



INVAQUA : Prédiction de l'établissement des espèces exotiques dans les milieux aquatiques : vers une anticipation des invasions biologiques.

Rapport Final

Leprieur Fabien Université Montpellier 2

Rubin Alex Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris

Octobre 2011

En partenariat avec :

- MNHN, UMR BOREA.
- Université de Toulouse, UMR EDB.

Contexte de programmation et de réalisation

La présente étude se situe dans le contexte de la gestion des espèces aquatiques invasives en France et plus précisément dans le cadre l'application au niveau national du règlement Européen relatif à l'utilisation en aquaculture des espèces exotiques et des espèces localement absentes (No 708/2007). Ce dernier présente une liste d'espèces pour lesquelles le présent règlement ne s'appliquerait pas, à savoir l'obligation de produire une évaluation de risque (sauf si les États membres souhaitent prendre des mesures en vue de limiter l'utilisation des espèces concernées sur leur territoire). Ce sont une partie de ces espèces qui, dans la présente étude, font l'objet d'une évaluation de risque d'établissement en France (DOM inclus).

Les auteurs

Fabien Leprieur

Maitre de conférences à l'université Montpellier 2

(Anciennement post-doctorant dans l'UMR BOREA du 01.04.2008 au 01.03.2010)

Email : fabien.leprieur@univ-montp2.fr

Adresse : Laboratoire ECOSYM (UMR 5119). Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon.34 095 Montpellier.

Alex Rubin

Ingénieur d'étude au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (DMPA-UMR BOREA)

Email : rubin@mnhn.fr

Adresse : 43, rue Cuvier 75006 PARIS

Les correspondants

Onema :

Nicolas Poulet

Direction de l'Action Scientifique et Technique

nicolas.poulet@onema.fr

Partenaire :

Thierry Oberdorff. IRD, UMR BOREA (oberdorf@mnhn.fr)

Christine Lauzeral. Université de Toulouse, UMR EDB (christine.lauzeral@cict.fr).

Droits d'usage :	<i>accès libre</i>
Couverture géographique :	<i>France métropolitaine et départements d'Outre-Mer</i>
Niveau géographique [un seul choix] :	<i>National</i>
Niveau de lecture [plusieurs choix possibles] :	<i>citoyens, professionnels, experts</i>
Nature de la ressource [plusieurs choix possibles] :	<i>document</i>

INVAQUA : Prédiction de l'établissement des espèces exotiques dans les milieux aquatiques : vers une anticipation des invasions biologiques

Rapport Final

Fabien Leprieur
Alex Rubin

Sommaire

Résumé	4
Abstracts	7
Synthèse pour l'action opérationnelle	8
Corps du document	12

1. RESUME

Les espèces introduites sont présentes de manière croissante dans les cours d'eau français. Leur implantation dans la durée peut avoir des conséquences écologiques, économiques et sociales importantes. Le règlement européen relatif à l'utilisation en aquaculture d'espèces exotiques ou localement absentes, implique de fournir une évaluation de risque pour l'introduction de toute espèce exotique sauf pour une liste d'espèces pour lesquelles cette évaluation ne serait pas nécessaire. Dans ce contexte, le projet INVAQUA a été mis en place afin de prédire les risques d'établissement de six espèces exotiques à vocation aquacole (*Oreochromis niloticus*, *Oreochromis mossambicus*, *Clarias gariepinus*, *Micropterus salmoides*, *Ictalurus punctatus* et *Ctenopharyngodon idella*) dans les réseaux hydrographiques français.

Après avoir effectué une revue bibliographique sur la tolérance thermique, leurs risques d'établissement à l'échelle de la France métropolitaine et de certains DOM (Guyane, La Réunion, Guadeloupe et Martinique) ont été quantifiés et cartographiés¹ (résolution : 1 km²). Pour cela, la distribution spatiale actuelle de chaque espèce a été modélisée à partir des contraintes topographiques et hydro-climatiques des cours d'eau où des populations se sont établies. Puis l'aire de répartition potentielle en 2050 et 2080 a été estimée en faisant varier les conditions hydro-climatiques suivant les différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre proposé par le GIECC.

D'après la littérature scientifique, les six espèces étudiées sont toutes considérées comme des espèces d'eau chaude et tolérant une large gamme de température. La température ne serait donc pas le facteur limitant leur établissement dans les cours d'eau français, y compris en considérant les effets du réchauffement climatique.

Les modèles obtenus semblent cohérents avec les caractéristiques biologiques des espèces et les implantations connues. Les zones d'établissement potentielles sont variables selon l'espèce et le scénario de changement climatique. Cependant, certaines zones semblent particulièrement concernées comme les parties aval des fleuves et les zones côtières.

Le risque d'implantation de l'Amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*) en France métropolitaine serait limité géographiquement (principalement les parties aval de la Garonne et de l'Adour et de ses affluents) tandis que, dans les DOM, le risque serait élevé dans l'ensemble de la Guyane et des Antilles (Guadeloupe et Martinique), mais se réduirait en 2050 et 2080 d'après les scénarios de changement climatique. Néanmoins, il semblerait que la reproduction de cette espèce soit peu probable dans les cours d'eau français car elle ne se reproduit que dans des conditions thermiques et hydrologiques très spécifiques. Il serait nécessaire d'affiner les prédictions en prenant en compte la structure des habitats et les conditions hydrologiques locales des zones prédites à risque.

Concernant les deux espèces de Tilapia, *Oreochromis niloticus* et *O. mossambicus*, les modèles montrent que les cours d'eau des DOM présentent des conditions environnementales potentiellement favorables à leur établissement. En France métropolitaine, ce sont surtout les parties aval des grands fleuves et des fleuves côtiers méditerranéens qui présentent les risques

¹ Bien que le règlement distingue les espèces autorisées en métropole et dans les DOM, nous avons étudié les risques d'établissement de ces espèces sur l'ensemble du territoire national, métropole et DOM

d'implantation d'*O. niloticus* les plus élevés en 2050 et 2080. Le risque d'implantation de *Clarias gariepinus* est faible en France métropolitaine, à l'exception des zones aval des grands fleuves. Par contre, les DOM présentent des risques élevés croissants dans le futur.

Les espèces américaines (*Ictalurus punctatus* et *Micropterus salmoides*) présentent les risques d'implantation les plus élevés en France métropolitaine, que ce soit dans les conditions environnementales actuelles ou futures. Ces espèces pourraient s'établir dans une grande partie des cours d'eau de France métropolitaine, à l'exception des cours d'eau de haute altitude. Les risques d'établissement de *M. salmoides* aux Antilles ne sont pas négligeables et une attention particulière devra être portée à ces cours d'eau subtropicaux dont la faune piscicole est souvent dépourvue de prédateurs supérieurs.

Il est important ici de tenir compte de l'échelle spatiale dans l'interprétation des résultats. En effet, les variables utilisées dans cette étude sont pertinentes à une échelle géographique de l'ordre de 1 km². A une échelle plus locale, d'autres facteurs abiotiques et biotiques influencent la présence ou l'absence d'une espèce. Des travaux à des échelles plus fines sont donc nécessaires afin de mieux appréhender les mécanismes à l'origine de la naturalisation des espèces introduites (succès reproductif, survie des juvéniles, dispersion...) et ainsi affiner les probabilités d'établissement et d'impact.

De plus, estimer réellement la niche potentielle d'une espèce revient à définir ses capacités physiologiques en fonction d'un ensemble de contraintes environnementales. Il serait donc pertinent de mettre en place des modèles dynamiques généraux intégrant à la fois les réponses physiologiques des espèces aux variables abiotiques et la dynamique des populations. La mise en place de ces modèles à de larges échelles spatiales nécessitera la collecte d'une grande quantité d'information sur la physiologie et l'écologie des espèces.

Il conviendra de noter ici que le fait que ces espèces soient étudiées ici n'implique pas *de facto* qu'il s'agisse d'espèces considérées comme invasive en France : l'étude s'intéresse au risque d'établissement et non au risque d'impact. Cependant, une espèce exotique aura d'autant plus de chance de devenir invasive sur un territoire qu'elle aura de facilité à s'y implanter.

2. MOTS CLES (THEMATIQUE ET GEOGRAPHIQUE)

Clarias gariepinus, cours d'eau de France métropolitaine et des départements d'Outre-Mer, *Ctenopharyngodon idella*, espèces invasives, facteurs abiotiques, *Ictalurus punctatus*, *Micropterus salmoides*, modélisation de niche écologique, niche potentielle, *Oreochromis mossambicus*, *Oreochromis niloticus*, prédiction, tolérance thermique, réchauffement climatique...

3. ABSTRACT

4. ABSTRACT

Exotic species are growingly present in french river systems. When established, those species may have strong ecological, social and economic impacts. The Council Regulation concerning use of alien and locally absent species in aquaculture requires a risk assessment when introducing exotic species except for some species for which this assessment is not necessary. In that context, INVAQUA project was developed to forecast the establishment risk of six exotic fish species that are commonly introduced worldwide for aquaculture (i.e. *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis mossambicus*, *Clarias gariepinus*, *Micropterus salmoides*, *Ictalurus punctatus* et *Ctenopharyngodon idella*).

After a literature review of their thermal tolerances, their potential establishment in river systems of mainland France and overseas departments (French Guyana, Reunion Island, Guadeloupe and Martinique) were quantified and then mapped at a resolution of 1 km². To do so, we compiled occurrence data for each species in their native and introduced ranges, and we then applied species distribution models (SDMs). Species distributions were modelled using several bioclimatic and topographic variables. The potential distribution of each species in french river systems was estimated using current climatic conditions and those predicted by two global warming scenarios in 2050 and 2080.

The six studied species are eurytherm warm-water species. Temperature would not be the limiting factor for their establishment in the French rivers even considering the climatic change. Overall, model results are consistent with information about the biology and ecology of the six studied species. Establishment risks differ among species and periods (i.e. today's climate, 2050 and 2080). However, downstream rivers are found to be the most concerned.

According to the model projections, the establishment risks of th grass carp *Ctenopharyngodon idella* are geographically restricted in mainland France. In contrast, the establishment risks of this species are relatively high in overseas departments when considering the actual environmental conditions but would be reduced in the future. However, , the establishment of this species is unlikely in French river systems as the reproduction of this species is highly dependent of specific hydrological and thermal conditions. Further works including population dynamics data and local-scale environmental conditions should be undertaken to refine the establishment probabilities of this species.

Predicted establishment risks of *Clarias gariepinus* are relatively low in mainland France, excepted in large downstream rivers. In contrast, overseas departments display growing risks of establishment for this species in the future. For *Oreochromis niloticus* and *O.mossambicus*, models show that overseas departments are particularly at risk of establishment. In mainland France, the downstream parts of the largest river systems as well as the downstream rivers of the Mediterranean region are found to be the most concerned for *O. niloticus*, the establishment risk increasing with global warming.

Species originating from North America (*Ictalurus punctatus* and *Micropterus salmoides*) display the higher establishment risks in mainland France. Most of the streams are concerned excepted high altitude streams (Pyrenees, Alps, Massif Central).

The INVAQUA project provided a preliminary broad-scale assessment of the risk of establishment of six exotic fish species in French river systems. This allowed identifying the areas with the highest risk of establishment for these species. At finer spatial scales, a number of natural and anthropogenic factors could determine the occurrence of each species in French river systems. Complementary local-scale studies are therefore necessary to refine the projections obtained with medium-scale bioclimatic and topographic factors. Furthermore, it worth noticing that the target species do not have to be considered as invasive in France: further study is required to investigate their potential impact.

Key words (thematic and geographical area)

Clarias gariepinus, metropolitan and ultra-marina french streams, *Ctenopharyngodon idella*, invasive species, abiotic factors, *Ictalurus punctatus*, *Micropterus salmoides*, niche modelling, potential niche, *Oreochromis mossambicus*, *Oreochromis niloticus*, prediction, thermal tolerance, global warming.

Synthèse pour l'action opérationnelle

1) Problématique scientifique.

Un très grand nombre d'espèces appartenant à divers groupes taxonomiques (poisson, macrophyte, écrevisse...) ont été introduits intentionnellement ou accidentellement dans les écosystèmes aquatiques continentaux. Ces introductions ont pu causer, dans certains cas, des impacts plus ou moins importants sur le fonctionnement des écosystèmes colonisés et sur leurs usages par les populations humaines ; on parle alors d'espèce « invasive » ou « envahissante »² Avant qu'une espèce exotique ne devienne invasive, elle doit d'abord s'établir dans le milieu d'accueil, c'est-à-dire, se reproduire et se maintenir à long terme sans l'intervention de l'Homme. Mais une fois établies, les espèces exotiques devenues envahissantes sont difficilement éradiquées et les méthodes de contrôle sont très coûteuses. De ce fait, disposer d'évaluation de risques d'établissement d'espèces exotiques est essentiel afin de mettre en place des mesures de prévention et de surveillance.

Suite au règlement Européen relatif à l'utilisation en aquaculture des espèces exotiques et des espèces localement absentes (n° 708/2007), un certain nombre d'espèces pourront être introduites à des fins aquacoles sans étude d'impact préalable comme par exemple les carpes asiatiques (carpe herbivore, carpe à grosse tête, carpe argentée), introduites dans le monde entier pour la production aquacole. Dans certaines régions où elles ont pu s'établir (reproduction naturelle), ces espèces ont parfois proliféré et causer des dommages écologiques et socio-économiques. En France, leur introduction était autorisée en eau close jusqu'à la publication de la loi sur l'eau et les milieux aquatiques (2006) qui l'a interdit aussi bien en eau libre qu'en eau close. Ces espèces ont été introduites pour des raisons zootechniques (contrôle des végétaux, voire de la biomasse phyto-planctonique, dans les étangs de pisciculture) et se retrouvent ponctuellement dans le milieu naturel dû à des transferts accidentels ou volontaires. Aujourd'hui, elles ne semblent pas établies dans le milieu naturel car les conditions environnementales locales sont limitantes pour leur reproduction naturelle mais pourraient ne plus l'être dans le futur à cause du réchauffement climatique annoncé. Le règlement mentionne aussi le silure africain (*Clarias gariepinus*), le poisson-chat tacheté (*Ictalurus punctatus*), espèces aujourd'hui absentes et qui pourraient donc faire l'objet d'introduction en France métropolitaine avec un risque important de se retrouver dans le milieu naturel, l'aquaculture étant l'un des premier vecteur d'introduction d'espèces invasives. Il est aussi question de l'élevage dans les départements d'Outre-mer (DOM) de deux espèces de Tilapias *Oreochromis niloticus* et *Oreochromis mossambicus*, cette dernière étant déjà présente dans certains de ces départements.

2) Objectifs et contenu du projet.

C'est dans ce contexte que le projet INVAQUA a été mis en place afin de prédire les risques d'établissement dans les réseaux hydrographiques français (cours d'eau uniquement) de six espèces exotiques à vocation aquacole, à savoir : le tilapia du Nil *Oreochromis niloticus*, le tilapia du Mozambique *Oreochromis mossambicus*, le poisson-chat africain *Clarias gariepinus*, le poisson-chat tacheté *Ictalurus punctatus* et l'amour blanc (ou carpe herbivore) *Ctenopharyngodon idella*. Nous avons aussi inclus l'achigan à grande bouche (ou

² Il existe une légère différence entre les deux termes mais dans le cadre de ce rapport, nous les considérerons comme synonymes.

black_bass) *Micropterus salmoides* qui bien que déjà établi en métropole, est encore relativement peu présent et pourrait bénéficier du changement climatique à venir. Il conviendra de noter ici que le fait que ces espèces soient étudiées ici n'implique pas *de facto* qu'il s'agisse d'espèces considérées comme invasive en France : l'étude s'intéresse au risque d'établissement et non au risque d'impact. Cependant, une espèce exotique aura d'autant plus de chance de devenir invasive sur un territoire qu'elle aura de facilité à s'y implanter.

Après avoir effectué une revue bibliographique sur la tolérance thermique, leurs risques d'établissement à l'échelle de la France métropolitaine et de certains DOM (Guyane, La Réunion, Guadeloupe et Martinique) ont été quantifiés et cartographiés³. Pour cela, la distribution spatiale actuelle de chaque espèce a été modélisée à partir des contraintes topographiques et hydro-climatiques des cours d'eau où des populations se sont établies. Puis l'aire de répartition potentielle en 2050 et 2080 a été estimée en faisant varier les conditions hydro-climatiques suivant les différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre proposé par le GIECC.

3) Principaux résultats et Recommandations

D'après la littérature scientifique, les six espèces étudiées sont toutes considérées comme des espèces d'eau chaude et tolérant une large gamme de température. La température ne serait donc pas le facteur limitant leur établissement dans les cours d'eau français, y compris en considérant les effets du réchauffement climatique.

D'après les modèles réalisés, les zones d'implantation potentielles sont variables selon l'espèce et le scénario de changement climatique. Pour autant, certaines zones semblent particulièrement sensibles comme les parties aval des fleuves et les zones côtières.

Globalement, le risque d'implantation de l'Amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*) en France métropolitaine semble limité géographiquement (principalement les parties aval de la Garonne et de l'Adour et de ses affluents). Ce résultat est cohérent avec les données sur l'écologie de cette espèce laquelle affectionne les très grands cours d'eau dans son aire native (Asie) et aux Etats-Unis (Mississippi...). Bien que la température soit importante pour expliquer le succès d'établissement de cette espèce, ce facteur ne serait pas le plus limitant. Ce sont surtout les conditions hydrologiques des cours d'eau qui vont être déterminantes pour le succès de reproduction en milieu naturel. En effet, le frai de l'Amour blanc est associé aux débits élevés de printemps et les zones de frai sont caractérisées par des courants rapides, des eaux troubles et une température de l'ordre de 15-30 °C. L'Amour blanc fraie principalement dans le chenal principal des fleuves et plus particulièrement dans la partie supérieure de la colonne d'eau au niveau de rapides ou de bancs de sable pendant les périodes de turbulence des eaux (0,6 à 1,5 m/s). De plus, les œufs sont pélagiques, non adhérents et flottants et nécessitent des eaux vives pour leur incubation. Globalement, la reproduction de l'Amour blanc nécessite de longs tronçons de rivières où les eaux sont chaudes et vives pour l'incubation des œufs et des milieux lenticules en zones riveraines pour le développement des larves. Il serait donc nécessaire d'affiner les prédictions des modèles réalisés en prenant en compte la structure des habitats et les conditions hydrologiques locales des zones prédites à risque.

³ Bien que le règlement distingue les espèces autorisées en métropole et dans les DOM, nous avons étudié les risques d'établissement de ces espèces sur l'ensemble du territoire national, métropole et DOM

Dans les conditions environnementales actuelles, le risque d'implantation de l'Amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*) dans les DOM serait surtout élevé en Guyane et aux Antilles (Guadeloupe et Martinique). Néanmoins, les conditions environnementales deviendraient moins favorables en 2050 et en 2080 d'après les scénarios de changement climatique. De nombreux auteurs ont souligné l'absence de reproduction naturelle en climat tropical vu les conditions thermiques et hydrologiques très strictes pour sa reproduction et cette espèce aurait donc peu de chances de se reproduire dans les DOM.

Dans les conditions environnementales actuelles, peu de cours d'eau de France métropolitaine présentent des risques élevés d'implantation pour *Clarias gariepinus* (certaines zones aval des grands fleuves). Par contre, les Antilles et la Réunion présentent des risques d'implantation très élevés. En Guyane, seules les parties les plus aval des fleuves présentent des conditions favorables pour l'implantation de *C. gariepinus*. En 2050 et 2080, les risques d'implantation évoluent peu en France métropolitaine, les parties aval des fleuves côtiers des franges atlantique et méditerranéenne présentant des risques plus élevés. En Guyane, l'augmentation du risque d'implantation est importante et une grande partie du réseau hydrographique présenterait, en 2080, des conditions favorables. Au vu des caractéristiques biologiques et écologiques, il est probable qu'elle puisse se reproduire et se maintenir à long terme dans les zones prédites à risque. Elle est en effet tolérante à une gamme large de conditions thermiques et hydrologiques. De plus, *C. gariepinus* est capable de respirer l'air atmosphérique et peut donc quitter l'eau en utilisant ses nageoires pectorales. Une attention particulière devra être portée aux cours d'eau tropicaux des DOM. En effet, elle a pu s'établir avec succès dans certains bassins hydrographiques au Brésil, suite à des transferts accidentels d'individus provenant de fermes aquacoles. De même, le risque d'établissement est très élevé dans les cours d'eau de la frange méditerranéenne puisqu'elle s'est établie dans les cours d'eau sud-africains dont le climat est de type méditerranéen.

En ce qui concerne les deux espèces de Tilapia, *Oreochromis niloticus* et *O. mossambicus*, les modèles montrent que les cours d'eau des DOM présentent des conditions environnementales potentiellement favorables à leur établissement, ce qui est concordant avec des observations de terrain. En effet, le réseau de suivi piscicole de l'île de la Réunion indique la présence d'*O. niloticus* dans trois bassins de l'île (Source : <http://www.arda.fr/>). De même, *Oreochromis niloticus* et *O. mossambicus* ont été observés aux Antilles (Source : <http://issg.org>). Des travaux devraient être menés afin de vérifier si ces espèces se reproduisent bien à la Martinique et à la Guadeloupe. Globalement, le risque d'établissement de ces espèces dans les cours d'eau français à climat tropical et subtropical est jugé élevé au vu de leur tolérance à des conditions environnementales variées. En France métropolitaine, ce sont surtout les parties aval des grands fleuves et des fleuves côtiers méditerranéens qui présentent les risques d'implantation d'*O. niloticus* les plus élevés en 2050 et 2080. Un tel scénario est d'ailleurs actuellement en cours dans plusieurs rivières du nord de l'Italie (Piazini et al., 2010) dont la température des eaux est naturellement élevée (eaux thermales). Une reproduction naturelle d'*O. niloticus* a même été mise en évidence dans ces rivières. Ces auteurs s'attendent à ce qu'elle s'adapte progressivement à des températures plus faibles et donc s'établisse dans des rivières non thermales en Italie. Ces auteurs s'appuient sur le fait que la température létale minimale d'*O. niloticus* se situe entre 9.6 et 13.6°C et qu'elle montre une sélection adaptative vis-à-vis des basses températures. Enfin, il semblerait qu'*O. niloticus* puisse s'établir dans les lagunes méditerranéennes et plus généralement dans les milieux de transition. Elle est en effet présente dans une lagune du sud-

est de l'Italie (Scordella et al, 2003). Des individus appartenant à une espèce de *Tilapia* (non identifiée) ont plusieurs fois été pêchés dans une lagune du golf du Lion (comm. pers., David McKenzie). Des travaux complémentaires seraient donc nécessaires afin d'évaluer le risque réel d'établissement d'*O. niloticus* dans les milieux saumâtres de France métropolitaine.

