993 et un second, contemporain, effectué entre 2004 et 2012. Ces stations couvrent de façon relativement homogène le territoire français métropolitain et, en moyenne, 20 ans (± 5 ans) séparent les deux échantillonnages. Cette différence permet de détecter d'importants changements de structure des communautés potentiellement induits par les changements globaux, les poissons d'eau douce vivant généralement rarement plus de 15 ans. La seconde méthodologie a été de considérer les suivis temporels dans leur totalité à condition que la série temporelle soit constituée au minimum de 8 ans, à partir de 1990. Finalement, 460 stations ont été sélectionnées représentant en moyenne 16 ans (± 4 ans) de suivi.

2.2 | Caractéristiques des espèces

Traits fonctionnels : écologie, morphologie et préférence thermique

Dans le but de caractériser la diversité fonctionnelle, 28 traits, présentés dans le tableau 2.1 ont été utilisées : 9 traits écologiques en lien avec différents aspects de l'écologie (*i.e.* utilisation de l'habi-

tat, alimentation et traits d'histoire de vie) extraits de la littérature scientifique et d'atlas (Annexe A) et 14 ratios morphologiques (Froese et Pauly 2017; Toussaint et al. 2016; Figure 2.3). L'utilisation de ratios, plutôt que des mesures morphologiques elles-mêmes, permet de s'affranchir des différences de tailles entre espèces parfois importantes. L'utilisation d'une valeur unique par espèce suppose que la variabilité interspécifique est supérieure à la variabilité intraspécifique. Ces deux bases de données (*i.e.* traits écologiques et traits morphologiques) ont été utilisées, d'une part, pour décrire les patrons spatiaux des diversités écologiques et morphologiques séparément à large échelle tandis que seul les traits écologiques ont été utilisés pour caractériser les dynamiques temporelles des communautés d'un point de vue fonctionnel.

En plus de l'ensemble de ces traits documentés pour l'ensemble des espèces européennes, les préférences thermiques ont été décrites pour les espèces françaises ("*Species Temperature Index*" en anglais; STI). La préférence thermique d'une espèce correspond à la moyenne de température rencontrée sur son aire de distribution (Devictor et al. 2008). A partir de la plateforme en ligne du *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF), les aires mondiales de chacun des espèces françaises ont été extraites. Couplées aux données climatiques, les aires de distribution ont permis de calculer les STI de chaque espèce observée en France. En parallèle de cette démarche, les tolérances thermiques des espèces françaises ont été extraites des travaux de Comte et Olden (2017). Les tolérances correspondent à la température maximale qu'une espèce peut supporter, d'un point de vue physiologique. Les préférences (STI) et les tolérances (CT_{max}) proposent la description dans un cas de la niche réalisée et dans un autre, les limites de la niche fondamentale (Araújo et al. 2013). Bien que les deux mesures soient fortement corrélées (Figure 2.4), une certaine variabilité est observable à l'échelle de l'espèce. Cette variabilité, bien que faible, peut s'accumuler pour des métriques calculées à l'échelle des communautés. Dans un contexte de changement climatique, la niche réalisée risque d'être fortement impactée (*e.g.* Jezkova et al. 2011) notamment au travers des conditions environnementales rencontrées par les espèces. Par la suite, les résultats présentés seront basés sur les CT_{max} plutôt que les STI, ces derniers étant plus prônes à être influencés par les changements de distribution observés en réponse au changement climatique (La Sorte et Jetz 2012; Parmesan et Yohe 2003). Les CTI_{max} varient de 27,4 °C à 40,3°C et la médiane pour les espèces étudiées est de 33,5°C.

Phylogénie

Rabosky et al. (2013) ont publié la phylogénie datée et calibrée de l'ensemble des Actinoptérygiens (*i.e.* les "poissons") à partir de laquelle a été extraite la phylogénie des espèces européenne d'une part, et des espèces françaises d'autre part (Figure 2.5).

2.3 | Déterminants abiotiques et biotiques

Données européennes : Environnement physique

Aussi bien à l'échelle continentale que nationale, plusieurs paramètres concernant les conditions environnementales dans lesquelles les communautés évoluent ont été documentés et renseignés. A

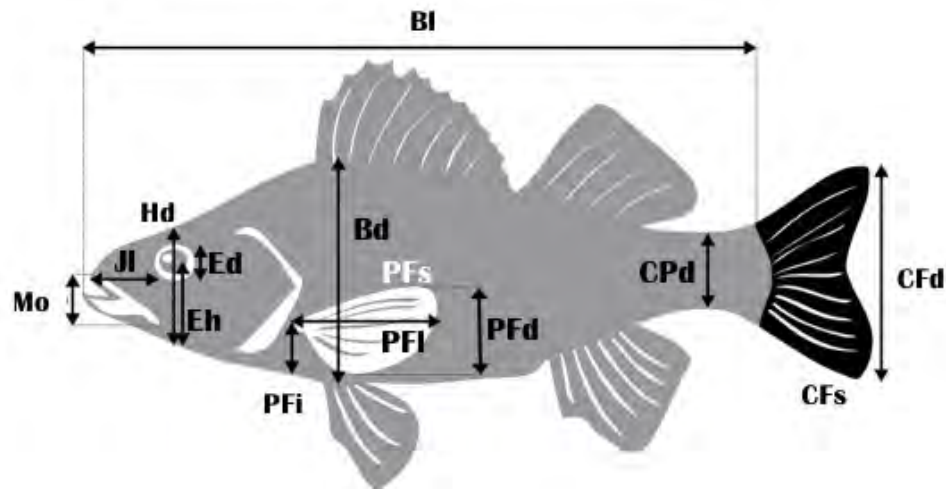


FIGURE 2.3 – Les différentes mesures morphologiques utilisées pour calculer les 14 ratios de l'étude (présentés Tableau 2.1).

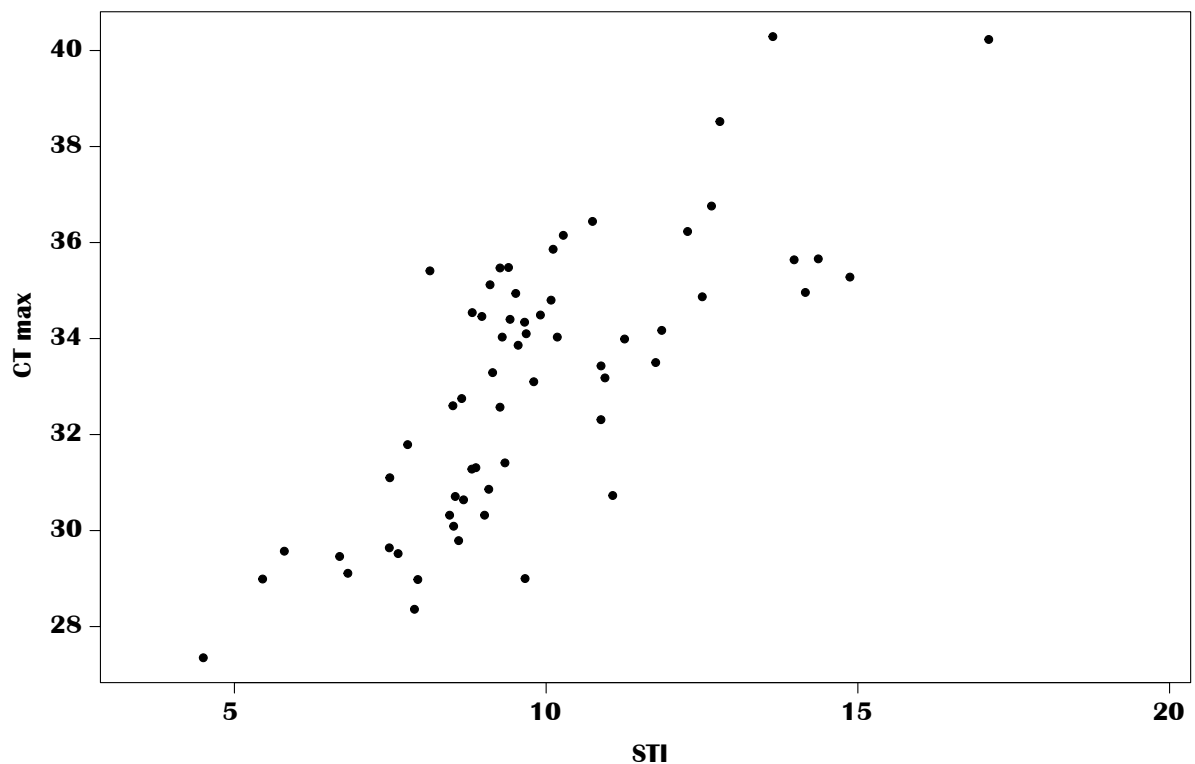
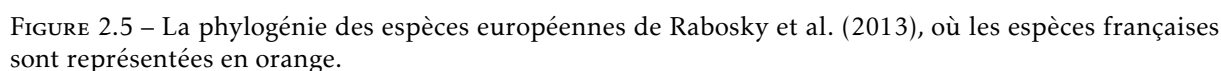


FIGURE 2.4 – Les préférences thermique (STI, axes des abscisses) et les tolérances thermiques (CT_{max} , axes des ordonnées) présentent une forte corrélation ($r = 0,77$, $p < 0,001$). Cependant, les légères différences observées entre ces deux caractéristiques à l'échelle de l'espèce peuvent s'accumuler pour résulter en de fortes différences entre les métriques calculées à l'échelle de la communauté.



Facette	Traits	Fonction écologique	Type	Unité	Nombre d'espèces
Ecologie	Habitat lors de l'alimentation	Alimentation	C		307
	Régime alimentaire	Alimentation	C et Q		363 et 234
	Migration	Ecologie	C		210
	Durée de vie	Ecologie	C		281
	Fécondité	Reproduction	C et Q	Nombre d'oocytes	281 et 203
	Nombre de frais	Reproduction	C		280
	Diamètre des œufs	Reproduction	C et Q	Millimètre	259 et 168
	Age de maturité (femelle)	Reproduction	C		287
	Soin parentaux	Reproduction	C		353
	Durée d'incubation	Reproduction	C		233
	Tolérance à la salinité	Habitat	C		361
	Habitat	Habitat	C		415
	Préférence de courant	Habitat	C		338
	Habitat de reproduction	Habitat	C		314
Morphologie	Taille du corps		Q	Centimètre	232
	Taille des yeux	Détection des proies	Q	Ed/Hd	415
	Position de la bouche	Capture des proies	Q	Mo/Hd	414
	Taille de la mâchoire	Capture des proies	Q	Jl/Hd	376
	Position des yeux	Position dans la colonne d'eau	Q	Eh/Hd	415
	Elongation du corps	Position dans la colonne d'eau	Q	Bl/Bd	415
	Forme latérale du corps	Nage	Q	Hd/Bd	415
	Position de la pectorale	Nage	Q	PFi/Bd	415
	Forme de la pectorale	Nage	Q	PFl/PFd	354
	Etranglement du pédoncule caudal	Nage	Q	CFd/CPd	408
	Aspect de la caudale	Nage	Q	CFd^2/CFs	408
	Surface des nageoires	Nage	Q	PFs/CFs	352
	Surface relative des nageoires	Nage	Q	$(PFs + CFs)/(Bl \times Bd)$	352

TABLEAU 2.1 – Présentation des différents traits fonctionnels (*i.e.* écologiques et morphologiques) utilisés. Les traits peuvent être catégoriels (C) ou quantitatifs (Q) ou les deux. Dans ce dernier cas, le premier nombre d'espèce pour lequel le trait est documenté correspond au trait catégoriel et le second au quantitatif. Enfin, lorsque les traits sont calculés à partir de mesures morphologiques, le calcul est présenté dans la colonne "unité", les ratios présentés n'ayant pas d'unité.

l'échelle de l'Europe, la géomorphologie des bassins versants a été décrite au travers de leur aire, extraite depuis la base de données CCM2 (Vogt et al. 2007), ainsi que de l'altitude maximale, extraite de la base de données HYDRO1k (disponible en ligne²). De plus, les conditions climatiques ont été extraites de la base de données WorldClim (Hijmans et al. 2005) : la température moyenne annuelle de l'air, les précipitations totales annuelles, la saisonnalité des températures, la saisonnalité des précipitations et le pourcentage de couverture glaciaire lors du dernier maximum glaciaire, il y a environ 21 000 ans (Clark et al. 2009). Les conditions climatiques contemporaines correspondent à des moyennes des valeurs observées entre 1960 et 1990. Finalement, l'utilisation des sols à une résolution de 1 kilomètre pour l'année 2000 a été extraite de la base de données Global Land Cover Network (GLCN) permettant d'obtenir pour chaque bassin versant la surface occupée par des zones artificielles, par des zones agricoles, par des forêts ou par des prairies. Les densités humaines ont été récupérées depuis la base de données HYDE 3.0 (Klein Goldewijk et al. 2011). A partir de ces différentes variables liées aux activités humaines, une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée, produisant ainsi une variable synthétique (expliquant 38,4% de la variance des données). Cette variable, positivement corrélée à la densité humaine ainsi qu'aux surfaces occupées par les zones artificielles agricoles, décrit l'intensité des activités humaines à l'échelle du bassin versant.

2. <https://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>

Données françaises : Gradients environnementaux

Pour chacune des stations échantillonnées en France, la distance à la source ainsi que la largeur des cours d'eau au site d'échantillonnage ont été renseignées depuis le Réseau Hydrographique Théorique (disponible en ligne ³, RHT ; Pella et al. 2012). Une ACP a été réalisée à partir de ces données afin d'obtenir une variable synthétique, permettant de situer les stations le long du gradient longitudinal (*i.e.* amont-aval). Cette variable, *G*, représente 97% de la variance des deux variables et est positivement corrélée à la distance à la source ainsi qu'à la largeur du cours d'eau (*i.e.* les valeurs positives indiquent une position en aval tandis que les valeurs négatives indiquent une position en amont). En plus de la position le long du gradient longitudinal, la fragmentation a été quantifiée. Plus particulièrement, la base du Référentiel d'Obstacle à l'Ecoulement (disponible en ligne ⁴, ROE) a été utilisée pour déterminer le nombre de barrages d'au moins 10 mètres de haut (disponible en ligne ⁵) dans chaque sous-secteur hydrographique. Les sous-secteurs hydrographiques ont été définis par le Service d'Administration Nationale des Données et Référentiels sur l'Eau (SANDRE) et correspondent au troisième niveau de découpage du réseau hydrographique français (Figure 2.2). Un sous-secteur hydrographique représente, en moyenne, 477 km². Enfin, des données concernant des modifications des milieux lotiques d'origine humaine ont été extraites de la base de données IPR+ (Marzin 2013), mise en place par l'AFB. Pour chaque station, les perturbations locales ont donc été documentées. Plus précisément, les perturbations considérées englobent des altérations hydrologiques, morphologiques ou résultant des activités humaines. L'intensité des différents types d'altérations a été quantifiée et la moyenne des intensités a été utilisée pour décrire l'influence des activités humaines à une échelle spatialement fine.

Données françaises : Changements environnementaux

Les conditions climatiques ont été décrites au travers des températures moyennes annuelles, de la saisonnalité des température annuelle (calculée comme étant $100 \times \text{écart type des températures journalières}$), des précipitations totales annuelles ainsi que de la saisonnalité des précipitations annuelle (calculée comme étant le coefficient de variation, *i.e.* rapport de l'écart type sur la moyenne, des précipitations). Ces données ont été fournies par Météo France, permettant de documenter l'ensemble des stations françaises pour lesquelles les données piscicoles ont été renseignées et ce pour la totalité des années considérées (les données climatiques ont été fournies pour l'année 1965 et jusqu'à 2013). Les changements temporels de ces quatre composantes climatiques ont été décrits au moyen de modèles linéaires ("*Generalized Least Squares Models*" en anglais, GLS ; Hansen 2007) prenant en compte l'auto-corrélation temporelle, caractéristique intrinsèque aux séries temporelles climatiques (Cowpertwait et Metcalfe 2009). Les communautés piscicoles évoluent dans un environnement qui, en moyenne, tend à devenir plus chaud et plus sec. En particulier, depuis 1990, les températures moyennes annuelles ont augmenté de 0,6°C tandis que les précipitations ont diminué d'environ 1 200 mm (Figure 2.6). En parallèle, les événements thermiques extrêmes ont tendance à devenir plus fréquents et/ou plus intenses.

3. <https://www.irstea.fr/rht>

4. <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/obstacles-a-lecoulement-metropole/>

5. <https://sandre.eau.fr/atlascatalogue>

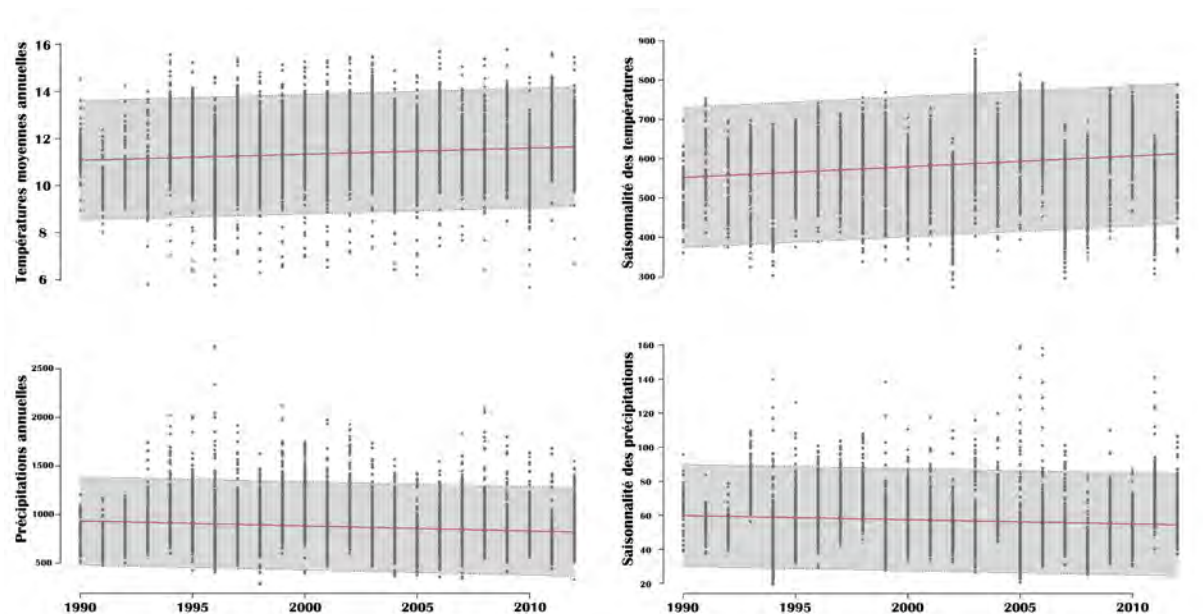


FIGURE 2.6 – Les communautés piscicoles françaises subissent des changements climatiques. Ce dernier se caractérise notamment par une augmentation des températures (en haut à gauche) et de leur saisonnalité (en bas à gauche) tandis que les précipitations (en haut à droite) et leur saisonnalité (en bas à droite) ont diminué ($p < 0,05$).

Les saisonnalités ont augmenté pour les températures de 13% tandis qu'elles ont diminué pour les précipitations d'environ 9%.

La France est riche d'une importante diversité de paysages en raison de conditions environnementales (*e.g.* climatiques, géologiques) variées. Cette multitude de paysage couplée aux activités humaines résulte en une diversité importante dans l'occupation des sols. La base de données d'occupations des terres CORINE Land Cover est issue du programme européen *Corpernicus* (disponible en ligne⁶). Ce service fournit une image complète de l'utilisation des sols en France métropolitaine pour les années 1990, 2000 ainsi que 2006. La description est faite pour des surfaces de 25 hectares. Cinq catégories de couverture du sol sont documentées (Figure 2.7) : les zones artificielles (*e.g.* villes, zones commerciales, réseaux de transports routiers, ferroviaire, portuaire et aérien, espaces verts urbain), agricoles, forestières ou semi-naturelles (*e.g.* pelouses naturelles, landes, broussailles, plages, glaciers), humides (*e.g.* marais, tourbières, zones intertidales) ainsi que les zones d'eau (cours, plans et voies d'eau, lagunes, estuaires). Pour chaque sous-secteur hydrographique, le pourcentage de la surface occupée par chacune des catégories a été quantifié. A partir de ces données, la dynamique d'occupation des sols français a été décrite entre 1990 et 2006. Plus particulièrement, pour chaque catégorie d'utilisation des sols, le changement entre les deux années a été calculé comme étant la différence entre la surface occupée en 2006 et en 1990, et ce pour chaque sous-secteur hydrographique. Globalement, les tendances indiquent une diminution des surfaces agricoles, des forêts ainsi que des milieux semi-naturels qui semble s'être faite au profit des zones artificielles, qui elles ont augmenté pendant la même période. Cependant, les variations temporelles de surfaces occupées sont relativement faibles : en moyenne, 0,44% de la surface

6. <https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/clc/fichiers/>

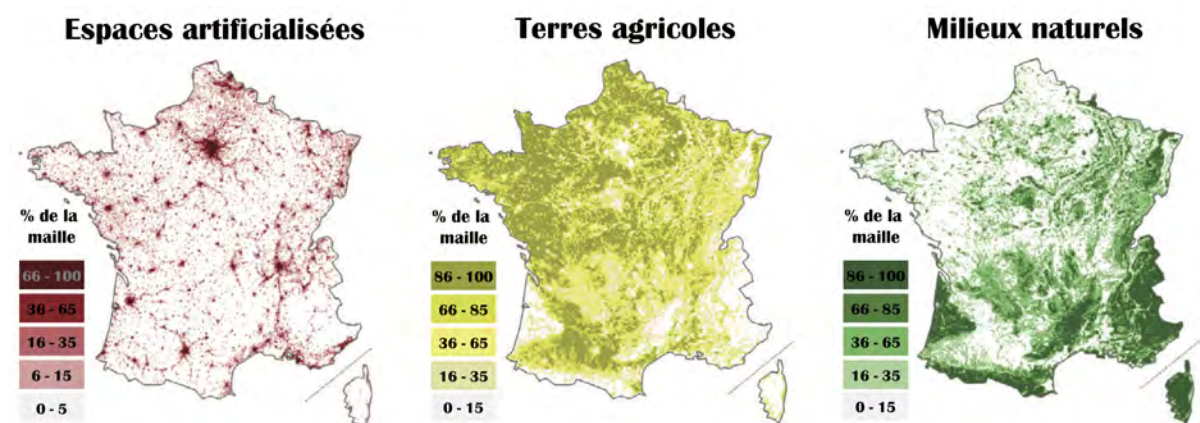


FIGURE 2.7 – Le Nord-Ouest de la France est principalement caractérisé par des terres agricoles tandis que le Sud et l’Est présentent une forte proportion de d’espaces naturels (modifié depuis UE-SOeS, CORINE Land Cover, 2006). Les mailles sont hexagonales et ont des côtés de deux kilomètres.

d’un sous-secteur est passé d’une catégorie à une autre.

Données françaises : Invasions biologiques

En France, 35 espèces de poissons d’eau douce ont été introduites (Keith 1998) dont 23 ont été recensées lors des campagnes d’échantillonnage AFB (Tableau 2.2). Pour une partie importante des espèces non-natives, les historiques et les voies d’introduction sont très bien documentés. C’est le cas du silure glane (*Silurus glanis*; Figure 2.8), originaire d’Europe centrale, pour lequel des individus de pisciculture du Haut-Rhin ont été relâchés en 1857 dans le Doubs (Keith et al. 1992). En 1956, un peu moins d’une trentaine d’individus sont relâchés dans l’Ain et leurs progénitures dans des affluents de la Saône à partir desquels les bassins de la Saône et du Rhône leur sont devenus accessibles. La colonisation d’autres bassins français comme la Loire, la Garonne, la Seine a été permise par des introductions volontaires ainsi que l’utilisation par les individus des canaux interbassins. Un autre exemple bien documenté est celui de la gambusie (*Gambusia affinis*). D’origine sud-américaine, la gambusie est un poisson vivipare introduit en Corse dans un premier temps, en 1924 puis en France métropolitaine dans un second temps, de 1927 à 1931. Son introduction a été volontairement faite dans le but de lutter contre le paludisme, l’anophèle, vecteur du parasite, faisant partie du régime alimentaire de la gambusie (Keith et Allardi 2001). Cependant, à la suite de son introduction, en utilisant les voies de navigation, l’espèce s’est largement répandue et est désormais classée comme nuisible. En effet, l’espèce se nourrit effectivement de larves d’anophèles mais également d’œufs de poissons dont des espèces économiquement désirées ou rares. Pour chaque espèce non-native identifiée en France, les tendances démographiques ont été décrites à chaque station. Globalement, l’importance des espèces non-natives dans les populations piscicoles françaises a augmenté depuis les années 80. En particulier, en 1980, elles représentaient 0,13% de l’ensemble des poissons français recensés par l’AFB et ont augmenté jusqu’à 2,5% en 2012 ($p < 0,05$, $R^2 = 0,62$), parmi lesquels le pseudorasbora, espèce non-native majoritaire et potentiel vecteur de maladies émergentes (Pinder et al. 2005), représente 1,2%. Pour chaque station, les tendances des abondances d’espèces non-natives ont été estimées de la même façon que les tendances climatiques,

Origine	Espèces	Date d'introduction en France
Amérique du Nord	<i>Ambloplites rupsetris</i>	1904-1910
	<i>Ameiurus melas</i>	1871
	<i>Gambusia affinis</i>	1924-1931
	<i>Leppomis gibbosus</i>	1877-1885
	<i>Micropterus salmoides</i>	1890
	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	1884-1891
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	1881-1884
	<i>Pimephales promelas</i>	1980
	<i>Salvelinus fontinalis</i>	1879-1904
	<i>Salvelinus namaycush</i>	1886
	<i>Umbrea pygmaea</i>	1910-1911
Asie	<i>Carassius auratus</i>	xviii ^e siècle
	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	1957
	<i>Hypophthalmichthys melitrix</i>	1975
	<i>Pseudorasbora parva</i>	1978-1979
Europe centrale	<i>Carassius carassius</i>	xviii ^e siècle
	<i>Cyprinus carpio</i>	Ere romaine
	<i>Leuciscus idus</i>	1930-1960
	<i>Sander lucioperca</i>	1888
	<i>Silurus glanis</i>	1857
Europe de l'Est	<i>Aspius aspius</i>	Capturé en 1988
	<i>Carassius gibelio</i>	
	<i>Pachychilon pictum</i>	1987

TABLEAU 2.2 – Espèces non-natives observées en France lors des campagnes d'échantillonnage réalisées par l'ONEMA (extrait de Keith et Allardi 2001).

à savoir grâce à l'utilisation de GLS.

2.4 | Description des communautés piscicoles

Indices de diversité

Indices de diversité fonctionnelle Dans le but de décrire la diversité fonctionnelle d'une communauté, les données piscicoles et les caractéristiques fonctionnelles (*i.e.* traits écologiques et/ou morphologiques) sont couplées. Une première approche est d'utiliser un indice univarié comme les moyennes de traits pondérées (CWM; Devictor et al. 2008; Figure 1.14). Cette approche peut être appliquée pour tout trait quantitatif documenté. Ainsi, pour une communauté donnée, les préférences thermiques des espèces sont donc moyennées; la moyenne étant pondérée par les abondances des espèces de la communauté. Une valeur élevée indique que la plupart des individus présentent une préférence thermique élevée. Cet indice n'est pas borné mathématiquement bien qu'il ne puisse sortir de la gamme imposée par les préférences thermiques maximale et minimale des espèces observées. La même démarche peut être utilisée pour la position trophique permettant d'obtenir une position trophique moyenne de la communauté.

A partir des traits fonctionnels, il est possible de construire un dendrogramme fonctionnel. Il est

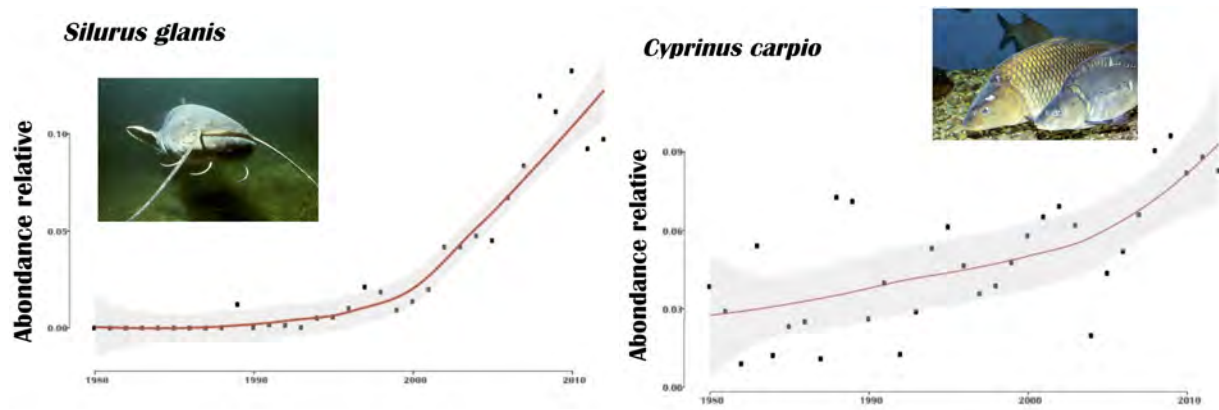


FIGURE 2.8 – Le silure et la carpe font partie des espèces non-natives les plus connues (silure à gauche et carpe à droite ; Crédits Dieter Florian). Leur abondance relative, à l'échelle nationale, ont augmenté au cours du temps (les droites rouges représentent des LOESS).

intéressant de noter ici qu'une phylogénie est un dendrogramme phylogénétique, c'est-à-dire basé sur des distances phylogénétiques. A partir d'un dendrogramme fonctionnel, plusieurs indices peuvent être utilisés pour décrire la répartition des espèces. L'indice de divergence fonctionnelle utilisé dans le cadre de cette thèse, initialement proposé pour décrire la divergence phylogénétique (Webb et al. 2002 ; Figure 1.9), permet de mesurer la variabilité des positions des espèces le long du dendrogramme fonctionnel. La divergence fonctionnelle a été calculée comme la distance moyenne entre paires d'espèces sur la base d'un dendrogramme fonctionnel ("*Mean Pairwise Distance*" en anglais, MPD ; Mouchet et al. 2008 ; Petchev et Gaston 2002). Le dendrogramme étant basé sur un seul trait, le MPD peut être considéré comme un indice univarié dans le cas présent (bien que le MPD ne soit pas intrinsèquement un indice univarié).

Une seconde approche, largement utilisée, est de considérer un ensemble de traits simultanément pour décrire la diversité fonctionnelle. Dans ce cas (*i.e.* lorsque les indices de diversité utilisés sont multivariés), la distance fonctionnelle entre espèces est généralement calculée à partir de l'ensemble des traits. Plusieurs distances peuvent être calculées mais une des plus répandue et communément utilisée est la distance de Gower (Gower 1971). En effet, cette dernière permet de considérer simultanément des traits quantitatifs et des traits qualitatifs (Gower 1971). A partir de la matrice de distances fonctionnelles entre espèces, un espace multivarié synthétique peut être construit. L'espace fonctionnel est alors produit à partir de variables synthétiques issues d'une Analyse en Coordonnées Principales (PCoA ; Gower 1966). L'utilisation de cette analyse permet la réduction du nombre de dimensions. En particulier, le nombre de dimensions est initialement égal au nombre de traits fonctionnels mais est ensuite réduit au nombre de variables synthétiques produites par la PCoA considérées. Le choix du nombre de dimensions de l'espace fonctionnel est un compromis entre les capacités informatiques nécessaires pour les simulations (que l'on souhaite minimales ; ce point de la méthodologie sera abordé dans la partie *Modèles nuls*) et l'information initiale conservée et représentée par l'espace fonctionnel (que l'on souhaite maximale). Maire et al. (2015) ont montré que quatre dimensions étaient suffisantes pour représenter une part correcte de l'information sans pour autant demander une capacité de calcul trop importante. A partir de l'ensemble des espèces, un espace fonctionnel peut donc être construit au sein

duquel les coordonnées des espèces indiquent leurs caractéristiques fonctionnelles. Les espèces d'une communauté n'occuperont qu'un sous ensemble de cet espace fonctionnel. Parmi les descripteurs de cet espace se trouvent les indices de diversité fonctionnelle utilisés au cours de cette thèse. Une contrainte due à la construction d'un espace fonctionnel à n dimensions (ici, 4) est la nécessité pour une communauté d'être composée d'au moins $n + 1$ espèces pour pouvoir définir l'espace fonctionnel qu'elle occupe (par exemple, la diversité fonctionnelle de la communauté orange présentée dans la Figure 1.9 ne peut être décrite dans un espace à deux dimensions, le nombre d'espèces étant de deux). Dans la suite de ce travail, aucune communauté ne sera décrite si sa richesse spécifique est inférieure à 5 si la description se fait au travers d'un espace fonctionnel.

La richesse fonctionnelle ("*functional richness*" en anglais, FRic ; Figure 1.9) a été proposée par Villéger et al. (2008) comme étant la proportion du volume fonctionnel total occupée par les espèces de la communauté (enveloppe convexe des espèces de la communauté dans l'espace fonctionnel ; Figure 1.9). Dans la même étude, Villéger et al. (2008) proposent de calculer la régularité fonctionnelle ("*functional evenness*" en anglais, FEve ; Figure 1.9) à partir de la distance entre espèces au sein de l'arbre le plus court (*i.e.* dont les distances entre espèces sont minimales) connectant l'ensemble des espèces dans l'espace fonctionnel. Ces deux indices de diversité répondent à l'ensemble des critères proposés par Mason et al. (2005) et Ricotta (2005) dont, par exemple, la gamme de variation d'un indice comprise en 0 et 1. Ainsi une valeur élevée, pour une communauté donnée, de FRic indique que cette communauté occupe une proportion importante du volume maximal potentiel. A l'inverse, une faible valeur de FRic indique que la communauté n'occupe qu'une proportion minime de l'espace fonctionnel. Le FEve varie également entre 0 et 1. La valeur 1 (*i.e.* maximale) est atteinte lorsque les espèces sont réparties de façon régulière dans l'espace fonctionnel qu'elles occupent (*i.e.* la distance au plus proche voisin est identique pour tous les espèces). La régularité est donc, conceptuellement et mathématiquement, indépendante de la richesse fonctionnelle (Villéger et al. 2008).

Indices de diversité phylogénétique Les phylogénies permettent d'appréhender des distances évolutives entre espèces et sont donc les analogues phylogénétiques des dendrogrammes fonctionnels présentés précédemment. La richesse phylogénétique est généralement (et le sera pendant l'intégration de ce travail) calculée comme étant la somme des longueurs des branches reliant l'ensemble des espèces d'une communauté ("*phylogenetic richness*" en anglais, PRic ; Faith 1992 ; Figure 1.9). Théoriquement, la PD est bornée entre 0 et la somme des longueurs de l'ensemble des branches de l'arbre ; plus la valeur est grande, plus la diversité est importante. La régularité phylogénétique peut également être décrite ("*phylogenetic evenness*" en anglais, PEve), de façon identique à la régularité fonctionnelle. Notamment, le FEve est un indice qui, se basant sur un arbre entre les espèces, peut être calculé aussi bien à partir d'une phylogénie que d'un dendrogramme fonctionnel. Etant mathématiquement identique au FEve, le PEve varie de la même façon que ce dernier.

Indices de diversité entre communautés Comme décrit dans la section 1.2 et illustré par la Figure 1.15, la diversité des communautés peut être décrite et mesurée de façon relative à d'autres communautés. En particulier, deux indices ont été utilisés au cours de cette thèse pour décrire la diversité de cette façon : les contributions locales à la diversité bêta ("*Local Contributions to Beta Diversity*" en anglais, LCBD; Legendre et De Cáceres 2013) et l'indice de diversité bêta temporelle ("*Temporal Beta Index*" en anglais, TBI; Legendre et Salvat 2015).

Les LCBD permettent de définir l'originalité d'une communauté du point de vue de sa composition par rapport à l'ensemble des communautés d'un système d'étude (Legendre et De Cáceres 2013). En particulier, les LCBD sont calculées comme étant la distance des communautés à une communauté virtuelle dont la composition est moyenne, étant donné l'ensemble des communautés considérées. Ainsi, plus une LCBD est forte, plus la communauté se distingue des autres de par sa composition. La somme des LCBD d'un ensemble de communautés est égale à 1. Les LCBD sont compris en 0 et 1, la valeur augmentant avec l'originalité de la composition de la communauté par rapport aux autres communautés étudiées.

Les TBI permettent de quantifier dans quelle mesure deux communautés diffèrent, et en particulier au cours du temps. Contrairement aux LCBD, la relativité de la diversité est par rapport à un état temporellement antérieur de la communauté. En se basant sur la distance de Bray Curtis (Bray et Curtis 1957; Legendre et Legendre 1998), les TBI sont calculés de la façon suivante :

$$TBI = \frac{B + C}{2A + B + C} \quad (2.1)$$

avec A correspond aux individus communs aux deux périodes de temps, B et C correspondent, respectivement aux individus gagnés et perdus entre les deux périodes de temps (Legendre et Salvat 2015). Ces valeurs (A , B et C) sont calculées pour chaque espèce individuellement avant d'être sommée pour avoir des valeurs globales pour la communauté dans son entièreté. L'indice varie de 0 à 1, 0 indiquant que la communauté n'a pas évolué entre les deux périodes de temps considérées tandis que 1 indique un changement total de la composition de la communauté au cours du temps. De par leur construction mathématique, les TBI permettent de décomposer les variations de composition en gains (*i.e.* B) et en pertes (*i.e.* C) d'individus et d'attribuer la part de cette variation due à chacune de ces deux composantes. Ainsi, lorsque $B < C$, le changement de la communauté est principalement le résultat de déclin populationnels entre les deux périodes de temps considérées.

Modèles nuls

Le développement et l'utilisation de modèles nuls répondent à deux objectifs : obtenir des indices de diversité indépendants de la richesse spécifique (Gotelli et Graves 1996) et déterminer les règles d'assemblage sous-jacentes à la structuration des communautés (Webb et al. 2002). Les modèles nuls se basent sur la randomisation des espèces au sein d'une communauté dans le but de déterminer si cette communauté diffère significativement d'une communauté aléatoire dont le nombre d'espèce serait identique. En particulier, la diversité observée est comparée à celle qui serait observée dans le cas

où les espèces sont tirées au hasard depuis le pool régional plutôt que sélectionnées par des processus écologiques particuliers (*e.g.* filtres environnementaux, limite à la ressemblance). Le but est donc de s'affranchir de l'effet de la richesse spécifique. En effet, la richesse spécifique augmente la diversité fonctionnelle et phylogénétique : en ajoutant une espèce dans une communauté, elle augmentera les caractéristiques fonctionnelles ainsi que l'histoire évolutive contenues dans cette communauté. Une communauté fonctionnellement et/ou phylogénétiquement diversifiée l'est-elle uniquement car elle contient beaucoup d'espèces ou parce que ces espèces ne peuvent coexister que si leurs ressemblances sont minimales? Une communauté fonctionnellement et/ou phylogénétiquement pauvre l'est-elle en raison du faible nombre d'espèces ou parce que les espèces sont sélectionnées car adaptées aux contraintes liées à l'environnement? Les modèles nuls permettent de répondre à ces questions en créant des communautés dont le nombre d'espèces est le même que celui de la communauté étudiée mais dont les caractéristiques fonctionnelles ne sont pas sélectionnées par un processus en particulier. La première étape de l'approche par les modèles nuls est de randomiser la distribution des traits fonctionnels parmi les espèces du pool régional ou les espèces le long de la phylogénie. Si la communauté observée contient n espèces, alors n espèces sont ensuite tirées aléatoirement depuis le pool régional d'espèces (la probabilité de tirer une espèce est la même pour toutes les espèces). Ces n espèces tirées aléatoirement présentent des caractéristiques fonctionnelles et des histoires évolutives aléatoires (bien qu'elles correspondent à des combinaisons de traits ou des branches phylogénétiques observées dans le pool régional). À partir de cette communauté aléatoire, l'indice de diversité d'intérêt X est calculé (*e.g.* Fric, FEve, PRic, MPD, etc.). Cette procédure est répétée 999 fois afin d'obtenir la distribution théorique de X . La valeur observée de X est alors comparée à cette distribution. En particulier, les tailles d'effet standardisées ("*standardized effect size*" en anglais, SES) sont calculées comme suit :

$$SES = \frac{(X_{obs} - X_{mean})}{X_{std.dev}} \quad (2.2)$$

où X_{obs} correspond à l'indice X de la communauté observée, X_{mean} et $X_{std.dev}$ sont, respectivement la moyenne et l'écart type des indices X calculés à partir des 999 communautés théoriques produites aléatoirement. Une valeur de SES positive indique que la valeur de X de la communauté observée (*i.e.* réelle) est supérieure à la moyenne des X théoriques, c'est-à-dire que la communauté est plus diversifiée qu'un ensemble aléatoire composé d'autant d'espèces. À partir d'une telle valeur, il est possible de dire que la communauté est fortement diversifiée étant donné le nombre d'espèces qu'elle contient mais également de déterminer que la limite à la ressemblance est le principal processus structurant cette communauté (Webb et al. 2002). À l'inverse, une valeur de SES négative rend compte d'une valeur de X observée plus faible qu'attendu étant donné le nombre d'espèces : la communauté est particulièrement peu diversifiée étant donné la richesse taxonomique et les filtres environnementaux sont vraisemblablement la principale force structurante de la communauté (Webb et al. 2002). Pour chaque année et chaque site, les SES des indices d'intérêt ont été calculés à partir d'un pool régional composé de l'ensemble des espèces observées (*i.e.* toute année confondue et tout site confondu).

Dynamiques temporelles

Les tendances au cours du temps des indices ont été calculées au travers de l'utilisation de GLS permettant ainsi de prendre en compte l'autocorrélation temporelle potentielle présente dans les séries temporelles d'indices. La quantification des changements au cours du temps des LCBD (Section 2.4) a été calculée comme la différence entre les LCBD de la période contemporaine (2004-2012) et les LCBD de la période historique (1980-1993). Ainsi, les $\Delta LCBD$ positifs indiquent une augmentation des LCBD au cours du temps.

3

Quelle distribution spatiale?

Les patrons spatiaux à large échelle

Les résultats et les conclusions présentés dans ce chapitre sont basés sur les annexes A, B et dans une moindre mesure sur l'annexe C.

3.1 | La diversité n'est pas distribuée de façon homogène

Comprendre les processus et les mécanismes qui sous-tendent la diversité et sa distribution à l'échelle planétaire est une question centrale de l'écologie moderne, et plus particulièrement de la biogéographie ainsi que de la macroécologie (Kennedy et Norman 2005; Mora et Robertson 2005). La diversité est plus forte aux latitudes les plus faibles (*i.e.* proches de l'équateur) et diminue progressivement en se rapprochant des pôles (Figure 3.1). De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer ce patron particulier, observés pour de nombreux clades. Entre autres, l'énergie disponible dans le système (*e.g.* Tittensor et al. 2010), les contraintes climatiques (*e.g.* Currie et al. 2004) ainsi que les perturbations historiques (*e.g.* Brown et Lomolino 2000) semblent être des facteurs privilégiés dans l'explication de ce patron. Ce dernier, bien qu'observé pour de nombreux groupes taxonomiques, est plus ou moins prononcé selon la richesse taxonomique du groupe considéré, la taille des organismes, le milieu de vie des organismes et l'échelle à laquelle est testé le gradient (Hillebrand 2004). La distribution actuelle des poissons d'eau douce résulte des dynamiques de systèmes aquatiques continentaux à large échelle spatio-temporelle. En particulier, l'état d'un système étant généralement transitoire, la faune et la flore de ce système le sont également. Lorsque l'état du système change, ce changement entraîne généralement des événements d'extinctions et de spéciations. Dans un contexte de changements climatiques et géologiques à large échelle, ces processus ont des conséquences sur les populations isolées et en fournissant à d'autres des occasions de colonisations de nouveaux habitats (Lévêque et al. 2008).

A l'échelle planétaire, la diversité semble relativement homogène en Europe. En particulier, le continent européen apparaît comme peu diversifié, cette faible diversité étant le résultat des dernières glaciations relativement récentes (*i.e.* 21 000 ans). Cependant, en examinant cette zone individuellement, les variations spatiales de diversité ne sont pas si faibles qu'elles ne le paraissent à large échelle (Figure 3.2). L'Europe s'étend sur plus de 4 000 km, couvrant une large gamme de climats aussi bien contemporains qu'historiques. De plus, de nombreuses barrières à la dispersion des espèces sont présentes sur le territoire européen (*e.g.* Alpes, Pyrénées, etc.). Ces caractéristiques géo-climatiques expliquent en partie les patrons de diversité actuellement observés en Europe. Dans le cas des poissons, les bassins d'Europe centrale présentent une richesse spécifique élevée (Figure 3.2). Ces bassins appartiennent à la zone Ponto-Caspienne (Figure 3.3) qui correspond à une zone refuge majeure de la

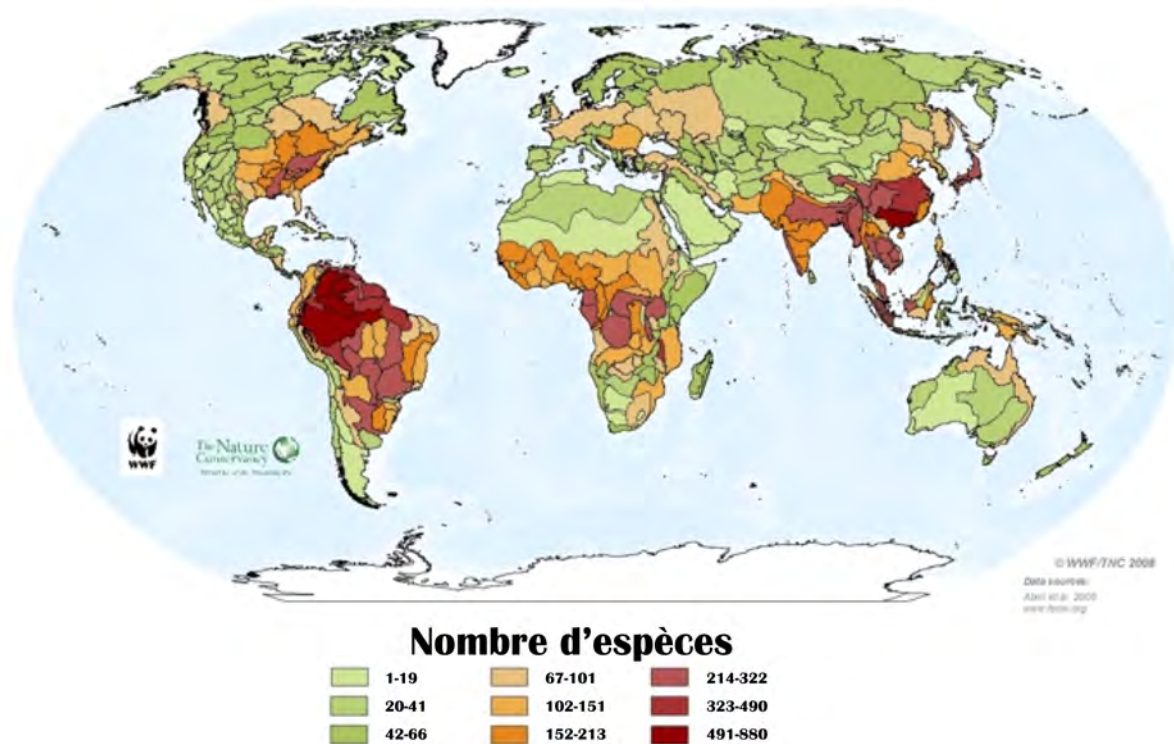


FIGURE 3.1 – Le gradient latitudinal de la diversité taxonomique (en particulier la richesse spécifique) est très largement étudié en macroécologie et en biogéographie. La carte représente ce gradient pour les poissons d'eau douce (crédits Copyright 2008 by The Nature Conservancy and World Wildlife Fund, Inc.). La diversité maximale est observée dans la zone intertropicale et diminue en se rapprochant des pôles.

dernière glaciation, il y a 21 000 ans (Bănărescu et al. 1991; Griffiths 2006; Reyjol et al. 2007). En effet, lors de la dernière glaciation, une grande majorité des espèces a disparu et la survie du reste d'entre elles a été possible grâce au Danube (Bănărescu et al. 1991; Griffiths 2006; Reyjol et al. 2007). Lors des périodes interglaciaires, des systèmes de drainages naturels des eaux fondues ont permis la connexion entre bassins versants (en particulier les bassins d'Europe centrale et sibériens), les espèces pouvant ainsi (re)coloniser de nouveaux réseaux hydrographiques jusqu'à alors isolés et inaccessibles, principalement à partir des parties intermédiaires et aval du Danube. La région Périméditerranéenne est quant à elle plutôt pauvre bien que marquée d'un fort endémisme (Durand et al. 2003; Lévêque et al. 2008; Reyjol et al. 2007). D'une part, la région Périméditerranéenne est isolée du reste du continent par les Alpes, les Pyrénées ainsi que le Grand Balkan (Lévêque et al. 2008). D'autre part, cette zone n'a pas subi l'influence de la dernière glaciation étant trop au Sud résultant en une isolation des autres zones biogéographiques plus longue (environ 5 millions d'années, depuis la crise de salinité messinienne), elle-même permettant à un nombre plus important d'événements de spéciation de se produire (Reyjol et al. 2007). En parallèle de ce fort taux de création d'espèces, les processus d'extinction se sont mis en place depuis plus longtemps que pour les bassins de la région Ponto-Caspienne, induisant un plus grand nombre de pertes d'espèces au cours du temps (Reyjol et al. 2007). De plus, il est possible que les conditions environnementales aux bords de la Méditerranée soient plus contraignantes que celles rencontrées ailleurs en Europe, diminuant le nombre d'espèces capable d'y prospérer (Reyjol et al. 2007). Néanmoins, l'uti-

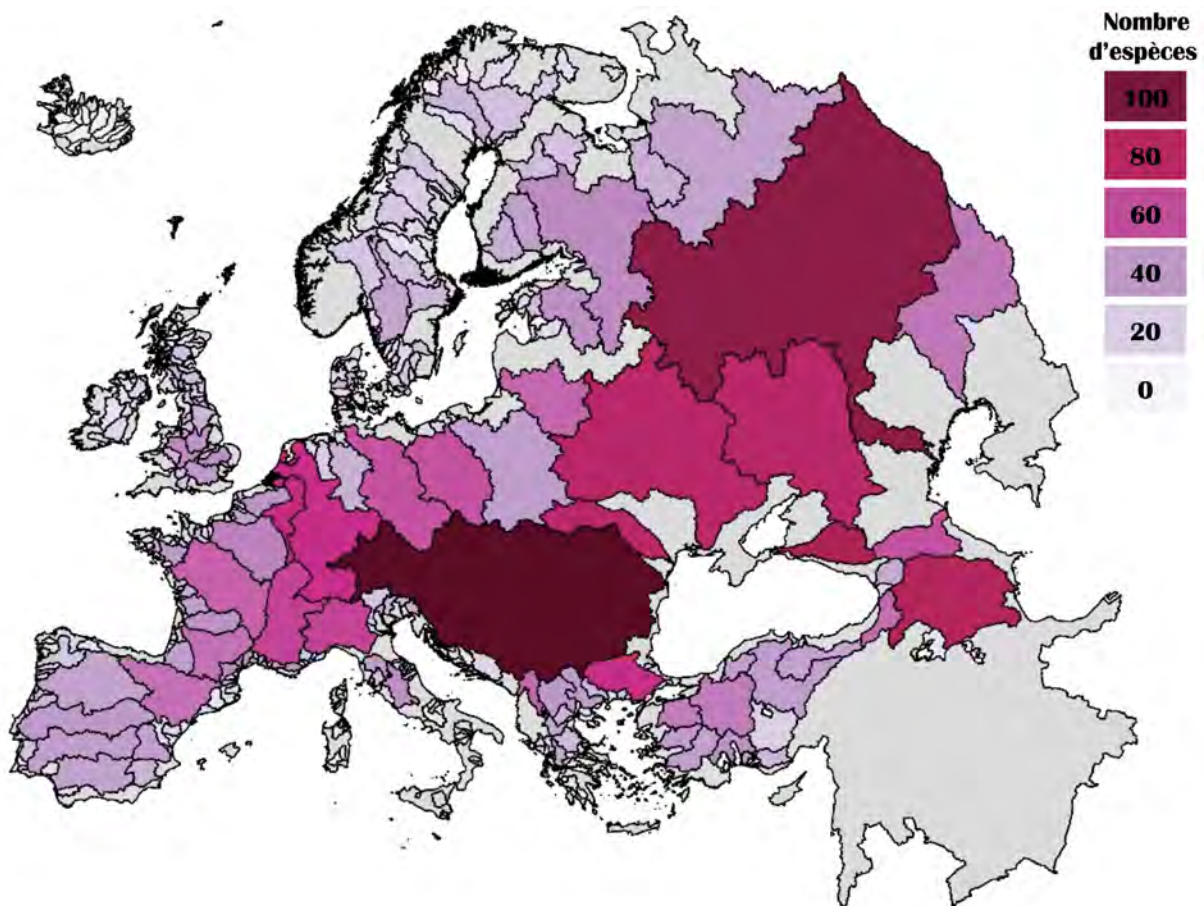


FIGURE 3.2 – À l'échelle planétaire, l'Europe paraît être une zone où la richesse spécifique se distribue de façon relativement homogène (en comparaison à l'Amérique du Sud ou à l'Amérique du Nord). Cependant, en regardant à une échelle plus fine, une variabilité importante apparaît. Concernant les poissons d'eau douce, il apparaît que la taille du bassin versant est un des principaux facteurs déterminant la richesse spécifique. En effet, les plus grands bassins comme le Danube et la Volga abritent le plus grand nombre d'espèces.

lisation seule de la richesse taxonomique limite la compréhension des processus biogéographiques et écologiques qui ont eu lieu et dont résultent les communautés actuellement observées.

3.2 | Des facettes supposées interchangeables

La diversité fonctionnelle permet de prendre en compte les différences de caractéristiques entre espèces et donc leur potentielle complémentarité (Currie et al. 2004; Díaz et Cabido 2001; Petchey et Gaston 2006). Ainsi, la diversité fonctionnelle apparaît comme une approche intéressante si l'on désire comprendre les mécanismes écologiques sous-jacents à la distribution actuelle de la diversité (Mason et al. 2007, 2008). Par exemple, au travers de l'utilisation de la diversité fonctionnelle, Mason et al. (2007, 2008) ont mis en évidence que l'hypothèse liant énergie et richesse spécifique permettait d'expliquer les patrons de diversité à une échelle régionale. En particulier, leurs résultats indiquent que la température implique une augmentation des ressources disponibles permettant aux espèces de se spécialiser et donc à un plus grand nombre d'entre elles de coexister (Mason et al. 2007, 2008; Srivastava et Lawton 1998). Une autre étude a été réalisée à l'échelle continentale mettant en évidence un gra-

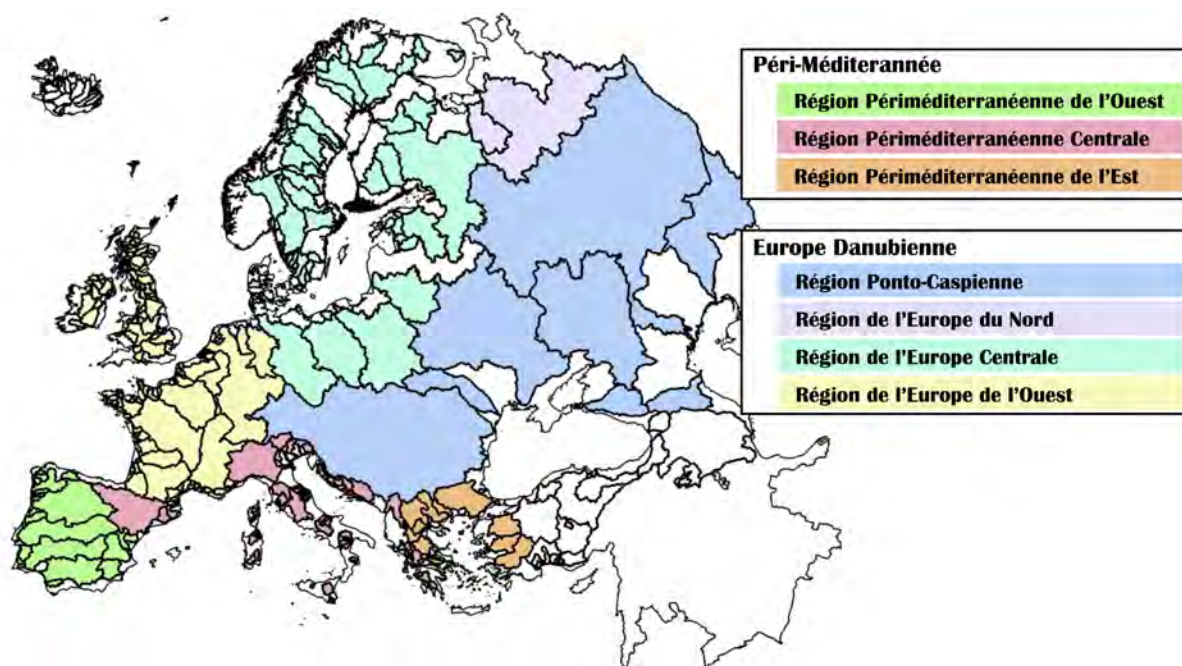


FIGURE 3.3 – À partir des espèces de poissons d’eau douce présentes dans les bassins, sept zones biogéographiques peuvent être définies. Ces différentes régions se caractérisent par des communautés différentes ainsi que des histoires biogéographiques différentes, en particulier les régions de l’Europe Danubienne et les régions de la Péri-Méditerranée (inspirée de Reyjol et al. (2007)).

dient latitudinal de la diversité fonctionnelle (Stevens et al. 2003). Concernant les poissons, la diversité fonctionnelle au sein des bassins a été peu étudiée et l’a été principalement au travers de la diversité morphologique. La seule étude jusqu’à ce jour a été réalisée par Schleuter et al. (2012). Cette dernière illustre l’effet des contraintes environnementales diminuant la diversité fonctionnelle des communautés piscicoles (hypothèse de la prédominance du stress ; Section 1.2) ainsi que l’impact de l’isolation géographique par des barrières à la dispersion, à l’échelle européenne. Globalement, les auteurs mettent en évidence que les colonisations et les spéciations ne permettent pas de compenser les forts taux d’extinction dans les zones géographiques isolées, notamment par des chaînes montagneuses (Schleuter et al. 2012). En parallèle, cette isolation induit une forte redondance fonctionnelle entre espèces résultant vraisemblablement en une faible incidence des futures extinctions potentielles sur les communautés concernées (Schleuter et al. 2012). Schleuter et al. (2012) ont proposé la première étude sur les patrons spatiaux de diversité fonctionnelle, dans une perspective à la fois macroécologique et biogéographique, des communautés de poissons d’eau douce à l’échelle de l’Europe au travers de l’utilisation de traits morphologiques. En effet, les traits relatant explicitement les rôles et les stratégies écologiques sont généralement difficiles et coûteux à documenter, d’autant plus que le nombre d’espèces à renseigner est important, comme c’est le cas dans les études à large échelle. Bien que cette utilisation de traits morphologiques pour caractériser la diversité fonctionnelle soit relativement répandue (*e.g.* Flynn et al. 2009; Luza et al. 2015; Ricklefs 2012; Schleuter et al. 2012), la mesure dans laquelle ces traits sont un bon indicateur de cette diversité reste inexplorée. De plus, certaines études ont mis en évidence les fonctions assurées par certains traits, mais ces dernières ne l’ont fait que pour un trait unique sans considérer la multidimensionalité du concept de niche et de fonction écologique (Tableau 2.1). D’autres études ont

permis de comprendre les dimensions des niches écologiques mesurées par certains traits en particulier (*e.g.* utilisation de l'habitat : Higham et al. 2015; Leal et al. 2013; alimentation : Clairmont et al. 2014; Lisney et al. 2013; Machado-Evangelista et al. 2015). Savoir dans quelle mesure les traits morphologiques dans leur ensemble renseigne sur les stratégies écologiques, dans leur globalité, reste donc une question sans réponse.

La phylogénie a également été utilisée pour décrire la diversité fonctionnelle (*e.g.* Vitousek et al. 1997). Dans le cas d'un fort conservatisme des traits fonctionnels (Section 1.1, Encadré 4), la phylogénie informe sur la variabilité de l'ensemble des traits fonctionnels (Gerhold et al. 2015) bien que ces derniers ne soient pas tous mesurés (et donc pris en compte dans la mesure de la diversité fonctionnelle). Cependant, le caractère informatif de la phylogénie repose sur cette hypothèse de conservatisme phylogénétique qui n'est pourtant pas systématiquement vérifiée.

3.3 | La complémentarité des facettes dans la description des patrons spatiaux à large échelle

En décomposant la diversité fonctionnelle en diversité morphologique d'une part et écologique d'autre part, il est possible de comprendre dans quelle mesure ces deux facettes sont effectivement informatives l'une de l'autre. Il est également possible de confronter les patrons de diversité morphologique et écologique avec les patrons de diversité phylogénétique dans le but de déterminer si la phylogénie peut effectivement être considérée comme plus informative qu'un ensemble donné de traits. Grâce à l'utilisation des indices de diversité, et en particulier de la richesse ainsi que de la régularité, décrits Section 2.4, les diversités morphologique, écologique et phylogénétique des communautés piscicoles européennes ont été quantifiées et décrites (Figure 3.4).

Concernant les communautés piscicoles européennes, la richesse et la régularité morphologiques présentent des patrons spatiaux opposés (Figure 3.4) : les communautés présentent soit une forte richesse mais une faible régularité c'est-à-dire que quelques morphologies extrêmes sont présentes dans la communauté soit une faible richesse mais une forte régularité indiquant un faible gradient de formes au sein duquel les espèces se placent de façon régulière. Ainsi, les régions Ponto-Caspienne et Péri-méditerranéenne sont globalement de la première catégorie (*i.e.* richesse et irrégularité morphologique importante) tandis que les bassins d'Europe du Nord, d'Europe Centrale et d'Europe de l'Ouest présentent le patron inverse (*i.e.* régularité des morphologies au sein d'une faible richesse). La forte richesse Ponto-Caspienne est une potentielle conséquence de l'utilisation de cette zone comme refuge pendant la dernière glaciation tandis que la richesse de la zone Péri-méditerranéenne est potentiellement le résultat de l'isolation de cette région depuis plus de 5 millions d'années couplée à des conditions environnementales particulières. Dans ces deux régions biogéographiques, les conditions environnementales passées (au regard de la zone Ponto-Caspienne) ou contemporaines (dans la Péri-Méditerranée) n'ont permis ou ne permettent la survie que de quelques morphotypes particuliers. À l'inverse, les bassins d'Europe du Nord, d'Europe Centrale et d'Europe de l'Ouest sont caractérisés par une faible diversité de mor-

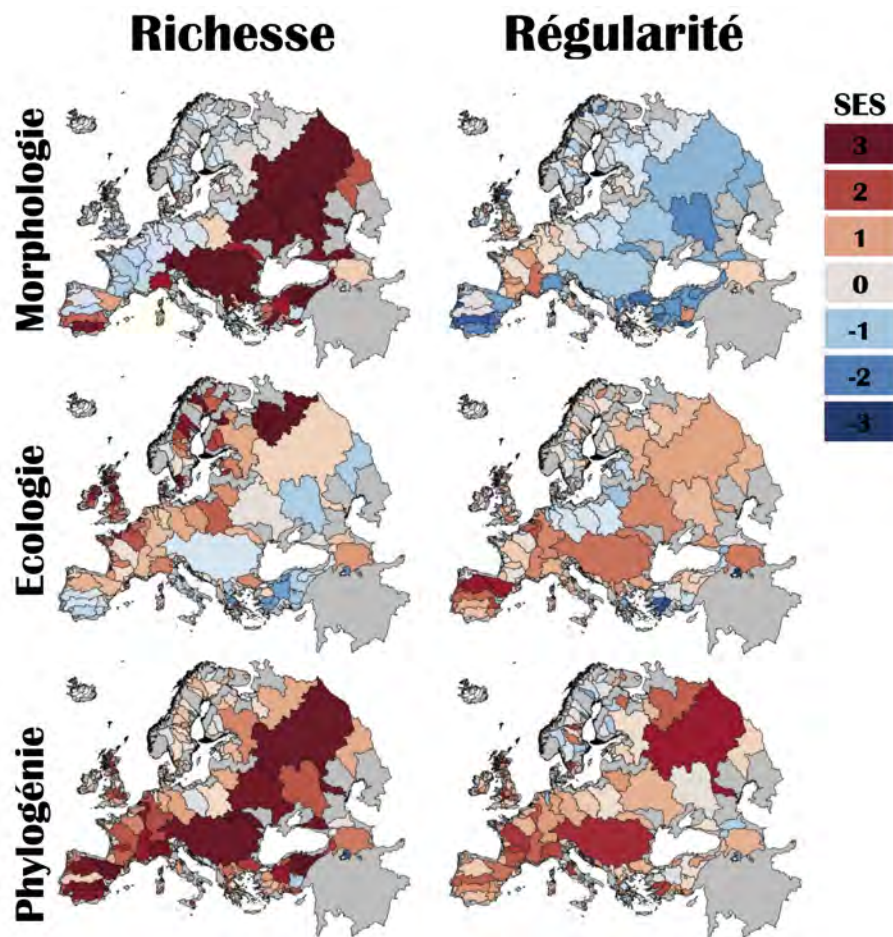


FIGURE 3.4 – Les diversités morphologique (première ligne), fonctionnelle (deuxième ligne) et phylogénétique (troisième ligne) des espèces natives européennes ne sont pas homogènes dans l'espace. De plus, ces patrons spatiaux varient en fonction de la facette considérée (*i.e.* richesse à gauche et régularité à droite).

phologie qui est probablement le résultat de la dernière glaciation. En effet, cet événement est récent à l'échelle des temps géologiques (*i.e.* 21 000 ans), ne permettant pas à de nombreux morphotypes d'apparaître par spéciation.

