



Bastien Gamboa
Master 2 Professionnel « Biostatistiques et Modélisation » 2010-2011.

Encadrement :
Gwenaëlle Fahrner - Responsable EXPLORE 2070 Poisson, BIOTOPE.
Gaël Grenouillet - Tuteur, EDB.

Résumé

L'objectif de cette étude est de quantifier les impacts du changement climatique sur 38 espèces de poissons d'eau douce à l'échelle de la France.

Nous avons utilisé la modélisation statistique (via la combinaison de sept SDM - Species Distribution Models) pour projeter l'habitat favorable de ces espèces. Puis nous avons quantifié l'impact du changement climatique sur ces 38 espèces par le biais de différents indices tels que le SRC (Species Range Change, quantifiant le changement d'aire de répartition) ou encore le nombre de kilomètres favorables gagnés ou perdus. L'impact du changement climatique sur les assemblages de poissons des cours d'eau français a été approché via la distance de Jaccard et la différence de richesse spécifique entre les conditions actuelles et futures.

Les principaux résultats montrent un fort impact du changement climatique étudié sur les assemblages, et sur un grand nombre d'espèces. La truite de rivière (*Salmo trutta*) semble subir une diminution conséquente de son aire de répartition et se réfugier dans les têtes de bassin des zones d'altitudes. Le toxostome (*Chondrostoma toxostoma*) devrait être favorisé par ce changement climatique, son aire de répartition englobant la quasi-totalité de la France (hormis les zones de hautes altitudes et la Bretagne). La brème bordelière (*Blicca bjoerkna*), quant à elle, ne semble que peu touchée par ce changement climatique, un léger changement de répartition ressortirait tout de même, caractérisé par une légère remontée le long du gradient amont-aval. Les assemblages devraient subir un fort impact du changement climatique (fortes valeurs de turnover) et une augmentation de la richesse spécifique (particulièrement pour les zones amont).

Globalement les espèces spécialistes (caractéristiques des zones amont) semblent subir une diminution de leurs aires de répartition en se réfugiant dans les zones d'altitudes, alors que les espèces généralistes (caractéristiques des zones aval) devraient s'accroître, leur gamme de tolérance thermique ne semblant que peu voire pas dépassée par le changement climatique.

La prise en compte de quatre hypothèses de dispersions (nulle, illimitée, limitée par bassin hydrographique, limitée par « sous-bassin » hydrographique créés par les grands barrages humains) nous a permis d'obtenir la gamme de réponse possible (entre les hypothèses de dispersions nulle et illimitée), et d'intégrer pour la première fois (à notre connaissance) un frein anthropique à la dispersion.

Abstract

The aim of our study is to quantify climate change's impacts over 38 fresh water fish species in France. We used statistic modeling (by combination of seven SDM - Species Distribution Models) to project distribution of species suitable habitat. Then we quantify climate change impact over this species by indices like SRC (Species Range Change), number of suitable kilometers gained or lost. We assess French fresh water fish assemblage's impact by Jaccard distance, and difference between actually species richness and future species richness.

The main results would be a strong climate change impact over assemblages and over many species. Brown trout (*Salmo trutta*) would reduce its distributional area. Its future distribution would be restricted to the most upstream sites. French nase (*Chondrostoma toxostoma*) would expand its distributional area to almost all French territory (except for high altitude and Bretagne). White bream (*Blicca bjoerkna*) seems to not suffer by climate change, except for a little ascent of upstream-downstream gradient. Assemblages should suffer a strong impact characterized by high turnover and increase species richness (especially to upstream sites).

Globally 'specialists' species (characteristics of upstream zones) should reduce their distribution area, while 'generalists' species would increase because their maximum thermal tolerance would not be reached by climate change.

We use four dispersion hypotheses: null, infinite, restrict by watershed, and 'sub-watershed' created by large dams. This permits us to assess range of possible response (between null and infinite dispersion hypotheses), and for the first time (to our knowledge) consider brake anthropogenic dispersal.

Remerciements

En premier lieu je souhaite remercier BIOTOPE de m'avoir donné la chance de pouvoir utiliser et développer mes connaissances universitaires sur un sujet si intéressant.

Je souhaite également remercier Gwenaëlle Fahrner pour ses critiques constructives, son enthousiasme et sa disponibilité.

Merci à Gaël Grenouillet pour la formation qu'il m'a apporté.

Merci à Florence Baptist pour sa disponibilité, et sa confiance qui m'a permis d'avoir ce stage.

Merci à Nicolas Poulet, Frédérique Melki et Nirmala Seon-Massin d'avoir partagé leurs connaissances ichtyologiques au cours des réunions de travail.

Sommaire

1. Introduction	1
1.1. BIOTOPE	1
1.2. EXPLORE 2070	1
1.3. Ma contribution à EXPLORE 2070	1
1.4. La modélisation statistique de la répartition d'espèces sous l'hypothèse de changement climatique	1
2. Matériels et Méthodes	4
2.1. Présentation des données	4
2.1.1. Répartition observée	4
2.1.2. Variables climatiques	4
2.1.3. Réseau hydrographique et variables physiques	6
2.2. Modélisation	8
2.2.1. Jeux de calibration, Jeux de validation, Itérations.....	8
2.2.2. Modèles statistiques.....	8
2.2.3. Choix du seuil.....	8
2.2.4. Performances prédictives	9
2.3. Projection des distributions.....	9
2.4. Prise en compte de la continuité écologique via trois hypothèses de dispersions alternatives	9
2.4.1. Dispersion nulle	9
2.4.2. Dispersion limitée aux bassins hydrographiques.....	10
2.4.3. Dispersion limitée aux bassins hydrographiques artificiellement créés par les grands barrages humains	10
2.5. Evaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les assemblages de poissons ...	11
2.5.1. Turnover (Distance de Jaccard)	11
2.5.2. Richesse spécifique	11

2.6. Evaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les espèces.....	12
2.6.1. Evaluation des gains ou pertes de kilomètres de linéaire de cours d'eau occupé	12
2.6.2. Species Range Change (SRC)	12
2.6.3. Prévalence selon l'ordre de Strahler	12
3. Résultats.....	12
3.1. Performances prédictives	12
3.2. Turnover.....	14
3.3. Richesse spécifique	15
3.3.1. Richesse spécifique actuelle	15
3.3.2. Différence de richesse spécifique	16
3.3.3. Richesse spécifique	17
3.4. Approche par espèce	18
3.4.1. Estimation du nombre de kilomètres actuellement occupé	18
3.4.2. Estimation du nombre de kilomètres gagné/perdu	19
3.4.3. Species Range Change	20
3.4.4. Répartition de l'habitat favorable actuel et futur	21
3.4.5. Prévalence actuelle et future détaillées par ordre de Strahler	23
3.5. Hypothèses de dispersions alternatives	24
3.5.1. Hypothèse de dispersion nulle	24
3.5.2. Hypothèse de dispersion limitée par bassin hydrographique	25
3.5.3. Hypothèse de dispersion limitée par « sous-bassins hydrographiques »	26
4. Discussion	27
4.1. Assemblage des espèces.....	27
4.2. Approche par espèce	28
4.2.1. Toxostome	28

4.2.2. Truite de rivière	28
4.2.3. Brème bordelière	28
4.3. Les limites	29
4.3.1. Hypothèse de dispersion	29
4.3.2. Hypothèse de non-adaptation.....	29
4.3.3. Données d'échantillonnages et interactions biotiques	30
4.3.4. Choix des variables	30
5. Conclusion.....	30
Bibliographie	31
Annexes.....	36

Liste des figures et tableaux

Figure 1 : Schéma illustrant les risques de l'extrapolation. (page 2)

Figure 2 : Répartition des 4381 stations d'échantillonnages. (page 4)

Figure 3 : Quantification du changement climatique pris en compte dans cette étude, pour la France métropolitaine. Sont présentés les 615 776 (87 968 nœuds (explication ci-dessous) x 7 GCM) valeurs de différences entre conditions futures et condition actuelles, pour les 8 variables climatiques. (page 6)

Figure 4 : Schéma explicatif de l'ordre de Strahler. (page 7)

Figure 5 : Délimitation des 59 bassins hydrographiques utilisés pour l'hypothèse de dispersion limitée par ces bassins hydrographiques. (page 10)

Figure 6 : Qualité prédictive des 70 SDM par espèce estimée par l'AUC. La prévalence est également présentée. (page 13)

Figure 7 : Représentation cartographique de la carte du turnover moyen (haut ; moyenne calculée sur 490 valeurs : 7SDM x 10itérations x 7GCM), et de la carte de la variabilité associée (bas ; représentant l'écart-type de ces 490 valeurs). (page 14)

Figure 8 : Représentation cartographique de la richesse actuelle moyenne prédite (haut, moyenne de 7SDM x 10itérations x 7GCM) et de la carte de variabilité associée (bas, écart-type de 7SDM x 10itérations x 7GCM). (page 15)

Figure 9 : Représentation cartographique de la carte de la différence moyenne de richesse spécifique prédite entre futur et présent (haut, moyenne de 7SDM x 10itérations x 7GCM) et de la carte de variabilité associée (bas, écart-type de 7SDM x 10itérations x 7GCM). (page 16)

Figure 10 : Estimation de la longueur de cours d'eau occupé exprimée en kilomètres pour chaque espèce par les 70 SDM (7SDM x 10itérations). (page 18)

Figure 11 : Estimation de la différence entre le nombre de kilomètres de cours d'eau actuellement occupé via les projections et prédit pour être occupé en 2070, soit le nombre de kilomètres gagné ou perdu par espèce. (page 19)

Figure 12 : Distribution des 490 valeurs de SRC pour chaque espèce (7 SDM x 10 itérations x 7 GCM). (page 20)

Figure 13 : Cartes des répartitions actuelles (gauche) et futures (droites) de la truite de rivière (haut), du toxostome (centre) et de la brème bordelière (bas). Ces répartitions actuelles représentent le nombre de modèles projetant une présence (de 0 à 70 pour les conditions actuelles, et 0 à 490 pour les conditions futures). (page 21)

Figure 14 : Prévalence actuelle et future de la truite de rivière (gauche), du toxostome (droite) et de la brème bordelière (bas) détaillé par ordre de Strahler. Sont donnés la prévalence moyenne avec son écart-type et la médiane pour les conditions actuelles et future. La significativité de la différence entre prévalence actuelle et future d'un test de Wilcoxon en échantillons appariés est également donnée sur l'axe des abscisses (ns : non-significatif donc $>0,05$, * : $<0,05$, ** : $<0,01$, *** : $<0,001$). (page 23)

Figure 15 : Distribution des 490 valeurs du nombre de colonisations rendues impossibles par l'hypothèse de dispersion nulle pour chacune des 38 espèces étudiées. La valeur moyenne du nombre de colonisations rendues impossible par cette hypothèse de dispersion est donnée sous le nom de l'espèce. (page 24)

Figure 16 : Distribution des 490 valeurs du nombre de colonisations rendues impossibles par l'hypothèse de dispersion limitée par bassin hydrographique pour chacune des 38 espèces étudiées. La valeur moyenne du nombre de colonisations rendues impossible par cette hypothèse de dispersion est donnée sous le nom de l'espèce. (page 25)

Figure 17 : Distribution des 490 valeurs du nombre de colonisations rendues impossibles par l'hypothèse de dispersion limitée par « sous-bassin hydrographique » pour chacune des 38 espèces étudiées. La valeur moyenne du nombre de colonisations rendues impossible par cette hypothèse de dispersion est donnée sous le nom de l'espèce. (page 26)

Figure 18 : Favorabilité en fonction des trois variables les plus importantes dans la modélisation, et ce pour la truite de rivière (gauche), le toxostome (droite) et la brème bordelière (bas). Sont présentés la médiane (courbe noire), le 1er et 9è décile (courbes grises). (page 37)

Tableau 1 : Classement des 2660 SDM (70 SDM x 38 espèces) selon leur performance prédictive en fonction de deux indices : TSS et AUC. (page 13)

Tableau 2 : Richesse spécifique actuelle et future ainsi que la différence de richesse spécifique entre future et actuelle détaillées par ordre de Strahler. Sont présentés la moyenne +/- l'écart-type et la médiane entre parenthèses. Les * correspondent à la significativité de la différence entre la richesse future et la richesse actuelle via un test de Wilcoxon en échantillons appariés (ns : non significatif, * : <0,05, ** : <0,01, *** : <0,001). (page 17)

Tableau 3 : Liste des 38 espèces modélisées. Sont donnés le code à trois lettres, le nom latin, le nom commun et la prévalence des données d'échantillonnages. (page 38)

Tableau 4 : Tableau récapitulatif par espèce. Sont donnés le nombre de kilomètres de cours d'eau projetés comme actuellement favorable, projetés comme favorable pour 2070 et la différence entre les deux (moyenne, écart-type et médiane ; les * correspondent à la significativité de la différence entre les nombres actuels et futurs de kilomètres de cours d'eau projetés comme favorables d'un test de Wilcoxon en échantillons appariés selon l'association présentée dans le paragraphe 2.5.1. Turnover) ; les SRC (moyenne écart-type et médiane) ; la prévalence actuelle et future (moyenne, écart-type et médiane ; les * correspondent à la significativité de la différence entre la prévalence actuelle et future d'un test de Wilcoxon en échantillons appariés selon l'association présentée dans le paragraphe 2.5.1. Turnover). (page 39)

1. Introduction

1.1. BIOTOPE

Ce bureau d'étude, fondé le 18 mars 1993 par une équipe de biologistes et d'experts de la communication rassemblés par une même passion : la nature, est aujourd'hui la plus importante société française spécialisée dans l'expertise écologique, la communication environnementale et l'édition naturaliste (220 collaborateurs). Biotope est également le premier acteur privé du réseau Natura 2000 en France.

Les thématiques traitées par BIOTOPE sont multiples et regroupent expertises écologiques, ingénierie environnementale des projets d'aménagement, gestion et conservation des espèces et des milieux, assistance à la mise en œuvre de politiques environnementales, photographie, formation professionnelle. A cette liste peuvent être rajoutées l'édition et la diffusion via les éditions BIOTOPE, illustrées par la Collection Parthénope qui est aujourd'hui une référence incontestable en matière d'ouvrages scientifiques, mais aussi d'atlas régionaux ou de livres destinés à un plus large public. Plusieurs éditeurs font confiance à BIOTOPE pour diffuser leurs ouvrages, dont le plus prestigieux est le Muséum National d'Histoire Naturelle (www.biotope.fr).

1.2. EXPLORE 2070

Le changement climatique est devenu en très peu de temps une source de préoccupations majeures. L'évolution des hydrosystèmes et des milieux côtiers, tout comme celle de la vie humaine, animale et végétale qui dépend d'eux, est au cœur de cette préoccupation. L'objectif du projet Explore 2070 (projet du Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable, des Transports et du Logement) est, à partir de différents scénarios climatiques, démographiques et socio-économiques, d'élaborer et d'évaluer des stratégies d'adaptation au changement climatique face à l'évolution des hydrosystèmes et des milieux côtiers à l'horizon 2070. Ce projet s'inscrit dans une perspective à long terme et a pour ambition de devenir une étude de référence en termes de stratégies d'adaptation au changement climatique en France. Les travaux issus de ce projet sont destinés à intégrer les contributions françaises au 5ème rapport du GIEC. Cette étude s'intègre au sein du lot 5 : étude des impacts attendus du changement climatique sur les écosystèmes aquatique et proposition de mesures d'adaptations (Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable, des Transports et du Logement, 2010).

1.3. Ma contribution à EXPLORE 2070

Afin d'évaluer les impacts du changement climatique sur la biodiversité ichthyologique des hydrosystèmes, nous avons utilisé une approche par comparaison entre la répartition actuelle des habitats favorables aux différentes espèces, et leur répartition future. Ces répartitions ont été évaluées par la modélisation statistique. Puis différents indices quantifiant l'impact du changement climatique sur les espèces et sur leurs assemblages ont été calculés.

Ma contribution se résume aux réalisations décrites dans la partie Matériels et Méthodes, à l'interprétation des différents résultats ainsi qu'aux travaux listés en annexes.

1.4. La modélisation statistique de la répartition d'espèces sous l'hypothèse de changement climatique

Les connaissances sur le climat actuel et futur sont largement suffisantes pour soutenir la véracité d'un changement climatique à venir dans un futur proche. Un tel changement climatique impactera un grand nombre d'espèces, certaines irréversiblement (Sala *et al.*, 2000). De ce fait l'évaluation de l'impact du changement climatique prédit, sur la faune et la

flore, est de plus en plus étudiée. Une approche largement utilisée est de chercher à relier la répartition des espèces aux variables environnementales via les modèles statistiques. Nous pouvons par exemple citer des études sur les poissons d'eau douce en France (Buisson & Grenouillet, 2009 ; Buisson, 2009 ; Grenouillet *et al.*, 2010), sur des décapodes invasifs en Espagne (Capinha & Anastácio, 2011) ou encore sur des arbres aux Etats-Unis (Prasad *et al.*, 2006).

L'utilisation de la combinaison des projections de différents modèles a été proposée pour la première fois en 1969 par Bates et Granger « The Combination of Forecasts » ; leurs résultats indiquent que la combinaison des projections de plusieurs modèles se révèle souvent plus efficace que le meilleur des modèles dont est construite la combinaison. Il faut également rappeler que se contenter d'un modèle unique, même performant, peut donner des projections futures peu fiables. Ceci vient du fait que l'extrapolation d'un modèle sur une gamme de valeur qui dépasse la gamme de valeurs de sa calibration, doit être maniée avec précaution (Elith & Leathwick, 2009). Une illustration de cette notion est donnée par la figure 1 et sa légende.

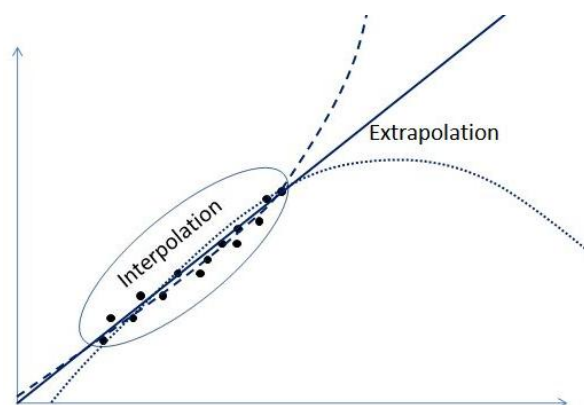


Figure 1 : Schéma illustrant les risques de l'extrapolation.

L'interpolation est la projection des modèles sur la gamme de valeurs qui est utilisée pour la calibration (points noirs : observations). Les trois courbes présentées sont globalement performantes pour interpoler les valeurs. Par contre les tendances extrapolées divergent grandement, ce qui peut être le cas pour l'extrapolation avec des conditions futures.

Néanmoins l'étude de Araújo *et al.* en 2005, en travaillant sur deux périodes passées (conditions « actuelles » : 1967-1972, conditions « futures » : 1987-1997) a montré que même si les projections futures sont moins fiables que les projections actuelles, les grandes tendances sont tout de même partagées par la majorité des modèles utilisés. De plus rappelons le fait que l'assignation d'un signe et/ou d'un coefficient erroné à une variable est une possibilité qui peut se rencontrer dans toutes les régressions (Grueber *et al.*, 2011), d'où notre choix de combiner les projections de plusieurs modèles.

Les SDM (Species Distribution Models), qui « capturent » statistiquement les corrélations entre l'environnement et la répartition de l'espèce étudiée, sont utilisés dans le but de projeter cette répartition (McPherson & Jetz, 2007). Ils sont largement utilisés afin de prédire la distribution des espèces (voir par exemple Austin, 2007 ; Elith & Leathwick, 2009). Ils peuvent fournir une représentation correcte des phénomènes biologiques réels à condition de répondre à un certain nombre d'exigences quant à leur applicabilité. Parmi ces contraintes, le nombre d'observations permettant la calibration d'un modèle statistique doit être suffisamment élevé afin qu'il y ait une bonne représentativité de la gamme de variations des données. Ceci permet de réduire les erreurs associées à de trop petits échantillons (Stockwell & Peterson, 2002 ; Barry & Elith, 2006) ; ou encore le fait que la modélisation des SDM est meilleure pour les espèces spécialistes que pour les espèces généralistes (Austin, 2007 ; McPherson *et al.*, 2004).