Parmi les six espèces étudiées, les espèces américaines (*Ictalurus punctatus* et *Micropterus salmoides*) présentent les risques d'implantation les plus élevés en France métropolitaine, que ce soit dans les conditions environnementales actuelles ou futures. D'après les scénarios de changement climatique, ces espèces pourraient s'établir dans une grande partie des cours d'eau de France métropolitaine, à l'exception des cours d'eau de haute altitude. Les prédictions obtenues dans les conditions environnementales actuelles sont d'ailleurs concordantes avec des observations de terrain. L'Onema a en effet recensé *M. salmoides* dans les zones prédites comme favorables par les modèles. *Ictalurus punctatus* n'a encore jamais été observé dans les cours d'eau de France métropolitaine. Néanmoins, il est fort probable que cette espèce puisse s'y établir puisque qu'elle est déjà présente dans un fleuve du centre de l'Italie, l'Ombronne. Les risques d'établissement de *M. salmoides* aux Antilles ne sont pas négligeables et une attention particulière devra être portée à ces cours d'eau subtropicaux dont la faune piscicole est souvent dépourvue de prédateurs supérieurs.

Il est important ici de tenir compte de l'échelle spatiale dans l'interprétation des résultats. En effet, les variables utilisées dans cette étude sont pertinentes à une échelle géographique de l'ordre de 1 km². A une échelle plus locale, d'autres facteurs abiotiques et biotiques peuvent influencer la présence ou l'absence d'une espèce. Des travaux à des échelles plus fines sont donc nécessaires afin de mieux appréhender les mécanismes à l'origine de la naturalisation des espèces introduites et ainsi affiner les probabilités d'établissement et d'impact.

Les modèles établis dans le cadre de la présente étude tentent d'approcher au mieux les prédictions de niche potentielle de chaque espèce étudiée. Pour autant, ces projections se situent plutôt au milieu d'un gradient dont les extrêmes correspondent à la niche potentielle et la niche réalisée. La seule manière d'estimer réellement la niche potentielle d'une espèce est de définir ses capacités physiologiques en fonction d'un ensemble de contraintes environnementales. Il serait donc pertinent de mettre en place des modèles dynamique généraux intégrant à la fois les réponses physiologiques des espèces aux variables abiotiques, et la dynamique des populations. La mise en place de ces modèles à de larges échelles spatiales nécessitera par contre la collecte d'une grande quantité d'information sur la physiologie et l'écologie des espèces.

Sommaire

Sommaire	8
Liste des figures	13
Liste des tableaux	14
Introduction	15
Première partie : Revue bibliographique de la biologie et de l'écologie des six espèces étudiées (<i>Oreochromis niloticus</i>, <i>Oreochromis mossambicus</i>, <i>Clarias gariepinus</i>, <i>Micropterus salmoides</i>, <i>Ictalurus punctatus</i> et <i>Ctenopharyngodon idella</i>).....	17
Introduction	18
A. Rappel sur les indicateurs de mesure de préférence thermique	19
1. Indicateurs de tolérances thermiques limites	20
2. Indicateurs de performance de reproduction	23
3. Indicateurs de performance de croissance et d'alimentation	24
B. Résultats	25
Discussion	27
Deuxième partie : Modélisation de niche pour les six espèces étudiées.....	29
Introduction	30
A. Modéliser la distribution spatiale d'une espèce : les différentes étapes.....	32
1. Les données environnementales.....	33
2. Les données biologiques	35
3. Le choix d'un modèle.....	37
4. La validation des modèles	40
5. Présentation des résultats des modèles	44
B. Matériels et Méthodes	44
1. Matériel	44
2. Méthodes statistiques	52
C. Résultats	54
Discussion	63
Troisième partie : Conclusion et perspectives	68
Références bibliographiques	71

Liste des figures

Figure 1 : Cadre conceptuel d'étude de risques d'invasion biologique	15
Figure 2 : Schéma des zones de tolérance thermique d'un poisson	19
Figure 3 : Diagramme des relations entre indicateur de tolérance thermique des poissons ...	20
Figure 4 : Exemples de facteurs pouvant influencer la réponse d'un poisson à la température...	23
Figure 5 : Dynamique d'implantation d'une espèce exotique dans un nouvel espace environnemental et géographique	31
Figure 6 : Diagramme illustrant la modélisation de la distribution d'espèces à partir d'occurrences observées.....	32
Figure 7 : Etapes de la modélisation de niche écologique dans une zone géographique nouvelle ou dans des conditions climatiques futures	33
Figure 8 : Emissions mondiales de gaz à effet de serre (en Gigatonnes équivalent CO2/an) prédites pour la période 2000-2100 sous six scénarios de référence	35
Figure 9 : Diagramme illustrant les quatre types de résultats issus de l'évaluation de la performance prédictive d'un modèle de distribution d'espèces.....	41
Figure 10 : Graphiques montrant le choix des seuils d'occurrence pour les indices d'évaluation de qualité des modèles.....	43
Figure 11 : Exemple de courbe ROC	43
Figure 12 : Occurrences de <i>Clarias gariepinus</i> , <i>Oreochromis niloticus niloticus</i> et <i>Oreochromis mossambicus</i> utilisées pour la prédiction d'implantation de ces trois espèces dans le réseau hydrographique français	49
Figure 13 : Occurrences natives et exotiques d' <i>Ictalurus punctatus</i> et absences aux Etats- Unis utilisées pour la prédiction d'implantation de cette espèce dans le réseau hydrographique français	50
Figure 14 : Occurrences natives et exotiques et absences de <i>Micropterus salmoides</i> aux Etats- Unis utilisées pour la prédiction d'implantation de cette espèce dans le réseau hydrographique français	51
Figure 15 : Occurrences aux Etats-Unis (aire exotique) et en Asie (aire native) de <i>Ctenopharyngodon idella</i> et absences aux Etats-Unis utilisées pour la prédiction d'implantation de cette espèce dans le réseau hydrographique français.....	51
Figure 16 : Etapes des modélisations de niche écologique réalisées dans le cadre du projet Invaqua.....	54
Figure 17 : Cartes des risques d'implantation des six espèces exotiques étudiées en France dans les conditions environnementales actuelles	60

Liste des tableaux

Tableau 1 : Définitions associées aux préférences thermiques et limites thermiques des poissons	21
Tableau 2 : Nombre de publications scientifiques trouvées portant directement ou indirectement sur la tolérance thermique des six espèces étudiées	25
Tableau 3 : Synthèse des valeurs des différents indicateurs synthétiques de tolérance thermiques pour les six espèces de poissons étudiés.....	26
Tableau 4 : Méthodes de modélisation utilisées pour les modèles de distribution d'espèce ..	38
Tableau 5 : Matrice de confusion permettant de construire les indicateurs de performance des modèles de niche et liste des principaux indicateurs de performance de modèles de niche. ...	42
Tableau 6 : Variables utilisées dans la modélisation de niche écologique du projet Invaqua.....	46
Tableau 7 : Nombre d'occurrence et d'absences par espèce disponibles dans les aires natives ou exotiques utilisées pour la prédiction d'implantation des espèces étudiées dans le réseau hydrographique français.....	50
Tableau 8 : Risques d'implantation des espèces exotiques étudiées dans les conditions actuelles et futures.....	57

Introduction

Un grand nombre d'espèces appartenant à divers groupes taxonomiques ont été introduits intentionnellement ou accidentellement dans les écosystèmes aquatiques continentaux et ce, particulièrement depuis l'ère industrielle (Beisel et Lévêque, 2010). Certaines espèces introduites peuvent devenir envahissantes et avoir des conséquences négatives sur la biodiversité et des impacts socio-économiques importants (Lockwood et al., 2005 et Leprieur et al., 2009). Une fois établies, elles sont difficilement contrôlées et les méthodes de gestion sont très coûteuses (Mack et al., 2000). De ce fait, prédire les risques de colonisation de ces espèces est essentiel afin d'enrayer des invasions grâce à des mesures de prévention et de surveillance (Zambrano et al., 2006). Une fois les sites à risque déterminés en évaluant les zones d'invasion potentielle (Peterson et Vieglais, 2001 et Thuiller, 2003 ; Figure 1), des mesures de gestion peuvent être mises en place.

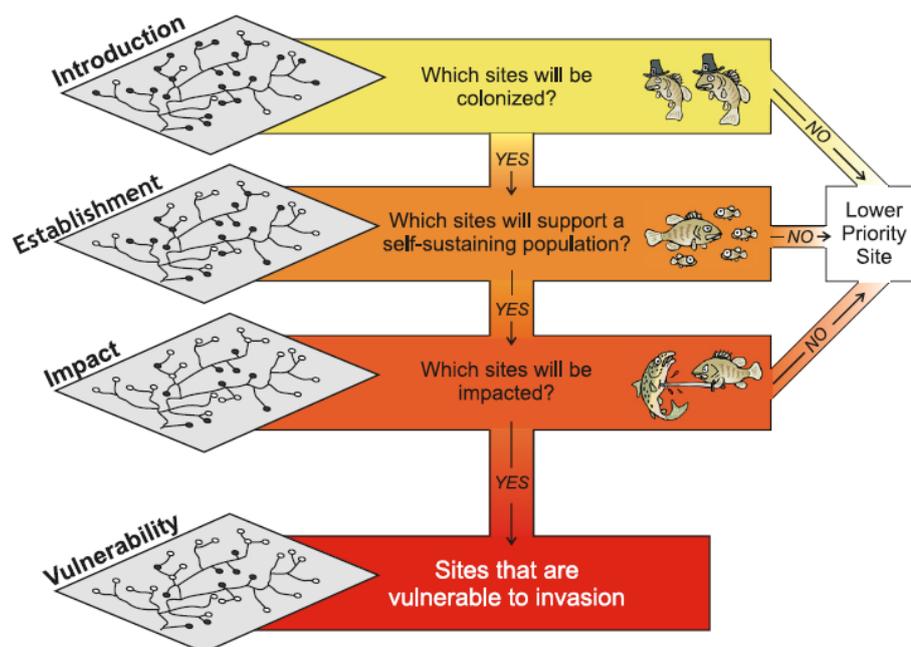


Figure 1 : Cadre conceptuel d'étude de risques d'invasion biologique (Source : Vander Zanden et Olden, 2008). La présente étude se situe au niveau de la deuxième étape du processus d'invasion, c'est-à-dire la phase d'établissement

La prédiction des risques d'invasion peut être effectuée grâce à des méthodes statistiques prédictives se basant sur la niche écologique potentielle de l'espèce, celle-ci correspondant à l'ensemble des conditions abiotiques permettant la survie de l'espèce (Hutchinson, 1957). Différentes méthodes statistiques sont utilisées tels que les modèles linéaires généralisés (GLM ; Mc Cullagh et Nelder, 1989), les modèles additifs généralisés (GAM ; Hastie et Tibshirani, 1995), les arbres de classification (CART ; De'ath et Fabricius, 2000), les réseaux de neurones artificiels (ANN ; Rumelhart et al., 1986) et les algorithmes génétiques (GARP ; Stockwell et Peters, 1999). Cependant, chaque méthode présente des

avantages et des biais, et des résultats de comparaisons de méthodes (Manel et al., 1999 ; Olden et Jackson, 2002 et Thuiller et al., 2003) suggèrent qu'il est important d'étudier différents modèles sur un même jeu de données afin de fournir des informations fiables sur les risques d'invasion (Araujo et Guisan, 2006). Pour limiter les risques d'erreurs, on peut également associer les résultats obtenus par les différents modèles (« Ensemble Forecasting Approach ») et ainsi espérer améliorer les résultats en prenant en compte des informations indépendantes contenues dans les différents modèles (Araujo et New, 2007 et Buisson et al., 2010).

Suite au règlement européen n° 708/2007 relatif à l'utilisation d'espèces exotiques en aquaculture, des poissons pourront être introduits en France à des fins aquacoles. Parmi ces espèces, on trouve notamment les carpes asiatiques (amour blanc, carpe à grosse tête, carpe argentée et carpe noire) introduites dans le monde entier pour la production aquacole. Dans les régions où elles ont pu s'établir (reproduction naturelle), elles ont largement proliféré en causant des dommages écologiques et socio-économiques (Kolar et al., 2005). En France, c'est surtout l'amour blanc qui a été largement introduit afin de contrôler le développement des macrophytes dans les étangs de pisciculture. Les carpes asiatiques se retrouvent sporadiquement dans le milieu naturel suite à des transferts, accidentels ou volontaires. Néanmoins, elles ne semblent pas s'être établies pour le moment dans le milieu naturel. Le règlement mentionne aussi le silure africain (*Clarias gariepinus*) et le poisson-chat tacheté (*Ictalurus punctatus*) qui pourraient faire l'objet d'introduction en France bien qu'aujourd'hui absentes. Ces espèces pourraient s'établir dans le futur avec le réchauffement climatique annoncé (Rahel et Olden, 2008) car la température de l'eau est un des paramètres les plus importants pour la vie aquatique en rivière.

C'est dans ce contexte que le projet INVAQUA a été mis en place afin de prédire les risques d'établissement de six espèces exotiques à vocation aquacole (*Oreochromis niloticus niloticus*, *Oreochromis mosanbicus*, *Clarias gariepinus*, *Micropterus salmoides salmoides*, *Ictalurus punctatus* et *Ctenopharyngodon idella*) dans les réseaux hydrographiques français (incluant uniquement les écosystèmes d'eau courante). La prise en compte d'une espèce déjà établie en France métropolitaine, telle que *Micropterus salmoides*, a permis d'évaluer la qualité et la pertinence des modèles mis en place.

Le Département Milieux et Peuplements Aquatiques du Muséum National d'Histoire Naturelle (Equipe «Biodiversité et Macroécologie» de l'UMR BOREA, Fabien Leprieur, Thierry Oberdorff et Alex Rubin) a travaillé en étroite collaboration avec Christine Lauzeral, étudiante en thèse à l'université de Toulouse III (Directeur de thèse : Sébastien Brosse). Après avoir effectué dans un premier temps une revue bibliographique sur la tolérance thermique des six espèces cibles, leurs risques d'établissement (ou d'implantation) à l'échelle de la France métropolitaine et de certains DOM (Guyane, La Réunion, Guadeloupe et Martinique) ont été quantifiés et cartographiés. Pour cela, la distribution spatiale de chaque espèce a été modélisée en prenant en compte les contraintes topographiques et les conditions hydro-climatiques des cours d'eau où les espèces sont rencontrées. Les modèles développés ont permis d'estimer l'aire de répartition potentielle des espèces dans les cours d'eau français. Ces projections ont été réalisées à partir des conditions environnementales actuelles et celles prédites par des scénarios de changement climatique.

Première partie : Revue bibliographique de la biologie et de l'écologie des six espèces étudiées (*Oreochromis niloticus*, *Oreochromis mossambicus*, *Clarias gariepinus*, *Micropterus salmoides*, *Ictalurus punctatus* et *Ctenopharyngodon idella*).

Introduction

Les écologistes et physiologistes, en mesurant des indices de santé des populations (croissance, abondance, ou performance de l'organisme), peuvent évaluer la fenêtre de tolérance (largeur de niche) de l'organisme pour un facteur donné. La température est le facteur principal contrôlant la distribution, l'abondance, la physiologie et le comportement des poissons (Fry, 1947 *in* Jobling, 1981 et Brett (1977, *in* Abdel Tawabb, 2003). Tous les poissons d'eau douce sont ectothermes et ne peuvent réguler leur température corporelle par des moyens physiologiques. Ils doivent donc la contrôler par leur comportement en se déplaçant afin de sélectionner la température la plus adaptée ; cette régulation est donc contrainte par les gammes de température disponibles dans l'environnement. Les espèces de poissons d'eau douce sont souvent regroupées en guildes en fonction de leur optimum thermique (Magnuson et al., 1997) :

- les espèces d'eau froide ont un optimal physiologique inférieur à 20 °C ;
- les espèces d'eau tiède ont un optimal physiologique entre 20 et 28°C ;
- les espèces d'eau chaude ont un optimal supérieur à 28°C.

Un poisson peut survivre dans des températures hors de son optimum, mais les changements comportementaux et physiologiques qui en découlent peuvent réduire les chances de survie ou de reproduction (Reynolds, 1977). Les réactions biochimiques sont en effet liées à la température du corps et les aspects de la physiologie d'un poisson incluant croissance, reproduction et activité sont directement influencés par les changements de température. L'état de santé des reproducteurs, le développement des œufs, des larves et des juvéniles est aussi conditionné par une fenêtre thermique limitée car le fonctionnement du système immunitaire est lié aux conditions environnementales.

L'objectif de ce chapitre est de déterminer les limites de tolérance thermique des six espèces étudiées (*Oreochromis niloticus niloticus*, *Oreochromis mosanbicus*, *Clarias gariepinus*, *Micropterus salmoides salmoides*, *Ictalurus punctatus* et *Ctenopharyngodon idella*) à partir d'une revue bibliographique. En premier lieu seront présentés les paramètres classiquement utilisés en physiologie et leur valeur pour chacune. Ces résultats issus des articles scientifiques présentent des variabilités liées aux différentes conditions d'expérimentation.

A. Rappel sur les indicateurs de mesure de préférence thermique

Les limites de tolérance thermique permettent de définir les limites de niche des espèces (Portner, 2006). En général, la réponse des poissons à la température peut être divisée en trois paliers thermiques (Jobling, 1981) schématisés en Figure 2 et Figure 3 :

- le premier est appelé « gamme optimale de température » ou « préférence thermique » dans lequel l'espèce peut vivre, croître et s'alimenter dans des conditions optimales ;
- le second est appelé « zone de tolérance thermique » dans lequel l'espèce peut survivre, mais présente un stress physiologique. L'Incipient Létal Temperature (ILT) définit les limites de tolérance ;
- le troisième est appelé « zone de résistance thermique », zone pour laquelle l'espèce ne peut survivre à ces conditions et où la mort est rapide (Jobling, 1981). La limite supérieure de la zone de résistance est représentée par le maximum thermique critique (CTMax) et la limite inférieure par le minimum thermique critique (CTMin).

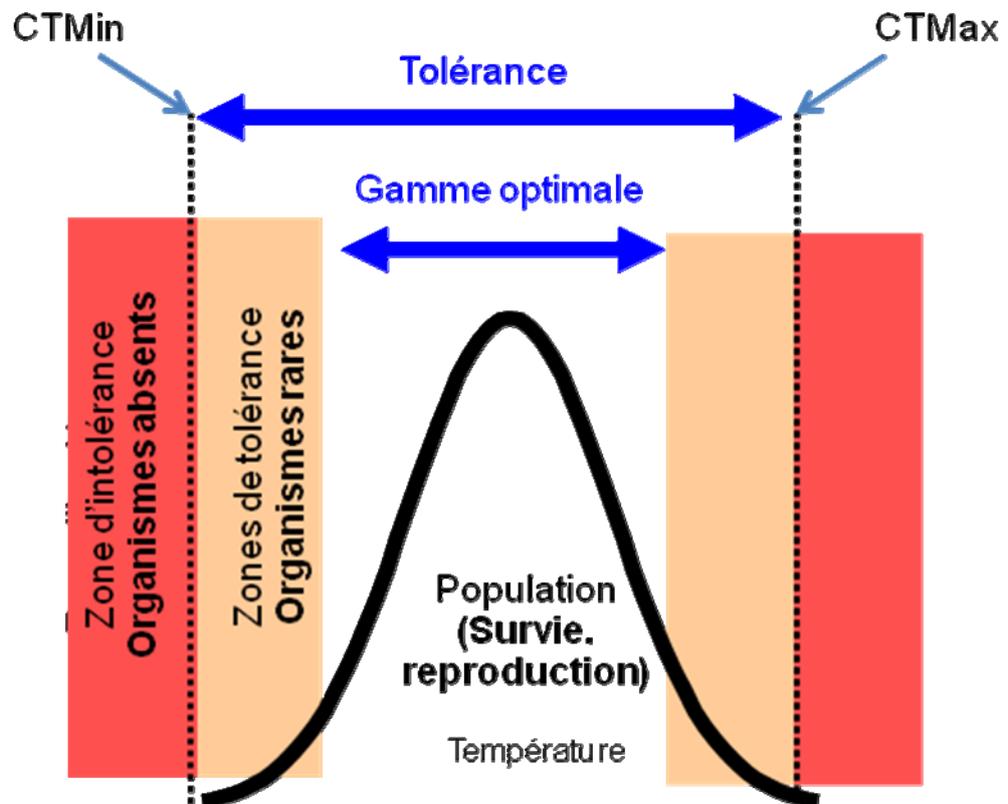


Figure 2 : Schéma des zones de tolérance thermique d'un poisson.

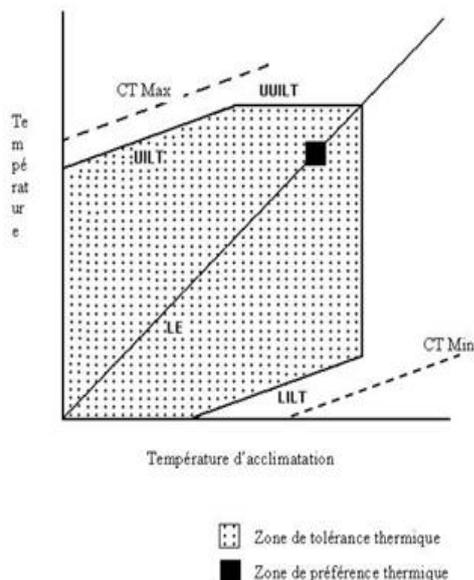


Figure 3 : Diagramme des relations entre indicateur de tolérance thermique des poissons. CTM = Critical Thermal Maximum; UUILT = Upper Incipient Lethal Temperature; LILT = Lower Incipient Lethal Temperature; UUILT = Ultimate Upper Incipient Lethal Temperature; and LE = Ligne d'Egalité. Redessiné d'après Jobling, 1981.

Afin d'évaluer ces paliers, des indicateurs des préférences thermiques ont été développés. Des définitions des indicateurs existants issues de Hillman et al. (1999) et d'Armour (1991) sont présentées dans le Tableau 1.

1. Indicateurs de tolérances thermiques limites

Le paragraphe suivant précise les caractéristiques principales de ces méthodes et présente une comparaison entre elles :

- l'ILT, technique développée par Fry (1947, *in* Beitinger et al., 2000), est déterminée en plongeant des groupes de poissons acclimatés à différentes températures dans une série de tests où la température est constante et proche des limites de température basse ou haute de l'espèce. Il est calculé comme étant la température pour laquelle 50 % de l'échantillon peut survivre. Le point final est la mort des individus. Les résultats sont reportés comme Incipient Lower Lethal Temperature (ILLT) et Incipient Upper Lethal Temperature (IULT) pour un temps d'exposition spécifié et correspondent à la limite de tolérance d'un poisson à une température donnée pendant quelques minutes à quelques jours ;

Tableau 1 : Définitions associées aux préférences thermiques et limites thermiques des poissons.