La diversité écologique présente des patrons contrastés selon la composante (*i.e.* richesse ou régularité) considérée (Figure 3.4). La richesse est élevée dans toute l'Europe exceptée pour le Danube, le Dniepr, l'Oural, le sud de la Péninsule Ibérique, la Péninsule Italienne ainsi que la région Périméditerranéenne de l'Est, indiquant une forte diversité de stratégie écologique au sein des bassins versants européens. De plus, les espèces présentent une forte complémentarité (*i.e.* leur distribution au sein de l'espace écologique est très régulière) mis à part dans le sud de l'Europe Centrale ainsi que dans la partie orientale de la zone Périméditerranéenne de l'Est (*i.e.* bassins versants turcs). Cette importante diversité est probablement le résultat de la richesse de milieu qui caractérise l'Europe permettant ainsi à de nombreuses stratégies écologiques de se développer. Cependant, certaines zones présentent une faible richesse écologique (*e.g.* Danube) potentiellement résultant de leur rôle de refuge pendant la dernière glaciation. En effet, seules les espèces capables d'accéder à ces bassins et d'y survivre ont pu persister. Il

apparaît que peu de stratégies écologiques permettent la survie et le maintien des espèces, résultant en une faible richesse. D'autre part, les Péninsules Ibérique et Italienne, vraisemblablement en raison de leur isolation du reste de l'Europe ainsi que des conditions contraignantes du pourtour méditerranéen, présentent également une faible richesse écologique.

Les communautés piscicoles européennes présentent une forte diversité phylogénétique (Figure 3.4) : de nombreux clades sont représentés, chacun l'étant de façon équivalente aux autres (*i.e.* forte régularité de la distribution des occurrences dans la phylogénie). Ce patron est un peu moins marqué au niveau de la Péninsule scandinave et quelques bassins au niveau du Caucase, soulignant que parmi les quelques clades représentés, une majorité d'espèces n'appartiennent qu'à un seul clade. À l'inverse, certains bassins comme celui du Danube ou de la Volga présentent une très forte diversité phylogénétique indiquant que de nombreux clades sont présents et qu'ils sont tous représentés de façon homogène.

Les différentes facettes de la diversité sont souvent utilisées de façon équivalente les unes aux autres (*e.g.* Alexandrou et al. 2014; Allan et al. 2013; Luza et al. 2015; Ricklefs 2012). Cependant, elles apparaissent plus comme complémentaires les unes des autres que équivalentes. En effet, bien qu'elles soient corrélées statistiquement entre elles (Figure 3.5), l'information contenue par une facette paraît biologiquement peu pertinente pour renseigner sur une seconde facette, les R^2 des relations significatives étant compris entre 0,04 et 0,12. À noter que les relations entre ces deux facettes (*i.e.* morphologique et écologique) dépendent largement de l'échelle à laquelle elle est considérée. De plus, bien que les traits morphologiques et écologiques présentent un signal phylogénétique significatif (respectivement, I de Moran = 0,29 et 0,39, $p < 0,001$), la relation entre les facettes fonctionnelles et la facette phylogénétique est loin d'être claire (Figure 3.5). Ce résultat corrobore les conclusions faites par Mason et Pavoine (2013). Les auteurs ont mis en évidence que malgré l'observation d'un signal phylogénétique au sein des traits fonctionnels à l'échelle du pool régional d'espèce, à l'échelle locale, la diversité phylogénétique ne reflète pas nécessairement la diversité fonctionnelle. Ainsi, la congruence entre facette à l'échelle des espèces (*i.e.* signal phylogénétique dans la distribution des traits) ne se traduit pas systématiquement pas une congruence à un niveau d'organisation supérieure (*i.e.* corrélation entre facette). Ce résultat souligne la nécessité de tester les mécanismes connus à un niveau d'organisation à d'autres niveaux, lorsque la vision du système se veut intégrative. Il apparaît donc que les différentes facettes de la diversité sont complémentaires plutôt que redondantes ou équivalentes les unes des autres. La complémentarité des facettes est de plus en plus testée et défendue comme un atout majeur de la multidimensionnalité de la notion de diversité (Diniz-Filho et al. 2011; Gerhold et al. 2015; Gómez et al. 2010; Lopez et al. 2016; Meynard et al. 2011).

Bien qu'observé pour un grand nombre de clades, le gradient latitudinal de la diversité varie en intensité selon la richesse du clade en question, de la taille des organismes, de l'échelle spatiale ainsi que du type d'écosystèmes (*i.e.* marin, terrestre ou d'eau douce; Hillebrand 2004). Outre ces facteurs, le choix de la facette et de la composante considérées peut drastiquement influencer le gradient observé.

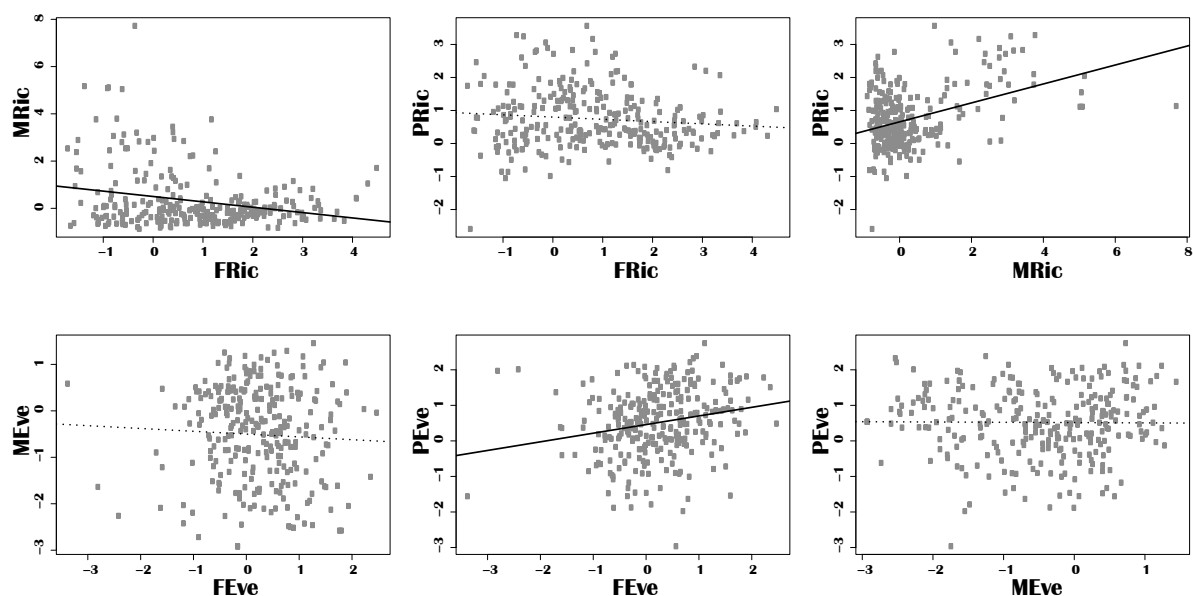


FIGURE 3.5 – Relations entre les différentes facettes de la diversité pour deux composantes (*i.e.* richesse (en haut) et régularité (en bas)). Les droites pleines indiquent les relations significatives entre deux facettes, sur la base de modèles linéaires simples. Les indices sont basés sur les communautés natives de poissons d’eau douce (c’est-à-dire sans prendre en compte les espèces renseignées comme non-natives d’un bassin). MRic, FRic et PRic : respectivement, richesse morphologique, écologique et phylogénétique. MEve, FEve et PEve : respectivement, régularité morphologique, écologique et phylogénétique.

Cependant, il est désormais nécessaire de s’intéresser à ce gradient central en écologie au travers de différentes facettes complémentaire de la diversité telle que la diversité fonctionnelle ou encore la diversité phylogénétique.

3.4 | Un déterminisme environnemental différentiel selon les facettes et les composantes

La forte variabilité du gradient latitudinal selon les facettes et les composantes étudiées (Figure 3.4) peut être le résultat d’un déterminisme environnemental différentiel selon les facettes et les composantes considérées (Tableau 3.1). En effet, bien que les déterminants semblent être globalement les mêmes pour l’ensemble des composantes et des facettes, la direction et la force avec lesquelles ces facteurs influencent la diversité semblent disparates selon les composantes et les facettes. Par exemple, tandis que la richesse écologique est principalement influencée par des facteurs liés à la température (*e.g.* température moyenne annuelle, saisonnalité des températures, couverture glaciaire lors de la dernière glaciation; Tableau 3.1), la richesse phylogénétique est principalement sous l’influence de la saisonnalité climatique (des températures et des précipitations; Tableau 3.1). Ces résultats illustrent la nécessité de considérer la multidimensionnalité du climat. En effet, les saisonnalités des températures et des précipitations ont une forte influence sur les composantes de différentes facettes (*e.g.* Adler et Levine 2007; Letten et al. 2013). En particulier, la saisonnalité des températures semble être un filtre important contraignant la diversité. Il apparaît que l’hypothèse de prédominance du stress s’applique

aux communautés piscicoles européennes, la saisonnalité des températures étant le facteur de stress. À l'inverse, celle des précipitations apparaît comme un facteur favorisant la diversité. Les précipitations sont reconnues pour impacter directement les régimes hydrologiques des cours d'eau. Leur variabilité implique donc une variabilité des débits et donc des caractéristiques des cours d'eau au sein des bassins versants. Cette diversité d'habitat (*i.e.* concernant les débits) semble donc favoriser la diversité des communautés. Les conditions climatiques historiques façonnent également la diversité contemporaine au travers d'effets biogéographiques. En particulier, les bassins couverts de glace pendant la dernière glaciation présentent une diversité plus importante que les bassins restés intacts. Ceci peut être le résultat de colonisations par des espèces très différentes à la suite de la glaciation tandis que les espèces des bassins restés intacts (*i.e.* qui n'ont pas gelé) ont été sélectionnées et filtrées pour subsister aux conditions climatiques froides (*i.e.* forte redondance des espèces). En effet, bien qu'ils n'aient pas gelés, les cours d'eau ont tout de même subis une chute des températures drastique pendant le dernier maximum glaciaire. Autrement dit, les bassins versants restés nus il y a 21 000 ans ont connu, de fait, une histoire d'extinctions légèrement plus longue que les bassins ayant gelés.

Outre les conditions climatiques, le contexte géo-morphologique est un déterminant important de la diversité des communautés (Meynard et al. 2011; Sagouis et al. 2016). En particulier, l'altitude semble expliquer d'avantage de variance de la diversité que l'aire (Tableau 3.1), probablement parce qu'elle informe mieux sur la diversité globale des conditions environnementales que l'aire du bassin.

Bien que les mesures de diversité présentées soient mathématiquement indépendantes de la richesse spécifique du fait de l'utilisation de modèles nuls (Section 2.4), les diversités morphologique et phylogénétique semblent néanmoins biologiquement influencées par la richesse spécifique (Tableau 3.1). En effet, les bassins caractérisés par un nombre d'espèce élevé sont également plus diversifiés des points de vue morphologique et phylogénétique. Ce résultat peut être dû à un effet confondant entre l'aire et la richesse spécifique, les bassins versants les plus grands étant également les plus riches. En effet, la taille d'un bassin informe, au moins en partie, sur la diversité des habitats rencontrés dans ce bassin; une forte diversité d'habitat étant généralement liée à des communautés fortement diversifiées.

Il apparaît donc que les patrons spatiaux de la diversité des communautés piscicoles sont déterminés, à large échelle, par des facteurs climatiques (historiques et contemporains) ainsi que géo-morphologiques (*e.g.* altitude). Cependant la force et le sens dans lesquels ces influences s'exercent semblent varier selon les facettes et les composantes considérées résultant en des patrons spatiaux variables selon les dimensions de la diversité considérées.

3.5 | La pertinence de considérer l'ensemble des traits simultanément

La Section 3.3 a permis de mettre en évidence des patrons spatiaux de diversité fonctionnelle nets et de souligner les disparités, parfois fortes, entre régions (*e.g.* richesse morphologique présentée Figure 3.4). L'avantage de considérer l'ensemble des traits simultanément est d'implicitement considérer les caractéristiques écologiques comme un tout plutôt que comme des traits dissociés les uns des autres.

Composante	Facette	Indice	R ²	Aire	TEMP	TSEAS	LGM	PREC	PSEAS	ALT	RS
Richesse	Morphologie	MRic	0,56	-0,30	0,03	0,10	0,02	-0,03	0,21	0,07	0,38
	Ecologie	FRic	0,63	-0,19	-0,47	-0,31	0,24	-0,02	-0,04	-0,42	0,18
	Phylogénie	PRic	0,59	0,13	0,16	-0,26	0,11	-0,05	0,20	0,23	0,49
Régularité	Morphologie	MEve	0,42	0,07	-0,01	-0,08	-0,09	-0,17	-0,31	-0,19	0,05
	Ecologie	FEve	0,21	0,11	0,02	-0,15	0,07	-0,04	0,07	0,09	0,08
	Phylogénie	PEve	0,38	0,24	0,17	-0,26	0,23	0,04	0,01	0,10	0,20

TABLEAU 3.1 – Résultats des modèles linéaires pour chaque variable réponse considérée (*i.e.* indice de diversité calculé à partir des données d’occurrences des espèces natives uniquement de chaque bassin versant européen). Une transformation logarithmique a été réalisée sur les indices de diversité dont la distribution n’était pas Gaussienne. Aucun des modèles ne présente de multicollinéarité (VIF < 10 pour tous les modèles, Zuur et al. 2007) et l’autocorrélation spatiale a systématiquement été prise en compte. Les estimations de coefficients sont en gras lorsqu’ils sont significativement différents de zéro. Une transformation logarithmique a été réalisée sur l’aire et l’altitude (ALT). Les températures moyennes annuelles (TEMP), la saisonnalité des températures (TSEAS), le pourcentage de couverture neigeuse pendant le dernier maximum glaciaire (LGM), les précipitations annuelles (PREC), la saisonnalité des précipitations (PSEAS) et la richesse spécifique (RS) ont été utilisées brutes comme variables explicatives.

De plus, malgré la prise en compte conjointe des traits, les patrons spatiaux de la diversité fonctionnelle sont actuellement bien décrits et présentent parfois des variations fortes, largement détectées (*e.g.* Barbet-Massin et Jetz 2015; Safi et al. 2011; Schleuter et al. 2012; Toussaint et al. 2016).

L’utilisation d’indices multivariés permet de rendre compte de la diversité des traits dans son ensemble en moyennant les diversités relatives à chaque trait considéré individuellement. Tandis que certains traits ne varient que très peu, d’autres peuvent présenter une très forte diversité. De fait, le mélange de ces traits peut atténuer les patrons de diversité (temporels et/ou spatiaux) détectés. Des études, de plus en plus nombreuses, remettent en question la pertinence de l’utilisation d’indices multivariés et proposent donc de décomposer la diversité fonctionnelle trait par trait (*e.g.* Astor et al. 2014; Ingram et Shurin 2009). En effet, des hypothèses différentes sur les patrons de diversité seront faites selon les traits et leur fonction (Lopez et al. 2016). En particulier, une dichotomie a été proposée entre les traits α et les traits β (Ackerly et Cornwell 2007). La niche α est construite à partir des traits en relation avec l’utilisation des ressources et donc de la coexistence des espèces au sein des communautés comme la taille chez les plantes qui est impliquée dans les capacités compétitrices (Bernard-Verdier et al. 2013), la longueur des branchiospines chez les poissons ou la taille du bec chez les oiseaux qui sont liées à l’alimentation (Gómez et al. 2010; Ingram et Shurin 2009). A l’inverse, les traits en lien avec les tolérances environnementales forment la niche β . Les traits permettant aux espèces de vivre, de se développer et de se maintenir dans un habitat en particulier sont des traits β , parmi lesquels la densité du bois qui est liée à la tolérance à la sécheresse (Ackerly et al. 2006), la taille des yeux chez les poissons en lien avec la profondeur de l’habitat utilisé (Ingram et Shurin 2009) ou encore le type de respiration chez les insectes impliqué dans la tolérance aux contraintes liées à l’oxygène (Saito et al. 2016). Etant impliqués dans les capacités compétitrices, les traits α devraient présenter une diversité intermédiaire (*i.e.* ni particulièrement forte ni particulièrement faible, étant donné le nombre d’espèce) dans une communauté principalement structurée par des filtres environnementaux (Ackerly et Cornwell 2007; Lopez et al. 2016;

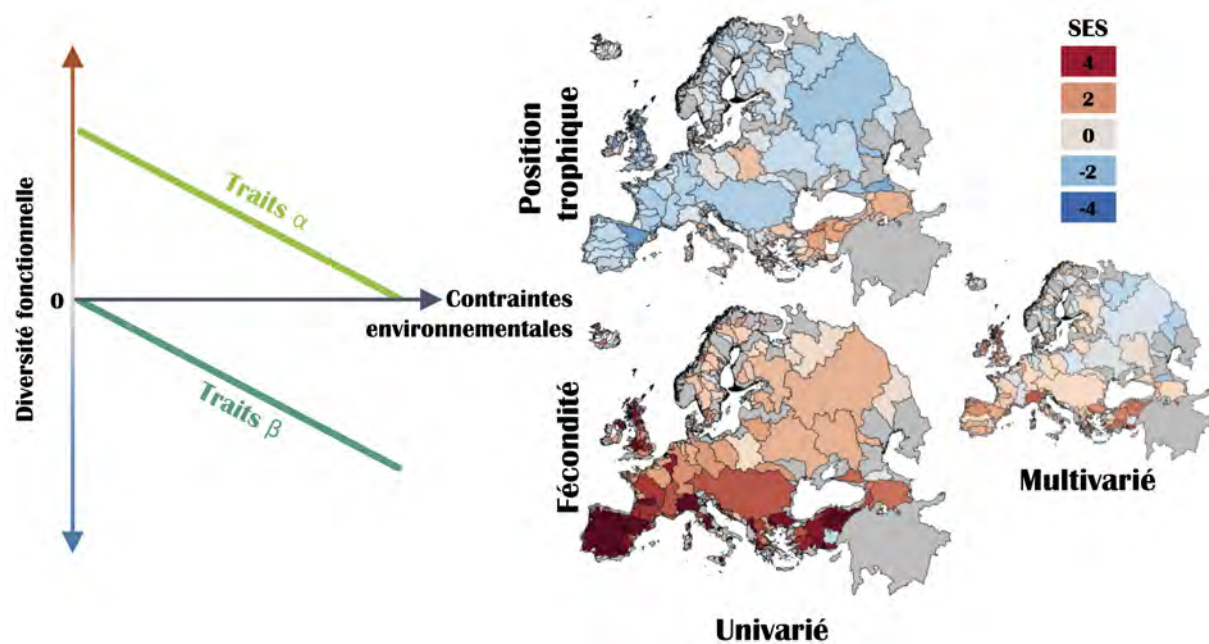


FIGURE 3.6 – L'influence de l'environnement diffère selon le type de traits considéré. En particulier, le long d'un gradient de contraintes environnementales, la diversité des traits α (*i.e.* liés aux capacités compétitrices) est plus élevée où l'environnement est plutôt favorable tandis que les traits β (*i.e.* liés aux tolérances et préférences environnementales) sont particulièrement contraints par des conditions environnementales défavorables (tiré de Lopez et al. (2016)). Ainsi, deux traits appartenant chacun à une des deux catégories (*e.g.* la position trophique comme trait α et la fécondité comme trait β) présentent des patrons drastiquement différents. L'utilisation simultanée de traits classés dans les deux groupes (*i.e.* indice multivarié) résultent une atténuation des patrons de diversité, bien que ces derniers soient toujours détectables.

Figure 3.6). A l'inverse, les traits β devraient être fortement contraints par l'environnement lorsque ce dernier est particulièrement rude, sélectionnant les espèces selon leurs traits (Figure 3.6). Les processus tels que la compétition et la différenciation de niches qui influencent la diversité des traits α opèrent à une échelle locale (*i.e.* où ont lieux les interactions entre individus ; Kraft et Ackerly 2010) tandis que les processus liés aux gradients environnementaux qui structurent la diversité des traits β opèrent à large échelle (Ackerly et Cornwell 2007). Déterminer la catégorie à laquelle appartient un trait est une étape délicate dans cette démarche méthodologique. Dans le cas des poissons, certains traits sont associés à la niche α comme l'alimentation (*e.g.* la position trophique), tandis que d'autres sont en lien avec la niche β comme les traits liés à la reproduction ou la dispersion (*e.g.* la fécondité, la taille des œufs, la taille du corps ou encore le profilage du corps) (Astor et al. 2014; Troia et Guido 2015). Selon cette dichotomie, les traits devraient présenter des patrons spatiaux différents selon la dimension de la niche écologique à laquelle ils appartiennent (Figure 3.6).

Trait	Aire	TEMP	TSEAS	LGM	PREC	PSEAS	ALT	RS
Taille du corps	0,02	0,03	-0,22	0,22	0,06	0,06	0,19	0,41
Diamètre des œufs	-0,08	-0,62	-0,27	0,25	0,09	-0,12	0,15	-0,39
Fécondité	0,54	0,75	-0,62	0,28	-0,05	0,46	0,46	-0,17
Profilage	-0,06	0,23	-0,22	-0,05	0,09	0,30	0,25	-0,57
Position trophique	-0,01	0,26	0,26	-0,04	-0,06	0,21	0,16	-0,06
Ensemble des traits	0,03	0,11	-0,41	0,23	0,05	0,31	0,30	-0,10

TABLEAU 3.2 – Résultats des modèles linéaires pour chaque variable réponse considérée (*i.e.* indice de diversité calculé à partir des données d’occurrences des espèces natives uniquement de chaque bassin versant européen et sur la base d’un trait fonctionnel ou de l’ensemble des traits). Aucun des modèles ne présente de multicolinéarité ($VIF < 10$ pour tous les modèles, Zuur et al. 2007) et l’autocorrélation spatiale a systématiquement été prise en compte. Les estimations de coefficients sont en gras lorsqu’ils sont significativement différents de zéro. Les variables explicatives sont les mêmes que celles du Tableau 3.1.

Chez les poissons, une différence entre les deux types de traits s’observe à l’échelle de l’Europe où les traits β présentent une forte diversité (excepté pour certains traits comme la taille du corps ainsi que le diamètre des œufs) tandis que des traits α , comme la position trophique, présente une faible diversité (Figure 3.6). La taille du corps apparaît comme un trait synthétique de plusieurs fonctions, ce qui expliquerait l’équilibre entre les bassins présentant une forte diversité et ceux dont la diversité est plus faible qu’attendu (110 bassins pour lesquels la diversité est forte et 147 pour lesquels, elle est faible). Le mélange de l’ensemble de ces traits en un indice, bien qu’il permette la détection d’un patron spatial (Figure 3.6), atténue fortement ce patron, relativement à ceux observés pour les indices univariés (Figure 3.6). De plus, bien que globalement, les déterminants soient similaires pour les indices multivariés que pour les indices univariés, la force et la direction de l’influence des conditions environnementales varient selon le trait considéré (Tableau 3.2). Il apparaît donc que certains traits soient plus sensibles à des conditions environnementales particulières que d’autres. A l’instar du déterminisme différentiel observé pour les indices, chaque trait semble influencé par un ensemble de facteurs, ensemble qui varie quantitativement et/ou qualitativement selon le trait considéré. Il est intéressant de noter ici que les variables environnementales qui influencent le plus fortement la diversité d’un trait ne semblent pas déterminées par le type de traits (*i.e.* α ou β).

3.6 | Les invasions biologiques et leur impact sur les patrons spatiaux de diversité

Les espèces non-natives sont reconnues comme une menace majeure de la biodiversité (Simberloff et al. 2013; Vitousek et al. 1996). Dans le cas des communautés piscicoles européennes, bien que la plupart des indices de diversité basés sur les communautés natives soient corrélés avec les indices tenant compte des invasions biologiques, les différences résultant de l’introduction d’espèces non-natives sont relativement importantes (Figure 3.7). En particulier, les espèces non-natives tendent à diminuer les richesses écologique et phylogénétique des communautés, de façon d’autant plus marquée pour les grands

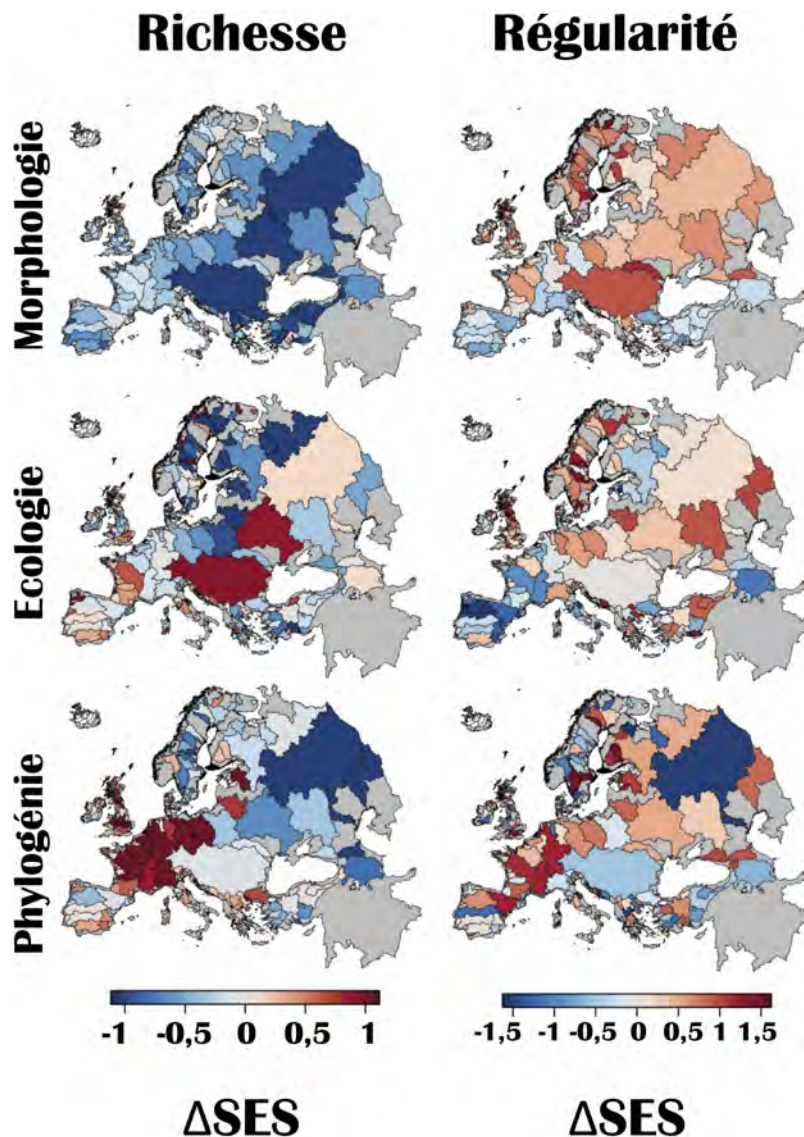


FIGURE 3.7 – Les diversités morphologique (première ligne), fonctionnelle (deuxième ligne) et phylogénétique (troisième ligne) ne sont pas influencées de la même façon par les espèces non-natives. De plus, ces impacts varient en fonction de la facette considérée (*i.e.* richesse à gauche et régularité à droite). Les Δ représentent la différence entre les indices basés sur les communautés complètes et les indices basés sur les communautés historiques (*i.e.* ne tenant compte que des espèces natives). Un Δ positif indique que l'intégration des espèces non-natives dans le calcul de l'indice augmente l'indice en question, tandis qu'un Δ négatif indique, au contraire, une diminution de l'indice lorsque les espèces non-natives sont prises en compte.

bassins versants européens (Figure 3.7). L'effet des espèces non-natives sur la régularité des communautés est plus variable. Globalement, les espèces non-natives semblent augmenter la redondance fonctionnelle des communautés (*i.e.* morphologique et écologique) en comblant des espaces laissés vides au sein de l'espace fonctionnel. Étonnamment, les variations observées pour les indices multivariés deviennent inexistantes lorsque les traits sont étudiés individuellement (corrélation entre les indices univariés basés sur toutes les espèces et basés uniquement sur les espèces natives compris entre 0,78 et 0,88). Cependant, cela peut être le résultat d'un choix méthodologique, et en particulier celui de l'indice : le MPD. En effet, lorsque le MPD est calculé à partir de l'ensemble des traits, les non-natives n'ont pas d'effet sur les patrons de diversité ($R^2 = 0,78$).

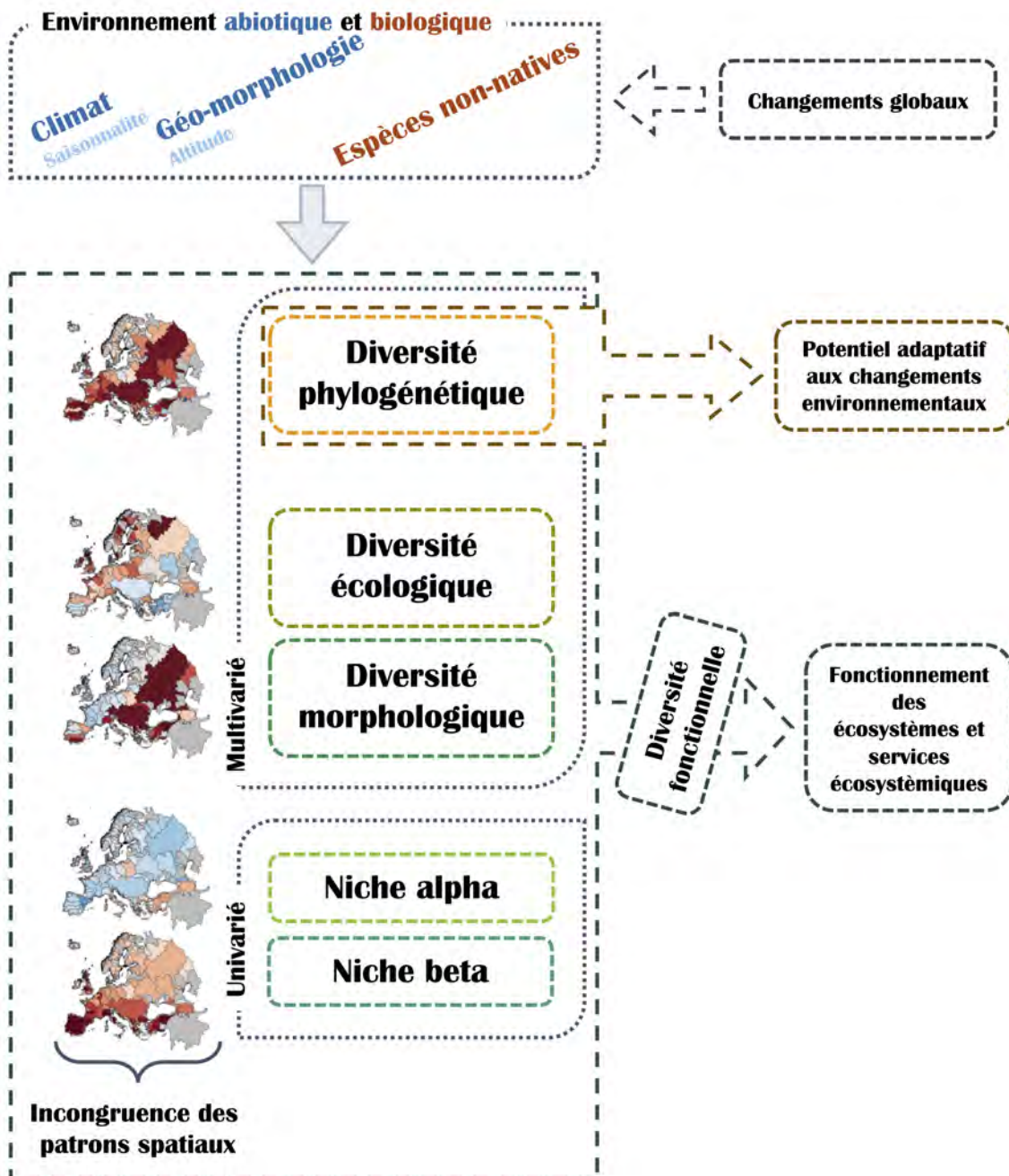
3.7 | Conclusion

Bien que les différentes facettes de la diversité soient utilisées comme substitut les unes des autres, il apparaît que dans le cas des communautés piscicoles européenne, cette équivalence des facettes ne soit empiriquement valide. La diversité fonctionnelle est centrale en écologie des commu-

nautés étant donné qu'elle permet de quantifier indirectement les processus écosystémiques. Ainsi, la diversité fonctionnelle a été quantifiée et décrite au travers de la diversité morphologique ou de la diversité phylogénétique. Dans ce chapitre, il a été mis en évidence que la morphologie ne peut être utilisée comme substitut de l'écologie des espèces (elle-même étant considérée comme équivalente aux fonctions des espèces d'une écosystème). Il apparaît que les diversités des traits morphologiques et écologiques doivent être envisagées comme deux facettes complémentaires qui informent chacune partiellement sur la diversité fonctionnelle et donc sur le fonctionnement des écosystèmes. Bien que les différentes diversités ne soient pas spatialement congruentes, il semble que le climat est un gradient primordial dans la structuration spatiale de la diversité des communautés piscicoles européennes. De plus, certains facteurs géo-morphologiques tels que l'altitude jouent également un rôle important. Finalement, les introductions biologiques semblent modifier les patrons de diversité morphologique, écologique ainsi que phylogénétique mais n'influencent pas la diversité des traits étudiés individuellement.

EN BREF ...

- Les différentes facettes et composantes de la diversité sont complémentaires.
- Le climat est un déterminant central et essentiel des patrons de diversité à large échelle.
- Bien que cela n'empêche pas la détection de patrons spatiaux, l'utilisation de plusieurs traits fonctionnels simultanément atténue les patrons détectés.
- Les espèces non-natives peuvent modifier les patrons de diversité à large échelle, d'autant plus que les indices utilisés sont multivariés.



4

Quelle distribution temporelle?

Les changements de diversité au cours du temps

Ce chapitre présente les résultats et les conclusions tirés de l'annexe D ainsi que de résultats complémentaires.

4.1 | La réorganisation des communautés en France

Le chapitre 3 a permis de mettre en évidence la structuration des communautés par l'environnement abiotique dans lequel elles évoluent. Dans le contexte actuel des changements globaux, les forces déterminant la structure des communautés changent au cours du temps. Une conséquence directe de ces changements environnementaux est la réorganisation des communautés, c'est-à-dire la perte, le gain ou le remplacement d'individus voire de population entière d'une communauté au cours du temps. En France par exemple, les communautés piscicoles ont subi une augmentation des températures depuis les années 90 d'environ 0,6°C tandis que les précipitations se sont amoindries de 1200 mm sur la même période. Entre les années 90 et les années 2010, ces mêmes communautés ont drastiquement changé au travers de réorganisations profondes de leur structure. En particulier, en moyenne, 62% ($\pm 23\%$) des individus d'une communauté ont été perdus ou gagnés (Figure 4.1).

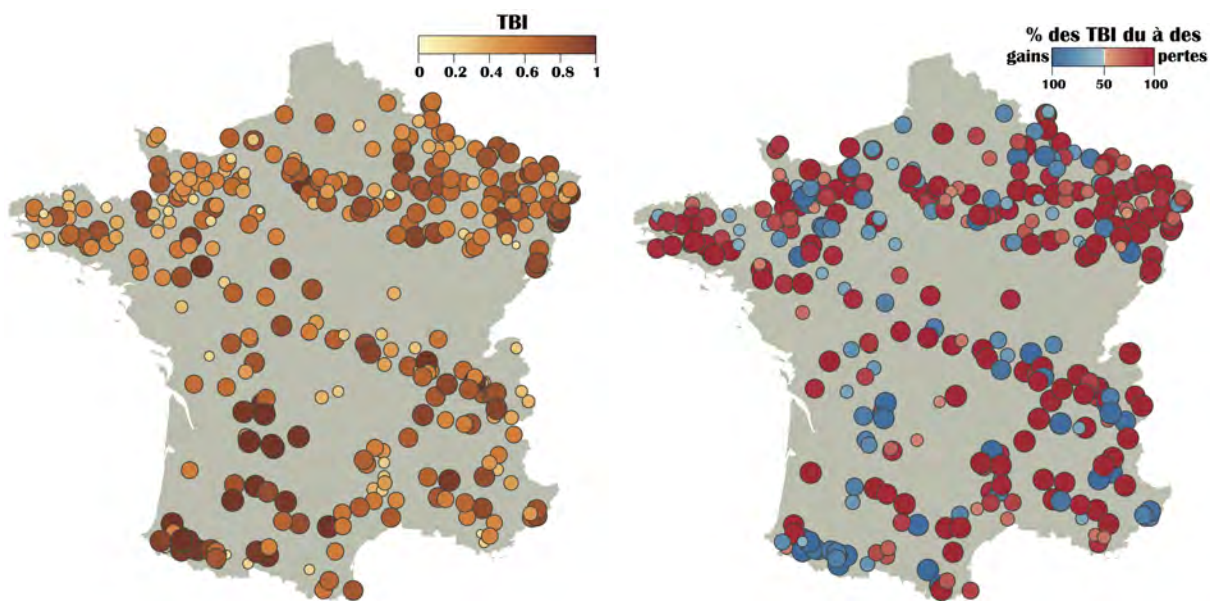


FIGURE 4.1 – Les changements de structure des communautés sont distribués de façon homogène en France. Les TBI sont calculés selon l'équation 2.1 (Section 2.4). La valeur maximale est 1 et est observée lorsque aucun individu n'est commun aux deux périodes de temps.

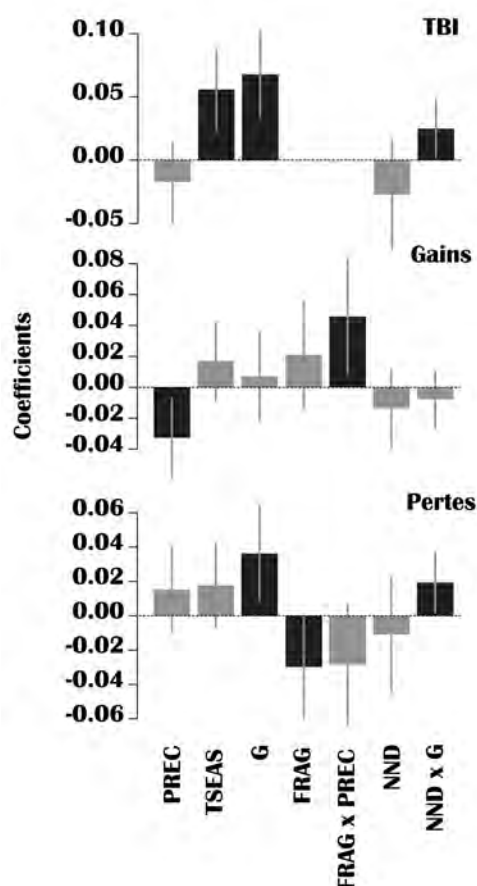


FIGURE 4.2 – Résultats de la procédure de *model averaging* pour les TBI, les gains et les pertes. Seuls les coefficients des relations significatives pour au moins une des variables expliquées sont représentés (Δ LCBD compris). Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95%, les relations étant significatives si cet intervalle ne comprend pas zéro. Les variables explicatives PREC, TSEAS, NND (correspondant respectivement aux tendances temporelles des précipitations annuelles, de la saisonnalité des températures et des abondances relatives des espèces non-natives), FRAG et G (correspondant, respectivement, au nombre de barrages et au gradient amont-aval) ont été centrées-réduites.

Les changements de communautés sont principalement le résultat de déclin de populations (proportion moyenne du changement due à des déclin de populations = 65%; Figure 4.1). Bien que les déclin de populations ne semblent pas structurés selon un gradient Nord-Sud ou Est-Ouest (*i.e.* latitudinal ou longitudinal), ils le sont en fait par le gradient amont-aval (Figure 4.2). En particulier, les déclin de populations sont plus forts dans les zones aval que dans les zones amont. Il apparait donc que les communautés en aval sont plus sujettes aux réorganisations. Les zones aval sont généralement les parties des fleuves et des rivières les plus touchées et altérées par les activités humaines (Meybeck 1998), ces dernières étant un facteur favorisant les réorganisations de communautés (McKinney 2006). Cette exposition moindre aux perturbations des zones amont rend les communautés qui les occupent moins susceptibles de connaître des chutes démographiques importantes. De cette structuration spatiale des déclin de populations résulte des réorganisations de communautés plus fortes en aval qu'en amont (Figure 4.2).

ENCADRÉ 5. La procédure de *model averaging*

La procédure de *model averaging* offre l'avantage d'estimer de façon robuste des coefficients de pente lorsque peu de données sont disponibles. Cette procédure est relativement flexible puisqu'elle peut se faire en utilisant différents types de modèles. Dans le cas présent (*i.e.* modèles visant à expliquer les variations de TBI, des pertes et des gains), des modèles basés sur la méthode des moindres carrés (GLS) ont été utilisés, en raison de la prise en compte de l'autocorrélation temporelle qu'ils permettent. Dans la mesure où ces modèles reposent sur l'hypothèse de normalité des résidus, une transformation de Box-Cox a été utilisée

(équation 4.1 ; Box et Cox 1964), à partir d'un modèle nul, afin de normaliser les variables dépendantes et ainsi obtenir les conditions d'application du modèle ($\lambda_{TBI} = 1,5$; $\lambda_{Gains} = 2$ et $\lambda_{Pertes} = -1,5$). De plus, l'ensemble des variables explicatives ont été normées afin que les coefficients de pente obtenus soient comparables entre eux.

$$y^{(\lambda)} = \begin{cases} \frac{y^\lambda - 1}{\lambda} & \text{si } \lambda \neq 0 \\ \log(y) & \text{si } \lambda = 0 \end{cases} \quad (4.1)$$

Pour chacune des variables dépendantes (*i.e.* TBI, Gains et Pertes), l'ensemble des modèles incluant cinq variables, interactions entre variables comprises, a été considéré ($n = 1335$ modèles). Une fois l'ensemble des modèles défini, chaque modèle a été ajusté individuellement et le critère d'information d'Akaike (AIC) a été calculé dans le but de quantifier la qualité d'ajustement de chacun des modèles (Burnham et Anderson 2002). Ce critère est un indicateur de la qualité d'ajustement d'un modèle qui pénalise sa complexité (*i.e.* le nombre de paramètres) dans un esprit de parcimonie. Ainsi, le modèle dont l'AIC est le plus faible est considéré comme le meilleur. Une fois ce critère calculé pour chaque modèle, la différence entre les AIC de chaque modèle et l'AIC du meilleur modèle a été calculée :

$$\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$$

A partir des Δ_i calculés, les poids d'AIC de chaque modèle ont été estimés :

$$W_i = \frac{L(g_i|y)}{\sum_{j=1}^R L(g_j|y)} \quad (4.2)$$

où $L(g_i|y)$ est la vraisemblance du modèle g_i étant donné les observations y et dont l'expression est :

$$L(g_i|y) = \exp\left(\frac{-1}{2} \cdot \Delta_i\right) \quad (4.3)$$

Les poids d'AIC (W_i) peuvent être interprétés comme la probabilité que le modèle i soit le meilleur modèle, relativement aux autres modèles (Johnson et Omland 2004). Sa valeur est comprise entre 0 et 1. Par exemple, un poids d'AIC de 0.6 indique que ce modèle a 60% de chance d'être le meilleur, relativement aux autres. Pour effectuer une sélection des meilleurs modèles, les poids d'AIC de chaque modèle sont cumulés, du plus grand au plus petit, jusqu'à ce que leur somme atteigne 0.95 (Burnham et Anderson 2002). A partir de cette sélection, la moyenne pondérée des coefficients associés à chaque modèle en utilisant les poids d'AIC est calculée. Enfin, pour chaque coefficient moyen pondéré, l'intervalle de confiance à 95% est estimé à partir de la variance des estimations de coefficients des différents modèles sélectionnés (Johnson et Omland 2004).

Le changement climatique est un déterminant majeur de la réorganisation des communautés. En particulier, les changements de précipitations semblent influencer les gains d'individus (Figure 4.2), les diminutions des précipitations favorisant ces derniers. En parallèle, l'augmentation de la saisonnalité des températures depuis les années 80 favorise les réorganisations de communautés (Figure 4.2). Ces résultats illustrent, de la même façon que ceux présentés au Chapitre 3, la nécessité d'intégrer dans les analyses actuelles des conséquences du changement climatique des composantes autre que les températures moyennes annuelles, ces dernières n'étant pas systématiquement les plus à même d'expliquer les variations biologiques observées. En effet, les niches écologiques des espèces sont souvent décrites au travers des niches thermiques alors que des dimensions supplémentaires peuvent être intégrées dans cette description (*e.g.* humidité, débit, saisonnalité des températures).

L'altération, la modification et l'éventuelle destruction des habitats entraînent également des modifications de la structure des communautés (Wilcove et al. 1998). La fragmentation de l'habitat semble notamment limiter les déclin de populations (Figure 4.2). La fragmentation des habitats lotiques est principalement le résultat d'implantation de barrages et d'obstacles à l'écoulement. Les barrages entraînent la formation de retenues d'eau, les réservoirs, dont les caractéristiques telles que le débit sont

contrôlées par le barrage. Généralement, les réservoirs représentent un environnement relativement stable et constant dans le temps (Poff et al. 2007), limitant ainsi potentiellement les déclin de populations. De plus, certaines études proposent les systèmes anthropisés tels que les réservoirs comme des habitats de substitution aux environnements détruits, permettant un déclin des populations d'être limité du fait de conditions favorables bien que sous-optimales au maintien des populations (Martínez-Abraín et Jiménez 2016).

Les espèces non-natives représentent également une composante des changements globaux, principalement induite par l'Homme et caractérisée par d'importantes conséquences sur la biodiversité des milieux aquatiques continentaux (Rahel 2007; Vitousek et al. 1997). En outre, les communautés présentes en aval des fleuves et rivières subissent de forts déclin de populations quand les espèces non-natives voient leurs populations croître (Figure 4.2). Ceci peut être le résultat d'une compétition interspécifique augmentée en raison de la présence des espèces non-natives, résultant ultimement en une diminution des abondances des espèces natives (*e.g.* Gurevitch et Padilla 2004). Ainsi, ces tendances semblent, dans une certaine mesure, en faveur de l'hypothèse d'acclimatation de Darwin (DNH) dans le cas des communautés piscicoles françaises et uniquement en aval (Darwin 1859; Elton 1946; Rejmánek 1996; Sandlund et al. 2001). En effet, les espèces non-natives, potentiellement au travers de la pression de compétition qu'elles renforcent, entraînent le déclin des populations d'espèces natives. Ce patron est d'autant plus intéressant qu'il s'inverse lorsque les communautés considérées se trouvent en amont plutôt qu'en aval où les déclin de populations sont réduits alors que les abondances d'espèces non-natives augmentent au cours du temps (Figure 4.2). En amont, les pertes d'espèces peuvent être compensées par le développement de populations d'espèces non-natives. D'autre part, les espèces natives peuvent utiliser ces systèmes d'amont comme zones refuges, limitant ainsi les déclin de populations (*e.g.* Piller et Geheber 2015).

Pour conclure, il apparaît que les communautés piscicoles françaises subissent d'importants changements dans leur structure. Ces réorganisations résultent principalement de déclin de populations d'espèces natives et sont structurées selon le gradient amont-aval. Les communautés aval répondent aux invasions biologiques vraisemblablement selon la DNH tandis que les communautés d'amont sont potentiellement des zones refuges pour les espèces, limitant donc les déclin de populations. La fragmentation joue également un rôle important dans la détermination des déclin de populations. Étonnamment, les espèces non-natives et la fragmentation apparaissent comme deux facteurs limitant les pertes d'individus.

4.2 | Les communautés les unes par rapport aux autres

Depuis les années 80, les communautés se sont significativement homogénéisées; les différences entre communautés (calculées selon l'équation 2.1) ayant diminué, en moyenne, de 0,01 (les différences entre communautés sont comprises entre 0, *i.e.* pas de différences, et 1). Ainsi, les communautés deviennent plus semblables au cours du temps. Cependant, aucune variation au cours du temps de l'ori-

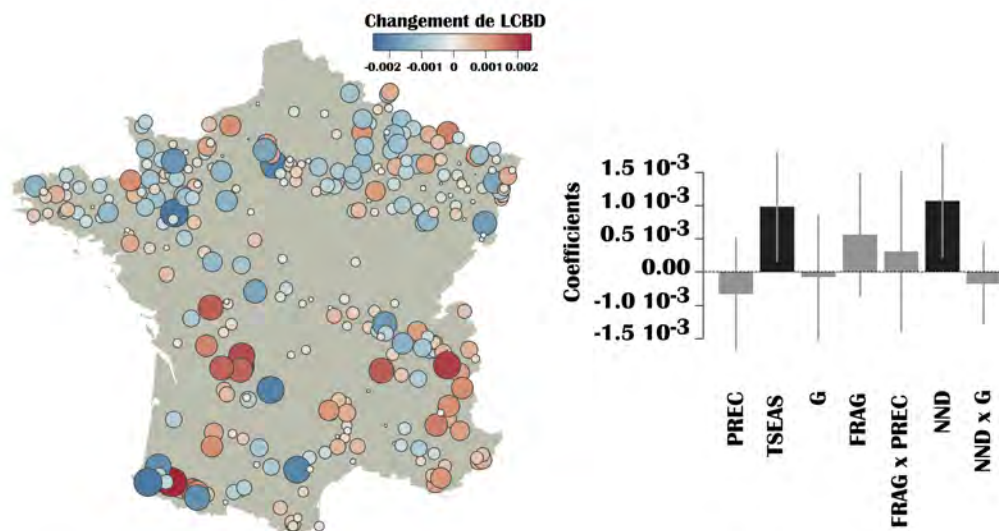


FIGURE 4.3 – La carte indique que les changements d’originalité des communautés ne présentent pas de structure spatiale ni le long du gradient longitudinal ni latitudinal, les $\Delta LCBD$ positifs indiquant une augmentation des LCBD au cours du temps. Par ailleurs, les résultats de la procédure de *model averaging* indiquent les changements de saisonnalité des températures et des abondances relatives des espèces non-natives sont les déterminants des $\Delta LCBD$. Les barres d’erreur représentent les intervalles de confiance à 95%, les relations étant significatives si cet intervalle ne comprend pas zéro. Les variables explicatives PREC, TSEAS, NND (correspondant respectivement aux tendances temporelles des précipitations annuelles, de la saisonnalité des températures et des abondances relatives des espèces non-natives), FRAG et G (correspondant, respectivement, au nombre de barrages et au gradient amont-aval) ont été centrées-réduites.

ginalité des communautés piscicoles françaises n’a été observée indiquant que les communautés historiquement atypiques (*e.g.* espèces rares ou endémiques de certaines localités) le sont restées malgré des changements de composition importants (Figure 4.3). Les variations d’originalité, bien que faibles, sont déterminées par les changements de saisonnalité des températures ainsi que par les tendances démographiques des espèces non-natives. L’augmentation des saisonnalités ainsi que de l’abondance des espèces non-natives tend à rendre plus singulière une communauté que ce qu’elle n’était dans les années 80. Les espèces non-natives tendent donc à augmenter l’originalité des communautés. Cette observation, bien que contradictoire en apparence avec de nombreuses études précédentes sur le rôle des invasions biologiques (*e.g.* Cucherousset et Olden 2011; Olden et Poff 2003; Winter et al. 2009) peut être le signal d’une future homogénéisation en raison de la propagation des espèces non-natives. Toussaint et al. (2016) ont en effet suggéré que la différenciation des communautés était un état transitoire précédant l’homogénéisation des communautés.

4.3 | Les réorganisations du point de vue fonctionnel

La réorganisation des communautés en réponse au changement climatique n’est pas uniquement observable au travers de la diversité taxonomique mais également par le biais de la diversité fonctionnelle et en particulier de l’équilibre entre les espèces d’eau chaude et d’eau froide coexistantes dans une communauté (*e.g.* Devictor et al. 2008; Duque et al. 2015). En France, concernant les communautés piscicoles, les tendances de CTI sont globalement négatives (coefficient moyen = -0,001) indiquant une

très légère tendance globale des espèces d'eau froide à augmenter en abondance au sein des communautés depuis 1990. Cependant, environ autant de communautés présentent une augmentation (46%, soit 203) qu'une diminution (54%, soit 235) des CTI. Les tendances de CTI sont négativement corrélées avec les changements au cours du temps des positions trophiques moyennes ($r = -0,20$, $p < 0,001$; Figure 4.4). Les tendances de richesse spécifique sont également corrélées avec les tendances des tolérances thermiques et des positions trophiques moyennes des communautés ($r_{\text{tolerance thermique}} = 0,11$, $r_{\text{position trophique}} = -0,20$, $p < 0,01$; Figure 4.4). Il apparaît que les changements au cours du temps de tolérances thermiques moyennes des communautés résultent des tendances des abondances d'espèces d'eau chaude et de bas niveau trophique comme le mulot porcin, le carassin doré, la gambusie ou encore la carpe commune. De nombreuses études basées sur l'utilisation des CTI et notamment les tendances de CTI au cours du temps ont permis la mise en évidence d'une "tropicalisation" des communautés (*i.e.* une augmentation des CTI au cours du temps) sans pour autant déterminer si ce phénomène résulte de l'augmentation des espèces de milieux chauds et/ou des pertes d'espèces de milieux froids (*e.g.* Li et al. 2016; Santangeli et Lehikoinen 2017). Cependant, de plus en plus d'études expliquent cette tendance à la tropicalisation par une augmentation des espèces de milieux chauds couplées à une perte des espèces de milieux froids, en particulier pour les communautés ornithologiques (*e.g.* Tayleur et al. 2016). Dans le cas des communautés piscicoles françaises, il semble que les tendances de CTI, aussi bien positives que négatives, sont le fait des fluctuations démographiques des espèces d'eau chaude (Figure 4.4). Ces espèces sont également des espèces de bas niveau trophique (Figure 4.5). Ces résultats, bien que préliminaires, encouragent la poursuite d'études mettant en lien la position trophique des espèces et leur sensibilité aux variations environnementales, les espèces de bas niveau trophique semblant être la variable d'ajustement des communautés en cas de changements environnementaux tels que le changement climatique.

4.4 | Conclusion

Tandis que les réorganisations taxonomiques sont principalement le résultat de déclin de populations, les réorganisations fonctionnelles (*i.e.* basées sur les tendances de CTI) semblent être davantage liées à la dynamique d'un certain ensemble d'espèces (*i.e.* espèces d'eau chaude et de bas niveau trophique) qu'à une dynamique démographique particulière. En effet, les espèces d'eau chaude et de bas niveau trophique semblent être l'élément clef de la dynamique temporelle de la structure fonctionnelle des communautés piscicoles françaises. Au vu de ces résultats préliminaires, il semble désormais nécessaire d'approfondir la compréhension de cette dynamique et son lien avec un groupe d'espèces particulières. En particulier, ces espèces présentent-elles des caractéristiques particulières (*e.g.* capacité de dispersion, durée du cycle de vie, diversité des habitats utilisés, sensibilité aux perturbations)? Identifier, caractériser et décrire ces espèces dont la dynamique a une influence directe sur les changements temporels de structure fonctionnelle des communautés permettra de cibler ces espèces clef dans d'éventuelles prises de décision concernant les politiques de gestion, de conservation et de restauration. Il apparaît ensuite nécessaire de comprendre quels sont les déterminants des dynamiques démographiques

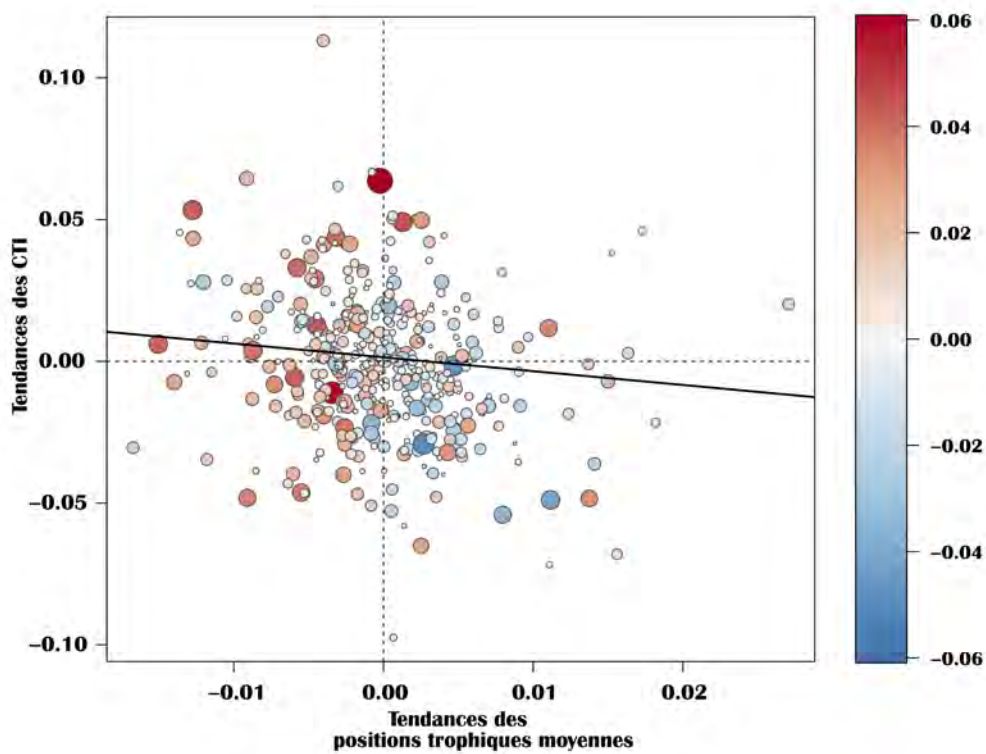


FIGURE 4.4 – Les tendances de la position trophique moyenne des communautés et les tendances des CTI basés sur les CT_{max} sont faiblement corrélées ($r = -0,20$, $p < 0,001$). Chaque point représente une communauté tandis que la couleur et la taille représentent les tendances du nombre d'espèces pour chacune d'entre elles.

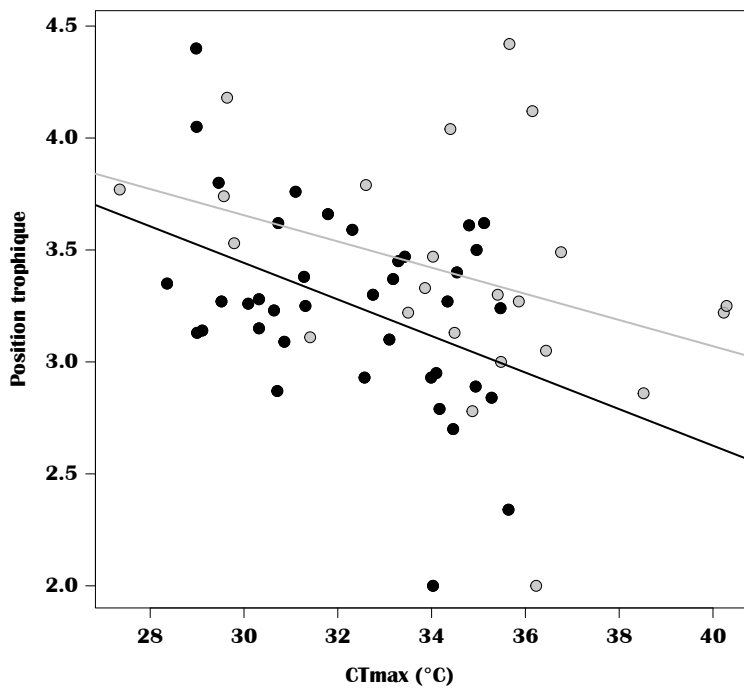
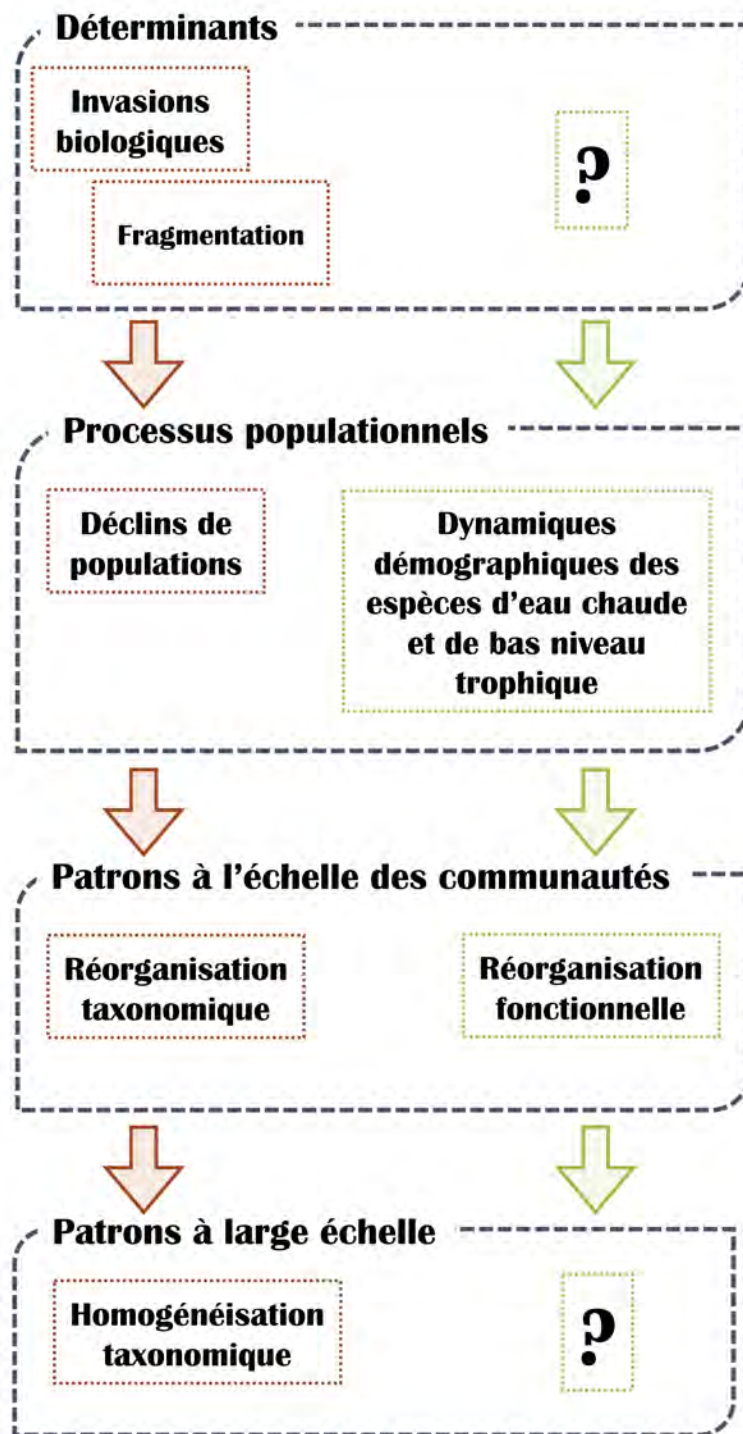


FIGURE 4.5 – Les espèces, aussi bien natives (points gris) que non-natives (points noirs), présentent une corrélation négative entre la position trophique et la tolérance thermique ($r = -0,30$, $p = 0,02$).

de ces taxa et des changements au cours du temps de la structure fonctionnelle des communautés. En particulier, les changements environnementaux induisant les réorganisations taxonomiques sont-ils les mêmes que ceux déterminant les réorganisations fonctionnelles ?

EN BREF ...

- Les déclin de populations sont la principale source de réorganisation des communautés du point de vue taxonomique.
- Les différences entre communautés s'amenuisent au cours du temps résultant en une homogénéisation taxonomique.
- La réorganisation des communautés du point de vue fonctionnel est principalement du fait des espèces d'eau chaude et de bas niveau trophique.



5 Quels processus ?

Les changements de règles d'assemblage au cours du temps

Ce chapitre présente une partie des résultats et des conclusions tirés de l'annexe E.

5.1 | Les dynamiques temporelles de processus : un aspect rarement exploré

Les chapitres 3 et 4 ont permis de mettre en évidence les variations spatio-temporelles de la diversité ainsi que de déterminer quels étaient les facteurs environnementaux vraisemblablement responsables de ces variations. Néanmoins, les processus sous-jacents à la diversité et les variations spatio-temporelles de ces derniers restent largement inexplorés (bien que les variations uniquement spatiales soient de mieux en mieux décrites depuis les années 90). Ce manque d'études sur la dynamique temporelle des processus d'assemblage des communautés est probablement le résultat de deux phénomènes : d'une part, le manque de données et d'autre part, le manque d'intérêt pour cette problématique ; les deux aspects étant dépendants l'un de l'autre. Cependant, l'étendue des suivis temporels actuellement réalisés (*e.g.* Rooney 2008) ne cesse de croître tandis que leur utilité ainsi que leurs caractéristiques propres sont de plus en plus reconnus et de mieux en mieux décrits (Dornelas et al. 2014). L'intérêt porté à l'utilisation de ces bases de données grandissantes a généralement été centré sur l'étude des dynamiques temporelles de la diversité alors considérée comme un patron et une fin en soi plutôt qu'un moyen d'inférer les processus sous-jacents à ces patrons (*e.g.* Hughes 2000; Parmesan et Yohe 2003; Sala et al. 2010; Walther et al. 2002). En effet, même lorsque les études portent sur la description et la compréhension des tendances temporelles d'indices indépendants de la richesse spécifique, permettant ainsi l'inférence des processus qui sous-tendent la diversité observée (*i.e.* filtres environnementaux ou limite à la ressemblance ; Encadré 2), les conclusions biologiques et écologiques sont généralement faites en relation avec la diversité elle-même plutôt que les dits processus. Par exemple, Jarzyna et Jetz (2016) ont mis en évidence une augmentation des diversités phylogénétique et fonctionnelle des communautés d'oiseaux en Amérique du Nord jusqu'en 2000, suivi d'une légère diminution. Cependant, bien que les indices utilisés aient été standardisés de façon à permettre l'inférence des processus écologiques, les interprétations basées sur ces résultats n'évoquent pas les changements de ces processus. En effet, généralement, les modèles nuls (Section 2.4) sont utilisés dans le but de s'affranchir du biais statistique induit par la richesse spécifique sur les patrons observés plutôt que dans l'optique de décrire les processus sous-jacents à la diversité des communautés.