Les poissons d'eau douce sont particulièrement sensibles au changement climatique du fait de leur physiologie (animaux poïkilothermes) et milieu de vie (cours d'eau à faible inertie thermique). De ce fait la connaissance de leur répartition observée (via les opérations d'échantillonnages) et des mécanismes à l'origine de cette répartition (via la modélisation statistique) permet d'orienter les gestionnaires. Une espèce affectée négativement par le changement climatique pourra faire l'objet de mesures de conservation via une amélioration de ses sites favorables, une migration assistée, ... Au contraire l'expansion d'une espèce favorisée par le changement climatique pourra faire l'objet de mesures de contrôle (par exemple l'interdiction actuelle de remise à l'eau de l'espèce invasive *Lepomis gibbosus*). Cette étude s'inclue dans cet objectif de conservation grâce à la volonté du Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable, des Transports et du Logement, d'approcher les conditions futures probables de la biodiversité des poissons d'eau douce en France métropolitaine. Ceci afin de réfléchir dès aujourd'hui à la mise en œuvre de mesures d'adaptation visant à réduire l'impact du changement climatique sur les poissons d'eau douce en France.

Cette étude s'inscrit dans le prolongement des travaux de thèse de Laëtitia Buisson (2009). La répartition des espèces est évaluée à partir de modèles statistiques qui prédisent la niche modélisée (explication ci-dessous) de chaque espèce, en se basant sur le concept de niche écologique (Elith & Leathwick, 2009). Un modèle de distribution est construit pour chaque espèce étudiée, et repose sur deux postulats importants : (1) chaque population est considérée en équilibre avec son milieu, et (2) il est fait l'hypothèse que la distribution observée correspond à la niche réalisée de l'espèce.

La niche fondamentale d'une espèce est un concept en écologie correspondant à l'ensemble des habitats qui répondent aux exigences écologiques d'une espèce (Buisson, 2009). Il faut bien noter la différence entre la niche fondamentale et la niche réalisée qui elle prend en compte, en plus des exigences écologiques de l'espèce, les paramètres abiotiques (freins à la dispersion, ...) et biotiques (prédation, compétition, ...). La niche réalisée correspond donc à la répartition actuelle de l'espèce et ne peut être que plus réduite que la niche fondamentale (Hutchinson, 1957).

Notre objectif est donc d'évaluer l'impact du changement climatique sur la répartition des espèces de poissons d'eau douce en France métropolitaine à l'horizon 2070. Nous modéliserons les distributions actuelles et les distributions futures des espèces de poissons étudiés via les SDM. Dans un second temps le calcul de différents indices quantifiant l'impact du changement climatique sur les assemblages et sur chaque espèce nous permettra d'évaluer cet impact.

2. Matériels et Méthodes

2.1. Présentation des données

2.1.1. Répartition observée

Les données de la distribution actuelle des poissons sont extraites de la base de données BDMAP (Banque de Données Milieux Aquatiques et Poissons) de l'ONEMA (Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques). Cette base de données recense les résultats d'inventaires piscicoles réalisés sur un important réseau de stations de pêche couvrant l'ensemble du territoire français. La méthode d'échantillonnage est la pêche électrique.

Les opérations d'échantillonnage de 2000 à 2008 (pas de temps faible et récent permettant une caractérisation relativement fiable des assemblages de poissons) dont la richesse spécifique est supérieure ou égale à 1, sont extraites de cette base de données. Cela représente 4381 stations (figure 2) pour lesquelles un échantillonnage unique par station a été choisi aléatoirement, dans le but de caractériser sa composition ichtyologique. Une seule opération a été utilisée afin d'éviter une différence d'effort d'échantillonnage puisque les stations n'ont pas le même nombre d'opérations (max : 16, moyenne : 2,23, médiane : 1). Sur les 72 espèces dont la présence-absence est disponible, seules 38 (voir liste des espèces en annexe) sont utilisées pour la modélisation afin d'avoir une prévalence minimale de 100 occurrences, permettant d'approcher au mieux les caractéristiques environnementales de la niche réalisée de chacune des espèces.

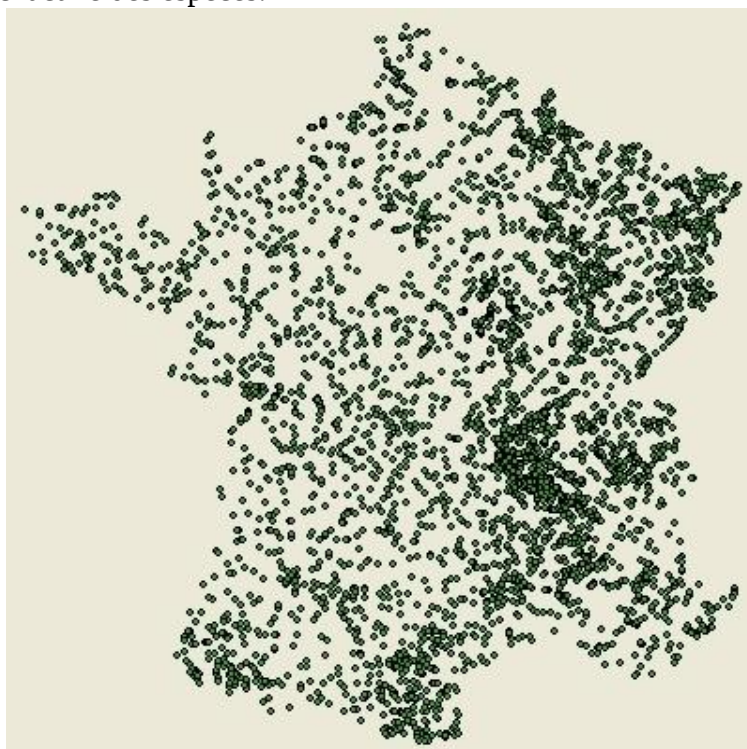


Figure 2 : Répartition des 4381 stations d'échantillonnages.

2.1.2. Variables climatiques

La température de l'eau et le débit sont des caractéristiques environnementales particulièrement importantes pour la niche fondamentale des poissons d'eau douce. La disponibilité de ces variables est bien moindre comparé à celle des températures de l'air et des précipitations. Plusieurs études ont montré que les températures de l'air et de l'eau d'une part, et les précipitations et les débits d'autre part, sont hautement corrélés (Mohseni & Stefan, 1999 ; Caissie, 2006 ; Buisson *et al.*, 2008) d'où notre choix d'utiliser ces-dernières afin de modéliser la niche réalisée des espèces.

Les variables climatiques sont au nombre de 8 :

Notation	Description	Unité
Tam	Température annuelle moyenne	°C
Tcv	Saisonnalité des températures	x
Tmax	Température moyenne du trimestre le plus chaud	°C
Tmin	Température moyenne du trimestre le plus froid	°C
Pam	Précipitations annuelles	mm
Pcv	Saisonnalité des précipitations	x
Pmax	Précipitations du trimestre le plus humide	mm
Pmin	Précipitations du trimestre le plus sec	mm

Elles sont téléchargées sous la forme d'une image (raster) de résolution 30 secondes d'arc (ce qui représente un pixel d'environ 1km x 1km à l'équateur) sous format .bil pour les conditions actuelles (www.worldclim.org) et sous format .asc pour les conditions futures (<http://ccafs-climate.org>). Ces deux formats sont transformés en .grd puis en .rst via le logiciel DIVA GIS (version 7.3.0.1) afin d'être utilisés par ArcGIS (le logiciel de SIG - Système d'Information Géographique, version 10.0).

Ces variables représentent les données avec la plus fine résolution disponible actuellement, tout en conservant une bonne qualité (incertitude relativement faible) puisque les auteurs utilisent pour les construire beaucoup plus d'échantillonnages que pour les données anciennement disponibles (Hijmans *et al.*, 2005).

Les conditions futures à l'horizon 2070 correspondent aux moyennes annuelles ou trimestrielles (selon les variables citées ci-dessus) de la période 2060-2089, et ont été téléchargées (<http://ccafs-climate.org> ; Ramirez & Jarvis, 2010) pour le scénario climatique A1b pour 7 GCM (General Circulation Models) :

- CCCMA CGCM31 (Canada)
- CSIRO_MK30 (Australie)
- IPSL_CM4 (France)
- MPI_ECHAM5 (Allemagne)
- NCAR_CCSM30 (Etats-Unis)
- UKMO_HADCM3 (Royaume-Uni)
- UKMO_HADGEM1 (Royaume-Uni)

Un GCM est un modèle basé sur des équations mathématiques qui modélisent les mouvements atmosphériques à l'échelle de la planète. Le scénario climatique (Gas Emission Scenarios, GES) A1b peut être considéré comme un scénario intermédiaire, avec une utilisation équilibrée entre source d'énergie fossile et autres sources d'énergie (IPCC Third Assessment Report, 2001). Le choix d'un seul GES peut être discuté, cependant Buisson *et al.* (2010) ont montré que la part de variabilité induite par les GES dans la modélisation de la répartition future de poissons d'eau douce en France sous l'hypothèse de changement climatique, est négligeable par rapport à celle des GCM. Cette publication nous a orientés vers la prise en compte des 7 GCM disponibles pour l'horizon 2070, afin de réduire l'importance de leur variabilité dans la modélisation.

Ces variables climatiques futures sont utilisées par les SDM sous l'hypothèse que les relations qu'elles entretiennent entre elles ne changent pas avec le futur (bien que Walket et Steffen (1997) informent que de nouvelles relations peuvent néanmoins apparaître).

Le changement climatique étudié se traduit par une augmentation globale des températures (figure 3), de l'ordre de 5°C pour la température du trimestre le plus chaud, de l'ordre de 3°C pour la température du trimestre le plus froid, et de l'ordre de 3-4°C pour les températures annuelles moyennes. De la même façon, la saisonnalité des températures futures est supérieure aux conditions actuelles.

Les précipitations quant à elles sont inférieures pour le futur, comparées aux conditions actuelles, de l'ordre de -100mm pour les précipitations annuelles moyennes, environ -50mm pour les précipitations du trimestre le plus froid. Les précipitations du trimestre le plus chaud présentent moins de différences, avec une légère diminution toutefois. La saisonnalité des précipitations future est, quant à elle, supérieure aux conditions actuelles.

Quantification du changement climatique étudié

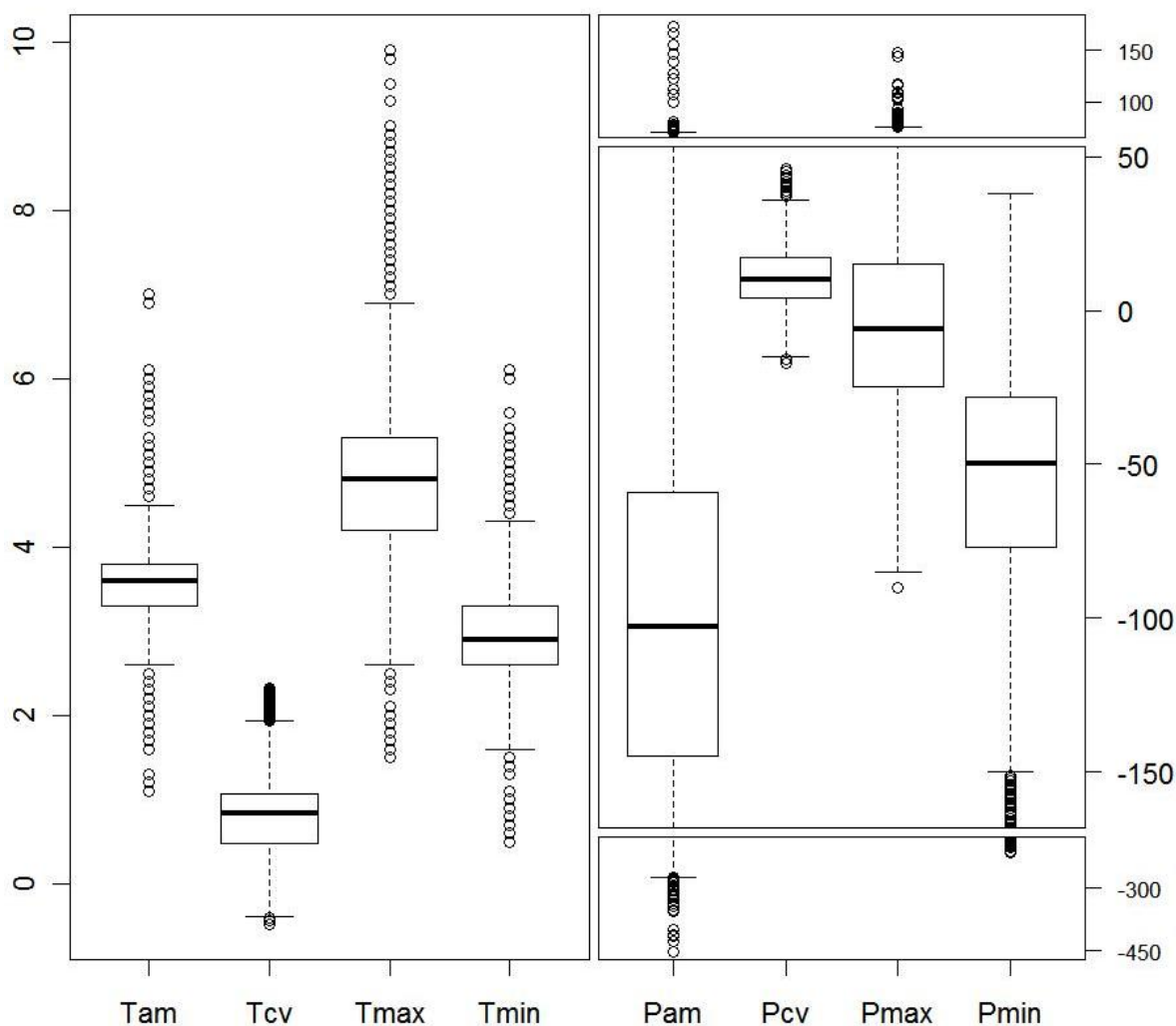


Figure 3 : Quantification du changement climatique pris en compte dans cette étude, pour la France métropolitaine. Sont présentées les 615 776 valeurs (87 968 nœuds (explication ci-dessous) x 7 GCM) de différences entre conditions futures et condition actuelles, pour les 8 variables climatiques.

2.1.3. Réseau hydrographique et variables physiques

2.1.3.1. Réseau hydrographique

Vogt *et al.* (2007) ont produit un réseau hydrographique paneuropéen. Le réseau hydrographique français a été extrait de cette base de données géoréférencée. Il se compose de 87 968 nœuds. Un nœud correspond à la source d'un cours d'eau, ou à la confluence de deux tronçons de cours d'eau. Quatre variables seront utilisées au cours de cette étude :

- l'ordre de Strahler est un indice discret positionnant le cours d'eau dans le réseau hydrographique selon un gradient amont-aval, il est calculé comme suit (figure 4) : un ordre de Strahler de 1 est affecté pour tous les cours d'eau comportant la source, un ordre de Strahler de rang plus élevé ne peut être construit que par deux cours d'eau de rang identique ($1+1=2$, $2+2=3$, $3+3=4$, ...).

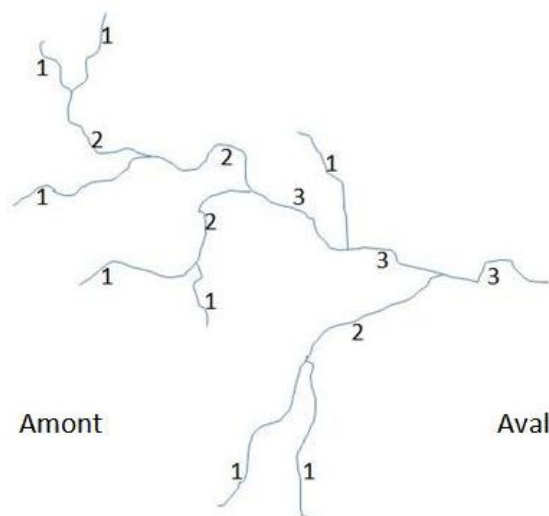


Figure 4 : Schéma explicatif de l'ordre de Strahler.

- longueur de chaque tronçon exprimé en km.
- surface du Bassin Versant (SBV) drainé par le tronçon de cours d'eau, exprimée en km^2 .
- longueur cumulée du réseau hydrographique en amont du tronçon, incluant la longueur dudit tronçon (CUM_LEN).

Ces deux dernières variables ont été extraites via ArcGIS (toolbox : spatial analyst tools) pour les 4381 stations et 87 968 nœuds.

2.1.3.2. Variable descriptive du gradient amont-aval (GrAM)

SBV et CUM_LEN étant très fortement corrélées positivement, une ACP sur leur logarithme népérien (afin d'approcher leur distribution d'une distribution normale) est réalisée. La première composante principale (expliquant 98.6% de la variance) est extraite et sera utilisée comme variable synthétique illustrant le gradient Amont-Aval.

Cette variable synthétique comporte une part d'information commune avec les 8 variables climatiques citées plus haut. Afin d'éviter le biais de modélisation que deux variables corrélées qui auraient un coefficient significativement différent de 0 en l'absence de l'autre variable, aient chacune un coefficient insignifiant, l'une en présence de l'autre dans le modèle (Besse, 2009 ; Grenouillet *et al.*, 2004), un GAM (Generalized Additive Model) est réalisé entre cette variable et les 8 variables climatiques avec une fonction de lissage d'ordre 4. Les résidus de ce GAM sont utilisés comme nouvelle variable synthétique illustrant le gradient amont-aval, noté GrAM (Buisson *et al.*, 2008).

2.1.3.3. Altitude (Alt)

L'altitude a été téléchargée sur le site Internet www.worldclim.org (qui se base sur les données de SRTM ; Farr *et al.*, 2007) sous la forme d'un raster de résolution 30 secondes d'arc (Hijmans *et al.*, 2005). Elle a été extraite pour les 4381 stations d'échantillonnages ainsi que pour les 87 968 nœuds, de la même manière que SBV et CUM_LEN. Cette donnée comporte également une part d'information commune avec les 8 variables climatiques citées plus haut. De la même manière que pour GrAM, Alt correspond aux résidus d'un GAM entre l'altitude et les 8 variables climatiques. Elle est donc également une variable synthétique, et illustre l'altitude.

L'intérêt de cette décorrélation se base sur l'hypothèse que les relations entretenues entre les variables climatiques et physiques ne changent pas avec le futur, et donc que les variables GrAM et Alt qui sont les mêmes en 2070, soient toujours décorréliées avec les 8 variables climatiques qui elles changent pour 2070.

Une limitation du nombre de variables explicatives par une présélection permet des performances prédictives plus grandes qu'en laissant le modèle choisir les meilleures variables selon un critère (Elith & Leathwick, 2009 ; exemple de critère : AIC, Akaike Information Criterion ; Akaike, 1974), et leurs précédentes utilisations (Buisson *et al.*, 2007 ; Buisson, 2009) nous ont conduit au choix des 10 variables ci-dessus.

2.2. Modélisation

La modélisation, les projections et les résultats non-cartographiques sont réalisés avec le logiciel R (version 2.13.1, <http://cran.r-project.org>) et le logiciel Rstudio (version 0.94.92, www.rstudio.org).

2.2.1. Jeux de calibration, Jeux de validation, Itérations

Les 4381 stations ont été partitionnées en deux jeux de données :

(1) un jeu de calibration (qui permettra la calibration des modèles statistiques) représentant 3064 stations (=70% des 4381 stations). Le choix de ses 3064 stations a été réalisé en prenant aléatoirement 70% des stations de chaque bassin hydrographique (parmi 6 bassins hydrographiques, information incluse dans BDMAP) afin d'obtenir une répartition spatiale relativement homogène sur la France pour ce jeu de données.

(2) un jeu de validation contenant les 1317 stations non-présentes dans le jeu de calibration. Dix itérations par espèce ont été réalisées pour chacun des 7 SDM (description ci-dessous) afin de réduire l'aléa présent dans les données, c'est pourquoi dix jeux de calibration et dix jeux de validations ont été créés (un jeu de validation est associé à un jeu de calibration, indépendant l'un de l'autre).

2.2.2. Modèles statistiques

Sept SDM ont été utilisés pour la modélisation de l'habitat favorable des 38 espèces de poissons :

- ABT (Aggregated Boosted Trees ; De'ath, 2007)
- CART (Classification And Regression Tree ; Breiman *et al.*, 1984)
- FDA (Factorial Discriminant Analysis)
- GAM (Generalized Additive Models ; Hastie & Tibshirani, 1990)
- GLM (Generalized Linear Models ; McCullagh & Nelder, 1989)
- MARS (Multivariate Adaptative Regression Splines ; Friedman, 1991)
- RF (Random Forest ; Breiman, 2001)

Ils ont été calibrés à partir des jeux de données de calibration, aboutissant à 7 SDM x 10 itérations, soit 70 SDM calibrés par espèce.

2.2.3. Choix du seuil

Les modèles statistiques utilisés produisent des probabilités de présence. Afin de les transformer en présence-absence, un seuil doit leur être appliqué en-dessous duquel le modèle prédit une absence et au-dessus duquel le modèle prédit une présence.