Indicateurs des préférences thermiques	Description
Préférendum final	Gamme de température dans lequel vit un poisson indépendamment des caractéristiques des populations
Température d'acclimatation	Température à laquelle le poisson est placé expérimentalement pour plusieurs jours avant le test de tolérance.
Gamme de température optimale	Gamme de température sous des conditions expérimentales qui amène à une activité alimentaire normale, une réponse physiologique normale et un comportement normal.
Température optimale de croissance	Conditions de température expérimentales pour laquelle les taux de croissance, exprimés comme un gain de poids par unité de temps, est maximale. Le taux de croissance est considéré comme étant l'indicateur de qualité environnemental.
Température de croissance nulle	Température pour laquelle, dans des conditions expérimentales, la croissance instantanée est nulle
Critical Thermal Maximum (CTM)	Température moyenne à laquelle les individus perdent leur équilibre ou meurent à un taux de réchauffement donné.
Upper Lethal Température (ULT)	Température à laquelle 50 % des individus survivent à une exposition pendant un temps donné après un temps d'acclimatation à une température proche de la zone de tolérance.
Lower incipient lethal temperature (LILT)	Température à laquelle 50 % de mortalité est observée pour une température d'acclimatation donnée.
Upper Thermal Tolerance Limit (UTTTL)	Température supérieure à laquelle 50 % de la population survit indéfiniment.
Upper Incipient Lethal Temperature (UILT)	Température supérieure pour laquelle 50% de mortalité est observée pour une température d'acclimatation donnée. L'UILT augmente avec la température d'acclimatation jusqu'à un point pour lequel la température d'acclimatation la plus élevée n'a pas d'effet, l'Ultimate Upper Incipient Lethal Temperature (UUILT).

- la méthode de maximum thermique critique (CTM), méthode dynamique, permet de déterminer une gamme thermique de résistance maximale (CTMax) et minimale (CTMin) (Fry, 1971 et Becker et Genoway, 1979). Ces limites thermiques critiques représentent les températures que peuvent supporter les poissons pour quelques minutes au mieux et qui peuvent être abaissées ou augmentées par une acclimatation à des températures sous-létales (Myrich et Cech, 2003). Un échantillon de poissons, habituellement acclimaté à une température spécifique, est sujet à une augmentation ou à une baisse de la température avant qu'un point final, sous-létal mais proche, ne soit atteint. Cox (1974, *in* Kilgour et Mc Cauley, 1986) définit ce point comme étant la moyenne arithmétique des valeurs de température des points thermiques collectifs auxquels l'activité locomotrice devient désorganisée et l'animal perd alors sa capacité de s'échapper de conditions l'amenant à une mort certaine. L'échantillon aura subi une période d'acclimatation et sera soumis à un taux de variation de température constant suffisamment lent pour permettre aux parties profondes du corps de suivre les variations de température de l'environnement sans un temps de décalage et suffisamment rapide pour que le poisson n'ait pas le temps de s'acclimater aux nouvelles conditions de température ;
- la méthode Chronic Lethal Method (CLM) est une variante du CTM. Le taux d'augmentation de la température est ralenti à 1°C par jour et permet aux poissons de s'acclimater aux changements de température. Cette approche diffère du CTM d'une part par le taux de changement de température qui permet aux poissons de se réacclimater pendant les essais et d'autre part par le point final qui est la mort ;
- la température et le temps d'acclimatation étant des variables tout aussi importantes pour évaluer la tolérance thermique d'une espèce (Newman, 1995), un indicateur synthétique de ces deux paramètres a été proposé appelé nombre de degré-jour ou nombre de degré-heure (Cnaani et al., 2000 et Charo-Karisa et al., 2005). Un jour degré représente la somme de jours de survie multipliée par la différence entre la température d'exposition et la température initiale ;
- la méthode d'exposition chronique acclimatée (ACE) sans fluctuation de température. La méthode ACE n'expose pas brutalement aux températures test, mais la température de l'eau est changée lentement de la température d'acclimatation à la température test. Les températures tests sont tenues constantes pour 30 jours ou plus, ce qui fournit des indicateurs de stress sous-létaux comme la croissance ralentie ou l'apparition de maladie, qui peuvent être mesurées en plus de la mortalité ;
- la méthode d'exposition chronique acclimatée (ACE) avec fluctuation de température.

Un certain nombre de paramètres peuvent influencer la tolérance thermique d'un poisson. La Figure 4 recense les plus importants.

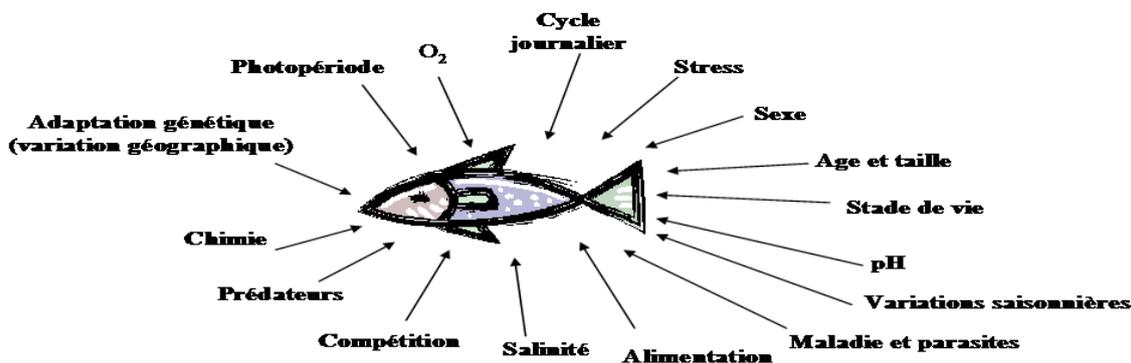


Figure 4 : Exemples de facteurs pouvant influencer la réponse d'un poisson à la température. Sources : Image modifiée d'Armour (1991).

2. Indicateurs de performance de reproduction.

La température serait la variable dominante influençant le déclenchement de ponte. Ce serait même à la fois le niveau de la température, mais aussi le temps d'incubation à cette température donnée. Dans les publications portant sur le sujet, les caractéristiques de température déterminant la reproduction sont en général estimées à partir des informations suivantes :

- l'âge à maturité sexuelle (L50) ;
- l'indice gonado-somatique (rapport poids des gonades/poids du corps en %) ;
- la fécondité absolue (nombre d'ovocytes par femelle) ;
- la fécondité relative (nombre d'ovocytes par kilogramme) ;
- le diamètre des œufs ;
- le % d'éclosion des œufs ;
- le % de survie des larves ;
- la période d'incubation (nombre de jours) ;
- le poids moyen du sac vitellin chez l'alevin (en mg) ;
- la taille moyenne de l'alevin portant le sac vitellin (en cm/alevin) ;
- la durée d'absorption du sac vitellin (en nombre de jours).

3. Indicateurs de performance de croissance et d'alimentation.

Brett (1952) et Kolar et Lodge (2001) indiquent que la température de l'eau a un impact significatif sur le taux métabolique des poissons et peut être une contrainte sur l'établissement des espèces. L'augmentation du taux de croissance reflète l'augmentation de l'appétence, de la consommation alimentaire et des taux de réaction biochimiques au sein de la gamme de tolérance thermique de l'espèce (Brett et Groves, 1979 et Jobling et al., 1993). Selon Jobling et al. (1993), l'appétit présente un pic à des températures approchant la limite de tolérance thermique supérieure de l'espèce mais chute aux deux extrêmes de la gamme de tolérance. Les performances de croissance et de conversion des aliments sont en général utilisées pour évaluer la gamme de température optimale et l'optimum de croissance.

Jobling (1981) a estimé la gamme de température optimale de croissance à partir de cette équation :

$$\text{Optimum de croissance} = (\text{Préférendum thermique} + 0.53)/1.05.$$

D'autres indicateurs de performance métabolique sont aussi utilisés dans la littérature pour évaluer les limites de température de croissance et l'optimal de température de croissance :

- le taux de croissance spécifique moyen (en anglais le specific growth rate ou SGR) est l'indicateur en général utilisé en complément du Protein Efficiency Ratio (PER) et du Food Conversion Ratio (FCR) calculés à partir des équations suivantes :

$$\text{SGR} = 100(\ln W_2 - \ln W_1) (t_2 - t_1)^{-1}$$

où W_2 et W_1 sont les poids du corps des poissons aux temps t_2 et t_1 (en nombre de jours)

$\text{PER} = \text{Gain en poids total (en g)} / \text{quantité de protéine consommée (en g)} ;$

$\text{FCR} = \text{Gain en poids total} / \text{quantité d'aliments consommée}.$

Un autre indicateur a été développé par Mallet et al. (1999) pour relier l'influence de la température et le coefficient de croissance k issu de la courbe de Von Bertalanffy :

$$k(T) = k_{\text{opt}} [(T - T_{\text{min}}) (T - T_{\text{max}})] / [(T - T_{\text{min}})(T - T_{\text{max}}) - (T - T_{\text{opt}})^2]$$

où T représente la température, T_{min} la température minimale, T_{max} la température maximale et k_{opt} , le coefficient de croissance optimal à la température optimale T_{opt} .

Cet indicateur, en plus de prendre en compte la variabilité des taux de croissance selon l'espèce et la latitude étudiée, permet de reconstruire une parabole liant indicateur de croissance et température.

A. Matériel et méthodes.

Dans le but de déterminer les caractéristiques thermiques principales des espèces, un certain nombre de données ont été collectés dans des articles scientifiques recherchés sur internet et dans les bibliothèques du Muséum National d'Histoire naturelle. Les mots-clés pour cette recherche de publications ont été température, tolérance thermique, CTMin, CTMax, IULT, ILLT, SGR, FCR et PER associés aux noms des six espèces étudiées. La plupart des publications scientifiques utilisées sont issues d'expérimentations en laboratoire à des fins aquacoles.

Tableau 2 : Nombre de publications scientifiques trouvées portant directement ou indirectement sur la tolérance thermique des six espèces étudiées.

Espèces	Publications portant sur la croissance	Publications portant sur la tolérance thermique
<i>Oreochromis niloticus</i>	94	10
<i>Oreochromis mossambicus</i>	16	7
<i>Clarias gariepinus</i>	62	2
<i>Micropterus salmoides</i>	10	6
<i>Ictalurus punctatus</i>	34	5
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	21	3

Une méta-analyse a également été effectuée sur l'espèce pour laquelle il y avait le plus d'information, c'est-à-dire *Oreochromis niloticus*. Cette méta-analyse a permis d'étudier la relation entre la croissance de cette espèce et les conditions thermiques des différentes expériences réalisées dans la littérature scientifique, et d'identifier les principaux facteurs expliquant la variabilité des résultats observés entre les différentes expériences. Cette méta-analyse est détaillée en annexe 8.

B. Résultats.

Le tableau 3 regroupe les principales caractéristiques thermiques des six espèces étudiées collectées dans la littérature. L'ensemble des données de tolérance thermique trouvées sont présentées pour chaque espèce dans les annexes (Annexes 2, 3, 4, 5, 6 et 7). Elles sont toutes considérées comme des espèces d'eau chaude (Magnuson et al., 1997 et Armour, 1991) pouvant vivre dans une large gamme de température. Elles seraient donc peu limitées, lors de leur implantation dans les cours d'eau français, par les températures les plus hautes mais pourraient l'être par les températures les plus basses qui tendent à remonter avec les effets du réchauffement climatique.

Tableau 3 : Synthèse des valeurs des différents indicateurs synthétiques de tolérance thermiques pour les six espèces de poissons étudiés dans le cadre d'Invaqua.

	Gamme de température	Température de reproduction	Température de croissance	Tolérance thermique minimale ILLT, CTmin	Tolérance thermique maximale ULLT, CTMax	Préférendum de température
<i>Oreochromis niloticus</i>	8-42°C	Gamme : >20°C Philippart et Ruwet, 1982.	- Gamme : 25-29°C Charo-Karisa et al., 2005. - Optimal : 28°C	- CTmin : 5.6°C (0.3) - ILLT : 14.1°C (2.1) Kater et Smitherman, 1988.	- CTMax : 33.6 °C Beitinger et al., 2001.	
<i>Oreochromis mossambicus</i>	17°C - 35°C Philippart et Ruwet, 1982	- Optimal : 23°C Subasinghe et Sommerville, 1992. - Ecllosion : 17-40°C	- Gamme : 25-30 °C - Optimal : 30 °C Behrends et al., 2000.	- CTmin : 7 °C Behrends et al., 1990 - ILLT : 16 °C Armas-Rosales, 2006.	- CTMax : 37 ,6°C Allanson et Noble, 1964.	27,5-37,8 °C Stauffer, 1986.
<i>Clarias gariepinus</i>	6-50°C Babiker, 1984.	Gamme: 21-30°C Yalcin et Akyurt, 2002.	Gamme : 20-35°C Haylor et Mollah, 1995.	- CTMin : 7.9-10.1°C HamaCkova et al., 1992	- CTMax : 38.7-40.1°C Hamackova et al, 1992.	
<i>Micropterus salmoides</i>	10°C - 32°C Eaton et al., 1995.	- Gamme : 21-30°C Lang et al. 2003 ; - Optimal : 20-21°C, Clugston, 1964 ; - Gamme de survie des œufs : 10-30 °C ; Kelley, 1968.	- Gamme : 24-30 °C Venables et al., 1978. - 15-36°C Stuber et al, 1982.	- CTMin : 3.2-7,1°C	- CTMax : 36.9-40.1°C, Smith et Scott, 1975 ; - IULT : 33.4 °C Lutterschmidt et Hutchison, 1997.	27,1-29,2°C Fraenkel et Gunn, 1961.
<i>Ictalurus punctatus</i>	5-35°C Mc Cauley et Beitnger, 1992.	- Gamme d'écllosion : >21°C Small et Bates, 2001.	- Gamme : 27-32°C Buentello et al., 2000.	- CTmin : 2.7-9.8 °C Currie et al., 1998.	- CTmax 40°C - IULT : 30.9 °C Bennett et al., 1998.	20–25°C
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	0-33°C	- Gamme de reproduction : >20 °C Shireman et Smith, 1983.			- CTmax juvénile: 33-41°C Chilton et Muoneke, 1992 ; - CTmax adultes : 35-36°C	27-34°C

Discussion

L'étude de la tolérance thermique des poissons étudiés peut intéresser les gestionnaires car ce facteur est fortement limitant pour un certain nombre de traits de vie pouvant favoriser l'implantation et la dynamique des populations de ces espèces (croissance, reproduction, survie des œufs...). Les indicateurs cités précédemment, bien que leur qualité et leur lien avec le milieu naturel puissent être discutés, sont utilisés pour connaître les caractéristiques de thermie des espèces de poissons. Les données de laboratoire, souvent plus aisées et moins onéreuses que celles issues du travail de terrain, peuvent être un élément d'information pertinent, mais présenter des limites du fait des effets des facteurs biotiques et abiotiques cités précédemment influant sur les limites de tolérance thermique.

Pendant les essais de CTM, les poissons sont sujets à des changements de températures rapides qui arriveraient rarement dans la nature et les températures létales identifiées par le CTM seraient plus élevées que les températures létales dans la nature. De plus, les régimes thermiques naturels varient quotidiennement et saisonnièrement (Sinokrot et Stefan, 1993) et de manière exacerbée dans les systèmes anthropisés. Les poissons sont donc exposés à des températures variables, les plus élevées ne durant que quelques heures chaque jour (Poole et Berman, 2001). Les réponses thermiques mesurées pour des poissons exposés à des températures constantes peuvent donc ne pas être des bons indicateurs des réponses en milieu naturel (Johnstone et Rahel, 2003 et Schrank et al., 2003). Les résultats des analyses comparatives entre température constante et température cyclique diffèrent, mais il semblerait que des stress accumulés de températures limites auraient plus d'effets létaux qu'une température statique. Pour autant, du fait de l'acclimatation, les poissons survivraient à des fluctuations de températures journalières avec des pics excédant les limites létales déterminées sous des conditions statiques (Dickerson et Vinyard, 1999 ; Johnstone et Rahel, 2003 et Schrank et al., 2003). De plus, les poissons présentent un comportement thermorégulateur à plusieurs échelles de temps (quotidienne, saisonnière, annuelle) et à plusieurs échelles spatiales. A une échelle locale (quelques mètres à quelques centaines de mètres), des contrastes de température au sein des cours d'eau conduisent les poissons à rechercher des refuges thermiques dans les affluents, dans les annexes fluviales, ou dans les eaux souterraines (Meisner et al., 1998 et Schrank et al., 2003).

Les différences de conditions biotiques entre laboratoire et milieu naturel peuvent aussi influencer les valeurs de tolérance thermique. En effet, la disponibilité alimentaire et la qualité de l'alimentation diffèrent fortement (Kelly et Kohler, 1999 *in* Charo-Karisa et al. ; Despatie et al., 2001 ; Pulgar et al., 2003 *in* Van der Veer, 2008 ; Brett 1979 ; Allen et Wootton, 1982 et Cui et Wootton, 1988). Les poissons en laboratoire sont en général nourris à l'excès alors que, dans la nature, les poissons sont confrontés à des variations de disponibilité en proie ou en qualité. En milieu naturel, des températures sublétales pourraient aboutir à une mortalité du fait d'une alimentation réduite, d'une efficacité de conversion et d'une croissance altérée des poissons (Brett, 1971 ; Dickerson et Vinyard, 1999 ; Selong et al., 2001 ; Johnstone et Rahel, 2003 et Meeuwig et al., 2004), une combinaison d'autres facteurs sublétaux (maladie, parasitisme, prédation, compétition...) pouvant alors influencer.

De manière indirecte, les effets de la température sur la reproduction peuvent affecter fortement la mortalité des reproducteurs, le taux de maturation, la viabilité des gamètes (Patterson, 2004 et Mann et Peery, 2005), la viabilité des œufs et la survie à l'éclosion (Van

der Kraak et Pankhurst, 1997). Pour autant, des adaptations des espèces peuvent se faire en décalant leur comportement selon la température par exemple, en cherchant des eaux plus froides ou plus chaudes pour pondre.

En conclusion, bien que certains auteurs ont noté une bonne correspondance entre les mesures de laboratoire et les limites de distribution thermique dans la nature (Cech et al., 1990 *in* Van der Veer, 2008), il faut rester prudent quant à l'extrapolation au milieu naturel des résultats issus d'expériences de laboratoire. Globalement, des expérimentations *ex situ* en mésocosmes couvrant une large gamme de températures permettraient de mieux décrire la niche thermique des espèces de poissons d'eau douce.

**Deuxième partie : Modélisation de niche pour les six espèces
étudiées**

Introduction

La quantification des relations entre les êtres vivants et leur environnement est au cœur de la modélisation des distributions d'espèces. Ces modèles sont basés sur les niches écologiques, c'est-à-dire l'ensemble des habitats qui répondent aux exigences écologiques d'une espèce. Les premiers fondements de la niche écologique ont été introduits par Grinnell (1917) et Elton (1927). Hutchinson (1957) a, par la suite, défini la niche fondamentale d'une espèce comme le jeu de conditions environnementales dans laquelle une espèce peut survivre et persister. La niche fondamentale peut être vue comme un hypervolume à n dimension, tous les points au sein de cet espace correspondent à un état de l'environnement qui devrait permettre à l'espèce d'exister indéfiniment. Ce sont ces axes à n dimension qui définissent l'espace environnemental de l'espèce. Cette définition est devenue le point central de nombreuses théories écologiques (Pulliam, 2000), mais la distinction entre plusieurs types de niche est aussi importante. En effet, dans la nature, des paramètres biotiques (parasitisme, prédation, compétition, facilitation), physiologiques ou géographiques (barrières naturelles, anthropiques...) peuvent contraindre la dispersion de l'espèce et l'exclure de certaines portions de sa niche fondamentale. La niche réalisée correspond donc à la niche réellement occupée par une espèce contrainte par des facteurs biotiques et abiotiques (Hutchinson, 1957). La niche potentielle (ou niche fondamentale) représente la niche qu'habiterait l'espèce indépendamment de l'ensemble des contraintes biotiques et des contraintes géographiques (barrières naturelles, barrières anthropiques..).

L'implantation d'une espèce dans un nouvel habitat se fait en plusieurs étapes (Figure 5). Sa distribution est premièrement contrainte par des barrières géographiques qui contraignent son installation. En second, elle est contrainte par des facteurs abiotiques (climatiques, topographiques, anthropiques...) qui vont déterminer sa niche potentielle, puis par des filtres biotiques qui vont déterminer sa niche réalisée. Les espèces introduites s'affranchissent de la première contrainte puisqu'elles sont importées dans le milieu bien que d'autres barrières géographiques puissent par la suite, limiter leur dispersion. Les facteurs les plus contraignants pour leur implantation sont donc en premier lieu les facteurs abiotiques. Évaluer l'implantation d'une espèce exotique en dehors de son aire de répartition native revient donc à évaluer sa niche potentielle. Ce travail a donc pour but d'estimer la niche potentielle des espèces étudiées en France métropolitaine et dans les départements d'Outre-mer, ceci revenant à déterminer les conditions climatiques et topographiques favorables à l'implantation des espèces dans les cours d'eau français. Ces estimations de niche potentielle se font communément grâce à des techniques de modélisation statistique (Guisan et Thuiller, 2005). Les résultats des modèles obtenus à partir d'une estimation de la distribution des espèces dans l'aire où elles sont établies, sont projetés en France dans les conditions environnementales actuelles et futures à partir de données environnementales fournies par le Groupe d'Expert Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC).

Après une présentation des méthodes de modélisation et des données utilisées, les résultats des prédictions et leur qualité seront discutés dans ce chapitre.

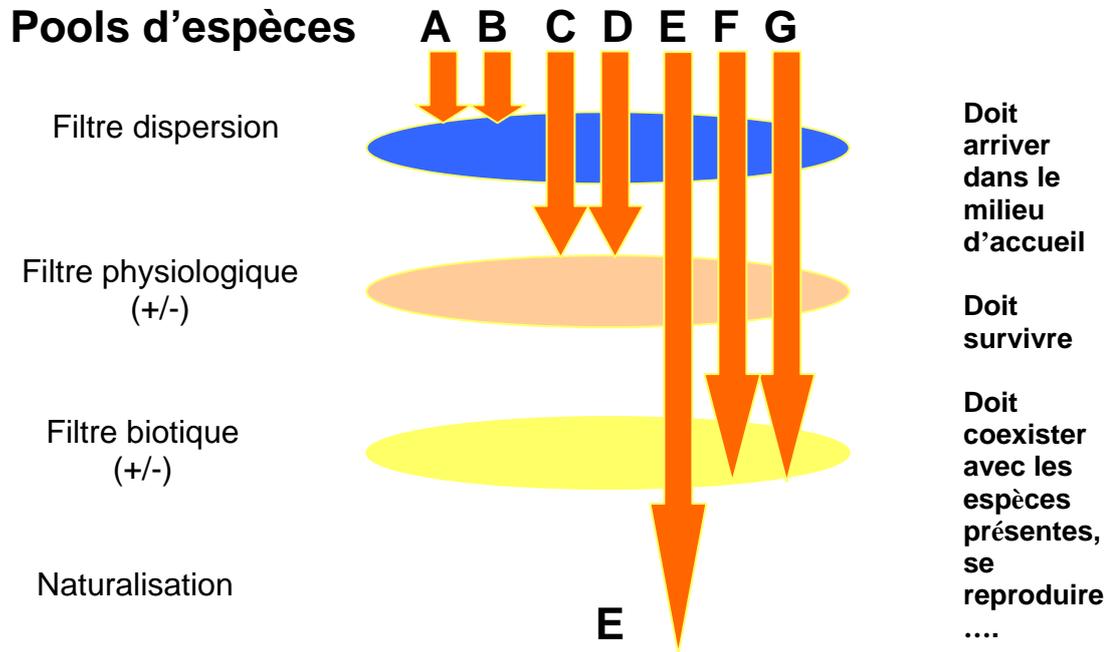


Figure 5 : Dynamique d'implantation d'une espèce exotique dans un nouvel espace environnemental et géographique. La naturalisation d'une espèce (ou phase d'établissement) correspond à la reproduction naturelle à long terme d'une espèce exotique.