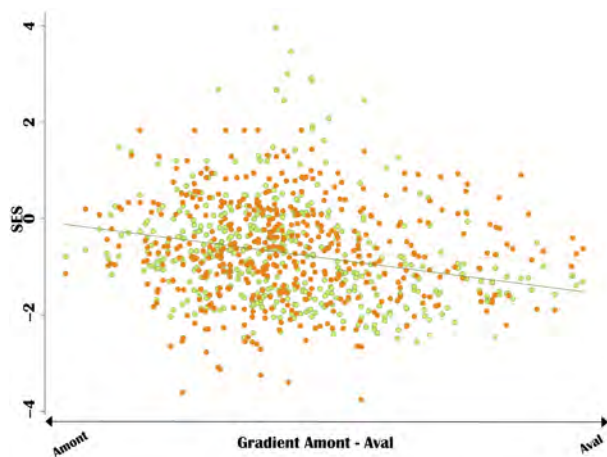


FIGURE 5.1 – Le gradient amont - aval est reconnu comme un déterminant spatial majeur de la structuration des communautés. En particulier, au regard de la diversité fonctionnelle (points et droite verts), les communautés présentent une diversité historique plus faible qu'attendue étant donné le nombre d'espèces en aval, résultant de la structuration par les filtres environnementaux. En amont, les communautés présentent une diversité attendue étant donné la richesse spécifique observée indiquant soit un équilibre entre la limite à la ressemblance et les filtres environnementaux comme force structurante des communautés, soit une structure aléatoire n'étant gouvernée par aucune de ces deux forces. La diversité phylogénétique historique (points et droite oranges) n'est pas distribuée selon ce gradient.

5.2 | Les filtres environnementaux comme processus historique

De nombreux facteurs influencent la détection et l'identification des processus qui sous-tendent la diversité et la structure des communautés. Parmi ces facteurs, l'échelle spatiale considérée (Fukami 2010; Swenson et Enquist 2009; ?), la facette de diversité choisie (Swenson et Enquist 2009), le type d'organismes et les traits décrits ont tous un rôle sur les patrons et les processus détectés (?). Malgré cela, les communautés piscicoles d'eau douce de milieu tempéré semblent systématiquement structurées selon les filtres environnementaux (?), ces derniers étant plus forts en amont qu'en aval des fleuves et rivières (Giam et Olden 2016; Jackson et al. 2001; Troia et Gido 2015). En effet, les poissons d'eau douce semblent être des organismes particulièrement sensibles aux conditions abiotiques (Jackson et al. 2001). Ce déterminisme principalement lié aux conditions environnementales s'applique également aux communautés piscicoles françaises. En effet, 81% et 76%, selon que la diversité fonctionnelle ou phylogénétique soit considérée, des communautés étaient historiquement structurées par les facteurs abiotiques du système dans lequel elles évoluaient. Étonnamment, pour ces communautés, l'influence du gradient amont-aval sur la force des filtres environnementaux en tant que force structurante prédominante est inverse à celle communément observée (Giam et Olden 2016; Jackson et al. 2001). En effet, les communautés présentes en amont sont structurées selon un équilibre entre la limite à la ressemblance et les filtres environnementaux et/ou sont structurées de façon aléatoire (*i.e.* faible diversité) tandis que les communautés qui évoluent dans les parties aval des cours d'eau sont soumises de façon prépondérante aux filtres environnementaux (coefficient de pente = $-0,24$, $p = 4,1 \cdot 10^{-8}$; Figure 5.1). Cependant, cette relation n'est observée que pour la diversité fonctionnelle et la diversité phylogénétique historique ne semble pas être spatialement structurée (coefficient de pente = $-0,064$, $p = 0,145$; Figure 5.1).

Les règles d'assemblage sont des processus qui varient spatialement mais également temporellement. Il semble que ? soient les premiers à proposer et à brièvement utiliser les termes "*disassembly*" et "*reassembly*" dans le but de décrire les changements de règles d'assemblages ("*assembly rules*" en anglais) au cours du temps. Les auteurs se réfèrent au *reassembly* lorsque le changement a une connotation

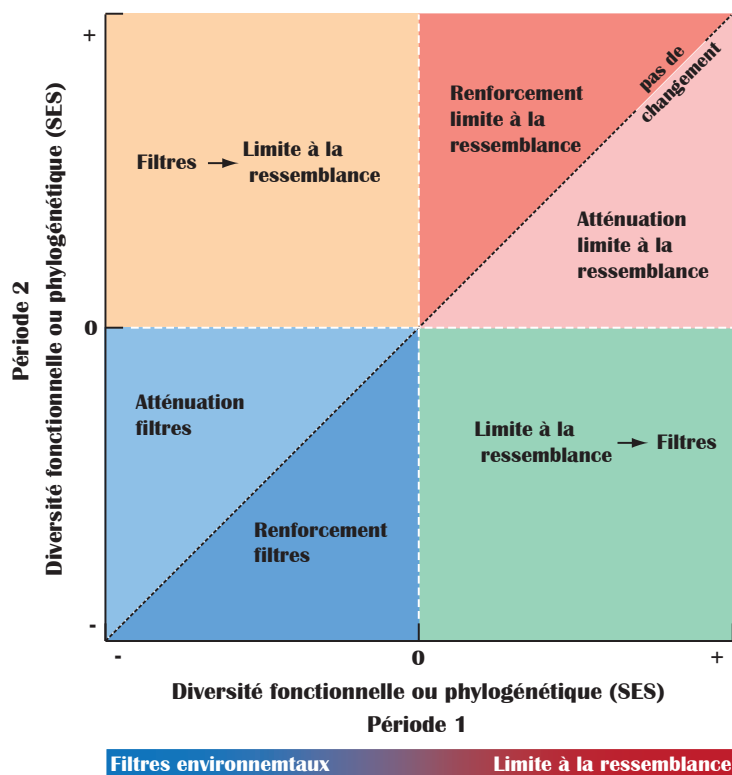


FIGURE 5.2 – Les indices de diversité standardisés (SES) permettent l'inférence du processus prédominant dans la structuration d'une communauté écologique. En particulier, des SES négatives indiquent une structuration des communautés par les filtres environnementaux tandis que des valeurs positives sont synonymes d'une structuration principalement par la limite à la ressemblance. A partir de la comparaison entre deux périodes de temps des SES, six dynamiques temporelles de règles d'assemblage pour une communauté peuvent être définies. Au cours du temps, les règles d'assemblage peuvent se renforcer (aires bleue et rouge foncé), s'atténuer (aires bleue et rouge pâle) ou changer en faveur de la force opposées (aire orange et verte).

positive (e.g. à la suite de la restauration d'un écosystème) tandis que le *disassembly* d'une communauté semble être appréhendé comme une conséquence négative de changements environnementaux par exemple. Au-delà de la considération relativement subjective faite par les auteurs des conséquences (i.e. positives ou négatives), cette dichotomie ne semble pas suffisante pour décrire les changements de règles d'assemblage dans le temps. Plus précisément, à partir de deux situations initiales différentes (i.e. filtres environnementaux ou limite à la ressemblance), six dynamiques temporelles peuvent être décrites (Figure 5.2). En effet, les filtres environnementaux qui s'exerçaient historiquement sur une communauté peuvent soit se renforcer, soit s'atténuer, et potentiellement à un tel point que la limite à la ressemblance devient alors la principale force structurante actuelle de la communauté (partie gauche de la Figure 5.2). Les cas inverses peuvent être envisagés, à savoir qu'historiquement, une communauté peut être structurée par la limite à la ressemblance qui va soit se renforcer soit diminuer en force, et potentiellement jusqu'au point où les filtres environnementaux vont devenir prépondérants (partie droite de la Figure 5.2). Un septième cas peut être décrit bien que celui-ci n'existe virtuellement pas : une absence de changements de règles d'assemblage.

5.3 | Les filtres environnementaux, une force de plus en plus structurante

Il apparaît que les communautés piscicoles françaises sont sous une influence grandissante depuis les années 1990 des filtres environnementaux en tant que processus structurant (Figure 5.3). Les SES suivent en effet des tendances temporelles négatives, indépendamment de la facette considérée (tendance moyenne de la diversité fonctionnelle : $-0,002 \pm 0,0040$ et de la diversité phylogénétique : $-0,009 \pm 0,046$). De façon globale, il apparaît donc que dans le contexte actuel des changements globaux, les

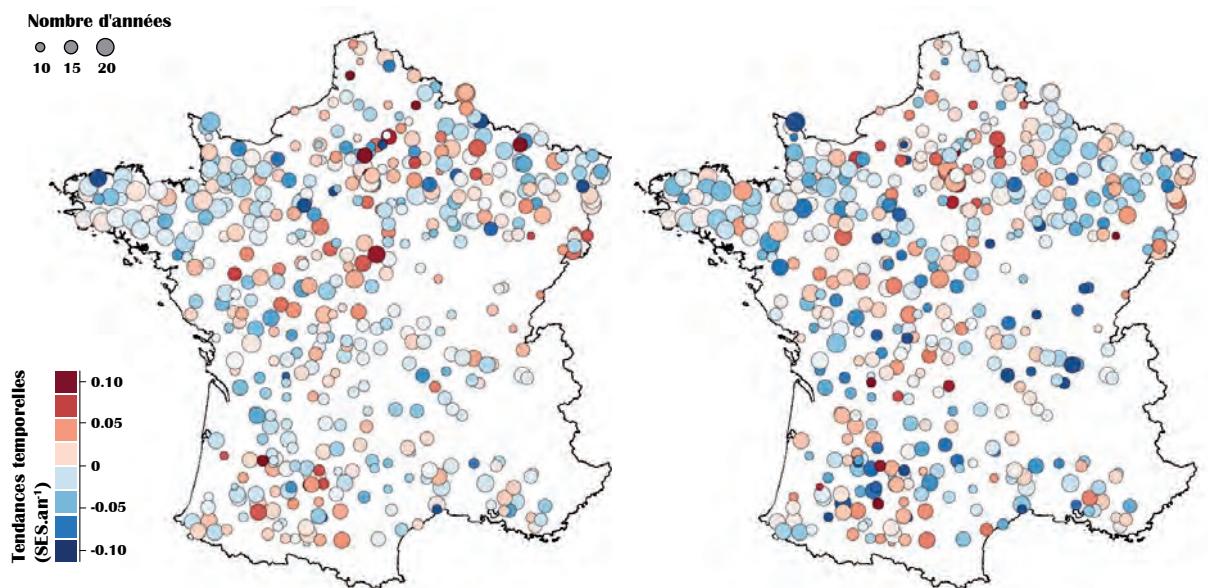


FIGURE 5.3 – Les changements de SES basés sur la diversité fonctionnelle (à gauche) et phylogénétique (à droite) sont distribués de façon homogène en France. La taille des points est proportionnelle à la longueur de la série temporelle à partir de laquelle les tendances ont été calculées.

pertes de diversité sont désormais à considérer simultanément des modifications au cours du temps des processus sous-jacents à la structure des communautés. Dans le cadre des six dynamiques temporelles possibles des règles d'assemblage (Section 5.2; Figure 5.2), l'atténuation et le renforcement des filtres environnementaux sont les deux catégories les plus représentées (Figure 5.4). Cela indique que bien que les filtres environnementaux aient été et soient toujours la force majeure et principale qui structure les communautés, leur importance fluctue au cours du temps. Il est intéressant de noter que, bien que minoritaires (à peine plus de 10% des communautés), certaines communautés ont connu un changement drastique, à savoir l'inversion totale de l'équilibre entre les deux processus (points oranges et verts de la Figure 5.4). Ces réversions bien qu'actuellement marginales peuvent potentiellement devenir de plus en plus courantes, impliquant des modifications profondes dans la structure et le fonctionnement des communautés. En parallèle, la prépondérance des filtres environnementaux dans la structuration des communautés a augmenté pour 48% des communautés françaises étudiées. Les communautés semblent donc être d'avantage sensibles aux filtres environnementaux et donc aux conditions abiotiques des systèmes dans lesquels elles évoluent. Ce résultat semble relativement critique lorsqu'il est placé dans le contexte actuel de changements globaux.

5.4 | Changement climatique et invasions biologiques : quand les changements globaux restructurent les communautés

La section précédente a permis de mettre en évidence le renforcement des filtres environnementaux en tant que principal processus structurant des communautés piscicoles françaises depuis les années 1990, indépendamment de la facette à partir de laquelle le processus prédominant est estimé. Cependant, le déterminisme de cette dynamique dépend, quant à elle, de la facette de la diversité considérée.

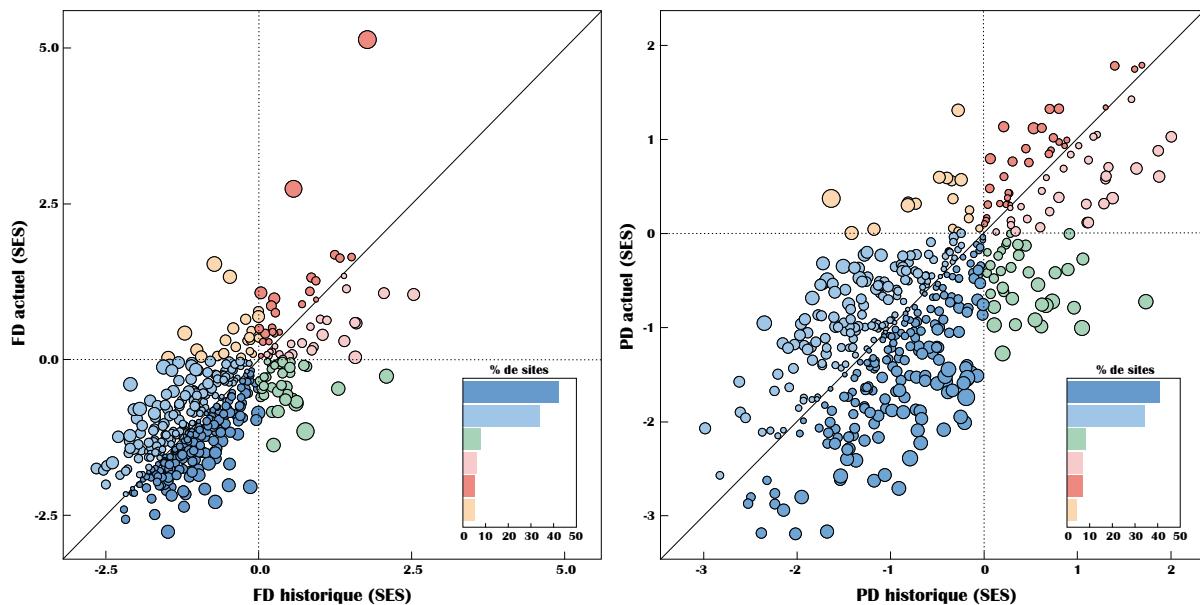


FIGURE 5.4 – Les changements de SES basés sur la diversité fonctionnelle (à gauche) et phylogénétique (à droite) peuvent être distribués en six catégories (présentées dans la Section 5.2, Figure 5.2). La taille des points est proportionnelle à la tendances temporelle observée.

L'hypothèse de prédominance du stress et le changement climatique

L'hypothèse de prédominance du stress (SDH; Encadré 4) propose que la sévérité des conditions environnementales est une force puissante et majeure dans la structuration des communautés (Thiery 1982; Weiher et Keddy 1995). Ainsi, un environnement rude entraîne une sélection relativement forte des espèces en faveur de celles capables de survivre et de se maintenir dans un tel environnement résultant de façon ultime à une faible diversité. À l'inverse, un environnement clément permet à un large nombre d'espèces de prospérer. Ainsi, le long d'un gradient de sévérité environnementale, la diversité devrait diminuer, indiquant une prédominance des filtres environnementaux croissante par rapport à la limite à la ressemblance (*e.g.* Kluge et Kessler 2011; Machac et al. 2011). Dans le cas des communautés piscicoles françaises, l'augmentation de la prédominance des filtres environnementaux au cours du temps, estimée par la diversité phylogénétique, est significativement liée à l'augmentation de la saisonnalité des températures (coefficient de pente = -0,14, $p = 0,011$). Les conditions climatiques sont une composante environnementale clef pour les espèces piscicoles (Jackson et al. 2001) et leur changement est reconnu comme un déterminant important de la réorganisation des communautés (Daufresne et Boët 2007). L'augmentation de la saisonnalité des températures, autrement dit une constance thermique moindre au cours du temps, entraîne une diminution de la diversité indiquant une prépondérance croissante des filtres environnementaux comme processus structurant les communautés. La SDH ne semble donc pas uniquement s'appliquer dans le cadre d'un gradient spatial mais également de variations temporelles.

Le casse-tête de Darwin et les invasions biologique

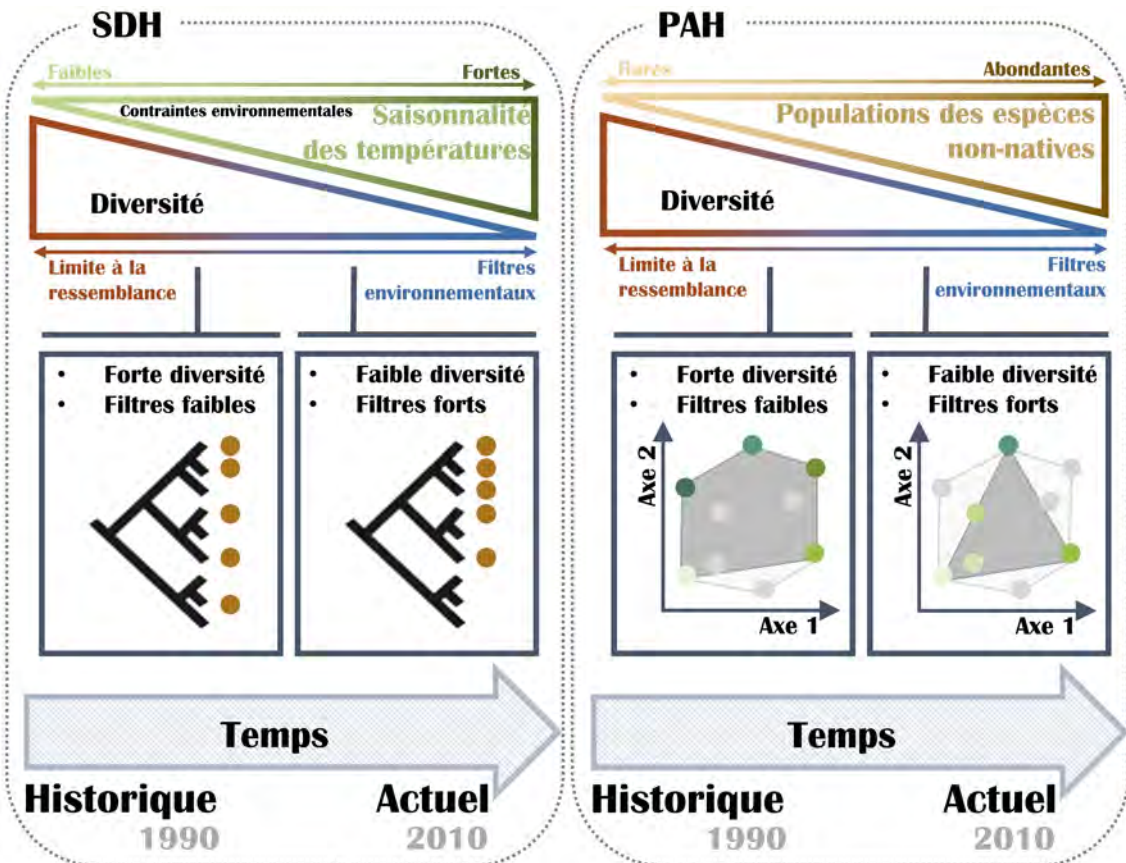
Le casse-tête de Darwin englobe deux hypothèses : l'hypothèse d'acclimatation de Darwin (DNH; Darwin 1859; Elton 1946; Rejmánek 1996; Sandlund et al. 2001) et l'hypothèse de pré-adaptation (PAH; Daehler 2001; Darwin 1859; Ricciardi et Mottiar 2006; Thuiller et al. 2010). Tandis que la première stipule que les invasions biologiques favorisent la diversité des espèces entraînant ainsi une prépondérance de la limite à la ressemblance, la seconde, au contraire, propose que les espèces non-natives augmentent la redondance entre les espèces, diminuant donc la diversité, renforçant finalement le signal des filtres environnementaux en tant que principal processus structurant les communautés. Les filtres environnementaux, estimés à partir de la diversité fonctionnelle, s'exerçant sur les communautés piscicoles de France se renforcent à mesure que les populations d'espèces non-natives se développent au sein des communautés (coefficient de pente = -0,11, $p = 0,018$). Cette observation est cohérente avec une étude précédente réalisée et basée sur les communautés de fourmis (Sanders et al. 2003). D'autre part, cette relation implique que les espèces non-natives aient tendance à augmenter la redondance des espèces en matière de caractéristiques fonctionnelles. Bien que cela ne soit pas particulièrement désirable, les espèces non-natives apparaissent donc comme des substituts potentiels aux espèces natives incapables de s'adapter à de futurs changements environnementaux importants et délétères pour les communautés. En effet, ? proposent une vision plus optimiste que la vision consensuelle actuelle des espèces non-natives en leur prêtant un rôle important et bénéfique dans la conservation des espèces natives (*e.g.* ressource alimentaire, protection, augmentation de l'hétérogénéité environnementale, substitut dans le fonctionnement écosystémique).

5.5 | Conclusion

Les communautés piscicoles françaises subissent une perte de diversité et cet appauvrissement concerne aussi bien la diversité fonctionnelle que la diversité phylogénétique. En parallèle à cette perte de biodiversité, les communautés piscicoles ont tendance à devenir de plus en plus sensibles aux conditions environnementales qui jouent le rôle de filtres de plus en plus forts entraînant une sélection de plus en plus rude des espèces capables de survivre et de prospérer. Ces changements de processus et donc de structuration des communautés soulèvent la question de la constance temporelle des facteurs façonnant les communautés : ceux d'hier n'étant pas les mêmes que ceux d'aujourd'hui (ou du moins, pas dans la même mesure), seront-ils les mêmes demain ? Il semble que l'utilisation des séries temporelles peut permettre de comprendre dans quelle mesure les changements globaux perturbent et biaisent les prédictions concernant la structure future des communautés. Or ces prédictions peuvent être la base empirique de prises de décisions en matière de politique de gestion et de conservation.

EN BREF ...

- La diversité des communautés piscicoles diminue.
- Les filtres environnementaux sont la force structurante des communautés piscicoles françaises.
- L'hypothèse de prédominance du stress est vérifiée au travers de la saisonnalité des températures et de la diversité phylogénétique.
- L'hypothèse de préadaptation des espèces non-natives est également vérifiée au travers de la diversité fonctionnelle.
- Ces deux hypothèses s'appliquent aussi bien dans le cadre d'un gradient spatial que de variations temporelles.



Conclusion générale et perspectives

6

6.1 | Bilan des travaux de thèse

La première conclusion observée tout au long de cette thèse est la complémentarité des facettes et des composantes de la diversité, toute échelle confondue. Ce résultat illustre et souligne la complexité de la notion de communauté écologique qui ne saurait être résumée qu'à un nombre d'espèces. Cependant, les différentes facettes sont toutes influencées par des facteurs environnementaux et plus particulièrement climatiques. Il est intéressant de noter que cette thèse a permis de souligner la nécessité de considérer le climat comme multifactoriel et que les moyennes thermiques ne peuvent à elles seules résumer les conditions climatiques dans lesquelles évoluent les communautés écologiques. Les invasions biologiques par des espèces non-natives façonnent également la diversité contemporaine. Il apparaît donc que des facteurs aussi physiques (*e.g.* climat) que biologiques (*e.g.* invasions biologiques) permettent de comprendre, au moins en partie, les variations dans l'espace de la diversité mais également dans le temps. Cette thèse a d'ailleurs permis de décrire et de caractériser de multiples façons ces variations temporelles de la diversité. Globalement, les communautés écologiques présentent une perte de diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique ainsi qu'une perte de leurs différences taxonomiques les unes par rapport aux autres. Ces changements de diversité au cours du temps sont accompagnés (la causalité étant compliquée à déterminer avec certitude dans ce cas) du renforcement des filtres environnementaux qui structurent les communautés écologiques. Le résultat majeur de cette thèse est de mettre en évidence les variations temporelles des processus sous jacents à la diversité et à la structure des communautés, en lien avec les changements globaux actuels.

6.2 | Vers un approfondissement de la compréhension des dynamiques temporelles des différences entre communautés

Les communautés ne sont pas isolées les unes des autres et une des lacunes de cette thèse est de ne pas avoir considéré la relativité des caractéristiques des communautés. En particulier, les différences entre communautés ainsi que l'originalité des communautés n'ont été décrites qu'au travers de la diversité taxonomique tandis que ces caractéristiques auraient pu être appréhendées, et ce de façon particulièrement complémentaire à ce qui a été fait pendant cette thèse, au travers des facettes fonctionnelle et phylogénétique. Ainsi, les différences fonctionnelles et phylogénétiques entre communautés peuvent être quantifiées de façon analogue aux différences taxonomiques présentées au Chapitre 4. En particulier, les indices liés à l'originalité des communautés (*e.g.* LCBD) peuvent être calculés sur la

base d'unités fonctionnelles plutôt que taxonomiques. Les espèces peuvent être soit redondantes entre elles soit au contraire complémentaires. Cette relation entre les espèces influence la relation entre les LCBD taxonomiques et fonctionnels, les deux n'étant pas systématiquement égaux (Figure 6.1). Comprendre l'originalité fonctionnelle des communautés et leur dynamique temporelle peut permettre dans une certaine mesure d'améliorer notre compréhension des services écosystémiques : une communauté fonctionnellement originale présente-t-elle des services écosystémiques plus importants ? Les espèces qui lui procurent cette originalité sont-elles les plus sensibles aux changements globaux ? Le cas échéant, est-elle plus sensible aux changements globaux ? De même, les différences entre communautés peuvent être appréhendées au travers des diversités fonctionnelles et phylogénétiques (Figure 6.2). L'homogénéisation taxonomique est un phénomène de plus en plus documenté. Cette abondance croissante de littérature autour de l'homogénéisation a permis de mettre en évidence un phénomène analogue mais potentiellement plus dommageable pour les communautés et les écosystèmes : l'homogénéisation fonctionnelle (Brice et al. 2017; Clavel et al. 2011; Olden et Rooney 2006), c'est-à-dire une ressemblance croissante au cours du temps du point de vue fonctionnel des communautés. Comprendre les dynamiques temporelles des différences entre communautés ainsi que de leur originalité semble une étape prometteuse pour la poursuite du travail effectué pendant cette thèse. L'homogénéisation ainsi que la perte d'originalité, taxonomique, fonctionnelle et/ou phylogénétique sont nécessairement liées à la crise de la biodiversité actuelle et nécessitent d'être prises en compte dans les politiques de gestion. Au-delà des intérêts en matière de conservation de la biodiversité, l'utilisation des différences entre communautés permet d'appréhender des processus régionaux biogéographiques tels que la dispersion dans la structuration des communautés (Melo et al. 2009; Meynard et al. 2011).

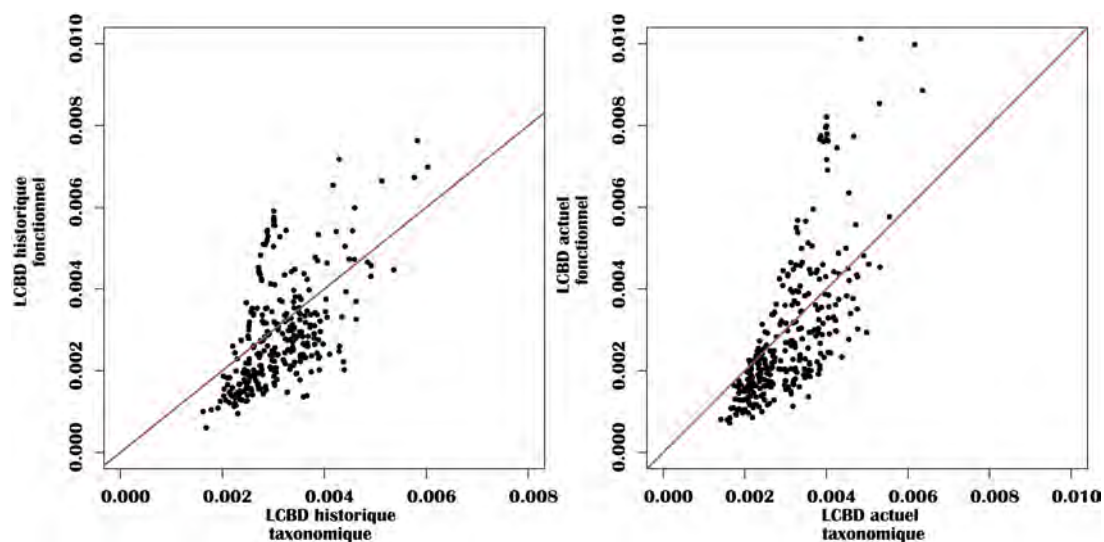


FIGURE 6.1 – L'originalité (mesurée avec les LCBD) peut être taxonomique mais également fonctionnelle (*i.e.* basée sur les traits fonctionnels plutôt que les espèces). La relation entre l'originalité taxonomique et fonctionnelle n'est pas linéaire et l'une n'est pas l'équivalent de l'autre (la droite rouge représente la première bissectrice). Indépendamment de la période de temps considérée, les LCBD taxonomiques sont supérieurs aux LCBD fonctionnels pour de faibles valeurs tandis que la relation s'inverse lorsque les LCBD taxonomiques présentent des valeurs élevées. Pour les communautés dont la composition taxonomique est peu originale comparées aux autres communautés, l'originalité fonctionnelle est d'autant plus faible (plus faible que la taxonomique). En revanche, pour les communautés originales du point de vue taxonomique, l'originalité fonctionnelle est d'autant plus forte (plus que la taxonomique).

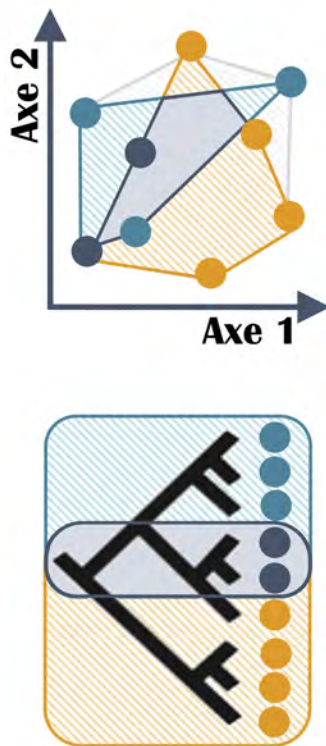


FIGURE 6.2 – La différence de composition entre deux communautés peut permettre de les caractériser d’une certaine façon. De la même façon que les indices de diversité qui décrivent la diversité d’une communauté individuellement renseignent sur la diversité, les différences entre communautés peuvent être considérées comme une forme de diversité. Ces différences entre communautés peuvent être quantifiées au travers de la facette taxonomique (Section 1.2, Figure 1.15) mais également de la facette fonctionnelle ou phylogénétique. Les différences fonctionnelles entre deux communautés peuvent être définies comme les espaces fonctionnels propres à chacune des communautés (zones orange et bleu de l’espace fonctionnel présenté dans la figure en haut). De façon analogue, les différences phylogénétiques peuvent être quantifiées comme les branches d’un arbre que les communautés ne partagent pas avec les autres (zones orange et bleu de la phylogénie présentée dans la figure en bas). Les points gris foncés représentent les espèces communes aux deux communautés et l’aire gris foncé, l’espace fonctionnel et les branches partagées par les deux communautés.

6.3 | L’inertie des communautés face aux changements globaux

Il est de plus en plus reconnu que les communautés écologiques ne répondent pas nécessairement de façon immédiate aux changements environnementaux qu’elles expérimentent (Diamond 1972; MacArthur et Edward 1967). En effet, elles peuvent présenter un décalage temporel (*i.e.* un retard) entre les extinctions attendues étant donné le changement subit et les extinctions effectivement observées : c’est le principe de dettes d’extinction (Tilman et al. 1994). Ces dettes d’extinctions sont généralement quantifiées de façon taxonomique, c’est-à-dire en nombre d’espèces qui devraient être perdues étant donné le changement subi (*e.g.* Cowlishaw 1999; Gonzalez et Chaneton 2002; Helm et al. 2006). Cependant, des études de plus en plus nombreuses proposent de prendre en compte des caractéristiques fonctionnelles des communautés et en particulier leur préférence thermiques (*e.g.* Bertrand et al. 2011, 2016; Devictor et al. 2012). Bien que cette approche soit particulièrement adaptée dans le contexte de l’étude des conséquences du changement climatique actuel, elle ne se limite qu’à une fraction des caractéristiques fonctionnelles des communautés. Une approche complémentaire à développer serait donc le développement du concept de dettes fonctionnelles ainsi que phylogénétiques, ces deux facettes étant centrales dans l’étude des communautés écologiques et de leurs réponses aux changements environnementaux globaux actuels.

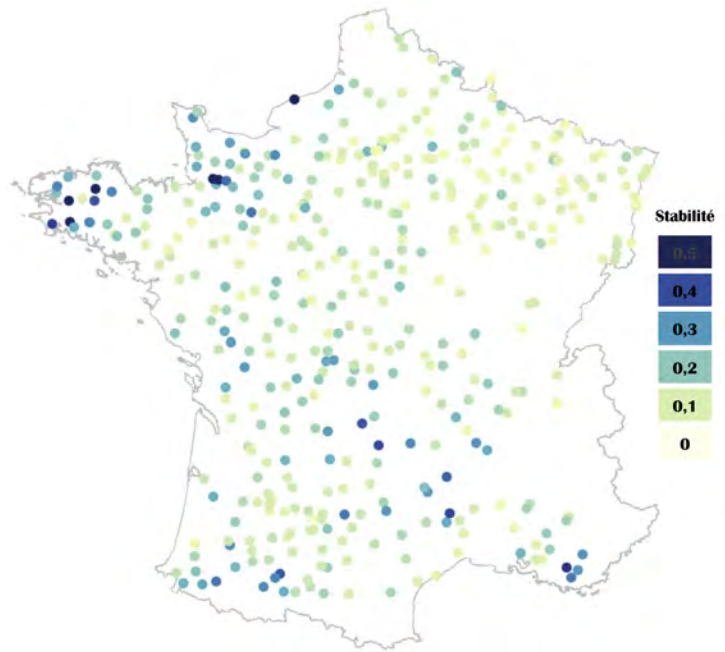
En parallèle de l’inertie observée dans les dynamiques des communautés, des synergies entre les composantes des changements globaux sont de plus en plus documentées, renseignées et décrites. En effet, les différentes composantes des changements globaux telles que la perte d’habitat, le changement climatique ou encore les invasions biologiques peuvent affecter la diversité de façon isolée et

individuelle mais peuvent également agir en synergie (e.g. Sih et al. 2004; ?). Dans ce dernier cas, l'effet d'un facteur est exacerbé par un second et les conséquences observées sont plus fortes que la somme des conséquences individuelles de chaque facteur. Dans le cas des poissons d'eau douce, l'effet d'une synergie entre les différents changements environnementaux a récemment été mis en évidence (Nôges et al. 2016; Radinger et al. 2016; Rolls et al. 2016). En prenant en compte les dettes d'extinctions et la synergie des déterminants de ces dettes, il est vraisemblable que les réponses des communautés soient actuellement largement sous-estimées. La prise en compte de ces synergies dans l'estimation des dettes taxonomiques, mais également fonctionnelles et/ou phylogénétiques pourrait permettre une meilleure estimation des conséquences des changements globaux.

6.4 | Appréhender les conséquences des restructurations des communautés

L'idée que la diversité influence la stabilité des communautés remonte aux années 50 et connaît depuis un intérêt grandissant (Elton 1946; Lehman et Tilman 2000; Lewontin 1969; MacArthur 1955; Margalef 1969; Tilman 1996). La stabilité peut être définie de multiples façons (Maarel 1993). Par exemple, la constance au cours du temps de la composition et de la structure des communautés a été utilisée pour définir et donc quantifier la stabilité des communautés. D'autres définitions ont été proposées de la stabilité comme la persistance des populations au cours du temps, l'inertie d'une communauté c'est-à-dire sa capacité à revenir à un état initial à la suite d'une perturbation ou encore la vitesse à laquelle une communauté retrouve son état initial (Burrows 1990; Orians 1975). Une autre définition établit que la stabilité d'une communauté se mesure comme la constance au cours du temps des abondances des différentes populations composant une communauté : plus les effectifs sont constants au cours du temps, plus la communauté est considérée comme stable (Petchey et al. 2002; Pimm 1984; Tilman 1999). Un des mécanismes par lequel la diversité peut affecter la stabilité est l'hypothèse d'assurance ("*insurance hypothesis*" en anglais; Doak et al. 1998; Ives et al. 2000; Lehman et Tilman 2000; Tilman et al. 1998), aussi dénommée effet portfolio ("*portfolio effect*" en anglais), moyenne statistique ("*statistical averaging*" en anglais), effet de covariance ("*covariance effect*" en anglais) ou encore effet stabilisant ("*stabilising effect*" en anglais). L'hypothèse d'assurance propose qu'une communauté subissant des variations de conditions environnementales de son milieu sera d'autant moins touchée qu'elle est taxonomiquement riche du fait des réponses différentielles des espèces aux fluctuations environnementales (Elmqvist et al. 2003; Tilman et al. 1998; Yachi et Loreau 1999). En effet, lorsque le nombre d'espèces est important au sein d'une communauté, les dynamiques de populations se compensent de façon globale en raison de la covariance négative entre elles (i.e. les abondances d'une espèce augmentent tandis qu'une autre espèce voit sa population décliner : en moyenne, il n'y a pas ou peu de changements dans les abondances de l'ensemble de la communauté). Bien que l'effet positif de la diversité taxonomique sur la stabilité des communautés a été documenté aussi bien de façon théorique (e.g. Loreau et de Mazancourt 2008) qu'empirique (e.g. Hautier et al. 2014), la potentielle généralisation de cette relation est toujours un sujet vivement débattu (e.g. McCann 2000) et très peu d'études se sont intéressées à la relation diversité - stabilité en considérant des facettes autre que la taxonomique (mais voir Bai et al. 2004;

FIGURE 6.3 – La stabilité, souvent mesurée comme l'inverse du coefficient de variation des abondances au cours du temps au sein d'une communauté, est une propriété influencée par la diversité. En France, la stabilité des communautés semble particulièrement faible dans le Nord Est de la France tandis que la pointe bretonne ainsi que le Sud de la France semblent regrouper des communautés relativement stables.



Venail et al. 2013). Dans le contexte actuel des changements globaux, il apparait donc nécessaire de comprendre comment les changements de diversité taxonomique mais également fonctionnelle et/ou phylogénétique peuvent avoir un impact sur la stabilité des communautés.

Bibliographie

- Ackerly, D. D. and Cornwell, W. K. A trait-based approach to community assembly : partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10(2) :135–145, 2007.
- Ackerly, D. D., Schwilk, D. W., and Webb, C. O. Niche evolution and adaptive radiation : Testing the order of trait divergence. *Ecology*, 87 :S50–S61, 2006.
- Ackerly, D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164 :S165–S184, 2003.
- Adler, P. B. and Levine, J. M. Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time. *Oikos*, 116(2) :221–232, 2007.
- Alexandrou, M. A., Cardinale, B. J., Hall, J. D., Delwiche, C. F., Fritschie, K., Narwani, A., Venail, P. A., Bentlage, B., Pankey, M. S., and Oakley, T. H. Evolutionary relatedness does not predict competition and co-occurrence in natural or experimental communities of green algae. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 282(1799) :20141745–20141745, 2014.
- Allan, E., Jenkins, T., Fergus, A. J., Roscher, C., Fischer, M., Petermann, J., Weisser, W. W., and Schmid, B. Experimental plant communities develop phylogenetically overdispersed abundance distributions during assembly. *Ecology*, 94(2) :465–477, 2013.
- Antrop, M. Landscape change and the urbanization process in Europe. *Landscape and Urban Planning*, 67(1) :9–26, 2004.
- Araújo, M. B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P. A., Valladares, F., and Chown, S. L. Heat freezes niche evolution. *Ecology letters*, 16(9) :1206–1219, 2013.
- Astor, T., Strengbom, J., Berg, M. P., Lenoir, L., Marteinsdóttir, B., and Bengtsson, J. Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. *Ecology and Evolution*, pages n/a–n/a, 2014.
- Bai, Y., Han, X., Wu, J., Chen, Z., and Li, L. Ecosystem stability and compensatory effects in the inner Mongolia grassland. *Nature*, 431(7005) :181–184, 2004.
- Bănărescu, P. et al. *Zoogeography of fresh waters. Volume 2 : distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia*. Aula-Verlag, 1991.
- Baptista, J., Martinho, F., Nyitrai, D., Pardal, M. A., and Dolbeth, M. Long-term functional changes in an estuarine fish assemblage. *Marine Pollution Bulletin*, 97(1) :125–134, 2015.
- Barbet-Massin, M. and Jetz, W. The effect of range changes on the functional turnover, structure and diversity of bird assemblages under future climate scenarios. *Global Change Biology*, 21(8) :2917–2928, 2015.
- Barnagaud, J. Y., Devictor, V., Jiguet, F., and Archaux, F. When species become generalists : on-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4) :630–640, 2011.
- Barnagaud, J.-Y., Devictor, V., Jiguet, F., Barbet-Massin, M., Viol, I. L., and Archaux, F. Relating habitat and climatic niches in birds. *PLoS ONE*, 7(3) :e32819, 2012.
- Barroux, R. Le ministère de l'environnement à la diète budgétaire. *Le Monde*, 2016.

- Bernard-Verdier, M., Flores, O., Navas, M.-L., and Garnier, E. Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland. *Journal of Vegetation Science*, 24(5) :877–889, 2013.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., and Gégout, J.-C. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479(7374) :517–520, 2011.
- Bertrand, R., Riofrío-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., De Ruffray, P., Gégout, J.-C., and Loreau, M. Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature communications*, 7 :12643, 2016.
- Blomberg, S. P., Garland Jr, T., and Ives, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data. *Evolution*, 57(4) :717–745, 2003.
- Box, G. and Cox, D. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society*, 26(2), 1964.
- Bray, J. R. and Curtis, J. T. An ordination of the upland forest communities of southern wisconsin. *Ecological monographs*, 27(4) :325–349, 1957.
- Brice, M.-H., Pellerin, S., and Poulin, M. Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions*, 23(7) :828–840, 2017.
- Brown, J. H. and Lomolino, M. V. Concluding remarks : historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography*, 9(1) :87–92, 2000.
- Brown, J., Fox, B., and Kelt, D. Assembly rules : Desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *The American Naturalist*, 156(3) :314–321, 2000.
- Burnham, K. and Anderson, D. *Model selection and inference, Second edition*. Springer, Fort Collins, Colorado, 2002.
- Burrows, C. J. Processes of vegetation change. In *Processes of Vegetation Change*, pages 359–419. Springer, Dordrecht, 1990. ISBN 978-0-04-580013-1 978-94-011-3058-5.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., and Mirotchnick, N. Beyond species : functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5) :1079–1087, 2011.
- Cadotte, M. W., Dinnage, R., and Tilman, D. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93 :S223–S233, 2012.
- Campbell Grant, E. H., Lowe, W. H., and Fagan, W. F. Living in the branches : population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters*, 10(2) :165–175, 2007.
- Carboni, M., M?nkem?ller, T., Gallien, L., Lavergne, S., Acosta, A., and Thuiller, W. Darwin's naturalization hypothesis : scale matters in coastal plant communities. *Ecography*, 36(5) :560–568, 2013.
- Carpenter, S. R., Fisher, S. G., Grimm, N. B., and Kitchell, J. F. Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23(1) :119–139, 1992.
- Case, T. J. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(24) :9610–9614, 1990.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., and Bazzaz, F. A. Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163(6) :823–843, 2004.
- Cavender-Bares, J., Keen, A., and Miles, B. Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87 :S109–S122, 2006.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V. A., and Kembel, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7) :693–715, 2009.
- Chase, J. M. Community assembly : when should history matter? *Oecologia*, 136(4) :489–498, 2003.
- Chesson, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1) :343–366, 2000.

- Chown, S. L., Hoffmann, A. A., Kristensen, T. N., Angilletta, M. J., Stenseth, N. C., and Pertoldi, C. Adapting to climate change : a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research*, 43(1) :3–, 2010.
- Clairmont, L., Mora, E. C., and Fenton, B. Morphology, diet and flower-visiting by phyllostomid bats in Cuba. *Biotropica*, 46(4) :433–440, 2014.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J. X., Hostetler, S. W., and McCabe, A. M. The last glacial maximum. *Science*, 325(5941) :710–714, 2009.
- Clavel, J., Julliard, R., and Devictor, V. Worldwide decline of specialist species : toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4) :222–228, 2011.
- Clavero, M., Blanco-Garrido, F., and Prenda, J. Fish fauna in Iberian Mediterranean river basins : biodiversity, introduced species and damming impacts. *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems*, 14(6) :575–585, 2004.
- Clavero, M., Villero, D., and Brotons, L. Climate change or land use dynamics : Do we know what climate change indicators indicate? *PLoS ONE*, 6(4) :e18581, 2011.
- Clements, F. E. *Plant succession : An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute of Washington Publication, 1916.
- Comte, L. and Grenouillet, G. Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography*, 36(11) :1236–1246, 2013.
- Comte, L. and Olden, J. D. Climatic vulnerability of the world [rsquor] s freshwater and marine fishes. *Nature Climate Change*, 7(10) :718–722, 2017.
- Condamine, F. L., Rolland, J., and Morlon, H. Macroevolutionary perspectives to environmental change. *Ecology Letters*, 16 :72–85, 2013.
- Cooper, N., Freckleton, R. P., and Jetz, W. Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, page rspb20102207, 2011.
- Cornwell, W. K., Schilck, D. W., and Ackerly, D. D. A trait-based test for habitat filtering : convex hull volume. *Ecology*, 87(6) :1465–1471, 2006.
- Cowlishaw, G. Predicting the pattern of decline of african primate diversity : an extinction debt from historical deforestation. *Conservation Biology*, 13(5) :1183–1193, 1999.
- Cowpertwait, P. S. and Metcalfe, A. V. *Introductory time series with R*. Springer Science & Business Media, 2009.
- Crisp, M. D. and Cook, L. G. Phylogenetic niche conservatism : What are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist*, 196(3) :681–694, 2012.
- Crozier, R. H. Preserving the information content of species : Genetic diversity, phylogeny, and conservation worth. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1) :243–268, 1997.
- Cucherousset, J. and Olden, J. D. Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries*, 36(5) : 215–230, 2011.
- Cumming, G. S. and Child, M. F. Contrasting spatial patterns of taxonomic and functional richness offer insights into potential loss of ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 364(1524) :1683–1692, 2009.
- Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Field, R., Guégan, J.-F., Hawkins, B. A., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Oberdorff, T., O'Brien, E., and Turner, J. R. G. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7(12) :1121–1134, 2004.
- Daehler, C. Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist*, 158(3) :324–330, 2001.
- Darwin, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, 1859.

- Daufresne, M. and Boët, P. Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, 13(12) :2467–2478, 2007.
- Davey, C. M., Chamberlain, D. E., Newson, S. E., Noble, D. G., and Johnston, A. Rise of the generalists : evidence for climate driven homogenization in avian communities. *Global Ecology and Biogeography*, 21(5) :568–578, 2012.
- Davies, T. J. and Buckley, L. B. Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 366(1576) :2414–2425, 2011.
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L. C., ten Brink, P., and van Beukering, P. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services*, 1(1) :50–61, 2012.
- Derrickson, E. M. and Ricklefs, R. E. Taxon-dependent diversification of life-history traits and the perception of phylogenetic constraints. *Functional Ecology*, 2(3) :417–423, 1988.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., and Jiguet, F. Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 275(1652) :2743–2748, 2008.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, r., Reif, J., Roy, D. B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., and Jiguet, F. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, 2(2) :121–124, 2012.
- Diamond, J. D. Assembly of species communities. In *Ecology and Evolution of Communities*, pages 342–444. Harvard University Press, ML cody, JM diamond edition, 1975.
- Diamond, J. M. Biogeographic kinetics : estimation of relaxation times for avifaunas of southwest pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 69(11) :3199–3203, 1972.
- Diamond, J. M. and Case, T. J. *Community ecology*. Harper & Row, 1986. ISBN 978-0-06-041202-9.
- Díaz, S. and Cabido, M. Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11) :646–655, 2001.
- Díaz, S., Cabido, M., and Casanoves, F. Functional implications of trait – environment linkages in plant communities. In Weiher, E. and Keddy, P., editors, *Ecological Assembly Rules : Perspectives, Advances, Retreats*, pages 338–362. Cambridge University Press, 1999.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., and Robson, T. M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52) :20684–20689, 2007.
- Diez, J. M., Sullivan, J. J., Hulme, P. E., Edwards, G., and Duncan, R. P. Darwin's naturalization conundrum : dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters*, 11(7) :674–681, 2008.
- Diniz-Filho, J. A. F., Cianciaruso, M. V., Rangel, T. F., and Bini, L. M. Eigenvector estimation of phylogenetic and functional diversity : Eigenvector estimates of phylogenetic diversity. *Functional Ecology*, 25(4) :735–744, 2011.
- Doak, D., Bigger, D., Harding, E., Marvier, M., O'Malley, R., and Thomson, D. The statistical inevitability of stability - diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, 151(3) :264–276, 1998.
- Döll, P. and Zhang, J. Impact of climate change on freshwater ecosystems : A global-scale analysis of ecologically relevant river flow alterations. *Hydrology and Earth System Sciences*, 14(5) :783–799, 2010.
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B. J., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., and Magurran, A. E. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344(6181) :292–296, 2014.

- Drake, J. A. The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology*, 147 (2) :213–233, 1990a.
- Drake, J. A. Communities as assembled structures : Do rules govern pattern? *Trends in Ecology & Evolution*, 5(5) :159–164, 1990b.
- Drake, J. A. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American Naturalist*, 137(1) :1–26, 1991.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., and Sullivan, C. A. Freshwater biodiversity : importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(2) :163–182, 2006.
- Dunbar, J., Takala, S., Barns, S. M., Davis, J. A., and Kuske, C. R. Levels of bacterial community diversity in four arid soils compared by cultivation and 16s rRNA gene cloning. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(4) :1662–1669, 1999.
- Duque, A., Stevenson, P. R., and Feeley, K. J. Thermophilization of adult and juvenile tree communities in the northern tropical andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(34) :10744–10749, 2015.
- Durand, J.-D., Bianco, P., Laroche, J., and Gilles, A. Insight into the origin of endemic mediterranean ichthyofauna : phylogeography of chondrostoma genus (teleostei, cyprinidae). *Journal of Heredity*, 94 (4) :315–328, 2003.
- Eggeling, W. J. Observations on the ecology of the budongo rain forest, Uganda. *Journal of Ecology*, 34 (1) :20–87, 1947.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., and Norberg, J. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(9) :488–494, 2003.
- Elton, C. Competition and the structure of ecological communities. *The Journal of Animal Ecology*, 15 (1) :54, 1946.
- Emerson, B. C. and Gillespie, R. G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11) :619–630, 2008.
- Estreguil, C., Caudullo, G., De Rigo, D., and San-Miguel-Ayanz, J. *Forest Landscape in Europe : Pattern, Fragmentation and Connectivity*. 2012.
- Faith, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1) :1–10, 1992.
- Fausch, K. D., Torgersen, C. E., Baxter, C. V., and Li, H. W. Landscapes to riverscapes : Bridging the gap between research and conservation of stream Fishes. *BioScience*, 52(6) :483–498, 2002.
- Felsenstein, J. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1) :1–, 1985.
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., Simpson, N., Mayfield, M. M., and DeClerck, F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12(1) :22–33, 2009.
- Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T. J., Cowling, R. M., Faith, D. P., Balmford, A., Manning, J. C., Proches, S., van der Bank, M., Reeves, G., Hedderson, T. A. J., and Savolainen, V. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 445(7129) :757–760, 2007.
- Froese, R. and Pauly, D. FishBase. world wide web electronic publication version (02/2017)., 2017.
- Fukami, T. Community assembly dynamics in space. In *Community Ecology : Processes, Models, and Applications*, pages 45–54. Oxford Univ. Press, 2010.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., and Vaissière, B. E. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological economics*, 68(3) :810–821, 2009.

- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., and others. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9) :2630–2637, 2004.
- Gaüzère, P. *Réponses de l'avifaune commune au changement climatique : naviguer dans les échelles pour identifier leurs déterminants et leurs conséquences*. phdthesis, Université de Montpellier, 2016.
- Gerhold, P., Cahill, J. F., Winter, M., Bartish, I. V., and Prinzing, A. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29(5) :600–614, 2015.
- Gerisch, M., Agostinelli, V., Henle, K., and Dziöck, F. More species, but all do the same : contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos*, 121(4) :508–515, 2012.
- Giam, X. and Olden, J. D. Environment and predation govern fish community assembly in temperate streams. *Global Ecology and Biogeography*, 25(10) :1194–1205, 2016.
- GIEC, Pachauri, R. K., and Meyer, L. A. Changements climatiques 2014 : rapport de synthèse : contribution des groupes de travail I, II et III au cinquième rapport d'évaluation du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Technical report, GIEC, 2014.
- Gleason, H. A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53 :7–26, 1926.
- Głowacki, L. B. and Penczak, T. Drivers of fish diversity, homogenization/differentiation and species range expansions at the watershed scale. *Diversity and Distributions*, 19(8) :907–918, 2013.
- Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G., and Cadena, C. D. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of neotropical forest birds : Antbird phylogenetic community ecology. *Journal of Animal Ecology*, 79(6) :1181–1192, 2010.
- Gonzalez, A. and Chaneton, E. J. Heterotroph species extinction, abundance and biomass dynamics in an experimentally fragmented microecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 71(4) :594–602, 2002.
- Gotelli, N. J. and Graves, G. R. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, 1996. ISBN 978-1-56098-657-7 978-1-56098-645-4.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., and Zobel, M. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1) :111–127, 2012.
- Gower, J. C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53(3-4) :325–338, 1966.
- Gower, J. C. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, pages 857–871, 1971.
- Graham, C. H., Parra, J. L., Tinoco, B. A., Stiles, F. G., and McGuire, J. A. Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology*, 93 : S99–S111, 2012.
- Graham, L. J., Weinstein, B. G., Supp, S. R., and Graham, C. H. Future geographic patterns of novel and disappearing assemblages across three dimensions of diversity : A case study with ecuadorian hummingbirds. *Diversity and Distributions*, 23(8) :944–954, 2017.
- Green, R. H. *Sampling Design and Statistical Methods for Environmental Biologists*. John Wiley & Sons, 1979. ISBN 978-0-471-03901-3.
- Griffiths, D. Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*, 75(3) :734–751, 2006.
- Grime, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6) :902–910, 1998.

- Grime, J. P. Declining plant diversity : empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation Science*, 13(4) :457–460, 2002.
- Grime, J. P. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, 2006. ISBN 978-0-470-85040-4.
- Gurevitch, J. and Padilla, D. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9) :470–474, 2004.
- Hansen, C. B. Generalized least squares inference in panel and multilevel models with serial correlation and fixed effects. *Journal of Econometrics*, 140(2) :670 – 694, 2007.
- Harvey, P. H. and Pagel, M. D. *The comparative method in evolutionary biology*, volume 239. Oxford university press Oxford, 1991.
- Hautier, Y., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Adler, P. B., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., MacDougall, A. S., Stevens, C. J., Bakker, J. D., Buckley, Y. M., Chu, C., Collins, S. L., Daleo, P., Damschen, E. I., Davies, K. F., Fay, P. A., Firn, J., Gruner, D. S., Jin, V. L., Klein, J. A., Knops, J. M. H., La Pierre, K. J., Li, W., McCulley, R. L., Melbourne, B. A., Moore, J. L., O'Halloran, L. R., Prober, S. M., Risch, A. C., Sankaran, M., Schuetz, M., and Hector, A. Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature*, 508(7497) :521–525, 2014.
- Hector, A., Joshi, J., Lawler, S. P., Spehn, E. M., and Wilby, A. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. *Oecologia*, 129(4) :624–628, 2001.
- Heino, J., Virkkala, R., and Toivonen, H. Climate change and freshwater biodiversity : detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews*, 84(1) :39–54, 2009.
- Helm, A., Hanski, I., and Pärtel, M. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology letters*, 9(1) :72–77, 2006.
- Higham, T. E., Measey, G. J., Birn-Jeffery, A. V., Herrel, A., and Tolley, K. A. Functional divergence between morphs of a dwarf chameleon : differential locomotor kinematics in relation to habitat structure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 116(1) :27–40, 2015.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., and Jarvis, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15) :1965–1978, 2005.
- Hillebrand, H. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163(2) : 192–211, 2004.
- Hoegh-Guldberg, O. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*, 50(8) :839–866, 1999.
- Holbrook, S. J., Schmitt, R. J., and Stephens, J. S. Changes in an assemblage of temperate reef fishes associated with a climate shift. *Ecological Applications*, 7(4) :1299–1310, 1997.
- Hubbell, S. P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press, 2001. ISBN 978-0-691-02128-7.
- Huet, M. Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bulletin Français de Pisciculture*, (175) :41–53, 1954.
- Hughes, L. Biological consequences of global warming : is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2) :56–61, 2000.
- Hugueny, B., Oberdorff, T., and Tedesco, P. A. Community ecology of river fishes : a large-scale perspective. In *American Fisheries Society Symposium*, volume 73, pages 29–62, 2010.
- Hulot, F. D., Lacroix, G., Lescher-Moutoué, F., and Loreau, M. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Science*, 405(6784) :340–344, 2000.
- Ingram, T. and Shurin, J. B. Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast pacific rockfish assemblages. *Ecology*, 90(9) :2444–2453, 2009.

- Isaac, N. J. B., Turvey, S. T., Collen, B., Waterman, C., and Baillie, J. E. M. Mammals on the EDGE : Conservation priorities based on threat and phylogeny. *PLoS ONE*, 2(3) :e296, 2007.
- Ives, A., Klug, J., and Gross, K. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*, 3(5) :399–411, 2000.
- Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R., and Olden, J. D. 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(1) :157–170, 2001.
- Jarzyna, M. A. and Jetz, W. Detecting the multiple facets of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(7) :527–538, 2016.
- Jarzyna, M. A. and Jetz, W. A near half-century of temporal change in different facets of avian diversity. *Global Change Biology*, 23 :2999–3011, 2017.
- Jezkova, T., Olah-Hemmings, V., and Riddle, B. R. Niche shifting in response to warming climate after the last glacial maximum : inference from genetic data and niche assessments in the chisel-toothed kangaroo rat (*dipodomys microps*). *Global Change Biology*, 17(11) :3486–3502, 2011.
- Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S. E., and Couvet, D. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*, 13(8) :1672–1684, 2007.
- Johnson, J. and Omland, K. Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 19 (2) :101–108, 2004.
- Kampichler, C., van Turnhout, C. A. M., Devictor, V., and van der Jeugd, H. P. Large-scale changes in community composition : Determining land use and climate change signals. *PLoS ONE*, 7(4) :e35272, 2012.
- Keddy, P. A. Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2) :157–164, 1992.
- Keith, P. *Evolution des peuplements ichtyologiques de France et stratégies de conservation*. phdthesis, 1998.
- Keith, P. and Allardi, J. *Atlas des poissons d'eau douce de France*. Muséum National d'Histoire Naturelle, 2001. ISBN 978-2-85653-532-5.
- Keith, P., Allardi, J., and Moutou, B. *Livre rouge des espèces menacées de poissons d'eau douce de France et bilan des introductions*. Muséum national d'histoire naturelle, 1992.
- Kennedy, D. and Norman, C. What don't we know? *Science*, 309(5731) :75–75, 2005.
- Klein Goldewijk, K., Beusen, A., Van Dreht, G., and De Vos, M. The HYDE 3.1 spatially explicit database of human-induced global land-use change over the past 12,000 years. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1) :73–86, 2011.
- Kluge, J. and Kessler, M. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches : species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 38(2) :394–405, 2011.
- Knop, E. Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization. *Global Change Biology*, 22 (1) :228–236, 2016.
- Kraft, N. J. B. and Ackerly, D. D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80(3) :401–422, 2010.
- Kraft, N., Cornwell, W., Webb, C., and Ackerly, D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 170(2) :271–283, 2007.
- La Sorte, F. A. and Jetz, W. Tracking of climatic niche boundaries under recent climate change. *Journal of Animal Ecology*, 81(4) :914–925, 2012.
- Le Monde. Budget de l'écologie : un recul amorcé dès 2011, 2013.
- Leal, C. G., Junqueira, N. T., Santos, H. d. A., and Pompeu, P. S. Ecomorphological and habitat use variations in *piabina argentea* (characiformes, characidae) from Velhas River basin, Minas Gerais, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 103(3) :222–231, 2013.

- Legendre, P. and De Cáceres, M. Beta diversity as the variance of community data : dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16(8) :951–963, 2013.
- Legendre, P. and Legendre, L. *Numerical Ecology*. Elsevier, second english edition edition, 1998.
- Legendre, P. and Salvat, B. Thirty-year recovery of mollusc communities after nuclear experimentations on fangataufa atoll (tuamotu, french polynesia). In *Proc. R. Soc. B*, volume 282, page 20150750. The Royal Society, 2015.
- Lehman, C. L. and Tilman, D. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist*, 156(5) :534–552, 2000.
- Lenoir, J. and Svenning, J.-C. Climate-related range shifts : a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*, 38(1) :15–28, 2015.
- Leopold, A. *A Sand County Almanac*. Ballantine Books, reprint edition edition, 1986. ISBN 978-0-345-34505-9.
- Letten, A. D., Ashcroft, M. B., Keith, D. A., Gollan, J. R., and Ramp, D. The importance of temporal climate variability for spatial patterns in plant diversity. *Ecography*, 36(12) :1341–1349, 2013.
- Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M. L. J., and Tedesco, P. A. Global diversity of fish (pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1) :545–567, Jan 2008.
- Levine, J. M., Adler, P. B., and Yelenik, S. G. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7(10) :975–989, 2004.
- Lewontin, R. C. The meaning of stability. *Brookhaven Symposia in Biology*, 22 :13–24, 1969.
- Li, F., Shah, D., Pauls, S., Qu, X., Cai, Q., and Tachamo Shah, R. Elevational shifts of freshwater communities cannot catch up climate warming in the himalaya. *Water*, 8(8) :327, 2016.
- Li, S.-P., Cadotte, M. W., Meiners, S. J., Hua, Z.-S., Shu, H.-Y., Li, J.-T., and Shu, W.-S. The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact : Deconstructing darwin’s naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, 18(12) :1285–1292, 2015.
- Lindström, r., Green, M., Paulson, G., Smith, H. G., and Devictor, V. Rapid changes in bird community composition at multiple temporal and spatial scales in response to recent climate change. *Ecography*, 36(3) :313–322, 2012.
- Lisney, T. J., Stecyk, K., Kolominsky, J., Schmidt, B. K., Corfield, J. R., Iwaniuk, A. N., and Wylie, D. R. Ecomorphology of eye shape and retinal topography in waterfowl (Aves : Anseriformes : Anatidae) with different foraging modes. *Journal of Comparative Physiology A*, 199(5) :385–402, 2013.
- Liu, H. and Stiling, P. Testing the enemy release hypothesis : a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, 8(7) :1535–1545, 2006.
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F. P. L., Santos, A. M. M., and Tabarelli, M. Forest fragmentation drives atlantic forest of northeastern brazil to biotic homogenization : Biotic homogenization of atlantic forest. *Diversity and Distributions*, 17(2) :287–296, 2011.
- Lockwood, J. L., Brooks, T. M., and Mckinney, M. L. Taxonomic homogenization of the global avifauna. *Animal Conservation*, 3(1) :27–35, 2000.
- Lopez, B., Burgio, K., Carlucci, M., Palmquist, K., Parada, A., Weinberger, V., and Hurlbert, A. A new framework for inferring community assembly processes using phylogenetic information, relevant traits and environmental gradients. *One Ecosystem*, 1 :e9501, 2016.
- Loreau, M. and de Mazancourt, C. Species synchrony and its drivers : Neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist*, 172(2) :E48–E66, 2008.
- Losos, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10) :995–1003, 2008a.
- Losos, J. B. Rejoinder to Wiens (2008) : Phylogenetic niche conservatism, its occurrence and importance. *Ecology Letters*, 11(10) :1005–1007, 2008b.