Le choix arbitraire d'un seuil de 0,5 - anciennement utilisé - a montré son inadéquation aux modélisations de distribution d'espèce. La maximisation d'un indice de performance tels que le Kappa de Cohen (Landis, J., & Koch, G., 1977), l'AUC (Area Under the Curve, Hanley & McNeil, 1982), ou le TSS (True Skill Statistic ; Allouche, 2006) doit être privilégié (Liu *et al.*, 2005).

Le choix du seuil a été réalisé selon la méthode itérative suivante : chaque niveau des projections d'un SDM (sur ses données de validation) a été utilisé comme seuil temporaire et la qualité prédictive (TSS) a été calculée ; le seuil qui maximise le TSS est ensuite sélectionné. La valeur de seuil utilisée pour transformer les probabilités actuelles en présence-absence actuelles est conservée pour transformer les probabilités futures en présence-absence futures.

2.2.4. Performances prédictives

Deux estimateurs de la performance prédictive sont calculés : AUC et TSS. De plus la sensibilité (capacité à prédire une présence lorsque l'observation est une présence), la spécificité (capacité à prédire une absence lorsque l'observation est une absence) et le Kappa de Cohen sont également calculés. La performance prédictive est obtenue pour chacun des 70 SDM à partir des données de validation indépendantes de leur jeu de calibration, et ce pour chacune des 38 espèces.

2.3. Projection des distributions

Les 70 SDM par espèce ont été utilisés afin de prédire 70 répartitions actuelles en présence-absence sur le réseau hydrographique décrit plus haut. Les projections futures ont été réalisées selon la même méthodologie, la seule différence est le nombre de répartition qui s'élève à 7 SDM x 10 itérations x 7 GCM, soit 490 répartitions futures pour chaque espèce.

Une carte par espèce est produite sous ArcGIS représentant pour chaque tronçon le nombre de modèle prédisant une présence, soit une note de 0-70 pour les répartitions actuelles et de 0-490 pour les répartitions futures (Grenouillet *et al.*, 2010). Les projections des SDM sur les nœuds ont été rattachées dans un deuxième temps aux tronçons, dans le but de produire des représentations cartographiques composées de segments de tronçons de cours d'eau et non de points. Ainsi toutes les représentations cartographiques ont pour support le réseau hydrographique français composé de tronçons de cours d'eau.

2.4. Prise en compte de la continuité écologique via trois hypothèses de dispersions alternatives

L'hypothèse de dispersion de départ est la dispersion illimitée. Elle suppose que les espèces seront capables d'atteindre tous les tronçons prédits comme favorables. De ce fait chaque tronçon peut être colonisé dans le futur par une espèce sans aucune limitation, ce qui n'est pas possible dans la réalité (Buisson & Grenouillet, 2009). Du fait de barrières naturelles et anthropiques bloquant la dispersion des poissons (non-continuité écologique entre bassin hydrographique, barrages humains ; Gosset *et al.*, 2006 ; Fukushima *et al.*, 2007), d'autres hypothèses de dispersion ont été prises en compte.

2.4.1. Dispersion nulle

L'hypothèse de dispersion nulle consiste en une colonisation impossible de nouveaux tronçons. Seule les tronçons prédits comme actuellement favorables peuvent être conservés pour 2070. Cette hypothèse de dispersion peut-être critiquée pour des poissons, néanmoins elle permet avec l'hypothèse de la dispersion illimitée d'avoir les extrêmes de la gamme de répartition prédite. De plus elle contient implicitement les freins à la dispersion tels que les barrages chimiques, thermiques et physiques, et peut se rapprocher de la dispersion de certaines espèces telles que le chabot dont les capacités de dispersions sont très faibles. Cette hypothèse nécessite la connaissance de la composition ichtyologique actuelle de chaque tronçon dans le but de savoir si une présence future d'une espèce correspond à une conservation de tronçon (cette espèce est projetée comme occupant actuellement ce tronçon)

ou à une colonisation (que cette hypothèse de dispersion interdit). Les seules données disponibles à cette résolution sont les projections en présence-absence des SDM. Une répartition actuelle prédite par un SDM servira de référence aux sept répartitions futures de ce SDM (due à la prise en compte de sept GCM).

2.4.2. Dispersion limitée aux bassins hydrographiques

L'hypothèse de dispersion limitée par 59 bassins hydrographiques (information venant de BD-CARTHAGE - un regroupement a été réalisé pour les bassins non-côtiers en grands bassins hydrographiques indépendant ; figure 5) permet une colonisation future seulement si le bassin hydrographique pour lequel la colonisation future est prédite, comporte au moins un tronçon actuellement favorable en termes d'habitat.

La référence utilisée afin de connaître quels bassins hydrographiques sont actuellement occupés, correspond aux répartitions actuelles prédites afin de conserver la même règle que pour l'hypothèse de dispersion nulle.



Figure 5 : Délimitation des 59 bassins hydrographiques utilisés pour l'hypothèse de dispersion limitée par ces bassins hydrographiques.

2.4.3. Dispersion limitée aux bassins hydrographiques artificiellement créés par les grands barrages humains

Cette hypothèse de dispersion est définie par les bassins hydrographiques naturels et les grands barrages humains empêchant la dispersion (les données de localisation des obstacles et de leur typologie viennent du ROE : Référentiel des Obstacles à l'Ecoulement - ONEMA), délimitant 2884 « sous-bassins hydrographiques ». De la même manière que pour l'hypothèse de dispersion précédente, un tronçon d'un sous-bassin ne peut être colonisé dans le futur que si au moins un tronçon de ce sous-bassin est actuellement projeté comme favorable en termes d'habitat.

Le type *barrage* du ROE correspond aux plus grands obstacles anthropiques à l'écoulement. Il a été choisi pour cette hypothèse de dispersion du fait de la non-exhaustivité des données de hauteur des obstacles et de la non-fiabilité des autres types et sous-types

présent dans le ROE (la non-fiabilité vient du fait que cette base de donnée est encore en construction, de nombreux obstacles sont en cours de vérification).

Tout comme les deux hypothèses de dispersion précédentes, les répartitions actuelles prédites servent de référence pour définir quels « sous-bassin hydrographiques » sont actuellement suffisamment favorables à l'espèce.

Ce choix du type *barrage* est certes le plus optimiste puisqu'il signifie que les obstacles à l'écoulement autres qu'appartenant à ce type sont considérés comme franchissables par les 38 espèces de poissons étudiées. De plus il n'a été fait aucune différence dans la capacité de franchissement des espèces, ce qui n'est pas le cas (le saumon atlantique a une très forte capacité de franchissement alors que le chabot a une capacité de franchissement quasi-nulle ; Keith & Allardi, 2001). Enfin la non-franchissabilité utilisée dans ce scénario de dispersion est symétrique (dévalaison et montaison impossible), alors que la dévalaison est souvent possible. Néanmoins la prise en compte de données d'obstacles anthropiques limitant la dispersion n'a, à notre connaissance, jamais été étudiée alors qu'ils freinent évidemment la dispersion des poissons d'eau douce. Ces données ont donc été prises en compte afin d'initier la réflexion.

2.5. Evaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les assemblages de poissons

2.5.1. Turnover (Distance de Jaccard)

La distance de Jaccard (Gower & Legendre, 1986) est calculée pour chaque tronçon selon la formule suivante :

$$1 - \frac{C}{A + B - C}$$

Avec C le nombre d'espèces en commun entre les projections actuelles et futures, A le nombre d'espèces occupant actuellement le tronçon, et B le nombre d'espèces occupant ce tronçon en 2070.

Le turnover est calculé pour 490 paires de répartitions prédites, selon l'association suivante : un assemblage actuel (correspondant à une association SDM - itération) est comparé à sept assemblages futurs (correspondants à la même association SDM - itération) aboutissant à sept valeurs de turnover par tronçon. Ceci est réalisé pour les 70 associations SDM - itération, soit 490 valeurs de turnover par tronçons. De ce fait la représentation cartographique du turnover moyen est associée à une représentation cartographique de sa variabilité.

2.5.2. Richesse spécifique

La richesse spécifique actuelle moyenne (moyenne de 70 richesses spécifiques actuelles), la richesse spécifique future moyenne (moyenne de 490 richesses spécifiques futures) et la différence moyenne de richesse spécifique (future - actuelle ; moyenne de 490 valeurs de différences de richesse spécifique, calculée selon la même association présentée dans le paragraphe 2.5.1. turnover) sont produites sous forme de représentations cartographiques avec une carte de variabilité associée pour chacune.

2.6. Evaluation des impacts potentiels du changement climatique sur les espèces

2.6.1. Evaluation des gains ou pertes de kilomètres de linéaire de cours d'eau occupé

La longueur de chaque tronçon, exprimée en kilomètres, est contenue dans le réseau hydrographique. Nous avons ainsi pu calculer le nombre de kilomètres favorables pour les conditions actuelles et pour les conditions futures (pour les 38 espèces) en associant la longueur du tronçon à la prédiction du nœud amont dudit tronçon. De même la différence entre le nombre de kilomètres favorables pour 2070 et actuellement a pu être calculée. La significativité de la différence entre le nombre de kilomètres occupés entre 2070 et actuellement, a été approché via un test de Wilcoxon en échantillons appariés (selon la même association que présentée dans le paragraphe 2.5.1. turnover).

2.6.2. Species Range Change (SRC)

Le changement de répartition par espèce a été évalué par le SRC (Thuiller *et al.*, 2009), calculé selon la formule qui suit :

$$SRC = \frac{\text{gain tronçons} - \text{perte tronçons}}{\text{tronçons actuellement occupé}}$$

Les différents SRC ont été calculés selon la même association que présentée dans le paragraphe 2.5.1. turnover, aboutissant à 490 valeurs de SRC par espèces.

2.6.3. Prévalence selon l'ordre de Strahler

La prévalence prédite (nombre de tronçons de cours d'eau favorables) actuelle et future a été calculée pour chaque ordre de Strahler (70 prévalences actuelles et 490 prévalences futures). La significativité de la différence entre prévalence actuelle et future a été approchée via un test de Wilcoxon en échantillons appariés (toujours en respectant la règle d'association présenté au paragraphe 2.5.1. turnover), et ce pour chaque ordre de Strahler.

3. Résultats

L'ensemble des résultats ci-dessous ont été réalisés pour les 38 espèces étudiées, cependant afin de ne pas surcharger ce rapport, nous détaillerons essentiellement trois espèces qui représentent trois grandes tendances de réponse au changement climatique. La truite de rivière (*Salmo trutta*, TRF) qui subit une diminution du nombre de ses sites favorables, le toxostome (*Chondrostoma toxostoma*, TOX) qui voit son nombre de sites favorables largement augmenter, et la brème bordelière (*Blicca bjoerkna*, BRB) qui est relativement peu impactée par le changement climatique.

3.1. Performances prédictives

Les performances prédictives sont globalement élevées (surtout au regard de l'AUC - tableau 1) avec aucun modèle classé comme invalide. Selon l'AUC, 20% des modèles sont classés comme excellents, 49% comme bons, 29% comme passables et seulement 4% comme mauvais.

TSS		AUC	
Excellent : (0,8 – 1)	89	Excellent : (0,9 – 1)	467
Bon : (0,6 – 0,8)	833	Bon : (0,8 – 0,9)	1298
Passable : (0,4 – 0,6)	1385	Passable : (0,7 – 0,8)	775
Mauvais : (0,2 – 0,4)	353	Mauvais : (0,6 – 0,7)	120
Invalide : (0 – 0,2)	0	Invalide : (0,5 – 0,6)	0

Tableau 1 : Classement des 2660 SDM (70 SDM x 38 espèces) selon leur performance prédictive en fonction de deux indices : TSS et AUC.

Au regard de la figure 5, la performance prédictive du toxostome ressort comme excellente en étant la plus forte des trois espèces étudiées. Puis vient celle de la brème bordelière qualifiée de bonne, et celle de la truite de rivière associée au même qualificatif. Les variabilités associées à la qualité prédictive de ses trois espèces sont relativement faibles, tous les SDM arrivant globalement à bien modéliser la répartition des habitats favorables de ces espèces. La prévalence ne semble pas être liée à la performance prédictive (ceci n'a été étudié que visuellement).

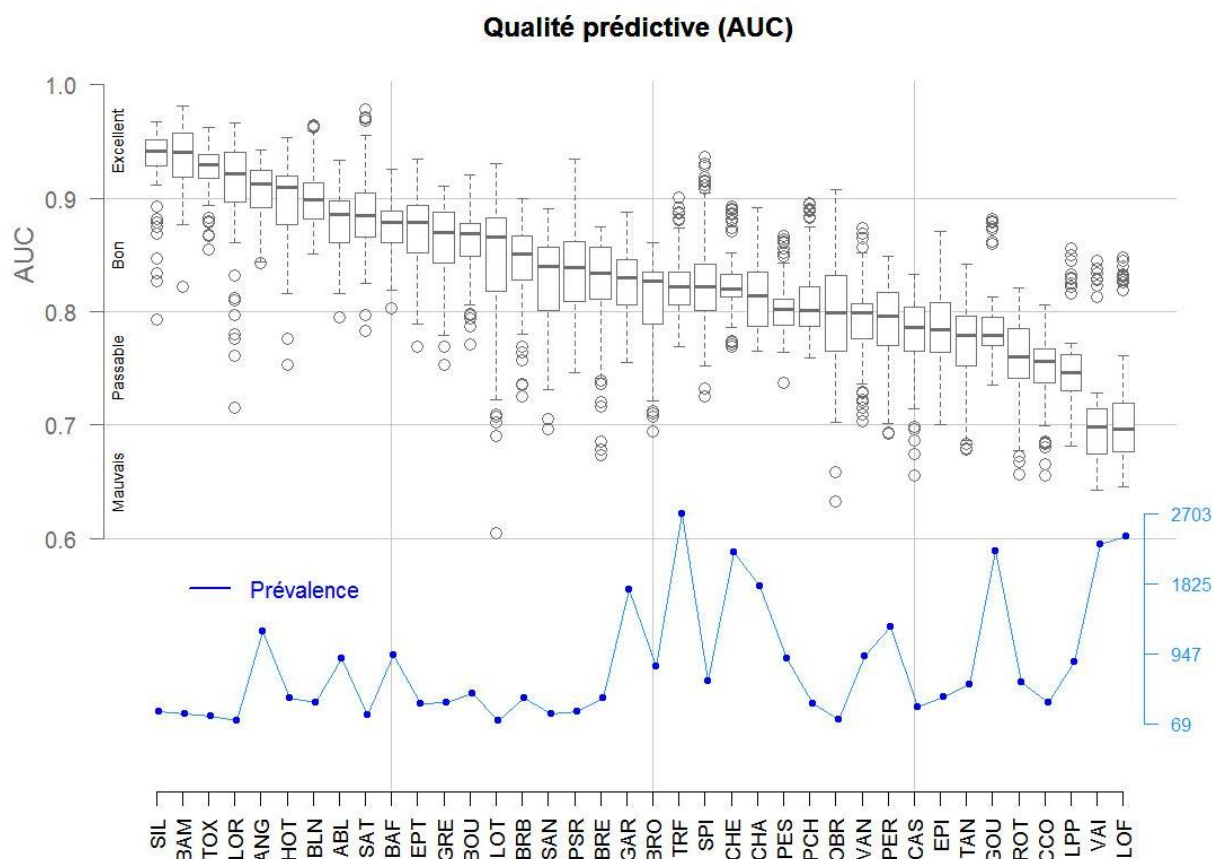


Figure 6 : Qualité prédictive des 70 SDM par espèce estimée par l'AUC. La prévalence est également présentée.

Les résultats qui suivent correspondent à l'hypothèse de dispersion illimitée.

3.2. Turnover

Le turnover (figure 7) montre de plus grandes valeurs dans les parties montagneuses, donc des ordres de Strahler faibles caractérisant des cours d'eau de tête de bassin. Les cours d'eau d'ordre de Strahler élevé ressortent comme relativement peu affectés par le changement climatique étudié. Le Nord-Ouest comporte également de fortes valeurs de turnover

La carte de variabilité associée montre une cohésion globale dans les projections des SDM, hormis pour les plus hautes altitudes des Pyrénées et des Alpes où les projections des SDM divergent.

La valeur moyenne du turnover est de 0,63, ce qui traduit un fort impact du changement climatique sur les assemblages des cours d'eau français.

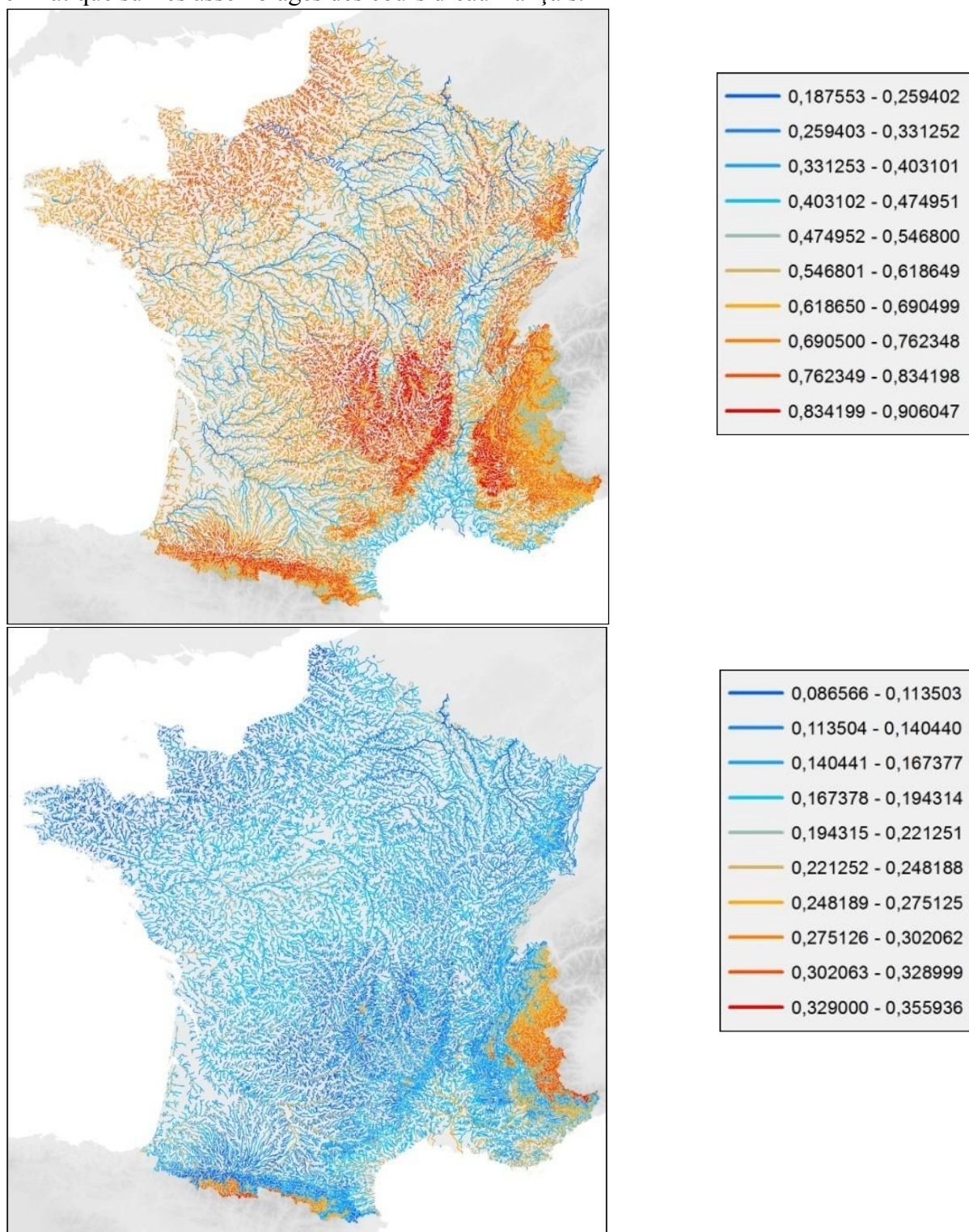


Figure 7 : Représentation cartographique de la carte du turnover moyen (haut ; moyenne calculée sur 490 valeurs : 7SDM x 10itérations x 7GCM), et de la carte de la variabilité associée (bas ; représentant l'écart-type de ces 490 valeurs).

3.3. Richesse spécifique

3.3.1. Richesse spécifique actuelle

La richesse spécifique actuelle fait ressortir les cours d'eau aval, avec un assemblage de nombreuses espèces de poissons. Inversement les cours d'eau de montagne (d'ordre de Strahler faible) présentent un faible nombre d'espèces. Le Nord-Ouest se caractérise par des richesses spécifiques faibles, de même pour les zones montagneuses. La variabilité montre une zone de plus grandes valeurs en Poitou-Charentes et dans le Nord de l'Aquitaine, ainsi que pour le Nord-Est de la France.