A. Modéliser la distribution spatiale d'une espèce : les différentes étapes

Les modèles de distribution d'espèce nécessitent deux types de données, des données d'occurrence décrivant la distribution de l'espèce et des données environnementales, décrivant la zone dans laquelle l'espèce est observée. Ces données permettent de modéliser la niche de l'espèce dans son espace écologique. Ce modèle est ensuite utilisé pour prédire l'implantation potentielle de l'espèce dans sa zone native, dans une autre zone géographique ou dans des conditions futures (Figures 6 et 7).

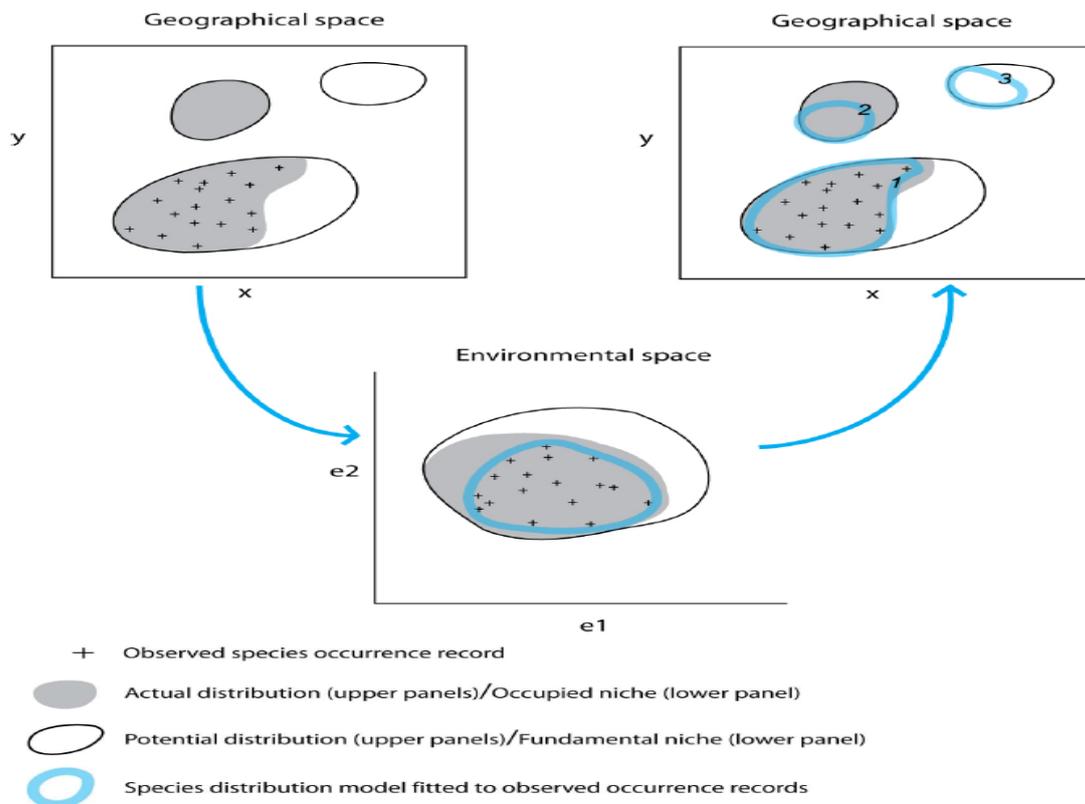


Figure 6 : Diagramme illustrant la modélisation de niche écologique. La niche de l'espèce est d'abord caractérisée dans l'espace environnemental en reliant les sites d'occurrences observés à un ensemble de variables environnementales. Dans l'espace environnemental, le modèle identifie en général une partie de la niche occupée ou la niche fondamentale. Le modèle est ensuite projeté dans l'espace géographique pour définir la distribution actuelle et la distribution potentielle. Sources : Peterson (2003).

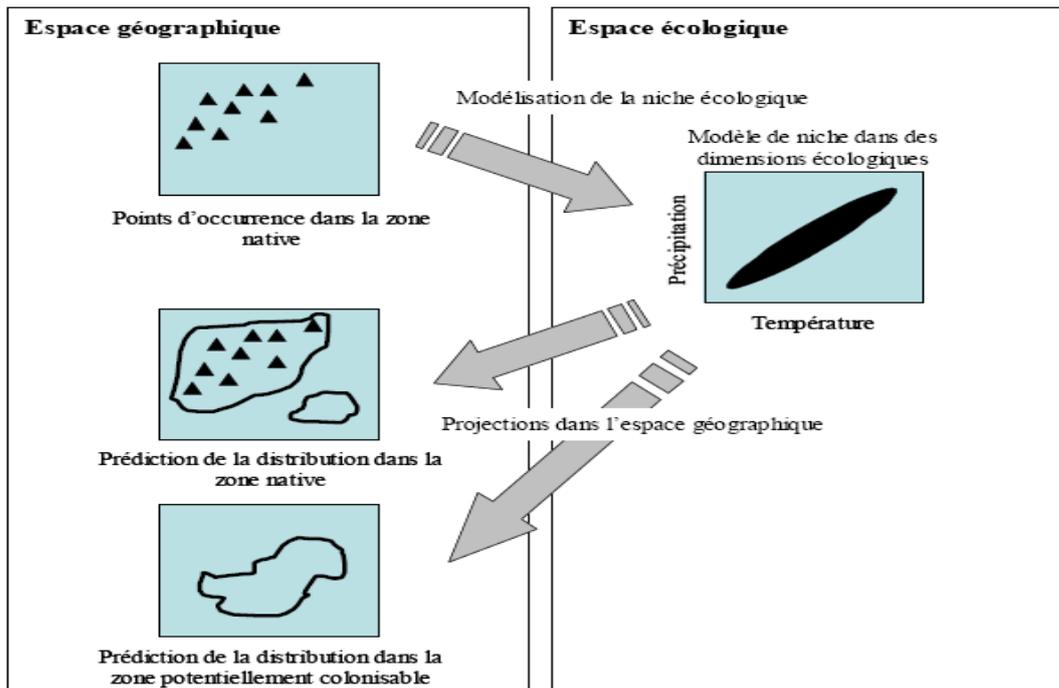


Figure 7 : Etapes de la modélisation de niche écologique dans une zone géographique nouvelle ou dans des conditions climatiques futures. Sources : Lassalle (2008).

1. Les données environnementales.

Hutchison a proposé que toutes les variables physiques et biologiques soient utilisées pour représenter l'environnement de distribution d'une espèce. Les modèles de niche écologique réalisés, en général, privilégient les variables caractérisant l'environnement physique (variables bioclimatiques et topographiques) bien que des variables biologiques soient quelquefois utilisées.

La nature des données environnementales peut être variable (continue, binaire ou catégorielle), mais elles doivent avoir une même échelle spatiale. Cette dernière présente deux composantes, l'étendue et la résolution. L'étendue correspond à la taille de la région pour laquelle le modèle est développé alors que la résolution se réfère à la taille de l'ensemble des cellules. Les cartes « raster », format général de représentation géographique de chaque variable environnementale, sont des grilles de n cellules isométriques couvrant toute la zone d'étude. Chaque cellule de la carte contient la valeur d'une variable.

La sélection des variables est une étape essentielle dans la modélisation (Guisan et Zimmermann, 2000 et Heikkinen et al., 2006). Elles doivent présenter un sens écologique et ne pas être corrélées entre elles.

- Les données bioclimatiques de projections des modèles.

Dans le cadre du projet Invaqua et dans un certain nombre de publications scientifiques, les modèles sont projetés dans les conditions climatiques actuelles et futures afin de fournir aux gestionnaires des informations sur les implantations potentielles d'espèces exotiques dans un contexte de réchauffement climatique. Les données climatiques utilisées

proviennent des travaux de l'IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Changes). Selon l'IPCC (2007), le changement climatique est principalement causé par l'introduction de volumes croissants de gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Compte tenu des processus dynamiques complexes déterminant les émissions (IPCC, 2000), la réalisation de projections d'émissions selon plusieurs scénarios est impérative avant de réaliser des projections climatiques. Ces scénarios (40 au total) présentent des alternatives plausibles d'évolution du climat dans le futur. Ils sont groupés en quatre familles (Figure 8) étudiant des voies du développement mondial en fonction d'un large éventail de facteurs (démographiques, économiques et technologiques) et les émissions de gaz à effet de serre qui en résultent (Nakicenovic et Swart, 2000 *in* Buisson, 2009) :

- Famille A1 : l'hypothèse serait un monde caractérisé par une croissance économique rapide, un pic de population mondiale au milieu du 21^{ème} siècle et l'adoption rapide de nouvelles technologies plus efficaces. Cette famille est divisée en trois groupes selon les orientations de l'évolution technologique du point de vue des sources d'énergie : forte composante fossile (A1FI), forte composante non fossile (A1T) et équilibre entre les sources (A1B) ;
- Famille B1 : Elle décrit un monde convergent présentant les mêmes caractéristiques démographiques qu'A1, mais avec une évolution plus rapide des structures économiques vers une économie de service et d'information ;
- Famille B2 : Elle correspond à un monde caractérisé par des niveaux intermédiaires de croissances démographique et économique, privilégiant l'action locale pour assurer une durabilité économique, sociale et environnementale ;
- Famille A2 : Elle décrit un monde très hétérogène ayant une forte croissance démographique, un faible développement économique et de lents progrès technologiques.

Les émissions d'énergie fossile ayant fortement augmenté depuis 2000 à un niveau plus important que prévu (Raupach et al., 2007), les scénarios A1 et A2 seraient à privilégier.

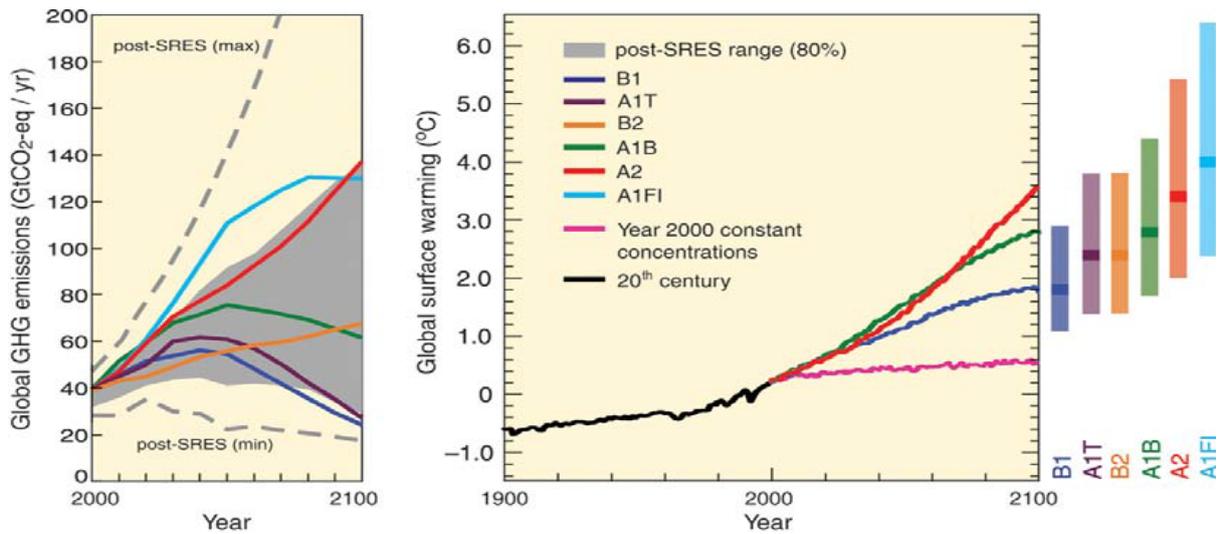


Figure 8 : Gauche : émissions mondiales de gaz à effet de serre (en Gigatonnes équivalent CO₂/an) prédites pour la période 2000-2100 sous six scénarios de référence (SRES, Nakicenovic et Swart 2000) : B1 (bleu foncé), A1T (violet), B2 (orange), A1B (vert), A2 (rouge) et A1FI (bleu clair). La zone ombrée grise représente l'intervalle à 80% des scénarios publiés depuis le SRES tandis que les lignes pointillées délimitent la plage complète des scénarios post-SRES. Droite : réchauffement global de la température en surface par rapport à 1980-1999 (moyennes mondiales) pour trois scénarios de référence (B1 - bleu foncé, A1B - vert, A2 - rouge) en prolongement des simulations relatives au 20^{ème} siècle. La courbe rose correspond à un maintien des concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre aux niveaux de 2000. Les barres sur la droite précisent la fourchette probable d'augmentation de température pour la période 2090-2099 sous les six scénarios de référence. La zone foncée à l'intérieur des barres correspond à la valeur la plus probable de réchauffement. Sources : IPCC (2007 *in* Buisson, 2009).

Les scénarios futurs d'émissions de gaz à effet de serre sont ensuite utilisés pour générer des climats futurs en utilisant des Modèles de Climat Général. Ces modèles mathématiques sont construits à partir de données climatiques observées. Ils sont utilisés pour évaluer le climat depuis des décennies (IPCC, 2009). Néanmoins, des incertitudes existent, notamment pour les variables liées aux précipitations (IPCC, 2007). Généralement, les incertitudes de projection augmentent avec des échelles spatiales et temporelles fines et les prédictions régionales sont moins fines que celles à l'échelle globale.

Les données bioclimatiques sont disponibles sur le site worldclim (Hijmans et al., 2005 ; <http://www.worldclim.org/>) pour les conditions actuelles et sur le site du CIAT pour les données futures (Tableau 9). Dix neuf variables synthétiques bioclimatiques sont proposées sur ce site (Annexe 8). Elles sont dérivées des températures moyennes et des pluviosités sur la période 1960-1990. Elles représentent des tendances annuelles (température annuelle moyenne, précipitation annuelle...), la saisonnalité (gamme de température et de précipitation annuelle...) et les valeurs extrêmes (température du mois le plus froid ou le plus chaud ou précipitation des saisons les plus humides ou les plus sèches).

2. Les données biologiques

La distribution des espèces peut se présenter sous la forme de données de présence (localité où l'espèce a été observée) ou sous la forme de données de présence/absence (enregistrements de présence et absence de l'espèce dans des lieux échantillonnés). Le premier type de données est souvent associé des inventaires ciblés (c-à-d. des recensements de

certain taxons) alors que le deuxième type de données est associé à des inventaires complets de la faune et de la flore d'une région. L'abondance des espèces peut être renseignée mais ce type de données est rarement disponible à de larges échelles spatiales.

La qualité des prédictions est fortement tributaire de la qualité des données utilisées (variables environnementales, données d'occurrence, données d'absences ou de pseudo-absences) et de choix méthodologiques. Quel que soit le type de modèle utilisé, l'estimation de la niche potentielle nécessite que les données d'occurrence utilisées fournissent une description correcte de l'ensemble du gradient environnemental colonisé par l'espèce ; cependant les données d'occurrence sont rarement collectées dans le cadre d'un protocole d'échantillonnage standardisé. De plus, les changements de conditions environnementales dans le temps et les facteurs limitant la dispersion de l'espèce (barrières géographiques...) contraignent cette niche potentielle et les points de présence reflètent donc plutôt leur distribution réalisée et non pas leur distribution potentielle.

Des zones de « fausses présences » peuvent exister pour les espèces mobiles : il s'agit de zones dites « puit » (« sink ») par opposition aux zones dites « source ». La zone « puit » est une zone ne présentant pas les conditions environnementales nécessaires pour supporter une population viable mais pouvant être fréquentée régulièrement par des individus provenant d'une zone proche qui supporte une population viable (zone « source »). Cela signifie que des occurrences peuvent être rencontrées dans des zones en-dehors de la niche fondamentale de l'espèce (Pulliam, 2000). On peut tout de même considérer que les points d'occurrence utilisés seront plus fréquents dans les zones « source » que dans des zones « puit ».

Les données d'absence sont rarement disponibles et potentiellement peu fiables. D'après Lobo et al. (2010), trois types d'absence existeraient : méthodologiques, environnementales et contingentes. Les absences de type « contingente » sont définies comme celles causées par des forces contraignantes sur les zones climatiques et environnementales favorables (dispersion limitée, facteurs historiques, extinction locale, interactions biotiques...). Les absences dites « environnementale » sont celles causées par l'absence de conditions climatiques ou habitationnelles favorables dans une zone donnée. Les absences de type « méthodologique » sont le résultat de biais dans les méthodes de collecte. La probabilité de rencontrer un de ces types d'absence varierait selon la distance géographique et environnementale aux points d'occurrence.

- Les hypothèses liées aux modèles de niche.

Si l'on souhaite estimer l'aire de répartition potentielle (ou niche potentielle) d'une espèce, les modèles de niche de type présence-absence doivent être construits avec des données de présence et d'absence respectant l'hypothèse d'équilibre (ou quasi-équilibre) (Guisan et Theurillat, 2000 ; Guisan et Zimmermann, 2000 et Guisan et Thuiller, 2005). Cet équilibre existe si l'espèce est présente dans toutes les zones environnementalement favorables et absente dans toutes les zones qui lui sont défavorables. Or, la plupart des espèces animales et végétales pourraient s'établir dans certaines localités favorables mais ne le font pas à cause (Pulliam, 2000) :

- des interactions biotiques (prédation, compétition, parasitisme) ;

- des contingences historiques de la zone biogéographique (présence de barrière géographique, glaciations...);
- de leurs faibles capacités de dispersion.

Ces facteurs biotiques et historiques conduisent généralement à des situations où l'équilibre n'est pas atteint. Ceci implique que les modèles de type présence-absence tendent surtout à estimer la niche réalisée de l'espèce (ou distribution réalisée) et non sa niche potentielle (Jimenez-Valverde et al., 2008). Pour estimer la niche potentielle d'une espèce à partir d'un modèle de type présence-absence, les absences ne doivent être dues qu'aux conditions environnementales défavorables (Jimenez-Valverde et al., 2008), ce qui est impossible à savoir. Une façon de s'approcher de la niche potentielle est d'utiliser des modèles de type « presence-only » ou bien des modèles de type présence-absence qui incorporent uniquement des pseudo-absences (cf. le chapitre A.3, le choix d'un modèle) (Jimenez-Valverde et al., 2008).

En ce qui concerne les espèces exotiques, les données utilisées pour construire les modèles de niche constituent un instantané du processus d'invasion. En effet, les absences ne peuvent pas être considérées comme de vraies absences puisque la plupart des espèces exotiques ne sont vraisemblablement pas encore à l'équilibre avec leur environnement dans la zone colonisée (Peterson, 2003). Les modèles de niche tendent ainsi souvent à sous-estimer la niche potentielle des espèces exotiques envahissantes (Peterson, 2003).

3. Le choix d'un modèle

Différentes approches de modélisation ont été développées selon le type de données disponibles. Certains modèles nécessitent des données de présence et d'absence tandis que d'autres, appelés modèles de « présence-only », n'utilisent que des données de présence. Cette méthode est recommandée lorsque les absences sont peu fiables (espèces rares ou cryptiques). Le tableau 4 recense les différents modèles de niche existants.

Trois grandes catégories de modèles de type sont décrites dans la littérature scientifique :

- les modèles nécessitant seulement des données de présence (Bioclim et Domain). Ces méthodes se basent sur la construction d'enveloppes climatiques formées par les points de présence des espèces
- les méthodes qui utilisent des données environnementales pour la zone d'étude entière (Maxent et Enfa). Ces méthodes se focalisent sur le lien entre les conditions environnementales sur les points de présence de l'espèce et les conditions environnementales dans la zone d'étude (données de « background »). Les lieux de présence font partie intégrante de la zone d'étude ;
- les méthodes qui utilisent des présences et des absences (ou pseudo-absences) de la zone d'étude. Les pseudo-absences peuvent être choisies car les absences sont indisponibles ou peu fiables. La méthode la plus commune est de sélectionner de manière aléatoire des points dans toute la zone d'étude (Hirzel et al., 2002 et Zaniwski et al., 2002) en maintenant un poids égal aux présences et pseudo-absences.

Un focus sur le logiciel Maxent et sur six méthodes de modélisation de présence-absence est présenté dans les paragraphes suivants, ces outils étant utilisés dans le cadre de cette étude.

Tableau 4 : Méthodes de modélisation utilisées pour les modèles de distribution d'espèce.

Méthode	Nom du logiciel associé	Type de données espèces requises	Référence bibliographique clé
Bioclim (basé sur une enveloppe climatique)	BIOCLIM	présence seule	Busby (1991) http://openmodeller.sourceforge.net/index.php?option=com_frontpage&Itemid=1
Gower Metric	DOMAIN	présence seule	Carpenter et al. (1993) http://www.cifor.cgiar.org/docs/_ref/research_tools/domain/ http://diva-gis.org
Ecological Niche Factor Analysis (ENFA)	BIOMAPPER ou R	présence	Hirzel et al. (2002) http://www2.unil.ch/biomapper/
Maximum Entropy	MAXENT	présence	Phillips et al. (2006) http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/
Genetic algorithm (GA)	GARP	pseudo-absence	Stockwell et Peters (1999) http://www.lifemapper.org/desktopgarp/
Artificial Neural Network (ANN)	SPECIES	présence et absence (ou pseudo-absence)	Pearson et al. (2002)
Regression: generalized linear model (GLM), generalized additive model (GAM), boosted regression trees (BRT), multivariate adaptive regression splines (MARS)	R	présence et absence (ou pseudo-absence)	Lehman et al. (2002) Elith et al. (2006) Leathwick et al. (2006) Elith et al. (2007)
Méthodes multiples	BIOMOD	présence et absence (ou pseudo-absence)	Thuiller (2003)
Méthodes multiples	OpenModeller	dépend de la méthode choisie	http://openmodeller.sourceforge.net/

• Maxent.

Maxent (Phillips et al., 2004 et 2006) a été choisi pour réaliser les modèles de type « presence-only » car il est abondamment utilisé et semble être l'outil le plus performant des modèles de « présence-only » (Elith et al., 2006).