- Losos, J. B. Seeing the forest for the trees : The limitations of phylogenies in comparative biology. *The American Naturalist*, 177(6) :709–727, 2011.
- Losos, J. B., Leal, M., Glor, R. E., de Queiroz, K., Hertz, P. E., Rodríguez Schettino, L., Chamizo Lara, A., Jackman, T. R., and Larson, A. Niche lability in the evolution of a caribbean lizard community. *Nature*, 424(6948) :542–545, 2003.
- Luza, A. L., Gonçalves, G. L., and Hartz, S. M. Phylogenetic and morphological relationships between nonvolant small mammals reveal assembly processes at different spatial scales. *Ecology and evolution*, 5(4) :889–902, 2015.
- Maarel, E. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *Journal of Vegetation Science*, 4(6) :733–736, 1993.
- MacArthur, R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36(3) :533–536, 1955.
- MacArthur, R. H. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43(3) :293–295, 1957.
- MacArthur, R. H. W. and Edward. The theory of island biogeography. 1967.
- Mace, G. M., Gittleman, J. L., and Purvis, A. Preserving the tree of life. *Science*, 300(5626) :1707–1709, 2003.
- Machac, A., Janda, M., Dunn, R. R., and Sanders, N. J. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, 34(3) :364–371, 2011.
- Machado-Evangelista, M., Esguícero, A. L. H., Arcifa, M. S., and Pereira, T. N. A. Diet and ecomorphology of leporinus reticulatus (characiformes : Anostomidae) from the upper rio juruena, mt, brazil : ontogenetic shifts related to the feeding ecology. *Acta Amazonica*, 45(4) :383–392, 2015.
- Magnago, L. F. S., Edwards, D. P., Edwards, F. A., Magrach, A., Martins, S. a. V., and Laurance, W. F. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of brazilian atlantic forests. *Journal of Ecology*, 102(2) :475–485, 2014.
- Magnuson, J. J., Robertson, D. M., Benson, B. J., Wynne, R. H., Livingstone, D. M., Arai, T., Assel, R. A., Barry, R. G., Card, V., Kuusisto, E., Granin, N. G., Prowse, T. D., Stewart, K. M., and Vuglinski, V. S. Historical trends in lake and river ice cover in the northern hemisphere. *Science*, 289(5485) :1743–1746, 2000.
- Magurran, A. E. *Measuring Biological Diversity*. John Wiley & Sons, 2013. ISBN 978-1-118-68792-5.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., and Villéger, S. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? a pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6) :728–740, 2015.
- Margalef, R. Diversity and stability : A practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symposia in Biology*, 22 :25–37, 1969.
- Martínez-Abraín, A. and Jiménez, J. Anthropogenic areas as incidental substitutes for original habitat : Incidental habitat substitutes. *Conservation Biology*, 30(3) :593–598, 2016.
- Marzin, A. *Ecological assessment of running waters using bio-indicators : associated variability and uncertainty*. phdthesis, AgroParisTech, 2013.
- Mason, N. W. H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P., and Argillier, C. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, 153(2) :441–452, Aug 2007.
- Mason, N. W. H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., and Argillier, C. Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 77(2) : 285 – –296, 2008.

- Mason, N. W. and Pavoine, S. Does trait conservatism guarantee that indicators of phylogenetic community structure will reveal niche-based assembly processes along stress gradients? *Journal of Vegetation Science*, 24(5) :820–833, 2013.
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., and Wilson, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1) :112–118, 2005.
- Mayfield, M. M. and Levine, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13(9) :1085–1093, 2010.
- Mayr, E. *Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. Harvard University Press, 1942. ISBN 978-0-674-86250-0.
- Mazel, F., Guilhaumon, F., Mouquet, N., Devictor, V., Gravel, D., Renaud, J., Cianciaruso, M. V., Loyola, R., Diniz-Filho, J. A. F., Mouillot, D., and Thuiller, W. Multifaceted diversity–area relationships reveal global hotspots of mammalian species, trait and lineage diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(8) :836–847, 2014.
- McCann, K. S. The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783) :228–233, 2000.
- McIntosh, R. P. Excerpts from the work of I. G. Ramensky. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 64(1) :7–, 1983.
- McKinney, M. L. Measuring floristic homogenization by non-native plants in north america. *Global Ecology and Biogeography*, 13(1) :47–53, 2004.
- McKinney, M. L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3) :247–260, 2006.
- Melo, A. S., Rangel, T. F. L. V. B., and Diniz-Filho, J. A. F. Environmental drivers of beta-diversity patterns in new-world birds and mammals. *Ecography*, 32(2) :226–236, 2009.
- Meybeck, M. Man and river interface : multiple impacts on water and particulates chemistry illustrated in the seine river basin. *Hydrobiologia*, 373 :1–20, 1998.
- Meynard, C. N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F., and Mouquet, N. Beyond taxonomic diversity patterns : how do alpha, beta and gamma components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across france? *Global Ecology and Biogeography*, 20(6) :893–903, 2011.
- Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and human well-being : biodiversity synthesis. Technical report, World Resources Institute, 2005.
- Mora, C. and Robertson, D. R. Causes of latitudinal gradients in species richness : a test with fishes of the tropical eastern pacific. *Ecology*, 86(7) :1771–1782, 2005.
- Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N. W., Tomasini, J.-A., and Mouillot, D. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, 117(5) :794–800, 2008.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., and Mouillot, D. Functional diversity measures : an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4) :867–876, 2010.
- Mouillot, D., Parravicini, V., Bellwood, D. R., Leprieux, F., Huang, D., Cowman, P. F., Albouy, C., Hughes, T. P., Thuiller, W., and Guilhaumon, F. Global marine protected areas do not secure the evolutionary history of tropical corals and fishes. *Nature Communications*, 7 :ncomms10359, 2016.
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C. E. T., Renaud, J., and Thuiller, W. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, 11(5) :e1001569, 2013.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J., Coutron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O. J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Munkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A. S., Rohr, R. P., Thébaud, E., and Thuiller, W. Ecophylogenetics : advances and perspectives. *Biological Reviews*, 87(4) :769–785, 2012.

- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., and Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772) :853–858, 2000.
- Nõges, P., Argillier, C., Borja, a., Garmendia, J. M., Hanganu, J., Kodeš, V., Pletterbauer, F., Sagouis, A., and Birk, S. Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters. *Science of The Total Environment*, 540 :43–52, 2016.
- Newton, R. J., Jones, S. E., Helmus, M. R., and McMahon, K. D. Phylogenetic ecology of the freshwater actinobacteria acI lineage. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(22) :7169–7176, 2007.
- Olden, J. D. and Rooney, T. P. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2) :113–120, 2006.
- Olden, J. D., Kennard, M. J., Leprieur, F., Tedesco, P. A., Winemiller, K. O., and García-Berthou, E. Conservation biogeography of freshwater fishes : recent progress and future challenges : Conservation biogeography of freshwater fishes. *Diversity and Distributions*, 16(3) :496–513, 2010.
- Olden, J. and Poff, N. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162(4) :442–460, 2003.
- Olsen, A. R., Sedransk, J., Edwards, D., Gotway, C. A., Liggett, W., Rathbun, S., Reckhow, K. H., and Yyoung, L. J. Statistical issues for monitoring ecological and natural resources in the united states. *Environmental Monitoring and Assessment*, 54(1) :1–45, 1999.
- Orians, G. H. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In *Unifying Concepts in Ecology*, pages 139–150. Springer, Dordrecht, 1975. ISBN 978-94-010-1956-9 978-94-010-1954-5.
- Paquette, A. and Messier, C. The effect of biodiversity on tree productivity : from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1) :170–180, 2011.
- Parmesan, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1) :637–669, 2006.
- Parmesan, C. and Yohe, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918) :37, 2003.
- Partap, U. and Ya, T. The human pollinators of fruit crops in Maoxian county, Sichuan, China. *Mountain Research and Development*, 32(2) :176–186, 2012.
- Pavoine, S. and Bonsall, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly : a unified approach. *Biological Reviews*, 86(4) :792–812, 2011.
- Pavoine, S., Ollier, S., and Dufour, A.-B. Is the originality of a species measurable? *Ecology Letters*, 8(6) : 579–586, 2005.
- Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., and Randin, C. F. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3) :149–158, 2008.
- Pella, H., Lejot, J., Lamouroux, N., and Snelder, T. Le réseau hydrographique théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux. *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, 18(3) :317–336, 2012.
- Pellock, S., Thompson, A., He, K., Mecklin, C., and Yang, J. Validity of Darwin’s naturalization hypothesis relates to the stages of invasion. *Community Ecology*, 14(2) :172–179, 2013.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3) :402–411, 2002.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. Functional diversity : back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6) :741–758, 2006.
- Petchey, O. L., Casey, T., Jiang, L., McPhearson, P. T., and Price, J. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos*, 99(2) :231–240, 2002.

- Peterson, E. E., Ver Hoef, J. M., Isaak, D. J., Falke, J. A., Fortin, M.-J., Jordan, C. E., McNyset, K., Monestiez, P., Ruesch, A. S., Sengupta, A., Som, N., Steel, E. A., Theobald, D. M., Torgersen, C. E., and Wenger, S. J. Modelling dendritic ecological networks in space : an integrated network perspective. *Ecology Letters*, 16(5) :707–719, 2013.
- Piano, E., De Wolf, K., Bona, F., Bonte, D., Bowler, D. E., Isaia, M., Lens, L., Merckx, T., Mertens, D., van Kerckvoorde, M., De Meester, L., and Hendrickx, F. Urbanization drives community shifts towards thermophilic and dispersive species at local and landscape scales. *Global Change Biology*, 23(7) :2554–2564, 2017.
- Pickering, A. D. *Stress and fish*. Academic Press, 1981. ISBN 978-0-12-554550-1.
- Piller, K. R. and Geheber, A. D. Black liquor and the hangover effect : fish assemblage recovery dynamics following a pulse disturbance. 5(12) :2433–2444, 2015.
- Pimm, S. L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949) :321–326, 1984.
- Pinder, A. C., Gozlan, R. E., and Britton, J. R. Dispersal of the invasive topmouth gudgeon, *pseudorasbora parva* in the UK : a vector for an emergent infectious disease. *Fisheries Management and Ecology*, 12(6) : 411–414, 2005.
- Poff, N. L., Brinson, M. M., and Day, J. W. Aquatic ecosystems and global climate change. *Pew Center on Global Climate Change, Arlington, VA*, 44, 2002.
- Poff, N. L. Regional hydrologic response to climate change : An ecological perspective. In *Global Climate Change and Freshwater Ecosystems*, pages 88–115. Springer, New York, NY, 1992. ISBN 978-1-4612-7681-4 978-1-4612-2814-1.
- Poff, N. L., Olden, J. D., Merritt, D. M., and Pepin, D. M. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(14) : 5732–5737, 2007.
- Pörtner, H. O. and Farrell, A. P. Physiology and climate change. *Science*, 322(5902) :690–692, 2008.
- Preston, F. The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29(3) :254–283, 1948.
- Rabosky, D. L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S. A., Sidlauskas, B., Chang, J., and Alfaro, M. E. Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications*, 4 :1958, 2013.
- Radinger, J., Hölker, F., Horká, P., Slavík, O., Dendoncker, N., and Wolter, C. Synergistic and antagonistic interactions of future land use and climate change on river fish assemblages. *Global Change Biology*, 22(4) :1505–1522, 2016.
- Rahel, F. J. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas : it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52(4) :696–710, 2007.
- Rao, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients : a unified approach. *Theoretical population biology*, 21 (1) :24–43, 1982.
- Redding, D. W. and Mooers, A. O. Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization. *Conservation Biology*, 20(6) :1670–1678, 2006.
- Rejmánek, M. A theory of seed plant invasiveness : The first sketch. *Biological Conservation*, 78(1) :171–181, 1996.
- Reyjol, Y., Hugueny, B., Pont, D., Bianco, P. G., Beier, U., Caiola, N., Casals, F., Cowx, I., Economou, A., Ferreira, T., Haidvogel, G., Noble, R., de Sostoa, A., Vigneron, T., and Virbickas, T. Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1) :65–75, 2007.
- Ricciardi, A. and Mottiar, M. Does darwin's naturalization hypothesis explain fish invasions? *Biological Invasions*, 8(6) :1403–1407, 2006.

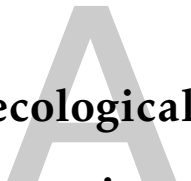
- Ricklefs, R. E. Species richness and morphological diversity of passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(36) :14482–14487, 2012.
- Ricotta, C. Through the jungle of biological diversity. *Acta biotheoretica*, 53(1) :29–38, 2005.
- Ricotta, C. and Moretti, M. CWM and rao's quadratic diversity : a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1) :181–188, 2011.
- Rodriguez-Iturbe, I., Muneerpeerakul, R., Bertuzzo, E., Levin, S. A., and Rinaldo, A. River networks as ecological corridors : A complex systems perspective for integrating hydrologic, geomorphologic, and ecologic dynamics. *Water Resources Research*, 45(1) :W01413, 2009.
- Rolls, R. J., Heino, J., and Chessman, B. C. Unravelling the joint effects of flow regime, climatic variability and dispersal mode on beta diversity of riverine communities. *Freshwater Biology*, 61(8) :1350–1364, 2016.
- Rooney, T. P. Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. *Acta Oecologica*, 34(3) :354–360, 2008.
- Rooney, T. P., Weigmann, S. M., Rogers, D. A., and Waller, D. M. Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology*, 18(3) :787–798, 2004.
- Roth, T., Plattner, M., and Amrhein, V. Plants, birds and butterflies : Short-term responses of species communities to climate warming vary by taxon and with altitude. *PLoS ONE*, 9(1) :e82490, 2014.
- Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R. D., Brito, D., Armour-Marshall, K., and Diniz-Filho, J. A. F. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 366(1577) :2536–2544, 2011.
- Safi, K., Armour-Marshall, K., Baillie, J. E. M., and Isaac, N. J. B. Global patterns of evolutionary distinct and globally endangered amphibians and mammals. *PLoS ONE*, 8(5) :e63582, 2013.
- Sagarin, R. D., Barry, J. P., Gilman, S. E., and Baxter, C. H. Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales. *Ecological Monographs*, 69(4) :465–490, 1999.
- Sagouis, A., Jabot, F., and Argillier, C. Taxonomic versus functional diversity metrics : how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? *Ecology of Freshwater Fish*, pages 1–, 2016.
- Saito, V. S., Cianciaruso, M. V., Siqueira, T., Fonseca-Gessner, A. A., and Pavoine, S. Phylogenies and traits provide distinct insights about the historical and contemporary assembly of aquatic insect communities. *Ecology and Evolution*, 6(9) :2925–2937, 2016.
- Sala, O. E., Stuart Chapin III, F., Armesto, J. J., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A. P., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Leroy Poff, N., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., and Wall, D. H. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459) :1770–1774, 2010.
- Sanders, N. J., Gotelli, N. J., Heller, N. E., and Gordon, D. M. Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(5) :2474–2477, 2003.
- Sandlund, O. T., Schei, P. J., and Viken, r. *Invasive Species and Biodiversity Management*. Springer Science & Business Media, 2001. ISBN 978-0-7923-6876-2.
- Santangeli, A. and Lehtikoinen, A. Are winter and breeding bird communities able to track rapid climate change? lessons from the high north. *Diversity and Distributions*, 23(3) :308–316, 2017.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Veslot, J., Mason, N. W. H., Lanoiselée, C., Brosse, S., Beauchard, O., and Argillier, C. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography*, 21(11) :1083–1095, 2012.
- Schwartz, M. W., Brigham, C. A., Hoeksema, J. D., Lyons, K. G., Mills, M. H., and van Mantgem, P. J. Linking biodiversity to ecosystem function : implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122(3) :297–305, 2000.

- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., et al. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8 :14435, 2017.
- Shanahan, T. Phylogenetic inertia and darwin's higher law. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42(1) :60–68, 2011.
- Shannon, C. E. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27, pages 3–55, 1948.
- Sih, A., Bell, A. M., and Kerby, J. L. Two stressors are far deadlier than one. *Trends in ecology & evolution*, 19(6) :274–276, 2004.
- Silvertown, J., Dodd, M., Gowing, D., Lawson, C., and McConway, K. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology*, 87 :S39–S49, 2006.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., and Vilà, M. Impacts of biological invasions : What's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1) :58–66, 2013.
- Simpson, E. Measurement of diversity. *Nature*, 163 :688, 1949.
- Skinner, J. A., Lewis, K. A., Bardon, K. S., Tucker, P., Catt, J. A., and Chambers, B. J. An overview of the environmental impact of agriculture in the u.k. *Journal of Environmental Management*, 50(2) :111–128, 1997.
- Slingsby, J. and Verboom, G. Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales : Evidence from the schoenoid sedges (cyperaceae : Schoeneae) of the cape floristic region, south africa. *The American Naturalist*, 168(1) :14–27, 2006.
- Southward, A. J., Hawkins, S. J., and Burrows, M. T. Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western english channel in relation to rising sea temperature. *Journal of Thermal Biology*, 20(1) :127–155, 1995.
- Southward, A. J., Langmead, O., Hardman-Mountford, N. J., Aiken, J., Boalch, G. T., Dando, P. R., Genner, M. J., Joint, I., Kendall, M. A., Halliday, N. C., Harris, R. P., Leaper, R., Mieszkowska, N., Pingree, R. D., Richardson, A. J., Sims, D. W., Smith, T., Walne, A. W., and Hawkins, S. J. Long-term oceanographic and ecological research in the western english channel. *Advances in Marine Biology*, 47 :1–105, 2004.
- Srivastava, D. and Lawton, J. Why more productive sites have more species : An experimental test of theory using tree-hole communities. *The American Naturalist*, 152(4) :510–529, 1998.
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., and McNeill, J. The anthropocene : conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369(1938) :842–867, 2011.
- Steffen, W., Crutzen, P. J., and McNeill, J. R. The anthropocene : Are humans now overwhelming the great forces of nature. *AMBIO : A Journal of the Human Environment*, 36(8) :614–621, 2007.
- Stevens, R. D., Cox, S. B., Strauss, R. E., and Willig, M. R. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient : vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends : Gradients of functional diversity. *Ecology Letters*, 6(12) :1099–1108, 2003.
- Stuart-Smith, R. D., Edgar, G. J., Barrett, N. S., Kininmonth, S. J., and Bates, A. E. Thermal biases and vulnerability to warming in the world's marine fauna. *Nature*, 2015.
- Swenson, N. G. and Enquist, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait : wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3) :451–459, 2007.
- Swenson, N. G. and Enquist, B. J. Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest : implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8) :2161–2170, 2009.
- Swenson, N. G., Enquist, B. J., Pither, J., Thompson, J., and Zimmerman, J. K. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87(10) :2418–2424, 2006.

- Tansley, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16 :284–307, 1935.
- Tayleur, C. M., Devictor, V., Gaüzère, P., Jonzén, N., Smith, H. G., and Lindström, r. Regional variation in climate change winners and losers highlights the rapid loss of cold-dwelling species. *Diversity and Distributions*, 22(4) :468–480, 2016.
- The White House. Restoring the quality of our environment. Technical report, 1965.
- Thibault, H. Dans les vergers du Sichuan, les hommes font le travail des abeilles, 2014.
- Thiery, R. G. Environmental instability and community diversity*. *Biological Reviews*, 57(4) :691–710, 1982.
- Thuiller, W., Gallien, L., Boulangeat, I., De Bello, F., Münkemüller, T., Roquet, C., and Lavergne, S. Resolving Darwin's naturalization conundrum : a quest for evidence. *Diversity and Distributions*, 16(3) : 461–475, 2010.
- Tilman, D. The ecological consequences of changes in biodiversity : A search for general principles. *Ecology*, 80(5) :1455–1474, 1999.
- Tilman, D. Biodiversity : Population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77(2) :350–363, 1996.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., and Nowak, M. A. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492) :65–66, 1994.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., and Siemann, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330) :1300–1302, 1997.
- Tilman, D., Lehman, C., and Bristow, C. Diversity–stability relationships : Statistical inevitability or ecological consequence? *The American Naturalist*, 151(3) :277–282, 1998.
- Tittensor, D. P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H. K., Ricard, D., Berghe, E. V., and Worm, B. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 466(7310) :1098, 2010.
- Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S., and Villéger, S. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the neotropics while functional vulnerability is widespread. *Scientific Reports*, 6(1), 2016.
- Troia, M. J. and Gido, K. B. Functional strategies drive community assembly of stream fishes along environmental gradients and across spatial scales. *Oecologia*, 177(2) :545–559, 2015.
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Davies, T. J., Ferrier, S., Fritz, S. A., Grenyer, R., Helmus, M. R., Jin, L. S., Mooers, A. O., Pavoine, S., Purschke, O., Redding, D. W., Rosauer, D. F., Winter, M., and Mazel, F. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology : A guide to phylogenetic metrics for ecology. *Biological Reviews*, 92(2) :698–715, 2016.
- United Nations and Department of Economic and Social Affairs. *World urbanization prospects, the 2014 revision : highlights*. 2014. ISBN 978-92-1-056809-8.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., and Cushing, C. E. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 37 :130–137, 1980.
- Venail, P. A., Alexandrou, M. A., Oakley, T. H., and Cardinale, B. J. Shared ancestry influences community stability by altering competitive interactions : Evidence from a laboratory microcosm experiment using freshwater green algae. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 280(1768) :20131548–20131548, 2013.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Nentwig, W., Olenin, S., Roques, A., Roy, D., and DAISIE partners. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? a pan-European cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(3) :135–144, 2010.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., and Mouillot, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8) :2290–2301, 2008.

- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5) :882–892, 2007.
- Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N. J., Cadotte, M. W., Livingstone, S. W., and Mouillot, D. Functional rarity : The ecology of outliers. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(5) :356–367, 2017.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., and Westbrooks, R. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84 :468–478, 1996.
- Vitousek, P. M., D'antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M., and Westbrooks, R. Introduced species : a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21(1) :1–, 1997.
- Vogt, J., Soile, P., de Jager, A., Rimavičiūtė, E., Mehl, W., Foisneau, S., Bódis, K., Dusart, J., Paracchini, M. L., Haastrup, P., and Bamps, C. *A pan-European River and Catchment Database*. Number EUR 22920 EN. 2007.
- Walters, C. J. and Green, R. Valuation of experimental management options for ecological systems. *The Journal of Wildlife Management*, 61(4) :987–1006, 1997.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., and Bairlein, F. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879) :389–395, 2002.
- Walther, G.-R., Beißner, S., Burga, C. A., and White, P. S. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, 16(5) :541–548, 2005.
- Watt, A. S. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35(1) :1–22, 1947.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., and Donoghue, M. J. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 :475–505, 2002.
- Weiher, E. and Keddy, P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion : New questions from old patterns. *Oikos*, 74(1) :159, 1995.
- Wiens, J. J. Speciation and ecology revisited : Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1) :193–197, 2004.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., and Stephens, P. R. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology : Niche conservatism, ecology, and conservation. *Ecology Letters*, 13(10) :1310–1324, 2010.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., and Losos, E. Quantifying threats to imperiled species in the united states. *BioScience*, 48(8) :607–615, 1998.
- Wilcox, B. A. In situ conservation of genetic resources : determinants of minimum area requirements. In *National Parks, Conservation and Development, Proceedings of the World Congress on National Parks*, pages 18–30. J.A. McNeely and K.R. Miller, smithsonian institution press edition, 1984.
- Wilkinson, C. *Status of coral reefs of the world : 2000*. 2000. ISBN 0-642-32209-0.
- Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didžiulis, V., Hejda, M., and others. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(51) :21721–21725, 2009.
- Yachi, S. and Loreau, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4) :1463–1468, 1999.
- Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., and Boulinier, T. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8) :446–453, 2001.

- Zobel, M. The relative of species pools in determining plant species richness : an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7) :266–269, 1997.
- Zuur, A., Ieno, E. N., and Smith, G. M. *Analyzing Ecological Data*. Springer Science & Business Media, 2007. ISBN 978-0-387-45972-1.



Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity and determinants of biogeographical patterns in European freshwater fish faunas

Soumis à Ecography

Kuczynski Lucie*, Côte Jessica*, Toussaint Aurèle, Brosse Sébastien, Buisson Laëtitia, Grenouillet Gaël

Abstract

Biodiversity encompasses multiple facets, among which taxonomic, functional and phylogenetic aspects are the most often considered. Understanding how those diversity facets are distributed and what are their determinants has become a central concern in the current context of biodiversity crisis, but such multi-faceted measures over large geographical areas are still pending. Here, we measured the congruence between the biogeographical patterns of freshwater fish morphological, ecological and phylogenetic diversity across Europe and identified the natural and anthropogenic drivers shaping those patterns. Based on freshwater fish occurrence records in 290 European river catchments, we computed richness and evenness for morphological, ecological and phylogenetic diversity using standardized effect sizes for each diversity index. We then used linear models including climatic, geo-morphological, biotic and human-related factors to determine the key drivers shaping freshwater fish biodiversity patterns across Europe. We found a weak spatial congruence between facets of diversity. Patterns of diversity were mainly driven by elevation range, climatic seasonality and species richness while other factors played a minor role. Finally, we found that non-native species introductions significantly affected diversity patterns and influenced the effects of some environmental drivers. Morphological, ecological and phylogenetic diversity constitute complementary facets of fish diversity rather than surrogates, testifying that they deserve to be considered altogether to properly assess biodiversity. Although the same environmental and anthropogenic factors overall explained those diversity facets, their relative influence varied. In the current context of global change, non-native species introductions may also lead to important reshuffling of assemblages resulting in profound changes of diversity patterns.

. * Contribution équivalente

Introduction

Biodiversity is a multifaceted concept that encompasses taxonomic, functional and phylogenetic dimensions (Gaston and Spicer 2004). While the taxonomic diversity accounts for the number of species in an assemblage (*i.e.* species richness), functional diversity represents the variety of functional traits within the assemblage whereas the phylogenetic diversity measures its evolutionary breadth. Previous studies have reported diversity patterns over continental scales for taxonomic (*e.g.* Reyjol *et al.* 2007), functional and phylogenetic facets (Schleuter *et al.* 2012, Zupan *et al.* 2014) separately. While some authors have compared several dimensions of diversity at a local scale (Devictor *et al.* 2010, Strecker *et al.* 2011, Monnet *et al.* 2014, Thuiller *et al.* 2014), few focused on the comparison of these different facets simultaneously at a large continental scale (but see Arnan *et al.* 2015).

Functional diversity encompasses a wide breadth of functional traits among which morphological and ecological traits are the most frequently considered (Ricklefs 2012, Schleuter *et al.* 2012, Ulrich *et al.* 2016). Nevertheless, the relationship between diversity measures based on morphological and on ecological traits remains unclear and seldom investigated. On the other hand, phylogenetic diversity is assumed to be a good surrogate for functional diversity (Vitousek *et al.* 1997). Under the hypothesis of phylogenetic conservatism of functional traits (Webb *et al.* 2002), species tend to retain their ancestral characteristics, and closely related species are supposed to be more functionally similar than distant ones (Losos 2008). Hence, phylogenetic diversity has been claimed to be a better proxy of functional diversity than a restricted set of functional traits (*e.g.* ecological or morphological) because it encapsulates the over-

all variability of functional traits (Gerhold *et al.* 2015). Nevertheless, such an approach is constrained by the hypothesis of phylogenetic conservatism of functional traits, and no longer applies when trait convergence along the phylogeny is observed.

Despite the abundance of studies analyzing environmental and anthropogenic effects on a single facet of biodiversity, macroecological approaches that simultaneously study the taxonomic, functional and phylogenetic facets are seldom. To our knowledge, only Safi *et al.* (2011) and Arnan *et al.* (2015) achieved take into account several diversity facets on a continental or global scale, but those approaches provided mixed conclusions. While Arnan *et al.* (2015) reported a strong spatial congruence between diversity facets for European ants, Safi *et al.* (2011) detected a mismatch between functional and phylogenetic mammal diversity across the world, once the effect of taxonomic richness was accounted for. Species richness might blur differences between diversity facets since functional and phylogenetic diversity are mechanistically correlated to the number of species. Accounting for species richness is therefore a prerequisite to compare those diversity facets.

As the taxonomic, functional and phylogenetic facets of diversity measure different aspects of biodiversity, they are likely to show distinct responses to environmental conditions. The influence of environmental drivers has been investigated separately on taxonomic (Bernard-Verdier *et al.* 2013), functional (Schleuter *et al.* 2012) and phylogenetic (Liu *et al.* 2016) diversity. For instance, Schleuter *et al.* (2012) underlined the importance of current climate (temperature and precipitation) in shaping spatial patterns of functional diversity in stream fish assemblages across Eu-

rope. In contrast, past climatic events (*e.g.* glaciations) shaped the taxonomic structure of fish assemblages, which was strongly influenced by refuge areas during the last glaciation events (Reyjol *et al.* 2007). Such refugia are currently characterized by functionally and/or phylogenetically rich assemblages (*e.g.* Schleuter *et al.* 2012). Current environmental harshness is also prone to affect functional and phylogenetic diversity by selecting functionally adapted species to harsh environments, that can (or not) belong to closely related clades. For instance, Tallents *et al.* (2005) showed that tree phylogenetic diversity declined with altitude, whereas Baessler *et al.* (2016) reported a decline of lichens functional diversity with altitude despite an altitudinal increase in taxonomic richness.

In addition to natural environmental factors, anthropogenic activities may also drive diversity patterns, considering taxonomic (Vitousek *et al.* 1997), functional (D'agata *et al.* 2014) or phylogenetic (Thuiller *et al.* 2011) facets. For instance, D'agata *et al.* (2014) found a loss of functional diversity in coral reef fish assemblages when human population density increased. Similarly, Thuiller *et al.* (2011) projected a decrease in phylogenetic diversity in response to climate change. Human-mediated introductions of non-native species are also known to modify the functional structure of assemblages by the loss of functionally unique species (Matsuzaki *et al.* 2013, 2016).

Here, we focused on freshwater fish assemblages across Europe. Europe encompasses a wide variety of environmental conditions and anthropogenic pressures that are likely to affect fish assemblages. Moreover, European fish fauna studies benefit from detailed knowledge on species distribution, richness, functional features and phylogeny (Reyjol *et al.* 2007). We split functional di-

versity into ecological and morphological features as those two kinds of traits are usually considered independently in fish studies (*e.g.* Schleuter *et al.* 2012, Buisson *et al.* 2013). Our aim was first to describe the spatial patterns of morphological, ecological and phylogenetic diversity for European freshwater fish across Europe while controlling for species richness using standardized effect sizes. We then measured the spatial congruence between these three biodiversity facets. Finally, we identified which environmental variables were the main drivers of observed patterns and how human activities, through non-native species introductions, have modified those patterns.

Material methods

Fish and data

Freshwater fish occurrence records in 290 European river catchments (24225 101960 km²) were compiled from published data on species lists at the river-catchment scale (see Appendix S1 in Supplementary Material for a full list of references). Only river catchments with at least 5 fish species were kept for analyses (39 catchments were not included, 1510 2000 km²). Measuring functional diversity for catchments with less than 5 species was indeed not possible since only 4 functional dimensions were kept (See the Diversity indices Section for more details). Our database included a total of 415 fish species from which 41 were non-natives, defined as species originating from outside Europe (*i.e.* exotic species) or native species to Europe introduced into river basins where they did not historically occur (*i.e.* translocated species).

In order to describe morphological diversity of European fish assemblages, we used 14 morphological measures available for 300 species (Tous-

saint *et al.* 2016), which accounted for 95 % of the total occurrences. From these morphological measures, we computed 14 unitless ratios linked to prey detection (*i.e.* eye size and barbel length), prey capture (*i.e.* oral gape position and maxillary length), position in the water column (*i.e.* eye position and body elongation) and swimming abilities (*i.e.* body lateral shape, pectoral fin position, pectoral fin shape, pectoral fin size, caudal peduncle throttling, caudal fin aspect ratio, fin surface ratio and relative fin surface). Body length was also included in the analyses as a synthetic trait encapsulating most of fish functions (Blanchet *et al.* 2010). The measure of body length used was the maximal body length of the species recorded from Fishbase (Froese and Pauly 2017) and was checked for all species and errors were corrected using literature on the species. All these ratios have been detailed in Villéger *et al.* (2010).

To estimate ecological diversity, we used 14 qualitative ecological traits (Appendix S2 in Supplementary Material) linked to feeding diet (*i.e.* feeding habitat and feeding diet), habitat use (*i.e.* rheophily, reproduction habitat, migration, salinity preference and position in the water column) and life-history strategies (*i.e.* fecundity, spawning time, egg diameter, life span, age of first female maturity, parental care, incubation period). Those traits were collected from the literature for all the species.

Finally, we used the time-calibrated phylogeny for fishes published by Rabosky *et al.* (2013) to describe phylogenetic diversity on 288 species accounting for 92 % of the total occurrences.

We maximized the number of species for each facet by using all the species for which data were available for a given facet.

River catchment descriptors

Each river catchment was described in terms of climatic, geo-morphological and anthropogenic features. Five climatic variables were extracted from the WorldClim database (Hijmans *et al.* 2005) : mean annual air temperature (TEMP), total annual precipitation (PREC), seasonality of air temperature (TSEAS), seasonality of precipitation (PSEAS) and the percent of surface covered by ice during the last glacial maximum (LGM). Contemporary climatic conditions were averaged from 1960 to 1990. The area of river catchment (AREA) was extracted from CCM2 database (Vogt *et al.* 2007) and elevation range (ELE) from HYDRO1k database available from the U.S. Geological Survey (<https://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>). Anthropogenic features were available for the year 2000 and were described using variables extracted from the Global Land Cover Network (GLCN) database (artificial areas, cultural areas, forest and shrub - herb areas) and the population density extracted from the HYDE 3.0 database (Klein Goldewijk *et al.* 2011). We then performed a Principal Component Analysis (PCA) on these anthropogenic variables and kept the first axis (accounting for 38.4 % of the total variability and strongly positively correlated to population density, artificial and cultural areas) to obtain a synthetic variable (HUM) describing the intensity of human activities. Finally, we quantified the proportion of non-native species (*i.e.* exotic and translocated species; NNS) for each European river catchment using Kottelat and Freyhof (2007). Proportions rather than occurrences were used to be comparable between river catchment.

Diversity indices

In order to quantify diversity while considering its facets (*i.e.* morphological, ecological and phylogenetic) and components (*i.e.* richness and evenness), we used different indices. Evenness has been proposed to complement richness in the taxonomic, functional and phylogenetic approaches (Villéger *et al.* 2008). For morphological and ecological richness measures, we used the diversity indices proposed by Villéger *et al.* (2008). Morphological and ecological richness (MRic and ERic, respectively) were the volume occupied by co-occurring species in a morphological and ecological space, respectively (ranging from 0 to 1, 1 meaning that the maximal volume in the space is occupied). The morphological and ecological evenness (MEve and EEve, respectively) measured how patchy the species were distributed within the morphological and ecological space, respectively (ranging from 0 to 1, 1 meaning an even distribution of species within the space). We computed those indices by calculating a Gower distance matrix between species based on morphological and ecological traits, separately. The distances between species were projected on 4 axes using a Principal Coordinates Analysis (accounting for 86 % and 94 % of the total variance of morphological and ecological traits, respectively; Maire *et al.* 2015). Regarding phylogenetic diversity, we estimated phylogenetic richness (PRic) and evenness (PEve) using Faith's PD (Faith 1992) and Villéger's FEve (Villéger *et al.* 2008).

In order to assess the impact of non-native species on the observed patterns, we computed each index by considering first all fish species co-occurring in the contemporary assemblages (*i.e.* entire assemblages) and historical assemblages (*i.e.* based on native species only). As there were very

few recorded fish extirpations in the considered catchments (Villéger *et al.* 2011), considering only native species was a surrogate for historical assemblages before non-native species introductions.

Null models and Standardized Effect Sizes

Since ecological, morphological and phylogenetic diversity indices (richness and evenness) are known to be strongly influenced by species richness (Gotelli and Graves 1996), we used randomizations of species traits and phylogeny to control for this effect. We kept the same number of species per catchment and the same number of occurrence per species in the entire dataset while randomizing species identity. For analyses based on native assemblages, we considered only the combinations of traits as well as the species observed in the native species pool. We performed 999 randomizations and then obtained 999 null values of the six indices of diversity per assemblage. Then, we measured the standardized effect size (SES) as $\frac{(obs - mean_{rand})}{sd_{rand}}$, *obs* being the observed MPD and *rand* being the 999 null values of the index. A positive value of SES indicates a higher value of the index than expected by chance given the number of species while a negative SES indicates a lower value (Gotelli and Graves 1996).

In order to quantify the impact of non-native species on the observed patterns, we computed the ΔSES as the difference between the SES based on contemporary assemblages and the SES based on historical assemblages. Positive values indicate that non-native species increase the SES value while negative values mean that non-natives decrease the SES value.

Statistical analyses

We compared historical and contemporary SES using paired Student's t-test. Then, in order

to better understand relationships between the different diversity facets, we quantified the phylogenetic signal (*i.e.* closely related species are more ecologically/morphologically similar than distant ones; Losos 2008) in ecological and morphological traits using Moran's I (Keck *et al.* 2016). Then, to determine the spatial congruence for each component of diversity (*i.e.* richness and evenness), we measured the relation between all pairwise combinations of facets (*i.e.* ecological and morphological, ecological and phylogenetic, phylogenetic and morphological).

To identify the potential drivers of the observed spatial patterns, we performed linear models with each index separately as the response variable, and river catchment descriptors as explanatory variables. All predictors were transformed to z-scores to standardize slope coefficients to compare the relative strength of the predictors. We found no evidence for multicollinearity between the explanatory variables (variance inflation factors all lower than 10; Zuur *et al.* 2007) and checked for spatial autocorrelation using Moran's I (Fan and Myint 2014). We chose the structure of spatial autocorrelation by fitting semi-variograms and took spatial autocorrelation into account in all the models performed on the historical and contemporary assemblages separately.

All analyses were performed with R software version 3.2.1 (R Core Team 2017). Morphological and ecological indices as well as phylogenetic evenness were computed using the function `multidimFD` available online at <http://villegier.sebastien.free.fr/Rscripts.html>. Phylogenetic richness was computed with `picante` package. Linear models were performed with `nlme` package and the autocorrelation structure was assessed with `gstat` package.

Results

Patterns of European fish diversity

Richness The SES values of ERic computed on historical assemblages were on average (SD) 0.83 ± 1.34 . These values showed a south-north gradient with negative values at the southern part of Europe and higher positive values mainly observed at the northern part of Europe (Fig. A.1a). A distinct spatial pattern was revealed by the SES of MRic computed on historical assemblages (0.31 ± 1.23), with negative values in northwestern Europe and positive values in southeastern Europe (Fig. A.1a). This spatial gradient was quite similar to the one observed for PRic (0.74 ± 0.89 ; Fig. A.1a).

Based on Δ SES, non-native species led to a decrease of SES values for MRic (mean Δ SES = -0.38 ± 0.51 SD) and ERic (-0.11 ± 0.70) and for 85 % and 56 % of catchments, respectively. These decreases were mainly observed in catchments showing strong positive SES values when considering historical assemblages (Fig. A.1a). This was particularly true for large catchments such as Danube, Dniepr or Volga (Fig. A.1a). For PRic, an opposite pattern was observed with an increase of SES values for 61 % of the catchments (mean Δ SES = 0.10 ± 0.50 SD; Fig. A.1a).

Evenness The SES values of MEve computed on historical assemblages were mostly negative (-0.52 ± 1.05) especially in the eastern part of Europe, with a tendency from negative to null values from southeastern to northeastern Europe (Fig. A.1b). This observed pattern in MEve was opposite to MRic (Fig. A.1). In contrast, the SES values of EEve and PEve calculated on historical assemblages were mainly positive (0.25 ± 0.84 and 0.52 ± 0.95 , respectively) except for some river catchments in northern and southern Eu-

rope which presented negative values (Fig. A.1b). Concerning PEve, the highest values were observed in two large river catchments (*i.e.* Danube and Volga; Fig. A.1b).

Overall, differences between historical and contemporary SES were significant for all indices except EEve and PEve (all $p < 0.05$ except for EEve : $p = 0.52$ and PEve : $p = 0.12$). Non-native species resulted in an increase, albeit weak on average, in SES of evenness for all the three diversity facets (0.21 ± 0.53 , 0.03 ± 0.85 and 0.09 ± 0.93 for MEve, EEve and PEve, respectively; Fig. A.1b). MEve increased in 62 % of the studied catchments, while EEve and PEve increased in 53 % and 51 % of catchments, respectively.

Congruence between facets

Morphological and ecological traits were significantly phylogenetically conserved (Moran's $I = 0.29$ and 0.39 , respectively, $p < .001$).

For historical fish assemblages, we found significant and positive linear relationships between the SES values of MRic and PRic ($R^2 = 0.11$, $p < .001$, Fig. A.2a), between the MRic and ERic ($R^2 = 0.05$, $p < .001$, Fig. A.2a) and between EEve and PEve ($R^2 = 0.02$, $p = .02$, Fig. A.2b). All the other pairwise indices were not significantly correlated.

For contemporary assemblages, a negative relationship was detected between the SES values computed on MRic and ERic ($R^2 = 0.08$, $p < .001$; Fig. A.2a) whereas positive relationships were observed between the SES values of MRic and PRic ($R^2 = 0.07$, $p < .001$; Fig. A.2a) and the SES values of EEve and PEve ($R^2 = 0.03$, $p < .001$; Fig. A.2b).

Determinants of historical and contemporary assemblages

The effects of environmental drivers primarily varied according to the diversity facets and the considered index, with a major role of geomorphological and climatic variables. Overall, the models presented a better goodness-of-fit for richness indices (adjusted R^2 ranging from 0.56 to 0.63) than for evenness indices (adjusted R^2 ranging from 0.21 to 0.42; table A.1).

For historical assemblages, MRic was only positively impacted by species richness and the seasonality of rainfall and negatively by catchment area. ERic was negatively influenced by elevation range, average and seasonality of temperature but positively by the percentage of ice cover. PRic increased with elevation range, species richness, seasonality of rainfall and catchment area but decreased with temperature seasonality. MEve was negatively influenced by elevation range as well as seasonality and total annual precipitation. EEve was not significantly impacted by any of the studied determinants. Finally, PEve increased with species richness and the percentage of ice cover but decreased with the seasonality of temperature.

Results were different for contemporary assemblages (table A.1). The goodness-of-fit of models was similar to what was previously found for richness indices (adjusted R^2 ranging from 0.54 to 0.69) but better for evenness indices (adjusted R^2 ranging from 0.44 to 0.54). Overall, compared to historical assemblages, some effects appeared and other ones were not detected anymore. The variability in drivers between historical and contemporary assemblages was especially remarkable for catchment area and percentage of ice cover. No effect of human use was detected on any of the diversity indices while non-native species were found

to influence negatively MRic and positively ERic. The effect of taxonomic species richness was higher than for historical assemblages, with a significant positive influence on most indices except for MEve.

Discussion

Spatial patterns of freshwater fish diversity in Europe varied depending on the facets (*i.e.* morphological, ecological or phylogenetic) and components (*i.e.* richness or evenness). Our results suggest that climatic conditions, especially the seasonality of temperature and precipitation, were the primary factors driving the observed patterns while the catchment geo-morphological characteristics played a secondary role. Moreover, we found that non-native species blurred the influence of both geo-morphological factors and species richness on diversity indices, therefore paralleling current knowledge on the role of non-native species on contemporary European fish biogeography (Leprieur *et al.* 2008), and extending it to functional and phylogenetic facets.

Spatial patterns of diversity

Two main spatial gradients of fish diversity were identified. First, a south-east north-west gradient was detected for morphological and phylogenetic richness as well as morphological evenness. Second, a south-north gradient was observed for ecological richness and in a lesser extent for ecological evenness highlighting harsher conditions for fish assemblages in the Mediterranean region than in Northern Europe. The Ponto-Caspian region appears as a major region in spatial patterns of diversity likely due to the fact that it was a well-known refuge during the Pleistocene glacia-

tion with a high diversity level (Reyjol *et al.* 2007). In the present study, we showed that this region is not only rich in terms of species number but also in terms of morphological and phylogenetic diversity. On the other hand, the northern, central and western parts of Europe (as defined by Reyjol *et al.* 2007) were often opposite to the Ponto-Caspian region in terms of diversity. These results suggest that the fish assemblages present in these different zones are likely shaped by different historical and biogeographical conditions (Devictor *et al.* 2010).

The contemporary state of European fish diversity differs markedly from the historical one, since non-native species introductions resulted in important modifications of the spatial patterns of fish diversity. Our results showed a global decrease in richness indices, especially in large basins. The effect was less clear for evenness indices : introductions of non-native species could lead to a decrease or an increase in evenness depending on the considered facet and basins. Non-native species are currently considered as one of the most important threat to diversity (Vitousek *et al.* 1997, Gurevitch and Padilla 2004), especially regarding freshwater fish (Leprieur *et al.* 2008). Our results suggest that the effect of non-native species varies across space and depends on the facets and components of diversity. We found that non-native species could drastically modify richness-independent measures of diversity in freshwater systems confirming results of previous studies conducted at such a large scale (Fritts and Rodda 1998). Non-native species might occupy empty spaces in functional space leading to more morphological and ecological redundancy between species.

Congruence between facets

Here, we found weak congruence between spatial patterns in the different facets studied. Si-

milarly, Devictor *et al.* (2010) reported that only some regions differed in terms of functional and phylogenetic diversity for French bird communities. Nevertheless, for other geographical areas, the two facets were congruent (Safi *et al.* 2011, Arnan *et al.* 2015). We found stronger congruence between morphological and phylogenetic diversity than between ecological and phylogenetic diversity, likely due to a stronger phylogenetic signal in morphological than in ecological traits. Surprisingly, we found very weak relation between ecological and morphological diversity. While several studies used morphological traits as proxies for ecological traits (Ricklefs 2012, Schleuter *et al.* 2012, Ulrich *et al.* 2016), its ecological meaning remains vague, and a given morphological trait can have multiple meanings (Wainwright 2007). For instance, dorsal eyed fish can either be benthic species feeding on the bottom, or surface species feeding on terrestrial insects falling on the surface (Villéger *et al.* 2017). In addition, the morphological and ecological traits usually measured on fish represent distinct functions. Morphological traits that are often derived from fish external morphology provide information on feeding and dispersion (*e.g.* Gatz 1979, Webb 1984) while ecological traits classically used are rather linked to life history strategy. This could explain the absence of congruence detected between spatial patterns of fish morphological and ecological diversity, which encompassed mainly life history strategy diversity in the current study. In addition, since morphological and ecological facets describe distinct functions, while the phylogenetic facet accounts for a more general view of evolutionary-grounded functional diversity, these facets should not be considered as surrogates, but as complementary diversity metrics. They therefore need to be considered simultaneously, in order to get a more comprehensive

view of biodiversity.

Drivers of freshwater fish diversity patterns in Europe

In the present study, we identified several key drivers of spatial patterns of diversity, among which temperature and precipitation seasonality were the most influencing factors. Although patterns differed according to the considered facets and indices of diversity, we found an overall consistency between the main factors shaping the different facets. While the impact of climate is generally assessed using mean temperature, we highlighted that this variable was not necessarily a good predictor of freshwater fish diversity compared to temperature and precipitation seasonality. There is a growing amount of evidence that temporal climatic variability might be a strong predictor of species diversity (*e.g.* Adler *et al.* 2006, Letten *et al.* 2013). High seasonality is expected to promote species diversity by temporally partitioning available niches allowing competition stabilization (White *et al.* 2010). In contrast to this expectation, our results showed that high temperature seasonality led to low phylogenetic and ecological traits diversity, suggesting that climatic variability may act as a strong environmental filter regarding phylogenetic and ecological trait diversity.

In addition to climate, it is known that geomorphological factors are key drivers of diversity distribution across space for several taxa of vertebrates (Meynard *et al.* 2011, Sagouis *et al.* 2016). Here, we found that elevation range was a more important driver of the three considered facets than catchment area that has been previously reported as a major driver (Karadimou *et al.* 2016). Elevation range seems to be a more integrative surrogate for the overall diversity of environmental conditions over the river catchment than the area

of the catchment. Moreover, since previous studies using area as a predictor of diversity in insular systems usually did not compute indices independent from species richness (Karadimou *et al.* 2016), the diversity-area relationship they observed might be due to the well-known species-area relationship.

Although current climatic conditions play a major role in structuring communities, historical factors are known to strongly shape community structure as well (Ordóñez and Svenning 2015). Here, we detected a positive effect of the percentage of ice cover during the Last Glacial Maximum on ecological richness as well as ecological and phylogenetic evenness, suggesting a fingerprint of historical environmental conditions on diversity structure. Although an influence of historical conditions on diversity patterns has been found, we found that contemporary climatic conditions were better predictors of the spatial patterns in freshwater fish diversity in Europe, based on the estimates of the models. Our results suggest a higher ecological richness and phylogenetic evenness in areas which were highly covered by ice during the Last Glacial Maximum. This implies that, after the last glaciation period, these areas were recolonized by species with various ecological strategies that were evenly distributed along the phylogeny. In contrast, areas without ice coverage during the last glaciation constituted refugia occupied by functionally redundant species, suggesting a likely selection of species occupying similar ecological niches and able to cope with some particular environmental conditions.

Although we used standardized effect sizes to account for the effect of species richness on diversity indices, we found that species richness had a positive influence on several facets and indices of diversity for both historical and contemporary fish assemblages. Taxonomically rich catchments

were morphologically, ecologically and phylogenetically richer than expected given the number of species, especially for contemporary assemblages. The catchments with the highest species richness were also the largest ones (*e.g.* Danube, Volga). Large catchments might contain a large amount of different habitats leading thus to a larger number of ecological niches available for species, likely colonized by non-native species. On the other hand, we found that the influence of species richness on ecological diversity indices was stronger when non-native species were accounted for. In the current study, we highlighted that non-native species introductions can modify the relationship between species richness and diversity. Our results also showed that the distribution of species in phylogenetic and ecological spaces was more even in catchments with high species richness. A linear positive relationship between species richness and morphological evenness has also been observed in lake fish communities (Mason *et al.* 2008). This suggests that catchments with low species number contain aggregates of functionally and phylogenetically close species, potentially due to strong environmental filtering. In contrast, catchments with high species richness were larger catchments with higher local habitat diversity and for which less environmental filtering is expected (Mason *et al.* 2008). Indeed, a higher habitat diversity would imply a larger range of functional strategies allowing species to specialize in differentiated niches evenly distributed in the functional space.

Finally, we found no or weak effect of human-related variables on freshwater fish diversity patterns in Europe. This result contrasts with previous studies in which intensity of human activities and urbanization were found as major drivers of diversity (Aronson *et al.* 2014). However, at the broad scale of catchments, it is likely that

the effect of local stressors (*e.g.* pollution, urbanization, fragmentation) might not be detectable since intensity of human activities is not homogeneously distributed within catchment. This can result in the presence of areas less impacted that might prevent species extirpations at the catchment scale.

The introduction of non-native species can modify relations between facets of diversity and environmental factors. While contemporary assemblages were mainly structured by climatic factors, historical assemblages were additionally shaped by geo-morphological features of river catchments. This difference in drivers was likely due to the fact that non-native species dispersal is often conducted by humans (directly or indirectly) and because those species are opportunistic and tolerant towards a large range of environmental features. It thus appears essential to study both contemporary and historical assemblages in order to deepen our understanding of biotic responses to environmental changes, especially in the ongoing context of global change. Overall, the most striking effect of non-native species was to blur the influence of some environmental conditions on spatial patterns of fish diversity, except for the most important drivers such as temperature seasonality and elevation range for which the effect on diversity indices was similar for historical and contemporary assemblages. Leprieur *et al.* (2008) previously reported that non-native species introductions were not randomly distributed across

space neither distributed according to environmental gradients but were facilitated by and thus related to human activities, independently of abiotic conditions they experienced.

Conclusion

Our study highlighted the mismatch between two functional facets, namely ecological and morphological diversity, for which phylogenetic diversity is not an appropriate surrogate in spite of what is frequently thought. This suggests that the choice of functional traits should be explored further to present a more realistic and accurate view of functional diversity. One trait can indeed be implied in diverse ecological functions suggesting that the term 'functional diversity' in animal studies and especially fish and birds might be not appropriate. While functional diversity is linked to ecosystem services (Cadotte *et al.* 2011), phylogenetic diversity ensures adaptive potential of communities facing global changes (Rolland *et al.* 2012). Finally, our study shows that the introductions of non-native species can deeply affect the known gradients of diversity and their determinants. Non-native species are considered to have a major fingerprint on communities but how they impact the influence of main gradients on diversity has been rarely investigated and should be taken into consideration especially when predictions are made about the future of biodiversity.

Acknowledgements

EDB lab was supported by 'Investissement d'Avenir' grants (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025; TULIP, ref. ANR-10-LABX-41). JC was supported by ONEMA.

References

- Adler, P. B. *et al.* 2006. Climate variability has a stabilizing effect on the coexistence of prairie grasses. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103 : 12793–12798.
- Arnan, X. *et al.* 2015. Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. - *PeerJ* 3 : e1241.
- Aronson, M. F. J. *et al.* 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. - *Proc R Soc B* 281 : 20133330.
- Baessler, C. *et al.* 2016. Contrasting patterns of lichen functional diversity and species richness across an elevation gradient. - *Ecography* 39 : 689–698.
- Bernard-Verdier, M. *et al.* 2013. Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland (F de Bello, Ed.). - *J. Veg. Sci.* 24 : 877–889.
- Blanchet, S. *et al.* 2010. Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size : implications for Bergmann's rule. - *Ecol. Lett.* 13 : 421–431.
- Buisson, L. *et al.* 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. - *Glob. Change Biol.* 19 : 387–400.
- Cadotte, M. W. *et al.* 2011. Beyond species : functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. - *J. Appl. Ecol.* 48 : 1079–1087.
- D'agata, S. *et al.* 2014. Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. - *Curr. Biol.* 24 : 555–560.
- Devictor, V. *et al.* 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity : the need for integrative conservation strategies in a changing world. - *Ecol. Lett.* 13 : 1030–1040.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. - *Biol. Conserv.* 61 : 1–10.
- Fan, C. and Myint, S. 2014. A comparison of spatial autocorrelation indices and landscape metrics in measuring urban landscape fragmentation. - *Landsc. Urban Plan.* 121 : 117–128.
- Fritts, T. H. and Rodda, G. H. 1998. The Role of Introduced Species in the Degradation of Island Ecosystems : A Case History of Guam. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29 : 113–140.
- Froese, R. and Pauly, D. 2017. FishBase. World Wide Web electronic publication version (02/2017). in press.
- Gaston, K. J. and Spicer, J. I. 2004. Biodiversity : an introduction. - Blackwell Pub.
- Gatz, A. J. 1979. Community Organization in Fishes as Indicated by Morphological Features. - *Ecology* 60 : 711–718.
- Gerhold, P. *et al.* 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). - *Funct. Ecol.* 29 : 600–614.
- Gotelli, N. J. and Graves, G. R. 1996. Null models in ecology. - Smithsonian Institution Press.
- Gurevitch, J. and Padilla, D. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? - *Trends Ecol. Evol.* 19 : 470–474.
- Hejda, M. *et al.* 2009. Impact of Invasive Plants on the Species Richness, Diversity and Composition of Invaded Communities. - *J. Ecol.* 97 : 393–403.
- Hijmans, R. J. *et al.* 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. - *Int. J. Climatol.* 25 : 1965–1978.
- Karadimou, E. K. *et al.* 2016. Functional diversity exhibits a diverse relationship with area, even a decreasing one. - *Sci. Rep.* 6 : 35420.
- Keck, F. *et al.* 2016. phylosignal : an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. - *Ecol. Evol.* 6 : 2774–2780.
- Klein Goldewijk, K. *et al.* 2011. The HYDE 3.1 spatially explicit database of human-induced global land-use change over the past 12,000 years : HYDE 3.1 Holocene land use. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20 : 73–86.
- Kottelat, M. and Freyhof, J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. - Publications Kottelat.
- Leprieur, F. *et al.* 2008. Fish invasions in the world's river systems : when natural processes are blurred by human activities. - *PLoS Biol.* 6 : e28.
- Letten, A. D. *et al.* 2013. The importance of temporal climate variability for spatial patterns in plant diversity. - *Ecography* 36 : 1341–1349.

- Liu, J. *et al.* 2016. Disentangling the drivers of taxonomic and phylogenetic beta diversities in disturbed and undisturbed subtropical forests. - *Sci. Rep.* 6 : 35926.
- Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. - *Ecol. Lett.* 11 : 995–1003.
- Maire, E. *et al.* 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24 : 728–740.
- Mason, N. W. H. *et al.* 2008. Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. - *J. Anim. Ecol.* 77 : 285–296.
- Matsuzaki, S. S. *et al.* 2013. Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22 : 1071–1082.
- Matsuzaki, S. S. *et al.* 2016. Invasion of exotic piscivores causes losses of functional diversity and functionally unique species in Japanese lakes. - *Freshw. Biol.* 61 : 1128–1142.
- Meynard, C. N. *et al.* 2011. Beyond taxonomic diversity patterns : how do?, ? and ? components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20 : 893–903.
- Monnet, A.-C. *et al.* 2014. Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23 : 780–788.
- Ordóñez, A. and Svenning, J.-C. 2015. Geographic patterns in functional diversity deficits are linked to glacial-interglacial climate stability and accessibility. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24 : 826–837.
- R Core Team 2017. R : A Language and Environment for Statistical Computing. - R Foundation for Statistical Computing.
- Rabosky, D. L. *et al.* 2013. Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. - *Nat. Commun.* 4 : 1958.
- Reyjol, Y. *et al.* 2007. Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16 : 65–75.
- Ricklefs, R. E. 2012. Species richness and morphological diversity of passerine birds. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109 : 14482–14487.
- Rolland, J. *et al.* 2012. Using phylogenies in conservation : new perspectives. - *Biol. Lett.* 8 : 692–694.
- Safi, K. *et al.* 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. - *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 366 : 2536–2544.
- Sagouis, A. *et al.* 2016. Taxonomic versus functional diversity metrics : how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? - *Ecol. Freshw. Fish* : 1–15.
- Schleuter, D. *et al.* 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21 : 1083–1095.
- Strecker, A. L. *et al.* 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. - *Ecol. Appl.* 21 : 3002–3013.
- Tallents, L. A. *et al.* 2005. Phylogenetic diversity of forest trees in the Usambara mountains of Tanzania : correlations with altitude. - *Bot. J. Linn. Soc.* 149 : 217–228.
- Thuiller, W. *et al.* 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. - *Nature* 470 : 531–534.
- Thuiller, W. *et al.* 2014. Are different facets of plant diversity well protected against climate and land cover changes? A test study in the French Alps. - *Ecography* 37 : 1254–1266.
- Toussaint, A. *et al.* 2016. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. - *Sci. Rep.* 6 : 22125.
- Ulrich, W. *et al.* 2016. Contrasting patterns of species richness and functional diversity in bird communities of East African cloud forest fragments. - *PLoS ONE* 11 : e0163338.
- Villéger, S. *et al.* 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. - *Ecology* 89 : 2290–2301.
- Villéger, S. *et al.* 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. - *Ecol. Appl.* 20 : 1512–1522.
- Villéger, S. *et al.* 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108 : 18003–18008.
- Villéger, S. *et al.* 2017. On the risks of using dendrograms to measure functional diversity and multidimensional spaces to measure phylogenetic diversity : a comment on Sobral *et al.* (2016) (M Vila, Ed.). - *Ecol. Lett.* 20 : 554–557.

- Vitousek, P. M. *et al.* 1997. Introduced species : a significant component of human-caused global change. - N. Z. J. Ecol. 21 : 1–16.
- Vogt, J. *et al.* 2007. A pan-European River and Catchment Database. : 120 pp.
- Wainwright, P. C. 2007. Functional versus morphological diversity in macroevolution. - Annu Rev Ecol Evol Syst 38 : 381–401.
- Webb, P. 1984. Form and function in fish swimming. - Sci. Am. 251 : 72–82.
- Webb, C. O. *et al.* 2002. Phylogenies and Community Ecology. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 33 : 475–505.
- White, E. P. *et al.* 2010. Integrating spatial and temporal approaches to understanding species richness. - Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365 : 3633–3643.
- Zupan, L. *et al.* 2014. Spatial mismatch of phylogenetic diversity across three vertebrate groups and protected areas in Europe (R Loyola, Ed.). - Divers. Distrib. 20 : 674–685.
- Zuur, A. *et al.* 2007. Analyzing Ecological Data. - Springer Science Business Media.

Figures

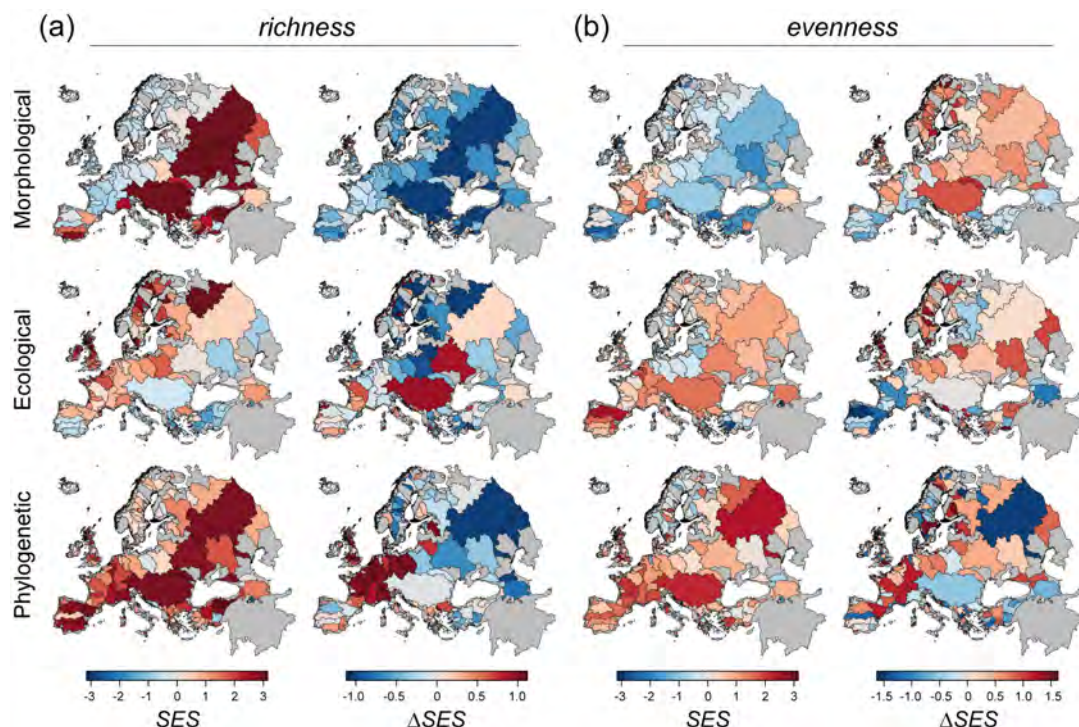


FIGURE A.1 – Spatial patterns of standardized effect sizes for (a) richness and (b) evenness in ecological, morphological and phylogenetic diversity based on historical assemblages (SES) and differences between SES based on historical and contemporary assemblages (Δ SES). Grey regions are European areas without fish information.

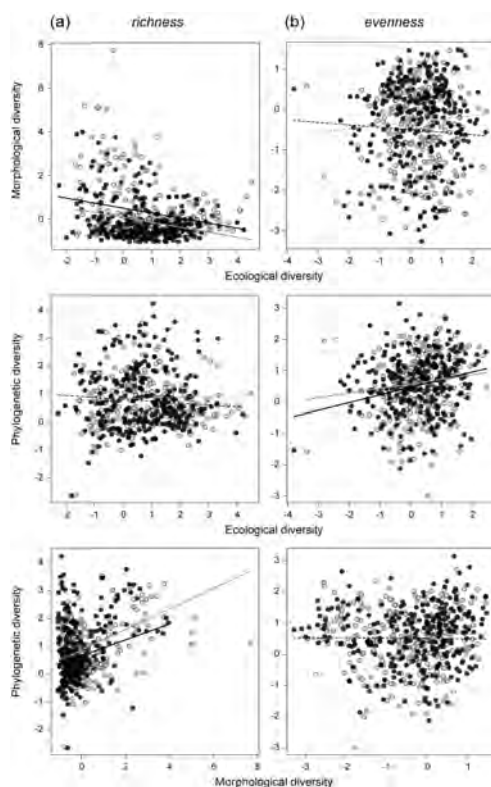


FIGURE A.2 – Relationships between the different facets of (a) richness and (b) evenness in morphological, ecological and phylogenetic diversity (n = 290). Grey and black points correspond to standardized effect sizes (SES) based on historical and contemporary fish assemblages, respectively. Solid lines of best fit from linear models indicate significant ($p < .05$) relationships while dashed lines are non-significant relations.

Tables

Assemblage	Diversity indices (SES)	Adjusted R ²	log(AREA)	TEMP	TSEAS	LGM	PREC	PSEAS	log(ELE)	HUM	NNS	SR
Historical	MRic	0.56	-0.30	0.03	0.10	0.02	-0.03	0.21	0.07	-	-	0.38
	ERic	0.63	-0.19	-0.47	-0.31	0.24	-0.02	-0.04	-0.42	-	-	0.18
	PRic	0.59	0.13	0.16	-0.26	0.11	-0.05	0.20	0.23	-	-	0.49
	MEve	0.42	0.07	-0.01	-0.08	-0.09	-0.17	-0.31	-0.19	-	-	0.05
	EEve	0.21	0.11	0.02	-0.15	0.07	-0.04	0.07	0.09	-	-	0.08
	PEve	0.38	0.24	0.17	-0.26	0.23	0.04	0.01	0.10	-	-	0.20
Contemporary	MRic	0.54	-0.05	0.12	0.01	0.04	<0.01	-0.09	0.09	-0.01	-0.17	0.11
	ERic	0.69	-0.21	-0.64	-0.47	0.03	0.05	-0.11	-0.32	-0.08	0.17	0.20
	PRic	0.64	-0.09	0.16	-0.38	0.15	-0.11	0.13	0.20	-0.10	0.02	0.17
	MEve	0.54	-0.14	-0.37	-0.12	-0.03	-0.11	-0.23	-0.31	0.02	0.11	0.09
	EEve	0.50	-0.22	-0.15	-0.11	0.30	-0.03	-0.03	0.09	-0.13	-0.01	0.80
	PEve	0.44	-0.04	0.01	-0.25	<0.01	-0.02	0.05	0.01	-0.10	-0.07	0.46

TABLEAU A.1 – Results of linear models relating standardized effect sizes (SES) of diversity indices (MRic, ERic and PRic : morphological, ecological and phylogenetic richness, respectively; MEve, EEve and PEve : morphological, ecological and phylogenetic evenness, respectively) computed on historical and contemporary fish assemblages to catchment descriptors (log-transformed when the distribution was not Gaussian). Given values are slope regression coefficients (in bold when significant at $p < .05$). AREA : area of river catchment, TEMP : mean annual temperature, TSEAS : seasonality of temperature, LGM : percent of surface covered by ice during the last glacial maximum, PREC : total annual precipitation, PSEAS : seasonality of precipitation, ELE : elevation range, HUM : human use, NNS : percentage of non-native species, SR : total fish species richness. HUM and NNS, considered as recent effects, have not been tested on historical assemblages.