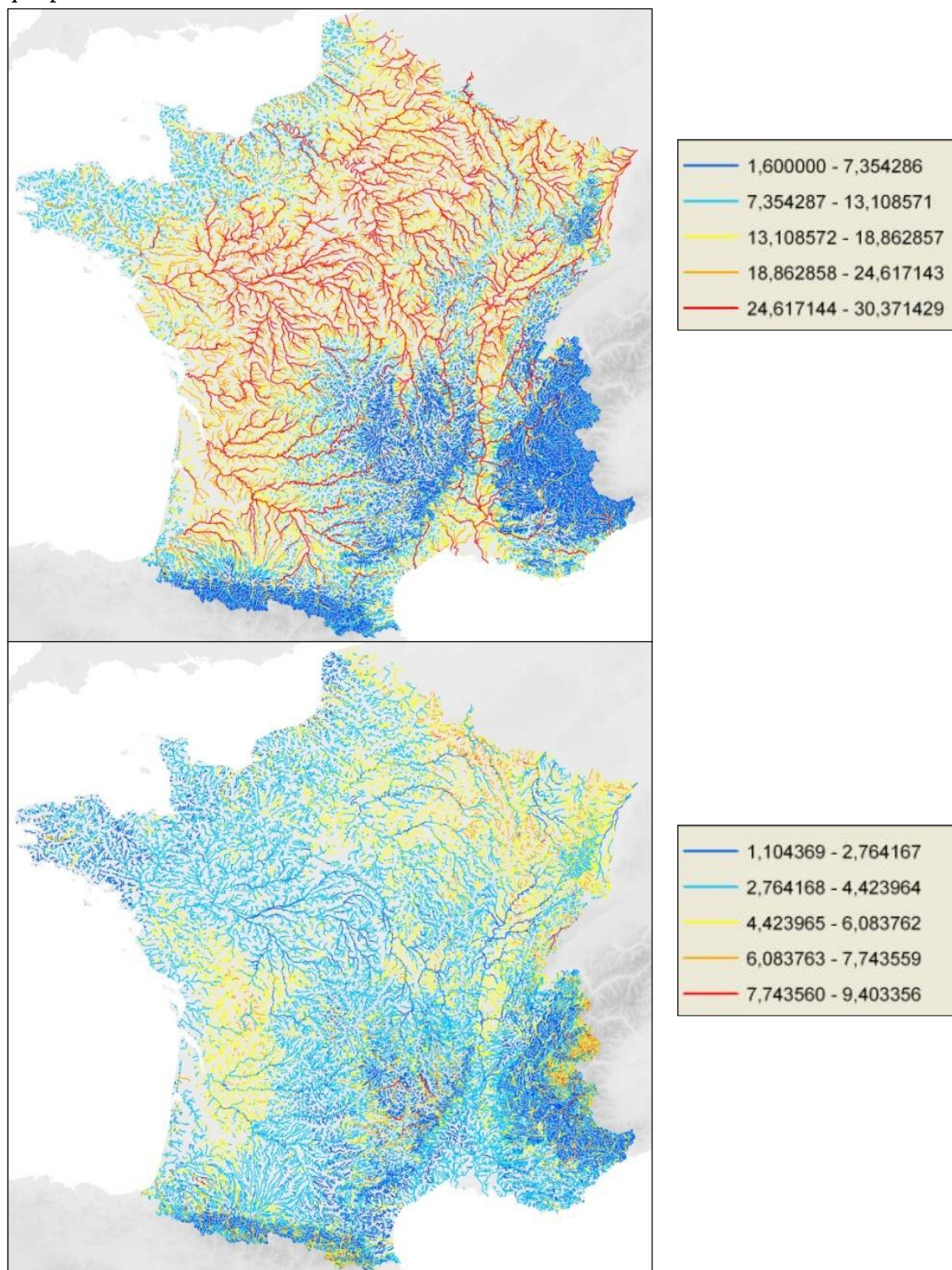
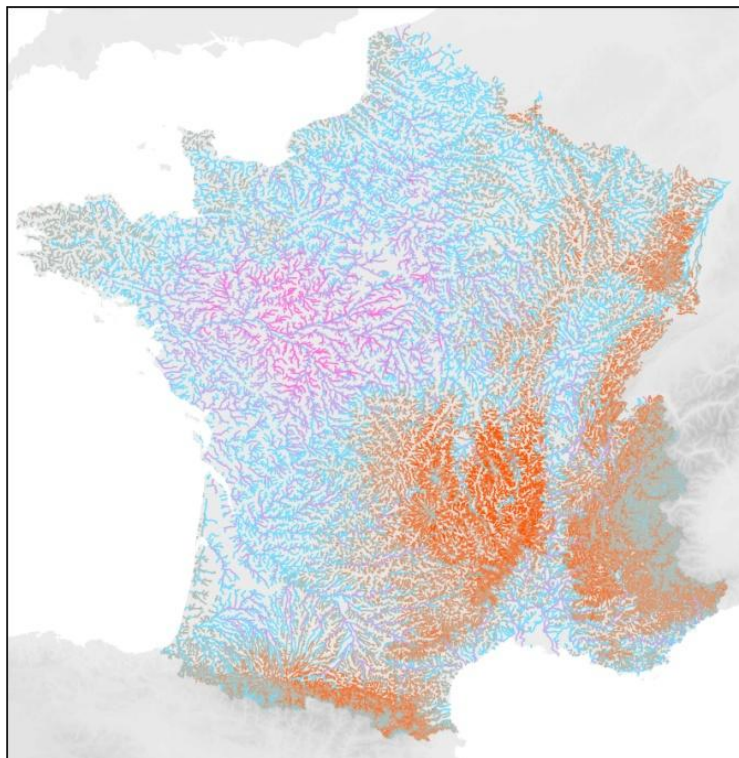


Figure 8 : Représentation cartographique de la richesse actuelle moyenne prédite (haut, moyenne de 7SDM x 10itérations x 7GCM) et de la carte de variabilité associée (bas, écart-type de 7SDM x 10itérations x 7GCM).

3.3.2. Différence de richesse spécifique

La différence de richesse spécifique entre les projections futures et actuelles (figure 8) montre une zone impactée par le changement climatique au niveau des régions du Centre, Pays de la Loire et Poitou-Charentes, caractérisée par une perte de richesse spécifique allant jusqu'à un déficit de plus de 8 espèces. Les zones montagneuses (Pyrénées, Alpes, Massif Central, Vosges, Jura) se caractérisent par une augmentation de richesse spécifique allant de +5 à +15 espèces (particulièrement au niveau du massif central).



La carte de la variabilité associée à la différence de richesse spécifique montre une faible variabilité pour le Nord-Ouest, le Limousin, les Alpes de l'Est et les Pyrénées.

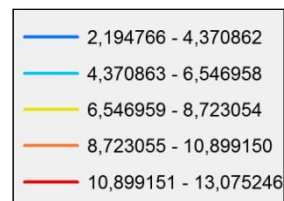
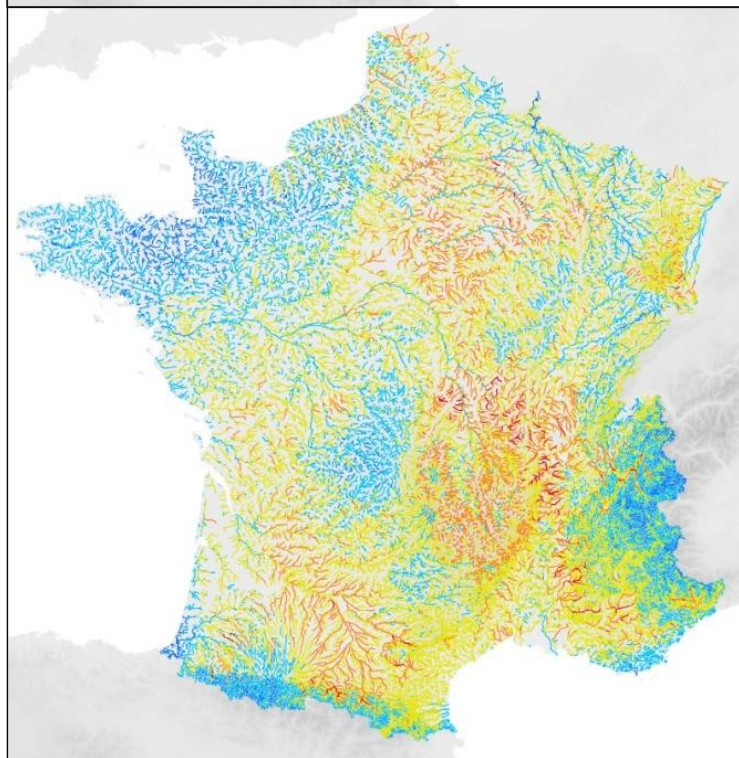
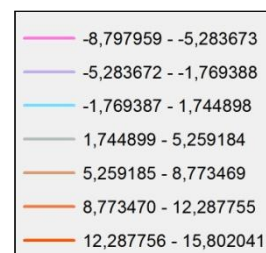


Figure 9 : Représentation cartographique de la carte de la différence moyenne de richesse spécifique prédite entre futur et présent (haut, moyenne de 7SDM x 10itérations x 7GCM) et de la carte de variabilité associée (bas, écart-type de 7SDM x 10itérations x 7GCM).

3.3.3. Richesse spécifique

Le tableau 2 nous informe que la richesse spécifique est plus élevée pour les zones aval (ordre de Strahler élevé) que pour les zones amont. Et ce aussi bien pour les conditions actuelles que futures.

La différence de richesse spécifique montre une augmentation pour les zones amont et une légère diminution pour les zones en aval. Les richesses spécifiques prédites actuelles et futures diffèrent significativement, et ce pour chaque ordre de Strahler (test de Wilcoxon en échantillons appariés, p-value < 0,001).

Strahler	Richesse actuelle	Richesse future	Delta richesse
1	6,9 +/- 5,8 ; (5)	11,81 +/- 7,9 ; (10)	4,9 +/- 7,1 ; (3) ; ***
2	9,8 +/- 7,8 ; (8)	14,29 +/- 8,4 ; (13)	4,5 +/- 8,1 ; (4) ; ***
3	13,9 +/- 9,3 ; (13)	17,47 +/- 8,8 ; (17)	3,6 +/- 8,7 ; (3) ; ***
4	18,0 +/- 9,3 ; (19)	20,24 +/- 8,8 ; (21)	2,2 +/- 8,5 ; (2) ; ***
5	22,0 +/- 7,9 ; (24)	22,47 +/- 8,4 ; (24)	0,4 +/- 8 ; (1) ; ***
6	25,0 +/- 5,4 ; (26)	24,04 +/- 8,1 ; (26)	-0,9 +/- 7,4 ; (0) ; ***
7	27,4 +/- 3,1 ; (28)	25,63 +/- 7,1 ; (28)	-1,8 +/- 6,6 ; (0) ; ***
8	27,1 +/- 3,0 ; (27)	25,58 +/- 7,4 ; (27)	-1,5 +/- 6,3 ; (0) ; ***

Tableau 2 : Richesse spécifique actuelle et future ainsi que la différence de richesse spécifique entre future et actuelle détaillées par ordre de Strahler. Sont présentées la moyenne +/- l'écart-type et la médiane entre parenthèses. Les * correspondent à la significativité de la différence entre la richesse future et la richesse actuelle via un test de Wilcoxon en échantillons appariés (ns : non significatif, * : <0,05, ** : <0,01, *** : <0,001).

3.4. Approche par espèce

3.4.1. Estimation du nombre de kilomètres actuellement occupé

La figure 10 nous informe que la truite de rivière est l'une des espèces qui occupe le plus grand nombre de kilomètres de cours d'eau français (~100 000Km) ; la brème bordelière fait partie des espèces intermédiaires (~50 000Km). Le toxostome (~30 000Km) en occupe quasiment le moins.

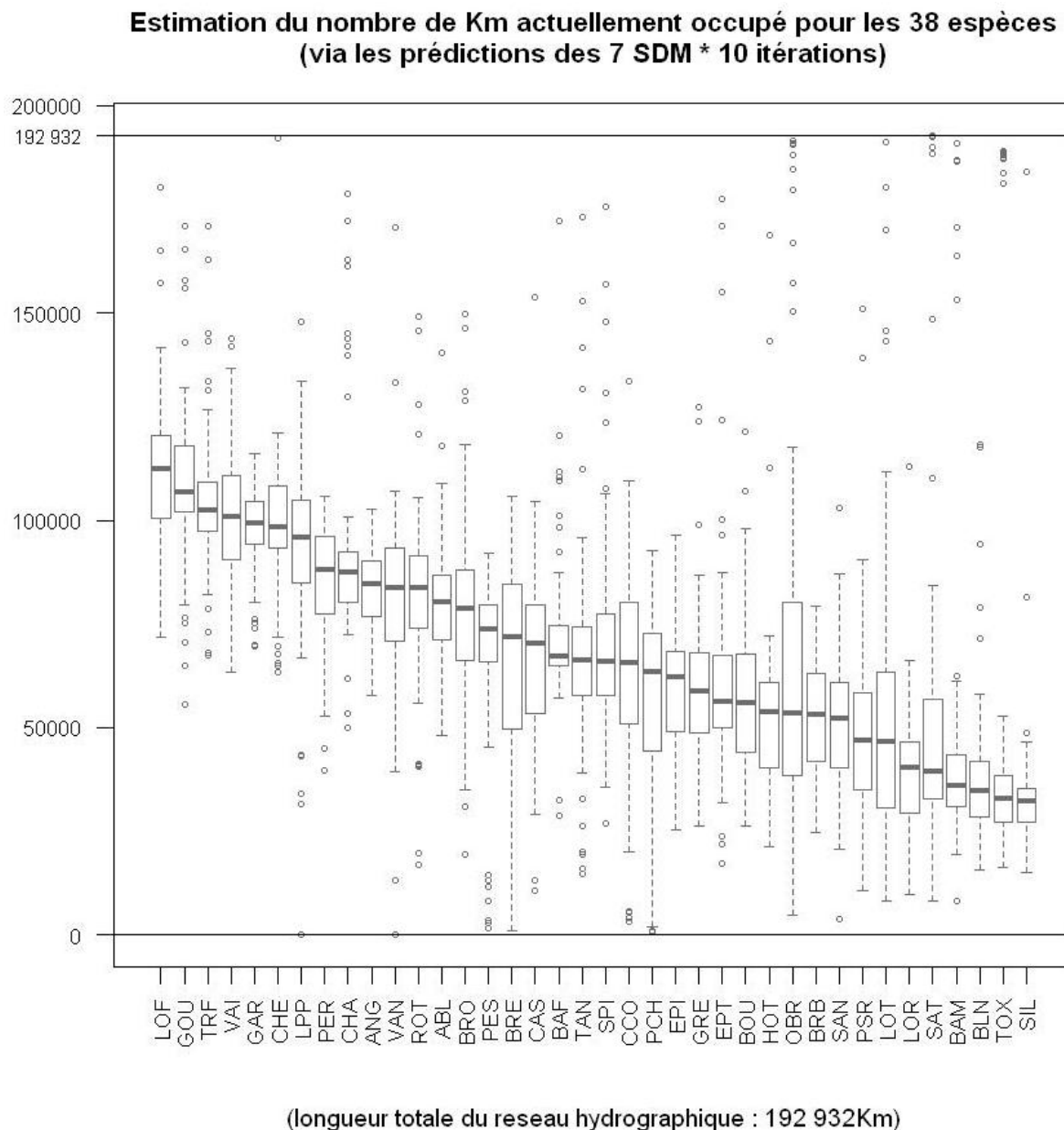


Figure 10 : Estimation de la longueur de cours d'eau occupée, exprimée en kilomètres pour chaque espèce par les 70 SDM (7SDM x 10itérations).

3.4.2. Estimation du nombre de kilomètres gagné/perdu

Trois espèces se détachent des autres, à savoir le barbeau méridional (BAM), le blageon (BLN) et le toxostome qui voient un très fort gain de kilomètres associé au changement climatique (figure11).

La truite de rivière semble impactée par le changement climatique étudié ici, se traduisant par une perte importante de kilomètres de cours d'eau prédits comme favorables.

La brème bordelière quant à elle ne semble ni gagner, ni perdre de kilomètres de cours d'eau prédits comme favorables au regard de sa médiane.

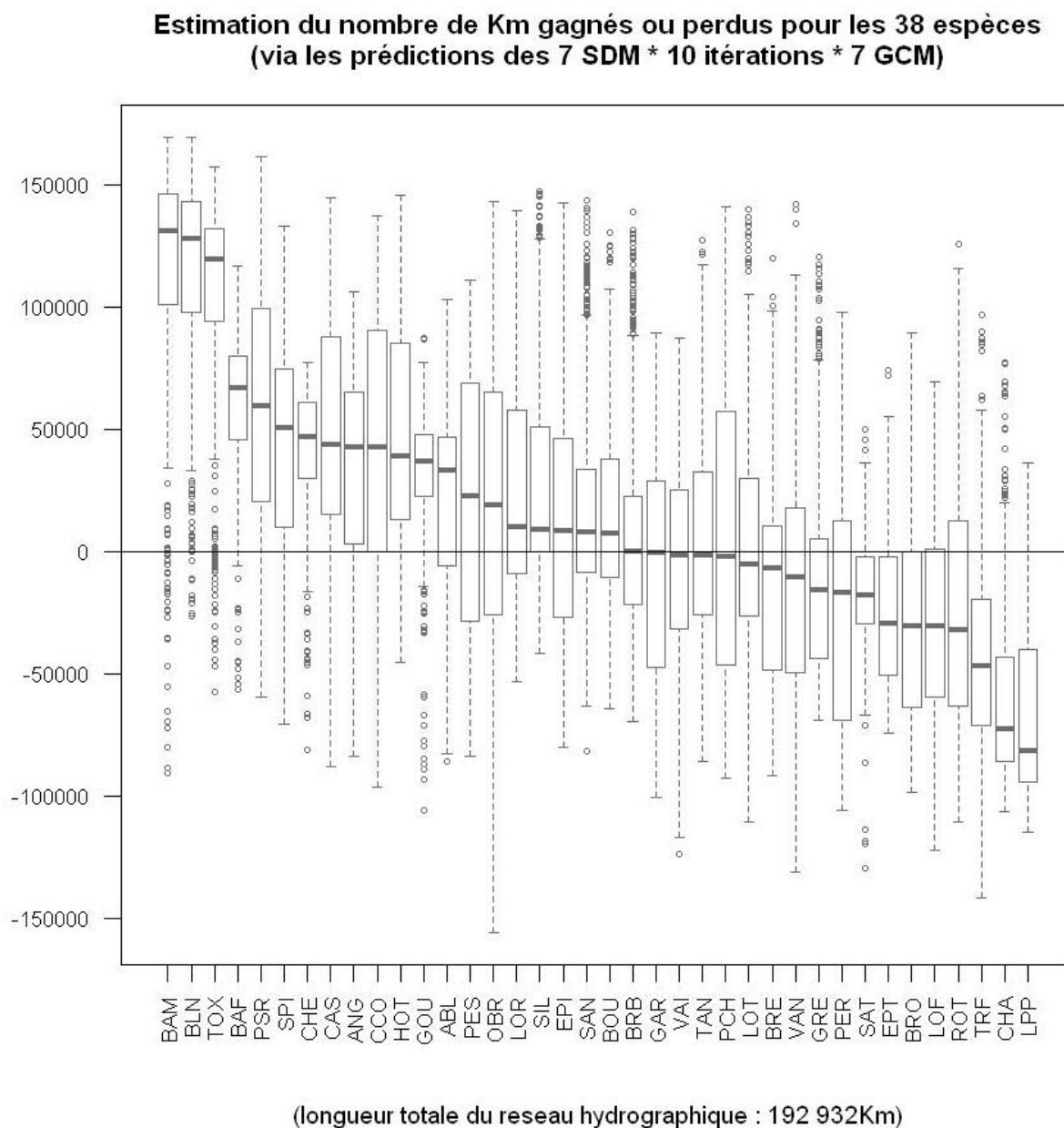


Figure 11 : Estimation de la différence entre le nombre de kilomètres de cours d'eau actuellement occupés via les projections et prédit pour être occupés en 2070, soit le nombre de kilomètres gagné ou perdu par espèce.

3.4.3. Species Range Change

Le SRC (figure 12) fait ressortir, tout comme la figure 11, le toxostome, le blageon et le barbeau méridional comme augmentant sensiblement leur aire de répartition suite au changement climatique.