D'après Phillips et al. (2006), Maxent est une méthode de « machine learning » qui estime la distribution des espèces grâce à un algorithme basé sur la notion d'entropie. L'algorithme est garanti pour converger jusqu'à la probabilité de distribution optimale. Maxent contrôle la surévaluation en utilisant un paramètre de régularisation qui contraint la distribution estimée telle que la valeur moyenne pour une variable donnée soit proche de la moyenne empirique au lieu d'être égale. La distribution de probabilité estimée par Maxent est calculée sur tous les pixels de la zone d'étude qui ont des données. Si le nombre de pixels excède 10 000, un échantillon aléatoire de 10 000 pixels de référence est utilisé pour représenter la variété des conditions environnementales présentes dans les données (Phillips et al., 2006). La distribution de probabilité estimée par Maxent est alors calculée par combinaison des points du référentiel et des points de localisation utilisée pour la construction du modèle.

- Les modèles de type présence-absence.

Plusieurs méthodes de modélisation de niche avec des données de présence et d'absence ou de pseudo-absences sont disponibles sous R (R Development Core Team, 2007). Parmi celles-ci, six ont été sélectionnées pour leur utilisation commune :

- les outils de régression comme les GLM et les GAM. Les GLM ou modèles linéaires généralisés (McCullagh et Nelder, 1989) sont basés sur une variable dite de réponse (occurrence des espèces), des variables prédictives (variables climatiques et topographiques) et une fonction de lien (logit dans notre étude) qui décrit la relation entre la valeur attendue de la réponse et les variables prédictives. Les GLM ont l'avantage de modéliser des relations paramétriques complexes entre les variables réponses et prédictives (linéaires, quadratiques ou polynomiales) et de tester les interactions entre variables prédictives (Guisan et al., 1999). Afin de prendre en compte la non-linéarité des réponses, situation la plus fréquente en écologie, les variables sont en général élevées au carré. Les GAM ou modèles additifs généralisés (Hastie et Tibshirani, 1990) peuvent être considérés comme la forme non paramétrique des GLM dans lesquels la fonction spécifiant la relation entre la variable réponse et les prédicteurs est remplacée par une fonction de lissage dépendante des données. En écologie, les relations entre variables étant rarement linéaires (en particulier dans le cas de la présence d'une espèce en fonction de données climatiques), les GAM sont considérés comme une représentation plus réaliste (Chambers et Hastie, 1997 et Yee et Mitchell, 1991 *in* Lauzeral, 2008). Dans le cas de la modélisation de niche, la forme est en cloche (absence pour les valeurs extrêmes et présence pour une certaine gamme de valeurs intermédiaires). Ces deux types de modèle peuvent être utilisés pour projeter la distribution d'espèces modélisées dans d'autres espaces géographiques et temporels ;

- les méthodes reposant sur les arbres de classification ou de régression. Un arbre est construit par scission répétée des données suivant une règle basée sur les variables de milieu. A chaque scission, les données sont partitionnées en deux groupes exclusifs aussi homogènes que possible, l'hétérogénéité de deux groupes au niveau d'un nœud étant définie par la notion de déviance. Pour contrôler la longueur de l'arbre, des fonctions d'élagage construisent des séquences de sous-arbres emboîtés en supprimant de manière récursive les nœuds expliquant la moins grande déviance dans les données.

La distinction entre arbre de classification et de régression provient de la variable réponse (arbre de classification pour des données catégorielles et arbre de régression si les données sont continues). De nombreuses études (Vayssières et al., 2000) ont montré que ces méthodes offraient une alternative aux régressions généralisées (GAM ou GLM), étant tout aussi précises et offrant des propriétés attrayantes (facilité de construction, visualisation hiérarchique des variables, inclusion d'interactions entre variables). Leur inconvénient majeur est la faible adéquation des modèles pour des relations linéaires simples (Hastie et Tibshirani, 1990).

Parmi ces méthodes de construction d'arbre de classification, quatre seront utilisées dans ce travail. Cette partie est extraite du rapport de Lauzeral (2008) :

- les CART ou arbres de régression et de classification (Breiman et al., 1984) sont construits en cherchant, par éclatements successifs, des partitions optimales de l'espace des variables environnementales pour prédire la modalité de la variable dépendante. A chaque étape, l'algorithme cherche à maximiser la pureté des différentes régions. Pour finir, l'arbre est élagué pour limiter le nombre de nœuds de décisions ;

- les GBM ou Generalized Boosting regression Methods (Friedman, 2001) consistent à répéter un algorithme de classification pour, à chaque étape, fitter les résidus de l'arbre précédent afin de diminuer l'erreur entre valeurs observées et prédictions ;

- les forêts aléatoires « RF » (Breiman, 2001) génèrent des prédictions en couplant les résultats obtenus avec un grand nombre d'arbres de classification ;

- les DFA (Venables et Ripley, 2002) ou analyse linéaire discriminante sont une sorte de croisement entre les méthodes linéaires et les arbres de classification. L'objectif est de diviser l'espace des variables indépendantes en régions les plus homogènes possibles en termes de variable dépendantes à l'aide de contraintes linéaires. Afin de prendre en compte la non-linéarité des réponses, situation la plus fréquente en écologie, les variables sont élevées au carré.

4. La validation des modèles

L'évaluation de la qualité du modèle, étape appelée validation ou évaluation, est essentielle. Elle tend à se focaliser sur les performances de prédiction mais les autres critères comme le réalisme écologique, la distribution spatiale des erreurs et la crédibilité du modèle sont aussi des aspects importants. Il n'y a pas d'approche de validation simple pouvant être recommandée mais plutôt un choix à faire selon le but de la modélisation, les données disponibles et la méthode de modélisation. Deux types de données sont nécessaires, les données test (ou données d'évaluation) et les données de calibration (ou données d'essais) utilisées pour construire le modèle. La performance prédictive est testée en évaluant la capacité du modèle à prédire les données calibrées. Idéalement, les données test devraient être indépendantes des données utilisées pour calibrer le modèle. En pratique, il n'est souvent pas possible d'obtenir des données test indépendantes et il est donc habituel de partitionner les données disponibles selon plusieurs méthodes existantes (de manière aléatoire, avec un

« bootstrapping », avec un « k-fold-partitioning »...). Tous les indices de performances sont issus d'une matrice de confusion (Figure 9 et Tableau 5). Elle est construite afin d'évaluer la qualité des modèles de présence-absence en comparant données observées et données prédites. Quatre estimateurs potentiels d'évaluation de qualité du modèle sont calculés :

- la fraction de présence correctement prédite ou sensibilité ;
- la fraction d'absence correctement prédite ou spécificité ;
- la fraction de présence incorrectement prédite ou erreur de commission ;
- la fraction d'absence incorrectement prédite ou erreur d'omission.

De ces estimateurs sont dérivés un certain nombre d'indices recensés par Liu et al. (2009) et présentées dans le Tableau . Ces indicateurs reposent sur la capacité du modèle à prévoir les absences (vraies absences), les présences (vraies présence) et à limiter les erreurs de commission (prévoir une espèce où elle n'est pas présente) et les erreurs d'omission (erreur de prédiction là où l'espèce est présente).

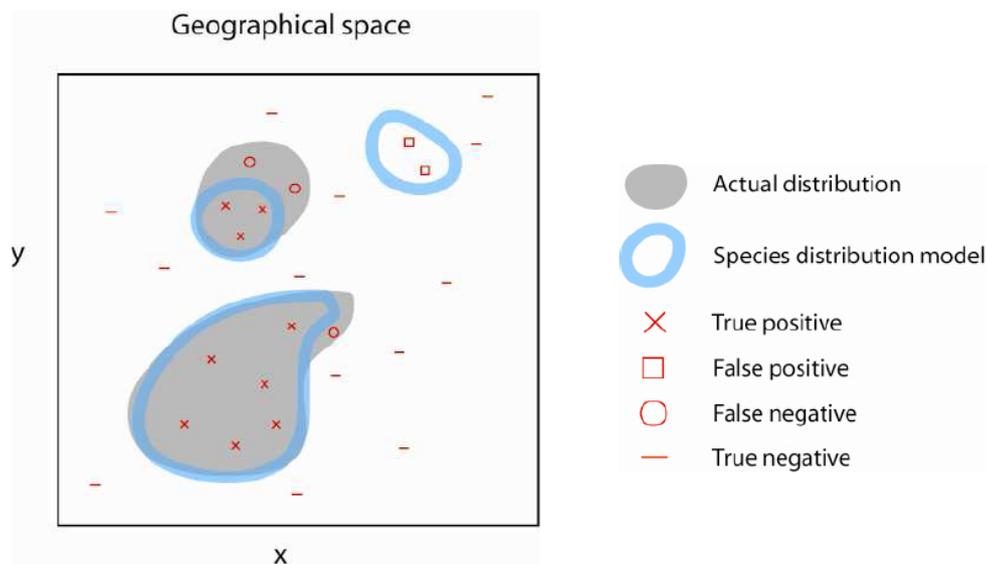


Figure 9 : Diagramme illustrant les quatre types de résultats issus de l'évaluation des performances prédictives d'un modèle de distribution d'espèces : vrai positif, faux positif, faux négatif et vrai négatif. D'après Pearson (2007)

Le choix de l'indicateur est beaucoup discuté (Lobo et al., 2008 ; Peterson et al., 2008) et il serait variable selon le but de la modélisation, le type de données disponibles et la méthode de modélisation. Il est en général recommandé d'en utiliser plusieurs afin de pallier les faiblesses de chacun des indicateurs. Ils peuvent être divisés en deux :

- ceux dépendants de la définition d'un seuil comme l'indice Kappa (Cohen, 1960 *in* Liu et al., 2009). Le choix arbitraire de définition d'un seuil freine leur utilisation. L'indice Kappa K (Cohen, 1960 *in* Liu et al., 2009) varie de -1 à 1, les hautes valeurs indiquant une bonne relation entre prédiction et données observées et 0 correspondent à un lien aléatoire (voir Tableau 5 et Figure 10).

- les méthodes indépendantes d'un seuil comme l'indice Kmax, l'« Area Under the Curve » (AUC ; Fielding et Bell, 1997) et le True Skill Statistics (TSS ; Peirce, 1984 et Allouche et al., 2006). L'AUC est obtenu en faisant un graphique (Figure 11), pour chaque seuil, entre la proportion de vrais positifs et la proportion de faux positifs et en calculant l'AUC. Il varie entre 0 et 1. Une valeur de 0,5 peut être interprétée comme une prédiction aléatoire, une valeur entre 0,5 et 0,7 est considérée comme basse (faible performance du modèle), une valeur entre 0,7 et 0,9 comme modérée et une valeur supérieure à 0,9 comme élevée. L'indice Kmax est la valeur de Kappa obtenue quand on fait varier le seuil de 0 à 1. Le TSS est calculé comme la somme de la spécificité et de la sensibilité ôté de 1. Il a l'avantage, contrairement au kappa, de ne pas être dépendant de la prévalence ni de la taille du jeu de données et de prendre en compte la spécificité et la sensibilité (Allouche et al., 2006).

Tableau 5 : Matrice de confusion permettant de construire les indicateurs de performance des modèles de niche et liste des principaux indicateurs de performance de modèles de niche. Sources : Liu et al. (2009).

		Prédiction du modèle		Total
		Présence	Absence	
Observations	Présence	Vrai présence (n_{11})	Fausse absence (n_{01})	n_{+1}
	Absence	Fausse présence (n_{10})	Vrai absence (n_{00})	n_{+0}
Total		n_{1+}	n_{0+}	n

Indice	Définition	Référence
Sensitivité	$Se = n_{11}/n_{1+}$	Fielding et Bell (1997)
Spécificité	$Sp = n_{00}/n_{0+}$	Fielding et Bell (1997)
Valeur prédite positive	$PPV = n_{11}/n_{+1}$	Fielding et Bell (1997)
Valeur prédite négative	$NPV = n_{00}/n_{0+}$	Fielding et Bell (1997)
True Skill Statistic (TSS)	$TSS = Se + Sp - 1$	Peirce (1884)
Kappa	$Kp = (OA - EA) / (1 - EA)$ Où $EA = (n_{1+}n_{+1} + n_{0+}n_{+0})/n^2$ et $OA = (n_{11} + n_{00}) / n$	Cohen (1960)
Maximum kappa	$MAXKp = max(Kp)$	Guisan et al (1998)
Area under ROC curve	$AUC = 1/n_1n_0 \sum \sum I(p_{1i}, p_{0j})$ Mason et Graham (2002) Où $I(p_{1i}, p_{0j}) = 0$ if $p_{1i} < p_{0j}$ $= 0.5$ if $p_{1i} = p_{0j}$ $= 1$ if $p_{1i} > p_{0j}$ poi et p1j sont les valeurs prédites pour les sites d'absence i et les sites de présence j. n1 et n0 sont le nombre de sites de présence (1) et d'absence(0)	Mason et Graham (2002)

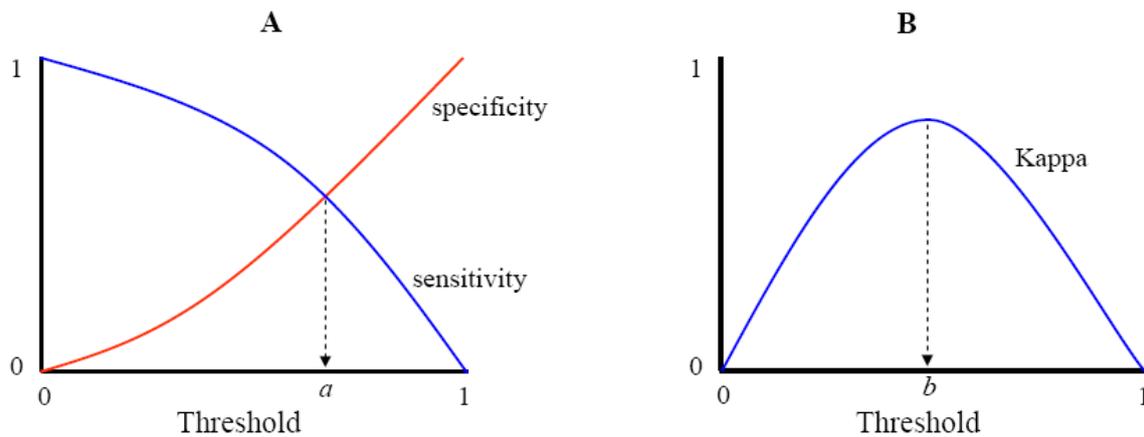


Figure 10 : Graphiques montrant le choix des seuils d'occurrence pour les indices d'évaluation de qualité des modèles. A : décroissance dans sensibilité et croissance dans la spécificité à mesure que le seuil augmente. Le seuil nommé a correspond au seuil d'égalité de la spécificité et de la sensibilité. B : changements dans la statistique du Kappa comme ajustement du seuil. Le seuil nommé b correspond à la valeur qui maximise le Kappa.

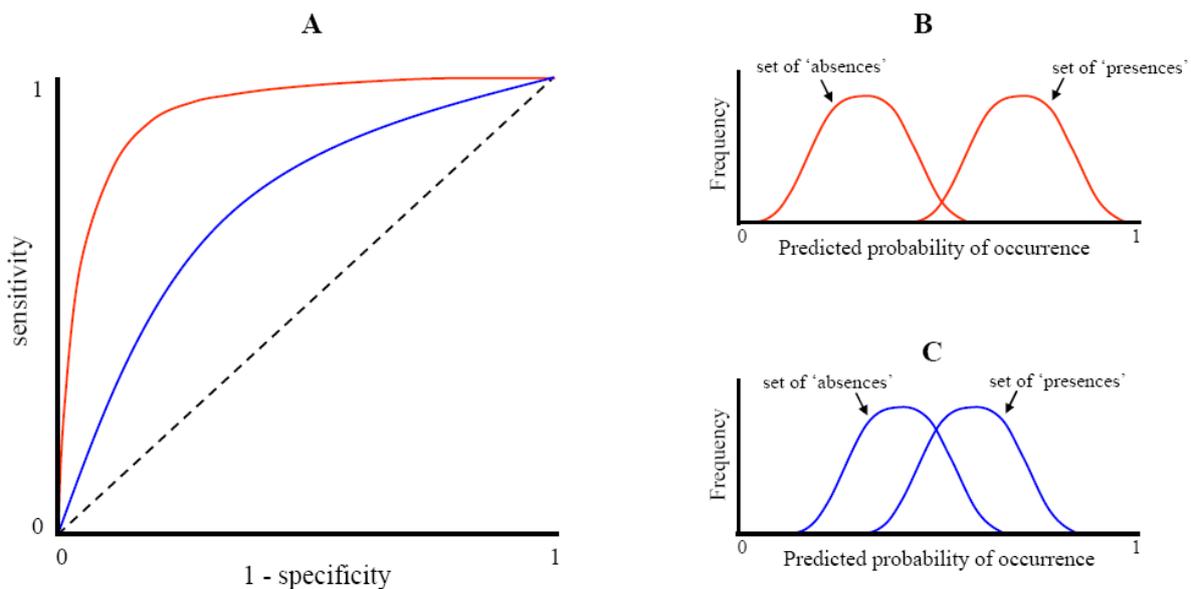


Figure 11 : Exemple de courbe ROC. A : courbes ROC formées en plotant la sensibilité et 1-spécificité. Deux courbes ROC sont présentées, la rouge traduit la capacité prédictive supérieure, la ligne en pointillé correspond à une capacité prédictive aléatoire, en-dessous de la quelle il n'y a pas de capacité à distinguer les sites occupés des sites non occupés. B et C montrent des exemples de distribution de probabilité prédite par un modèle pour des présences observées et des absences. Les résultats présentés en B montrent une bonne capacité à distinguer les présences des absences alors que les résultats dans C montrent un chevauchement entre les distributions de fréquence qui révèle une plus faible capacité de classification. Le cas B pourrait produire une courbe ROC similaire à celle en rouge présentée sur la figure A. Le cas montré en C donnerait une courbe ROC plus proche de la bleue. Sources : Fielding et Bell (1997)

5. Présentation des résultats des modèles

Les résultats des modèles sont des probabilités de présences par point géographique. On peut souhaiter interpréter les résultats en termes de variable bimodale (présence/absence), forme souvent préférée par les gestionnaires car elle facilite la comparaison des résultats entre les méthodes et entre les espèces en les standardisant (Lobo *et al.*, 2008 *in* Lauzeral, 2008). Cela implique le choix d'un seuil délimitant les deux catégories. Un certain nombre existe et le choix de la méthode varierait selon le coût associé aux différentes erreurs de prédiction (importance des erreurs de commissions, des erreurs d'omission, de la sensibilité ou de la spécificité) et donc aux objectifs du travail (Liu *et al.*, 2005 ; Liu *et al.*, 2009 et Jimenez-Valverde et Lobo, 2007). Le choix arbitraire de 0.5 ne serait pas adéquat (Segurado et Araújo, 2004 et Liu *et al.*, 2005). Un des seuils courants est la valeur qui maximise le kappa (Monserud et Leemans, 1992 *in* Liu *et al.*, 2009). Manel *et al.* (2001) et Liu *et al.* (2005) indiquent que le seuil qui maximise la somme de la spécificité et de la sensibilité donne des résultats corrects.

Une fois les prédictions traduites en présence-absence, les résultats de l'ensemble des modèles réalisés sont combinés. Cette méthode, appelée « ensemble forecasting », réduit le risque d'erreur, les biais de chaque méthode étant compensés par les autres modèles. Pour chaque site, le nombre de modèles prédisant une présence potentielle de l'espèce est estimée. Un nombre élevé (85 à 100 %) traduit un accord des différents modèles dans la prédiction d'un risque d'implantation pour ce site alors classé comme à risque élevé d'implantation. Un site avec une valeur de 50 à 85 % sera à risque moyen d'implantation. Les sites avec une valeur inférieure seront classés à risque faible (Lauzeral, 2008).

B. Matériels et Méthodes.

1. Matériel.

- Données environnementales utilisées dans le cadre du programme INVAQUA.

Les facteurs abiotiques sont les plus déterminants à grande échelle et les contraintes biotiques interviendraient peu à cette échelle et plus à des échelles locales (Lobo *et al.*, 2010). D'autre part, les conditions biotiques des cours d'eau français, informations complexes et coûteuses à obtenir, ne sont pas nécessairement disponibles à l'échelle de l'étude et ne le sont pas du tout dans les conditions environnementales futures. Les données bioclimatiques (température et pluviosité) et topographiques sont en général utilisées pour décrire les caractéristiques environnementales des cours d'eau (Tableau 6). En effet, les variables climatiques influencent fortement la capacité de colonisation des espèces, du fait de l'influence de la température sur la physiologie notamment des ectothermes (cas des poissons). La température de l'eau, en particulier, est considérée comme l'une des variables physiques les plus déterminantes dans la distribution des poissons car elle intervient dans nombre de processus chimiques, physiques et biologiques. Le régime thermique d'un cours d'eau est un phénomène complexe mettant en jeu quatre grands groupes de facteurs (Caissie, 2006) : ceux, les plus importants, associés aux conditions atmosphériques (température de l'air, intensité et durée de la radiation solaire, vitesse du vent à la surface et pression de la vapeur d'eau dans l'air...), ceux associés à la topographie (pente, altitude, profondeur de la rivière, présence d'écoulements souterrains...), ceux associés au débit du cours d'eau (débit,

degré de turbulence, dimensions de surfaces libres) (Morin et Couillard, 1990) et le lit du cours d'eau. L'utilisation de la température de l'air comme approximation de la température de l'eau est communément utilisée et les modèles de régression linéaire développés ont démontré que les variations de températures de l'eau sont significativement reliées aux températures de l'air et sont donc un moyen simple de prédire la température de l'eau (Mohseni et Stefan, 1999 *in* Benyahia, 2007). Les modèles de régressions température de l'eau en fonction de la température de l'air ont aussi prouvé leur qualité dans les études visant à prédire les températures futures des rivières résultant du réchauffement climatique (Mackey et Berrie, 1991 et Webb, 1996) et cela spécialement pour des zones géographiques larges (Eaton et Scheller, 1996 et Mohseni et al., 1999).

Les données bioclimatiques sont issues du site worldclim pour les conditions actuelles (Hijmans et al., 2005) et du site du CIAT pour les données futures (Tableau 6). Parmi les 19 variables bioclimatiques disponibles, 8 ont été choisies à partir d'une analyse en composante principale et d'une analyse de corrélation. Les variables les plus contributives, non corrélées et ayant un sens en écologie des poissons ont été finalement sélectionnées. Les caractéristiques topographiques et climatiques (actuelles et futures) dans les aires natives et introduites et dans la zone de projection déterminent les implantations potentielles des espèces introduites. La couverture géographique et temporelle dans cette étude étant très large, les variables environnementales choisies, utilisées dans la plupart des modélisations de niche écologique, doivent représenter les caractéristiques bioclimatiques de chacune de ces zones. Les variables BIO4 et BIO15 permettent d'évaluer, respectivement, l'effet des variations saisonnières de température et de pluviosité. Les variables BIO10 et BIO11 permettent de prendre en compte les températures extrêmes et les variables BIO16 et BIO17 permettent de prendre en compte les pluviosités extrêmes. Les variables choisies sont donc représentatives des conditions écologiques des espèces étudiées dans leur zone native ou exotique et en France.