Appendix : Data sources

<i>Basin name</i>	<i>Source</i>	<i>Reference</i>
<i>Aa</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Acheloos</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166.
<i>Acisu</i>	<i>paper</i>	Küçük F.R. & İkiz R. 2004. Antalya Körfezi'ne Dökülen Akarsuların Balık Faunası. <i>Su Ürünleri Dergisi</i> , 21: 287-294.
<i>Adige</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Verona - http://portale.provincia.vr.it/uffici/uffici/6/611/documenti/pesca-e-gestione-delle-acque/carta-ittica-della-provincia-di-verona-2/view
<i>Adige</i>	<i>book</i>	Kottelat M. and J. Freyhof 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyof, Berlin, Germany.
<i>Adour</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Adour</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Agly</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Agri</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Basilicata - http://www.regione.basilicata.it/giunta/site/giunta/departement.jsp?dep=100050&area=2979387&otype=1056&id=237285
<i>Aksu</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balık S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Düzini No:16. 532p.
<i>Aksu</i>	<i>paper</i>	Küçük F.R. & İkiz R. 2004. Antalya Körfezi'ne Dökülen Akarsuların Balık Faunası. <i>Su Ürünleri Dergisi</i> , 21: 287-294.
<i>Alara</i>	<i>paper</i>	Küçük F.R. & İkiz R. 2004. Antalya Körfezi'ne Dökülen Akarsuların Balık Faunası. <i>Su Ürünleri Dergisi</i> , 21: 287-294.
<i>Albegna</i>	<i>paper</i>	Bianco P.G., Ketmaier V., 2001. Anthropogenic changes in the freshwater fish fauna of Italy, with reference to the central region and <i>Barbus graellsii</i> , a newly established alien species of Iberian origin. <i>Journal of Fish Biology</i> 59:190–208.
<i>Alfios</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Aliakmon</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature, Special Publication, Athens.
<i>Aliakmon</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Angermanalven</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Annan</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Arachthos</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Arade</i>	<i>paper</i>	Pires A.M., Da Costa L.M., Alves M.J. & Coelho M.M. 2004. Fish assemblage structure across the Arade basin (Southern Portugal). <i>Cybium</i> , 28 : 357-365.
<i>Arade</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Argens</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Argens</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Arno</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Firenze (2012) - http://www.provincia.fi.it/agricoltura-caccia-pesca/pesca/
<i>Arques</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Asinaro</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Siracusa - www.provincia.siracusa.it/public/45_cartaittica.docx
<i>Atran</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Aude</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Aude</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Aulne</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Aulne</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Authie</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Ave</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Avon</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Avon.Moors</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Awe</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Axios</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature, Special Publication, Athens.

<i>Axios</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Bann</i>	<i>book</i>	Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
<i>Bann</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Bann</i>	<i>paper</i>	Rosell R., Harrod C., Griffiths D. & McCarthy T.K. 2004. Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy, 104B: 67-72.
<i>Barrow</i>	<i>book</i>	Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
<i>Basento</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Basilicata - http://www.regione.basilicata.it/giunta/site/giunta/departement.jsp?dep=100050&area=2979387&otype=1056&id=237285
<i>Beaully</i>	<i>book</i>	Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
<i>Beaully</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Biferno</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Molise (2005) - http://www3.regione.molise.it/flex/cm/pages/ServeBLOB.php/L/IT/IDPagina/217
<i>Blackwater</i>	<i>book</i>	Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
<i>Blavet</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Blavet</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Bollin</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Boyne</i>	<i>book</i>	Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
<i>Bradano</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Basilicata - http://www.regione.basilicata.it/giunta/site/giunta/departement.jsp?dep=100050&area=2979387&otype=1056&id=237285
<i>Brenta</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Vicenza - http://www.provincia.vicenza.it/ente/la-struttura-della-provincia/servizi/pesca/carta-ittica
<i>Brenta</i>	<i>book</i>	Kottelat M. and J. Freyhof 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
<i>Bresle</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Bruna</i>	<i>paper</i>	Bianco P.G. & Ketmaier V. 2005. Will the Italian endemic gudgeon, <i>Gobio benacensis</i> , survive the interaction with the invasive introduced <i>Gobio gobio</i> ? <i>Folia Zoologica</i> , 54: 42-49.
<i>Bruna</i>	<i>paper</i>	Bianco P.G., Ketmaier V., 2001. Anthropogenic changes in the freshwater fish fauna of Italy, with reference to the central region and <i>Barbus graellsii</i> , a newly established alien species of Iberian origin. <i>Journal of Fish Biology</i> 59:190-208.
<i>Buyukmenderes</i>	<i>paper</i>	Balik S. 1995. Freshwater fish in Anatolia, Turkey. <i>Biological Conservation</i> , 72:213-223
<i>Buyukmenderes</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Buyuktchekmedje</i>	<i>paper</i>	Özulug M. 1999. A Taxonomic Study on the Fish in the Basin of Büyükçekmece Dam Lake. <i>Turkish Journal of Zoology</i> , 23: 439-451.
<i>Canche</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Cavado</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direcção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Cavone</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Basilicata - http://www.regione.basilicata.it/giunta/site/giunta/departement.jsp?dep=100050&area=2979387&otype=1056&id=237285
<i>Cazones</i>	<i>online.database</i>	http://databasin.org/ (consulted in 2013)
<i>Cesano</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Marche - http://www.lifetrota.eu/files/lifetrota/files/carta_ittica_marche_dgr.pdf
<i>Cetina</i>	<i>paper</i>	Mrakovcic M., Misetic S. & Povz M. 1995. Status of freshwater fish in Croatian Adriatic river systems. <i>Biological Conservation</i> , 72: 179-185.
<i>Charente</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Charente</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Chienti</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Marche - http://www.lifetrota.eu/files/lifetrota/files/carta_ittica_marche_dgr.pdf
<i>Cixerri</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Cagliari - http://www2.muse.it/publicazioni/18/87/56%20zanetti.pdf
<i>Clyde</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Coghinas</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Olbia-Tempio - http://www.infeagallura.it/Progetto/Pubblicazioni/cartaittica/libro_carta_ittica.pdf

<i>Conon</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Coruh</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Coruh</i>	<i>paper</i>	Ninua N.S. & Japoshvili B.O. 2008. Checklist of fishes of Georgia. Proceedings of the Institute of Zoology, XXIII:163-176
<i>Coruh</i>	<i>paper</i>	Solak et al. 2009. Biometry of the fishes <i>Barbus plebejus</i> and <i>Barbus capito</i> from Coruh Basin, Turkey. Revista de Biologia Tropical, 57:159-165
<i>Couesnon</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Courant.Contis</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Courant.Mimizan</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Crni.Drim</i>	<i>paper</i>	Bianco P.G. & Kottelat M. 2005. Scardinius knezevici, a new species of rudd from Lake Skadar, Montenegro (Teleostei: Cyprinidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters, 16: 231-238.
<i>Crni.Drim</i>	<i>paper</i>	Bohlen J., Šlechtová V., Šanda R., Kalous L., Freyhof J., Vukic J. & Mrdak D. 2003. Cobitis ohridana and Barbatula zetensis in the River Morača Basin, Montenegro: distribution, Habitat, Population Structure and Conservation Need. Folia biologica, 51: 14
<i>Crni.Drim</i>	<i>paper</i>	Holcík J. & Šoric V. 2004. Redescription of Eudontomyzon stankokaramani (Petromyzontes, Petromyzontidae) – a little known lamprey from the Drin River drainage, Adriatic Sea basin. Folia Zool., 53: 399-410.
<i>Crni.Drim</i>	<i>paper</i>	Maric D. 1995. Endemic Fish species of Montenegro. Biological Conservation, 72: 187-194.
<i>Crni.Drim</i>	<i>paper</i>	Miller P.J. & Šanda R. 2008. A new West Balkanian sand-goby (Teleostei: Gobiidae). Journal of Fish Biology, 72: 259-270.
<i>Crni.Drim</i>	<i>report</i>	Smith R.D. & Smith K.A. (Eds). 2003. Country Study for Biodiversity of the Republic of Macedonia - First National Report. Ministry of Environment and Physical Planning. 213 p.
<i>Crni.Drim</i>	<i>paper</i>	Šoric V.M. 1990. Ichthyofauna of the Ohrid - Drim - Skadar System. Ichthyologia, 22: 31-43.
<i>Crni.Drim</i>	<i>paper</i>	Talevski T., D. Milosevic, D. Maric, D. Petrovic, M. Talevska & A. Talevska (2009) Biodiversity of Ichthyofauna from Lake Prespa, Lake Ohrid and Lake Skadar, Biotechnology & Biotechnological Equipment, 23:sup1, 400-404
<i>Dalalven</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Dane</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Danube</i>	<i>paper</i>	Balon E.K. 2004. About the oldest domesticates among fishes. Journal of Fish Biology, 65: 1-27.
<i>Danube</i>	<i>paper</i>	Bíró P., Specziár A. & Keresztessy K. 2003. Diversity of fish species assemblages distributed in the drainage area of Lake Balaton (Hungary). Hydrobiologia, 506-509: 459-464.
<i>Danube</i>	<i>paper</i>	Cerný J., Copp G.H., Kováč V., Gozland C.R. & Vilizzi L. 2003. Initial impact of the Gabčíkovo hydroelectric scheme on the species richness and composition of 0+ fish assemblages in the Slovak flood plain, river Danube. River Research and Applications, 19:749-766
<i>Danube</i>	<i>paper</i>	Ciolac A. 2004. Migration of fishes in Romanian Danube River. Applied Ecology and Environmental Research, 12: 143-163.
<i>Danube</i>	<i>paper</i>	Kotlík P., Tsigenopoulos C.S., Ráb P. & Berrebi P. 2002. Two new <i>Barbus</i> species from the Danube River basin, with redescription of <i>B. petenyi</i> (Teleostei: Cyprinidae). Folia Zoologica, 51: 227-240.
<i>Danube</i>	<i>paper</i>	Lusk S., Halacka K., Lusková V. & Horák H. 2001 Annual dynamics of the fish stock in a backwater of the river Dyje Regulated Rivers: Research and Management 17: 571-581
<i>Danube</i>	<i>paper</i>	Navodaru I., Buijse A.D. & Staras M. 2002. Effects of Hydrology and Water Quality on the Fish Community in Danube Delta Lakes. International Reviews of Hydrobiology, 87: 329-348.
<i>Danube</i>	<i>paper</i>	Penaz M., Baruš V. & Prokeš M. 1999. Changes in the structure of fish assemblages in a river used for energy production. Regulated Rivers: Research and Management, 15: 169-180.
<i>Danube</i>	<i>conference</i>	Schiemer F., Gutí G., Keckeis H. & Staras M. 2004. Ecological status and problems of the Danube River and its fish fauna: a review. In: Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Volume I. Welcomme
<i>Danube</i>	<i>report</i>	WWF. 2002. The Ecological Effects of Mining Spills in the Tisza River System in 2000. WWF, 39 p.
<i>Dee.Scotland</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Dee.Wales</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Derwent</i>	<i>book</i>	Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
<i>Dives</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Dnepr</i>	<i>report</i>	Kottelat. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. The International Bank for Reconstruction and Development/THE WORLD BANK
<i>Dnepr</i>	<i>paper</i>	Vasil'Eva E.D. 2003. Main alterations in ichthyofauna of the largest rivers of the northern coast of the Black Sea in the last 50 years: A review. Folia Zoologica, 52: 337-358.
<i>Dnestr</i>	<i>paper</i>	Kotlík P., Tsigenopoulos C.S., Ráb P. & Berrebi P. 2002. Two new <i>Barbus</i> species from the Danube River basin, with redescription of <i>B. petenyi</i> (Teleostei: Cyprinidae). Folia Zoologica, 51: 227-240.

<i>Dnestr</i>	<i>paper</i>	Vasil'Eva E.D. 2003. Main alterations in ichthyofauna of the largest rivers of the northern coast of the Black Sea in the last 50 years: A review. <i>Folia Zoologica</i> , 52: 337-358.
<i>Don.Russia</i>	<i>paper</i>	Vasil'Eva E.D. 2003. Main alterations in ichthyofauna of the largest rivers of the northern coast of the Black Sea in the last 50 years: A review. <i>Folia Zoologica</i> , 52: 337-358.
<i>Don.Scotland</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Dordogne</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Dordogne</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Douro</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Douro</i>	<i>paper</i>	Elvira B. 1995. Native and exotic freshwater fishes in Spanish river basins. <i>Freshwater Biology</i> , 33: 103-108.
<i>Dvina</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Dvina</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Ebro</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Ebro</i>	<i>paper</i>	Elvira B. 1995. Native and exotic freshwater fishes in Spanish river basins. <i>Freshwater Biology</i> , 33: 103-108.
<i>Eden</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Elbe</i>	<i>paper</i>	Adams M.S., Ballin U., Gaumert T., Hale B.W., Kausch H. & Kruse R. 2001. Monitoring selected indicators of ecological change in the Elbe River since the fall of the Iron Curtain. <i>Environmental Conservation</i> , 28: 333-344.
<i>Elbe</i>	<i>report</i>	Fish-based Assessment Method for the Ecological status of European rivers. 2001. Financially supported by the European Commission (EVK1-CT-2001-00094) under the Fifth Framework Programme (Sustainable Management and Quality of Water).
<i>Elbe</i>	<i>paper</i>	Fladung E., M. Scholten M. & Thiel R. 2003. Modelling the habitat preferences of preadult and adult ?shes on the shoreline of the large, lowland Elbe River. <i>Journal of Applied Ichthyology</i> , 19: 303-314.
<i>Elbe</i>	<i>report</i>	Gaumert T. 2000. Die Entwicklung des Fischartenspektrums der Elbe mit Berücksichtigung der Neozoen-Problematik. Arbeitsgemeinschaft für die Reinhaltung der Elbe. Wassergütestelle Elbe, 11 p.
<i>Elbe</i>	<i>paper</i>	Slavika O. & Bartoš L. 2001. Spatial distribution and temporal variance of fish communities in the channelized and regulated Vltava River (Central Europe). <i>Environmental Biology of Fishes</i> , 61: 47-55.
<i>Elbe</i>	<i>paper</i>	Wolter C., Kirschbaum F. & Ludwig A. 2003. Sub-population structure of common ?sh species in the Elbe River estimated from DNA analysis. <i>Journal of Applied Ichthyology</i> , 19: 278-283.
<i>Eman</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Ems</i>	<i>report</i>	Fish-based Assessment Method for the Ecological status of European rivers. 2001. Financially supported by the European Commission (EVK1-CT-2001-00094) under the Fifth Framework Programme (Sustainable Management and Quality of Water).
<i>Erne</i>	<i>conference</i>	Igoe F., Quigley D.T.G., Marnell F., Meskell E., O'Connor W. & Byrne C. The sea lamprey <i>Petromyzon marinus</i> (L.), river lamprey <i>Lampetra fluviatilis</i> (L.) and brook lamprey <i>Lampetra planeri</i> (bloch) in Ireland: general biology, ecology, distribution and status with recommendations for conservation. <i>Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy</i> , Vol. 104B, No. 3, Threatened Irish Freshwater Fishes (Dec., 2004), pp. 43-56
<i>Erne</i>	<i>paper</i>	Rosell R.S. 1997. The status of pollan <i>Coregonus autumnalis</i> pollan Thompson in lough Erne, Northern Ireland. <i>Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy</i> , 97B: 163-171.
<i>Esino</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Umbria - http://www.regione.umbria.it/turismo-attivita-sportive/carte-ittiche
<i>Esk</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Evinos</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Evros</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). <i>Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature</i> , Special Publication, Athens.
<i>Evros</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Evros</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balık S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkleri. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Evros</i>	<i>paper</i>	Sisman E.E. & Korkut A.B. 2003. Ecological Risk Analysis for Biotope Potentiality of Gala Lake in Turkey. <i>Pakistan Journal of Biological Sciences</i> , 6: 1921-1927.
<i>Evrotas</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Eye</i>	<i>report</i>	Tweed foundation. 1992-1998 sampling survey. The Tweed foundation, The Tweed Fish Conservancy Centre, Drygrange Steading, Scotland.
<i>Filiouri</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Flumendosa</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Olbia-Tempio - http://www.infeagallura.it/Progetto/Pubblicazioni/cartaittica/libro_carta_ittica.pdf
<i>Foglia</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Pesaro e Urbino - http://www.provincia.pu.it/pescafluviale/progetti/carta-ittica-provinciale/

<i>Forth</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Fortore</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Molise (2005) - http://www3.regione.molise.it/flex/cm/pages/ServeBLOB.php/L/IT/IDPagina/217
<i>Foyle</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Gallikos</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. Mediterranean Marine Science, Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Garonne</i>	<i>book</i>	Keith et al, 2011. Les poissons d'eau douce de France, MNHN Paris.
<i>Garonne</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Garonne</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Gediz</i>	<i>paper</i>	Balik S. 1995. Freshwater fish in Anatolia, Turkey. Biological Conservation, 72:213-223
<i>Gediz</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Glen</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Glomma</i>	<i>paper</i>	Hesthagen T. & Sandlund O.T. 2004. Fish distribution in a mountain area in south-eastern Norway: human introductions overrule natural immigration. Hydrobiologia, 521: 49-59.
<i>Goksu</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Golo</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Gota.alv</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Guadalete</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Guadalquivir</i>	<i>paper</i>	Blanco J.L., Hrbek T. & Doadrio I. 2006. A new species of the genus Aphanis (Nardo, 1832) (Actinopterygii, Cyprinodontidae) from Algeria. Zootaxa, 1158: 39-53.
<i>Guadalquivir</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Guadalquivir</i>	<i>paper</i>	Elvira B. 1995. Native and exotic freshwater fishes in Spanish river basins. Freshwater Biology, 33: 103-108.
<i>Guadiana</i>	<i>paper</i>	Collares-pereira M.J., Cowx I.G., Ribero F., Rodrigues J.A. & Rogado L. 2000. Threats imposed by water resource development schemes on the conservation of endangered species in the Guadiana River Basin in the Portugal. Fisheries Management and Ecology, 7:167-178
<i>Guadiana</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Guadiana</i>	<i>paper</i>	Elvira B. 1995. Native and exotic freshwater fishes in Spanish river basins. Freshwater Biology, 33: 103-108.
<i>Guadiana</i>	<i>paper</i>	Pérez-Bote J.L., Roso R., Pula H.J., Díaz F. & López M.T. 2004. Primeras citas de la lucioperca, Sander (= Stizostedion) lucioperca (Linnaeus, 1758) y del alburno, Alburnus alburnus (Linnaeus, 1758) en las cuencas extremeñas de los ríos Tago y Guadiana, SO de la Península Iberica. Anales de Biología 26: 93-100
<i>Gudena</i>	<i>report</i>	Christian Dieperink. 2003. Rapport til Danmarks Miljøundersøgelser. Fisk og naturkvalitet i vandløb. Rapport Udarbejdet for Danmarks Miljøundersøgelser. Afdeling for Ferskvandsøkologi, 57 p.
<i>Helge.a</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Herault</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Herault</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Hoje.a</i>	<i>report</i>	Gärdenfors U. 2000. Rödlistade arter i Sverige 2000. ArtDatabanken, Uppsala.
<i>Hoje.a</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Imandra</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Imandra</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Indalsalven</i>	<i>paper</i>	Carlsson J., Aarestrup K., Nordwall F., Näslund I., Eriksson T. & Carlsson J. E. L. 2004. Migration of landlocked brown trout in two Scandinavian streams as revealed from trap data. Ecology of Freshwater Fish, 13: 161-167.
<i>Indalsalven</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Indalsalven</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Indalsalven</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Irminio</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Ragusa - https://www.researchgate.net/publication/270818011_Carta_Ittica_della_Provincia_di_Ragusa
<i>Jagala</i>	<i>book</i>	Ojaveer et al. 2003. Fishes of Estonia. Estonian Academy Publishers, Tallin, Estonia
<i>Jalle.Blanquefort</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Jara</i>	<i>paper</i>	Clavero M., Blanco-Garrido F. & Prenda J. 2005. Fish-habitat relationships and fish conservation in small coastal streams in southern Spain. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 15: 415-426.

<i>Jucar</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Kalamas</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. Mediterranean Marine Science, Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Kalixalven</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Kargi</i>	<i>paper</i>	Küçük F.R. & İkiz R. 2004. Antalya Körfezi'ne Dökülen Akarsuların Balık Faunası. Su Ürünleri Dergisi, 21: 287-294.
<i>Kasari</i>	<i>book</i>	Ojaveer et al. 2003. Fishes of Estonia. Estonian Academy Publishers, Tallin, Estonia
<i>Kavlingeån</i>	<i>report</i>	Gärdenfors U. 2000. Rödlstäde arter i Sverige 2000. ArtDatabanken, Uppsala.
<i>Kemijoki</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Kemijoki</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Keuprotchay</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balık S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Keuprotchay</i>	<i>paper</i>	Küçük F.R. & İkiz R. 2004. Antalya Körfezi'ne Dökülen Akarsuların Balık Faunası. Su Ürünleri Dergisi, 21: 287-294.
<i>Kifissos.Beo</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. Mediterranean Marine Science, Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Kizilirmak</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balık S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Kokemaenjoki</i>	<i>report</i>	Fish survey database COBRA (Coordination Organ for Baltic Reference Areas) - Finnish Game and Fisheries Research Institute.
<i>Koutno</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Koutno</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Krka</i>	<i>paper</i>	Mrakovcic M., Misetic S. & Povz M. 1995. Status of freshwater fish in Croatian Adriatic river systems. Biological Conservation, 72: 179-185.
<i>Kuban</i>	<i>paper</i>	Vasil'Eva E.D. 2003. Main alterations in ichthyofauna of the largest rivers of the northern coast of the Black Sea in the last 50 years: A review. Folia Zoologica, 52: 337-358.
<i>Kura</i>	<i>book</i>	Abdoli A. 2000. The Inland water fishes of Iran. Gorgan University
<i>Kura</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balık S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Kura</i>	<i>paper</i>	Kiabi & Abdoli. 2000. Fish distribution and abundance in the inland waters of Hormuzgan Province, Iran, with particular reference to endemic species in rivers. Polskie Archiwum Hydrobiologii, 47:87-98
<i>Kura</i>	<i>paper</i>	Ninua N.S. & Japoshvili B.O. 2008. Checklist of fishes of Georgia. Proceedings of the Institute of Zoology, XXIII:163-176
<i>Kura</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Kura</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Kura</i>	<i>online.database</i>	www.briancoad.com (consulted in 2007)
<i>Kymijoki</i>	<i>report</i>	Fish survey database COBRA (Coordination Organ for Baltic Reference Areas) - Finnish Game and Fisheries Research Institute.
<i>Lagan.Swe</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Lagan.UK</i>	<i>book</i>	Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
<i>Laita</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Lay</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Leca</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direcção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Leguer</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Leven</i>	<i>paper</i>	Adams C.E. 1994. The fish community of Loch Lomond, Scotland: its history and rapidly changing status. Hydrobiologia, 290: 91-102.
<i>Leyre</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Lez</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Lima</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direcção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Lis</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direcção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Liscia</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Olbia-Tempio - http://www.infeagallura.it/Progetto/Pubblicazioni/cartaittica/libro_carta_ittica.pdf
<i>Ljungan</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Ljusnan</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret

<i>Llobregat</i>	<i>paper</i>	Aparicio E., Vargas M.J., Olmo J.M. & Sostoa A. 2000. Decline of native freshwater fishes in a Mediterranean watershed on the Iberian Peninsula: a quantitative assessment. <i>Environmental Biology of Fishes</i> , 59: 11-19.
<i>Llobregat</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Logdealven</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Loire</i>	<i>paper</i>	Allardi J. & Chancelerel F. 1988. Note ichtyologique sur la présence en France de <i>Pseudorasbora parva</i> (Schlegel, 1842). <i>Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture</i> , 308: 35-37.
<i>Loire</i>	<i>book</i>	Keith et al, 2011. Les poissons d'eau douce de France, MNHN Paris.
<i>Loire</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Loire</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Loudias</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Louros</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Loy</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Malselva</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Malselva</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Mert</i>	<i>paper</i>	Ugurlu S. & Polat N. 2002. An Investigation on Fish Fauna of the River Mert (Samsun). <i>Turkish Journal of Zoology</i> , 26: 63-75.
<i>Metauro</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Umbria - http://www.regione.umbria.it/turismo-attivita-sportive/carte-ittiche
<i>Meuse</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Mijares</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Minho</i>	<i>report</i>	Antunes C. & Oliveira A. 2004. Minho river, Portugal. 2nd Management Meeting of the INDICANG-35 project. San Sebastian, 7-8 October 2004.
<i>Mira</i>	<i>paper</i>	Magalhães M.F., Beja P., Canas C. & Collares-Pereira M.J. 2002. Functional heterogeneity of dry-season refugia across a Mediterranean catchment: the role of habitat and predation. <i>Freshwater Biology</i> , 47: 1919-1934.
<i>Mondego</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Morrumsan</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Musone</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Marche - http://www.lifetrota.eu/files/lifetrota/files/carta_ittica_marche_dgr.pdf
<i>Namsen</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Namsen</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Narcea</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Nene</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Neretva</i>	<i>paper</i>	Mrakovcic M., Misetic S. & Povz M. 1995. Status of freshwater fish in Croatian Adriatic river systems. <i>Biological Conservation</i> , 72: 179-185.
<i>Ness</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Nestos</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). <i>Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature, Special Publication</i> , Athens.
<i>Nestos</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Neto</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Calabria
<i>Neva</i>	<i>conference</i>	Huuskonen H., Penttinen O.P. & Piironen J. 2003. Effects of temperature and parental background on the embryonic survival and metabolic rate of newly hatched Arctic charr. The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference. Edited by Howard I. Browman and Anne Berit Skif tesvik Published by the Institute of Marine Research, Postboks 1870 Nordnes, N-5817, Bergen, Norway. ISBN 82-7461-059-8
<i>Neva</i>	<i>paper</i>	Karels A.E. & Niemi A. 2002. Fish community responses to pulp and paper mill effluents at the southern Lake Saimaa, Finland. <i>Environmental Pollution</i> , 116: 309-317.
<i>Neva</i>	<i>paper</i>	Koskinen M.T., Sundell P., Piironen J. & Primmer C.R. 2002. Genetic assessment of spatiotemporal evolutionary relationships and stocking effects in grayling (<i>Thymallus thymallus</i> , Salmonidae). <i>Ecology Letters</i> , 5: 193-205.
<i>Neva</i>	<i>book</i>	Kottelat M. and J. Freyhof 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyof, Berlin, Germany.
<i>Neva</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Neva</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.

<i>Nissan</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Nith</i>	<i>report</i>	Scottish Environment Protection Agency. 2005. The River Nith. Catchment Management Consultation Document. 11 p.
<i>Noce</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Basilicata - http://www.regione.basilicata.it/giunta/site/giunta/departement.jsp?dep=100050&area=2979387&otype=1056&id=237285
<i>Norrstrom</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Odet</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Odra</i>	<i>report</i>	Fish-based Assessment Method for the Ecological status of European rivers. 2001. Financially supported by the European Commission (EVK1-CT-2001-00094) under the Fifth Framework Programme (Sustainable Management and Quality of Water).
<i>Odra</i>	<i>report</i>	Kottelat. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. The International Bank for Reconstruction and Development/THE WORLD BANK
<i>Odra</i>	<i>paper</i>	Penczak T., Galicka W., Glowacki L., Koszalinski H., Kruk A., Zieba G., Kostrzewa J. & Marszal L. 2004. Fish assemblage changes relative to environmental factors and time in the Warta River, Poland, and its oxbow lakes. <i>Journal of Fish Biology</i> , 64: 483-5
<i>Odra</i>	<i>paper</i>	Penczak T., Glowacki L., Galicka W. & Koszalinski H. 1998. A longterm study (1985–1995) of fish populations in the impounded Warta River, Poland. <i>Hydrobiologia</i> , 368: 157-173.
<i>Odra</i>	<i>paper</i>	Stepon?nas A. 2003. Golden loach (<i>Sabanejewia aurata</i> (De Filippi, 1865)) – a new freshwater fish species in Lithuania. <i>Acta Zoologica Lituanica</i> , 13: 279-282.
<i>Odra</i>	<i>paper</i>	Wolter C. & Bischoff A. 2001. Seasonal changes of fish diversity in the main channel of the large lowland river oder. <i>Regulated Rivers: Research and Management</i> , 17: 595-608.
<i>Ombrone</i>	<i>paper</i>	Bianco P.G. & Ketmaier V. 2005. Will the Italian endemic gudgeon, <i>Gobio benacensis</i> , survive the interaction with the invasive introduced <i>Gobio gobio</i> ? <i>Folia Zoologica</i> , 54: 42-49.
<i>Ombrone</i>	<i>paper</i>	Bianco P.G., Ketmaier V., 2001. Anthropogenic changes in the freshwater fish fauna of Italy, with reference to the central region and <i>Barbus graellsii</i> , a newly established alien species of Iberian origin. <i>Journal of Fish Biology</i> 59:190–208.
<i>Ombrone</i>	<i>paper</i>	Kottelat M. & Bianco P.G. 2005. On the valid name of the alborella, <i>Alburnus arborella</i> (Teleostei: Cyprinidae). <i>Ichthyological Explorations of Freshwaters</i> , 16: 179-182.
<i>Onega</i>	<i>paper</i>	Ilmast N. & Sterligova O. 2004. The results of the introduction of coregonids fishes into Vashozero, a lake in southern Karelia. <i>Ann. Zool. Fennici</i> , 41: 191-194.
<i>Onega</i>	<i>paper</i>	Reshetnikov Y.S., Lukin A.A., 2006. Modern State of the Diversity of Coregonids from Onega Lake and the Problems of Their Species Identification. <i>Journal of Ichthyology</i> 46:694–708.
<i>Onega</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Orb</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Orb</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Orcas</i>	<i>online.database</i>	NatureServe. 2010. Digital Distribution Maps of the Freshwater Fishes in the Conterminous United States. Version 3.0. Arlington, VA. U.S.A. (http://www.natureserve.org/getData/fishMaps.jsp)
<i>Orkla</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Orkla</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Orne</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Oulujoki</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Oulujoki</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Oulujoki</i>	<i>book</i>	Scott W.B. & Crossman E.J. 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Ministère de l'Environnement, Canada, 184: 1026 p.
<i>Ouse</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Oymapinar</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Oymapinar</i>	<i>paper</i>	Küçük F.R. & İkiz R. 2004. Antalya Körfezi'ne Dökülen Akarsuların Balık Faunası. <i>Su Ürünleri Dergisi</i> , 21: 287-294.
<i>Padrigiano</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Olbia-Tempio - http://www.infeagallura.it/Progetto/Pubblicazioni/cartaittica/libro_carta_ittica.pdf
<i>Pamissos</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature, Special Publication, Athens.
<i>Pamissos</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Parnu</i>	<i>book</i>	Ojaveer et al. 2003. Fishes of Estonia. Estonian Academy Publishers, Tallin, Estonia
<i>Parseta</i>	<i>paper</i>	Debowski P. 1999. Fish assemblages in the Parseta River drainage basin. <i>Polskie Archiwum Hydrobiologii</i> , 46: 161-162.
<i>Pasvik</i>	<i>conference</i>	Aspholm P.E. Fish and fishery resources in the Inare-Pasvik watersystem. Conference on Integrated Water Management of Transboundary Catchments: a Contribution from Transcat, Oral presentation, 24-26 march 2004.

<i>Peipsi.Pskov</i>	<i>paper</i>	Albert A., Vetemaa M. & Saat T. 2004. Effect of salinity on the development of Peipsi whitefish <i>Coregonus lavaretus maraenoides</i> Poljakow embryos. <i>Annales Zoologici Fennici</i> , 41: 85-88.
<i>Peipsi.Pskov</i>	<i>unpub.data</i>	Anonymous, Peipsi.Pskov
<i>Peipsi.Pskov</i>	<i>book</i>	Ojaveer et al. 2003. Fishes of Estonia. Estonian Academy Publishers, Tallin, Estonia
<i>Piave</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della provincia di Treviso - http://www.provincia.treviso.it/index.php/temi/caccia-pesca/pesca/documenti-e-progetti-sottotema-pesca/11803-la-carta-ittica-della-provincia-di-treviso
<i>Piave</i>	<i>book</i>	Kottelat M. and J. Freyhof 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyof, Berlin, Germany.
<i>Picaro</i>	<i>paper</i>	Clavero M., Blanco-Garrido F. & Prenda J. 2005. Fish-habitat relationships and fish conservation in small coastal streams in southern Spain. <i>Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems</i> , 15: 415-426.
<i>Pinios.Pel</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature, Special Publication, Athens.
<i>Pinios.Pel</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Pinios.The</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature, Special Publication, Athens.
<i>Pinios.The</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Po</i>	<i>paper</i>	Bianco P.G. & Ketmaier V. 2005. Will the Italian endemic gudgeon, <i>Gobio benacensis</i> , survive the interaction with the invasive introduced <i>Gobio gobio</i> ? <i>Folia Zoologica</i> , 54: 42-49.
<i>Po</i>	<i>paper</i>	Gandolfi G., Le Moli F., 1977. A Preliminary Report on Fish Distribution in the Po River. <i>Bolletino di zoologia</i> 44:149-154.
<i>Po</i>	<i>paper</i>	Kottelat M. & Bianco P.G. 2005. On the valid name of the alborella, <i>Alburnus arborella</i> (Teleostei: Cyprinidae). <i>Ichthyological Explorations of Freshwaters</i> , 16: 179-182.
<i>Po</i>	<i>book</i>	Kottelat M. and J. Freyhof 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyof, Berlin, Germany.
<i>Ponoi</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Ponoi</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Potenza</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Umbria - http://www.regione.umbria.it/turismo-attivita-sportive/carte-ittiche
<i>Prespa</i>	<i>paper</i>	Crivelli A.J., Catsadorakis G., Malakou M. & Rosecchi E. 1997. Fish and fisheries of the Prespa lakes. <i>Hydrobiologia</i> , 351: 107-125.
<i>Prespa</i>	<i>report</i>	Smith R.D. & Smith K.A. (Eds). 2003. Country Study for Biodiversity of the Republic of Macedonia - First National Report. Ministry of Environment and Physical Planning. 213 p.
<i>Prespa</i>	<i>paper</i>	Talevski T., D. Milosevic, D. Maric, D. Petrovic, M. Talevska & A. Talevska (2009) Biodiversity of Ichthyofauna from Lake Prespa, Lake Ohrid and Lake Skadar, <i>Biotechnology & Biotechnological Equipment</i> , 23:sup1, 400-404
<i>Prunelli</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Rance</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Rauma</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Rauma</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Rhine</i>	<i>report</i>	Fish-based Assessment Method for the Ecological status of European rivers. 2001. Financially supported by the European Commission (EVK1-CT-2001-00094) under the Fifth Framework Programme (Sustainable Management and Quality of Water).
<i>Rhine</i>	<i>paper</i>	Grift R.E., Buijse A.D., Van Densen W.L.T., Machiels M.A.M., Kranenbarg J., Klein Breteler J.G.P. & Backx J.J.G.M. 2003. Suitable habitats for 0-group fish in rehabilitated floodplains along the lower river Rhine. <i>River Research and Applications</i> , 19: 353
<i>Rhine</i>	<i>paper</i>	Jansen W., Böhmer J., Kappus B., Beiter T., Breitingen T. & Hock C. 2000. Benthic invertebrate and fish communities as indicators of morphological integrity in the Enz River (south-west Germany). <i>Hydrobiologia</i> , 422/423: 331-342.
<i>Rhine</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Rhine</i>	<i>paper</i>	Raat A.J.P. 2001. Ecological rehabilitation of the Dutch part of the river rhine with special attention to the fish. <i>Regulated Rivers: Research and Management</i> , 17: 131-144.
<i>Rhone</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. <i>Patrimoines Naturels</i> , 47: 387 p.
<i>Rhone</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Ribble</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Ribe.aa</i>	<i>report</i>	Christian Dieperink. 2003. Rapport til Danmarks Miljøundersøgelser. Fisk og naturkvalitet i vandløb. Rapport Udarbejdet for Danmarks Miljøundersøgelser. Afdeling for Ferskvandsøkologi, 57 p.
<i>Rihios</i>	<i>paper</i>	Economou et al. 2007. The freshwater ichthyofauna of Greece - an update based on a hydrographic basin survey. <i>Mediterranean Marine Science</i> , Volume 8/1, 2007, 91-166
<i>Rioni</i>	<i>paper</i>	Ninua N.S. & Japoshvili B.O. 2008. Checklist of fishes of Georgia. <i>Proceedings of the Institute of Zoology</i> , XXIII:163-176
<i>Rolfstan</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiStor - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret

<i>Roya</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Saccione</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Molise (2005) - http://www3.regione.molise.it/flex/cm/pages/ServeBLOB.php/L/IT/IDPagina/217
<i>Sado</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direcção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Sakarya</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Urunleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Saltelva</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Saltelva</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>San.Giovanni</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Pistoia - http://www.provincia.pistoia.it/CACCIA_PESCA/PESCA/CartaIttica.pdf
<i>San.Leonardo</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Siracusa - www.provincia.siracusa.it/public/45_cartaittica.docx
<i>Savaran</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Schelde</i>	<i>report</i>	Breine J. & Van Thuyne G. 2004. Visbestandopnames op de Rupel en Durme. Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer, Belgium. 8 p.
<i>Schelde</i>	<i>paper</i>	Maes J., van Damme P.A., Tailieu A. & Ollevier F. 1998. Fish communities along an oxygen-poor salinity gradient (Zeeschelde Estuary, Belgium). <i>Journal of Fish Biology</i> , 52: 534-546.
<i>Schelde</i>	<i>book</i>	Vandelannoote A., Yseboodt R., Bruylants B., Verheyen R., Coeck J., Maes J., Belpaire C., Van Thuyne G., Denayer B., Beyens J., De Charleroy D. & Vandenabeel P. 1998. Atlas van de Vlaamse Beek- en Riviervissen VZW Water-Energik-Vlario, 303 p.
<i>Segura</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Segura</i>	<i>paper</i>	Oliva-Paterna F.J. 2003. Water quality affects the Condition of <i>Barbus sclateri</i> Günther, 1868 (Pisces, Cyprinidae) in semi-arid reservoirs from the Iberian Peninsula. <i>Anales de Biología</i> , 25: 3-11.
<i>Seine</i>	<i>paper</i>	Boët P., Belliard J., Berrebi-dit-Thomas R. & Tales E. 1999. Multiple human impacts by the City of Paris on fish communities in the Seine river basin, France. <i>Hydrobiologia</i> , 410: 59-68.
<i>Seine</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Seine</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Severn</i>	<i>paper</i>	Gozlan R.E., Pinder A.C. & Shelley J. 2002. Occurrence of the Asiatic cyprinid <i>Pseudorasbora parva</i> in England. <i>Journal of Fish Biology</i> , 61, 298-300.
<i>Severn</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Sevre.Niortaise</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Shannon</i>	<i>conference</i>	Igoe F., Quigley D.T.G., Marnell F., Meskell E., O'Connor W. & Byrne C. The sea lamprey <i>Petromyzon marinus</i> (L.), river lamprey <i>Lampetra fluviatilis</i> (L.) and brook lamprey <i>Lampetra planeri</i> (bloch) in Ireland: general biology, ecology, distribution and status with recommendations for conservation. <i>Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy</i> , Vol. 104B, No. 3, Threatened Irish Freshwater Fishes (Dec., 2004), pp. 43-56
<i>Shannon</i>	<i>book</i>	Kottelat, M. and J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
<i>Shin</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Siagne</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Simeto</i>	<i>paper</i>	Ferrito V, Tigano C (1995) The distribution of the Ichthyofauna in the Simeto basins (Sicily). <i>Cybium</i> 19: 187-192
<i>Simojoki</i>	<i>report</i>	Fish survey database COBRA (Coordination Organ for Baltic Reference Areas) - Finnish Game and Fisheries Research Institute.
<i>Sinni</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Basilicata - http://www.regione.basilicata.it/giunta/site/giunta/departement.jsp?dep=100050&area=2979387&otype=1056&id=237285
<i>Skjern.aa</i>	<i>report</i>	Christian Dieperink. 2003. Rapport til Danmarks Miljøundersøgelser. Fisk og naturkvalitet i vandløb. Rapport Udarbejdet for Danmarks Miljøundersøgelser. Afdeling for Ferskvandsøkologi, 57 p.
<i>Slupia</i>	<i>paper</i>	Debowski P. 1999. Fish assemblages in the Parseta River drainage basin. <i>Polskie Archiwum Hydrobiologii</i> , 46: 161-162.
<i>Soca</i>	<i>paper</i>	Povz M. 1995. Status of freshwater fishes in the adriatic catchment of Slovenia. <i>Biological Conservation</i> , 72: 171-177.
<i>Somme</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Somme</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Sperchios</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). <i>Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature</i> , Special Publication, Athens.
<i>Spey</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Stour</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.

<i>Strymon</i>	<i>report</i>	Economidis, P.S., 1991. Checklist of the freshwater fish of Greece (recent status of threat and protection). Bulletin of the Hellenic Society for the Protection of Nature, Special Publication, Athens.
<i>Susurluk.Cayi</i>	<i>paper</i>	Balik S. 1995. Freshwater fish in Anatolia, Turkey. Biological Conservation, 72:213-223
<i>Susurluk.Cayi</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Düzini No:16. 532p.
<i>Tacina</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Calabria
<i>Tagliamento</i>	<i>book</i>	Kottelat M. and J. Freyhof 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyof, Berlin, Germany.
<i>Tagliamento</i>	<i>paper</i>	Tockner K., Ward J.V., Arscott D.B., Edwards P.J., Kollmann J., Gurnell A.M., Petts G.E. & Maiolini B. 2003. The Tagliamento River: A model ecosystem of European importance. Aquatic Sciences, 65: 239-253.
<i>Tagus</i>	<i>paper</i>	Carmona J.A., Doadrio I. , Márquez A.L., Real R., Hugueny B. & Vargas J.M. 1999. Distribution patterns of indigenous freshwater fishes in the Tagus River basin, Spain. Environmental Biology of Fishes, 54: 371-387.
<i>Tagus</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Tagus</i>	<i>paper</i>	Elvira B. 1995. Native and exotic freshwater fishes in Spanish river basins. Freshwater Biology, 33: 103-108.
<i>Tagus</i>	<i>paper</i>	Godinho F.N. & Ferreira M.T. 2000. Composition of endemic fish assemblages in relation to exotic species and river regulation in a temperate stream. Biological Invasions, 2: 231-244.
<i>Tagus</i>	<i>paper</i>	Pérez-Bote J.L., Roso R., Pula H.J., Díaz F. & López M.T. 2004. Primeras citas de la lucioperca, Sander (= Stizostedion) lucioperca (Linnaeus, 1758) y del alburno, Alburnus alburnus (Linnaeus, 1758) en las cuencas extremeñas de los ríos Tago y Guadiana, SO de la Península Ibérica. Anales de Biología 26: 93-100
<i>Tambre</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Taravo</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Taute</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Tavignano</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Tay</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Tech</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Tees</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Teifi</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Tellaro</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Provincia di Siracusa - www.provincia.siracusa.it/public/45_cartaittica.docx
<i>Tenna</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Marche - http://www.lifetrota.eu/files/lifetrota/files/carta_ittica_marche_dgr.pdf
<i>Ter</i>	<i>paper</i>	Aparicio E., Vargas M.J., Olmo J.M. & Sostoa A. 2000. Decline of native freshwater fishes in a Mediterranean watershed on the Iberian Peninsula: a quantitative assessment. Environmental Biology of Fishes, 59: 11-19.
<i>Ter</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Ter</i>	<i>paper</i>	Doadrio I. , Carmona J.A. & Fernández-Delgado C. 2002. Morphometric study of the Iberian Aphanis (Actinopterygii, Cyprinodontiformes), with description of a new species. Folia Zoologica, 51: 67-79.
<i>Terek</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Terek</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Tet</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Tet</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Tevere</i>	<i>paper</i>	Kottelat M. & Bianco P.G. 2005. On the valid name of the alborella, Alburnus arborella (Teleostei: Cyprinidae). Ichthyological Explorations of Freshwaters, 16: 179-182.
<i>Tevere</i>	<i>paper</i>	Lorenzoni M., Mearelli M. & Ghetti L. 2006. Native and exotic fish species in the Tiber River watershed (Umbria - Italy) and their relationship to the longitudinal gradient. Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture, 382: 19-44.
<i>Thames</i>	<i>paper</i>	Gozlan R.E., Pinder A.C. & Shelley J. 2002. Occurrence of the Asiatic cyprinid Pseudorasbora parva in England. Journal of Fish Biology, 61, 298-300.
<i>Thames</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Thjorsa</i>	<i>paper</i>	Guðbergsson G. (2011) Catch statistics for Icelandic rivers and lakes 2010. Institute of Freshwater Fisheries, report VMST/11044.
<i>Touloubre</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Touques</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Trent</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Trioux</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)

<i>Trigno</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Molise (2005) - http://www3.regione.molise.it/flex/cm/pages/ServeBLOB.php/L/IT/IDPagina/217
<i>Turia</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Tuz</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Tweed</i>	<i>report</i>	Tweed foundation. 1992-1998 sampling survey. The Tweed foundation, The Tweed Fish Conservancy Centre, Drygrange Steading, Scotland.
<i>Tyne</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Ulla</i>	<i>book</i>	Doadrio I. (2001) Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de Espana. Ministerio de Medio Ambiente: Madrid.
<i>Umealven</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Umealven</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Umealven</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Ural</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Ural</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Valle</i>	<i>paper</i>	Clavero M., Blanco-Garrido F. & Prenda J. 2005. Fish-habitat relationships and ?sh conservation in small coastal streams in southern Spain. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 15: 415-426.
<i>Van</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Dazini No:16. 532p.
<i>Var</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Var</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Vefsna</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Vefsna</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Vega</i>	<i>paper</i>	Clavero M., Blanco-Garrido F. & Prenda J. 2005. Fish-habitat relationships and ?sh conservation in small coastal streams in southern Spain. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 15: 415-426.
<i>Veleka</i>	<i>paper</i>	Dikov T. & Živkov M. 2004. Abundance and biomass of fishes in the Veleka River, Bulgaria. Folia Zoologica, 53: 81-86.
<i>Vidaa</i>	<i>report</i>	Christian Dieperink. 2003. Rapport til Danmarks Miljøundersøgelser. Fisk og naturkvalitet i vandløb. Rapport Udarbejdet for Danmarks Miljøundersøgelser. Afdeling for Ferskvandsøkologi, 57 p.
<i>Vilaine</i>	<i>book</i>	Keith P. & Allardi J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, 47: 387 p.
<i>Vilaine</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Vire</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Viskan</i>	<i>online.database</i>	Swedish Electrofishing RegiSter - SERS. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources. http://www.slu.se/elfiskeregistret
<i>Vistre</i>	<i>online.database</i>	Onema - http://www.sandre.eaufrance.fr (consulted in 2012)
<i>Volga</i>	<i>report</i>	Kottelat. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. The International Bank for Reconstruction and Development/THE WORLD BANK
<i>Volga</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Volga</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Volturno</i>	<i>report</i>	Carta Ittica della Regione Molise (2005) - http://www3.regione.molise.it/flex/cm/pages/ServeBLOB.php/L/IT/IDPagina/217
<i>Voronia</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. I. ISBN: 5-02-006507-2.
<i>Voronia</i>	<i>book</i>	Reshetnikov Y.S. 2002. Atlas of Russian Freshwater Fishes. Moscow Nauka, Vol. II. ISBN: 5-02-006506-4.
<i>Vouga</i>	<i>online.database</i>	Ribeiro, F., Beldade, R., Dix, M. & Bochechas, J. 2007 Carta Piscícola Nacional Direção Geral dos Recursos Florestais-Fluviatilis, Lda. Publicação Electrónica (versão 01/2007)
<i>Wear</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Weser</i>	<i>report</i>	Fish-based Assessment Method for the Ecological status of European rivers. 2001. Financially supported by the European Commission (EVK1-CT-2001-00094) under the Fifth Framework Programme (Sustainable Management and Quality of Water).
<i>Wisla</i>	<i>report</i>	Fish-based Assessment Method for the Ecological status of European rivers. 2001. Financially supported by the European Commission (EVK1-CT-2001-00094) under the Fifth Framework Programme (Sustainable Management and Quality of Water).
<i>Wisla</i>	<i>paper</i>	Kotlik P., Tsigenopoulos C.S., Ráb P. & Berrebi P. 2002. Two new Barbus species from the Danube River basin, with redescription of B. petenyi (Teleostei: Cyprinidae). Folia Zoologica, 51: 227-240.
<i>Wisla</i>	<i>report</i>	Kottelat. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. The International Bank for Reconstruction and Development/THE WORLD BANK

<i>Wisla</i>	<i>paper</i>	Penczak T. 1999. Impact of introduced brown trout on native fish communities in the Pilica River catchment (Poland). <i>Environnemental Biology of Fishes</i> , 54: 237-252.
<i>Wye</i>	<i>report</i>	Maitland P.S. 2004. Evaluating the ecological and conservation status of freshwater fish communities in the United Kingdom. Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Commissioned Report No. 001, 88 p.
<i>Yenice</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Düzini No:16. 532p.
<i>Yesilirmak</i>	<i>book</i>	Geldiay R. & Balik S. 1996. Türkiye Tatlısu Balıkları. Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayınları No: 46. Ders Kitabı Düzini No:16. 532p.
<i>Zrmanja</i>	<i>paper</i>	Mrakovcic M., Misetic S. & Povz M. 1995. Status of freshwater fish in Croatian Adriatic river systems. <i>Biological Conservation</i> , 72: 179-185.

On the need to consider functional traits individually : a case study of stream fish trait dispersion at regional scale

En préparation

Côte Jessica*, Kuczynski Lucie*, Grenouillet Gaël

Abstract

Communities are now recognized as structured set of species which are filtered and sorting according to hierarchical processes. These processes have been a central question in macroecology as well as in community ecology. At large scale, environmental gradients play a key role in shaping ecological assemblages by selecting species that can cope with a particular set of abiotic conditions. This process (environmental filtering) acts on species characteristics (*e.g.* functional traits) rather than species identity leading to recognizable patterns of trait diversity. Thus, environmental filtering is supposed to lead to similar traits within assemblage (*i.e.* under-dispersion). Thus, from functional diversity patterns, underlying process can be inferred. Most of studies pooled together functional traits in order to quantify the global functional patterns. However, processes can act differently depending on the considered trait. In the current study, we studied dispersion patterns of five functional traits related to life-history strategy, diet and dispersion of stream fish. We used the functional mean pairwise distance between species based on each trait separately so as to describe patterns of trait dispersion for 290 European catchments. We then identified the environmental factors which drive these patterns of dispersion. Our results suggested that spatial variation of dispersion based on all traits were less pronounced than variation of dispersion based on individual traits. We highlighted spatial variation in dispersion and both under and over-dispersion were simultaneously observed for a given trait. Moreover, we also observed an among-trait variation with distinct patterns of trait dispersion between traits, even functionally close (*e.g.* egg diameter versus fecundity). We found evidence that elevation range as well as contemporary and historical climatic conditions mainly structure trait dispersion spatial patterns. In this study, we pointed out the relevance of functional multivariate indices, often used to describe diversity patterns and to investigate processes structuring them.

. * Contribution équivalente

Introduction

Spatial patterns of taxonomic diversity are now well described at the world scale (*e.g.* Myers *et al.* 2000). However, an increasingly number of studies showed that diversity should not be only defined on the basis of the number of co-occurring species in a system but should also integrate the functions supported by these species (Cummins 1974, Hooper *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006). Functional diversity aims to answer to this need of integrative view of diversity (Tilman *et al.* 1997, Diaz and Cabido 2001, Petchey and Gaston 2006) by taking into account species characteristics, which include, among others, morphological, phenological, behavioral, physiological as well as life history traits (Violle *et al.* 2007) in diversity measurements. Several components of functional diversity can be used to describe assemblage structure (Mason *et al.* 2005, Mouchet *et al.* 2010). In particular, functional divergence has been used to understand in which extent environment can act as filter on the continental species pool to lead to local assemblages (*e.g.* Ingram and Shurin 2009). At large scale, important functional dissimilarity (over-dispersion of traits) between species might indicate high habitat diversity, which is likely linked to ecology niche availability. Functional dissimilarity between species might thus indicate that each species occupies a particular niche (*e.g.* a specific type of local habitat), that is niche differentiation is occurring (Grime 2006). On the other hand, high functional similarity between species (underdispersion of traits) can suggest that environmental conditions act as a strong filter on species selecting only species with particular adaptive traits allowing them to persist in particular environmental conditions (Webb *et al.* 2002). Dispersion measures distance between species and thus indi-

cates in what extent species trait values are distant from the mean trait value (*i.e.* intermediate value). Overdispersion indicates that trait values of species are grouped near the extremes (*i.e.* far from the mean) while underdispersion suggest trait value of species mainly distributed around the mean trait values. Quantification of functional diversity relies on several methodological choices (Petchey and Gaston 2006). A central issue when studying functional diversity through the use of a multivariate index is the choice of biologically relevant functional traits (Leps *et al.* 2006, Lefcheck 2016). First, the selection will be based on the availability of data and/or the possibility to gather information about these traits on the field. Then, one should select traits only if they are biologically relevant in the particular context of the considered ecological question. Indeed, functional diversity is a combination of the diversities of each individual trait and while some of the considered traits can be restricted to a very narrow range of values (*i.e.* low diversity regarding those traits or trait convergence), other could take a wide range of values (*i.e.* high diversity concerning those traits or trait divergence). By associating all these traits in a single diversity measure, for which the range of taken values by co-occurring species can be highly trait-specific, one could (and likely would) blur spatial patterns of functional diversity. It now appears necessary to decompose the currently known spatial patterns and mechanisms structuring functional diversity trait by trait to deepen our understanding of these global patterns and their determinants (Ingram and Shurin 2009, Astor *et al.* 2014).

A dichotomy based on the function they support has been proposed to classify functional traits : the alpha and the beta niche (Ackerly and Cornwell 2007). Traits related to resource use and thus the coexistence of species within the as-

semblage compose the alpha niche (Ackerly and Cornwell 2007) while traits linked to environmental requirements allowing species to inhabit in a particular system and reproduction define the beta niche (Ackerly and Cornwell 2007). While the processes which may structure alpha trait dispersion (such as competition, niche differentiation) occur at fine scale (*e.g.* Kraft and Ackerly 2010), beta trait dispersion might be structured according the dominant large-scale environmental gradients (*i.e.* environmental filtering; Ackerly and Cornwell 2007). Among these main environmental gradients some of them are known to explain the balance between under- and over-dispersion at large scale.

Climate (historical as well as contemporary) is a key factor determining spatial patterns of trait dispersion (*e.g.* Ordonez and Svenning 2015, 2016, Shiono *et al.* 2015) even if the direction of the influence might vary according the considered trait. For instance, (Swenson *et al.* 2012) found strong climatic effects on trait dispersion either positive and negative. Similarly, urbanization and land use have been showed to structure trait dispersion across space (*e.g.* Forrest *et al.* 2015, Bregman *et al.* 2016). On the other hand, non-native species spread result in community reorganization (Vitousek *et al.* 1997) which ultimately is likely to lead to modification of trait dispersion within colonized assemblages. The impact of non-native species on trait dispersion may depend on the considered trait (*i.e.* alpha or beta trait). In terms of resource requirements (*i.e.* beta niche), alien species might have similar characteristics than native species (Diez *et al.* 2008, Thuiller *et al.* 2010). Their establishment would lead to decrease in beta trait dispersion. On the contrary, non-native species should have different alpha traits to avoid niche overlapping with native species (Schaefer *et al.*

2011, Strauß *et al.* 2016), leading to increase in alpha trait dispersion.

In the current study, we studied trait dispersion patterns of stream fish assemblage at continental scale. We used traits such as trophic position expected to be over-dispersed since it is linked to resource use (*i.e.* alpha niche; Astor *et al.* 2014, Troia and Gido 2015). Other traits linked to beta niche, especially locomotion-related and reproductive traits (Astor *et al.* 2014, Troia and Gido 2015) are expected to be under-dispersed since they are likely to be mainly filtered by environmental conditions. Moreover, to better understand the observed pattern of dispersion for each trait, we linked trait dispersion with climatic and human-related gradients. Finally, we explored the effect of non-native species on these trait dispersion patterns.

Material and methods

Fish and traits data

Freshwater fish occurrence records in 290 European river basins were compiled from published data on species lists at the river-basin scale. Only river basins with at least 5 fish species were kept for analyses. We used a dataset of 5 quantitative functional traits in relation with feeding diet (trophic position), life history strategies (fecundity and egg diameter) and dispersion (body length and swimming factor). A detail of these traits with their different modalities is presented in Table X. The functional dataset results from a compiling of literature information all over Europe. The completeness of trait information varied among trait (from 97 to 40% of species with trait values). Consequently, we used from 285 to 290 river basins and a pool from 167 to 402 species de-

pending on the considered trait.

River catchment descriptors

We described each river basin in terms of climatic, geo-morphological and anthropogenic features. Five climatic variables were extracted from the WorldClim database (Hijmans *et al.* 2005) : mean annual temperature (TEMP), total annual precipitation (PREC), seasonality of temperature (TSEAS), seasonality of precipitation (PSEAS) and the percent of surface covered by ice during the last glacial maximum (LGM). Regarding to geo-morphological factors, the area of river basin (AREA) was extracted from CCM2 database (Vogt *et al.* 2007) and elevation range (ELE) from HYDRO1k database available from the U.S. Geological Survey. Anthropogenic features were described using variables extracted from the Global Land Cover Network (GLCN) database (artificial areas, cultural areas, forest and shrub - herb areas) and the density of population extracted from the HYDE 3.0 database for each basin (Klein Golde-wijk *et al.* 2011). To reduce the multidimensionality of anthropogenic variables, we performed a Principal Component Analysis (PCA) on land-use and population density variables and kept the first axis (accounting for 38.4 % of the total variability and strongly positively correlated to density of population, artificial and cultural areas) to obtain a synthetic variable (HUM) describing the intensity of human activities. Finally, we quantified the proportion of non-native species (NNS) for each European river basin using (Kottelat and Freyhof 2007).

Index of trait dispersion and null models

To assess trait dispersion, we computed Mean Pairwise Distance (MPD, Webb *et al.* 2002) based on functional dendrogram (Petchey and Gaston 2002, Mouchet *et al.* 2008) for each trait

separately and then based on all traits. Because non-native species can influence the patterns of trait dispersion, we did the analysis once considering all co-occurring species in assemblages (including non-native species; contemporary assemblages) and once only based on native co-occurring species (*i.e.* before non-native species introductions; historical assemblages). Most of the diversity indices, including dispersion indices, are dependent of species number (ref). In order to obtain unbiased indices, we used null models. We randomized 999 times the complete trait matrix (*i.e.* including non-native species) and computed MPD for each randomization. Then, we computed Standardized Effect Size (SES) of MPD for each trait and each basin as follows : $SES = \frac{(obs - mean_{rand})}{sd_{rand}}$, *obs* being the observed MPD and *rand* being the vector of 999 random MPD. Standardized Effect Size of MPD are the opposite of the NRI, proposed by Webb *et al.* 2002. Positive values of SES indicate over-dispersion of the considered trait while negative values indicate under-dispersion. To determine if a SES differed significantly from the random expectation, we used the distribution of the 999 random MPD for each basin. An observed MPD higher to the 98 percentile or lower to the 2 percentile of this distribution was significant.

Statistical analyses

To determine in what extent trait dispersion was influenced by the consideration of non-native species, we used Spearman correlation tests between contemporary and historical SES. Then, to identify the potential drivers of the observed spatial patterns, we performed linear models with each index separately as the response variable and environmental descriptors as explanatory variables. We checked for spatial autocorrelation using Moran's I (Fan and Myint 2014). We chose

the structure of spatial autocorrelation by fitting semi-variograms and took spatial autocorrelation into account in all the models. All the analyses were performed separately on the native fauna and on the entire assemblages.

All statistical analyses were performed with R software version 3.2.1 (R Core Team 2017). Models were performed with nlme package and the autocorrelation structure has been assessed with gstat package.

Results

Spatial patterns of trait dispersion

Over-dispersion was the main observed pattern regarding body length (BL) (Table B.1) even if few basins presented significant positive SES values (Table B.1). Under-dispersion for this trait was observed for few basins in Scandinavia, North-Europe, Spain and France with high value of under-dispersion in Rhône basin (Fig. B.1) but none of these negative SES values were significant (Table B.1). For egg diameter (ED), under-dispersion was mainly observed in large basins (Table B.1) but a North-South gradient was described with over-dispersion reported in basins from Northern Europe (Fig. B.1). Regarding fecundity trait (FE), over-dispersion was mostly observed with high rate of significance of positive SES values and an increase of over-dispersion from North to South of Europe (Fig. B.1, Table B.1). For swimming factor (SW), except for some basins, we observed a South-North gradient of dispersion with over-dispersion near the Mediterranean Sea and under-dispersion in the Northern continental areas (Fig. B.1), with higher significance of positive SES values in comparison with negative SES values. Regarding trophic position (TP), under-dispersion

was mainly observed in Europe except in small basins around Mediterranean Sea (especially in Italy, Greece and Turkey) where over-dispersion was noticed (Table B.1 and Fig. B.1). Even if no clear spatial pattern was observed regarding all the traits together (Fig. B.1.), over-dispersion seemed to be more often observed than under-dispersion (Table B.1).

Relations between SES calculated on historical assemblages and SES calculated on actual assemblages including non-native species showed significant positive relations for all traits (R^2 ranging from 0.78 to 0.88, all $p < 0.001$) (Fig. B.2). Nevertheless, non-native species led to a global decrease of SES values and thus, over-dispersion, for fecundity (FE) and swimming factor (SW). On the contrary, we observed an increase of SES values, and consequently a decrease of under-dispersion, for egg diameter (ED) (Fig. B.2). This modification of SES values when non-native species are considered was not observed for body length (BL) and trophic position (TP) (Fig. B.2).

Effects of environmental drivers on the patterns of trait dispersion

Globally, environmental gradients can have an effect on dispersion patterns and, for some traits, a shift from one pattern of dispersion to another along the gradient of one environmental factor is observed (Fig. B.3.). Some differences were also observed between actual and historical assemblages even if the slope of the relation was the same (Table E.1, Fig. B.3).

Regarding historical assemblages, linear mixed models showed significant positive effect of AREA, LGM, TEMP and RSEAS on SES of MPD calculated on fecundity whereas a negative effect of TSEAS was observed (Table E.1). Concerning egg diameter, the results showed a negative ef-

fect of TEMP, TSEAS, RSEAS and specific richness and we observed a switch from over-dispersion to under-dispersion for TEMP and TSEAS on both actual and historical assemblages (Table E.1, Fig. B.3). A positive effect of LGM on SES of MPD calculated for egg diameter was observed (Table E.1).

For body length, a negative effect of TSEAS and a positive effect of specific richness and LGM were noticed whereas swimming factor was only positively influenced by RSEAS and negatively by specific richness and TSEAS. Last of end, we observed a positive effect of ELE, TEMP, TSEAS and RSEAS on trophic position. It is especially true for the relation of TEMP and TSEAS on trophic position (Fig. B.3) for which the pattern observed turned from under-dispersion to no dispersion pattern.

Concerning the actual assemblages including non native species, globally, similar results were observed even if few effects appeared and others were not observed anymore. No effect of human use was observed on all traits. Finally, the rate of non-native species had an influence on locomotion and life history traits with a negative effect observed on body length and fecundity and a positive one noticed for egg diameter (Table E.1, Fig. B.3).

Discussion

Our study is one of the first to show evidence of spatial variation in dispersion for individual trait in animals at such large scale since we observed simultaneous under-dispersion and over-dispersion for one given trait. This difference in dispersion pattern can be in part explained by global environmental variables as a change of dispersion pattern was observed along different envi-

ronmental gradients. These patterns of dispersion also vary in function of the considered trait, which raises the question of the significance of multivariate dispersion index such as MPD calculated over several traits and regularly documented in studies.

Spatial and among trait variation in patterns of dispersion

While previous studies found a large predominance of trait convergence for several traits (Astor *et al.* 2014), our results are not in agreement with this finding since convergence and divergence were both observed among traits, highlighting non congruence in dispersion among functional traits. We found strong spatial patterns of dispersion for studied traits, especially regarding life history traits (egg diameter and fecundity) and dispersion-related morphology (swimming factor) with an increase of dispersion values from south to north for egg diameter and swimming factor but, on the contrary, a decrease of dispersion values from south to north for fecundity. For this trait, even if under-dispersion was mainly observed in the Mediterranean areas, it seems that all the watersheds near to the sea were over-dispersed, suggesting that coastal watersheds presented higher variability for this trait, likely because of the presence of diadromous species with profile body adapted to marine environment and consequently high swimming factors. Few studies were interested in the question of spatial variation of dispersion of several traits at a global continental scale. Only two other studies were interested in the question of the dispersion of traits (Ingram and Shurin 2009, Astor *et al.* 2014) but at a very local scale where they found a decrease in dispersion, regarding several morphological and diet traits with latitude (Ingram and Shurin 2009). Due to this difference in geographical scale, our results

are hardly comparable with theirs, but appears as complementary. Our study also demonstrated among-trait variation. We expected traits linked to resource use such as trophic position to be over-dispersed since linked to the coexistence of species within the assemblage whereas traits linked to locomotion and life history were expected to be under-dispersed since these traits are likely to be filtered by environment. Our results do not corroborate this hypothesis, contrary to what was found in snails, but at local scale (Astor *et al.* 2014). Astor *et al.* 2014 found pronounced under-dispersion in traits driven by environmental filtering whereas they did not show evidence of over-dispersion for traits linked to diet or body size. In our study, over-dispersion was mainly observed for fecundity whereas under-dispersion was mainly noticed for egg diameter, trophic position and swimming factor, traits from alpha and beta niches. As previously said, our work took place at a larger scale, where traits are more likely to be driven by strong environmental gradients, which could explain functional redundancy, even for traits linked to resource use. On the contrary, we showed high dissimilarity for fecundity trait with a strong over-dispersion all over Europe. The different patterns observed between fecundity and egg diameter was surprising since a trade-off is known between these two traits in several taxa of vertebrates (Power *et al.* 2005, Räsänen *et al.* 2008, Morrongiello *et al.* 2012, Closs *et al.* 2013) and consequently, similar patterns of dispersion were expected. This absence of congruence between dispersion patterns for these two traits suggests that the trade-off between fecundity and egg size is not observed for studied fish species and considered basins, which is corroborated by the absence of relation between these two traits ($\rho = -0.09$, $p = 0.26$).