Le SRC de la brème bordelière est positif mais très proche de 0, traduisant une faible à très faible augmentation d'aire de répartition pour le futur.

La truite de rivière, quant à elle, présente une diminution de son aire de répartition suite au changement climatique.

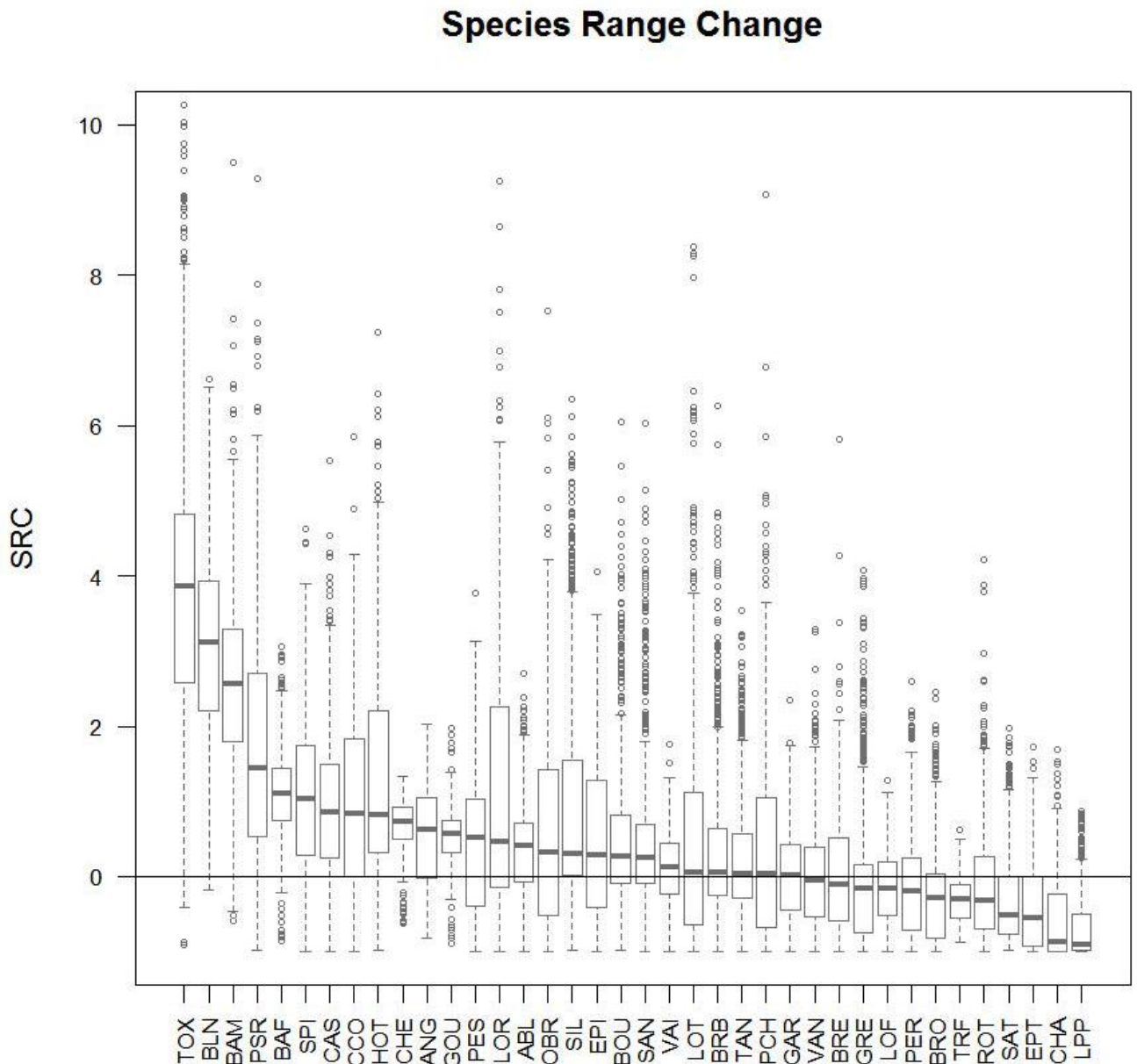


Figure 12 : Distribution des 490 valeurs de SRC pour chaque espèce (7 SDM x 10 itérations x 7 GCM).

3.4.4. Répartition de l'habitat favorable actuel et futur

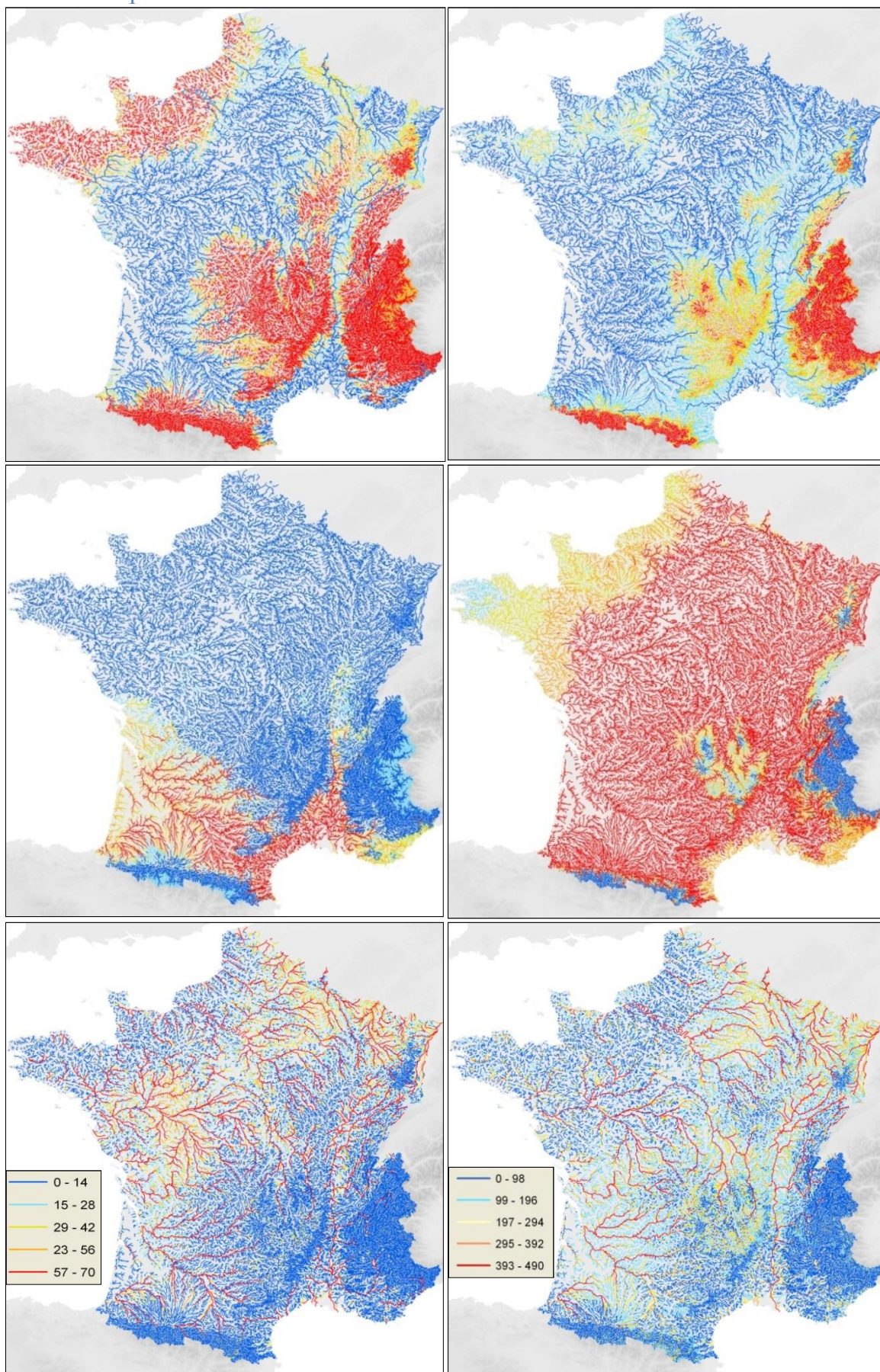


Figure 13 : Cartes des répartitions actuelles (gauche) et futures (droites) de la truite de rivière (haut), du toxostome (centre) et de la brème bordelière (bas). Ces répartitions actuelles représentent le nombre de modèles projetant une présence (de 0 à 70 pour les conditions actuelles, et 0 à 490 pour les conditions futures).

L'habitat favorable actuel projeté de la truite de rivière montre une occupation des zones montagneuses (Pyrénées, Alpes, Massif central, Jura, Vosges) et du Nord-Ouest de la France. Sa répartition future voit une large diminution des tronçons de cours d'eau prédit comme favorables, particulièrement dans le Nord-Ouest et le Massif Central. Cette espèce se caractérise par une perte de tronçons prédits comme favorables, et aucune zone ne ressort comme étant nouvellement colonisée.

L'habitat favorable prédit actuel du toxostome se situe dans le bassin de la Garonne, la côte méditerranéenne et le Sud du Rhône. Sa répartition future prédite subit une large augmentation du nombre de ses sites prédits comme favorables à l'échelle de toute la France, seules les zones montagneuses ne lui sont pas favorables, ainsi que la côte Nord-Ouest de la France.

L'habitat favorable prédit actuel de la brème bordelière montre une occupation des grands fleuves (Garonne, Rhône, Loire, Seine, Rhin) ainsi que la grande majorité des cours d'eau les plus en aval (ordre de Strahler élevé). La répartition future prédite montre certaines disparitions de grands cours d'eau, et certaines colonisations de plus petits cours d'eau.

3.4.5. Prévalence actuelle et future détaillées par ordre de Strahler

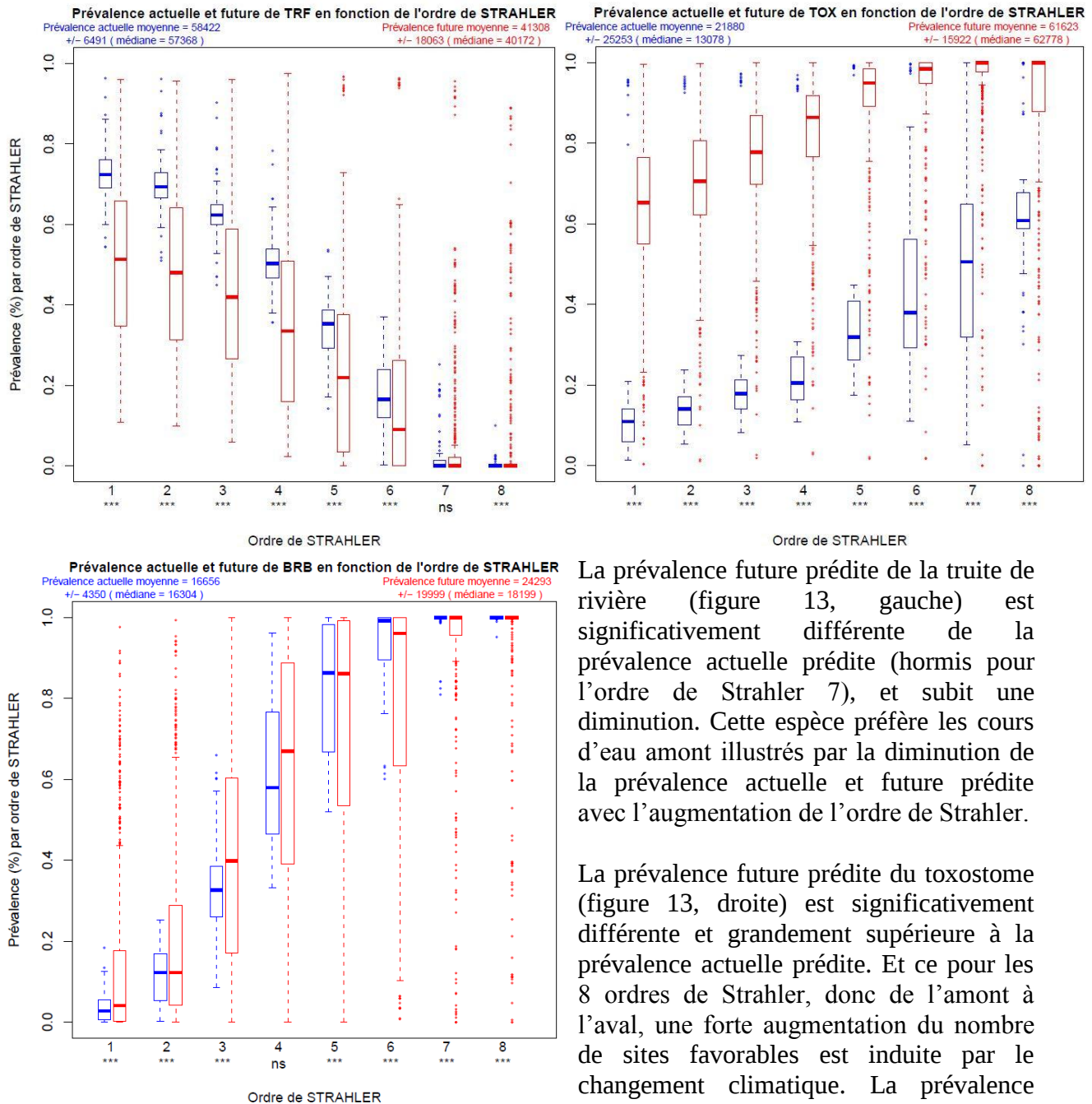


Figure 14 : Prévalence actuelle et future de la truite de rivière (gauche), du toxostome (droite) et de la brème bordelière (bas) détaillé par ordre de Strahler. Sont donnés la prévalence moyenne avec son écart-type et la médiane pour les conditions actuelles et future. La significativité de la différence entre prévalence actuelle et future d'un test de Wilcoxon en échantillons appariés est également donnée sur l'axe des abscisses (ns : non-significatif donc >0.05 , * : <0.05 , ** : <0.01 , *** : <0.001).

préfère les zones aval (ordre de Strahler élevés) et cette tendance ne semble pas affectée par le changement climatique. Les prévalences actuelles prédites et futures prédites sont significativement différentes hormis pour l'ordre de Strahler 4.

La prévalence future prédite de la truite de rivière (figure 13, gauche) est significativement différente de la prévalence actuelle prédite (hormis pour l'ordre de Strahler 7), et subit une diminution. Cette espèce préfère les cours d'eau amont illustrés par la diminution de la prévalence actuelle et future prédite avec l'augmentation de l'ordre de Strahler.

La prévalence future prédite du toxostome (figure 13, droite) est significativement différente et grandement supérieure à la prévalence actuelle prédite. Et ce pour les 8 ordres de Strahler, donc de l'amont à l'aval, une forte augmentation du nombre de sites favorables est induite par le changement climatique. La prévalence

actuelle prédite pour le toxostome est plus grande pour des ordres de Strahler élevés, donc des cours d'eau aval, que pour des cours d'eau amont. Cette tendance ne semble pas impactée par le changement climatique.

La brème bordelière subit une augmentation de sa prévalence future prédite (figure 13, bas). Cette espèce

3.5. Hypothèses de dispersions alternatives

Les résultats présentés ci-dessus ne différaient que très peu entre les hypothèses de dispersion limitées par bassins et « sous-bassins » hydrographique d'une part, et l'hypothèse de dispersion illimitée d'autre part, nous avons choisi de ne présenter que le nombre de colonisation rendues impossibles par les trois hypothèses de dispersions alternatives pour les 38 espèces.

3.5.1. Hypothèse de dispersion nulle

Comme nous pouvons le voir sur la figure 15, les trois espèces qui se dégagent des autres pour le SRC et le gain de kilomètres (BAM, BLN et TOX) ressortent également pour le nombre de colonisations rendues impossibles par cette hypothèse de dispersion. En effet cette hypothèse de dispersion impacte plus les espèces favorisées par le changement climatique (caractérisées par une expansion de leur aire de répartition qui n'est pas permise par cette hypothèse de dispersion) que les espèces subissant une réduction de leur habitat favorable (qui n'est pas impacté par l'hypothèse de dispersion nulle).

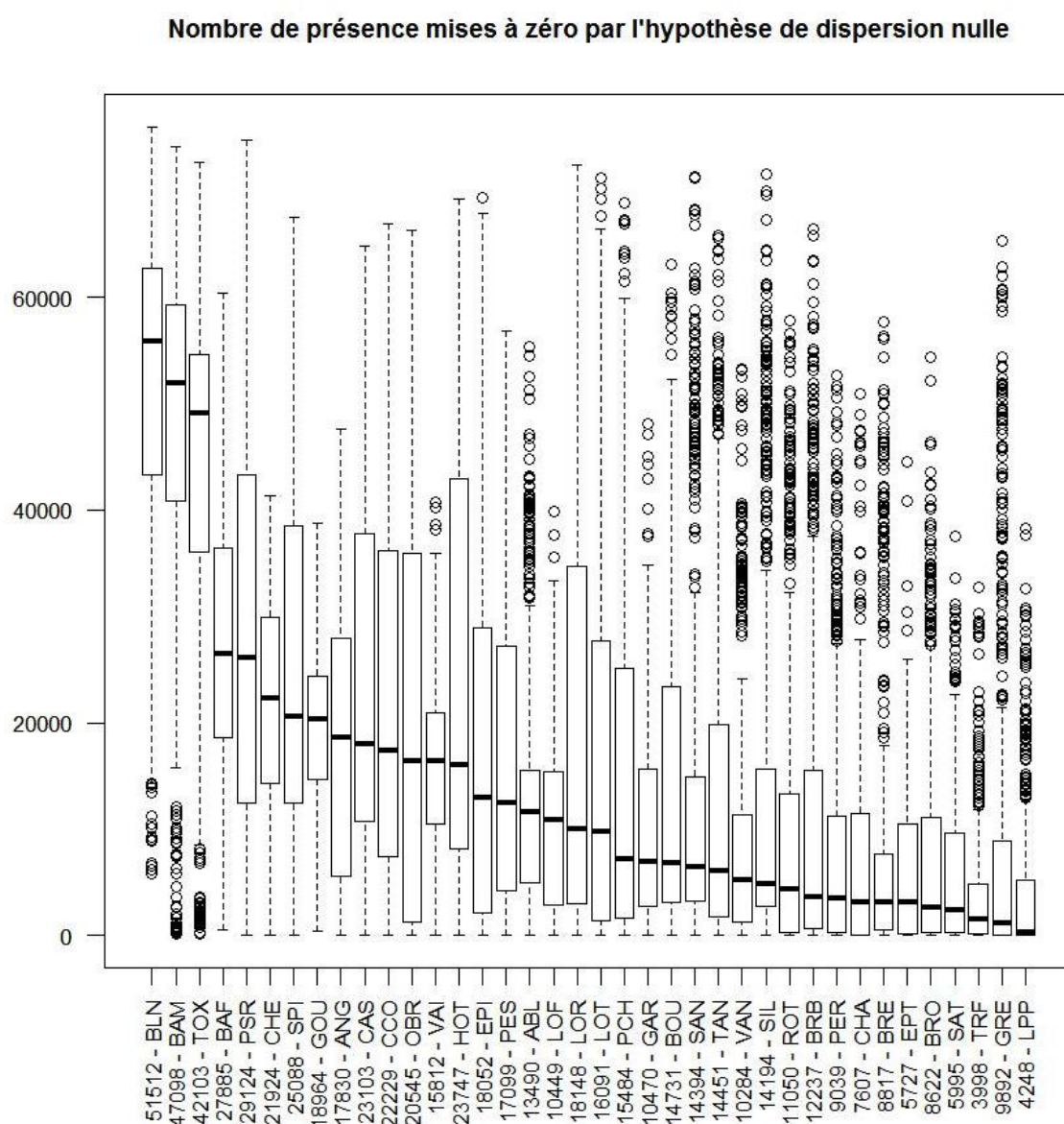


Figure 15 : Distribution des 490 valeurs du nombre de colonisations rendues impossibles par l'hypothèse de dispersion nulle pour chacune des 38 espèces étudiées. La valeur moyenne du nombre de colonisations rendues impossible par cette hypothèse de dispersion est donnée sous le nom de l'espèce.

3.5.2. Hypothèse de dispersion limitée par bassin hydrographique

Cette hypothèse de dispersion s'est révélée très peu restrictive, comme nous pouvons le visualiser avec la figure 16. En effet le nombre maximum de colonisations interdites par cette hypothèse de dispersion est de 5930. De plus, 99,1% des 18 620 projections (7 SDM x 10 itérations x 7GCM x 38 espèces) ont moins de 50 colonisations rendues impossibles par cette hypothèse de dispersion.

De ce fait les résultats correspondant à cette hypothèse de dispersion ne diffèrent que très peu de ceux concernant l'hypothèse de dispersion illimitée.