Les données topographiques (altitude, pente, aspect, direction de flux et accumulation de flux) sont issues du modèle numérique de terrain SRTM30 plus (Beckert et al. 2009) et calculées à partir des outils implémentés dans Arcview (Flow Accumulation, Flow Direction, Slope et Aspect).

Les données utilisées ont toutes la même précision de 30' (soit 1 km²) et ont été extraites uniquement pour les réseaux hydrographiques.

Parmi les scénarios de projections climatiques dans le futur, deux ont été choisis afin de prédire les implantations potentielles des espèces dans des conditions optimistes (B2) et dans celles pessimistes (A1) en 2050 et 2080. Le choix du type de laboratoire ayant développé ces données a été fait selon leur disponibilité pour les scénarios et les dates choisies, The Hadley Centre Coupled Model version 3 (HADCM3) et le CGCM 3 Canadian Global Climate Model version 3.

Tableau 6 : Variables utilisées dans la modélisation de niche écologique du projet INVAQUA.

Variables	Type	Sources			Précision
		Conditions actuelles : worldclim (http://www.worldclim.org/)	Conditions en 2050 et 2080 : (http://gisweb.ciat.cgiar.org/GCMPage/)	DG-ADV SRTM30 (http://www.dgadv.com/srtm30/)	
BIO1 = Température moyenne de l'air annuelle	Bioclimatiques	X	X		30'
BIO4 = Saisonnalité de la température de l'air (déviation standard*100)	Bioclimatiques	X	X		30'
BIO10 = Température moyenne de l'air du trimestre le plus chaud	Bioclimatiques	X	X		30'
BIO11 = Température moyenne de l'air du trimestre le plus froid	Bioclimatiques	X	X		30'
BIO12 = Précipitation annuelle	Bioclimatiques	X	X		30'
BIO15 = Saisonnalité de la précipitation (coefficient de variation)	Bioclimatiques	X	X		30'
BIO16 = Précipitation du trimestre le plus humide	Bioclimatiques	X	X		30'
BIO17 = Précipitation du trimestre le plus sec	Bioclimatiques	X	X		30'
Altitude (en mètres)	Topographiques			X	30'
Pente (en °)	Topographiques			X	30'
Surface de bassin versant (en nombre de cellules de réseau hydrographique en amont du site)	Topographiques			X	30'

- Données d'occurrences et d'absences utilisées dans le cadre du projet INVAQUA.

Les principales caractéristiques des espèces étudiées sont présentées en annexes 2, 3, 4, 5, 6 et 7. Globalement, la couverture géographique des données d'occurrence correspond à l'ensemble de l'aire de répartition des espèces (comprenant *a minima* leurs aires natives) et couvre donc un grand ensemble de conditions environnementales.

La distribution spatiale des six espèces étudiées (*Clarias gariepinus*, *Oreochromis mossambicus*, *Oreochromis niloticus niloticus*, *Micropterus salmoides*, *Ictalurus punctatus* et *Ctenopharyngodon idella*) a été modélisée à partir de données d'occurrence et d'absence (lorsque celles-ci étaient disponibles) récoltées dans leurs aires de répartition native voire celles où l'espèce avait été introduite et s'était établie. Ce choix permet de se rapprocher de la niche potentielle puisque l'étude de l'écologie d'une espèce dans un milieu où elle a été introduite permet de déterminer sa niche écologique dans des conditions biotiques et abiotiques différentes de celles présentes dans la zone native. L'utilisation des données d'occurrence en milieu nouvellement colonisé est délicate car l'espèce peut être encore en voie de dispersion et donc ne pas respecter pas l'hypothèse d'équilibre ; ainsi l'usage de ce type de donnée est possible lorsque l'espèce est considérée comme établie, ce qui est le cas pour les zones dans lesquelles les occurrences ont été extraites dans le cadre de la présente étude (le statut établi/non établi ayant été renseigné d'après Fishbase).

Les données d'occurrence des trois espèces africaines (*Clarias gariepinus*, *Oreochromis mossambicus* et *Oreochromis niloticus niloticus*) sont issues de la base de données Faunafri⁴ développée par l'IRD. Celle-ci regroupe, pour un certain nombre de poissons, les occurrences recensées lors d'inventaires destinés principalement à des collections de Muséum National d'Histoire Naturelle de 1850 à nos jours. Aucune donnée d'absence n'est par contre disponible dans cette base. Afin d'être au plus proche de l'hypothèse d'équilibre, les données bioclimatiques utilisées étant une synthèse sur la période 1960-1990, seules les données d'occurrence collectées pendant cette période ont été utilisées. Pour l'ensemble des données d'occurrence utilisées, seules celles associées aux écosystèmes lotiques ont été intégrées.

Le travail sur des données de collection présente l'avantage de réduire les erreurs liées à l'identification. Pour autant, les analyses génétiques ont fortement modifié la systématique. Celle d'*Oreochromis niloticus*, présentant initialement sept sous-espèces, ne serait finalement divisée qu'en deux populations (Nil et Ouest) et des variations de tolérance thermique entre ces deux souches ont été trouvées (Khater et Smithermann, 1988). La modélisation de niche écologique pourrait donc porter sur deux sous-espèces pouvant présenter des habitats différents. Pour autant, il a été choisi de mélanger l'ensemble des occurrences de cette espèce en considérant que, compte tenu des nombreuses sélections et hybridations réalisées à des fins aquacoles, les souches introduites ne sont pas connues. Travailler sur l'ensemble des occurrences de cette espèce permet donc de définir la niche potentielle la plus large possible pouvant correspondre à la distribution d'un grand nombre de souches existantes.

Les données de présence et d'absence utilisées pour les deux espèces américaines étudiées (*Micropterus salmoides*, *Ictalurus punctatus*) proviennent de Mitchell et Knouft

⁴ : <http://www.ird.fr/poissons-afrique/faunafri/index.svg>

(2009). Les données d'occurrence de l'espèce asiatique (*Ctenopharyngodon idella*) proviennent de deux sources. Celles de la zone native sont issues de DeVaney et al. (2009). Celles de la zone exotique (USA) sont issues des deux publications citées précédemment (Mitchell et Knouft, 2009 et DeVaney et al., 2009).

Les cartes de présence et ou d'absence utilisées pour les modélisations sont présentées en figures 12, 13, 14 et 15 et dans le tableau 7.

- Données d'absence et de pseudo-absences pour les modèles de présence-absence et données de « background » pour Maxent.

Lorsque les données d'absence sont indisponibles ou peu fiables, il existe deux possibilités pour réaliser des modèles de niche. La première est d'utiliser des modèles de type « présence-only » avec un risque de surestimer la niche potentielle. Ce risque existe surtout si la zone de projection du modèle présente des conditions environnementales très distinctes de celles de la zone de construction (ou calibration) du modèle. L'autre possibilité est de générer des pseudo-absences qui sont directement incorporées dans des modèles de type présence-absence.

Des données d'absence ne sont disponibles que pour les espèces présentes en Amérique du Nord (*Ictalurus punctatus* et *Micropterus salmoides*, Figure 13, Figure 14 et Tableau 7). Des pseudo-absences pour les trois espèces africaines et pour l'espèce asiatique ont donc été générées. Des pseudo-absences ont également été générées pour les deux espèces américaines afin de comparer les résultats des modèles.

Pour plus de pertinence, les données de « background » et de pseudo-absences ont été extraites uniquement sur les réseaux hydrographiques (excluant ainsi les zones terrestres sans intérêt dans la présente étude). Cette sélection des données a permis également de faciliter les analyses réalisées avec le logiciel Maxent, compte tenu de la taille des fichiers ASCII à l'échelle continentale. L'inconvénient de ce choix est que seules les cours d'eau ayant une accumulation de flux supérieure à 100 ont pu être pris en compte. Pour les îles, la plus part des cours d'eau sont de petite taille (accumulation de flux inférieure à 100). Ceci explique que nous n'avons pas pu étudier l'ensemble des cours d'eaux aux Antilles, en Corse et à la Réunion.

Le choix des données de « background », d'absences et de pseudo-absences est important pour la qualité du modèle (VanDerWal et al., 2009 in Elith et al., 2010) et un choix de pseudo-absences inapproprié peut affecter les résultats des modèles sur les espèces invasives (VanDerWal et al., 2009 in Elith et al., 2010 ; Chefaoui et Lobo, 2008 et Lobo et al., 2010) ou sur les effets des changements climatiques (Hilbert et Ostendorf, 2001). La zone géographique dans laquelle elles sont extraites, la gamme environnementale et leur nombre vont donc déterminer la qualité des prédictions.

Plusieurs méthodes existent pour générer des pseudo-absences, la plus appropriée dépendant des objectifs de l'étude, même si un objectif commun à toute étude de distribution est de réduire l'existence d'absences méthodologiques.

Dans ce travail, des pseudo-absences ont été générées selon deux méthodes:

- en tirant de manière aléatoire des points sur le réseau hydrographique dans la zone d'étude en excluant les points de présence ;
- en tirant de manière aléatoire des points sur le réseau hydrographique en excluant les points situés dans un rayon de trois degrés de tous les points de présence. Cette méthode s'appelle la distance géographique.

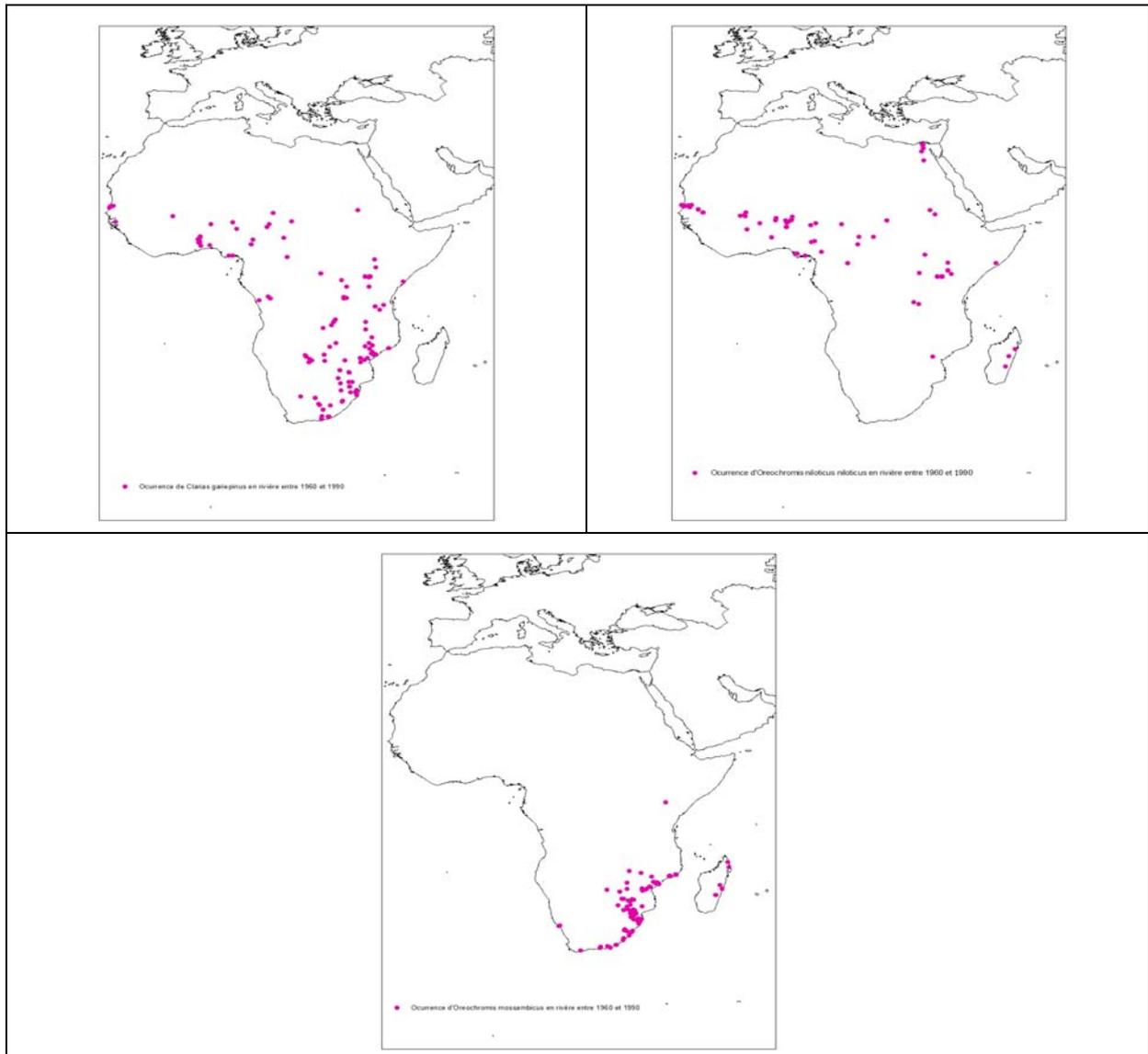


Figure 12 : Occurrences de *Clarias gariepinus* (en haut à gauche), *Oreochromis niloticus niloticus* (en haut à droite) et *Oreochromis mossambicus* (en bas) utilisées pour la prédiction d'implantation de ces trois espèces dans le réseau hydrographique français.

Tableau 7 : Nombre d'occurrence et d'absences par espèce disponibles dans les aires natives ou exotiques utilisées pour la prédiction d'implantation des espèces étudiées dans le réseau hydrographique français.

Espèce	Occurrence native	Occurrence exotique	Absence	Toute occurrence
<i>Oreochromis mossambicus</i>			0	152
<i>Oreochromis niloticus niloticus</i>			0	89
<i>Clarias gariepinus</i>			0	141
<i>Micropterus salmoides</i>	267	115	531	382
<i>Ictalurus punctatus</i>	167	34	717	201
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	39	58	0	97

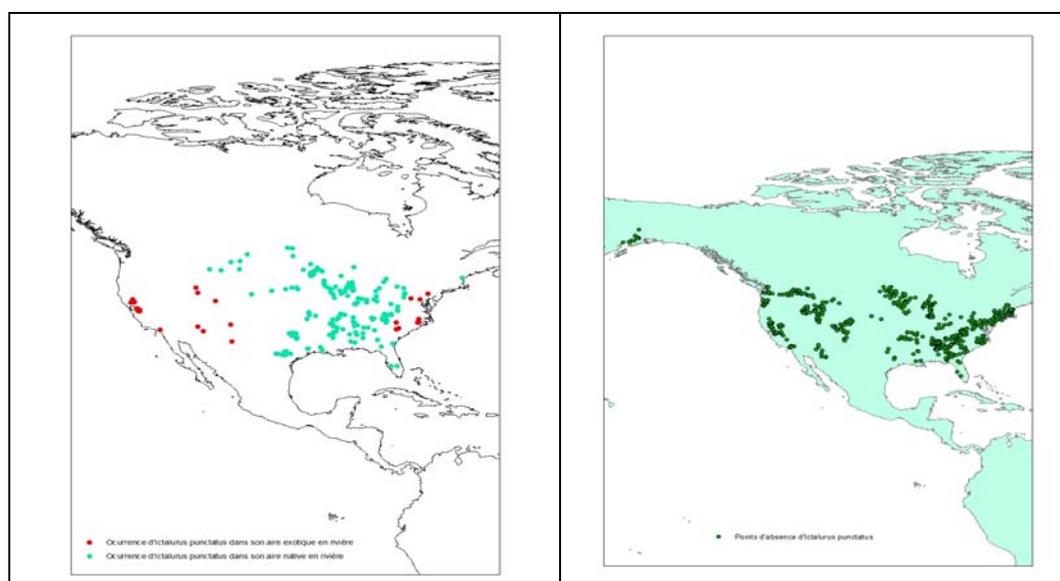


Figure 13 : Occurrences (à gauche) natives et exotiques (en rouge) d'*Ictalurus punctatus* et absences (à droite) aux Etats-Unis utilisées pour la prédiction d'implantation de cette espèce dans le réseau hydrographique français.

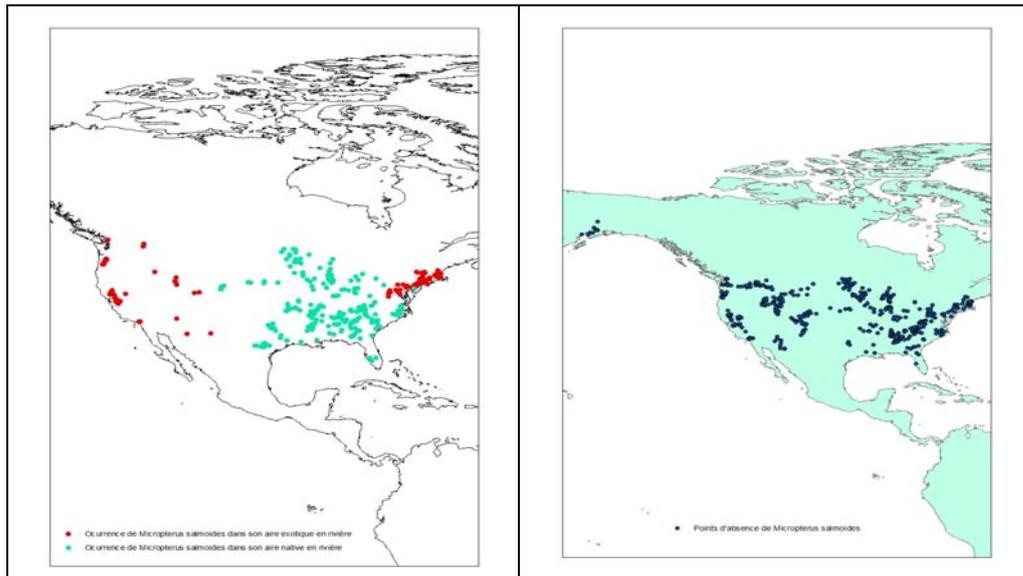


Figure 14 : Occurrences (gauche) natives et exotiques (en rouge) et absences (droite) de *Micropterus salmoides* aux Etats-Unis utilisées pour la prédiction d'implantation de cette espèce dans le réseau hydrographique français.

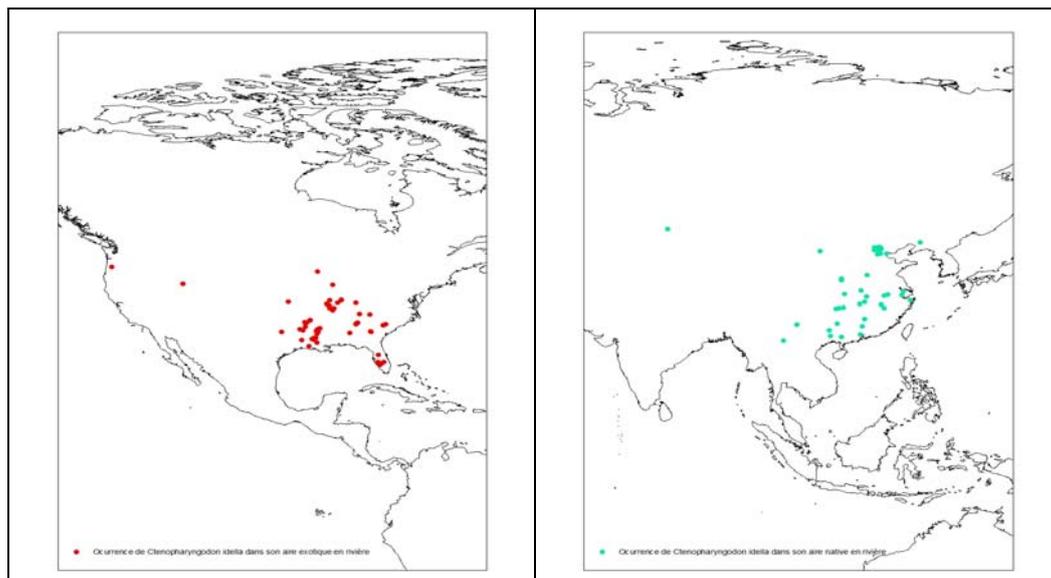


Figure 15 : Occurrences (en haut) aux Etats-Unis (aire exotique) et en Asie (aire native) de *Ctenopharyngodon idella* utilisées pour la prédiction d'implantation de cette espèce dans le réseau hydrographique français.

Le nombre de pseudo-absences choisi est de deux fois le nombre de présences. Cent tirages aléatoires de pseudo-absences ont été réalisés. Les deux méthodes d'extraction de pseudo-absences présentées plus haut ont été utilisées.

La zone géographique dans laquelle les données de « background » (c-à-d. les données environnementales de la zone d'étude) sont extraites pour Maxent doit inclure la gamme environnementale complète de l'espèce. La définition de cette zone d'extraction a été réalisée à partir d'informations bibliographiques sur la répartition des espèces (Fishbase et Leveque et al., 2008), ce qui rend le choix de zone géographique pertinent et cohérent avec l'hypothèse d'équilibre ou de pseudo-équilibre. Tsoar et al. (2007) indiquent que pour Maxent, le choix de

données de « background » aléatoires représente la méthode de sélection donnant les meilleures performances.

Les données de « background » utilisées pour Maxent ont été extraites aléatoirement :

- pour les espèces africaines, dans l'ensemble de l'Afrique à l'exception de la zone saharienne (latitude supérieure à 16,5°N et longitude inférieure à 27°E) ;
- pour les espèces américaines, dans l'ensemble des Etats-Unis (latitude de 50°N à 24°N et longitude de -125°O à -65°O) ;
- pour *Ctenopharyngodon idella*, dans la zone native (latitude de 53°N à 20°N et longitude de 69°E à 141°E) et aux Etats-Unis (même zone que pour les espèces américaines).

Dix jeux de données de « background » ont été testés pour chaque espèce. Chaque jeu de données comporte 10 000 valeurs (10 000 pixels pour lesquels les conditions environnementales sont connues). Cette taille générerait les meilleurs modèles d'après la littérature scientifique.

• Projection des modèles

Les projections des modèles de niche pour chaque espèce, ont été réalisées sur le réseau hydrographique de France métropolitaine et de certains DOM (Guyane, Martinique, Guadeloupe, île de la Réunion). Ces projections ont été effectuées en utilisant les mêmes variables environnementales que celles utilisées pour construire les modèles de niche. Les projections ont été établies dans les conditions actuelles et dans les conditions futures en 2050 et 2080 selon les scénarios A1B et B2A. Le réseau hydrographique, à l'exception de celui de la Guyane, étant de petite taille, peu de cours d'eau des Antilles et de la Réunion ont pu être pris en compte.

2. Méthodes statistiques

Les modèles statistiques cités chapitre A.3 ont été appliqués pour modéliser la niche écologique des six espèces étudiées, à savoir Maxent et six méthodes de type présence-absence (GLM, GAM, CART, RF, GBM et DFA). Toutes les étapes de la modélisation de type présence-absence et de type « presence-only » sont synthétisées en Figure 16.