Our results showed different patterns bet-

ween univariate indices and multi-traits index and suggest that multi-traits indices can present a biased view of dispersion patterns. Until now, current studies about dispersion focused on a single index value calculated on several functional traits. Even if this approach is informative, this information remains partial. Our results highlight the necessity of an approach involving several functional traits so as to understand the structure of assemblages, suggesting that functional clustering can be observed for some traits whereas dissimilarity can be noticed for others, which could not be apprehended by a global measure of dispersion. Especially, artefactual averaged strategies could appeared from a multivariate approach since species do not usually exhibit extreme values for all traits but rather some trade-offs. For instance, a species can present the maximal value for a first trait while it shows minimal value for a second one, both being summarize by the multivariate index which will show intermediate value. By using univariate index, one can disentangle these averaging artefacts from actual intermediate strategy. Moreover, our results also highlighted that spatial patterns of dispersion can vary in function of considered traits. For instance, it is peculiarly true for reproductive traits where we found opposite patterns of spatial dispersion, suggesting that environmentally constraining areas can differ in function of the traits considered.

Abiotic and biotic determinants of dispersion patterns

Although environmental drivers of dispersion are trait-dependent, our results highlight the global importance of elevation range, contemporary climatic conditions as well as historical climatic conditions in structuring trait dispersion patterns.

Among geo-morphological factors, elevation range seems to highly influence the patterns of dispersion for all studied traits. We observed an increase of trait divergence from areas with low elevation range to areas with high elevation range, likely due to more habitat diversity in regions with high elevation range. More a basin is diversified in terms of environmental conditions, more different strategies are expected. Some previous studies have already highlighted the importance of the elevation gradient on global patterns on diversity and stability of ecosystems with either positive (e.g. Garcia-Lopez *et al.*, 2012; Matono *et al.*, 2014; Melo *et al.*, 2009) or negative effects (e.g. Bahram *et al.*, 2012; Frenzel *et al.*, 2016) but none on trait dispersion. Surprisingly, no effect of area was noticed on traits, probably since area can be considered as a proxy of several factors such as habitat diversity or specific richness which could influence dispersion negatively as well as positively depending on traits.

Concerning climatic conditions, our results highlighted the importance of the effect of temperature mean and seasonality but also precipitation seasonality on trait dispersion patterns. An increase of dispersion with the mean temperature was observed for fecundity and trophic position whereas a decrease was observed for egg size. Globally, a negative relationship between seasonality of temperature and dispersion of traits was noticed while a positive relationship was observed between seasonality of precipitation and dispersion of traits, except for egg size for which the relation was negative. Consequently, this suggests trait convergence in thermally unstable environments and trait divergence in hydrologically unstable environments, except for egg size where underdispersion (*i.e.* convergence) was noticed. These results are in agreement with one previous study

on plants which put in evidence either positive or negative influence of temperature seasonality on dispersion of traits, depending on the considered trait (Shiono *et al.* 2015). Contrary to our expectations, both divergence and convergence could be occurred at climatically unstable environments. Under such environments, trait divergence might occur since several strategies enable organisms to cope with important climatic variations. However, trait convergence might also be observed since several species can select a unique optimal strategy so as to respond to one type of pressure. The climatic history suggests that past climatic events such as glaciation events led to mass extinctions and had consequently a negative impact on diversity (Oberdorff *et al.* 1997, Tedesco *et al.* 2005) by decreasing functional richness, functional evenness but increasing functional divergence or dispersion (Schleuter *et al.* 2012). Our results are in agreement with this hypothesis since an increase in dispersion with the percentage of ice cover during the last glaciation event was observed for reproductive traits suggesting trait divergence in areas exposed to strong glaciation episodes and trait convergence in refuge areas. Refuge zones could have acted as traps for functionally redundant species during glaciation episodes. If the effect of historical glaciation has been put in evidence on functional diversity indices in stream fishes (e.g. Jacquemin and Pylon, 2011), no study focused on the influence of this driver on the dispersion of each traits separately.

Although several studies showed the impact of human activities on functional diversity (Tschardtke *et al.* 2008, Flynn *et al.* 2009, D'agata *et al.* 2014), we did not notice effect of human-related land use on spatial patterns of trait dispersion. This result can be due to the fact that we

worked at large spatial scale and that the use of land cover as a proxy of urbanization and anthropogenic activities do not seem to be sufficiently precise in comparison with climatic drivers. On the other hand, the presence of non-native species led to an absence of dispersion pattern highlighting that non-native species had a, albeit weak, negative effect on dispersion patterns for some traits and that non-native species are likely occupying empty niches for this trait. Nevertheless, the patterns observed in analyses including or not non-native species were strongly correlated suggesting that non-native species did not drastically modify global spatial patterns of trait dispersion.

Acknowledgments

EDB lab was supported by 'Investissement d'Avenir' grants (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025; TULIP, ref. ANR-10-LABX-41). JC was supported by ONEMA.

References

- Ackerly, D. D., and W. K. Cornwell. 2007. A trait-based approach to community assembly : partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* 10 :135–145.
- Astor, T., J. Strengbom, M. P. Berg, L. Lenoir, B. Marteinsdóttir, and J. Bengtsson. 2014. Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. *Ecology and Evolution* 4 :2090–2102.
- Bahram, M., S. Polme, U. Koljalg, S. Zarre, and L. Tedersoo. 2012. Regional and local patterns of ectomycorrhizal fungal diversity and community structure along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forests of northern Iran. *New Phytologist* 193 :465–473.
- Bregman, T. P., A. C. Lees, H. E. A. MacGregor, B. Darski, N. G. de Moura, A. Aleixo, J. Barlow, and J. A. Tobias. 2016. Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 283 :20161289.
- Closs, G. P., A. S. Hicks, and P. G. Jellyman. 2013. Life histories of closely related amphidromous and non-migratory fish species : a trade-off between egg size and fecundity. *Freshwater Biology* 58 :1162–1177.
- D'agata, S., D. Mouillot, M. Kulbicki, S. Andréfouët, D. R. Bellwood, J. E. Cinner, P. F. Cowman, M. Kronen, S. Pinca, and L. Vigliola. 2014. Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current Biology* 24 :555–560.
- Diez, J. M., J. J. Sullivan, P. E. Hulme, G. Edwards, and R. P. Duncan. 2008. Darwin's naturalization conundrum : dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters* 11 :674–681.
- Fan, C., and S. Myint. 2014. A comparison of spatial autocorrelation indices and landscape metrics in measuring urban landscape fragmentation. *Landscape and Urban Planning* 121 :117–128.
- Flynn, D. F. B., M. Gogol-Prokurat, T. Nogeire, N. Molinari, B. T. Richers, B. B. Lin, N. Simpson, M. M. Mayfield, and F. DeClerck. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12 :22–33.
- Forrest, J. R. K., R. W. Thorp, C. Kremen, and N. M. Williams. 2015. Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology* 52 :706–715.
- Frenzel, M., J. Everaars, and O. Schweiger. 2016. Bird communities in agricultural landscapes : What are the current drivers of temporal trends? *Ecological Indicators* 65 :113–121.
- Garcia-Lopez, A., E. Mico, and E. Galante. 2012. From lowlands to highlands : searching for elevational patterns of species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica. *Diversity and Distributions* 18 :543–553.
- Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities : Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17 :255–260.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25 :1965–1978.
- Ingram, T., and J. B. Shurin. 2009. Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast Pacific rockfish assemblages. *Ecology* 90 :2444–2453.
- Jacquemin, S. J., and M. Pyron. 2011. Impacts of past glaciation events on contemporary fish assemblages of the Ohio River basin. *Journal of Biogeography* 38 :982–991.
- Klein Goldewijk, K., A. Beusen, G. van Drecht, and M. de Vos. 2011. The HYDE 3.1 spatially explicit database of human-induced global land-use change over the past 12,000 years. *Global Ecology and Biogeography* 20 :73–86.
- Kottelat, M., and J. Freyhof. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat.
- Kraft, N. J. B., and D. D. Ackerly. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80 :401–422.
- Lefcheck, J. S. 2016. piecewiseSEM : Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7 :573–579.
- Leps, J., F. De Bello, S. Lavorel, and S. Berman. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities : practical considerations matter. *Preslia* 78 :481–501.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, and J. B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. *Oikos* 111 :112–118.

- Matono, P., J. M. Bernardo, A. M. Costa, and M. Ilheu. 2014. Fish Response to Anthropogenic Pressures in Temporary Streams : The Importance of Environmental Drivers. *River Research and Applications* 30 :1281–1295.
- Melo, A. S., T. F. L. V. B. Rangel, and J. A. F. Diniz-Filho. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32 :226–236.
- Morrongiello, J. R., N. R. Bond, D. A. Crook, and B. B. M. Wong. 2012. Spatial variation in egg size and egg number reflects trade-offs and bet-hedging in a freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* 81 :806–817.
- Mouchet, M. A., S. Villéger, N. W. H. Mason, and D. Mouillot. 2010. Functional diversity measures : an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules : Functional diversity measures. *Functional Ecology* 24 :867–876.
- Mouchet, M., F. Guilhaumon, S. Villéger, N. W. H. Mason, J.-A. Tomasini, and D. Mouillot. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* 117 :794–800.
- Oberdorff, T., B. Hugueny, and J.-F. Guegan. 1997. Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of Biogeography* 24 :461–467.
- Ordóñez, A., and J.-C. Svenning. 2015. Geographic patterns in functional diversity deficits are linked to glacial-interglacial climate stability and accessibility. *Global Ecology and Biogeography* 24 :826–837.
- Ordóñez, A., and J.-C. Svenning. 2016. Strong paleoclimatic legacies in current plant functional diversity patterns across Europe. *Ecology and Evolution* 6 :3405–3416.
- Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5 :402–411.
- Power, M., J. B. Dempson, J. D. Reist, C. J. Schwarz, and G. Power. 2005. Latitudinal variation in fecundity among Arctic charr populations in eastern North America. *Journal of Fish Biology* 67 :255–273.
- R Core Team. 2017. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Räsänen, K., F. Söderman, A. Laurila, and J. Merilä. 2008. Geographic variation in maternal investment : acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis*. *Ecology* 89 :2553–2562.
- Schaefer, H., O. J. Hardy, L. Silva, T. G. Barraclough, and V. Savolainen. 2011. Testing Darwin's naturalization hypothesis in the Azores : Predicting invasiveness in the Azores. *Ecology Letters* 14 :389–396.
- Schleuter, D., M. Daufresne, J. Veslot, N. W. H. Mason, C. Lanoiselee, S. Brosse, O. Beauchard, and C. Argillier. 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography* 21 :1083–1095.
- Shiono, T., B. Kusumoto, R. Maeshiro, S.-J. Fujii, L. Göetzenberger, F. de Bello, and Y. Kubota. 2015. Climatic drivers of trait assembly in woody plants in Japan. *Journal of Biogeography* 42 :1176–1186.
- Strauß, A., F. Guilhaumon, R. D. Randrianaina, K. C. Wollenberg Valero, M. Vences, and J. Glos. 2016. Opposing Patterns of Seasonal Change in Functional and Phylogenetic Diversity of Tadpole Assemblages. *PLOS ONE* 11 :e0151744.
- Swenson, N. G., B. J. Enquist, J. Pither, A. J. Kerkhoff, B. Boyle, M. D. Weiser, J. J. Elser, W. F. Fagan, J. Forero-Montaña, N. Fyllas, N. J. B. Kraft, J. K. Lake, A. T. Moles, S. Patiño, O. L. Phillips, C. A. Price, P. B. Reich, C. A. Quesada, J. C. Stegen, R. Valencia, I. J. Wright, S. J. Wright, S. Andelman, P. M. Jørgensen, T. E. Lacher Jr, A. Monteagudo, M. P. Núñez-Vargas, R. Vasquez-Martinez, and K. M. Nolting. 2012. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America : Functional trait biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 21 :798–808.
- Tedesco, P. A., T. Oberdorff, C. A. Lasso, M. Zapata, and B. Hugueny. 2005. Evidence of history in explaining diversity patterns in tropical riverine fish. *Journal of Biogeography* 32 :1899–1907.
- Thuiller, W., L. Gallien, I. Boulangeat, F. De Bello, T. Münkemüller, C. Roquet, and S. Lavergne. 2010. Resolving Darwin's naturalization conundrum : a quest for evidence : Resolving Darwin's naturalization conundrum. *Diversity and Distributions* 16 :461–475.
- Troia, M. J., and K. B. Gido. 2015. Functional strategies drive community assembly of stream fishes along environmental gradients and across spatial scales. *Oecologia* 177 :545–559.
- Tscharntke, T., C. H. Sekercioglu, T. V. Dietsch, N. S. Sodhi, P. Hoehn, and J. M. Tylianakis. 2008. Landscape Constraints on Functional Diversity of Birds and Insects in Tropical Agroecosystems. *Eco-*

logy 89 :944–951.

Vitousek, P. M., C. M. D’Antonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks. 1997. Introduced species : a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21 :1–16.

Vogt, J., P. Soille, R. Colombo, M. L. Paracchini, and A. de Jager. 2007. Development of a pan-European River and Catchment Database :121–144.

Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck, and M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33 :475–505.

Figures

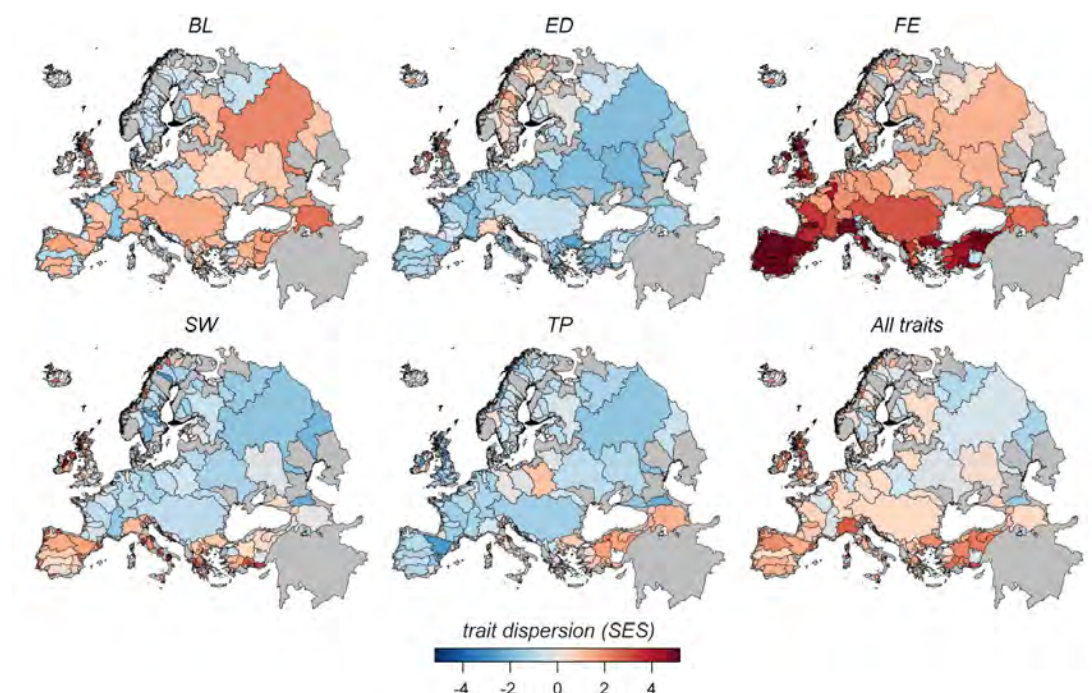


FIGURE B.1 – Spatial patterns of standardized effect sizes of mean pairwise distances calculated on native species only for 5 traits : body length (BL), egg diameter (ED), fecundity (FE), swimming factor (SW) and trophic position (TP) and the MPD based on all traits.

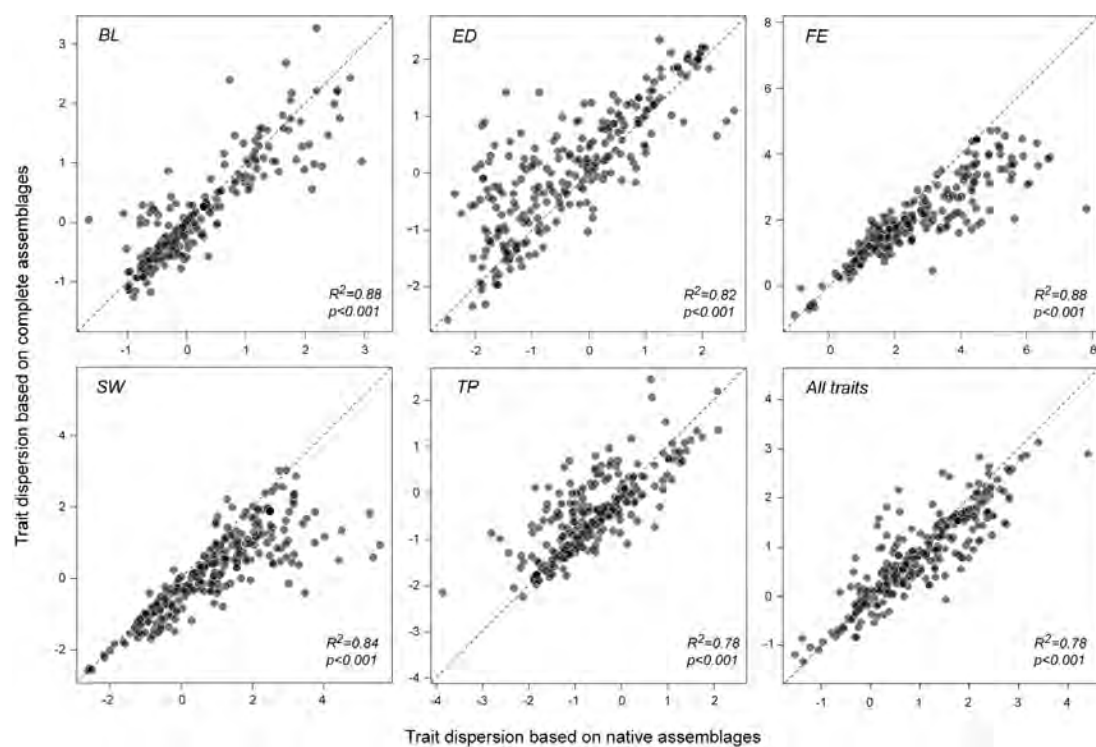


FIGURE B.2 – Correlations between SES calculated on native species only and SES calculated on entire assemblages for body length (BL), egg diameter (ED), fecundity (FE), swimming factor (SW), trophic position (TP) and SES based on all the traits.

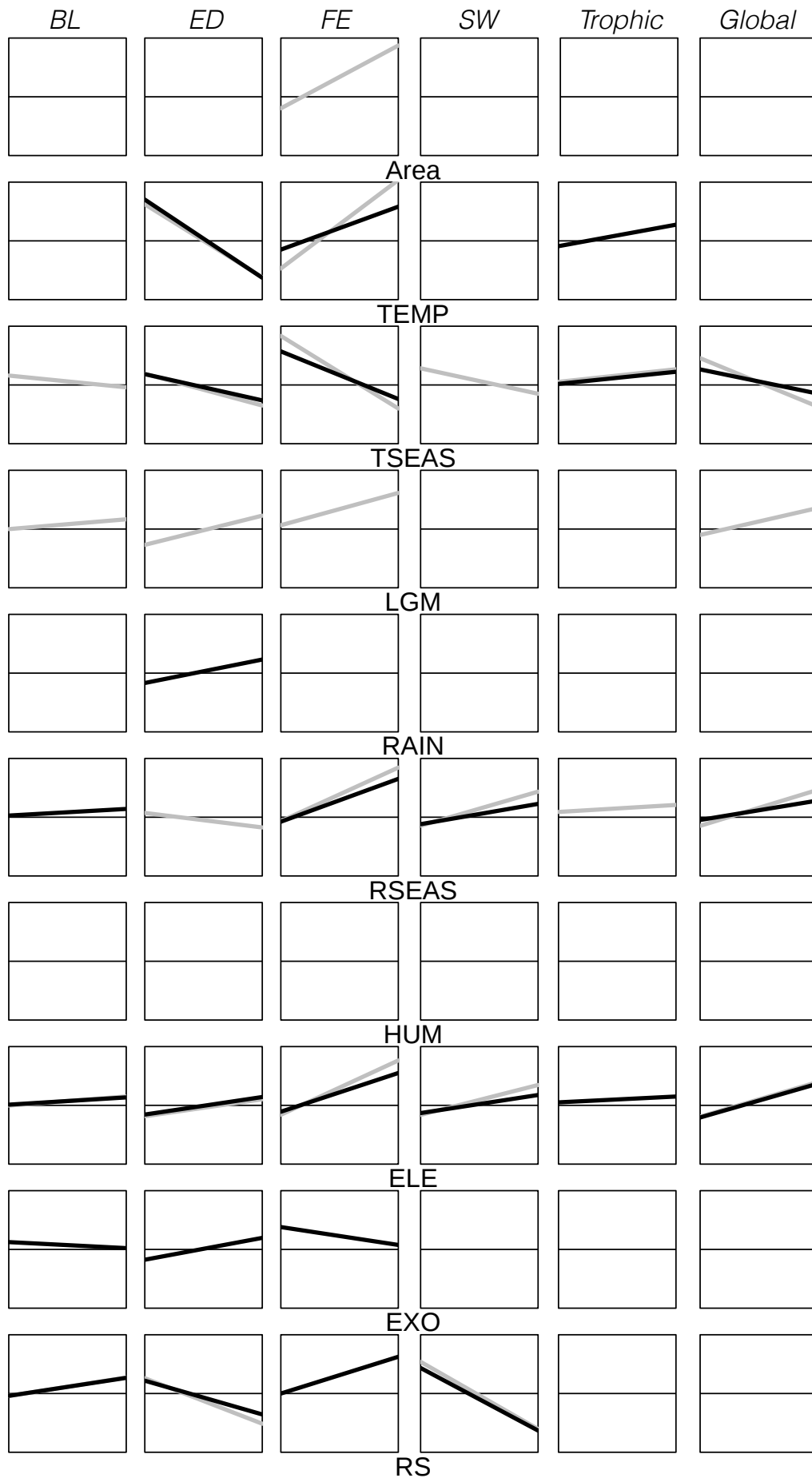


FIGURE B.3 – Relation between dispersion indices on traits and each environmental driver. Red lines refer to complete assemblages whereas grey lines refer to native species assemblages. The horizontal black line corresponds to $y = 0$.

Tables

		BL	ED	FE	SW	TP	All traits
Native community	Overdispersion	110 (7)	106 (7)	248 (50)	194 (26)	54 (1)	239 (22)
	Underdispersion	147 (0)	157 (16)	8 (0)	83 (3)	205 (11)	51 (0)
Entire community	Overdispersion	121 (4)	154 (9)	278 (46)	164 (12)	80 (1)	240 (12)
	Underdispersion	167 (0)	154 (9)	278 (46)	164 (12)	80 (1)	240 (12)

TABLEAU B.1 – Number of basins for which SES were positive (*i.e.* over-dispersion) or negative (*i.e.* under-dispersion) and the percent of significant positive and negative SES (in brackets) among all basins for each trait as well as the SES based on all traits.

		log(AREA)	TEMP	TSEAS	LGM	RAIN	RSEAS	log(ELE)	HUM	EXO	RS
Native	BL	0,021	0,027	-0,221	0,223	0,062	0,057	0,189	-	-	0,410
	ED	-0,084	-0,621	-0,269	0,249	0,095	-0,123	0,145	-	-	-0,387
	FE	0,535	0,753	-0,617	0,275	-0,046	0,456	0,462	-	-	-0,173
	SW	-0,058	0,228	-0,217	-0,046	0,090	0,290	0,254	-	-	-0,572
	TP	-0,013	0,262	0,266	-0,041	-0,063	0,210	0,155	-	-	-0,057
	Global	0,032	0,110	-0,411	0,229	0,052	0,306	0,295	-	-	-0,099
Entire	BL	-0,001	-0,011	-0,062	0,037	0,012	0,056	0,062	-0,010	-0,051	0,153
	ED	-0,034	-0,665	-0,224	0,114	0,200	-0,022	0,149	0,009	0,186	-0,287
	FE	-0,078	0,366	-0,406	0,113	-0,045	0,365	0,330	-0,020	-0,152	0,313
	SW	-0,098	0,232	-0,052	-0,041	0,123	0,172	0,154	0,055	-0,052	-0,533
	TP	0,053	0,183	0,103	-0,008	-0,038	0,029	0,049	-0,030	0,010	0,037
	Global	-0,143	0,118	-0,206	0,135	0,055	0,165	0,287	-0,003	0,024	0,054

TABLEAU B.2 – Coefficient estimates from linear mixed models on SES of diversity metrics calculated on native and entire communities. Environmental variables were log-transformed when the distribution was not Gaussian. (AREA : Area, TEMP : Temperature, TSEAS : Seasonality of temperature, LGM : Ice cover during the last glaciation event, RAIN : Rainfall, RSEAS : Seasonality of rainfall, ELE : Elevation range, HUM : Human use, EXO : Exotic rate).

Tell me what do you look like and I tell you how you live : morphology is a good indicator of ecological strategy for stream fish

En préparation

Côte Jessica*, Kuczynski Lucie*, Grenouillet Gaël

Abstract

Biodiversity is a multifaceted concept and it is now well-known that functional diversity has to be studied so as to deepen our understanding of the spatial patterns of diversity. Nevertheless, functional diversity remains difficult to characterize. In several taxa, most of the studies used morphological traits as proxy of functional traits. However, in what extent morphology is good surrogate of functional trait has rarely been acknowledged. In this study, we used morphological and ecological traits databases based on literature compilation so as to test if morphological traits can be considered as good indicators of ecological traits in stream fish on almost 300 sites all over France. We first computed a co-inertia analysis between the different traits. We then computed functional indices using morphological and ecological traits to investigate the relation between morphological indices and functional indices based on all functional traits as well as based only of a subset of traits (related to either habitat use, feeding diet or life-history strategy). Our results showed a significant strong relation between morphological and ecological traits databases. We also found a significant relation between indices calculated based on morphological and ecological traits. Considering each type of ecological traits, the results showed strongest relation between morphological and ecological traits related to habitat use than with traits related to feeding and life-history traits. These results suggest that morphology can be used as a good surrogate of functional traits and that is especially true when one wants to investigate functional diversity related to habitat use (*e.g.* in the case of study regarding land-use or habitat degradation impact on diversity). The use of morphological data is a promising way to apprehend functional diversity consider the relative easiness of the gathering such data.

. * Contribution équivalente

Introduction

Functional diversity can be seen as the diversity of ecological traits defined as characteristics influencing individuals' fitness (Violle *et al.*, 2007). It received an increasing attention since the late 80s (Calow, 1987; Tilman *et al.*, 1997), especially to improve our understanding of the relationship between diversity and ecosystem functioning.

But measuring functional traits is not easy and generally time and money consuming. Thus, morphology has been largely used as an indicator of functional traits in many taxa such as birds (Ricklefs, 2012), fish (Arbour and López-Fernández, 2014; Schleuter *et al.*, 2012), mammals (Luza *et al.*, 2015) or plants (Flynn *et al.*, 2009). However, functional traits and a fortiori, functional diversity, encapsulate several components such as feeding strategy, habitat use or life history traits. Some eco-morphological studies showed relations between morphology and one particular aspect of ecological strategy such as habitat use in lizards (Ord and Klomp, 2014; Higham *et al.*, 2015) and fish (Leal *et al.*, 2013) or feeding diet in fish (Ferreira Filho *et al.*, 2014; Berchtold *et al.*, 2015; Machado-Evangelista *et al.*, 2015), bats (Clairmont *et al.*, 2014) or birds (Lisney *et al.*, 2013). Concerning life history traits, even if some studies showed a link between body size and some behaviours such as boldness (Mayer *et al.*, 2016). Overall, the relation between functional traits and morphology is not clear. Although many studies used morphology as a functional trait, many of them neglected the multivariate dimensionality and only one recent study sought to understand the link between morphological diversity and the different facets of functional diversity in plant-frugivorous birds interactions (Dehling *et al.*, 2016). It appears now crucial

to understand the meaning of morphological diversity patterns, especially in the current context of assessment of global change impact on diversity through functional diversity.

A strong statistical link between species morphology and one aspect of ecological strategies does not necessarily mean that a causal and functionally relevant link exists between them since the observed relation can be mainly due to phylogenetic conservatism of these two traits. A strong phylogenetic conservatism means that closely related species shared same ecological traits. Thus, phylogeny allows the understanding of evolutionary processes constraining traits. For instance, two non-conserved correlated traits across phylogeny are likely under the same environmental pressure and one can be used as a biologically relevant indicator of the other. On the other hand, two conserved traits might be correlated while they do not respond to the same environmental gradient which might ultimately result in a poor representation of diversity if one use trait as surrogate for each other.

In the current study, we investigated the link between morphological diversity and three components of ecological traits diversity by using ecological strategy related traits and morphological traits in French stream fish species communities. First, we have focused on species level taking into account phylogenetic conservatism. Then, we have explored the relation between morphology and ecological strategy at the community level while considering the effect of species richness on this relation.

Material and methods

Study species

Fish species abundances from 2006 to 2012 were obtained from the Foundation for Biodiversity Research (FRB). Individuals were collected by using electro-fishing. At each sampling, AFB identified individuals to species level, counted them and released them. Our database contains 41 freshwater French species of fish representative of several fish families. Marine species but also lampreys, identified from FishBase, were removed from database. We worked on a dataset representing 254 sites all over France which are considered as non impacted by human related activities based on hydrological and morphological features to minimize anthropogenic perturbations (*e.g.* change in flow, presence of obstacles; AFB unpublished data). Only sites with at least 5 species were selected and the most recent samplings were kept when multiple samplings were available for the study period.

Ecological traits database

We used 10 categorical traits to describe ecological strategies for the 41 freshwater fish species. These traits were separated in three categories, representative of three different components of ecological strategies : habitat use (rheophily, salinity preference, reproduction habitat and position in the water column), feeding strategy (feeding diet and habitat) and life-history traits (fecundity, spawning time, age of first female maturity, parental care) (Buisson *et al.*, 2013; Olden *et al.*, 2006; Villéger *et al.*, 2013). Each fish species was described compiling available literature for the species, Fishbase data (<http://www.fishbase.org/>) and scientific reports. All these categorical traits

were coded with several modalities.

Morphological traits database

We used 11 quantitative morphological measures so as to calculate 10 morphological ratios (Figure C.1) supposed to be representative of species ecology. We computed ratios in relation with prey detection (number of barbels and relative eye size), prey capture (oral gape position and maxillary length), habitat use (Position in the water column, eye position and body elongation) and swimming abilities (*i.e.* body lateral shape, pectoral fin position, pectoral fin shape, pectoral fin size, caudal peduncle throttling, caudal fin aspect ratio, fin surface ratio and relative fin surface) (Villéger *et al.*, 2008). These morphological traits were calculated from pictures of several adult individuals and an averaged value per species was used.

Statistical analysis

All analyses were performed with R (R Core Team 2013).

Multi-traits analyses

We first computed a principal component analysis

(PCA) on morphological quantitative traits and then a multiple component analysis (MCA) on qualitative functional traits. We realized a global MCA on all functional traits and other ones by separating the three different components of functional diversity : feeding strategy, habitat use and life-history. We used a co-inertia analysis (COIA, Doledec and Chessel, 1994; Dray *et al.*, 2003), library ADE4) to simultaneously analyze common structure in morphological database and global ecological database but also with within-type of ecological strategies dataset. RV coefficient significance was estimated using a permutation test ($n = 999$ permutations; Heo and Gabriel, 1998; Robert and Es-

coufier, 1976), which is a measure of global similarity between the datasets and which is constrained between 0 and 1. The closer it is to 1, higher the similarity between the tables' structure is. We also used Pagel's phylogenetic signal test (library *phylocurve*) so as to estimate the phylogenetic conservatism of positions of species within the multivariate spaces (*i.e.* coordinates of PCA and different MCAs).

Diversity indices Several indices have been proposed to quantify functional diversity (Botta-Dukát, 2005; Petchey and Gaston, 2002; Walker *et al.*, 1999). First, we used three indices from Villéger *et al.* (2008), all constrained between 0 and 1. The functional richness (FRic) represents the proportion of the functional space occupied by all the species of the community. The functional evenness (FEve) represents the regularity of species position and abundances (across the minimum spanning tree linking all species of the community) in the functional space and decreases when abundances and/or functional distances are less equally distributed among species. Finally, the functional divergence (FDiv) is the abundance weighted by the mean distance of species to the center of gravity of the occupied volume by the community. High value is obtained when abundance is mainly associated with extreme trait values. Last of end, a fourth index, the quadratic entropy of Rao (Rao, 1982), was used (library *ape*) since it represents a combination of functional richness and dispersion and it incorporates abundances of species. These four indices can be used to assess functional diversity since they are independent and thus measure different and complementary components of functional diversity. For each community, we computed species richness and four commonly used indices based on

functional and morphological traits : FRic, FEve, FDiv (Villéger *et al.*, 2008) and Rao's quadratic entropy corrected according to Jost, 2007. FRic, FEve and FDiv were computed using the function *MultidimFD* from Villéger and the quadratic entropy of Rao was computed with the function written by De Bello *et al.*, 2011 which integrates the Jost's correction. Since some of these indices are dependent on species richness (*e.g.* FRic), we used the residuals from the regression between species richness and each index to compare functional and morphological trait-based indices using Spearman's correlations.

Results

Multi-traits analyses

Significant phylogenetic signal has been found for both morphological and functional space coordinates ($\text{Lambda} = 0.754$, $p = 0.001$; $\text{Lambda} = 0.269$, $p = 0.001$ respectively), especially habitat use traits ($\text{Lambda} = 0.472$, $p = 0.004$). No significant value was observed for feeding ($\text{Lambda} = 0.170$, $p = 0.44$) and life-history traits ($\text{Lambda} = 0.248$, $p = 0.06$). This phylogenetic signal is illustrated Figure C.2. For instance, regarding morphological space, Cypriniform species were placed on the negative part of the axis 1 and characterized by high oral gape, eye size, caudal fin aspect ratio and caudal peduncle throttling (Figure C.1a, e). Salmoniform species were located near the zero value on axis 1 and mainly characterized by high maxillary length and high caudal fin ratio whereas Percomorph species were distributed all along the axis 1. Moreover, concerning feeding diet, both Cypriniforms and Percomorphs were globally linked to benthivorous feeding habitat (FH1) whereas Salmoniforms were characterized by invertivorous

feeding diet (FD2). Concerning habitat use, salinity was the main driver of differences between Salmoniforms and Cypriniforms. Regarding life-history traits, Cypriniforms were mainly correlated to negative values for axis 1 and positive ones for axis 2 and consequently, characterized by high fecundity (FE3), no protection of eggs (PC1), female maturity at 3-4 years (MA3).

Co-inertia analysis

The co-structure between the two tables was strongly significant ($p = 0.001$, Table C.1) for all groups of ecological traits (global, habitat, feeding and life-history traits), with a percentage of explained variance upper to 60 % for all groups by the two first axes. RV coefficient was the highest for global data ($RV = 0.41$), then feeding diet ($RV = 0.35$) and same values were found for habitat and life history traits ($RV = 0.28$) (Table C.1). Globally, morphological variables linked to prey capture (*i.e.* maxillary length and oral gape position) were strongly negatively correlated to axis 2 of co-inertia analysis (Figure C.3d), whereas variables related to position in the water column (*i.e.* eye position and body elongation) were positively correlated to this axis (Figure C.3d). Swimming variables (*i.e.* pectoral fin size, caudal peduncle throttling, caudal fin aspect ratio and pectoral fin position) were correlated to axis 1. Prey detection was well represented on the both axes since eye size was correlated to axis 1 and barbell number to axis 2 (Figure C.3). Regarding ecological traits, freshwater species with low female maturity, invertivorous, demersal and benthivorous were located on the positive part of the axis 1 (Figure C.3c) whereas pelagic species found with medium female maturity and low parental care were on the negative part (Figure C.3c). Species with high female maturity (MA5) or with a carnivorous or piscivorous

feeding diet (FD2, FD5) or freshwater brackish-marine species (SA4) were placed on the negative part of axis 2 (Figure C.3c). On the contrary, species with low female maturity (MA1), long spawning time (ST2), limnophilic, benthopelagic and omnivorous were placed on the positive part of this same axis (Figure C.3c). The high co-structure between the two datasets is illustrated by the Figure C.3a which globally shows, for each species, short distance between the position of the species on morphological and ecological spaces, except for some species such as *Cobitis taenia* (Cota), *Lepomis gibbosus* (Legi) and *Alburnus alburnus* (Alal).

Diversity indices

Spearman's correlations between diversity indices calculated on morphological and functional indices for global data showed significant positive relations for all indices, regardless species richness was taken account or not (Table C.2, Figure C.4). For habitat use, all the regressions were positively significant (Table C.2, Figure C.4). For feeding traits, the regressions were all significant except for FRic when richness effect was not taken into account (Table C.2). Finally, concerning life-history traits, all the relations were significant except for FDiv, for which no significant relation was observed on raw and residuals data. (Table C.2, Figure C.4).

Discussion

Our study highlights that morphological traits can be used as indicators of other ecological traits (*e.g.* habitat use, feeding and life-history strategies) at the species level as well as the community level. These findings were still true when we removed potential bias due to phylogenetic

conservatism in traits or species richness.

According to what was found by Dehling *et al.*, 2016 in birds species, our results suggest a strong link between morphology and global functional strategies at the species level. They are also in agreement with previous studies which found a link between diet and morphological features such as size and orientation of mouth, position of eyes or gut length (Hugueny and Pouilly, 1999; Farré *et al.*, 2013; Lisney *et al.*, 2013; Clairmont *et al.*, 2014; Ferreira Filho *et al.*, 2014; Berchtold *et al.*, 2015; Machado-Evangelista *et al.*, 2015) or between morphology and habitat (Leal *et al.*, 2013; Ord and Klomp, 2014). Our study also revealed a strong relation between life-history traits and morphological ones suggesting that morphological traits also reflected life-history strategies in freshwater fish. This study is one of the first to put in evidence a link between morphology and so many life-history traits. Farré *et al.*, 2013 showed a relation between morphology and several functional traits with two traits related to life-history (spawning period and life span), the relation they observed being mostly driven by functional traits related to habitat and feeding diet. Our results also demonstrated a strong phylogenetic signal in morphological and ecological strategies among species. Thus, closely related species were functionally similar while distantly related species differed greatly in terms of ecological strategy. This conclusion is in agreement with the concept of ecological niche conservatism (Wiens *et al.*, 2010). Cyprinids species, which represent the most abundant family, are characterized by several combinations of functional traits, still a global signal is observed. Siluridae and Ictaluridae, which are very close in the phylogenetic tree, also present strong similarities in morphological and ecological traits. We also identified a functional group composed

of Salmonidae, Esocidae and Percidae, which are three old closely-related families, characterized by an important maxillary length and oral gape, but also piscivory and pelagism strategies. Differently, Dumay *et al.*, 2004 showed a weak congruence between phylogenetic position and functional traits linked to diet and habitat in lagoon fish species from coastal lagoons in south of France and recommended to integrate life-history traits in the characterization of functional groups. Our results also confirm the importance of taking into account life-history traits in this characterization. Here, we demonstrated the congruence between morphology and several component of ecological attributes (*i.e.* feeding and life-history traits) even when the phylogenetic conservatism has been taken into account.

At the community level, we also found that geometric morphology indices are useful to measure the ecological diversity of fish. Previous studies found similar results on other indices at a smaller scale (*e.g.* Farré *et al.*, 2013; Lombarte *et al.*, 2012; McClain *et al.*, 2004). Richness (expressed using FRic) based on morphological traits was strongly related to specific richness calculated on other ecological traits, whatever the considered type of traits (*i.e.* habitat use, feeding characteristics, life history traits or all categories). Our results also showed that species' abundances are as evenly distributed in the morphological space as other traits in the ecological space, regardless of the category of traits is considered. Thus, not surprisingly, morphological dissimilarity, estimated by the quadratic entropy of Rao, was strongly correlated to ecological traits for each trait category. Nevertheless, divergence, expressed using FDiv, in morphological space was not always representative of the divergence in ecological traits space, especially in life-history traits space. Gene-

rally, study of traits diversity at community scale implies to take into account species richness. Indeed, higher number of species in a community involves more different ecological strategies within the community (Ricklefs, 2010), even if, at a certain point, new species would likely be redundant in terms of ecological traits (*i.e.* functional saturation, (Campbell *et al.*, 2011; Dumay *et al.*, 2004). By removing specific richness effect from the correlations, we still found positive relations between indices from morphological and other ecological traits, except for richness in feeding related traits and divergence in life-history traits (as it was previously observed in correlations taking into account specific richness). This suggests that congruence between morphological diversity and traits diversity are not only driven by species richness but by a biologically relevant link between the shape and the strategy of species. The lack of relation observed for the richness in feeding related traits can be explained by the low number of traits used to construct the feeding related trait space (*i.e.* 2 traits : feeding diet and feeding habitat). Nevertheless, given the strong relationship

we found between functional and morphological indices, and species richness, it seems that studied communities had not reach functional saturation. It implies that indices are strongly dependent of the species richness, in agreement with previous works (*e.g.* Micheli and Halpern, 2005; Pease *et al.*, 2012; Stelzenmüller *et al.*, 2010). Thus, the number of species appears as an inherent component of diversity patterns, even if two assemblages can be equal in terms of number of species but be different in terms of functional diversity (Mason *et al.*, 2005; Schleuter *et al.*, 2012).

Overall, morphological attributes seem to be a good proxy of ecological strategies for stream fish at the species but also community levels. Indeed, while ecological strategy related traits are money and time consuming and need alive individuals, morphology is far much easier to gather since only one photography per species of interest is needed. However, we showed that this congruence between morphology and ecological strategy is dependent on the ecological strategy to which traits are related.

Acknowledgments

We are indebted to the French National Agency for Water and Aquatic Environment (Onema) for providing fish data. EDB lab was supported by 'Investissement d'Avenir' grants (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025; TULIP, ref. ANR-10-LABX-41). We are also grateful to Sebastien Villéger for his help in function coding.

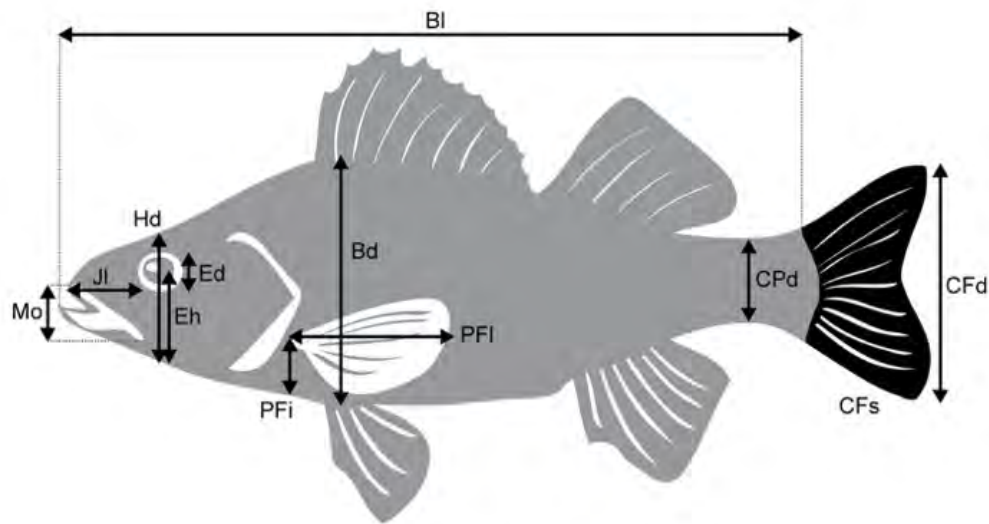
References

- Berchtold, A.E., Colborne, S.F., Longstaffe, F.J., Neff, B.D., 2015. Ecomorphological patterns linking morphology and diet across three populations of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Can. J. Zool.* 93, 289–297. doi :10.1139/cjz-2014-0236
- Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J. Veg. Sci.* 16, 533–540. doi :10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., Laffaille, P., 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Glob. Change Biol.* 19, 387–400. doi :10.1111/gcb.12056
- Calow, P., 1987. Towards a Definition of Functional Ecology. *Funct. Ecol.* 1, 57. doi :10.2307/2389358
- Campbell, M.D., Rose, K., Boswell, K., Cowan, J., 2011. Individual-based modeling of an artificial reef fish community : Effects of habitat quantity and degree of refuge. *Ecol. Model.* 222, 3895–3909. doi :10.1016/j.ecolmodel.2011.10.009
- Clairmont, L., Mora, E.C., Fenton, B., 2014. Morphology, Diet and Flower-visiting by Phyllostomid Bats in Cuba. *Biotropica* 46, 433–440. doi :10.1111/btp.12118
- de Bello, F., Lavorel, S., Albert, C.H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., Janežek, I., Lepš, J., 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity : Intraspecific variability in functional diversity. *Methods Ecol. Evol.* 2, 163–174. doi :10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x
- Dehling, D.M., Jordano, P., Schaefer, H.M., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M., 2016. Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 2015–2444. doi :10.1098/rspb.2015.2444
- Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A., Mouillot, D., 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *J. Fish Biol.* 64, 970–983. doi :10.1111/j.1095-8649.2004.00365.x
- Farré, M., Tuset, V.M., Maynou, F., Recasens, L., Lombarte, A., 2013. Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages
- Ferreira Filho, V.P., Guerra, T.P., Lima, M.C.S., Teixeira, D.F.F., Costa, R.R., Araujo, I.M.S., El-Deir, A.C.A., de Moura, G.J.B., 2014. Ecomorphological patterns with diet of *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Scianidae) in permanent reservoir in northeastern Brazil. *Iheringia Ser. Zool.* 104, 134–142. doi :10.1590/1678-476620141042134142
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.* 12, 22–33. doi :10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
- Heo, M., Gabriel, K.R., 1998. A permutation test of association between configurations by means of the RV coefficient. *Commun. Stat. Part B Simul. Comput.* 27, 843–856.
- Higham, T.E., Measey, G.J., Birn-Jeffery, A.V., Herrel, A., Tolley, K.A., 2015. Functional divergence between morphs of a dwarf chameleon : differential locomotor kinematics in relation to habitat structure. *Biol. J. Linn. Soc.* 116, 27–40. doi :10.1111/bij.12566
- Hugueny, B., Pouilly, M., 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *J. Fish Biol.* 54, 1310–1325. doi :10.1111/j.1095-8649.1999.tb02057.x
- Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88, 2427–2439.
- Leal, C.G., Junqueira, N.T., Santos, H. de A. e, Pompeu, P.S., 2013. Ecomorphological and habitat use variations in *Piabina argentea* (Characiformes, Characidae) from Velhas River basin, Minas Gerais, Brazil. *Iheringia Ser. Zool.* 103, 222–231.
- Lisney, T.J., Stecyk, K., Kolominsky, J., Schmidt, B.K., Corfield, J.R., Iwaniuk, A.N., Wylie, D.R., 2013. Ecomorphology of eye shape and retinal topography in waterfowl (Aves : Anseriformes : Anatidae) with different foraging modes. *J. Comp. Physiol. -Neuroethol. Sens. Neural Behav. Physiol.* 199, 385–402. doi :10.1007/s00359-013-0802-1
- Lombarte, A., Gordo, A., Whitfield, A.K., James, N.C., Tuset, V.M., 2012. Ecomorphological analysis as a complementary tool to detect changes in fish communities following major perturbations in two South African estuarine systems. *Environ. Biol. Fishes* 94, 601–614. doi :10.1007/s10641-011-9966-0
- Machado-Evangelista, M., Henriques Esguicero, A.L., Arcifa, M.S., Alves Pereira, T.N., 2015. Diet and ecomorphology of *Leporinus reticulatus* (Characiformes : Anostomidae) from the upper Rio Ju-

- ruena, MT, Brazil : ontogenetic shifts related to the feeding ecology. *Acta Amaz.* 45, 383–391. doi :10.1590/1809-4392201500551
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118. doi :10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- Mayer, M., Shine, R., Brown, G.P., 2016. Bigger babies are bolder : effects of body size on personality of hatchling snakes. *Behaviour* 153, 313–323. doi :10.1163/1568539X-00003343
- McClain, C.R., Johnson, N.A., Rex, M.A., 2004. Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages. *Evolution* 58, 338. doi :10.1554/03-237
- Micheli, F., Halpern, B.S., 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecol. Lett.* 8, 391–400. doi :10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x
- Olden, J.D., Poff, N.L., Bestgen, K.R., 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the colorado river basin. *Ecol. Monogr.* 76, 25–40. doi :10.1890/05-0330
- Ord, T.J., Klomp, D.A., 2014. Habitat partitioning and morphological differentiation : the Southeast Asian *Draco* lizards and Caribbean *Anolis* lizards compared. *Oecologia* 175, 651–666. doi :10.1007/s00442-014-2921-y
- Pease, A.A., González-DíAz, A.A., Rodiles-Hernández, R., Winemiller, K.O., 2012. Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment : Functional diversity of tropical stream fish assemblages. *Freshw. Biol.* 57, 1060–1075. doi :10.1111/j.1365-2427.2012.02768.x
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.* 5, 402–411. doi :10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x
- Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients : A unified approach. *Theor. Popul. Biol.* 21, 24–43. doi :10.1016/0040-5809(82)90004-1
- Ricklefs, R.E., 2010. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 1265–1272. doi :10.1073/pnas.0913626107
- Robert, P., Escoufier, Y., 1976. A Unifying Tool for Linear Multivariate Statistical Methods : The RV- Coefficient. *Appl. Stat.* 25, 257. doi :10.2307/2347233
- Schleuter, D., Daufresne, M., Veslot, J., Mason, N.W.H., Lanoiselee, C., Brosse, S., Beauchard, O., Argillier, C., 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 1083–1095. doi :10.1111/j.1466-8238.2012.00763.x
- Stelzenmüller, V., Lee, J., South, A., Rogers, S., 2010. Quantifying cumulative impacts of human pressures on the marine environment : a geospatial modelling framework. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 398, 19–32. doi :10.3354/meps08345
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277, 1300–1302. doi :10.1126/science.277.5330.1300
- Villéger, S., Grenouillet, G., Brosse, S., 2013. Decomposing functional beta diversity reveals that low functional beta diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 671–681. doi :10.1111/geb.12021
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. doi :10.1890/07-1206.1
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi :10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Walker, B., Kinzig, A., Langridge, J., 1999. Original Articles : Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function : The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2, 95–113. doi :10.1007/s100219900062
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M., Stephens, P.R., 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology : Niche conservatism, ecology, and conservation. *Ecol. Lett.* 13, 1310–1324. doi :10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x

Figures

Reprendre les légendes et préciser les sous figures. Penser à des titres courts pour la table des figures et la liste des tableaux.



Component	Functional traits	Measure	Relevance
Prey detection	Eye size	Ed / Hd	Visual acuity
	Barbell number	Bbn	Detection of hidden preys
Prey capture	Oral gape position	Mo / Hd	Feeding position in the water column
	Maxillary length	Jl / Hd	Size and strength of jaw
Position in the water column	Eye position	Eh / Hd	Position of fish and/or of its preys in the water column
	Body elongation	Bl / Bd	
Swimming	Body lateral shape	Hd / Bd	Relative depth of the head compared to body
	Pectoral fin position	PFI / Bd	Pectoral fin use for maneuverability
	Pectoral fin size	PFI / Bl	Pectoral fin use for propulsion
	Caudal peduncle throttling	CFd / CPd	Caudal propulsion efficiency through reduction of drag
	Caudal fin aspect ratio	CFd^2 / CFs	Caudal fin use for propulsion and/or direction

FIGURE C.1 – Morphological measures and ratios calculated on individuals from the 41 species (from Villéger *et al.* 2008).

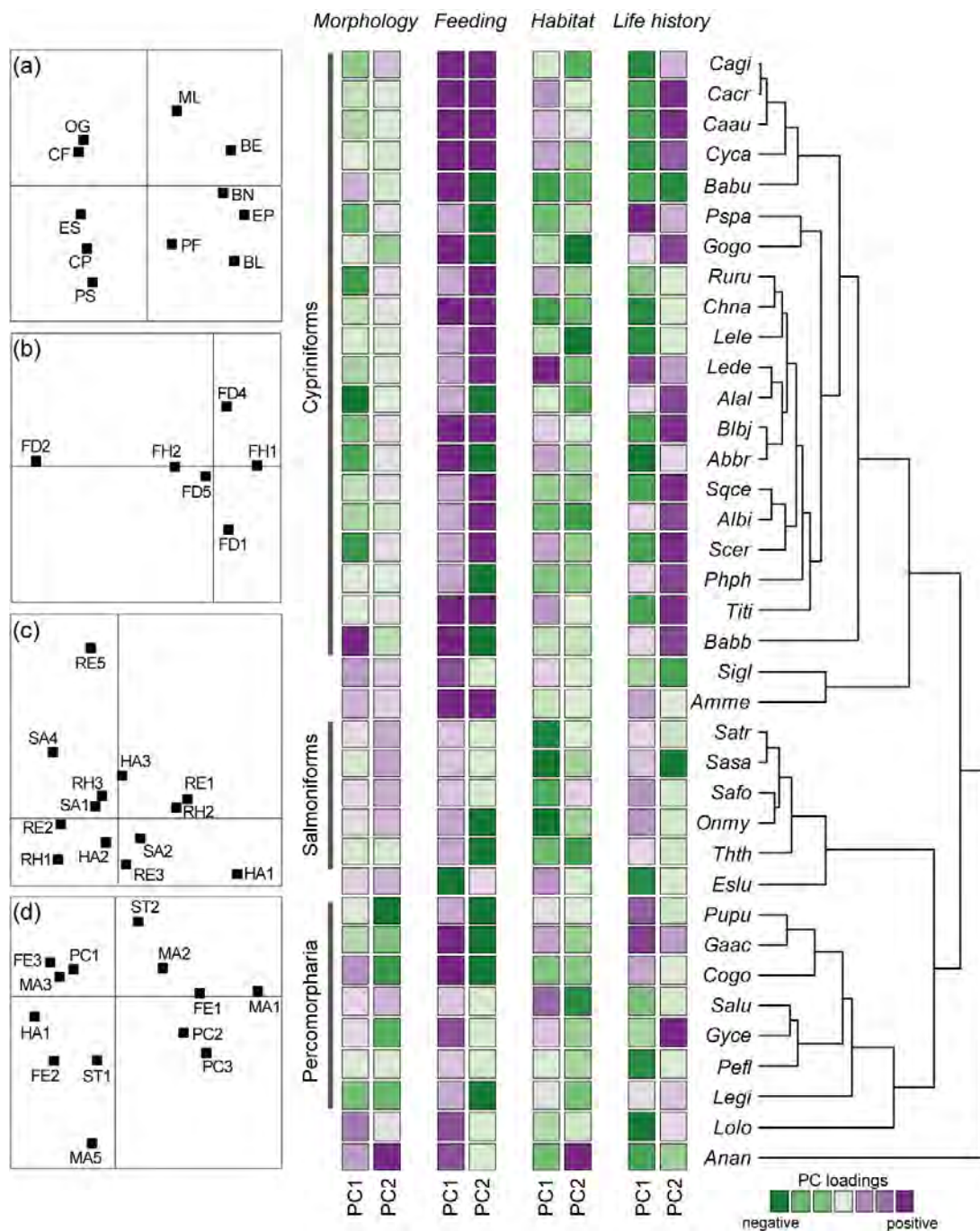


FIGURE C.2 – Phenograms presenting the relation between the coordinates of PCA on morphological traits and MCAs on the three different components of diversity (for the two axes, PC1 and PC2) and phylogenetic tree of species. Green color indicates negative coordinates whereas purple one indicates positive ones. Plot (a) represents the PCA on morphological traits whereas plot (b), (c) and (d) represent the results of the MCA on feeding, habitat and life-history traits respectively.

Abbr : *Abramis brama*; Alal : *Alburnus alburnus*; Albi : *Alburnoides bipunctatus*; Amme : *Ameiurus melas*; Anan : *Anguilla anguilla*; Asas : *Aspius aspius*; Babb : *Barbatula barbatula*; Babu : *Barbus barbus*; Blbj : *Blicca bjoerkna*; Lede : *Leucaspis delineatus*; Rham : *Rhodeus amarus*; Cacr : *Carassius carassius*; Caau : *Carassius auratus*; Cagi : *Carassius gibelio*; Chna : *Chondrostoma nasus*; Cogo : *Cottus gobio*; Cota : *Cobitis taenia*; Cyca : *Cyprinus carpio*; Eslu : *Esox lucius*; Gaac : *Gasterosteus aculeatus*; Gogo : *Gobio gobio*; Gyce : *Gymnocephalus cernua*; Legi : *Lepomis gibbosus*; Leid : *Leuciscus idus*; Lele : *Leuciscus leuciscus*; Lolo : *Lota lota*; Onmy : *Oncorhynchus mykiss*; Pefl : *Perca fluviatilis*; Phph : *Phoxinus phoxinus*; Pspa : *Pseudorasbora parva*; Pupu : *Pungitius pungitius*; Ruru : *Rutilus rutilus*; Safo : *Salvelinus fontinalis*; Salu : *Sander lucioperca*; Sasa : *Salmo salar*; Satr : *Salmo trutta*; Scer : *Scardinius erythrophthalmus*; Sigl : *Silurus glanis*; Sqce : *Squalius cephalus*; Thth : *Thymallus thymallus*; Titi : *Tinca tinca*

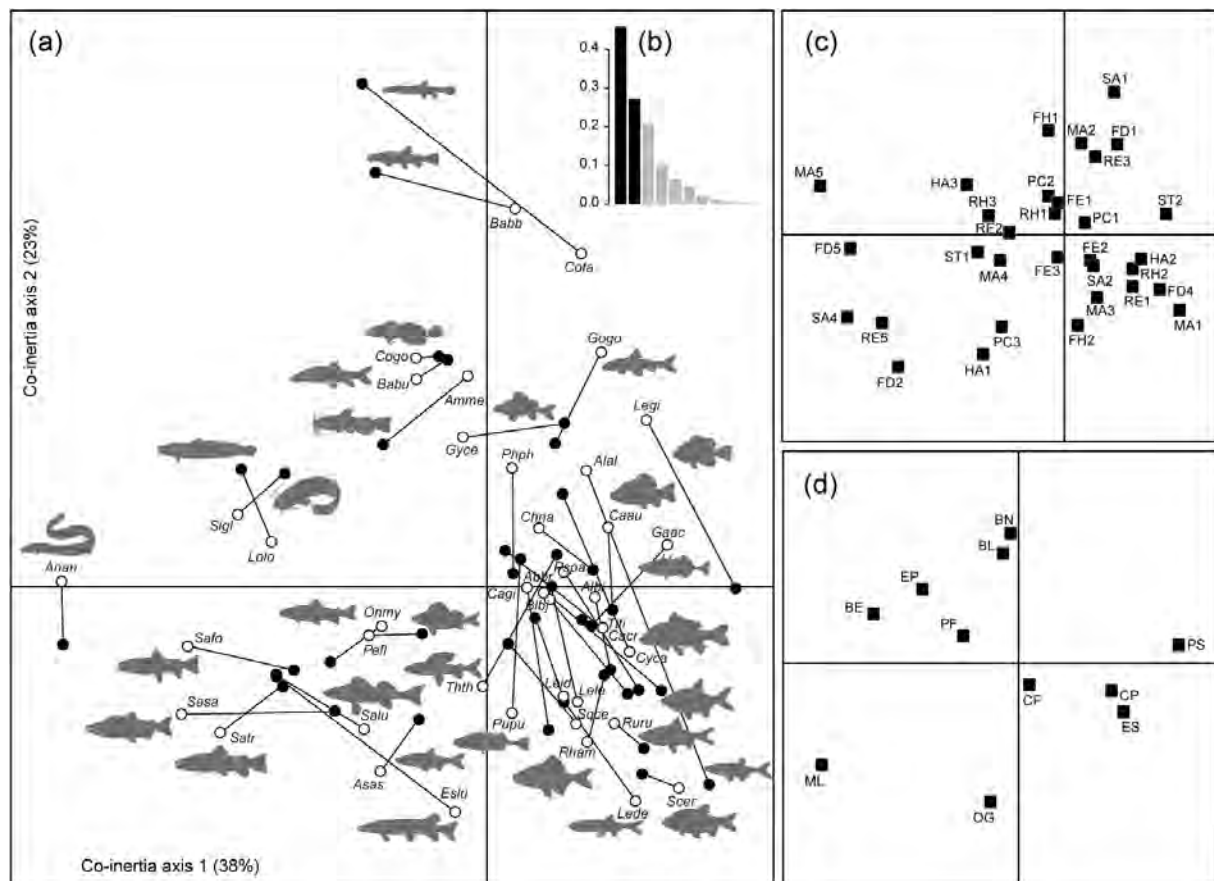


FIGURE C.3 – Results of co-inertia analysis performed on the morphological and ecological traits. (a) Position of the studied taxa on the first and second co-inertia axes, (b) histogram of eigenvalues, (c) position of ecological traits on the first and second co-inertia axes, (d) Position of morphological traits on the first and second co-inertia axes.

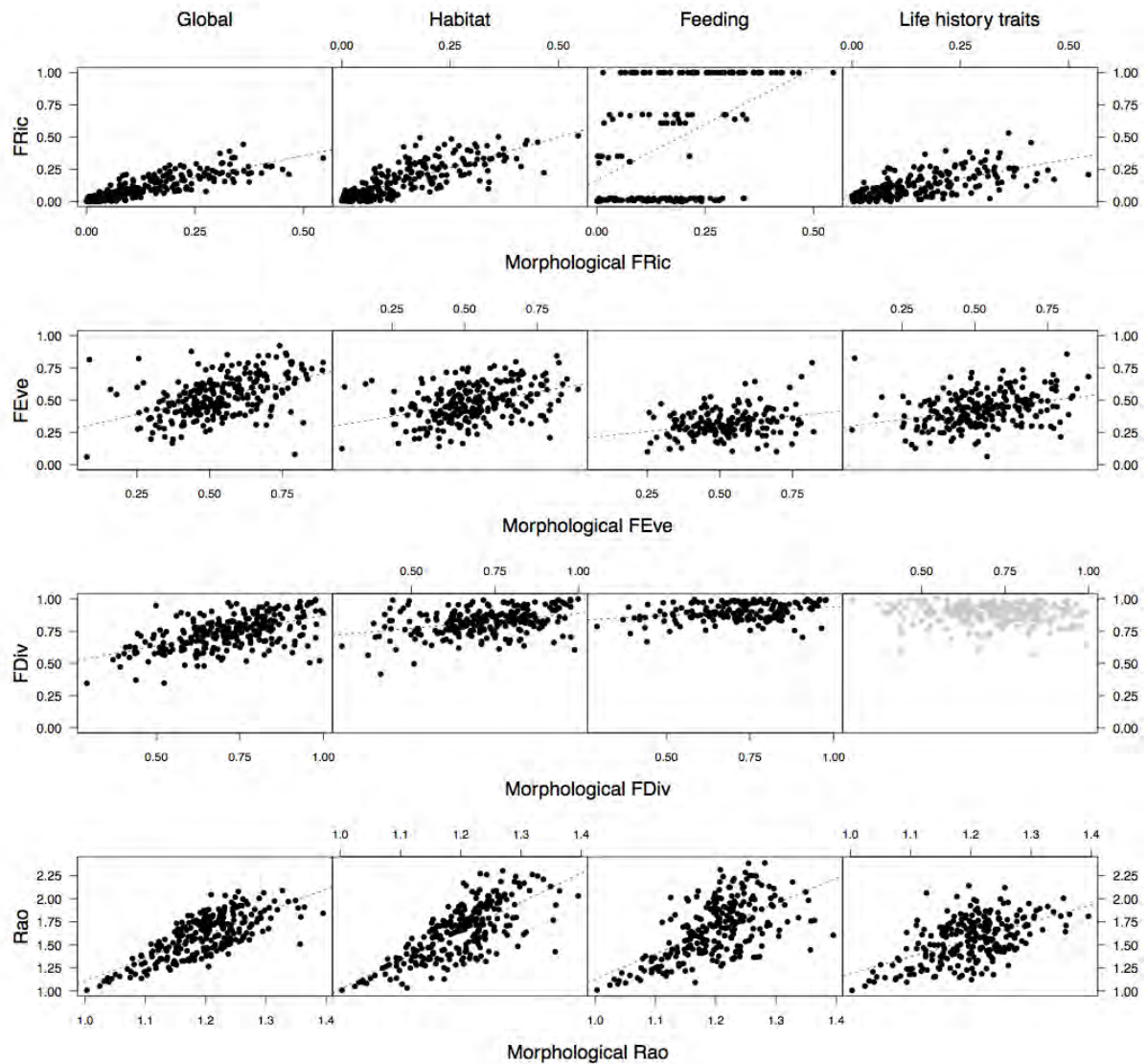


FIGURE C.4 – Correlations between the four indices (FRic, FEve, FDiv, Rao) for ecological and morphological traits. Plots represent the relations between all ecological traits and morphological traits. Among this, we separated ecological traits following three functional diversity components (habitat, feeding and life history). Grey plots indicate non-significant relations whereas black ones indicate significant relations.

Tables

	Eigen values (%)		RV coefficient	<i>p</i>
	1st axis	2nd axis		
Global	0.38	0.23	0.415	0.001
Habitat	0.46	0.27	0.285	0.001
Feeding	0.42	0.39	0.346	0.001
Life history traits	0.39	0.31	0.281	0.001

TABLEAU C.1 – Results of co-inertia analyses. Eigen values indicate the percentage of variance explained by co-inertia analysis. RV coefficients represent vector correlation coefficients (correlation between the two tables) and the *p*-value are the results for permutation tests from co-inertia analysis.