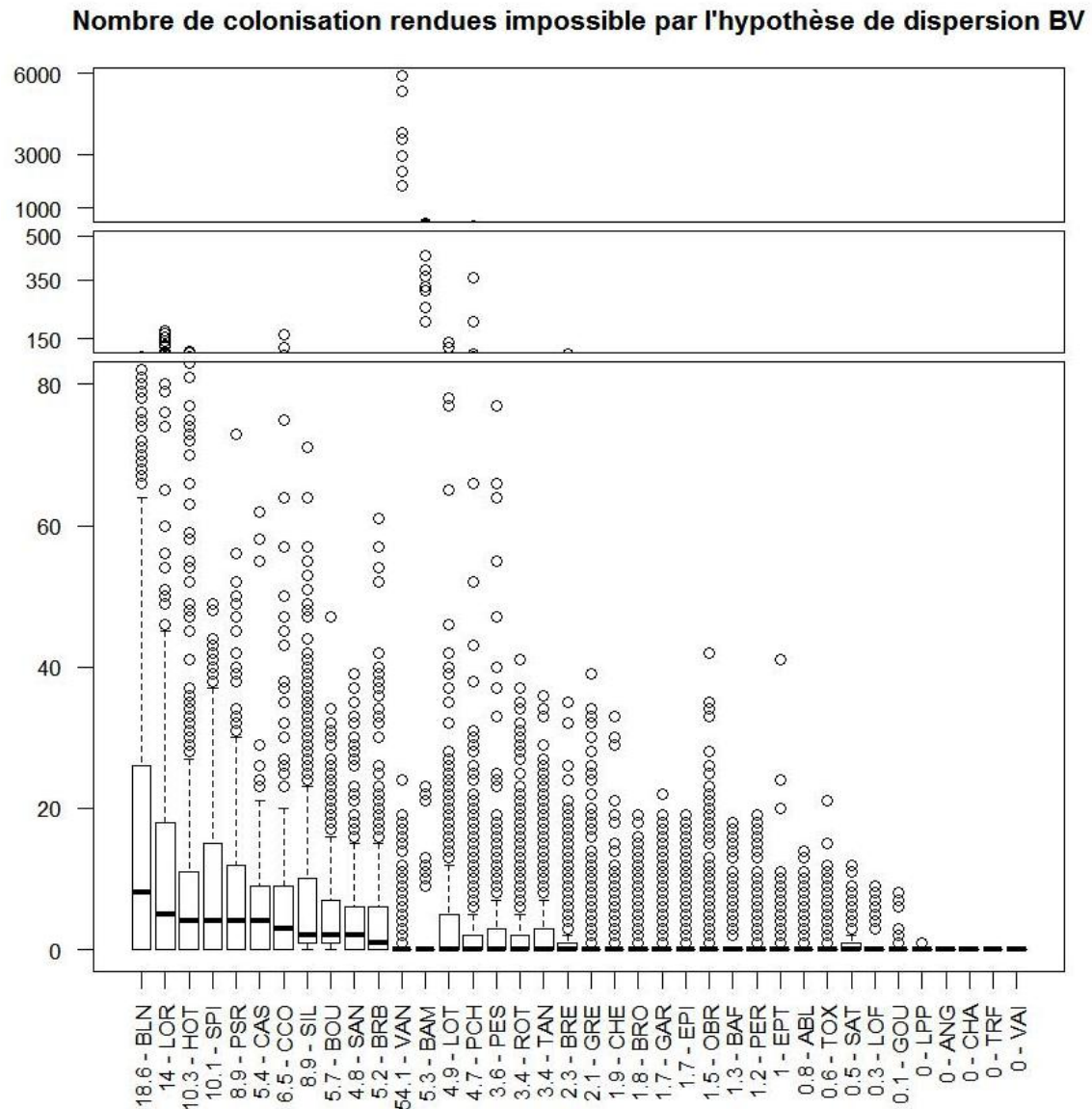


Figure 16 : Distribution des 490 valeurs du nombre de colonisations rendues impossibles par l'hypothèse de dispersion limitée par bassin hydrographique pour chacune des 38 espèces étudiées. La valeur moyenne du nombre de colonisations rendues impossible par cette hypothèse de dispersion est donnée sous le nom de l'espèce.

3.5.3. Hypothèse de dispersion limitée par « sous-bassins hydrographiques »

L'hypothèse de dispersion limitée par 2884 « sous-bassin hydrographiques » est plus restrictive que l'hypothèse précédente du fait d'un plus grand nombre de « sous-bassins hydrographiques ».

Tout comme pour l'hypothèse de dispersion nulle, le barbeau méridional, le blageon et le toxostome se détachent des autres espèces par un plus grand nombre de colonisations rendues impossibles par cette hypothèse de dispersion.

Quatorze valeurs du nombre de colonisations rendues impossibles par cette hypothèse de dispersion se détachent grandement des autres. Ils correspondent à un SDM pour le barbeau méridional et à un SDM pour la vandoise dont la répartition actuelle prédite est largement plus restreinte que les soixante-neuf autres SDM de chacune de ses deux espèces.

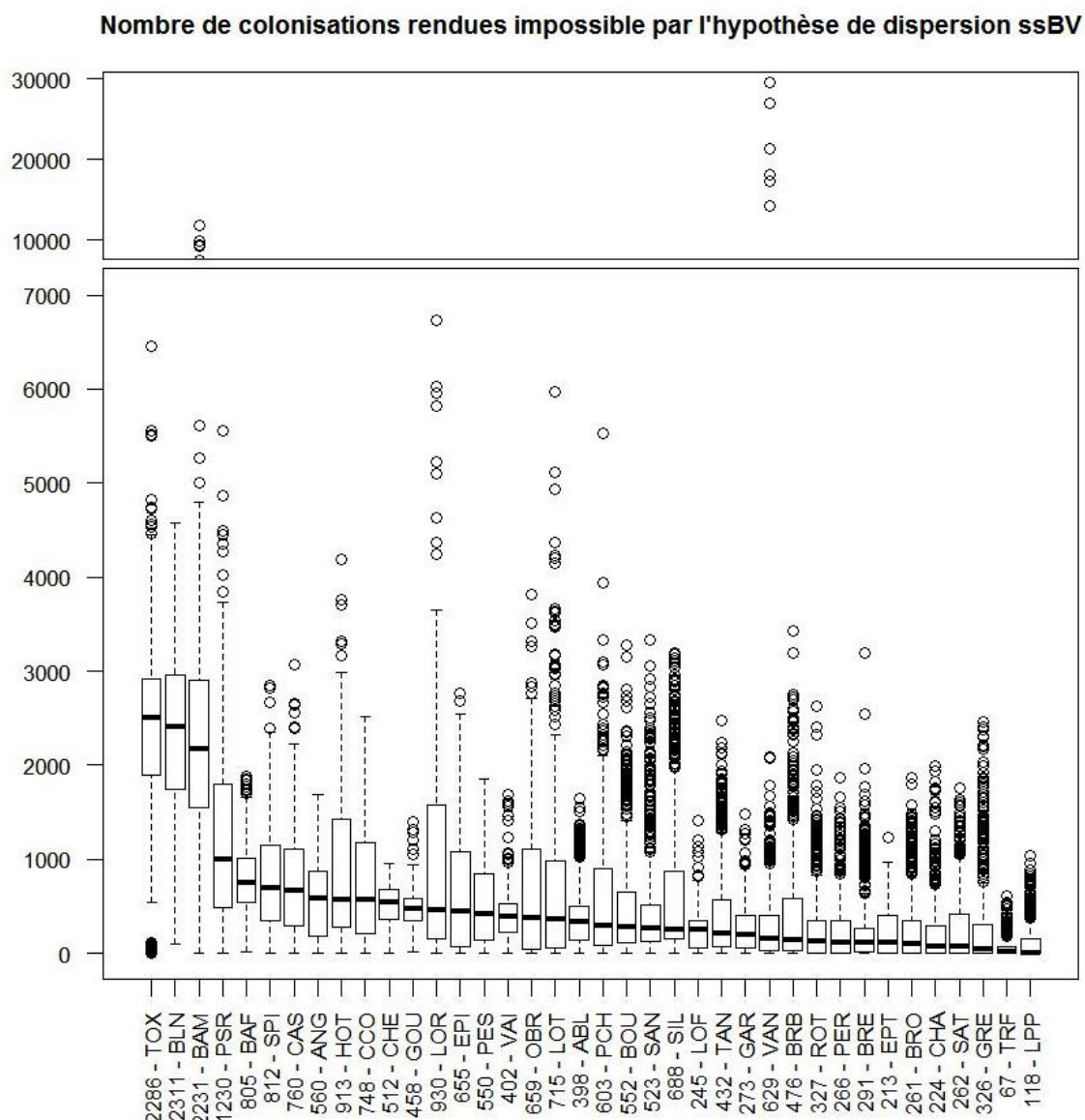


Figure 17 : Distribution des 490 valeurs du nombre de colonisations rendues impossibles par l'hypothèse de dispersion limitée par « sous-bassin hydrographique » pour chacune des 38 espèces étudiées. La valeur moyenne du nombre de colonisations rendues impossibles par cette hypothèse de dispersion est donnée sous le nom de l'espèce.

4. Discussion

4.1. Assemblage des espèces

Notre étude fait ressortir un changement dans l'assemblage des cours d'eau qu'ils soient situés dans la partie amont ou aval du réseau hydrographique, avec une importance différente.

En effet la richesse spécifique prédite pour le futur en amont est plus élevée que celle prédite pour les conditions actuelles. Une augmentation de richesse spécifique projetée pour le futur a également été observée pour des poissons marins de la mer du Nord (Hiddink & ter Hofstede, 2008) et pour d'autres organismes (Saetersdal *et al.*, 1998 ; Brown *et al.*, 2007). La richesse spécifique est projetée comme plus importante dans les cours d'eau aval, globalement caractérisés par des cours d'eau de plus grandes tailles (Matthews, 1998), que dans les cours d'eau situés en amont.

Une augmentation de la richesse spécifique plus marquée pour les zones amont (résultats similaires avec ceux de Daufresne & Boët, 2007, et Buisson & Grenouillet, 2009) peut venir du fait que les espèces de poissons des zones aval, caractérisées comme des espèces généralistes, ne voient que peu voire pas leur gamme de tolérance thermique dépassée par le changement climatique. Ce changement climatique rend favorable à ces espèces des cours d'eau plus en amont qui ne le sont pas pour les conditions actuelles, de ce fait ces espèces voient leur aire de répartition augmenter (Buisson *et al.*, 2008). Les espèces de poissons des zones amont sont caractérisées comme des espèces spécialistes, et de ce fait sont plus sensibles au changement climatique qui entraîne un dépassement de leur gamme de tolérance. Ces espèces voient leur aire de répartition diminuer, et se réfugient dans les cours d'eau plus en amont (résultats similaires dans Buisson *et al.*, 2008).

Nous trouvons une augmentation de richesse spécifique de moindre importance comparée à celle de la thèse de Laëtitia Buisson (2009) qui prédit une augmentation de richesse spécifique de l'ordre de 10 à l'amont et de 2 à l'aval, alors que nous trouvons une augmentation de 4-5 pour l'amont et une différence de richesse spécifique globalement nulle pour l'aval.

Tout comme la richesse spécifique, le turnover fait ressortir les zones amont comme plus impactées par le changement climatique puisque les plus hautes valeurs sont dans les zones montagneuses (de 60 % à plus de 90 % de changement d'espèce). Les cours d'eau avals sont beaucoup moins impactés.

Cet indice a de fortes valeurs pour les côtes Nord-Ouest (de la Bretagne au Nord Pas de Calais) alors que la richesse change peu. Cette zone semble donc subir un changement de composition ichtyologique sans grand changement de richesse spécifique.

La valeur moyenne du turnover de 63% illustre bien l'impact fort du changement climatique sur les assemblages de poissons d'eau douce français. Une valeur moyenne de turnover supérieure à 50% se retrouve dans différentes études (poissons d'eau douce : Buisson *et al.*, 2008 ; faune Mexicaine : Peterson *et al.*, 2002 ; plantes européennes : Thuiller *et al.*, 2005 ; mammifères de parcs nationaux africains : Thuiller *et al.*, 2006 ; flore endémique du Sud de l'Afrique : Broennimann *et al.*, 2006). Le turnover qui ressort de la thèse de Laëtitia Buisson (2009) est de +80% à l'amont et +10% à l'aval, nous trouvons globalement les mêmes résultats.

Les assemblages de poissons ressortent donc projetés comme particulièrement impactés par le changement climatique pour les zones amonts via une augmentation de leur richesse spécifique et un changement dans leur composition ichtyologique. Ceci peut se comprendre du fait que les cours d'eau amont sont majoritairement localisés dans les régions montagneuses, attendues pour faire face à un rapide et intense changement climatique comparé à d'autres régions (Buisson & Grenouillet, 2009 ; Beniston *et al.*, 2003 ; Schroter *et al.*, 2005).

4.2. Approche par espèce

4.2.1. Toxostome

Nous avons vu que le toxostome était favorisé par le changement climatique étudié. En effet il voit son aire de répartition largement augmenter avec une colonisation (pour l'hypothèse de dispersion illimitée) d'environ 120 000km de cours d'eau, un SRC de l'ordre de +400% (+265% selon la thèse de Laëtitia Buisson, 2009)

La large colonisation prédite touche la quasi-totalité de la France, excepté les plus hautes zones montagneuses et la partie Nord-Ouest de la France. Ceci se comprend du fait de la niche écologique de cette espèce qui préfère les zones aval des zones amont (une préférence pour les cours d'eau d'ordre de Strahler élevé a été évoquée en détaillant la prévalence par ordre de Strahler). Les cours d'eau amont deviennent plus favorables à cette espèce via le changement climatique, de même pour les cours d'eau avals produisant une large augmentation de l'aire de répartition du toxostome.

4.2.2. Truite de rivière

Le changement climatique étudié impacte particulièrement cette espèce. En effet une disparition d'environ 45 000km de cours d'eau occupés est prédite, soit quasiment la moitié de son occupation actuelle. Son SRC est estimé à -30% ; -50% selon la thèse de Laëtitia Buisson (2009) ; soit un impact du changement climatique moins important dans notre étude. La répartition future prédite dans cette étude concorde avec celle de Laëtitia Buisson (2009) hormis pour le Nord-Ouest de la France qui est prédit comme inoccupé d'après nos résultats et qui ne l'est pas dans la précédente étude. La répartition actuelle prédite de la truite de rivière se situe au niveau des zones montagneuses et du Nord-Ouest de la France, soit des zones d'altitude et de températures relativement froides. La répartition future prédite montre (comme le SRC, le nombre de kilomètres prédit comme favorable et la prévalence prédite) une diminution de l'aire de répartition de cette espèce qui ne subsiste que dans les zones montagneuses de hautes altitudes, ce qui laisse supposer que la truite de rivière se réfugie dans des zones plus amont et plus hautes que sa répartition actuelle prédite. Les résultats de cette étude pour la truite de rivière concordent avec ceux de la thèse de Laëtitia Buisson (2009), bien que l'impact du changement climatique soit prédit ici comme légèrement moins important. Une forte diminution de la distribution d'autres salmonidés en Amérique du Nord a été constaté dans plusieurs études (Eaton & Sheller, 1996 ; Rahel *et al.*, 1996 ; Mohseni *et al.*, 2003 ; Chu *et al.*, 2005 ; Sharma *et al.*, 2007).

La truite de rivière est considérée comme une espèce de poisson d'eau fraîche qui colonise l'amont des grands fleuves et leurs affluents. De ce fait le changement climatique (caractérisé par une hausse des températures et un impact plus important dans les zones montagneuses regroupant une majorité des cours d'eau amont) impacte particulièrement cette espèce. Néanmoins elle possède une grande capacité d'adaptation à différents milieux entraînant un fort degré de polymorphisme - ce qui produisit l'identification d'environ cinquante espèces différentes dans le passé, à l'heure actuelle une seule espèce est reconnue en France (Keith & Allardi, 2001). Nous pouvons donc nous demander si l'impact projeté du changement climatique sur la truite de rivière ne sera pas de moindre importance du fait de son éventuelle adaptation.

4.2.3. Brème bordelière

Au regard des résultats de cette étude, la brème bordelière n'est que peu impactée par le changement climatique étudié. Son aire de répartition ne change que très peu (SRC globalement nul). En effet seule une légère remontée le long du gradient amont-aval ressort via une faible augmentation de la prévalence future et un nombre stable de kilomètres de cours d'eau occupés à l'horizon 2070. Ceci se comprend aux vues de la variable la plus

importante dans la modélisation qui est la variable synthétique illustrant le gradient amont-aval qui ne change pas pour 2070. Ces résultats diffèrent de l'étude précédente (Buisson, 2009) qui prédisait une augmentation de l'aire de répartition de cette espèce (SRC : +60% et un gain de prévalence de l'ordre de 35%).

Les réponses des assemblages et des espèces au changement climatique concordent dans la globalité avec ceux de la thèse de Laëtitia Buisson (2009). Seules quelques espèces diffèrent, par exemple la brème bordelière qui n'est que très peu impactée par le changement climatique alors que précédemment était prédite comme augmentant largement son aire de répartition. La réponse des assemblages est également légèrement différente tout en gardant les mêmes tendances, seule son intensité est prédite comme moins importante dans cette étude.

4.3. Les limites

Bien que les résultats de cette étude soient pour la majorité cohérents et, comme nous avons pu le voir, partagés par d'autres études, certaines limites doivent être abordées.

4.3.1. Hypothèse de dispersion

L'hypothèse de dispersion limitée par bassin hydrographique s'est révélée trop peu restrictive. Ceci s'explique par le fait que la plus grande majorité des modèles n'excluent pas entièrement un bassin hydrographique, au moins un tronçon est prédit comme favorable actuellement. De ce fait très peu de bassin hydrographique sont concernés par cette hypothèse de dispersion. Nous proposons que la répartition actuelle de référence se base sur les échantillonnages dans la mesure où ils sont en nombre suffisant pour une caractérisation assez fiable de la composition ichtyologique de chaque bassin. La prise en compte de freins à la dispersion, qu'ils soient naturels ou anthropiques, devraient être pris en compte du fait de leur limitation évidente à la dispersion des poissons (Gosset *et al.*, 2006 ; Fukushima *et al.*, 2007).

Le barbeau méridional, le blageon et le toxostome sont ressortis comme plus impactés par les hypothèses de dispersion nulle et limitée par « sous-bassin hydrographique ». Ceci se comprend du fait de leur localisation pour leur répartition actuelle (le barbeau méridional est inféodé à la côte méditerranéenne, le blageon au bassin du Rhône, et le toxostome au bassin de la Garonne et à la côte méditerranéenne - cartes de distribution du blageon et du barbeau méridional non présentées), et de leur distribution future largement plus importante que celle prédite pour les conditions actuelles. Un plus grand nombre de colonisations sont donc restreintes par ces hypothèses de dispersion limitée.

D'autres hypothèses de dispersion ont été évoquées, par exemple de prendre en compte la distance entre deux cours d'eau considérée comme raisonnable pour permettre la colonisation, ou au contraire l'empêcher (Peterson, 2003 ; Midgley *et al.*, 2006 ; Ohlemüller *et al.*, 2006).

De plus il n'a été fait aucune différence dans la capacité de dispersion entre les espèces, hors elle est différente pour chacune (Keith & Allardi, 2001 ; dispersion en relation avec la taille : Jenkins *et al.*, 2007).

La prise en compte de freins à la dispersion (comme présentés dans cette étude), ainsi que de la capacité de dispersion propre à chaque espèce permettrait certainement une plus grande fiabilité dans les répartitions projetées pour le futur.

4.3.2. Hypothèse de non-adaptation

La modélisation de la répartition future correspond à l'habitat favorable prédit sous l'hypothèse de changement climatique. Cette modélisation se base sur l'hypothèse que les caractéristiques de l'habitat favorable de chaque espèce de poisson étudié ne changent pas pour 2070. Hors des adaptations comportementales et morphologiques sont possibles, et ont été observées par exemple pour des amphibiens avec une reproduction plus précoce (Beedee, 1995), ou pour des plantes dont la floraison est également plus précoce (Bradley *et al.*, 1999).

4.3.3. Données d'échantillonnages et interactions biotiques

Certaines espèces de poissons sont plus difficilement échantillonnables que d'autres de part leur écologie. La présence observée peu être biaisée (mauvaises identifications), tout comme l'absence observée (écologie, migration saisonnière). C'est le cas de la carpe commune (CCO), vivant dans les trous d'eau, qui est de ce fait peu voire non-atteinte par la pêche électrique ; on estime ainsi que la répartition observée de cette espèce est sous-estimée. Les zones d'estuaires, quant à elles, ne sont tout simplement pas échantillonnées du fait de la non-conductibilité de l'eau en ces endroits. De ce fait, certains sites et certaines espèces sont sous-échantillonnés, et donc les informations écologiques de la niche réalisée de certaines espèces peuvent comporter des lacunes plus ou moins importantes (N. Poulet, S. Brosse, com. pers. ; Sinclair *et al.*, 2010).