L'utilisation du logiciel Maxent nécessite plusieurs paramétrisations (nombre d'itérations : 500, seuil de convergence : 0.00001, multiple de régularisation : 2). Pour cette étude, les sorties logistiques ont été choisies parce qu'elles donnent des valeurs de probabilité de présence entre 0 et 1 pour chaque pixel, les pixels les plus favorables étant ceux présentant les valeurs les plus proches de 1 (Philips et al., 2006).

Comme indiqué précédemment, la validation des modèles nécessite l'utilisation de données indépendantes de celles utilisées pour la construction (ou calibration) du modèle. Il est en général préconisé de partager les données de manière aléatoire, ce qui a été réalisé en utilisant 70 % du jeu de données pour la calibration du modèle et 30 % pour sa validation. En plus, dans le cas de Maxent où l'information issue des données d'occurrence est essentielle, la méthode appelée « k-cross fold validation » a été utilisée en partitionnant les données

d'occurrence de chaque espèce en 10 groupes, chaque partition étant utilisée une fois pour la validation.

Au niveau de leur validation, l'objectif principal des modèles de niche potentiel est de ne pas avoir un taux d'erreur d'omission trop élevé (présences prédites comme des absences) (Jimenez-Valverde et Lobo, 2007). En plus de l'AUC et de la maximisation du Kappa classiquement utilisés dans les modèles de distribution, le TSS sera calculé car il est, entre autre, un outil représentatif de ce taux. Les résultats des modèles seront tous comparés à partir de ces indicateurs.

Pour chaque méthode de sélection des absences (cf. chapitre A.3.), 100 jeux de données de calibration et de validation ont été créés par tirage aléatoire. Au final, 300 modèles ont été réalisés pour les espèces ayant des présences et des absences connues (*Micropterus salmoides* et *Ictalurus punctatus*) et 200 pour les autres espèces (*Oreochromis niloticus*, *Oreochromis mossambicus*, *Clarias gariepinus* et *Ctenopharyngodon idella*). Dans le cas de Maxent, pour chaque espèce, 100 modèles ont été construits à partir de 10 tirages aléatoires de background et pour chacun, 10 partitions croisées réalisées.

Afin de comparer les performances des prédictions selon les choix méthodologiques, l'ensemble des méthodes ont été testés pour chaque espèce. La méthode de présentation des résultats sous forme cartographique est la même pour les modèles de type présence-absence et ceux issus de Maxent. Une fois les modèles calibrés, ils sont projetés sur la France selon les données bioclimatiques correspondant aux sept scénarios décrits précédemment. Les probabilités d'occurrence obtenues sont ensuite transformées en présence (1) ou absence (0) en utilisant un seuil (ou valeur de probabilité). Dans cette étude, l'objectif est de prédire au mieux les vraies présences et les fausses absences de manière à s'approcher d'une distribution potentielle des espèces (Anderson et al., 2003). Le seuil correspondant à la maximisation de la somme de la sensibilité et de la spécificité calculé sur le jeu de données de calibration a donc été choisi car il privilégie une bonne prédiction de la sensibilité et la réduction des erreurs d'omission. Ce seuil donne d'ailleurs des bons résultats de distribution quels que soit les conditions, objectifs et outils de modélisation (Jimenez-Valverde et Lobo, 2008 et Lobo et al., 2010).

Pour chaque pixel du réseau hydrographique (résolution d'1 km²), les résultats des modèles sont sommés en appliquant la méthode d'« ensemble forecasting » (cf. chapitre A.5.). Onze niveaux de risque d'implantation sont ainsi obtenus.

Des courbes-réponses ont également été construites pour chaque espèce. Une courbe-réponse représente la probabilité d'occurrence d'une espèce en fonction de l'ensemble des valeurs prises par une variable environnementale dans la zone d'étude (y compris les valeurs estimées par les différents scénarios de changement climatique). Lorsqu'une courbe-réponse est construite pour une variable x parmi n, les valeurs des (n-x) variables environnementales sont égales à la moyenne. Ceci permet d'étudier l'influence de la variable x sans l'effet des (n-x) autres variables et donc d'obtenir des courbes-réponses dites « partielles ».

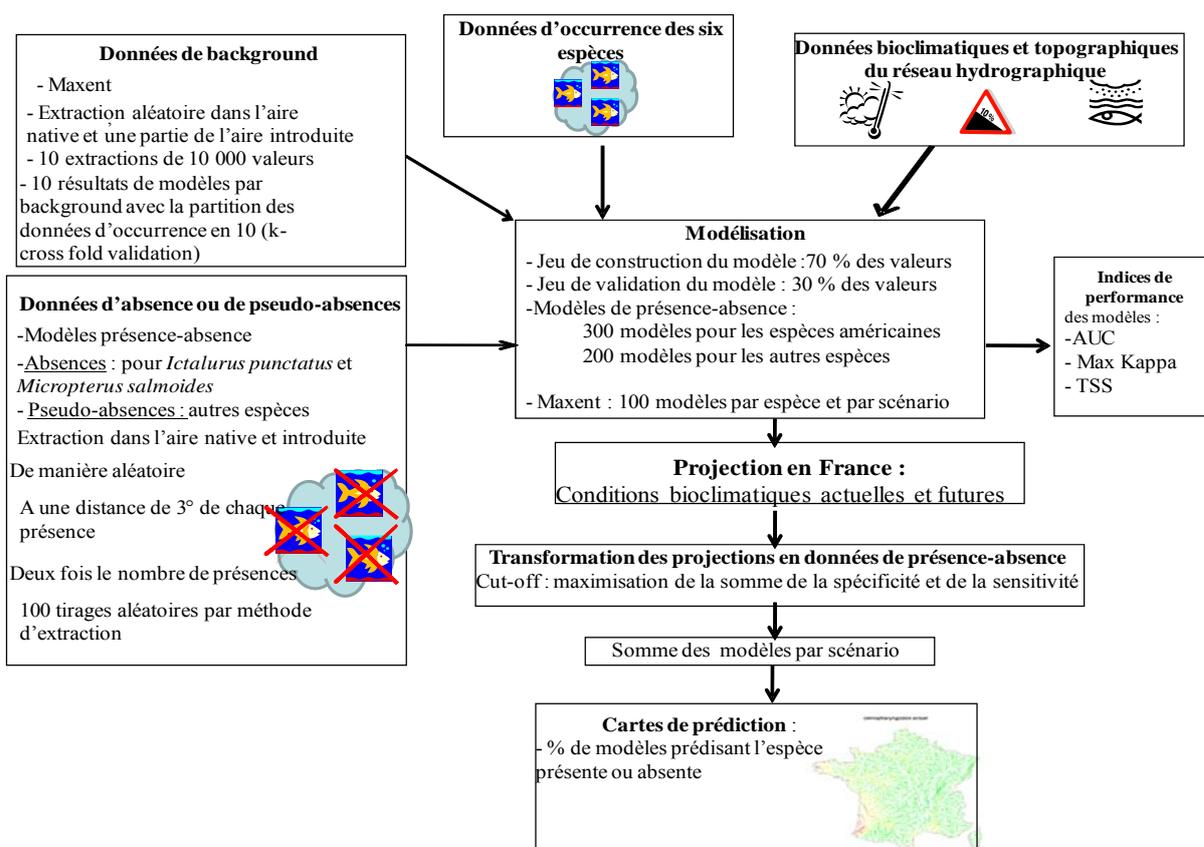


Figure 16 : Etapes des modélisations de niche écologique réalisés dans le cadre du projet INVAQUA.

C. Résultats

Les risques d'implantation des six espèces étudiées sont présentés dans leur ensemble dans les annexes 10, 11, 12, 13, 14 et 15. Une synthèse des projections obtenues dans les conditions environnementales actuelles est présentée en Figure 17. Seuls les résultats obtenus avec les modèles de type présence-absence seront discutés dans ce rapport car ceux obtenus avec Maxent apparaissent biaisés (voir la partie discussion pour plus de détails).

Par espèce, seules les courbes-réponses des modèles les plus performants sont présentées. Les résultats des prédictions et des indicateurs de performance des modèles sont traités pour chaque espèce dans les paragraphes suivants.

Le tableau 8 donne pour chaque espèce des informations synthétiques concernant les zones géographiques où le risque d'implantation des espèces est jugé important. Ce tableau présente aussi une évaluation synthétique de l'évolution temporelle de l'aire de répartition des espèces étudiées.

Clarias gariepinus

Les modèles de niche pour *Clarias gariepinus* montrent globalement de bonnes performances si l'on se réfère aux AUC et aux valeurs de TSS (Annexe 10) quelles que soit les méthodes de sélection des pseudo-absences.

D'après les courbe-réponses, la distribution spatiale de *Clarias gariepinus* serait contrainte par les conditions thermiques et pluviométriques. Par contre, la topographie des cours d'eau influence très peu la distribution de cette espèce. *C. gariepinus* privilégierait des températures moyennes à élevées si l'on se réfère à la température moyenne annuelle (BIO1), mais la courbe-réponse ne laisse pas apparaître de température limite maximale. Elle serait absente des zones à forte variabilité saisonnière (BIO4). Elle serait plutôt distribuée dans les zones de faible précipitation (BIO12), mais serait peu affectée par les valeurs extrêmes de pluviosité (BIO16 et BIO17) et pas affectée par les variations saisonnières de précipitation (BIO15).

Dans les conditions environnementales actuelles, des risques d'implantation supérieurs à 50 % sont observés pour les parties aval des grands fleuves ainsi que pour les petits fleuves et rivières côtières de l'Hérault. Dans une moindre mesure, la partie nord de la presqu'île du Cotentin ainsi que quelques cours d'eau côtiers du Finistère présentent des risques d'implantations supérieures à 50 %. Dans les conditions environnementales actuelles, très peu de cours d'eau de France métropolitaine présentent des risques élevés d'implantation tandis que les Antilles et la Réunion ont des risques d'implantations supérieurs à 80 %. Seule la zone côtière de la Guyane présente des risques d'implantation supérieurs à 50 % et allant jusqu'à plus de 80 %.

En 2050 et 2080, les risques d'implantation évoluent très peu en France métropolitaine. Par contre, en Guyane, les risques d'implantation augmentent fortement sur tout le territoire avec des valeurs allant de 50 à plus de 80 % pour la plupart des cours d'eau.

Ctenopharyngodon idella

Les modèles de niche pour *Ctenopharyngodon idella* montrent globalement de très bonnes performances si l'on se réfère aux AUC et aux valeurs de TSS (Annexe 11). Les modèles obtenus à partir de pseudo-absences extraites de manière aléatoire présentent des valeurs d'indicateur légèrement plus élevées.

D'après les courbes-réponses, la distribution spatiale de *Ctenopharyngodon idella* serait contrainte principalement par les conditions thermiques et pluviométriques. Elle ne serait présente que dans les zones où la température moyenne annuelle (BIO1) dépasse les 10°C. Cette espèce serait également surtout observée dans les zones où la précipitation du trimestre le plus humide varie de 500 à 1000 mm. Parmi les variables topographiques, seule la pente (SLP) du cours d'eau semble influencer la distribution spatiale de cette espèce. En effet, *Ctenopharyngodon idella* aurait une probabilité d'occurrence maximale dans les cours d'eau de faible pente.

Globalement, très peu de cours d'eau de France métropolitaine semblent présenter des risques élevés d'implantation pour *Ctenopharyngodon idella*. Les modèles obtenus dans les conditions actuelles indiquent des implantations potentielles dans les parties aval des grands

fleuves, les niveaux de risque se réduisant en remontant vers l'amont. Les risques d'implantation dans les parties aval ne dépassent pas pour autant les 75 %. Seuls certains cours d'eau de la zone côtière situés entre le bassin d'Arcachon et la frontière espagnole présentent des risques d'implantation supérieurs à 80 %. La zone finistérienne est aussi concernée par des risques plus faibles (entre 25 et 65 %). Par contre, tous les départements d'Outre-mer présentent des risques élevés d'implantation (entre 55 et 85 %). L'ensemble des cours d'eau de Guyane ont des risques élevés d'implantation avec un gradient décroissant en fonction de la distance à la côte (entre 55 et 85 %). Les Antilles présentent des risques d'implantation très élevés tandis que la Réunion présente des risques décroissant en fonction de la distance à la côte (entre 25 et 85 %).

Par rapport aux conditions environnementales actuelles, les risques d'implantation évoluent très peu en 2050 et 2080. En métropole, les fleuves présentent des risques d'implantation plus élevés vers l'amont et les risques d'implantation augmentent dans le Finistère (entre 55 et 75 %). Dans les départements d'Outre-mer, les risques d'implantation se réduisent fortement dans les cours d'eau du sud de la Guyane et deviennent quasiment nulles aux Antilles et à la Réunion.

Tableau 8 : Risques d'implantation des espèces exotiques étudiées dans les conditions actuelles et futures. Les zones sensibles citées sont celles observées dans l'ensemble des scénarios avec en gras, une probabilité supérieure à 75 % ; en texte normale, entre 55 et 75 %. Les flèches caractérisent les évolutions des implantations en termes d'intensité. Flèche horizontale : pas ou peu d'évolution temporelle ; Flèche à 30° : évolution temporelle moyenne ; Flèche à 90° : évolution forte.

Espèces	Zones sensibles	Evolution temporelle des zones sensibles		Différence entre scénarios a1b et b2a
		2050	2080	
<i>Clarias gariepinus</i>	- parties aval de la Seine, de la Loire, de la Garonne, de l'Adour et du Rhône ; - parties aval des fleuves côtiers du Cotentin, du Finistère, du pays basque et entre le delta du Rhône et la frontière espagnole.	↗	→	faible
	- Martinique, Guadeloupe, Réunion et zone côtière guyanaise.	↗	↗	
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	- principalement les fleuves côtiers entre le bassin d'Arcachon et la frontière espagnole ; partie aval de la Garonne entre Agen et Toulouse ; - cours d'eau de Bretagne et du Cotentin.	→	→	faible
	- Guyane et Antilles.	↘	↘	
<i>Ictalurus punctatus</i>	- les grands fleuves de France métropolitaine ; - fleuves côtiers entre le delta du Rhône et la frontière espagnole, entre l'estuaire de Loire et la frontière espagnole.	↗	↗	sensible

Espèces	Zones sensibles	Evolution temporelle des zones sensibles		Différence entre scénarios a1b et b2a
		2050	2080	
<i>Micropterus salmoides</i>	- fleuves et rivières de France métropolitaine (à l'exception des cours d'eau apicaux), comprenant les fleuves côtiers entre delta du Rhône et frontière espagnole, entre l'estuaire de Loire et frontière espagnole, Manche, Bretagne, entre le delta du Rhône et la frontière espagnole ; - Corse.	↑	↑	sensible
	- Antilles et cours d'eau du sud et de l'est de la Réunion.	↗	→	
<i>Oreochromis mossambicus</i>	- parties aval des fleuves ; - fleuves côtiers entre le bassin d'Arcachon et la frontière espagnole, entre le delta du Rhône et la frontière espagnole, entre Toulon et la frontière italienne, la Bretagne, le Cotentin et la Corse ; - zone côtière entre l'estuaire de Loire et celui de la Gironde ; - zone côtière de Manche.	↗	↗	sensible
	- Antilles et Réunion ; - zone côtière de Guyane.	→	→	
<i>Oreochromis niloticus</i>	- parties aval des grands fleuves ; - fleuves côtiers de la Manche, du Cotentin, entre le delta du Rhône et la frontière espagnole, entre l'estuaire de Loire et la frontière espagnole.	↗	↗	sensible
	- Antilles et zones côtières de Réunion et Guyane ; - Réunion et Guyane.	↗	↗	

Ictalurus punctatus

Les modèles de niche pour *Ictalurus punctatus* montrent globalement de bonnes performances (Annexe 12). Les modèles obtenus à partir des pseudo-absences extraites selon la méthode « géographique » donnent les meilleurs résultats.

D'après les courbe-réponses, la distribution spatiale d'*Ictalurus punctatus* serait surtout contrainte par les conditions thermiques, la pluviométrie ayant peu d'influence sur la distribution de cette espèce. *I. punctatus* occupe principalement les cours d'eau de basse attitude (ELEV) et serait surtout présent dans les zones tempérées où la température annuelle n'est pas trop élevée (BIO1). Cette espèce éviterait les zones ayant de fortes variations inter-mensuelles des températures (BIO4). Elle serait surtout présente dans les zones où la température moyenne du trimestre le plus chaud (BIO10) est élevée. Par contre, elle ne serait pas affectée par les faibles valeurs de température pendant le trimestre le plus froid (BIO11).

En France métropolitaine, dans les conditions environnementales actuelles, la partie aval du Rhône et les fleuves côtiers du Languedoc-Roussillon présentent des risques élevés d'implantation (> 85 %). Un gradient amont-aval de risque d'implantation existe aussi pour cette espèce, les parties aval des cours d'eau ayant un risque plus important que les parties amont. Dans les départements d'Outre-mer, le risque d'implantation d'*Ictalurus punctatus* est très faible.

En 2050 et 2080, et quelque soit le scénario de changement climatique (A1B et B2A), l'ensemble des grands fleuves de France métropolitaine présentent des risques élevés d'implantation (> 85 % dans les cours principaux, entre 65 et 85% dans les affluents). Seuls les cours d'eau de haute altitude semblent épargnés (Pyrénées, Auvergne, Alpes, Vosges et Corse). Dans les DOM, seuls les cours d'eau les plus importants de Guyane et les Antilles pourraient être envahis avec des probabilités inférieures à 75 %.

Micropterus salmoides

Les modèles de niche pour *Micropterus salmoides* montrent globalement de bonnes performances (Annexe 13). Les modèles obtenus à partir des pseudo-absences extraites selon la méthode « géographique » donnent les meilleurs résultats.

D'après les courbe-réponses, la distribution spatiale de cette espèce serait surtout contrainte par les conditions thermiques, la pluviométrie ayant peu d'influence. *M. salmoides* occupe principalement les cours d'eau de basse altitude (ELEV) et serait surtout présent dans les zones tempérées où la température annuelle n'est pas trop élevée (BIO1). Cette espèce éviterait les zones ayant de fortes variations inter-mensuelles des températures (BIO4). Elle serait surtout présente dans les zones où la température moyenne du trimestre le plus chaud (BIO10) est élevée. Par contre, elle ne serait pas affectée par les faibles valeurs de température pendant le trimestre le plus froid (BIO11).

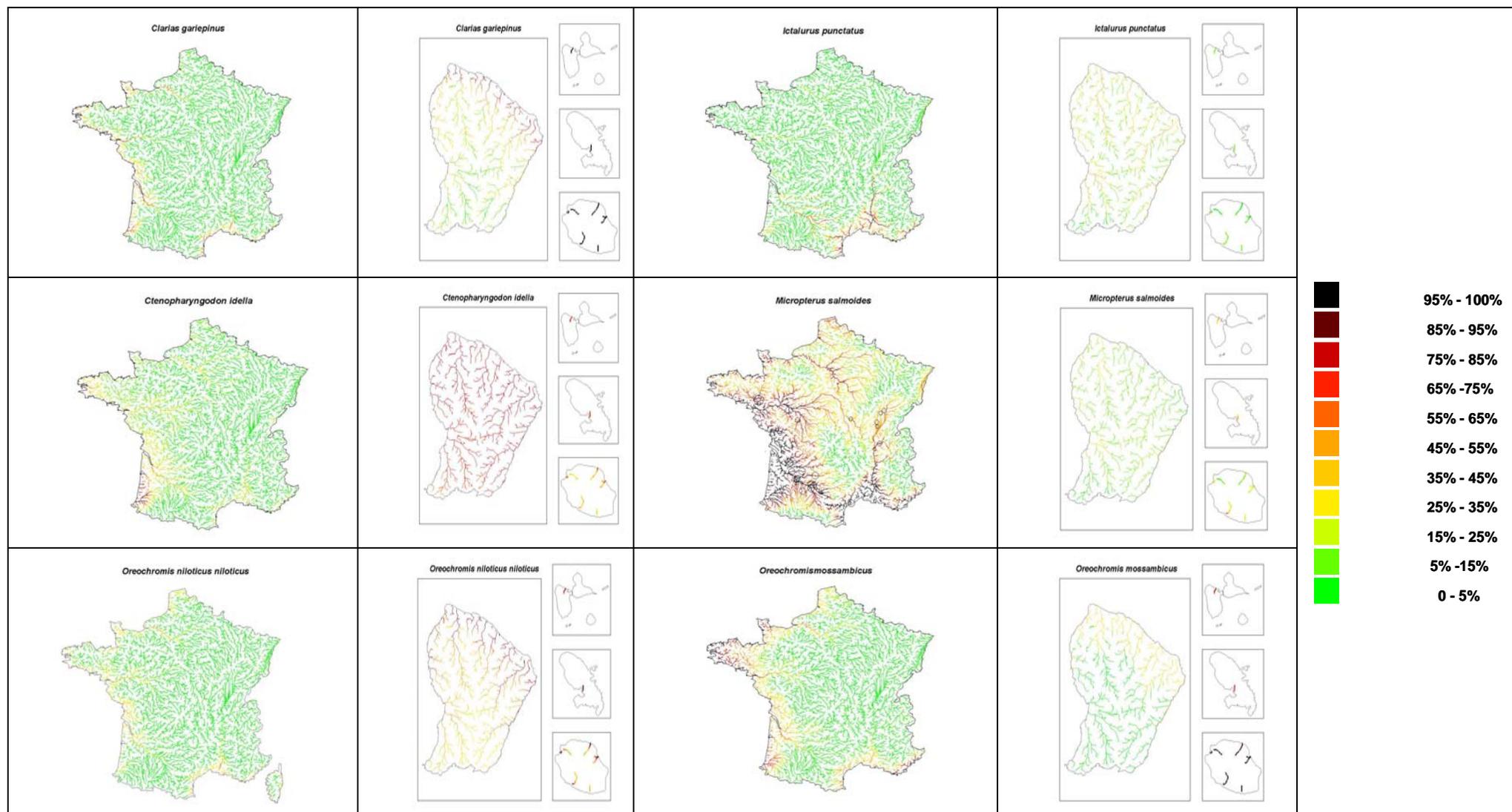


Figure 17 : Cartes des risques d'implantation des six espèces exotiques étudiées en France dans les conditions environnementales actuelles. Les résultats sont issus des modèles de type présence-absence.

Dans les conditions environnementales actuelles, les modèles montrent que *Micropterus salmoides* pourrait s'implanter dans une grande partie de la France métropolitaine. Les fleuves et les cours d'eau côtiers sont toujours les plus concernés (risque d'implantation supérieure à 85 % pour le Rhône, la Garonne et la Loire, risque d'implantation supérieur à 65 % pour la Seine). Les fleuves côtiers entre l'estuaire de la Loire et la frontière italienne présentent une zone continue où les risques d'implantation sont supérieurs à 85 % (à l'exception des Pyrénées). Le gradient amont-aval de risque d'implantation est relativement faible pour les cours principaux des grands fleuves, mais il existe pour les fleuves côtiers et les affluents des fleuves.