		Global		Habitat		Feeding		Life-history	
		R ²	<i>p</i>	R ²	<i>p</i>	R ²	<i>p</i>	R ²	<i>p</i>
Raw	FRic	0.872	<0.001	0.811	<0.001	0.415	<0.001	0.716	<0.001
	FEve	0.490	<0.001	0.394	<0.001	0.217	0.004	0.353	<0.001
	FDiv	0.534	<0.001	0.325	<0.001	0.252	<0.001	-0.074	0.258
	Rao	0.712	<0.001	0.709	<0.001	0.605	<0.001	0.539	<0.001
Residuals	FRic	0.266	<0.001	0.180	0.005	-0.044	0.562	0.168	0.010
	FEve	0.480	<0.001	0.353	<0.001	0.180	0.018	0.320	<0.001
	FDiv	0.518	<0.001	0.316	<0.001	0.239	0.002	-0.089	0.176
	Rao	0.749	<0.001	0.729	<0.001	0.619	<0.001	0.528	<0.001

TABLEAU C.2 – Results of spearman correlations between morphological and functional indices with (Raw) and without (Residuals) species richness effect. Species richness has been removed by extracting residuals from the linear relation between each index and species richness. Correlations presented in residuals have been done between the residuals from these two relations, globally and for each type of functional groups. R² indicates the correlation coefficient and *p*-value the significance of the test for $\alpha=0.05$. Bold values indicate significant ones.

Concomitant impacts of climate change, fragmentation and non-native species have led to reorganization of fish communities since the 80s

Accepté à Global Ecology and Biogeography

Lucie Kuczynski, Pierre Legendre et Gaël Grenouillet

Abstract

Aim In response to climate change, species distribution shifts resulting from local extinctions, colonizations and variations in population abundances potentially lead to community-level reorganizations. Here, we assess changes over time in stream fish communities, quantify in what extent these changes are attributable to population declines or increases, and identify their main drivers.

Location France.

Time period 1980 – 2012.

Major taxa studied Stream fish species.

Methods We used abundance monitoring data to quantify changes in composition and uniqueness for 332 stream fish communities between a cold historic period (1980 – 1993) and a warm contemporary period (2004 – 2012). Then, we used a model averaging procedure to test the impacts of factors related to climate, land use and non-native species density and their interacting effects in shaping community reorganization.

Results We observed biotic homogenization over time in stream fish communities although some communities experienced differentiation. Changes in composition mainly resulted from population declines and were favoured by an increase in temperature seasonality and in non-native species density. Population declines decreased with fragmentation and changes in non-native species density, while population increases were negatively driven by changes in precipitation and positively by fragmentation. Our results provide evidence that environmental changes can interact with others factors (*e.g.* upstream-downstream, fragmentation intensity) to determine community reorganization.

Main conclusion In the context of global change, fish assemblages reorganizations mainly result from population declines of species. These reorganizations are spatially structured and driven by both climatic and human-related stressors. Here, we emphasize the need to take into account several components of global change since the interplay between stressors might play a key role in the ongoing biodiversity changes.

Introduction

Climate change is a key driver of a large number of idiosyncratic species responses (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014). For instance, distribution change, generally poleward in latitude and/or upward in elevation, is a well-known response to ongoing changes (*e.g.* Perry *et al.*, 2005). Climate change also leads to population responses such as demographic variations which depend on climatic exposure and species sensitivities to those changes (Laidre *et al.*, 2008), and on species abilities to adapt locally (*e.g.* Møller *et al.*, 2008). These changes in species occurrences (*i.e.* local extinctions and colonizations) and in species abundances (*i.e.* population trends) may have significant impacts on the composition of higher organization levels (*i.e.* communities, food webs, ecosystems), potentially leading to novel assemblages, and potentially affecting community dynamics, biodiversity maintenance and ecosystem functioning (Barbet-Massin Jetz, 2015).

A large number of studies have previously investigated changes in assemblage composition, using various indices describing species richness and taxonomic diversity (Magurran, 2004), or more recently integrating trait information across species such as the species' thermal optima averaged within a local community (*e.g.* community temperature index, Devictor *et al.*, 2008). It is now well known that community composition changes are strongly determined by environmental conditions changes such as climate warming, change in precipitation or increased atmospheric CO₂ (*e.g.* Walther *et al.*, 2002; Devictor *et al.*, 2008). However, recent studies have suggested that community shifts were not only due to climate change but depended also on non-climatic components of global change such as land use intensification (*e.g.* Lali-

berté *et al.*, 2010) or non-native species introductions (Chapin *et al.*, 2000). While the individual impact of each driver is fairly understood, ecological responses to multiple changes may differ. For example, Mora *et al.* (2007) found that rotifer population declines were up to 50 times faster when environmental warming, overexploitation and habitat fragmentation were acting together. Finally, the relative contributions of environmental determinants of assemblage dynamics are spatially variable. For instance, Hof *et al.* (2011) shown that main threat to frog diversity was climate change in Africa while it was increased parasitism in Europe.

Because of spatially structured changes in environmental conditions, changes in diversity are unlikely homogeneous across space, leading thus to changes in dissimilarity between communities (*i.e.* beta diversity) over time. Hence, communities may experience either differentiation (increased dissimilarity) or homogenization (decreased dissimilarity). Few studies found taxonomic differentiation (*e.g.* Leprieur *et al.*, 2008) and biotic homogenization seems to be the most common phenomenon (McKinney Lockwood, 1999). This pattern seems to be strongly linked to the ongoing climate change. For instance, Davey *et al.* (2012) showed that the homogenization experienced by bird communities was mainly driven by increased temperatures. However, climate change is not the only driver of community homogenization and anthropogenic factors also play a key role in shaping assemblage reorganization. For instance, McKinney (2006) highlighted that the biotic homogenization of flora as well as fauna throughout the world were strongly linked with the increased urbanization. The introduction of non-native species, largely accepted as a component of human-induced global change (Vitousek *et al.*, 1997), also

leads to homogenized ecological communities. For instance, Winter *et al.*, (2009) suggested that the introductions of non-native plants occurring since AD 1500 induced homogenization of European flora assemblages.

There are a large number of measures associated with the dissimilarity concept (*e.g.* Faith *et al.*, 1987; Koleff *et al.*, 2003). A recently proposed and appealing approach is the decomposition of the global beta diversity into local contributions to beta diversity (LCBD) of each community (Legendre De Cáceres, 2013; Legendre, 2013) in order to obtain a comparative indicator of assemblage uniqueness. The LCBD values for individual communities are computed with reference to all communities in a study, a large LCBD value indicating a community with strongly different composition compared to the average community. Moreover, LCBD values computed for two different systems allow the comparison between these two systems (Legendre De Cáceres, 2013). By looking at how uniqueness changed over time, one can assess the effectiveness of conservation policies. Moreover, temporal changes in LCBD can be used to deepen our understanding in consequences of environmental changes at the community level. However, changes in LCBD do not indicate an absolute change in community structure rather a relative change and thus do not allow to identify the underlying mechanisms leading to these observed changes. On the other hand, Temporal Beta Index (TBI) has been proposed to describe the temporal changes at different communities between two time periods in terms of community composition (Legendre 2015; Legendre Salvat, 2015). The maximum value is obtained when all species present have been replaced between the two surveys. Moreover, this index can be decomposed into gains and losses of species or individuals de-

pending of the type of data (*i.e.* occurrences or abundances) and thus highlights the underlying mechanisms of changes. Thus, the simultaneous use of both indices (*i.e.* change in LCBD and TBI) is complementary since they both inform about temporal changes in community, but while one is relative and indicate changes in uniqueness, the other one is absolute and informs about changes in composition.

Here, we used a dataset derived from a long-term program that monitors stream fish communities across France to investigate changes in diversity over time. Freshwater systems are highly vulnerable to multiple stressors (Jackson *et al.*, 2015) and fish have been suggested to be a good indicator group for multi-stressor situations (Nôges *et al.*, 2015). In the present study, we aimed at (i) quantifying the changes over time in composition and uniqueness of freshwater fish communities and (ii) determining the drivers of these changes and their interplay with spatial structure and habitat fragmentation. Specifically, we used the LCBD and TBI indices, computed over more than 300 resurveyed communities between an historical (1980-1993) and a contemporary (2004-2012) period. Then, we quantified the effects of climatic and non-climatic factors on temporal changes in LCBD and TBI, while accounting for potential interactions among these drivers.

Material and methods

Community data

Fish community data were taken from the database of the French Office national de l'eau et des milieux aquatiques (Onema) database (available online : www.image.eaufrance.fr), where stream reaches were surveyed at location point fol-

lowing a standard electrofishing protocol during low flow months (Poulet *et al.*, 2011). For small streams, fish were captured by wading, mostly by two-pass removal while for larger rivers, samplings were done by boat and by fractional sampling strategies of the different types of mesohabitat (Poulet *et al.*, 2011). Fish were identified to species level, counted and released. Among all surveyed sites, we selected 332 sites that had been visited during two time periods : a historical, cold period (from 1980 to 1993) and a contemporary, warm period (from 2004 to 2012). When one site was surveyed more than once during one period, we selected the sampling occasion that maximized the time interval between the two periods (mean time interval = 20.45 ± 4.85 years). Abundances data were converted into densities (number of individuals per 100 m²) to avoid bias since sampled area of stream differed among sites (mean sampled area = 945 ± 465 m²).

First, to describe beta diversity at the national scale, we used pairwise distances computed from the density data between sites for each time period separately. Then, we decomposed the global beta diversity into LCBD indices (Legendre, 2013). In order to quantify changes in spatial beta diversity through time and especially in uniqueness, we computed the differences between contemporary and historical LCBD values. These changes can be computed since LCBD values are basically distances from an average community and are standardized in this way that the sum is equal to one. The standardization allows to compare LCBD values across systems at different spatial locations but also at different temporal periods (Legendre De Cáceres, 2013). Finally, we estimated temporal changes in community composition using TBI indices (Legendre, 2015). These computation steps are summarized in Fig. D.1.

All distance-based measures (beta diversity, LCBD and TBI) were computed from the percentage difference index (Legendre De Cáceres, 2013), also called the Bray-Curtis dissimilarity in some software. This index varies from 0 (communities are exactly the same) to 1 (communities have no shared species). The use of this dissimilarity allowed us to decompose local TBI values into gains and losses. Considering data vectors y_1 and y_2 corresponding to the multi-species observations at T1 and T2 for a site, a_j is the part of the abundance of species j that is common to the two survey vectors : $a_j = \min(y_{1j}, y_{2j})$ and A is the sum of the a_j values for all species representing the unscaled similarity between two surveys. In addition, b_j is the part of the abundance of species j that is higher in survey 1 than in survey 2 : $b_j = y_{1j} - y_{2j}$ and B is the sum of the b_j values for all species being the unscaled sum of species losses between T1 and T2, added over all species. Finally, c_j is the part of the abundance of species j that is higher in survey 2 than in survey 1 : $c_j = y_{2j} - y_{1j}$ and C is the sum of the c_j values for all species that is the unscaled sum of species gains between T1 and T2, added over all species. Thus, the unscaled dissimilarity is represented by $(B + C)$. The values A , B and C are the building elements of the TBI, $TBI = \frac{B+C}{2A+B+C}$. If occurrence data are used, A , B and C correspond to number of species while if abundance data are used, as in the current study, they correspond to number of individuals. Moreover, gains (C) and losses (B) can be used raw (like in the current study) but also can be standardized by the observed change in order to determine in what extent this change is driven by gains or losses.

Determinants of community changes

Daily climatic data (temperatures and precipitation) were provided by Météo France and extracted since 1965 from the high resolution (8 km by 8 km grid) SAFRAN atmospheric analysis over France (Le Moigne, 2002). For each site, we calculated the annual mean temperature, annual temperature seasonality (100 x standard deviation of temperatures) and annual precipitation. We thus obtained time series for each sampled site beginning the year of the first sampling of the community and ending the year of the second sampling of the community (mean length of climatic time series = 20 ± 5 years). Then we estimated temporal trends in these three climatic variables using Generalized Least Square models to account for temporal autocorrelation with an autocorrelation structure of order 1, and expressed as the slope of the linear regression over the period covering the two sampling events (hereafter TEMP, TSEAS and PREC for temporal trends in annual mean temperature, annual temperature seasonality and annual precipitation, respectively).

The French Land Cover database (European Union – SOeS, CORINE Land Cover, 2006) was used to quantify within each hydrographic zone (*i.e.* SSHYD from BDCARTHAGE) the changes in the percentage of five land-use categories between 1990 and 2006 (*i.e.* urbanized land, cropland, forest and grassland, wetland and water surfaces). We then performed a PCA on these five variables and kept the first two axes as synthetic variables accounting respectively for 45% and 22% of the total variance. The first axis (LC1) was positively correlated with temporal trends of forest and grasslands and with temporal trends of water surfaces and negatively correlated with change in cropland. The second axis (LC2) represented tempo-

ral changes in urban areas and wetlands.

Stream width and distance from the source were extracted from the Theoretical Hydrographic Network (RHT) of streams in France (Pella *et al.*, 2012) for each site. Then we performed a PCA of these two variables and kept the first axis, which explained 96.6% of the variance, and represented the upstream-downstream gradient (G; negative values corresponded to the most upstream sites and positive values to the most downstream sites).

Fragmentation (FRAG) was quantified from the Referential of flow obstacles (ROE; www.sandre.eaufrance.fr/atlascatalogue), which provides flow barriers at the national scale, as the number of dams 10 meters high in each hydrographic zone. This metric allowed us to assess the cumulative effect of dams at large scale on diversity changes. Indeed, Cooper *et al.*, (2016) highlighted the need to consider the cumulative effect of dams along the stream network since few studies investigated the impact of several dams simultaneously (but see Cumming, 2004; Slawski *et al.*, 2008).

Finally, we quantified the changes in non-native fish species densities as the difference in non-native densities (NND) between the two study periods for each site.

**Statistical analyses* To test if there was a biotic homogenization of fish communities in France since the 1990's, we compared beta diversity values (*i.e.* distance matrix for each time period) using a paired Wilcoxon test. We also compared log-transformed LCBD indices during the cold and warm periods using a linear model.

We used a model averaging procedure to assess the effects of multiple drivers on temporal changes in LCBD, TBI and their decomposition into gains and losses. We considered all possible multi-predictor models ($n = 1335$) that included five terms or fewer to avoid over-fitting (Knape de

Valpine, 2011), including first-order interactions only with the two temporally static variables (*i.e.* G and FRAG). We used a Box-Cox transformation for each response variable, previously standardized ($\Delta\text{LCBD} = 1$; $\text{TBI} = 1.5$; $\text{GAIN} = 2$; $\text{LOSS} = -1.5$), the predictors were transformed to z-scores to standardize their slope coefficients () and pseudo- R^2 were calculated for each model following Nagelkerke (1991). We then evaluated the candidate models using the Akaike information criterion weights of each model that we summed from the largest to the smallest until the sum was equal to 0.95. From the selected models, we calculated model-averaged slope coefficients using the Akaike weights of each model (Burnham Anderson, 2002) and associated 95% confidence intervals (Johnson Omland, 2004). For all models, we visually checked that residuals were normally distributed.

We did all the analyses by considering first all species co-occurring in the community and then by considering only native species in order to assess the impact of non-native species on patterns of community changes and drivers of these patterns.

Data from BDCARTAGE, CORINE Landcover database, RHT and ROE were extracted with QGIS 2.6.1 and all statistical analyses were performed with R 3.1.3 (R Core Team 2017). LCBD have been computed with the R software *beta.div* available in the online appendix of Legendre De Cáceres (2013) and TBI have been computed with the R software *TBI* (Legendre, 2015). The Box-Cox transformed was applied with MASS R package and the model averaging procedure has been conducted with MuMIn and AICCMODAVG R packages.

Results

Changes in beta diversity

Beta diversity significantly decreased during the warm period ($P < 0.001$). By comparing historical and contemporary LCBD values, we found that some communities experienced differentiation (*i.e.* historical value higher than contemporary) while homogenization occurred in others (*i.e.* historical value lower than contemporary). No spatial pattern was apparent in temporal changes in LCBD (Fig. D.2a). The TBI were high (mean = 0.62 ± 0.23) and these changes were homogeneously distributed across France (Fig. D.2b). The observed temporal changes in community composition were mainly due to losses of individuals (mean relative importance of loss = 0.65) for which we did not observed any spatial structure (Fig. D.2c).

Drivers of community changes

The model averaging procedure selected 595 models to explain changes in LCBD for which pseudo- R^2 ranged between 0.006 and 0.06. For TBI, gains and losses, 287, 59 and 487 models were selected, respectively. Pseudo- R^2 varied between 0.11 and 0.15 for TBI, between 0.001 and 0.06 for gains and between 0.03 and 0.08 for losses.

Temporal changes in LCBD were mainly driven by the temporal changes in both non-native species density (NND) and temperature seasonality over time (TSEAS) (Fig. D.3a).

Temporal beta index values were positively correlated with temporal changes in temperature seasonality (TSEAS) and with the position along the upstream - downstream gradient (G) (Fig. D.3c). Moreover the effect of change in non-

native species density depended on the position along the upstream-downstream gradient (NND $\times$ G) (*i.e.* stronger impact of non native species density change was observed downstream; Fig. D.3c). After decomposing TBI into gains and losses, gains were negatively correlated to temporal changes in precipitation (PREC) and the interaction between precipitation change and number of dams was significantly positive (FRAG PREC) (Fig. D.3e), revealing that the increase in gains was associated with increased precipitation for sites located in highly fragmented sub-basins (Fig. D.4a). Species losses were positively correlated with the position along the upstream-downstream gradient (G), negatively with the number of dams (FRAG). Moreover, the interaction between the position along the gradient (G) and changes in non-native species density (NND) was significantly positive (Fig. D.3g), revealing that declines in population and change in non-native densities were negatively correlated in headwaters while the relationship reversed (*i.e.* positive relationship) at downstream (Fig. D.4b).

Impact of non-native species

We found strong correlations between indices based on all species and on native species only (R^2 ranged between 0.80 and 0.87). Although spatial patterns were consistent, we found differences in the drivers explaining the indices computed on complete or native communities. Overall, non-native species blurred relationships observed when only native species were considered. For instance, we found that the interaction between changes in non-native species (NND) and fragmentation influencing TBI values was only significant when considering native species only (Fig. D.3d). Similar results were observed for

the influence of temperature seasonality changes (TSEAS) on gains. We also found change in the direction of effect of PREC on gains (Fig 3f) depending on either non-native species were considered or not in the analysis. Finally, changes in non-native densities (NND) had a significant negative influence on losses when considering native assemblages. The interaction between NND and the upstream-downstream gradient (NND $\times$ G) was significantly positive (Fig. D.3h). This result revealed that the relationship between losses and NND was positive downstream while negative in headwaters (Fig. D.4c).

Discussion

Our results revealed an influence of the upstream-downstream gradient structuring community changes. We also found that climate change played a key role in affecting fish communities. Especially, temperature seasonality and precipitation had an influence on temporal changes in uniqueness of assemblages (LCBD) and in their composition. Human-related changes such as fragmentation and changes in non-native species densities were also correlated with community composition changes. We found that these anthropogenic threats were not homogeneous across space and acted in concert with other climatic variables, leading to an important reorganization of freshwater fish communities over time. Finally, although we found relationships between some components of global changes and community changes over time, the goodness-of-fit of our models did not allow the use of these models in order to predict community responses to future changes in environmental conditions. This low goodness-of-fit could have been improved by the integration of more envi-

ronmental factor changes over time such as pollutants, discharge, etc. This finding highlights the importance to take into account the multifactorial aspect of global changes in order to assess community responses.

Spatial structure of the changes in assemblage composition

Population declines since 1980 were stronger in downstream sections of rivers where higher changes in community composition occurred. Two non-exclusive hypotheses could explain this pattern. First, the most important changes observed downstream could result from the fact that downstream sections are the most impacted by human

activities (Meybeck, 1998) and this anthropogenic effect promotes rearrangement of assemblages (McKinney, 2006). On the other hand, upstream sections are less reachable than downstream portions because of the higher number of obstacles acting as geographic barriers between stream sections (Rahel, 2007). Given the spatial structure of fish communities change according the upstream-downstream gradient, it thus appears that downstream sections of rivers are the most susceptible to be affected by global change. Thus it appears that downstream part of streams need to receive priority attention in terms of conservation, in order to reconcile human interests in river exploitation with freshwater diversity sustainability (Dudgeon *et al.*, 2006).

Acknowledgments

EDB lab was supported by 'Investissement d'Avenir' grants (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025; TULIP, ref. ANR-10-LABX-41). 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.

Biosketch

Lucie Kuczynski is a PhD student in the laboratory 'Évolution et Diversité Biologique' (University of Toulouse, France). She is interested in temporal dynamic of assemblages and uses taxonomic, functional and phylogenetic approaches to understand the link between the ongoing global change and community rearrangement.

References

- Barbet-Massin, M. Jetz, W. (2015) The effect of range changes on the functional turnover, structure and diversity of bird assemblages under future climate scenarios. *Global Change Biology*, 21, 2917–2928.
- Blanchet, S., Leprieur, F., Beauchard, O., Staes, J., Oberdorff, T. Brosse, S. (2009) The effect of range changes on the functional turnover, structure and diversity of bird assemblages under future climate scenarios. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 276, 2385–2394.
- Burnham, K.P. Anderson, D.R. (2002) Chapter 2. Information and Likelihood Theory? : A Basis for Model Selection and Inference. *Model Selection and Multimodel Inference*, 49–97.
- Carboni, M., Thuillier, W., Izzi, F. Acosta, A. (2010) Disentangling the relative effects of environmental versus human factors on the abundance of native and alien plant species in Mediterranean sandy shores. *Diversity and Distributions*, 16, 537–546.
- Carvalho, R. A. Tejerina-Garro, F. L. (2014) Environmental and spatial processes : what controls the functional structure of fish assemblages in tropical rivers and headwater stream? *Ecology of Freshwater Fish*, 24, 317–328.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–42.
- Chen, I., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B. Thomas, C.D. (2011) Rapid range shifts of species of climate warming. *Science*, 333, 1024–1026.
- Cooper, A.R., Infante, D.M., Wehrly, K.E., Wang, L. Brenden, T.O. (2016) Identifying indicators and quantifying large-scale effects of dams on fishes. *Ecological Indicators*, 61, 646–657.
- Côté, I.M., Darling, E.S. Brown, C.J. (2016) Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. *Proc. R. Soc. B*, 283.
- Cumming, G.S. (2004) The impact of low-head dams on fish species richness in Wisconsin, USA. *Ecological Applications*, 14, 1495–1506.
- Dalkvist, T., Sibly, R.M. Topping, C.J. (2013) Landscape structure mediates the effects of a stressor on field vole populations. *Landscape Ecology*, 28, 1961–1974.
- Davey, C.M., Chamberlain, D.E., Newson, S.E., Noble, D.G. Johnston, A. (2012) Rise of the generalists : Evidence for climate driven homogenization in avian communities. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 568–578.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. Jiguet, F. (2008) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of The Royal Society - Biological sciences*, 275, 2743–2748.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J. Sullivan, C.A. (2006) Freshwater biodiversity : importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81, 163–82.
- European Union – SOeS, CORINE Land Cover, 2006
- Faith, D.P., Minchin, P.R. Belbin, L. (1987) Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69, 57–68.
- Folke, C., Carpenter, S.R., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. Holling, C.S. (2004) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 557–581.
- Gurevitch, J. Padilla, D.K. (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 470–474.
- Hof, C., Araújo, M.B., Jetz, W. Rahbek, C. (2011) Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature*, 480, 516–519.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2014) IPCC, 2014 : Climate Change 2014 : Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. Geneva, Switzerland.
- Jackson, M.C., Loewen, C.J.G., Vinebrooke, R.D. Chimimba, C.T. (2015) Net effects of multiple stressors in freshwater ecosystems : A meta-analysis. *Global Change Biology*, 22, 180–189.
- Johnson, J.B. Omland, K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 101–108.
- Knappe, J. de Valpine, P. (2011) Effects of weather and climate on the dynamics of animal popula-

tion time series. *Proceedings of The Royal Society B*, 278, 985–92.

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

Laidre, K.L., Stirling, I., Lowry, L.F., Wiig, Ø., Heide-Jørgensen, M.P., Ferguson, S.H. (2008) Quantifying the sensitivity of arctic marine mammals to climate-induced habitat change. *Ecological Applications*, 18, S97–S125.

Laliberté, E., Wells, J.A., Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Veski, P.A., Mayfield, M.M. (2010) Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13, 76–86.

Legendre, P. (2013). R function `beta.div` : Beta diversity computed as $\text{Var}(Y)$. Available online : <http://adn.biol.umontreal.ca/numeralecology/Rcode/>.

Legendre, P. (2015). R function `TBI` : Difference between multivariate observations at T1 and T2. Available online : <http://adn.biol.umontreal.ca/numeralecology/Rcode/>.

Legendre, P., De Cáceres, M. (2013) Beta diversity as the variance of community data : Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16, 951–963.

Legendre, P., Salvat, B. (2015) Thirty-year recovery of mollusc communities after nuclear experimentations on Fangataufa atoll (Tuamotu, French Polynesia). *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 282.

Leprieux, 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.

Leroy-Poff, N., Olden, J.D., Merritt, D.M., Pepin, D.M. (2007) Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 5732–5737.

Magurran, A.E. (2004) *Measuring Biological Diversity*, Blackwell Science, Malden, MA.

Martínez-Abraín, A., Jiménez, J. (2016) Anthropogenic areas as incidental substitutes for original habitat. *Conservation Biology*, 30, 593–598.

McKinney, M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127, 247–260.

McKinney, M.L., Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization : A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 450–453.

Meybeck, M. (1998) Man and river interface : multiple impacts on water and particulates chemistry illustrated in the Seine river basin. *Hydrobiologia*, 373/374, 1–20.

Le Moigne, P. (2002) Description de l'analyse des champs de surface sur la France par le système SAFRAN. 2002, 1–45.

Møller, A.P., Rubolini, D., Lehikoinen, E. (2008) Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 16195–16200.

Mora, C., Metzger, R., Rollo, A., Myers, R. a (2007) Experimental simulations about the effects of overexploitation and habitat fragmentation on populations facing environmental warming. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 274, 1023–1028.

Nagelkerke, N.J.D. (1991) A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, 78, 691–692.

Nöges, P., Argillier, C., Borja, Á., Garmendia, J.M., Hanganu, J., Kodeš, V., Pletterbauer, F., Sagouis, A., Birk, S. (2015) Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters. *Science of the Total Environment*, 540, 43–52.

Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 18–24.

Ormerod, S.J., Dobson, M., Hildrew, A.G., Townsend, C.R. (2010) Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 55, 1–4.

Pella, H., Lejot, J., Lamouroux, N., Snelder, T. (2012) Le réseau hydrographique théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux. *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, 3, 317–336.

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.

Poulet, N., Beaulaton, L., Dembski, S. (2011) Time trends in fish populations in metropolitan France : Insights from national monitoring data. *Journal of Fish Biology*, 79, 1436–1452.

- R Core Team (2017). R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- 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. Olden, J.D. (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, 22, 521–533.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. Margues, C.R. (1991) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation? : A Review. *Conservation Biology*, 5, 18–32.
- Schindler, D.W. (2001) The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58, 18–29.
- Slawski, T.M., Veraldi, F.M., Pescitelli, S.M. Pauers, M.J. (2008) Effects of tributary spatial position, urbanization, and multiple low-head dams on warmwater fish community structure in a Midwestern stream. *North American Journal of Fisheries Management*, 28, 1020–1035.
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S. Villéger, S. (2014) Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 574–584.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M. Westbrooks, R. (1997) Introduced species : A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 1–16.
- Walther, G.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, 389–95.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. Losos, E. (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48, 607–615.
- Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didžiulis, V., Hejda, M., Hulme, P.E., Lambdon, P.W., Pergl, J., Pyšek, P., Roy, D.B., Kühn, I., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didz, V., Roy, D.B., Ku, I., Lambdon, P.W., Pergl, J., Pys, P., Roy, D.B. Kühn, I. (2009) Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 21721–21725.

Figures

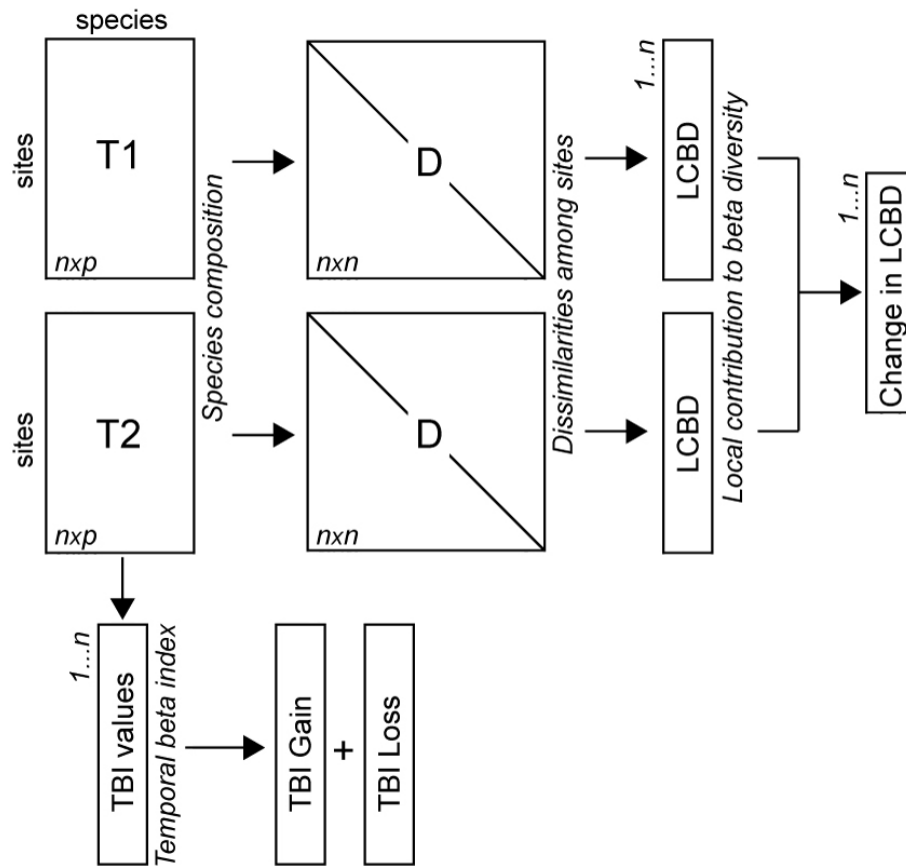


FIGURE D.1 – Methodological approach comparing community data (n sites $\times$ p species) for two time periods, T1 and T2. From these data, we computed a dissimilarity matrix ($n \times n$ sites) for each time period using the percentage of difference index (also called Bray-Curtis dissimilarity). Based on these two dissimilarity matrices, we calculated Local Contribution to Beta Diversity (LCBD) for each time period and finally estimated change in LCBD as $LCBD_{T2} - LCBD_{T1}$. In addition, from community data and using the percentage of difference index, we computed Temporal Beta diversity Index (TBI) which we decomposed into a gain and loss components. The gain and loss are the sum of gained and lost, respectively, individuals over all species present in the community.

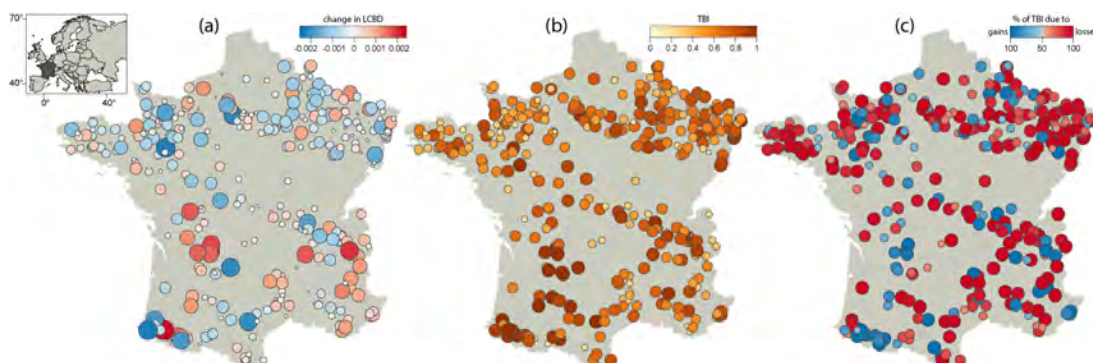


FIGURE D.2 – Map of (a) the temporal changes in local contributions to beta diversity (LCBD), (b) the temporal beta index values (TBI) and (c) the main process leading to change in composition (either losses (red) or gains (blue)).

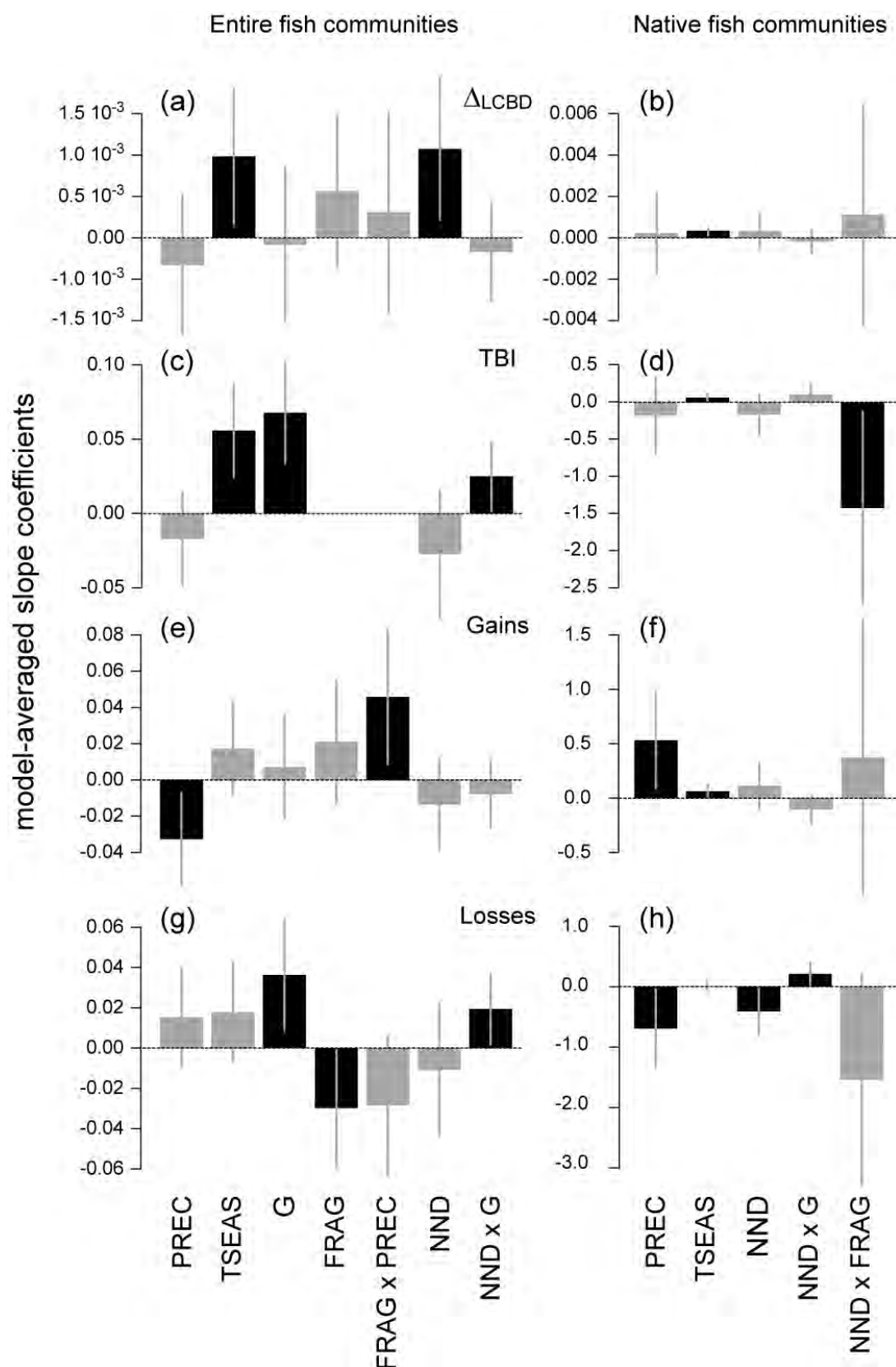


FIGURE D.3 – Results of model averaging for (a-b) changes in local contributions to beta diversity, (c-d) TBI, and components of TBI corresponding to (e-f) gains and (g-h) losses of individuals between the cold and the warm period. Error bars represent 95% confidence intervals of the standardized mean slope coefficients, computed from selected model. Results are presented for indices based on all species (a, c, e, g) and native species only (b, d, f, h). Only significant coefficients (in black) for at least one response variable are shown (PREC : change in annual precipitation, TSEAS : change in temperature seasonality, G : upstream-downstream gradient, FRAG : number of dams, NND : change in non-native species densities).

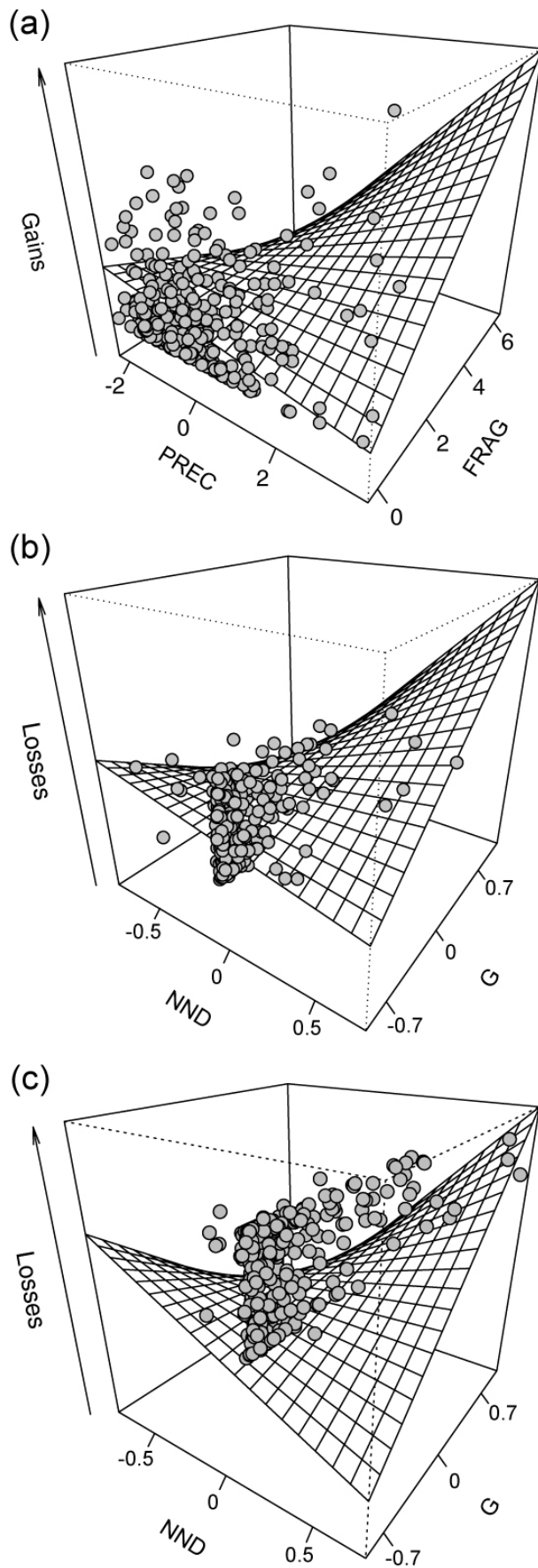


FIGURE D.4 – Role of the strongest interactions between predictors (codes as in Fig. 3) in predicting the relative importance of (a) total gains, (b) total losses and (c) native species losses. The three-dimensional surfaces were drawn from model-averaged slope coefficients and each point represents a community. (PREC : change in annual precipitation, FRAG : number of dams, NND : change in non-native species densities, G : upstream-downstream gradient).

Community disassembly under global change : evidence in favor of the stress dominance hypothesis

Soumis à Global Change and Biology - en révisions

Lucie Kuczynski et Gaël Grenouillet

Abstract

Ecological theory suggests that communities are not random combinations of species but rather the results of community assembly processes filtering and sorting species that are able to coexist together. To date, such processes (*i.e.* assembly rules) have been inferred from observed spatial patterns of biodiversity combined with null model approaches, but relatively few attempts have been made to assess how these processes may be changing through time. Specifically in the context of the on-going biodiversity crisis and global change, understanding how processes shaping communities may be changing and identifying the potential drivers underlying these changes become increasingly critical. Here, we used time series of 460 French freshwater fish communities and assessed both functional and phylogenetic diversity patterns to determine the relative importance of two key assembly rules (*i.e.* habitat filtering and limiting similarity) in shaping these communities over the last two decades. We aimed to (i) describe the temporal changes in the relative influence of assembly rules, (ii) determine to what extent temporal changes in processes assessed through the use of functional and phylogenetic indices were congruent, and (iii) test the relationships between the dynamics of assembly rules and both climatic and biotic drivers. Our results revealed that habitat filtering, though already largely predominant over limiting similarity, became more widespread over time. We also highlighted that phylogenetic and trait-based approaches offered complementary information about temporal changes in assembly rules. Finally, we found that decreased environmental harshness over the study period (especially lower seasonality of temperature) led to a decrease in habitat filtering and that biological invasions increased functional redundancy within communities. Overall, these findings underlie the need to develop temporal perspectives in community assembly studies, as understanding on-going temporal changes could provide new fundamental insights into how communities will respond to future global changes.

Introduction

How, and by which mechanisms, biodiversity will be impacted by global changes across space is a central issue in contemporary ecological studies (Sala *et al.*, 2010; Bellard *et al.*, 2012; Jarzyna Jetz, 2017). While species richness has been largely used to quantify the impact of global changes on diversity (Dornelas *et al.*, 2014), a growing amount of studies highlight the need to incorporate differences between species in diversity measurements (Webb *et al.*, 2002). For this purpose, functional and phylogenetic diversities have been proposed to take into account the variability between the co-occurring species within assemblages (Webb *et al.*, 2002; Lopez *et al.*, 2016). Functional diversity measures trait diversity by integrating species characteristics into diversity measures (Petchey Gaston, 2006) such as physiology, ecology as well as morphology (Violle *et al.*, 2007). On the other hand, phylogenetic diversity quantifies the evolutionary history accumulated by the co-occurring species (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2009). Both functional and phylogenetic diversity are increasingly used to quantify diversity and inform the underlying processes shaping community structure.

It is now widely accepted that communities are not random assemblages of species but are rather structured according to species sorting processes, namely the assembly rules (Diamond, 1975). Two main processes are generally accepted as assembly rules constraining the co-occurrences of species in local assemblages : habitat filtering and limiting similarity (Diamond, 1975; Keddy, 1992). When habitat filtering is the major constraint on community, environmental conditions are hypothesized to act as a filter and select species with specific characteristics that al-

low them to inhabit specific conditions (MacArthur Levins, 1967; Mayfield Levine, 2010). Ultimately, all species able to persist in those environments will show similar traits and overall, at the community level, functional diversity is expected to be low given the number of species because of an important functional similarity between species (Webb *et al.*, 2002). On the other hand, species cannot be too ecologically similar because of niche overlap (Darwin, 1859; MacArthur Levins, 1967). Important niche overlap is likely to result in strong competition between species, ultimately leading to some species outcompeting others. Eventually, only species with dissimilar traits (*i.e.* no niche overlap) will co-occur leading to high functional diversity given the species richness within the assemblage (Webb *et al.*, 2002). These two processes are not mutually exclusive but rather occur simultaneously and the use of diversity measures and null model approaches allow ecologists to assess the balance between the two processes (Gotelli Graves, 1996; Mason de Bello, 2013).

Assembly rules are usually determined by means of either functional or phylogenetic diversity but rarely by the simultaneous use of both facets. Phylogenetic diversity is supposed to be a better surrogate of functional diversity than a given set of traits since phylogeny incorporates the global variability in functional characteristics of species (Gerhold *et al.*, 2015). This approach is supported in the case of phylogenetic conservatism of traits, namely that the more closely related species are, the more they share functional characteristics (Losos, 2008) because they tend to retain ancestral traits (Blomberg *et al.*, 2003). In this particular case of phylogenetic conservatism, temporal trends in both facets should be the mirror of each other and be congruent.

Facing the on-going global changes, many

taxa have experienced distributional shifts (Chen *et al.*, 2011; La Sorte & Jetz, 2012) due to local extinctions and colonizations ultimately resulting in temporal changes in patterns of species co-occurrence as well as in diversity. For instance, Monnet *et al.* (2014) found that bird taxonomic and phylogenetic diversity had increased since 1989 in France. Similarly, Jarzyna & Jetz (2017) highlighted that functional and phylogenetic diversity of birds increased until 2000 and then decreased. Since assembly rules are directly linked to those patterns of diversity, they are likely to be impacted by global changes. However, few studies have been interested in describing and understanding the dynamics of assembly rules, by integrating functional and/or phylogenetic information about species (but see Rooney, 2008; Blois *et al.*, 2013; Li & Waller, 2017), except in the framework of ecological plant successions (Drake, 1991; Li *et al.*, 2016).

Assembly rules are likely linked to environmental conditions. In the mid 90's, Weiher & Keddy (1995) proposed that environmental harshness favors habitat filtering: the stress dominance hypothesis (SDH; Swenson & Enquist, 2007). Although it can be beneficial for some warm-dwelling species (e.g. Edwards, 2011), for a large range of taxa, climate change is related to distributional shifts (Parmesan & Yohe, 2003; Hickling *et al.*, 2006) as well as increased extinction risk (Thomas *et al.*, 2004). These patterns suggest that environmental stress is increasing, partially because of climate change, and likely to be leading to stronger habitat filtering on assemblages. Besides climate change, non-native species might also modify the patterns of diversity as well as the underlying processes. Darwin (1859) proposed two hypotheses regarding the competition between non-native invaders and native communities: Darwin's naturalization conundrum (Diez *et al.*, 2008; Thuiller

et al., 2010). The first hypothesis, Darwin's naturalization hypothesis (DNH), states that successful invasive species will have different characteristics from native species, thus avoiding competition with them and the experience of negative interactions with native enemies such as herbivores or pathogens (Rejmánek, 1999; Liu & Stiling, 2006). If the DNH is verified in a given system, non-native species invasion should lead to an increase in diversity, meaning that competition is increasingly important. On the other hand, successful invasive species could have similar features to native species as pre-adaptations to cope with the environmental conditions of the invaded system (Darwin, 1859; Daehler, 2001; Ricciardi & Mottiar, 2006). This second hypothesis, the pre-adaptations hypothesis (PAH), will lead to an increase in similarity between species and thus to a decrease in diversity given the species richness indicating stronger habitat filtering on communities as non-native species arrive.

In the current study, we used 460 time series of freshwater fish community composition, distributed homogeneously across France and starting in the 1990s. We aimed to describe how assembly processes changed over time while taking into account both functional traits and the evolutionary history carried by species. We then assessed whether these temporal changes in two facets of diversity were congruent. Finally, we tested whether the observed dynamics in assembly processes were linked to current global changes, especially climate change and biological invasions.

Material and methods

Community data, functional traits and phylogeny

Fish community data were taken from the database of the French Office national de l'eau et des milieux aquatiques (ONEMA; available online : www.image.eaufrance.fr), where stream reaches were surveyed following a standard electrofishing protocol during low flow months (Poulet *et al.*, 2011) and fish were identified at species level, counted and released. Among all surveyed sites, we selected 460 sites that had been visited at least 8 times since 1990. Time series were on average 16 years long (SD = 4 years). We eventually had abundance data for 75 stream fish species.

We quantified functional diversity (FD) based on 14 traits related to habitat use, feeding, morphology and life history strategy, by using functional richness, as proposed by Villéger *et al.* (2008), for each community and each year. To do so, based on the functional traits, we ran a Principal Coordinates Analysis (PCoA) and retained four axes explaining 78% of the total variance. From the 4 retained axes, we built a functional space and computed the functional volume occupied by all species from the national pool (Cornwell *et al.*, 2006). Then, for each year, we computed FD as the proportion (*i.e.* between 0 and 1) of the functional space occupied by all the co-occurring species in a given assemblage.

We computed the phylogenetic diversity index (PD) proposed by Faith (1992) based on the time-calibrated phylogeny of fish species published by Rabosky *et al.* (2013), and calculated as the sum of branch lengths linking all the co-occurring species in a given assemblage.

Finally, we estimated the degree of phyloge-

netic signal of the functional PCoA scores using a method recently proposed by Adams (2014), which consists of a generalization of Blomberg's K statistic (Blomberg *et al.*, 2003) to multivariate traits. This value (Kmult) provides a statistical measure of phylogenetic signal relative to expectations under Brownian motion (expected value of 1.0), and the significance of Kmult was tested through a permutational procedure (Blomberg *et al.*, 2003; Adams, 2014).

Null models and Standardized Effect Sizes

In order to determine which process (*i.e.* habitat filtering or limiting similarity) shaped community structure, we compared observed FD and PD values to expected ones. To do so, we computed 999 values of FD and PD based on assemblages generated with random functional and phylogenetic structure, for each community and each year. Specifically, we randomly distributed trait values among species and species along the phylogeny and kept constant the species richness for each sample as well as the total number of occurrences of each species. Then, we computed FD and PD for each randomization. Finally, we calculated standardized effect sizes (SES) for both FD and PD as $SES = \frac{X_{obs} - MeanX_{random}}{SDX_{random}}$, with X being FD or PD for a given assemblage. $MeanX_{random}$ and SDX_{random} are the mean and the standard deviation, respectively, of random indices (Gotelli & Graves, 1996). Positive values of SES mean that diversity is greater than expected given the species richness and thus that limiting similarity is the most important process shaping community while negative values indicate that diversity is lower than expected given the species richness and that habitat filtering is the major process occurring (Webb *et al.*, 2002). Hereafter, FD refers to SES based on FD and PD refers to SES based on PD.

Temporal trends in diversity facets and congruence between trends

In order to quantify temporal trends in diversity, and thus the relative importance of the processes shaping communities, we performed linear regression for both FD and PD over time for each community and then extracted the slope that represented the change in the relative importance of process over time. By simultaneously looking at the SES values and direction of the temporal changes (*i.e.* sign of slopes), we identified six categories of potential changes (Fig E.1).

Finally, we assessed congruence between trends in FD and PD using linear regression.

Drivers of observed temporal trends

For each site, stream width and distance from the source were extracted from the Theoretical Hydrographic Network (RHT) of streams in France (Pella *et al.*, 2012). We then performed a Principal Component Analysis (PCA) using the *ade4* package (Chessel *et al.*, 2004) of these two log-transformed variables. We kept the first axis, which explained 97% of the total variance, and represented the upstream-downstream gradient (G; negative values corresponded to the most upstream sites and positive values to the most downstream sites).

Daily climatic data (temperatures and precipitation) were provided by Météo France and extracted from the high resolution (8 km by 8 km grid) SAFRAN atmospheric analysis over France (Le Moigne, 2002). For each site and each year, we calculated the annual mean temperature, annual temperature seasonality, annual precipitation and precipitation seasonality. Temperature seasonality was computed as the standard deviation of temperatures $\times 100$ while precipitation seasonality

was calculated as the coefficient of variation of precipitation over the year. Finally, we quantified non-native fish species relative abundances for each community and for each year. For both climatic and non-native abundance data, we calculated temporal trends as we did for FD and PD, using linear regression (TEMP : trend in annual mean temperature; TSEAS : trend in temperature seasonality; PREC : trend in annual precipitation; PSEAS : trend in precipitation seasonality; NNS : trend in abundance of non-native species).

To test the effects of drivers underlying temporal trends in diversity, we performed generalized least squares models (GLS), using *nlme* package (Pinheiro *et al.*, 2017), with temporal trends in SES as response variable. The explanatory variables were the four climatic trends (*i.e.* TEMP, TSEAS, PREC, PSEAS), the trend in abundances of non-native species (NNS) and the upstream? downstream gradient (G). All explanatory variables were scaled to standardize slope coefficients to compare the relative strength of the predictors. We took into account spatial autocorrelation by including in models either Gaussian or exponential correlation structure, chosen according to the semi-variograms fitted for each response variable.

Data from RHT were extracted with QGIS 2.6.1 and all statistical analyses were performed with R 3.1.3 (R Core Team, 2017).

Results

A significant phylogenetic signal in studied traits was observed ($K_{mult} = 0.45$, $p < 0.001$), although the level of phylogenetic conservatism was below the value of 1.0 and suggested that the trait evolution did not fit an unconstrained Brownian model of evolutionary process.

Temporal trends in diversity

Temporal trends in FD were randomly distributed across France and were, on average, negative (-0.002 ± 0.040), with 258 and 202 sites which exhibited negative and positive trends, respectively (Fig E.2a). Based on the changes in FD over the study period, we found that most common dynamics were either stronger habitat filtering or weaker habitat filtering (194 and 157 sites, respectively) (Fig E.3a).

Similarly, trends in PD were homogeneously distributed across France (Fig E.2b) and we found, on average, negative trends in PD (-0.009 ± 0.046). Among the 460 sites, 256 and 204 experienced a decrease and an increase, respectively, in PD (Fig E.2b). Changes in FD over the study period mostly revealed either stronger habitat filtering or weaker habitat filtering (188 and 155 sites, respectively) (Fig E.3b).

Finally, a significant relationship between trends in functional and phylogenetic SES has been found ($R^2 = 0.26$, $p < 0.05$; Fig E.4). Overall, while 42% showed inconsistency between the two facets, 58% of sites showed similar temporal trends in terms of direction for both FD and PD (Fig E.4). However, only 6% of the 460 sites showed significant temporal trends for both FD and PD. We found 12% of sites for which temporal trends in FD were significant but not in PD and 12% of sites presented the opposite pattern.

Drivers of the observed changes

Regarding climatic trends, we found, on average, an increase in temperature and precipitation over time (mean SD = 0.019 ± 0.031 °C per year and 3.1 ± 3.5 mm per year) while we found

a decrease in seasonality (-6.0 8.8 and -0.35 ± 0.75 for temperature and precipitation seasonality, respectively). Finally, on average, non-native abundances increased over time (0.045 ± 0.41 individuals per year).

Using GLS, we found a negative relationship between temporal trends in FD and NNS (estimate = -0.11 , $p = 0.02$) (Tab E.1). Thus, increase in abundances of non-native species was related to decrease in FD over time. Regarding temporal trends in PD, we found a negative relationship with TSEAS (estimate = -0.14 , $p = 0.01$) (Tab E.1). Thus, positive temporal trends in PD were linked to decrease in temperature seasonality over time.

Discussion

Dynamics of assembly rules and congruence between diversity facets

In the 1990s, environmental conditions seemed to be one of the main filters acting on and structuring stream fish assemblages. This finding supports previous studies highlighting that fish communities in temperate regions were mainly under the influence of habitat filtering (Jackson *et al.*, 2001; Troia-Gido, 2015; Giam-Olden, 2016). However, assembly rules are dynamics over time as demonstrated by Mendez *et al.* (2012). In their study, the authors showed that habitat filtering decreased and that wader communities were now random assemblages of species probably because of milder winter conditions allowing new species to colonize, without strong trait selection (Mendez *et al.*, 2012). However, few studies seek to understand the temporal dynamics of these structuring processes on assemblages and relate these temporal changes to current global change. To our knowledge, Li-Waller (2016) is the only study which aims to understand these changes in rela-

tion to some components of global changes, especially fragmentation. The authors found that fragmented areas were mainly structured by biotic interactions but that species interactions decreased over the last 50 years while processes remained the same over time in intact environments. Here, we found that the pressure related to environmental conditions either increased or decreased indicating that the dynamics of assembly rules are community-specific. Overall, habitat filtering remained the main process shaping community diversity. Finally, although the characterization of processes shaping local assemblages has been a central issue in ecological studies (Keddy, 1992; Webb *et al.*, 2002; Lopez *et al.*, 2016), our results point out the need to consider assembly rules as temporally dynamic processes.

Overall, our results suggest that temporal trends in functional and phylogenetic facets of diversity are weakly congruent. Although some studies used both functional and phylogenetic structure to infer assembly rules (Gerhold *et al.*, 2013; Saito *et al.*, 2016; de Bello *et al.*, 2017), most works on community assembly have focused on either functional (Bernard-Verdier *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2014) or phylogenetic structure (Helmus *et al.*, 2007; Allan *et al.*, 2013). For 42% of studied communities, we found inconsistency between temporal changes in facets while the correlation between these changes was, albeit significant, weak. As suggested by Monnet *et al.* (2014), the weak congruence between trends in different facets might indicate that those facets are independent from each other because of differential inertia. These results suggest that temporal changes in functional and phylogenetic diversity are complementary and both are necessary to have a complete depiction of the impacts of global change on communities.

As the two processes structuring communities, habitat filtering and limiting similarity are viewed as dependent and balanced processes (Webb *et al.*, 2002). However, in the current study, we emphasize that these two processes can increase (or decrease) in their relative role of structuring community, simultaneously and independently from each other. This might be due to the differences in traits they are acting on. Different traits respond differently to environmental conditions and to biotic interactions (Ackerly Cornwell, 2007). Overall, our findings confirm that functional traits and phylogeny cannot be used as a good proxy for each other (Devictor *et al.*, 2010; Swenson *et al.*, 2012), especially in the framework of assembly rules in which they should be used as complementary measures of community structure (Lopez *et al.*, 2016; Saito *et al.*, 2016).

Determinants of assembly rules dynamics

We found no evidence of spatial structure of temporal trends in diversity according to the upstream? downstream gradient. This result indicated that, while stream communities, especially in temperate systems, are usually strongly structured according to the upstream? downstream gradient (Jackson *et al.*, 2001), temporal changes in structuring process were not spatially structured along this gradient.

We found that decrease in temperature seasonality was related to decrease in habitat filtering over time. Climatic conditions are a key determinant of stream fish assemblage structure (Jackson *et al.*, 2001) and the current climate change is well-known to impact communities (Daufresne Boët, 2007). Our results suggest that milder climatic conditions over time, especially less variable temperature across year, lead to less important

habitat filtering on stream fish since the 1990s. These results are in agreement with the stress-dominance hypothesis (SDH), which states that assemblages present in a harsh environment are mainly constrained by habitat filtering (Weiher Keddy, 1995). Environmental variability, such as temperature seasonality, tends to decrease diversity (Jackson *et al.*, 2001) by preventing species not able to cope with variations in environmental conditions to settle and maintain viable populations and thus increases the relative role of habitat filtering in structuring communities. Surprisingly, neither temporal changes in mean temperature nor precipitation related drivers played a role in determining temporal changes in the processes that shape community structure despite being well-known determinants of diversity patterns, especially for stream fish communities (Jackson *et al.*, 2001). Our results provide evidence that averaged climatic conditions might not be sufficient to properly describe climate change and its multidimensionality should be addressed to avoid underestimation of its impact on biodiversity (*e.g.* when only mean temperature is considered). Moreover, our study is one of the first to support SDH in a temporal rather than a spatial framework, providing evidence that the relationship between habitat filtering and environment harshness is not only spatial but also temporal.

Previous studies highlighted that non-native species could have an important effect on communities by altering, in a short period of time, the processes that shaped them. For instance, Sanders *et al.* (2003) showed that a biological invasion was rapidly followed by a shift from limiting similarity to randomness. Similarly, we found that non-native species impact assembly rules structuring stream fish assemblages in France. In particular, increase in non-native species abundances led

to stronger environmental filtering, higher functional redundancy within communities and loss of functional diversity (Leprieur *et al.*, 2008; Matsuzaki *et al.*, 2013). Loss of functional diversity over time related to an increase in non-native species could be due to specific functional groups with unique functional traits, highly sensitive to biological invasions, that go locally extinct (*e.g.* Matsuzaki *et al.*, 2016). On the other hand, our results provide evidence, namely the increase in functional redundancy with increase in non-native abundances, in favor of the preadaptation hypothesis (PAH) which states that successful non-native species are functionally preadapted to the conditions of the system they invade by sharing functional traits with native species (Daehler, 2001; Ricciardi Mottiar, 2006). Successful non-native species increased functional redundancy and decreased functional diversity because they are functionally similar to native species. Although local extinctions of native species are not desirable, non-native species, by being functionally similar to native species could ensure functions and services as substitutes for potential extinct native species (Schlaepfer *et al.*, 2011).

Finally, facing global changes, freshwater fish communities exhibited a decrease in both functional and phylogenetic diversity. This result is in accordance with previous studies highlighting decrease in several diversity facets. For instance, Jarzyna Jetz (2017) showed a decrease in taxonomic, functional and phylogenetic diversity of bird communities since 2000 across North America. However, few studies aimed to describe temporal changes in diversity for stream fish communities in response to current global changes and our study seems to be one of the first to tackle this question for freshwater fish communities. Overall,

diversity of stream fish communities is decreasing and this loss of diversity might have consequences in terms of resilience and/or resistance to disturbances and other environmental changes (Stuart Chapin III *et al.*, 2000).

Acknowledgments

We are indebted to the ONEMA for providing fish data, and we thank the many fieldworkers who contributed to the fish records. EDB lab was supported by 'Investissement d'Avenir' grants (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025; TULIP, ref. ANR-10-LABX-41).

References

- Ackerly DD, Cornwell WK (2007) A trait-based approach to community assembly : partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- Adams DC (2014) A generalized k statistic for estimating phylogenetic signal from shape and other high-dimensional multivariate data. *Systematic Biology*, 63, 685–697.
- Allan E, Jenkins T, Fergus AJ *et al.* (2013) Experimental plant communities develop phylogenetically overdispersed abundance distributions during assembly. *Ecology*, 94, 465–477.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15, 365–377.
- de Bello F, Mila P, Diniz-Filho JAF, Carmona CP, Lososová Z, Herben T, Götzenberger L (2017) Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Bernard-Verdier M, Navas M-L, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E (2012) Community assembly along a soil depth gradient : contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100, 1422–1433.
- Blois JL, Zarnetske PL, Fitzpatrick MC, Finnegan S (2013) Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. *Science*, 341, 499–504.
- Blomberg SP, Garland Jr T, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data. *Evolution*, 57, 717–745.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chen I-C, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333, 1024–1026.
- Chessel D, Dufour A-B, Thioulouse J (2004) The ade4 package - I : One-table methods. *R News*, 4, 5–10.
- Cornwell WK, Schilck DW, Ackerly DD (2006) A trait-based test for habitat filtering : convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Daehler CC (2001) Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist*, 158, 324–330.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.
- Daufresne M, Boët P (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, 13, 2467–2478.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity : the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13, 1030–1040.
- Diamond JD (1975) Assembly of species communities. In : *Ecology and Evolution of Communities*, ML Cody, JM Diamond edn, pp. 342–444. Harvard University Press, Cambridge.
- Diez JM, Sullivan JJ, Hulme PE, Edwards G, Duncan RP (2008) Darwin's naturalization conundrum : dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters*, 11, 674–681.
- Dornelas M, Gotelli NJ, McGill BJ, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran AE (2014) Assembly time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344, 292–296.
- Drake JA (1991) Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species

ensemble. *The American Naturalist*, 137, 1–26.

Edwards M (2011) Biodiversity and ecosystems : Change at the community level. *Nature Climate Change*, 1, 398–399.

Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.

Gerhold P, Price JN, Püssa K, Kalamees R, Aher K, Kaasik A, Pärtel M (2013) Functional and phylogenetic community assembly linked to changes in species diversity in a long-term resource manipulation experiment. *Journal of Vegetation Science*, 24, 843–852.

Gerhold P, Cahill JF, Winter M, Bartish IV, Prinzing A (2015) Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29, 600–614.

Giam X, Olden JD (2016) Environment and predation govern fish community assembly in temperate streams. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 1194–1205.

Gotelli NJ, Graves GR (1996) Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, 368 pp.

Helmus MR, Savage K, Diebel MW, Maxted JT, Ives AR (2007) Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, 10, 917–925.

Hickling R, Roy DB, Hill JK, Fox R, Thomas CD (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 12, 450–455.

Jackson DA, Peres-Neto PR, Olden JD (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.

Jarzyna MA, Jetz W (2017) A near half-century of temporal change in different facets of avian diversity. *Global Change Biology*, 23, 2999–3011.

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

Kraft NJB, Crutsinger GM, Forrestel EJ, Emery NC (2014) Functional trait differences and the outcome of community assembly : an experimental test with vernal pool annual plants. *Oikos*, 123, 1391–1399.

La Sorte FA, Jetz W (2012) Tracking of climatic niche boundaries under recent climate change. *Journal of Animal Ecology*, 81, 914–925.

Le Moigne P (2002) Description de l'analyse de champs de surface sur le France par le système SAFRAN.

Leprieux 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 (ed Simberloff D). *PLoS Biology*, 6, e28.

Li D, Waller D (2016) Long-term shifts in the patterns and underlying processes of plant associations in Wisconsin forests. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 516–526.

Li D, Waller DM (2017) Fire exclusion and climate change interact to affect long-term changes in the functional composition of plant communities. *Diversity and Distributions*, 23, 496–506.

Li S, Cadotte MW, Meiners SJ, Pu Z, Fukami T, Jiang L (2016) Convergence and divergence in a long-term old-field succession : the importance of spatial scale and species abundance. *Ecology Letters*, 19, 1101–1109.

Liu H, Stiling P (2006) Testing the enemy release hypothesis : a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, 8, 1535–1545.

Lopez B, Burgio K, Carlucci M, Palmquist K, Parada A, Weinberger V, Hurlbert A (2016) A new framework for inferring community assembly processes using phylogenetic information, relevant traits and environmental gradients. *One Ecosystem*, 1, e9501.

Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003.

MacArthur R, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence and, divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.

Mason NW, de Bello F (2013) Functional diversity : a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24, 777–780.

Matsuzaki SS, Sasaki T, Akasaka M (2013) Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1071–1082.