La répartition projetée des sites favorables à chaque espèce est réalisée indépendamment de toutes interactions biotiques (compétition, prédation). Cette hypothèse peut avoir des conséquences sur les résultats, cependant il a été prouvé que les interactions n'agissaient que peu dans la structuration des assemblages piscicoles. Leur influence se restreignant non pas à la présence ou l'exclusion d'une espèce, mais plus à son abondance. Enfin elles seraient implicitement présentes dans les données d'échantillonnages (Sinclair *et al.*, 2010, Davis *et al.*, 1998, Oberdoff *et al.*, 2001).

4.3.4. Choix des variables

Contrairement à d'autres études qui n'utilisent que des variables climatiques dans leurs modèles de distribution d'espèces (Saetersdal *et al.*, 1998 ; Berry *et al.*, 2002 ; Thuiller *et al.* 2005 ; Virkkala *et al.*, 2008) nous avons choisi d'utiliser huit variables climatiques et deux variables physiques. Trivedi *et al.* (2008) ont démontré que l'utilisation de variables climatiques sans la prise en compte de variables physiques pour l'étude à large échelle de l'impact du changement climatique sur des plantes montagneuses, peut sous-estimer ses impacts potentiels (Pearson & Dawson, 2003).

Aux vues des projections actuelles et futures qui concordent pour la grande majorité à ce que les experts s'attendent, ainsi que des performances prédictives bonnes à excellentes, nous pouvons accorder un certain crédit aux huit variables que nous avons utilisé. Néanmoins la prise en compte de variables directement impliquées dans les caractéristiques des niches réalisées des espèces de poissons d'eau douce français peut certainement améliorer la qualité prédictive des modèles. En effet la composition chimique de l'eau (pouvant inclure la pollution, la quantité d'oxygène dissout, le pH, ...) ou encore la vitesse du courant, sont des caractéristiques décrivant l'habitat favorable des espèces de poissons d'eau douce (Keith & Allardi, 2001).

5. Conclusion

A notre connaissance, cette étude est la première à prendre en compte une hypothèse de dispersion intégrant les freins anthropiques (barrage) à la dispersion.

Nos résultats confirment la majorité de ceux de la thèse de Laëtitia Buisson (2009) avec quelques divergences néanmoins (la brème bordelière n'est que peu impactée par le changement climatique dans cette étude, alors que son aire de répartition s'étend dans l'étude précédente ; l'intensité du gain de richesse spécifique est moins importante).

Les assemblages de poissons diffèrent entre les conditions actuelles et futures avec un changement dans la composition ichthyologique des cours d'eau supérieurs à 50% et une augmentation de richesse plus importante dans les parties amont.

Les espèces des zones avales, caractérisées de généralistes, sont globalement favorisées par le changement climatique et élargissent leur aire de répartition, alors que les espèces des zones amont, caractérisées de spécialistes, voient leur aire de répartition diminuer et se réfugient dans les zones amont de plus grande altitude (Buisson *et al.*, 2008).

6. Bibliographie

- H. Akaike (1974), *A new look at the statistical model identification*. IEEE Transactions on Automatic Control. **19**: 716-723.
- O. Allouche, A. Tsoar, R. Kadmon (2006), *Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS)*, Journal of Applied Ecology. **43**: 1223-1232.
- M.B. Araújo, R.J. Whittaker, R.J. Ladle, M. Erhard (2005), *Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change*, Global Ecology and Biogeography. **14**: 529-538.
- M.P. Austin (2007), *Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches*, Ecological Modelling. **200**: 1-19. X2
- S. Barry & J. Elith (2006), *Error and uncertainty in habitat models*, Journal of Applied Ecology. **43**: 413-423.
- J.M. Bates & C. Granger (1969), *The combination of forecast*, Operation Res. Quaterly. **20**: 451-463.
- T.J.C. Beedee (1995), *Amphibian breeding and future climate*, Nature. **374**: 219-220.
- M. Beniston (2003), *Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts*, Climate Change. **59**: 5-31.
- P.M. Berry, T.P. Dawson, P.A. Harrison, R.G. Pearson (2002), *Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland*, Global Ecology and Biogeography. **11**: 453-462
- P. Besse (2009), *Apprentissage statistique et data mining*, document d'enseignement.
- N.L. Bradley, A.C. Leopold, J. Ross, W. Huffaker (1999), *Phenological changes reflect climate change in Wisconsin*, Proceedings of the National Academy of Sciences USA. **96**: 9701-9704.
- L. Breiman, J. Friedman, R. Olshen, C. Stone (1984), *Classification and Regression Tree*, California: Wadsworth International.
- L. Breiman (2001) *Random Forests*, Mach. Learn. **45**: 5-32.
- O. Broennimann, W. Thuiller, G. Hughes, G.F. Midgley, J.M.R. Alkemade, A. Guisan (2006), *Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change?*, Global Change Biology. **12**: 1079-1093.
- L.E. Brown, D.M. Hannah, A.M. Milner (2007), *Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks*, Global Change Biology. **13**: 958-966.
- L. Buisson, L. Blanc, G. Grenouillet (2007), *Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors*, Ecology of Freshwater Fish. **17**: 244-257.

- L. Buisson, W. Thuiller, S. Lek, P. Lim, G. Grenouillet (2008) *Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages*, *Global Change Biology*. **14**: 2232-2248.
- L. Buisson (2009), *Poissons des rivières françaises et changement climatique : Impacts sur la distribution des espèces et incertitudes des projections*. Thèse.
- L. Buisson & G. Grenouillet (2009), *Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient*, *Diversity and Distributions*. **15**: 613-626.
- L. Buisson, W. Thuiller, N. Casajus, S. Lek, G. Grenouillet (2010), *Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution*, *Global Change Biology*. **16**: 1145-1157.
- D. Caissie (2006) *The thermal regime of rivers: a review*, *Freshwater biology*. **51**: 1389-1406.
- C. Capinha & P. Anastacio (2011), *Assessing the environmental requirements of invaders using ensembles of distribution models*, *Diversity and Distributions*. **17**: 13-24.
- C. Chu, N.E. Mandrak, C.K. Minns (2005), *Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada*, *Diversity and Distributions*. **11**: 299–310.
- A.J. Davis, J.L. Lawton, B. Shorrocks, L.S. Jenkinson (1998), *Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change*, *Journal of animal ecology*. **67**: 600-612.
- G. De'ath (2007), *Boosted trees for ecological modeling and prediction*, *Ecology*. **88**: 243-251.
- M. Daufresne & P. Boët (2007), *Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers*, *Global Change Biology*. **13**: 2467-2478.
- J.G. Eaton & R.M. Sheller (1996), *Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States*, *Limnology and Oceanography*. **41**: 1109–1115.
- J. Elith & J.R. Leathwick (2009), *Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time*, *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **40**: 677-697. X4
- T.G. Farr, P.A. Rosen, E. Caro, R. Crippen, R. Duren, S. Hensley, M. Kobrick, M. Paller, E. Rodriguez, L. Roth, D. Seal, S. Shaffer, J. Shimada, J. Umland, M. Werner, M. Oskin, D. Burbank, D. Alsdorf (2007), *The Shuttle Radar Topography Mission*. *Reviews of Geophysics*. **45**: RG2004.
- J.H. Friedman (1990), *Multivariate Adaptive Regression Splines*, SLAC PUB-4960 Rev, Tech Report 102 Rev.
- M. Fukushima, S. Kameyama, M. Kaneko, K. Nakao, E.A. Steel (2007), *Modelling the effects of dams on freshwater fish distributions in Hokkaido, Japan*, *Freshwater Biology*. **52**: 1511–1524.
- C. Gosset, J. Rives, J. Labonne (2006), *Effect of habitat fragmentation on spawning migration of brown trout (Salmo trutta L.)*, *Ecology of Freshwater Fish*. **15**: 247–254.

- J.C. Gower & P. Legendre (1986), *Metric and Euclidean properties of dissimilarity coefficients*. Journal of Classification, **3**: 5–48.
- G. Grenouillet, D. Pont, C. Hérissé (2004), *Within-basin fish assemblage structure: the relative influence of habitat versus stream spatial position on local species richness*, Can. J. Fish. Aquat. Sci. **61**: 93-102.
- G. Grenouillet, L. Buisson, N. Casajus, S. Lek (2010), *Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges*, Ecography. **34**: 9-17.
- C.E. Grueber, S. Nakagawa, R.J. Laws, I.G. Jamieson (2011), *Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions*, Journal of Evolutionary Biology. **24**: 699-711.
- J.A. Hanley & B.J. McNeil (1982), *The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve*. Radiology. **143**: 29-36.
- T. Hastie & R. Tibshirani (1990), *Generalised Additive Models*, Chapman and Hall, London.
- J.G. Hiddink & R. ter Hofstede (2008), *Climate induced increases in species richness of marine fishes*, Global Change Biology. **14**: 453–460.
- R.J. Hijmans, S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, A. Jarvis (2005) *Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas*, International journal of climatology. **25**: 1965-1978.
- G.E. Hutchinson (1957), *Concluding remarks*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. **22**: 415-427.
- D.G. Jenkins, C.R. Brescacin, C.V. Duxbury, J.A. Elliott, J.A. Evans, K.R. Grablow, M. Hillegass, B.N. Lyon, G.A. Metzger, M.L. Olandese, D. Pepe, G.A. Silvers, H.N. Suresch, T.N. Thompson, C.M. Trexler, G.E. Williams, N.C. Williams, S.E. Williams (2007), *Does size matter for dispersal distance?*, Global Ecology and Biogeography. **16**: 415–425.
- P. Keith & J. Allardi (2001), *Atlas des poissons d'eau douce de France*. Patrimoines Naturels, **47** : Paris, SPN / IEGB / MNHN.
- J. Landis & G. Koch (1977), *The measurement of observer agreement for categorical data*. Biometrics. **33**: 159-174.
- C. Liu, P.M. Berry, T.P. Dawson, R.G. Pearson (2005), *Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions*, Ecography. **28**: 385-393.
- W.J. Matthews (1998), *Patterns in freshwater fish ecology*, Chapman and Hall, London.
- P. McCullagh & J.A. Nelder (1989), *Generalized Linear Models*, second ed. Chapman and Hall, London.
- J.M. McPherson, W. Jetz, D.J. Rogers (2004), *The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact?*, Journal of applied ecology. **41**: 811-823.

- J.M. McPherson & W. Jetz (2007), *Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models*, *Ecography*. **30**: 135-151.
- G.F. Midgley, G.O. Hughes, W. Thuiller, A.G. Rebelo (2006), *Migration rate limitations on climate change-induced range shifts in Cape Proteaceae*, *Diversity and Distributions*. **12**: 555–562.
- O. Mohseni & H.G. Stefan (1999), *Stream temperature/air temperature relationship: a physical interpretation*, *Journal of Hydrology*. **218**: 124-141.
- O. Mohseni, H.G. Stefan, J.G. Eaton (2003), *Global warming and potential changes in fish habitat in US streams*, *Climatic Change*. **59**: 389–409.
- R. Ohlemüller, E.S. Gritti, M.T. Sykes, C.D. Thomas (2006), *Quantifying components of risk for European woody species under climate change*, *Global Change Biology*. **12**: 1788–1799.
- R.G. Pearson & T.P. Dawson (2003), *Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?*, *Global Ecology and Biogeography*. **12**: 361-371.
- A.T. Peterson, M.A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sanchez-Cordero, J. Soberon, R.H. Buddemeier, D.R.B. Stockwell (2002), *Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios*, *Nature*. **416**: 626-629.
- A.T. Peterson (2003), *Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity consequences*, *Global Change Biology*. **9**: 647–655.
- A.M. Prasad, L.R. Iverson, A. Liaw (2006), *Newer classification and regression tree techniques: Bagging and Random Forests for ecological prediction*, *Ecosystems*. **9**: 181-199.
- F.J. Rahel, C.J. Keleher, J.L. Anderson (1996), *Potential habitat loss and population fragmentation for cold water fish in the North Platte River drainage of the Rocky Mountains: response to climate warming*, *Limnology and Oceanography*. **41**: 1116–1123.
- J. Ramirez & A. Jarvis (2010a), *Downscaling global circulation model outputs decision and policy analysis working paper No.1*, Centro Internacional de Agricultura Tropical.
- M. Saetersdal, H.J.B. Birks, S.M. Peglar (1998), *Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change*, *Journal of Biogeography*, **25**: 111-122.
- O.E. Sala, F.S. Chapin, J.J. Armesto, E. Berlow, J. Blommfield, R. Dirzo, E. Hubert-Sanwald, L.F. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D.M. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, N.L. Poff, M.T.N. Sykes, B.H. Walker, M. Walker, D.H. Wall (2000), *Global biodiversity scenarios for the year 2100*, *Science*. **287**: 1770-1774.
- S. Sharma, D.A. Jackson, C.K. Minns, B.J. Shuter (2007), *Will northern fish populations be in hot water because of climate change?*, *Diversity and Distributions*. **13**: 2052–2064.
- D. Schroter, W. Cramer, R. Leemans, I.C. Prentice, M.B. Araujo, N.W. Arnell, A. Bondeau, H. Bugmann, T.R. Carter, C.A. Gracia, A.C. de la Vega-Leinert, M. Erhard, F. Ewert, M. Glendining, J.I. House, S. Kankaanpää, R.J.T. Klein, S. Lavorel, M. Lindner, M.J. Metzger, J.

- Meyer, T.D. Mitchell, I. Reginster, M. Rounsevell, S. Sabate, S. Sitch, B. Smith, J. Smith, P. Smith, M.T. Sykes, K. Thonicke, W. Thuiller, G. Tuck, S. Zaehle, B. Zierl (2005), *Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe*, *Science*. **310**: 1333–1337.
- D.R.B. Stockwell & A.T. Peterson (2002), *Effects of sample size on accuracy of species distribution models*, *Ecological Modelling*. **148**: 1-13.
- W. Thuiller, S. Lavorel, M.B. Araujo, M.T. Sykes, I.C. Prentice (2005), *Climate change threats to plant diversity in Europe*, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. **102**: 8245-8250.
- W. Thuiller, O. Broennimann, G. Hughes, J.R.M. Alkemade, G.F. Midgley, F. Corsi F (2006), *Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions*, *Global Change Biology*. **12**: 424–440.
- W. Thuillier, B. Lafourcade, R. Engler, M.B. Araujo (2009), *BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions*, *Ecohydrology*. **32**: 369-373.
- M.R. Trivedi, P.M. Berry, M.D. Morecroft, T.P. Dawson (2008), *Spatial scale affects bioclimate change impacts on mountain plants*, *Global Change Biology*. **14**: 1089-1103.
- R. Virkkala, R.K. Heikkinen, N. Leikola, M. Luoto (2008), *Projected large-scale range reductions of northern-boreal land bird species due to climate change*, *Biological Conservation*. **141**: 1343-1353.
- J. Vogt, P. Soille, A. de Jager, E. Rimaviciute, W. Mehl, S. Foisneau, K. Bodis, J. Dusart, M.L., Paracchini, P. Haastруп, C. Bamps (2007), *A pan-European River and Catchment Database*, JRC Reference Reports.
- B. Walker & W. Steffen (1997), *An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystems*, *Conservation Ecology*. **1**: 2.

7. Annexes

7.1. Précision

Dans cette étude les termes « probabilités de présence », « répartition prédite », « présence-absence », ou encore le verbe prédire, sont des abus de langage communs à la majorité des études similaires. En effet, les modèles ne prédisent pas à proprement parlé la répartition d'une espèce, ils donnent un indice de favorabilité de chaque site. Ces termes ont néanmoins été conservés pour une facilité de lecture. Ainsi les probabilités de présence en sortie des SDM doivent être comprises comme des indices de favorabilité du site vis-à-vis de l'espèce. Les répartitions prédites, comme des cartes de l'habitat favorable de l'espèce étudiée. Enfin les présence-absence d'une espèce, comme deux classes arbitraires permettant de distinguer les sites suffisamment favorables, des sites qui ne sont pas assez favorable à cette espèce.

7.2. Caractéristiques majeures de la niche modélisée

L'importance des variables dans la modélisation a été estimée via une approche mêlant corrélation et itération : pour chacun des 70 SDM (et pour chaque espèce), une variable a été rééchantillonnée aléatoirement afin de ne plus faire correspondre la valeur avec sa station d'appartenance, puis une corrélation entre la projection du SDM avec la variable rééchantillonnée d'une part, et la projection sans rééchantillonnage d'autre part, a été calculée. Une variable importante dans la modélisation donnera une faible corrélation, inversement une variable peu explicative donnera une forte corrélation. L'importance des variables, correspondant à $[1 - \text{la corrélation}]$, est ensuite calculée, de même que la moyenne et l'écart-type associée pour chacune des 10 variables (et pour les 38 espèces). Ceci a été réalisé en rééchantillonnant chacune des 10 variables dix fois afin de réduire l'aléa du rééchantillonnage (Thuillier et al., 2009).

Une fois l'importance des variables calculée, les valeurs de favorabilité de chaque tronçon sont mises en relation avec les valeurs de la variable la plus importante dans la modélisation, ceci afin de représenter les caractéristiques majeures de la niche modélisée de chaque espèce (Capinha & Anastácio, 2011). Ceci a été réalisé pour les trois variables les plus explicatives.

L'habitat le plus favorable pour la truite de rivière (figure 18, gauche), selon la modélisation, est caractérisé par des températures annuelles moyennes faibles avec un optimum aux alentours de 5°C, des précipitations entre 250-300mm pour le trimestre le plus sec, et une saisonnalité des précipitations relativement faible.

L'habitat favorable du toxostome (figure 18, droite) est caractérisé par des températures annuelles moyennes, du trimestre le plus froid et du trimestre le plus chaud relativement élevées, d'où une favorisation prédite de cette espèce par le changement climatique (caractérisé par une augmentation de la température). Néanmoins, pour ces températures fortes la variabilité est également plus élevée, alors qu'elle est globalement faible pour des températures moyennes à faibles. L'allure de la relation entre la favorabilité et ces trois températures est étonnante du fait de deux optimums. Ceci peut éventuellement s'expliquer par le fait d'un artéfact de modélisation, et auquel cas il faudra prendre les résultats de cette espèce avec précaution afin de ne pas conclure à partir d'un tel artéfact. Cependant l'expansion de cette espèce projetée dans cette étude concorde avec ce que les experts attendent (Nicolas Poulet, com. pers.).

L'habitat favorable de la brème bordelière (figure 18, bas) se caractérise par des valeurs de GrAM négatives (soit des cours d'eau avals), et une légère préférence pour des températures annuelles moyennes chaudes. La saisonnalité des précipitations, bien que

troisième variable la plus explicative pour cette espèce, ne semble pas réellement influencer son habitat favorable.