Matsuzaki SS, Sasaki T, Akasaka M (2016) Invasion of exotic piscivores causes losses of functional diversity and functionally unique species in Japanese lakes. *Freshwater Biology*, 61, 1128–1142.

- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- Mendez V, Gill JA, Burton NHK, Austin GE, Petchey OL, Davies RG (2012) Functional diversity across space and time : trends in wader communities on British estuaries. *Diversity and Distributions*, 18, 356–365.
- Monnet A-C, Jiguet F, Meynard CN, Mouillot D, Mouquet N, Thuiller W, Devictor V (2014) Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 780–788.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37.
- Pella H, Lejot J, Lamouroux N, Snelder T (2012) Le réseau hydrographique théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux. *Géomorphologie? : relief, processus, environnement*, 18, 317–336.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity : back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2017) nlme : Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Poulet N, Beaulaton L, Dembski S (2011) Time trends in fish populations in metropolitan France : insights from national monitoring data. *Journal of Fish Biology*, 79, 1436–1452.
- R Core Team (2017) R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabosky DL, Santini F, Eastman J, Smith SA, Sidlauskas B, Chang J, Alfaro ME (2013) Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature Communications*, 4, 1958.
- Rejmánek M (1999) Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In : *Invasive Species and Biodiversity Management*, pp. 79–102. Springer Science Business Media.
- Ricciardi A, Mottiar M (2006) Does Darwin's naturalization hypothesis explain fish invasions? *Biological Invasions*, 8, 1403–1407.
- Rooney TP (2008) Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. *Acta Oecologica*, 34, 354–360.
- Saito VS, Cianciaruso MV, Siqueira T, Fonseca-Gessner AA, Pavoine S (2016) Phylogenies and traits provide distinct insights about the historical and contemporary assembly of aquatic insect communities. *Ecology and Evolution*, 6, 2925–2937.
- Sala OE, Stuart Chapin III F, Armesto JJ *et al.* (2010) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Sanders NJ, Gotelli NJ, Heller NE, Gordon DM (2003) Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 2474–2477.
- Schlaepfer MA, Sax DF, Olden JD (2011) The potential conservation value of non-native species : conservation value of non-native species. *Conservation Biology*, 25, 428–437.
- Stuart Chapin III F, Zavaleta ES, Eviner VT *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Swenson NG, Enquist BJ (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait : wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94, 451–459.
- Swenson NG, Stegen JC, Davies SJ *et al.* (2012) Temporal turnover in the composition of tropical tree communities : functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology*, 93, 490–499.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.
- Thuiller W, Gallien L, Boulangeat I, De Bello F, Münkemüller T, Roquet C, Lavergne S (2010) Resolving Darwin's naturalization conundrum : a quest for evidence. *Diversity and Distributions*, 16, 461–475.
- Troia MJ, Gido KB (2015) Functional strategies drive community assembly of stream fishes along environmental gradients and across spatial scales. *Oecologia*, 177, 545–559.
- Villéger S, Mason NW, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology.

Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 475–505.

Weiher E, Keddy PA (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion : new questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159.

Figures

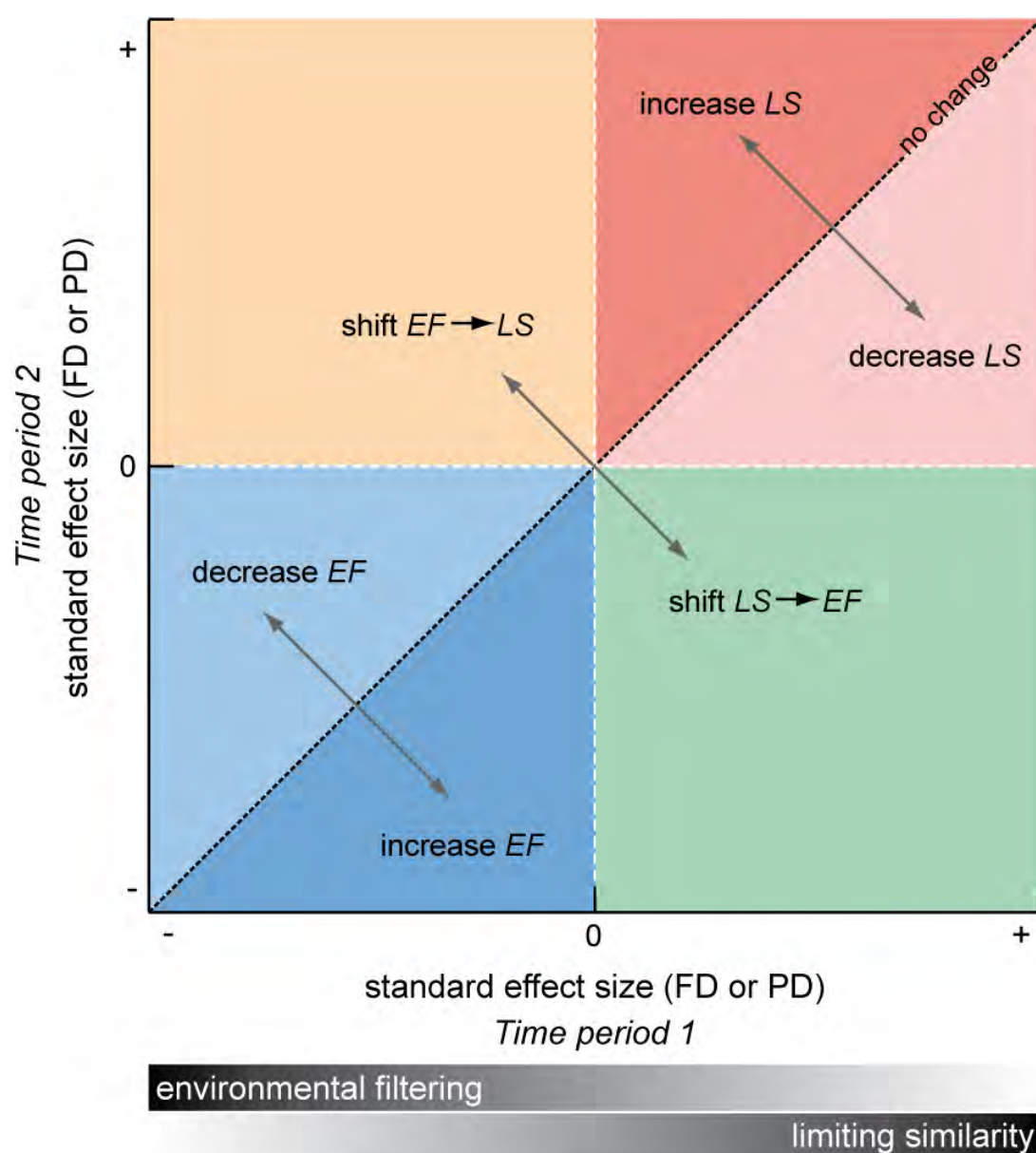


FIGURE E.1 – Theoretical expectations about the potential changes in community assembly between two time periods. Positive values of standardized effect sizes (SES) indicate higher diversity than expected given the number of species, revealing limiting similarity (LS) as the main process shaping community. Negative values of SES indicate lower diversity than expected given the species richness, meaning that habitat filtering (HF) is the major process shaping community structure. By contrasting historical (x-axis) and contemporary (y-axis) SES values and the sign of the temporal trends (negative, below the x : y line or positive, above the x : y line), six categories of temporal trends can be defined : negative values of SES the first and last sampled year and negative slope (*i.e.* increase in habitat filtering strength; dark blue); negative values of SES the first and last sampled year and positive slope (*i.e.* decrease in habitat filtering strength; light blue); negative value of SES the first year and positive value of SES the last year (*i.e.* change from habitat filtering to limiting similarity; orange); positive values of SES the first and last sampled years and positive slope (*i.e.* increase in limiting similarity strength; dark red); positive values of SES the first and last sampled years and negative slope (*i.e.* decrease in limiting similarity strength; light red); and positive value of SES the first year and negative value of SES the last year (*i.e.* change from limiting similarity to habitat filtering; green).

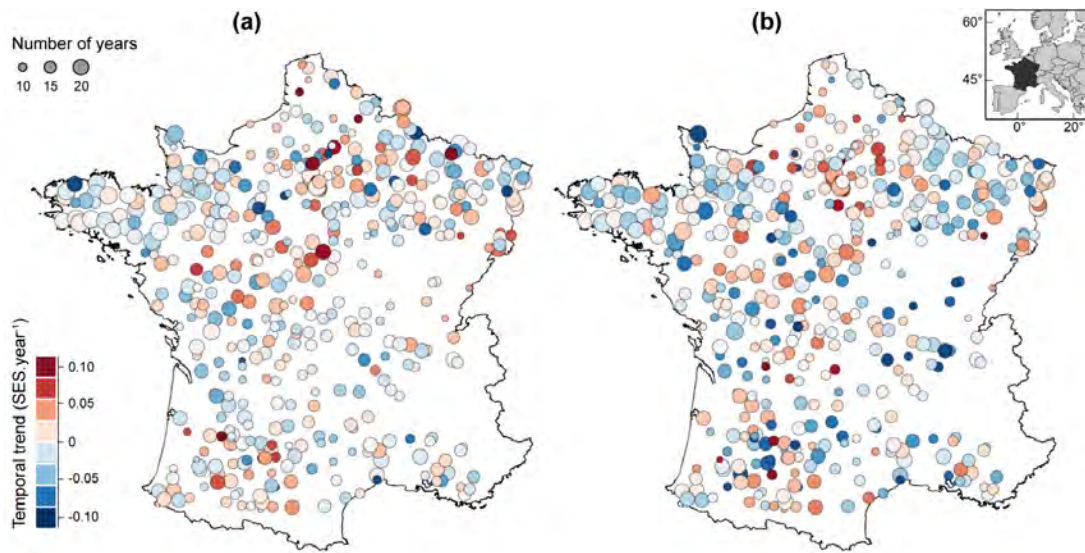


FIGURE E.2 – Temporal trends in standardized effect sizes (SES) for (a) functional and (b) phylogenetic diversity. Each dot represents a studied site and red and blue values represent positive and negative slopes in SES, respectively. Size of circles is proportional to the length of time series.

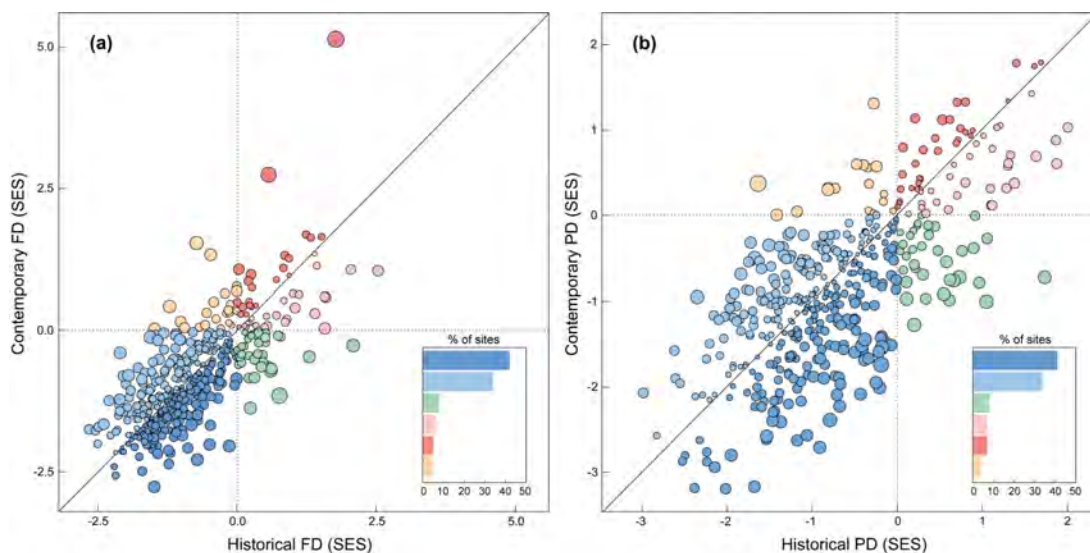


FIGURE E.3 – Changes in standardized effect sizes (SES) for (a) functional and (b) phylogenetic diversity over time. Historical and contemporary values are predictions from linear models of SES versus time for the first and last year of each time series, respectively. Size of points is proportional to the absolute value of the temporal trend (*i.e.* slope of the linear regression). Colors represent the six categories identified in Fig E.1 and the barplots show the percentage of sites corresponding to each of the six categories.

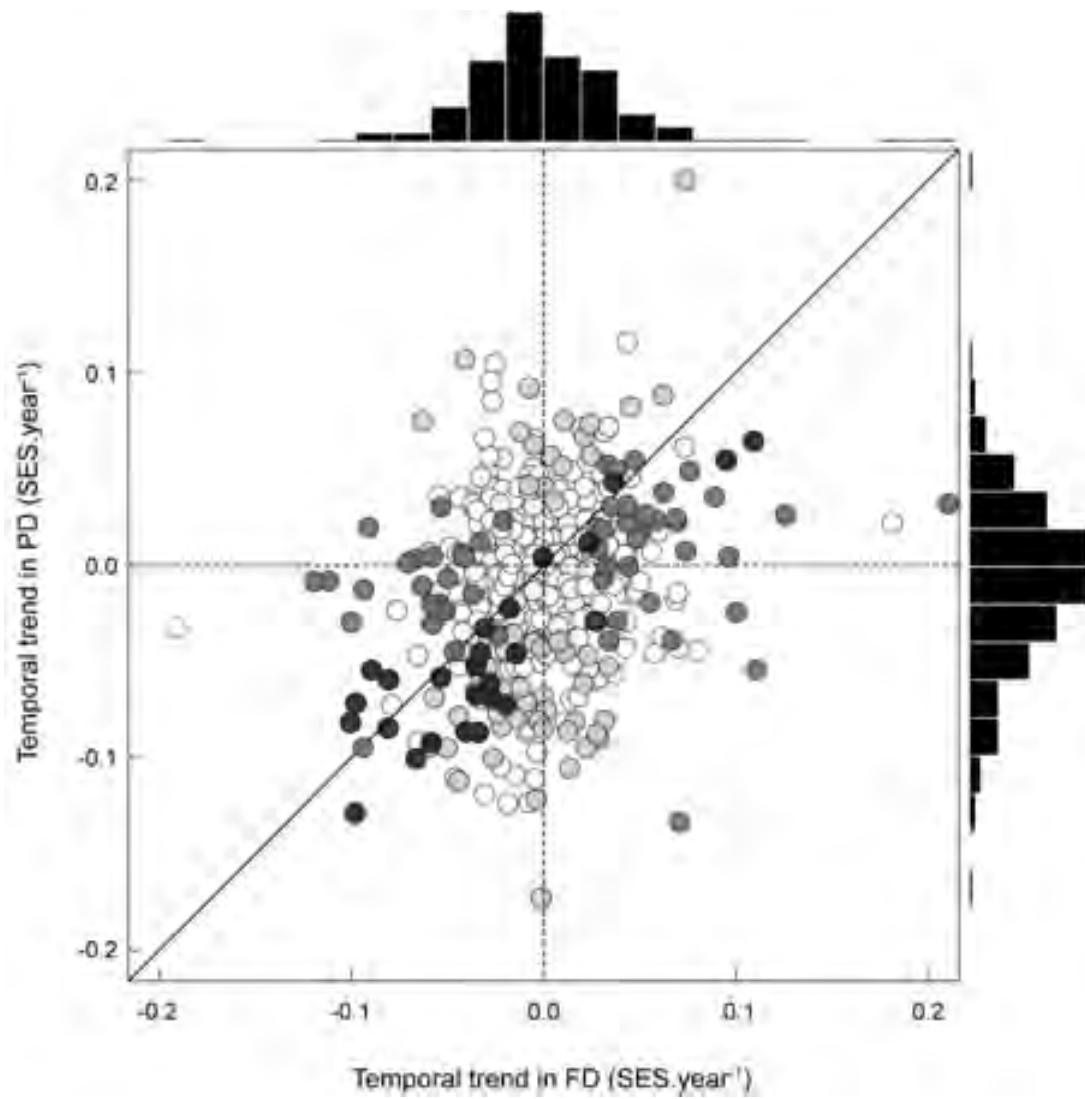


FIGURE E.4 – Relationship between temporal trends in functional (FD) and phylogenetic (PD) diversity. Significant trends are indicated in dark grey for FD, light grey for PD or black for both FD and PD.

Tables

Response variable	TEMP	TSEAS	PREC	PSEAS	NNS	G
FD	-0.060 (0.049)	-0.088 (0.055)	-0.048 (0.054)	-0.073 (0.049)	-0.11 (0.047)	0.084 (0.047)
PD	-0.050 (0.049)	-0.14 (0.056)	-0.10 (0.055)	-0.026 (0.050)	0.049 (0.047)	0.077 (0.049)

TABLEAU E.1 – Estimates and standard error (in brackets) of the influence of drivers on temporal trends in functional (FD) and phylogenetic (PD) diversity from generalized least squares models. Significant coefficients are in bold. TEMP, TSEAS, PREC, PSEAS and NNS : temporal trends in mean annual temperatures, in temperature seasonality, in annual precipitations, in precipitation seasonality and in non-native abundances, respectively; G : upstream – downstream gradient.

Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes

Publié à PLoS ONE

Lucie Kuczynski, Mathieu Chevalier, Pascal Laffaille, Marion Legrand, Gaël Grenouillet

Abstract

In response to climate change, earlier phenological events have been reported for a large range of taxa such that phenological shifts are considered as one of the fingerprints of the effect of climate change on organisms. Evidence further suggests that changes in the timing of phenological events might decouple biotic interactions due to differential phenological adjustment among interacting species, ultimately leading to population declines. Nonetheless, few studies have investigated how climate-driven changes in the timing of phenological events influence population abundances. In this study, we investigated how two environmental variables known to influence the migration timing of freshwater fish (i.e. water discharge and temperature) directly or indirectly influenced abundances of 21 fish species using daily time series gathered at four sites located in France over a period spanning from 9 to 21 years. We found no evidence for long-term trends in migration timing or fish abundances over time. Using piecewise structural equation models, we demonstrate that inter-annual variations in abundances were driven by inter-annual variations in temperature through variations in migration timing. Overall, our results suggest that climate change may concomitantly influence different biological aspects (e.g. phenology, abundance) of fish species. We argue that considering different responses to climate change is paramount if we are to improve our understanding of how organisms and populations are influenced by climate change in order to set-up efficient conservation strategies.

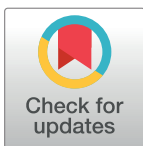
RESEARCH ARTICLE

Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes

Lucie Kuczynski^{1*}, Mathieu Chevalier¹, Pascal Laffaille², Marion Legrand^{2,3}, Gaël Grenouillet^{1,4}

1 EDB (Laboratoire Évolution & Diversité Biologique), CNRS, Université Toulouse 3 Paul Sabatier, Toulouse, France, **2** EcoLab, INP, UPS, ENSAT, Castanet Tolosan, France, **3** Logrami (Loire Grands Migrateurs), Orléans, France, **4** Institut Universitaire de France, Paris, France

* lucie.kuczynski@hotmail.com



Abstract

In response to climate change, earlier phenological events have been reported for a large range of taxa such that phenological shifts are considered as one of the fingerprints of the effect of climate change on organisms. Evidence further suggests that changes in the timing of phenological events might decouple biotic interactions due to differential phenological adjustment among interacting species, ultimately leading to population declines. Nonetheless, few studies have investigated how climate-driven changes in the timing of phenological events influence population abundances. In this study, we investigated how two environmental variables known to influence the migration timing of freshwater fish (i.e. water discharge and temperature) directly or indirectly influenced abundances of 21 fish species using daily time series gathered at four sites located in France over a period spanning from 9 to 21 years. We found no evidence for long-term trends in migration timing or fish abundances over time. Using piecewise structural equation models, we demonstrate that inter-annual variations in abundances were driven by inter-annual variations in temperature through variations in migration timing. Overall, our results suggest that climate change may concomitantly influence different biological aspects (e.g. phenology, abundance) of fish species. We argue that considering different responses to climate change is paramount if we are to improve our understanding of how organisms and populations are influenced by climate change in order to set-up efficient conservation strategies.

OPEN ACCESS

Citation: Kuczynski L, Chevalier M, Laffaille P, Legrand M, Grenouillet G (2017) Indirect effect of temperature on fish population abundances through phenological changes. PLoS ONE 12(4): e0175735. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175735>

Editor: Juan Carlos Molinero, Helmholtz-Zentrum für Ozeanforschung Kiel, GERMANY

Received: July 13, 2016

Accepted: March 30, 2017

Published: April 18, 2017

Copyright: © 2017 Kuczynski et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: Environmental data are within the Supporting Information file. Annual records of fish are available at <http://www.logrami.fr> and <http://www.migado.fr>. Daily records of fish are not available because of IUCN vulnerable status of some recorded species but can be provided following a reasoned request to LOGRAMI and MIGADO at logrami@logrami.fr and migado@migado.fr.

Funding: The authors received no specific funding for this work.

Introduction

Over the past few years, many studies have reported that climate change has modified a large set of environmental parameters (e.g. temperature, rainfall, hydrological and fire regimes) with varying impacts on organisms, populations, communities and ecosystems [1–3]. Facing climate change, species exhibit a wide range of responses, which are associated to different processes. For instance, climate change can influence organisms through their physiological

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

activity [4]. Likewise, various studies have reported a direct influence of temperature on several demographic parameters (e.g. mortality rate, reproductive success) with consequences on population abundances and population dynamics [2,5]. Another response to climate change is species distribution changes, with shifts poleward in latitude, upward in elevation or deeper in depth for marine organisms [3,6,7]. These geographical range changes are caused by local population extinctions at the trailing edge of the distribution, and population colonization at the leading edge with variable changes in local abundances within the core of the distribution [8]. Such extinction and colonization events represent a direct impact of climate change on local abundances where the performance of populations is enhanced or reduced because of changes in local environmental conditions at the boundaries of the species range [4]. However, indirect influences of climate change on population abundances have recently been addressed [9,10].

Phenology (i.e. the timing of seasonal activities such as migration, flowering or breeding) is a trait that is highly sensitive to climate warming [8,11,12] because temperature is an essential trigger of phenological events such as migration [13] due to its influence on physiological and behavioral processes [14]. Furthermore, phenology is a trait that is particularly important because it determines the reproductive success, survivorship and fitness of many species [15,16]. Over the past few years, several studies have shown that failure to adjust the timing of life-cycle events to climate may jeopardize populations by causing ecological mismatches to the life cycle of other species and abiotic factors [17,18]. For instance, it has been suggested that population declines of some migratory birds breeding in Europe result from their inability to adjust migration phenology to keep track of advancement of spring events at their breeding grounds [19,20]. Consequently, climate change may have indirect consequences on population abundances by causing mismatches in the timing of phenological events [19,21].

In the global warming context, ectothermic organisms are expected to respond more sharply to temperature variations than endothermic organisms because their metabolism is directly dependent on the environment [22]. Among ectothermic organisms, aquatic species are especially sensitive to climate change because their ecosystems are among the most affected [1]. As a consequence, marine fish species such as the herring (*Clupea harengus*) [23,24] and anadromous species such as the Atlantic Salmon (*Salmo salar*) [13,25] have received increasing attention. Nonetheless, ecological responses of fish species to global warming and more specifically phenological changes in the timing of migration have been poorly investigated relative to other taxonomic groups [26]. Furthermore, the studies conducted so far on fishes have mainly focused on marine species recognized for their high commercial and/or cultural values such as anadromous salmonids [13]. Surprisingly, very few studies have simultaneously investigated the influence of climate change on the phenology and abundance of freshwater fish species, even though these species play a major role in the functioning of freshwater ecosystems [27,28]. Yet understanding how freshwater fish populations respond to environmental changes and how phenological changes, such as shifts in the timing of migration, influence the abundances of these populations is essential if we are to predict the impact of future climate change on the sustainability of freshwater species and set-up efficient conservation strategies for freshwater ecosystems.

In this study, we explored the joint temporal dynamics of freshwater fish phenology and abundances using migratory time series data gathered at fish passes of four dams located in France. We specifically investigated whether temperature and water discharge had an impact on the phenology and abundances of 51 populations from 21 freshwater fish species and tested whether these environmental variables influenced population abundances (i.e. the number of individuals that migrate) directly or indirectly through an influence on the phenology (i.e. the timing of migration).

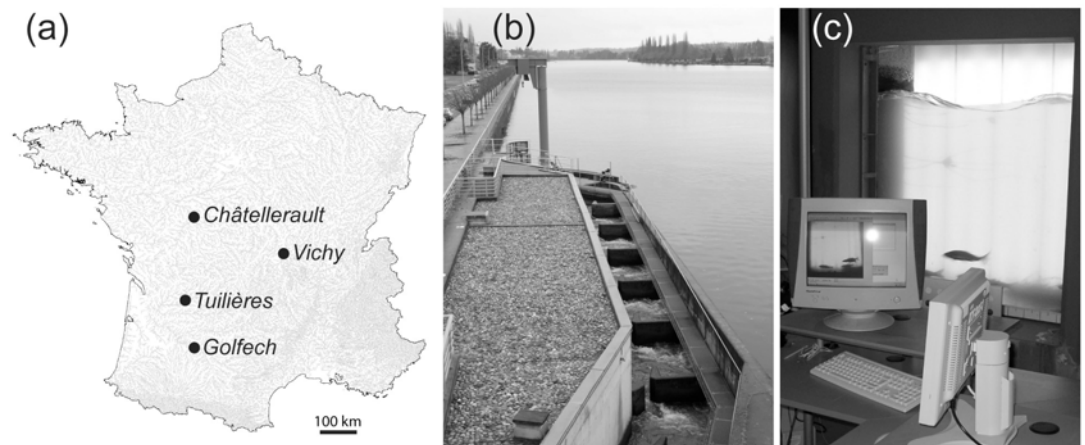


Fig 1. Location of studied dams. (a) Points are studied dams. (b) Fish ladder at Vichy where (c) video station is used to identify and count fishes.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175735.g001>

Material and methods

Study sites and environmental variables

We used daily time series gathered at four dams located in France (Fig 1), including environmental data (water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and river discharge (m^3 per second)) and count data for several freshwater fish species. Dams at Châtellerault and Vichy are located in the Loire River whereas dams at Tuilières and Golfech are located in the Dordogne and the Garonne River, respectively. Time series at Châtellerault started in 2004 and ended in 2012 (9-year time series) whereas the one at Vichy started in 1997 and ended in 2012 (16-year time series). Time series at both Golfech and Tuilières started in 1993 and ended in 2013 (21-year time series). All dams have a run-of-the-river functioning, with little impact on natural river discharge. Temperature data have been recorded hourly at 0.5 to 2 meters in depth, depending on the dam and then averaged in order to obtain daily mean temperatures. Discharge data have also been recorded hourly and averaged over the day [29]. Fish counts have been gathered using continuous video analysis with the software SYSIPAP. All permissions to collect data were obtained from DREAL.

From environmental data, we computed six variables that were used to describe environmental conditions at each site and in each year: mean winter temperature and discharge (calculated from December of the previous year to February), mean spring temperature and discharge (from March to May), and mean summer temperature and discharge (from June to August). When temperature time series had periods with missing values (e.g. because of a sensor breakdown), values were interpolated with Fourier transforms. We chose this method to take into account the cyclic annual component of temperature data. When the time series of river discharges had missing values we used linear interpolations instead of Fourier transforms because the latter method is not relevant for detecting abrupt changes that are typical of hydrological data. Overall, the total length of gaps in time series represented, at a maximum, 3% of the length of the considered time series. The longest observed gap was for temperature at Vichy and lasted 2 months. On average, gaps lasted 17 days (sd = 18 days).

Biological time series

To study population abundances through time, we focused on the total number of individuals that migrate upstream through the dams each year.

To study the temporal changes in phenology we focused on three metrics classically used in the literature: the starting, the median and the ending date of upstream migration [30]. The median date of migration was defined as the Julian day when half of the individuals have migrated whereas the starting and the ending date of migration corresponded to the days when 5% and 95% of all individuals have migrated, respectively [30]. For each species, we removed the years where migration duration was superior to 200 days because we considered that it represented a continuous movement of the population rather than a unique life cycle phase. We also removed the years where the number of individuals was less than 20 because we considered that this number was not representative of a population. Although arbitrary, these thresholds allowed us to focus on the most biologically relevant years, while keeping enough observations to study changes in fish abundances and phenology over time. Consequently, our study was based on 21 fish species and 51 populations spread over four sampling sites: seven at Châtellerault, 17 at Golfech, 18 at Tuilières and nine at Vichy. For the Atlantic salmon (*Salmo salar*), we chose not to account for the autumnal migration as few individuals migrated during this period and those that did migrate would not generally have good reproductive success [31].

Statistical analyses

To test how environmental (i.e. the seasonal metrics for both river discharge and water temperatures) and biological (i.e. annual population abundances, the starting, the median and the ending date of upstream migration) variables varied over time, we used for each response variable linear mixed-effects models (LMMs) with the year as an explanatory variable. For all models, the year was standardized and site identity was included as a random effect to account for spatial differences in temporal trends. For biological variables, we further included species identity as a random effect to account for interspecific differences in temporal trends. To describe species-specific temporal trends in biological variables, we performed a Principal Component Analysis (PCA) on random slopes estimated by LMMs for the four biological variables (i.e. starting, median and ending date of migration and abundances).

To account for colinearity between seasonal variables, we performed two PCAs on temperature and discharge variables, respectively. We kept the first axes of each analysis as synthetic variables representing temperature and discharge variations, accounting for 48% and 70% of the total variance, respectively. For both analyses, seasonal variables were strongly correlated with the kept axes (correlation ranging from 0.64 and 0.86 and from 0.84 and 0.92, for temperature and discharge, respectively). To determine whether environmental variables influenced freshwater fish abundances directly or indirectly through changes in phenological events, we used piecewise structural equation models (SEM, [32]) with site and species as random effects to account for spatial and specific variations regarding the effect of environmental variables on phenology and population abundances. Piecewise SEM was built with seven mixed-effects models: three with each of the three phenological metrics as dependent variable and the two PCA axes as independent variables, three with population abundances as dependent variables and each of the three phenological metrics as independent variables, and one with population abundances as dependent variable and the two PCA axes as independent variables. The relevance of random effects was assessed by the comparison of AIC [33] between SEM including or not including random effects.

Model coefficients within the piecewise SEM procedure were estimated with a restricted maximum likelihood approach. The completeness of the models was assessed by means of Fisher's C [32]. As we did not include the relationships between phenological metrics, our SEM was considered incomplete ($C = 556$; $P < 0.001$). However, given that such relationships

were not biologically relevant (it is meaningless to consider that the ending date of migration in a given year influences the starting date of the same year), we conserved the model in its current form. Prior to analyses, the number of individuals was log-transformed to meet normality assumptions.

All analyses were performed with R 3.1.3, with the packages *ade4* [34], *nlme* [35] and *piecewiseSEM* [32].

Results

In terms of Julian days (Fig 2), the starting date of upstream migration ranged between days 4 and 248 (mean = 121, sd = 31 days) whereas the median date of migration ranged between days 70 and 307 (mean = 161, sd = 41 days). The ending date of migration ranged between days 84 and 360 (mean = 220, sd = 53 days). Finally, population abundances ranged between 3 and 12 on the log scale (mean = 7.0, sd = 2.0) that is between 20 and 159162 individuals on the natural scale (mean = 7219.3, sd = 17264.22).

Temporal trends

Models used to investigate temporal trends in environmental time series at each site fitted the data well for both water discharge (conditional R^2 ranging between 0.58 and 0.64) and temperature in spring and winter (conditional R^2 equaling 0.35 and 0.62, respectively). In contrast,

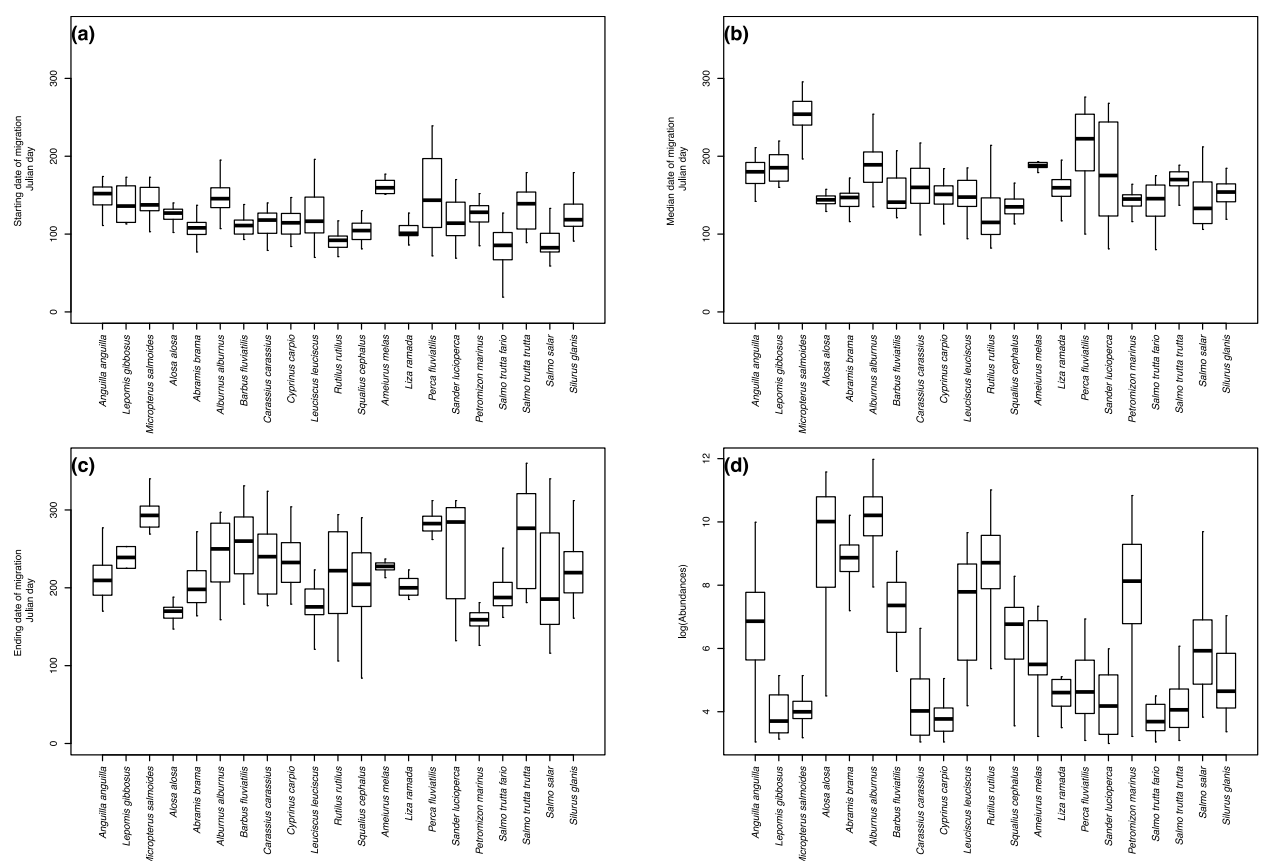


Fig 2. Interspecific variability in biological metrics. (a) Starting, (b) median and (c) ending dates of migration for each studied species and (d) their log-transformed abundances.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175735.g002>

Table 1. Temporal trends in abiotic and biological variables.

		Estimate	P	R ²
Temperature (°C.year ⁻¹)	Winter	0.18	0.66	0.62
	Spring	0.13	1	0.35
	Summer	0.11	0.53	0.03
Discharge (m ³ .s ⁻¹ .year ⁻¹)	Winter	- 48.91	0.15	0.58
	Spring	11.08	0.54	0.63
	Summer	1.61	0.72	0.64
Phenology (days.year ⁻¹)	Start	- 1.05	0.74	0.52
	Median	- 2.06	0.60	0.55
	End	- 2.19	0.61	0.49
log(Abundances) (log(individuals).year ⁻¹)		- 0.043	0.77	0.74

Estimates of temporal trends for each environmental and biological variable (fixed effect coefficients from linear mixed-effects models including site as random effect) with their associated p-values (P) and conditional R².

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175735.t001>

the conditional R² was low (0.03) for summer temperature. Overall, environmental conditions remained stable over the study period (Table 1). The absence of a global long-term trend combined with the high values reported for R², overall indicated that there was strong inter-site variability in temporal trends.

The variance explained by random effects for the starting, the median and the ending date of migration ranged between 49% and 54% while the variance explained by random effects regarding log-transformed abundances reached 74%. Overall, we found no significant linear trends in each of the four biological variables (i.e. the starting, the median and the ending date of upstream migration and the annual population abundances; Table 1) over time. This lack of a global trend was the result of a large variability in species-specific coefficients. For instance, species such as *Anguilla anguilla*, *Alosa alosa* and *Salmo salar* experienced earlier migration while others species, like *Barbus fluviatilis*, *Carassius carassius* or *Perca fluviatilis*, showed delayed migration (Table 2). Similarly, we found a large variability regarding trends in population abundances. Although species like *Anguilla anguilla*, *Alosa alosa* and *Salmo trutta trutta* decreased in abundance over the study period, warm-water or exotic species, such as *Lepomis gibbosus*, *Cyprinus carpio* and *Silurus glanis*, were found to increase in abundance (Table 2). Overall, we found that the trends reported for phenological metrics were all correlated between each other but were not correlated with trends in abundances (Fig 3). Finally, species belonging to the *Salmonidae* and *Siluridae* families tended to exhibit similar responses in term of phenological shifts (i.e. earlier migration).

Environmental and phenological determinants of population abundances

Based on AIC, we found that SEM including sites and species as random effects had better support relative to SEM not including random effects ($\Delta AIC = 168$), thus suggesting that the relationships modeled within the SEM were likely to vary both spatially and among species (Tables A-G in S1 File). Water temperature and discharge conjointly explained a great amount of variance regarding the starting (49%), the median (58%), and the ending date of migration (55%). Furthermore, between 78 and 80% of the variance in population abundances were explained by environmental and phenological variables. Overall, we found a negative relationship between water temperature and phenological metrics, especially regarding the starting (estimate = -3.69; $P < 0.001$) and the median date of migration (estimate = -2.80; $P = 0.034$),

Table 2. Species-specific temporal trends in biological variables.

Family	Species Abbreviations (number of populations)	Starting date	Median date	Ending date	log(Abundances) log(individuals) per year
		Days per year			
Anguillidae	<i>Anguilla Anguilla</i> Anan (n = 3)	- 8.61	- 6.71	- 1.21	- 0.63
Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i> Legi (n = 1)	- 0.83	- 8.43	0.28	0.15
	<i>Micropterus salmoides</i> Misa (n = 3)	11.48	1.28	- 4.40	- 0.01
Clupeidea	<i>Alosa alosa</i> Alal (n = 2)	- 4.69	- 4.25	- 4.26	- 1.46
Cyprinidae	<i>Abramis brama</i> Abbr (n = 2)	2.25	- 0.18	6.63	- 0.07
	<i>Alburnus alburnus</i> Alab (n = 2)	6.91	7.66	6.25	0.08
	<i>Barbus ̄uviatilis</i> Bafl (n = 2)	1.42	6.06	12.89	- 0.53
	<i>Carassius carassius</i> Caca (n = 3)	4.00	0.31	5.36	- 0.13
	<i>Cyprinus carpio</i> Cyca (n = 4)	- 3.84	- 7.58	- 1.02	0.10
	<i>Leuciscus leuciscus</i> Lele (n = 1)	- 2.41	- 1.00	0.22	0.41
	<i>Rutilus rutilus</i> Ruru (n = 2)	5.38	19.73	11.04	0.38
	<i>Squalius cephalus</i> Sqce (n = 2)	- 2.03	- 0.39	10.57	0.64
Ictaluridae	<i>Ameiurus melas</i> Amme (n = 2)	- 12.07	- 16.78	- 12.40	0.15
Mugilidae	<i>Liza ramada</i> Lira (n = 1)	- 4.21	- 7.79	- 7.49	0.06
Percidae	<i>Perca ̄uviatilis</i> Pefl (n = 3)	30.52	40.84	10.37	- 0.02
	<i>Sander lucioperca</i> Salu (n = 3)	0.72	- 0.26	0.45	- 0.15
Petromyzontidae	<i>Petromyzon marinus</i> Pema (n = 4)	- 4.21	- 2.45	- 4.40	0.33
Salmonidae	<i>Salmo trutta fario</i> Satf (n = 2)	- 13.83	- 6.45	1.30	- 0.03
	<i>Salmo trutta trutta</i> Satt (n = 2)	- 1.49	- 15.84	-25.00	- 0.40
	<i>Salmo salar</i> Sasa (n = 3)	- 14.58	- 21.30	- 33.76	- 0.07
Siluridae	<i>Silurus glanis</i> Sigl (n = 4)	- 11.93	- 19.66	- 17.35	0.30

Studied species, the corresponding abbreviation of the Latin name, the corresponding number of populations and estimates of temporal trends for each biological variable (i.e. random slope coefficients from the linear mixed-effects models).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175735.t002>

indicating that higher temperatures induced earlier migration (Fig 4). We also found a significant positive effect of the starting date of migration (estimate = 0.0083; $P < 0.001$) on population abundances (Fig 4). Thus, the earlier the migration is, the greater the population declined. Overall, these results revealed an indirect effect of water temperature on demography through

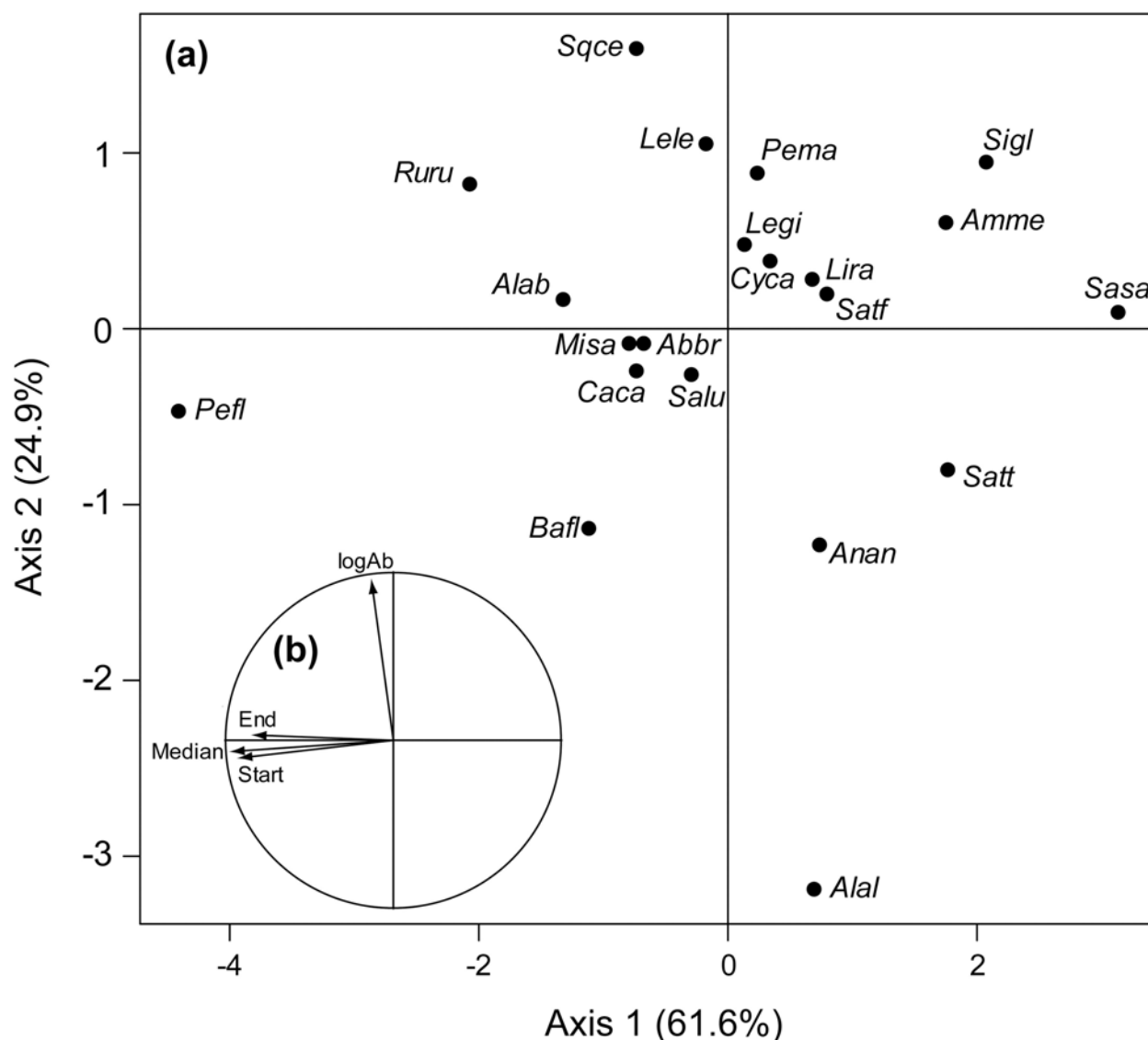


Fig 3. Results from the principal components analysis performed on species-specific temporal trends in the four biological variables. (a) Each point represents a species; abbreviations are given in Table 2. The first two axes explained 61.6% and 24.9% of the total variance, respectively. (b) Arrows represent the projection of the four trends in biological variables on the two dimensional space defined by the correlation circle.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175735.g003>

its influence on the starting date of migration ($-3.69 \times 0.0083 = -0.031$) which corresponded to population declines with increased temperatures (Fig 4).

Discussion

In this study, our aim was (1) to quantify temporal trends in environmental variables, phenology and population abundances, and (2) to determine whether inter-annual fluctuations in climate influenced fish population abundances directly or indirectly through an influence on the migration timing. We did not find any evidence for temporal trends in water temperature and river discharge in French rivers within the study period. Regarding the timing of

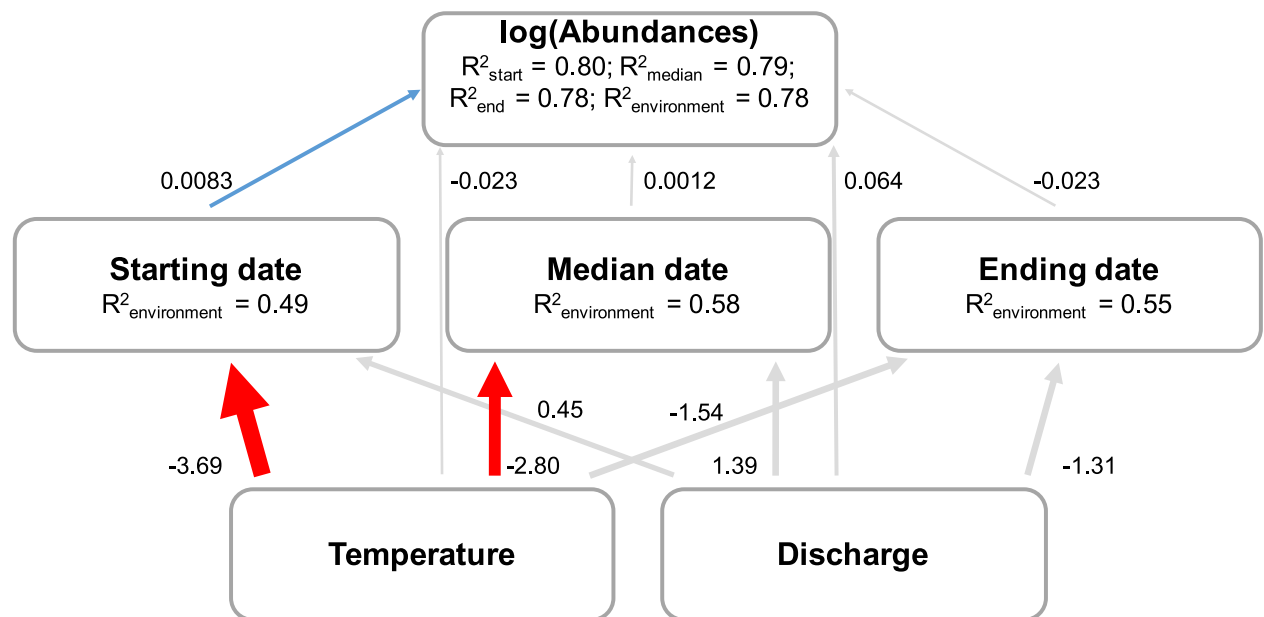


Fig 4. Results of the piecewise structural equation model. Blue and red lines represent significant positive and negative relationships, respectively, whereas grey lines represent non-significant relationships. Path coefficient estimates are shown alongside arrows for all tested relationships. R^2 are provided for each of the seven models. Temperature and Discharge are synthetic variables (i.e. first axis) extracted from the two PCAs.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175735.g004>

migration events and population abundances, no significant long-term trends were observed. However, we observed that temporal variations in abundances and/or timing in migration were highly variable in terms of direction and/or intensity depending on the considered species. Finally, we demonstrated that inter-annual variations in abundances were driven by inter-annual variations in temperature through variations in migration timing.

Phenological plasticity in response to environmental change has been reported for several taxa, including trees [36–38], birds [39,40], mammals [41], amphibians and reptiles [42]. Our results add to this knowledge by providing evidence that stream fish species are able to track climate fluctuations by altering the phenology of migration from year to year. Moreover, we found an indirect and negative influence of temperature on abundances, through earlier migration timing as previously found [43]. This suggests that even though species are able to detect environmental changes, their response may not be sufficient to cope with the changes they experience. Such lag in the response could ultimately lead to population declines by causing ecological mismatches to the life cycle of other species and abiotic factors. For instance, several studies have reported a decoupling between the emergence date of insects and the peak of food availability leading to a reduction in insect density [44,45]. Decoupled interactions at low trophic level are especially problematic because they are likely to propagate along the food chain and to also impact species at higher trophic levels [19,45,46].

Our study also highlights the need to address both direct and indirect effects of the environment if we are to improve our understanding of the influence of climate change on population dynamics. Indeed, our modeling framework revealed an indirect influence of temperature on population abundances through its influence on the starting date of migration. Specifically, we found that although stream fish species are able to track climate variation by adapting their migration timing, populations could still decline. This result was quite unexpected because as species adapt their phenology, populations should remain within suitable environmental

conditions and thus remain stable. Two non-mutually exclusive hypotheses can explain this pattern. First, phenological changes may not have been strong enough to keep pace with local changes in environmental conditions, thus leading to population declines. Second, species may have changed their phenology in accordance with environmental conditions differently to their associated prey, leading to trophic mismatches and therefore population declines.

Although it is widely accepted that species are able to respond to climate change through changes in distribution, phenology and physiology [4,11,47], many studies have reported a delay in these biological responses [48–50]. This suggests that species may not be able to track changes in environmental conditions fast enough. What are the processes responsible for these lags and what are their ecological consequences are still open questions deserving attention in the future. For instance, there is growing evidence that the response of entire communities is lagging behind climate change [48,51,52] and it would be interesting to determine how this lag is affecting ecosystem processes. Likewise, species exhibiting important climatic debt may be more vulnerable to environmental modifications, which could lead to a loss of taxonomic or functional biodiversity. Such loss can ultimately decrease ecosystem resistance and/or resilience and lead to a loss of essential ecosystem functions [53–55]. Given that freshwater ecosystems provide important services to human societies and are among the most threatened by climate changes, further studies are clearly needed to improve our knowledge regarding the mechanisms through which climate is influencing species within these ecosystems [56].

Supporting information

S1 File. Outputs of mixed effects models used within SEM. Estimated coefficients and standard errors of mixed effects models. For random effects, the values of Intercept and Slope correspond to the estimated variance (and its associated standard deviation) around the fixed effects due to species and populations.
(DOCX)

S2 File. Abiotic data. Daily temperature and discharge data for the four studied sites.
(XLSX)

Acknowledgments

We thank the association Loire Grands Migrateurs (LOGRAMI) and Migrateurs Garonne Dordogne (MIGADO) for providing fish and environmental data. We are gratefully acknowledge Christopher Moore for English improvements.

Author Contributions

Conceptualization: GG MC PL LK.

Data curation: MC.

Formal analysis: LK.

Funding acquisition: GG.

Investigation: GG PL MC.

Methodology: GG MC LK.

Project administration: MC GG PL.

Resources: GG.

Software: GG MC LK.

Supervision: MC GG PL.

Validation: LK.

Visualization: MC GG.

Writing ± original draft: LK.

Writing ± review & editing: MC GG PL ML.

References

1. Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. Geneva, Switzerland; 2014.
2. Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, et al. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol Lett*. 2006; 9: 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x> PMID: 16958887
3. Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. 2003; 421: 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286> PMID: 12511946
4. Hughes L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol Evol*. 2000; 15: 56–61. PMID: 10652556
5. Rijnsdorp AD, Peck Ma, Engelhard GH, Mollmann C, Pinnegar JK. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES J Mar Sci*. 2009; 66: 1570–1583.
6. Chen I, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. Rapid range shifts of species of climate warming. *Science* (80-). 2011; 333: 1024–1026.
7. Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*. 2005; 308: 1912–1915. <https://doi.org/10.1126/science.1111322> PMID: 15890845
8. Root T, Price J, Hall K, Schneider S. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*. 2003; 421: 57–60. <https://doi.org/10.1038/nature01333> PMID: 12511952
9. Rahel FJ, Bierwagen B, Taniguchi Y. Managing aquatic species of conservation concern in the face of climate change and invasive species. *Conserv Biol*. 2008; 22: 551–561. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00953.x> PMID: 18577084
10. Mclean N, Lawson CR, Leech DI, van de Pol M. Predicting when climate-driven phenotypic change affects population dynamics. *Ecol Lett*. 2016;
11. Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Rev Ecol Syst*. 2006; 37: 637–669.
12. Gordo O, Sanz JJ. Phenology and climate change: A long-term study in a Mediterranean locality. *Oecologia*. 2005; 146: 484–495. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0240-z> PMID: 16170564
13. Jonsson B, Jonsson N. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *J Fish Biol*. 2009; 75: 2381–2447. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x> PMID: 20738500
14. Daunt F, Afanasyev V, Silk JRD, Wanless S. Extrinsic and intrinsic determinants of winter foraging and breeding phenology in a temperate seabird. *Behav Ecol Sociobiol*. 2006; 59: 381–388.
15. Lane JE, Kruuk LEB, Charmantier A, Murie JO, Dobson FS. Delayed phenology and reduced fitness associated with climate change in a wild hibernator. *Nature*. 2012; 489: 554–557. <https://doi.org/10.1038/nature11335> PMID: 22878721
16. Fletcher K, Howarth D, Kirby A, Dunn R, Smith A. Effect of climate change on breeding phenology, clutch size and chick survival of an upland bird. *Ibis (Lond 1859)*. 2013; 155: 456–463.
17. Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp Procès Verbaux des Réunions du Cons Perm Int pour l'Exploration la Mer*. 1914; 20: 1–228.
18. Cushing DH. The regularity of the spawning season of some fishes. *J du Cons*. 1969; 33: 81–92.
19. Møller AP, Rubolini D, Lehikoinen E. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proc Natl Acad Sci*. 2008; 105: 16195–16200. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803825105> PMID: 18849475

20. Both C, Bouwhuis S, Lessells CM, Visser ME. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*. 2006; 441: 81–83. <https://doi.org/10.1038/nature04539> PMID: 16672969
21. Post E, Forchhammer MC. Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2008; 363: 2369–75. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2207> PMID: 18006410
22. Thackeray SJ, Sparks TH, Frederiksen M, Burthe S, Bacon PJ, Bell JR, et al. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Glob Chang Biol*. 2010; 16: 3304–3313.
23. Mackenzie BR, Gislason H, Möllmann C, Köster FW. Impact of 21st century climate change on the Baltic Sea fish community and fisheries. *Glob Chang Biol*. 2007; 13: 1348–1367.
24. Finstad AG, Hein CL. Migrate or stay: Terrestrial primary productivity and climate drive anadromy in Arctic char. *Glob Chang Biol*. 2012; 18: 2487–2497.
25. Martins EG, Hinch SG, Cooke SJ, Patterson DA. Climate effects on growth, phenology, and survival of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): A synthesis of the current state of knowledge and future research directions. *Rev Fish Biol Fish*. 2012; 22: 887–914.
26. Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Glob Chang Biol*. 2007; 13: 1860–1872.
27. Holmlund CM, Hammer M. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecol Econ*. 1999; 29: 253–268.
28. Woodward G. Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: Assembling the jigsaw puzzle. *Freshw Biol*. 2009; 54: 2171–2187.
29. Ministère de l'Ecologie du Développement Durable et de l'Energie. Banque de données HYDRO [Internet]. <http://www.hydro.eaufrance.fr>
30. Dufour F, Arrizabalaga H, Irigoien X, Santiago J. Climate impacts on albacore and bluefin tunas migrations phenology and spatial distribution. *Prog Oceanogr*. 2010; 86: 283–290.
31. Garant D, Dodson JJ, Bernatchez L. Differential reproductive success and heritability of alternative reproductive tactics in wild atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Evolution*. 2003; 57: 1133–1141. PMID: 12836829
32. Lefcheck JS. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol Evol*. 2015; 1–20.
33. Burnham KP, Anderson RP. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociol Methods Res*. 2004; 33: 261–304.
34. Chessel D, Dufour AB, Thioulouse J. The ade4 package -I- One-table methods. *R news*. 2004; 4: 5–10.
35. Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models [Internet]. 2015. <http://cran.r-project.org/package=nlme>
36. Vitasse Y, Hoch G, Randin CF, Lenz A, Kollas C, Scheepens JF, et al. Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. *Oecologia*. 2013; 171: 663–678. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2580-9> PMID: 23306445
37. Gratani L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Adv Bot*. 2014; 2014: 17.
38. Capdevielle-Vargas R, Estrella N, Menzel A. Multiple-year assessment of phenological plasticity within a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in southern Germany. *Agric For Meteorol*. Elsevier B.V.; 2015; 211–212: 13–22.
39. Charmantier A, Gienapp P. Climate change and timing of avian breeding and migration: Evolutionary versus plastic changes. *Evol Appl*. 2014; 7: 15–28. <https://doi.org/10.1111/eva.12126> PMID: 24454545
40. Vedder O, Bouwhuis S, Sheldon BC. Quantitative assessment of the importance of phenotypic plasticity in adaptation to climate change in wild bird populations. *PLoS Biol*. 2013; 11: 1–10.
41. Boutin S, Lane JE. Climate change and mammals: Evolutionary versus plastic responses. *Evol Appl*. 2014; 7: 29–41. <https://doi.org/10.1111/eva.12121> PMID: 24454546
42. Urban MC, Richardson JL, Freidenfelds NA. Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evol Appl*. 2014; 7: 88–103. <https://doi.org/10.1111/eva.12114> PMID: 24454550
43. Willis CG, Ruhfel B, Primack RB, Miller-rushing AJ, Davis CC. Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change. *Proc Natl Acad Sci*. 2008; 105.
44. Harrington R, Woiod I, Sparks T. Climate change and trophic interactions. *Trends Ecol Evol*. 1999; 14: 146–150. PMID: 10322520
45. Durant JM, Hjermann D, Ottersen G, Stenseth NC. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim Res*. 2007; 33: 271–283.

46. Both C, Van Asch M, Bijlsma RG, Van Den Burg AB, Visser ME. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? *J Anim Ecol*. 2009; 78: 73–83. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x> PMID: 18771506
47. Walther G, Post E, Convey P, Menzel A. Ecological responses to recent climate change. *Nature*. 2002; 416: 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a> PMID: 11919621
48. Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrio-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, et al. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*. 2011; 479: 517–20. <https://doi.org/10.1038/nature10548> PMID: 22012261
49. Sunday JM, Bates AE, Dulvy NK. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nat Clim Chang*. 2012; 2: 686–690.
50. Comte L, Grenouillet G. Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography*. 2013; 36: 1236–1246.
51. Devictor V, Julliard R, Couvet D, Jiguet F. French birds lag behind climate warming. 2007; 1–10.
52. Lindström Å, Green M, Paulson G, Smith HG, Devictor V. Rapid changes in bird community composition at multiple temporal and spatial scales in response to recent climate change. *Ecography*. 2013; 36: 313–322.
53. Oliver TH, Isaac NJB, August TA, Woodcock BA, Roy DB, Bullock JM. Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nat Commun*. Nature Publishing Group; 2015; 6: 10122.
54. Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, et al. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front Ecol Environ*. 2003; 1: 488–494.
55. Folke C, Carpenter SR, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, et al. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu Rev Ecol Syst*. 2004; 35: 557–581.
56. Poff NL, Brinson MM, Day JW. Aquatic ecosystems & Global climate change: potential impacts on inland freshwater and coastal wetland ecosystems in the United States. Pew Center on Global Climate Change, Arlington, Virginia.; 2002.

Freshwater fish communities facing global changes : patterns and processes

SUMMARY : The description of spatial patterns as well as temporal dynamics of diversity has been a major cornerstone in modern ecology, especially in the contemporary context of global changes for which a growing concern is notable during last decades. Ecological communities are now acknowledged as the result of species that are sorted by selection from the regional pool. This selection of species is determined by several processes, namely the assembly rules. The two main assembly rules are the habitat filtering, selecting species that are able to inhabit in a given set of abiotic conditions, and the limiting similarity, selecting species for which ecological features are dissimilar in order to avoid a too strong competition and to coexist. The goals of my thesis were to (i) understand spatial patterns of freshwater fish community diversity at large scale, (ii) understand temporal dynamic of this diversity and (iii) describe temporal dynamics of the processes underlying the structuration of communities. In order to do this, data of freshwater fish communities has been analyzed first at continental scale (*i.e.* European) and then at national scale (*i.e.* France) for which temporal dimension of the data was also available (time series from 1966 to 2012). Based on the European freshwater diversity, we highlighted that phylogenetic, morphological and ecological facets were complementary. Moreover, climatic conditions, and especially their seasonality, seem to be a major driver of the spatial distribution of diversity. At finer scale and by taking into account the temporality of communities, we found that French freshwater communities experienced taxonomic reorganization due to population declines that ultimately leads to taxonomic homogenization of freshwater diversity in France. Although functional homogenization has been observed due to demographic fluctuations of warm water-dweller and low trophic level species, consequences at large scale remained to be explored. Moreover, since the 90s, habitat filtering increased as structuring force for freshwater fish communities. Finally, this thesis allowed us to validate hypothesis usually associated to spatial patterns of diversity, as mechanisms related to temporal variations of diversity. The stress dominance hypothesis (through temporal trends in temperature seasonality) and preadaptation hypothesis (related to non-native species) have been used to understand temporal dynamics of diversity as well as of the assembly rules underlying structuration of communities.

KEY WORDS : Ecological communities ; Freshwater fish ; Assembly rules ; Global change ; Functional diversity ; Phylogenetic diversity ; Reorganization ; Reassembly ; Null models ; Times series

AUTEUR : Lucie Kuczynski

TITRE : Réponses des communautés piscicoles aux changements globaux : patrons et processus

DIRECTEUR DE THÈSE : Gaël Grenouillet

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : Université Paul Sabatier - Toulouse III, le 15 Décembre 2017

RÉSUMÉ : La description des gradients spatiaux ainsi que la documentation des dynamiques temporelles de la biodiversité sont des piliers centraux de l'écologie moderne, en particulier dans le contexte actuel des changements globaux auquel l'intérêt porté est croissant depuis les dernières décennies. Les communautés écologiques sont désormais reconnues comme des entités issues de la sélection d'espèces à partir d'un pool régional, sélection déterminée par différents processus appelés règles d'assemblage. Les deux règles d'assemblage principalement reconnues sont les filtres environnementaux, sélectionnant des espèces similaires adaptées à un milieu, et la limite à la ressemblance, sélectionnant des espèces dont les caractéristiques n'induisent pas de compétition trop forte et permettent la coexistence. Les objectifs de ma thèse ont été de (i) comprendre les patrons spatiaux de la diversité des communautés piscicoles à large échelle, (ii) comprendre la dynamique temporelle de cette diversité et (iii) d'appréhender la dynamique temporelle des processus sous-jacents à la structuration des communautés. Pour ce faire, des données de communautés piscicoles ont été analysées, d'une part à l'échelle continentale (*i.e.* européenne), et d'autre part à l'échelle nationale (*i.e.* France) pour laquelle la dimension temporelle est également disponible (*i.e.* séries temporelles depuis 1966 jusqu'à 2012). La description de la diversité piscicole européenne a permis de mettre en évidence la complémentarité des facettes phylogénétique, morphologique et écologique de la diversité. De plus, le climat, et en particulier la saisonnalité des conditions climatiques, est apparu comme un déterminant majeur de la distribution spatiale de la diversité. A une échelle plus locale et en tenant compte de la temporalité des communautés, il a été mis en évidence que les communautés piscicoles françaises connaissent actuellement une réorganisation taxonomique due aux déclinés de populations et menant à une homogénéisation taxonomique globale. Bien qu'une réorganisation fonctionnelle de ces mêmes communautés ait été observée, résultant des variations démographiques des espèces d'eau chaude et de bas niveau trophique, les conséquences à large échelle restent à explorer. De plus, depuis les années 90, les filtres environnementaux se sont renforcés dans leur rôle structurant des communautés. Finalement, les travaux de cette thèse ont permis de valider des hypothèses usuellement associées aux patrons spatiaux de la diversité, comme mécanismes en lien avec les variations temporelles de la diversité. L'hypothèse de prédominance du stress (au travers des changements de saisonnalités des températures) et de préadaptation des espèces non-natives ont notamment permis de comprendre les dynamiques temporelles de diversité ainsi que des règles d'assemblage sous-jacentes à la structuration des communautés.

MOTS-CLEFS : Communautés écologiques; Poissons de rivières; Règles d'assemblage; Changements globaux; Diversité fonctionnelle; Diversité phylogénétique; Réorganisation; Modèles nuls; Séries temporelles

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Ecologie

NOM ET ADRESSE DU LABORATOIRE :

Laboratoire Evolution et Diversité Biologique (EDB)

UMR 5174 (CNRS/UPS/ENSFEA/IRD)

Université Paul Sabatier, Bâtiment 4R1, bureau 33

118 Route de Narbonne

31062 Toulouse CEDEX 9 - FRANCE