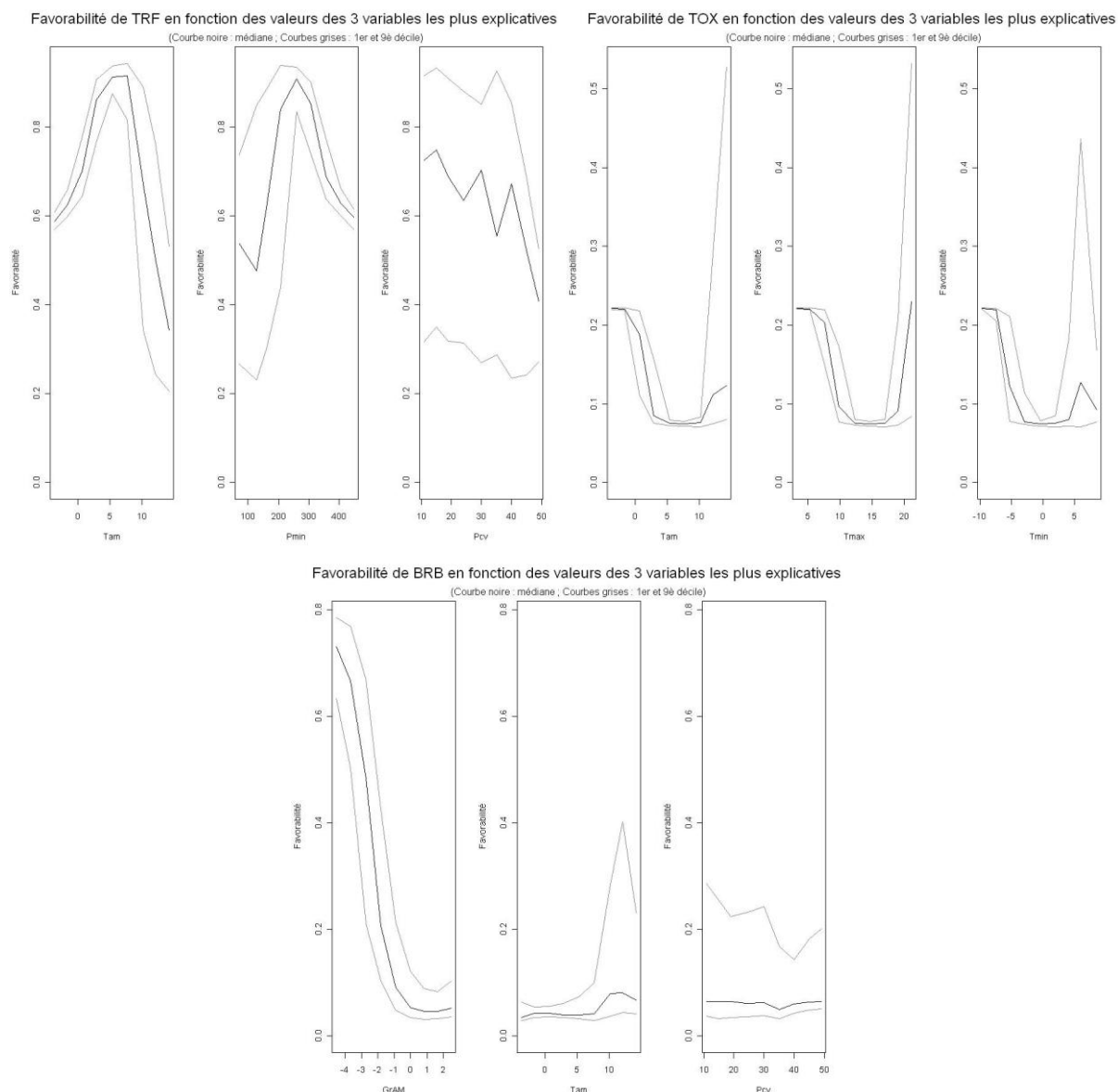


Figure 18 : Favorabilité en fonction des trois variables les plus importantes dans la modélisation, et ce pour la truite de rivière (gauche), le toxostome (droite) et la brème bordelière (bas). Sont présentés la médiane (courbe noire), le 1^{er} et 9^e décile (courbes grises).

7.3. Travaux non-présentés

- Création de tous les résultats, hors représentations cartographiques, détaillés par bassin hydrographique.
- Sept cartes actuelles et sept cartes futures (correspondantes aux 7 SDM) représentant une note de 0-10 (actuelle, 10 itérations) et 0-70 (future, 10 itérations x 7 GCM) ont été produites pour toutes les espèces afin de pousser l'interprétation plus loin si nécessaire en détaillant les projections des sept classes de SDM utilisés dans cette étude.
- La richesse spécifique actuelle et future a été détaillée cartographiquement pour les espèces natives d'un côté et les espèces exotiques de l'autre.
- Les projections des 70 SDM ont été réalisées sur les 4381 stations d'échantillonnages afin de visualiser cartographiquement les performances prédictives.
- Les cartes représentant chaque variable climatique ont été réalisées pour les conditions actuelles, et la différence entre conditions futures et conditions actuelles également.

- Une carte de changement climatique globale, représentant la distance euclidienne entre les conditions actuelles et future a été réalisée.
- La quasi-totalité des résultats ont été produit par MMP (« Modèle Moyen Pondéré » qui est un modèle consensuel créé par la moyenne (pondérée par la qualité prédictive - TSS) des 70 projections).

7.4. Liste des espèces

Tableau 3 : Liste des 38 espèces modélisées. Sont présentés le code à trois lettres, le nom latin, le nom commun et la prévalence des données d'échantillonnages.

Code	Nom latin	Nom commun	Prévalence observée
ABL	<i>Alburnus alburnus</i>	Ablette	886
ANG	<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille	1222
BAF	<i>Barbus barbus</i>	Barbeau fluvial	926
BAM	<i>Barbus meridionalis</i>	Barbeau méridional	199
BLN	<i>Leuciscus souffia</i>	Blageon	335
BOU	<i>Rhodeus amarus</i>	Bouvière	453
BRB	<i>Blicca bjoerkna</i>	Brème bordelière	388
BRE	<i>Abramis brama</i>	Brème	398
BRO	<i>Esox lucius</i>	Brochet	787
CAS	<i>Carassius carassius</i>	Carassin	281
CCO	<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe commune	336
CHA	<i>Cottus gobio</i>	Chabot	1795
CHE	<i>Leuciscus cephalus</i>	Chevaîne	2219
EPI	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Epinoche	411
EPT	<i>Pungitius pungitius</i>	Epinochette	326
GAR	<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon	1757
GOU	<i>Gobio gobio</i>	Goujon	2240
GRE	<i>Gymnocephalus cernua</i>	Grémille	334
HOT	<i>Chondrostoma nasus</i>	Hotu	391
LOF	<i>Nemacheilus barbatulus</i>	Loche franche	2416
LOR	<i>Cobitis taenia</i>	Loche de rivière	104
LOT	<i>Lota lota</i>	Lote de rivière	103
LPP	<i>Lampetra planeri</i>	Lamproie de planer	849
OBR	<i>Thymallus thymallus</i>	Ombre commun	117
PCH	<i>Ictalurus melas</i>	Poisson chat	322
PER	<i>Perca fluviatilis</i>	Perche	1282
PES	<i>Lepomis gibbosus</i>	Perche soleil	889
PSR	<i>Pseudorasbora parva</i>	Pseudorasbora	214
ROT	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rotengle	583
SAN	<i>Stizostedion lucioperca</i>	Sandre	186
SAT	<i>Salmo salar</i>	Saumon atlantique	184
SIL	<i>Silurus glanis</i>	Silure glane	222
SPI	<i>Alburnoides bipunctatus</i>	Spirilin	607
TAN	<i>Tinca tinca</i>	Tanche	555
TOX	<i>Chondrostoma toxostoma</i>	Toxostome	161
TRF	<i>Salmo trutta</i>	Truite de rivière	2703
VAI	<i>Phoxinus phoxinus</i>	Vairon	2321
VAN	<i>Leuciscus leuciscus</i>	Vandoise	918

7.5. Tableau récapitulatif par espèce

Tableau 4 : Tableau récapitulatif par espèce. Sont présentés le nombre de kilomètres de cours d'eau projetés comme actuellement favorable, projetés comme favorable pour 2070 et la différence entre les deux (moyenne, écart-type et médiane ; les * correspondent à la significativité de la différence entre les nombres actuels et futurs de kilomètres de cours d'eau projetés comme favorables d'un test de Wilcoxon en échantillons appariés selon l'association présentée dans le paragraphe 2.5.1. Turnover) ; les SRC (moyenne écart-type et médiane) ; la prévalence actuelle et future (moyenne, écart-type et médiane ; les * correspondent à la significativité de la différence entre la prévalence actuelle et future d'un test de Wilcoxon en échantillons appariés selon l'association présentée dans le paragraphe 2.5.1. Turnover).

	Km_actuels	Km_futurs	Diff_Km	SRC	Prevalence actuelle	Prevalence future
ABL	79704.3Km +/- 14688.8Km ; (80204.8Km)	101456.1Km +/- 43292.1Km ; (109402.6Km) ; ***	21751.7Km +/- 42431.1Km ; (32866.2Km)	0.403 +/- 0.724 ; (0.418)	23263 +/- 5038 ; (23002)	32355 +/- 16781 ; (32929) ; ***
ANG	83417.7Km +/- 10453.3Km ; (84574.9Km)	115617.3Km +/- 37687.2Km ; (119863.4Km) ; ***	32199.6Km +/- 41345.1Km ; (42531.5Km)	0.534 +/- 0.641 ; (0.63)	27358 +/- 3906 ; (27326)	41097 +/- 16578 ; (40676) ; ***
BAF	72988.9Km +/- 19214.8Km ; (67135.1Km)	133467Km +/- 35071.3Km ; (140637.5Km) ; ***	60478.1Km +/- 30238.9Km ; (66677.2Km)	1.12 +/- 0.67 ; (1.096)	23375 +/- 7723 ; (21506)	48957 +/- 17667 ; (49305) ; ***
BAM	47541.9Km +/- 40539.7Km ; (35875.3Km)	159930.4Km +/- 32182.2Km ; (172026.4Km) ; ***	112388.6Km +/- 50404.1Km ; (130905.2Km)	2.617 +/- 1.694 ; (2.557)	24652 +/- 17675 ; (20196)	69904 +/- 14290 ; (73568) ; ***
BLN	39104.1Km +/- 19053.1Km ; (34679.3Km)	153057.8Km +/- 35608.4Km ; (162741.4Km) ; ***	113953.7Km +/- 40929.4Km ; (127770.2Km)	3.033 +/- 1.362 ; (3.104)	19051 +/- 8001 ; (17482)	68942 +/- 16110 ; (72878) ; ***
BOU	57623.7Km +/- 17989.7Km ; (55928.4Km)	73681.8Km +/- 46683.9Km ; (59193Km) ; ***	16058.1Km +/- 43327Km ; (7018Km)	0.618 +/- 1.223 ; (0.275)	17504 +/- 6067 ; (16126)	27667 +/- 20266 ; (19939) ; ***
BRB	52333.2Km +/- 14243Km ; (52995.1Km)	63242.2Km +/- 46935.4Km ; (49474.8Km) ; *	10909Km +/- 47479.8Km ; (0Km)	0.473 +/- 1.261 ; (0.057)	16656 +/- 4323 ; (16304)	24293 +/- 19999 ; (18199) ; ***
BRE	65395.4Km +/- 25826.2Km ; (71734Km)	56990.8Km +/- 50733.4Km ; (42209.3Km) ; ***	-8404.7Km +/- 46167.9Km ; (-7075.4Km)	0.068 +/- 0.873 ; (-0.101)	20336 +/- 8422 ; (21303)	21415 +/- 20844 ; (14712) ; **
BRO	78102.1Km +/- 25108.1Km ; (78676Km)	51445.9Km +/- 48823.8Km ; (38956.1Km) ; ***	-26656.1Km +/- 41812.8Km ; (-30578.8Km)	-0.196 +/- 0.694 ; (-0.277)	23726 +/- 9266 ; (21972)	20427 +/- 20460 ; (14962) ; ***
CAS	66940.2Km +/- 22912.9Km ; (70392.1Km)	112725Km +/- 48258.2Km ; (116011.9Km) ; ***	45784.8Km +/- 47327.8Km ; (43713.5Km)	0.963 +/- 1.011 ; (0.853)	22520 +/- 8248 ; (22550)	41791 +/- 21273 ; (38472) ; ***
CCO	63771.4Km +/- 25878.2Km ; (65674.3Km)	104297.7Km +/- 53162.3Km ; (115861.3Km) ; ***	40526.2Km +/- 54084.4Km ; (42441.6Km)	0.968 +/- 1.152 ; (0.833)	21276 +/- 8258 ; (22106)	38799 +/- 22498 ; (38410) ; ***
CHA	92966.1Km +/- 25195.8Km ; (87388.7Km)	33895.1Km +/- 49057.6Km ; (4993.7Km) ; ***	-59071Km +/- 36733Km ; (-72586.5Km)	-0.577 +/- 0.552 ; (-0.871)	32619 +/- 11935 ; (29155)	15399 +/- 20778 ; (3420) ; ***
CHE	99081Km +/- 17527.1Km ; (98178.3Km)	140996.3Km +/- 28826.5Km ; (146577.5Km) ; ***	41915.3Km +/- 25412Km ; (46795Km)	0.677 +/- 0.345 ; (0.733)	30642 +/- 8489 ; (30230)	50850 +/- 14074 ; (51816) ; ***
EPI	59937.3Km +/- 15290.2Km ; (62123.9Km)	74736.1Km +/- 50194.4Km ; (66077.4Km) ; ***	14798.7Km +/- 49973.7Km ; (8385.9Km)	0.512 +/- 1.125 ; (0.288)	20206 +/- 5566 ; (20536)	30571 +/- 23132 ; (25024) ; ***
EPT	62347.8Km +/- 28135.6Km ; (56324.5Km)	37047Km +/- 42728.2Km ; (20599.2Km) ; ***	-25300.9Km +/- 29294.7Km ; (-29837.4Km)	-0.397 +/- 0.558 ; (-0.547)	21094 +/- 12857 ; (17496)	13970 +/- 17273 ; (7437) ; ***
GAR	97842Km +/- 10936.4Km ; (99092.9Km)	89392.9Km +/- 46055.7Km ; (92470.3Km) ; **	-8449.1Km +/- 46145.1Km ; (-509.1Km)	0.034 +/- 0.599 ; (0.013)	28353 +/- 4242 ; (28522)	29143 +/- 17034 ; (28132) ; ns
GOU	108348Km +/- 20995.9Km ; (106658.7Km)	139630.6Km +/- 24017.8Km ; (144249.6Km) ; ***	31282.6Km +/- 26310.8Km ; (36473.6Km)	0.536 +/- 0.387 ; (0.577)	32805 +/- 8448 ; (31874)	48606 +/- 10889 ; (49638) ; ***
GRE	60354.6Km +/- 18089.8Km ; (58598.2Km)	52813.3Km +/- 49682.8Km ; (40156.2Km) ; ***	-7541.3Km +/- 45220.1Km ; (-15669.7Km)	0.053 +/- 1.068 ; (-0.157)	18772 +/- 6404 ; (16760)	21149 +/- 21745 ; (15078) ; **
HOT	53574Km +/- 22788.7Km ; (53653.1Km)	100069.1Km +/- 50076.5Km ; (101059.1Km) ; ***	46495.2Km +/- 46032.5Km ; (38860.5Km)	1.301 +/- 1.492 ; (0.78)	18006 +/- 9432 ; (16878)	38942 +/- 23109 ; (34388) ; ***
LOF	112846.1Km +/- 17840.4Km ; (112312.1Km)	80774.5Km +/- 46668.3Km ; (78293.5Km) ; ***	-32071.6Km +/- 41793.9Km ; (-30610.2Km)	-0.169 +/- 0.468 ; (-0.162)	35459 +/- 8346 ; (33701)	29910 +/- 18980 ; (28790) ; ***
LOR	39377.4Km +/- 15782.3Km ; (40433.6Km)	63308.5Km +/- 48117.6Km ; (50794.8Km) ; ***	23931Km +/- 42803.2Km ; (10023Km)	1.252 +/- 2.266 ; (0.448)	12558 +/- 6085 ; (11974)	26520 +/- 22560 ; (18966) ; ***
LOT	55163.4Km +/- 37082.1Km ; (46618.7Km)	59044Km +/- 54327.8Km ; (43222.2Km) ; ns	3880.6Km +/- 44391.7Km ; (-5230.1Km)	0.589 +/- 1.753 ; (0.056)	20858 +/- 16998 ; (16090)	28017 +/- 25285 ; (20074) ; ***
LPP	92943.2Km +/- 22871.2Km ; (95742.8Km)	25973.3Km +/- 37343.1Km ; (7759.5Km) ; ***	-66969.9Km +/- 36323.8Km ; (-81801.8Km)	-0.683 +/- 0.447 ; (-0.914)	28774 +/- 7817 ; (29294)	9694 +/- 14584 ; (2214) ; ***
OBR	68933.3Km +/- 47526.8Km ; (53426.4Km)	87984.4Km +/- 62037.9Km ; (92396.6Km) ; ***	19051.2Km +/- 59058.2Km ; (18772Km)	0.656 +/- 1.407 ; (0.323)	29500 +/- 20647 ; (23045)	41051 +/- 28255 ; (43935) ; ***
PCH	56115.7Km +/- 26253.9Km ; (63422Km)	60057.8Km +/- 60274.9Km ; (32420.1Km) ; ns	3942.2Km +/- 58627.1Km ; (-2121.9Km)	0.457 +/- 1.639 ; (0.034)	18370 +/- 8321 ; (20850)	23809 +/- 24851 ; (11261) ; **
PER	85283.4Km +/- 14706.1Km ; (87867.4Km)	63532.5Km +/- 47278Km ; (56062.4Km) ; ***	-21751Km +/- 50303.8Km ; (-17098Km)	-0.097 +/- 0.732 ; (-0.185)	25131 +/- 4006 ; (25788)	22309 +/- 18585 ; (17995) ; ***
PES	67046.2Km +/- 22811.2Km ; (73601.4Km)	84582.7Km +/- 59307.8Km ; (87112.7Km) ; ***	17536.5Km +/- 55857.6Km ; (22279.9Km)	0.434 +/- 0.896 ; (0.522)	21853 +/- 7254 ; (23760)	31608 +/- 23988 ; (28634) ; ***
PSR	49291.6Km +/- 23155.4Km ; (46813.2Km)	109033.7Km +/- 50970.6Km ; (113548.3Km) ; ***	59742.2Km +/- 49193.3Km ; (59513.1Km)	1.749 +/- 1.624 ; (1.45)	17126 +/- 8990 ; (15286)	43300 +/- 23673 ; (43955) ; ***
ROT	81792.8Km +/- 22783.4Km ; (83519.3Km)	61664.6Km +/- 52598Km ; (42394.7Km) ; ***	-20128.2Km +/- 52893.1Km ; (-31994Km)	-0.045 +/- 0.88 ; (-0.296)	25248 +/- 8075 ; (24770)	23818 +/- 22213 ; (15141) ; ***
SAN	51305.6Km +/- 17598Km ; (52150.5Km)	70165.2Km +/- 50035.9Km ; (54182.4Km) ; ***	18859.6Km +/- 45592Km ; (7961.6Km)	0.592 +/- 1.201 ; (0.248)	16905 +/- 5972 ; (16581)	27156 +/- 22188 ; (20084) ; ***
SAT	54628.3Km +/- 44124.6Km ; (39427.3Km)	36817.8Km +/- 49296Km ; (18447.2Km) ; ***	-17810.5Km +/- 22709.1Km ; (-17759.2Km)	-0.281 +/- 0.626 ; (-0.518)	21857 +/- 20421 ; (14674)	17418 +/- 22514 ; (8589) ; ***
SIL	33917.5Km +/- 20454.1Km ; (32124.1Km)	63536.8Km +/- 50617Km ; (39843.3Km) ; ***	29619.3Km +/- 46120Km ; (8548.2Km)	1.054 +/- 1.627 ; (0.308)	12332 +/- 8883 ; (11288)	24626 +/- 21640 ; (15062) ; ***
SPI	70461Km +/- 26579.1Km ; (65838.7Km)	112470.6Km +/- 49448Km ; (121880.9Km) ; ***	42009.7Km +/- 48291.4Km ; (50341.3Km)	1.054 +/- 1.121 ; (1.025)	22771 +/- 10984 ; (20059)	43684 +/- 22710 ; (46872) ; ***
TAN	67203.2Km +/- 26839.2Km ; (66236.6Km)	74108.2Km +/- 56567.5Km ; (57189.1Km) ; ns	6905Km +/- 45623.3Km ; (-1745.9Km)	0.305 +/- 0.922 ; (0.042)	21321 +/- 10509 ; (20296)	29759 +/- 25994 ; (20210) ; ***
TOX	53424Km +/- 55113.8Km ; (32781.6Km)	152596.9Km +/- 29852.9Km ; (157700.8Km) ; ***	99172.9Km +/- 50227Km ; (119134Km)	3.763 +/- 2.382 ; (3.851)	21880 +/- 25098 ; (13078)	61623 +/- 15922 ; (62778) ; ***
TRF	105445.8Km +/- 18078.3Km ; (102431.8Km)	66520.2Km +/- 42839.3Km ; (55126.7Km) ; ***	-38925.6Km +/- 41319.3Km ; (-46832.6Km)	-0.297 +/- 0.294 ; (-0.311)	58422 +/- 6451 ; (57368)	41308 +/- 18063 ; (40172) ; ***
VAI	102090Km +/- 15819.2Km ; (100945.7Km)	95201.7Km +/- 43037.4Km ; (102750.3Km) ; *	-6888.3Km +/- 41842.6Km ; (-1702.9Km)	0.098 +/- 0.528 ; (0.124)	34233 +/- 7224 ; (34086)	36868 +/- 17188 ; (39383) ; ***
VAN	81242.1Km +/- 23229Km ; (83712.8Km)	70545.7Km +/- 43818.1Km ; (69709.8Km) ; ***	-10696.4Km +/- 45873.9Km ; (-10750.4Km)	3.656 +/- 31.076 ; (-0.037)	22614 +/- 8106 ; (22872)	23938 +/- 17434 ; (21118) ; ns