Dans les départements d'Outre-mer, la Guyane présente des risques d'implantation relativement faibles, voire nuls alors que les Antilles présentent des risques moyens d'implantation (entre 55 et 75 %). Pour l'île de la Réunion, seuls les cours d'eau du sud de l'île présentent un risque d'implantation (entre 25 et 65 %).

En 2050 et quelque soit le scénario de changement climatique, l'ensemble des cours d'eau de France métropolitaine présentent des risques élevés d'implantation, à l'exception des zones d'altitude (Vosges, Auvergne, Alpes et Pyrénées). Le scénario A1B montre des risques d'implantation supérieurs à 65 % tandis que le scénario B2A montre des risques supérieurs à 45 %. En 2080, la France entière présente des risques d'implantation supérieurs à 75 %, à l'exception des cours d'eau de haute altitude. Parmi les départements d'Outre-mer, seules les Antilles présentent des risques d'implantation croissants en 2050 et 2080 (entre 65 et 75 %).

Oreochromis mossambicus

Quelque soit la méthode de sélection des pseudo-absences, les modèles de niche pour *Oreochromis mossambicus* montrent globalement de très bonnes performances (Annexe 14).

D'après les courbe-réponses, la distribution spatiale d'*Oreochromis mossambicus* serait contrainte par les conditions thermiques et pluviométriques. Parmi les facteurs topographiques, seule l'altitude du cours d'eau semble influencer la distribution de cette espèce. Elle serait surtout présente dans les zones où la température moyenne annuelle varie de 20 à 25 °C (BIO1). Néanmoins, cette espèce ne semble pas être limitée par des températures plus basses. Elle serait par contre particulièrement sensible aux variations intermensuelles de la température (BIO4). Elle est, en effet, absente des zones où les variations de température sont très faibles. La température moyenne du trimestre le plus chaud semble également être un facteur limitant (BIO10). En ce qui concerne la pluviométrie, *O. mossambicus* serait surtout présent dans les zones où la précipitation moyenne annuelle ne dépasse pas les 2000 mm (BIO12).

Dans les conditions environnementales actuelles, les zones potentielles d'implantation sont essentiellement la Bretagne entre l'estuaire de Loire et la presqu'île du Cotentin. Des risques intermédiaires d'implantation (entre 55 et 75 %) sont observés pour les fleuves côtiers du sud-est de la France (comprenant la Corse) et ceux situés entre l'estuaire de la Gironde et la frontière espagnole. Parmi les départements d'Outre-mer, les Antilles et la Réunion présentent des risques élevés d'implantation.

En 2050 et 2080, les risques d'implantation en France métropolitaine n'évoluent pas géographiquement mais s'accroissent dans les zones décrites précédemment (> 65%). Parmi

les départements d'Outre-mer, seules les parties aval des fleuves de Guyane présentent des risques accrus d'implantation (entre 35 à 75%).

Oreochromis niloticus niloticus

Les modèles de niche pour *Oreochromis niloticus niloticus* montrent globalement de très bonnes performances (Annexe 15), et ceci quelque soit la méthode de sélection des pseudo-absences.

D'après les courbe-réponses, la distribution spatiale d'*Oreochromis niloticus niloticus* serait contrainte par les conditions thermiques, la pluviométrie et la topographique des cours d'eau. Cette espèce préférerait les zones où la température moyenne annuelle est élevée (BIO1). Elle privilégierait les zones où les variations inter-mensuelles de température sont faibles, voir moyennes (BIO4). De même, elle serait présente essentiellement dans les zones où la température du trimestre le plus chaud est élevée (BIO10). La distribution d'*O. niloticus niloticus* semble également influencée par les conditions pluviométriques puisqu'elle privilégie les zones où la précipitation moyenne annuelle ne dépasse pas les 2000 mm (BIO12). De plus, Elle privilégierait les zones où la précipitation du trimestre le plus humide dépasse les 500 mm (BIO16). Enfin, Elle est surtout rencontrée dans les cours d'eau de basse altitude et de faible pente.

Dans les conditions environnementales actuelles et en France métropolitaine, *Oreochromis niloticus niloticus* ne pourrait s'implanter que dans certaines portions du Rhône aval et de la Loire aval (risque d'implantation : entre 65 et 85%). Par contre, cette espèce pourrait s'implanter dans tous les départements d'Outre-mer, le risque se réduisant vers l'amont des cours d'eau (entre 25 et 85 %).

En 2050 et 2080, les risques d'implantation d'*O. niloticus niloticus* en France métropolitaine sont les plus forts dans les parties aval des grands fleuves (Garonne, Loire, Rhône, Seine et Adour). En 2080, les parties avales des fleuves côtiers méditerranéens présentent également un risque élevé d'implantation. Que ce soit en 2050 ou en 2080, les risques d'implantation sont supérieures à 65 % en Guyane et aux Antilles. La Réunion présente, elle, des risques d'implantation beaucoup plus faibles (< à 65%).

Discussion

Théoriquement, chaque organisme a une niche spécifique qui, au sens grinellien, peut être considérée comme un ensemble de variables abiotiques favorables à la croissance, à la reproduction et au maintien d'une espèce. Si les principales variables environnementales délimitant la niche sont connues, il est alors possible d'estimer la distribution potentielle des espèces, au moins à des échelles géographiques larges (Soberon et Nakamura, 2009 et Soberon, 2010 *in* Lobo et al., 2010). Les modèles de distribution d'espèce (ou modèles de niche) sont communément utilisés pour estimer la distribution potentielle des espèces exotiques (Jimenez-Valverde et Lobo, 2007 ; Lobo et al., 2010 et Jimenez-Valverde et al., 2008).

Les deux méthodes de modélisation de niche disponibles, modèles de « presence-only » et modèles de présence-absence présentent chacune des inconvénients, la première tend à surestimer la distribution potentielle des espèces et les données d'occurrence peuvent ne pas couvrir l'ensemble de la gamme environnementale, tandis que la seconde peut présenter des biais liés aux absences et nécessiter l'utilisation de pseudo-absences, méthode aussi discutable.

La qualité des données utilisées et les choix méthodologiques conditionnant la qualité des prédictions obtenues, ils seront critiqués dans les paragraphes suivants. Les résultats des prédictions obtenues seront ensuite discutés d'après les connaissances biologiques des espèces étudiées et une conclusion sur la sensibilité de la France métropolitaine et des départements d'Outre-mer aux implantations des espèces étudiées sera présentée.

- *Choix méthodologique et qualité des données utilisées*

Concernant les variables environnementales, l'utilisation de la température de l'air comme approximation de la température de l'eau est discutable. En effet, cette relation, considérée comme linéaire, semble plus complexe. Plusieurs études ont en effet montré des décalages à la linéarité dus à des facteurs temporels et géographiques variés. Ces facteurs agissent en général plutôt à des échelles fines, à la fois géographiques, p. ex. présence d'eaux souterraines, ripisylve, profondeur des cours d'eau, débit, présence de confluent, taille des cours d'eau et anthropisation (Holtby, 1988) et temporelles, p. ex. les variations saisonnières de températures liées à la fonte des glaces (Mohseni et al., 1998). Ces facteurs vont rendre la relation température de l'air/température de l'eau non linéaire. A l'échelle large de l'étude Invaqua, un décalage dans la relation linéaire lorsque la température de l'air tombe en-dessous de 0°C (Crisp et Howson, 1982 et Webb et Nobilis, 1997) et lorsque les températures de l'air sont supérieures à 25°C (Mohseni et al., 1998, 1999, 2002), pourrait avoir des conséquences sur les résultats des prédictions puisque ce sont ces gammes de température pouvant être limitantes dans l'implantation des espèces. Le réseau de suivi des températures de l'eau (Réseau National de Température), mis en place par l'ONEMA, permettra de modéliser la relation entre la température de l'air et la température de l'eau dans les cours d'eau français et les modèles mis en place pourront certainement servir à affiner les prédictions obtenues dans le cadre de ce projet.

L'échelle géographique choisie pour l'extraction des variables environnementales va également conditionner la qualité des prédictions. L'étendue spatiale de la zone considérée

modifie en effet les variables environnementales déterminant la distribution de l'espèce, la sensibilité des indicateurs de performance et la proportion de zone prédite comme favorable (qui augmente avec la taille de la zone). L'échelle géographique des prédictions, en terme de précision (ou résolution spatiale), est également déterminante pour le choix des variables environnementales. Dans le cadre de ce projet, la précision la plus fine possible (1 km²) a été utilisée pour aboutir aux prédictions les plus précises. Pour autant, ces résultats ne prennent pas en compte les variations environnementales locales naturelles et anthropiques pouvant influencer les températures de l'eau ainsi que la structure des habitats à l'échelle locale. De même, les interactions biotiques peuvent aussi modifier les résultats des modélisations à une échelle locale. Globalement, les prédictions issues du projet INVAQUA ont permis d'identifier des zones à risque à l'intérieur desquelles des études locales pourront être menées.

Concernant la qualité des données d'occurrence, quel que soit le type de modèle utilisé, l'estimation de la niche potentielle nécessite que celles utilisées fournissent une description correcte de l'ensemble du gradient environnemental de l'espèce (Lobo et al., 2010). Par rapport au nombre d'occurrences utilisées dans cette étude, la comparaison avec des travaux similaires indiquent qu'il est particulièrement important. De même, le choix d'utiliser des données d'occurrence issues à la fois des zones où l'espèce est native et de celles où elle a été introduite et s'est établie, permet de se rapprocher le plus possible de la niche potentielle (Broennimann et Guisan, 2008). Pour autant, il a été observé à plusieurs reprises que les espèces introduites pouvaient changer de niche lors de leur transfert dans une autre zone. De nombreux débats entre écologistes existent à ce sujet afin de déterminer s'il s'agit effectivement de changements de niche ou simplement d'une représentation plus complète de la niche potentielle de l'espèce (Pearman et al., 2008). Globalement, il est préconisé d'utiliser des données de présence dans la zone native et, si elles existent, des données de présence dans les zones où l'espèce a été introduite et établie (Broennimann et Guisan, 2008). Il faut noter que le présent projet n'a pas pu récolter l'ensemble des occurrences des espèces dans leurs zones exotiques. Autrement dit, les modèles présentés dans ce projet ont d'avantage tendance à sous-estimer la distribution potentielle des six espèces étudiées.

Concernant les absences disponibles pour les deux espèces américaines, les indicateurs de performance des modèles indiquent de moins bons résultats de prédiction que les modèles construits à partir de pseudo-absences. La qualité de ces données d'absence semble donc discutable. En effet, les données sont issues d'un programme d'étude de la qualité des eaux aux USA qui avait pour objectif de couvrir un large gradient de perturbations anthropiques. Il est très probable que des sites où l'espèce est actuellement absente soient pollués ou dégradés physiquement, alors que les conditions climatiques et pluviométriques lui sont favorables. Compte tenu du nombre de biais associées aux absences, ces résultats seraient régulièrement rencontrés en modélisation de niche.

Concernant le choix des pseudo-absences, la méthode de sélection ainsi que l'espace géographique (et donc environnemental) à l'intérieur duquel elles sont sélectionnées, influencent les résultats des modèles. Pour l'ensemble des espèces, les deux méthodes de sélection des pseudo-absences donnent des valeurs d'indicateur de performance élevées et proches pour l'ensemble des espèces. Dans la littérature scientifique, la distance géographique tendrait à donner les meilleurs résultats, bien que tributaire de la distance choisie. De nombreuses études semblent indiquer que la sélection des pseudo-absences est délicate, car les résultats varieraient selon l'espèce et selon l'objectif du travail. Le choix le moins risqué

semble donc d'utiliser les résultats de l'ensemble des méthodes et de lisser les faiblesses de chacune au travers l'approche d'« ensemble forecasting ».

- *Performance des modèles*

Les prédictions issues de Maxent n'ont pas été présentées dans ce travail car les résultats étaient très peu cohérent avec ceux obtenus avec les modèles de type présence-absence pour *Oreochromis niloticus*, *O. mossambicus*, *Clarias gariepinus* et *Ctenopharyngodon idella*. Maxent est en effet connu pour surestimer la niche potentielle des espèces exotiques lorsque l'étendue environnementale de projection diffère de celle utilisée pour la construction du modèle (Pearson et al., 2006).

Les prédictions obtenues avec les modèles de type présence-absence semblent par contre cohérentes avec les connaissances biologiques et écologiques des six espèces étudiées (voir partie suivante). Les bons indicateurs de performance de ces modèles indiquent que les prédictions réalisées peuvent être utilisées à des fins de gestion. De plus, l'approche d'« ensemble forecasting » utilisée est préférable dans le cadre des projets d'aide à la décision car elle permet de lisser à la fois les différences entre les méthodes de modélisation et celles de sélection des pseudo-absences. Dans ce travail, compte tenu du très grand nombre de modèles réalisés (entre 200 et 300 selon les espèces), la combinaison des résultats de chaque modèle sous la forme d'un niveau croissant de risque semble particulièrement fiable.

- *Risques d'établissement des six espèces étudiées dans les cours d'eau français*

Les zones d'implantation potentielles sont variables selon l'espèce et le scénario. Pour autant, certaines zones semblent particulièrement sensibles pour l'ensemble des espèces et des situations. Les parties aval des fleuves et les zones côtières présentent les risques d'implantation les plus élevés.

Globalement, le risque d'implantation de l'Amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*) en France métropolitaine semble limité géographiquement (principalement les parties aval de la Garonne et de l'Adour et de ses affluents). Ce résultat n'est pas très surprenant puisque cette espèce affectionne les très grands cours d'eau dans son aire native (Asie) et en Amérique du Nord (Mississippi entre autre). Bien que la température soit importante pour expliquer le succès d'établissement de cette espèce, ce facteur ne serait pas le plus limitant pour l'Amour blanc (Cudmore et Mandrak, 2004 ; Annexe 11) et ce sont surtout les conditions hydrologiques des cours d'eau qui vont déterminer le succès de reproduction de l'espèce en milieu naturel (Cudmore et Mandrak, 2004). En effet, le frai de l'Amour blanc est associé à débits élevés au printemps et les zones de frai sont caractérisées par des vitesses d'eau élevées, des eaux troubles et une température de l'ordre de 15-30 °C. L'Amour blanc fraie principalement dans le chenal principal des fleuves et plus particulièrement dans la partie supérieure de la colonne d'eau au niveau de rapides ou de bancs de sable pendant les périodes de turbulence des eaux (0,6 à 1,5 m/s) (Cudmore et Mandrak 2004). De plus, les œufs sont pélagiques, non adhérents et flottants et nécessitent des eaux vives pour leur incubation. Globalement, la reproduction de l'Amour blanc nécessite donc un faisceau de conditions environnementales favorables, c'est à dire de longs tronçons de rivières où les eaux sont chaudes et vives pour l'incubation des œufs et des milieux lentiques en zones riveraines pour le développement des larves (Cudmore et Mandrak, 2004). Dans ce contexte, il serait

nécessaire d'affiner nos prédictions en prenant en compte la structure des habitats et les conditions hydrologiques locales des zones prédites à risque.

Dans les conditions environnementales actuelles, le risque d'implantation de l'Amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*) dans les DOM serait surtout élevé en Guyane et aux Antilles (Guadeloupe et Martinique). Néanmoins, les conditions environnementales deviendraient moins favorables en 2050 et surtout en 2080 (Annexe 11). Comme indiqué ci-dessous, les conditions hydrologiques étant limitantes pour la reproduction de l'Amour blanc, il y aurait donc peu de chances que cette espèce puisse se reproduire dans les petits fleuves côtiers des Antilles. De même, la reproduction de l'Amour blanc dans les rivières guyanaises apparaît peu probable. En effet, de nombreux auteurs ont souligné l'absence de reproduction naturelle de ce poisson en climat tropical vu les conditions thermiques et hydrologiques très strictes pour sa reproduction (Welcomme, 1988).

Dans les conditions environnementales actuelles, très peu de cours d'eau de France métropolitaine présentent des risques élevés d'implantation pour *Clarias gariepinus* (certaines zones aval des grands fleuves). Par contre, les Antilles et la Réunion ont des risques d'implantation très élevés. En Guyane, seules les parties les plus aval des fleuves présentent des conditions favorables pour l'implantation de *C. gariepinus*. En 2050 et 2080, les risques d'implantation évoluent très peu en France métropolitaine, bien que les parties aval des fleuves côtiers des franges atlantique et méditerranéenne présentent des risques plus élevés. L'augmentation du risque d'implantation de *C. gariepinus* est la plus importante en Guyane, où une grande partie du réseau hydrographique présenterait en 2080 des conditions favorables. Au vue des caractéristiques biologiques et écologiques de *C. gariepinus*, il est très probable que cette espèce puisse se reproduire et se maintenir à long terme dans les zones prédites à risque. Cette espèce africaine est en effet très tolérante vis-à-vis des conditions thermiques et hydrologiques. De plus, *C. gariepinus* est capable d'utiliser l'oxygène de l'air et peut donc quitter l'eau en utilisant ses nageoires pectorales. Une attention particulière devra être portée aux cours d'eau tropicaux des DOM. En effet, *C. gariepinus* a pu s'établir avec succès dans certains bassins hydrographiques au Brésil, suite à des transferts accidentels d'individus provenant de fermes aquacoles (Cambray, 2005 ; Vitule et al., 2006 et Rocha, 2008). De même, il n'est pas étonnant que le risque d'établissement soit très élevé en 2080 dans les cours d'eau de la frange méditerranéenne puisque cette espèce s'est établie dans les cours d'eau sud-africains dont le climat est de type méditerranéen (Cambray, 2003).

En ce qui concerne les deux espèces de Tilapia, *Oreochromis niloticus niloticus* et *Oreochromis mossambicus*, les modèles montrent que les cours d'eau des DOM présentent des conditions environnementales potentiellement favorables à leur établissement, ce qui est concordant avec des observations de terrain. En effet, le réseau hydrobiologique piscicole de l'île de la Réunion indique la présence d'*O. niloticus* dans trois bassins de l'île (Source : <http://www.arda.fr/>). De même, *Oreochromis niloticus* et *O. mossambicus* ont été observés aux Antilles (Source : <http://issg.org>). Des travaux devraient être menés afin de vérifier si ces espèces se reproduisent bien à la Martinique et à la Guadeloupe. Globalement, le risque d'établissement de ces espèces dans les cours d'eau français à climat tropical et subtropical est jugé élevé au vue de la grande tolérance de ces espèces vis-à-vis des conditions environnementales (Annexes 14 et 15).

En France métropolitaine, ce sont surtout les parties aval des grands fleuves et des fleuves côtiers méditerranéens qui présentent des risques d'implantation d'*O. niloticus*. Le

réchauffement climatique pourrait favoriser l'établissement d'*O. niloticus* dans les conditions futures. Un tel scénario est d'ailleurs actuellement en cours dans plusieurs rivières du nord de l'Italie dont la température des eaux est naturellement élevée (eaux thermales) (Bianco et Turin, 2010). Ces auteurs ont en effet mise en évidence une reproduction naturelle d'*O. niloticus* dans ces rivières. Ils s'attendent d'ailleurs à ce que cette espèce puisse s'adapter petit à petit à des températures plus faibles, et donc s'établir dans des rivières non thermales en Italie. Ces auteurs s'appuient sur le fait que la température létale minimale d'*O. niloticus* se situe entre 9.6 et 13.6 °C et que cette espèce montre une sélection adaptative vis-à-vis des basses températures (Peterson et al., 2005). Enfin, il semblerait qu'*O. niloticus* puisse s'établir dans les lagunes méditerranéennes et plus généralement dans les milieux de transition. *O. niloticus* a en effet réussi à s'établir dans une lagune du sud-est de l'Italie (Scordella et al., 2003). De plus, des individus appartenant à une espèce de *Tilapia* (non identifiée) ont plusieurs fois été pêchés dans une lagune du golf du Lion (comm. pers., David McKenzie). Des travaux complémentaires seraient donc nécessaires afin d'évaluer le risque réel d'établissement d'*O. niloticus* dans les milieux de transition de France métropolitaine.

Parmi les six espèces étudiées, les espèces américaines (*Ictalurus punctatus* et *Micropterus salmoides*) présentent les risques d'implantation les plus élevés en France métropolitaine, que ce soit dans les conditions environnementales actuelles ou futures. D'après les scénarios de changement climatique, ces espèces pourraient s'établir dans une grande partie des cours d'eau de France métropolitaine, à l'exception des cours d'eau de haute altitude. Les prédictions obtenues dans les conditions environnementales actuelles sont d'ailleurs concordantes avec des observations de terrain. Le Réseau Hydrobiologique et Piscicole (RHP) a en effet recensé *M. salmoides* dans les zones prédites comme favorables par les modèles (voir Annexe 13, Figure 1 où les cercles correspondent aux présences avérées et la taille des cercles est proportionnelle au nombre d'observations). *Ictalurus punctatus*, quant à lui, n'a encore jamais été observé dans les cours d'eau de France métropolitaine. Néanmoins, il est fort probable qu'elle puisse s'y établir puisque qu'elle a déjà été observée dans un fleuve du centre de l'Italie, l'Ombronne (Ligas, 2008). Enfin, il est à noter que les risques d'établissement de *M. salmoides* aux Antilles sont importants et qu'une attention particulière devra être portée à ces cours d'eau subtropicaux dont la faune piscicole est souvent dépourvue de prédateurs supérieurs.

Troisième partie : Conclusion et perspectives

Les résultats des modèles obtenus semblent indiquer un risque d'implantation en France métropolitaine et dans les départements d'Outre-mer, celui-ci variant selon l'espèce, la période, la zone géographique et le type de cours d'eau.

Le risque d'implantation de l'Amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*) en France métropolitaine serait limité géographiquement (principalement les parties aval de la Garonne et de l'Adour et de ses affluents) tandis que, dans les DOM, le risque serait élevé dans l'ensemble de la Guyane et des Antilles (Guadeloupe et Martinique), mais se réduirait en 2050 et 2080 d'après les scénarios de changement climatique. Néanmoins, il semblerait que la reproduction de cette espèce soit peu probable dans les cours d'eau français car elle ne se reproduit que dans des conditions thermiques et hydrologiques très spécifiques. Il serait nécessaire d'affiner les prédictions en prenant en compte la structure des habitats et les conditions hydrologiques locales des zones prédites à risque.

Concernant les deux espèces de Tilapia, *Oreochromis niloticus* et *O. mossambicus*, les modèles montrent que les cours d'eau des DOM présentent des conditions environnementales potentiellement favorables à leur établissement. En France métropolitaine, ce sont surtout les parties aval des grands fleuves et des fleuves côtiers méditerranéens qui présentent les risques d'implantation d'*O. niloticus* les plus élevés en 2050 et 2080. Le risque d'implantation de *Clarias gariepinus* est faible en France métropolitaine, à l'exception des zones aval des grands fleuves. Par contre, les DOM présentent des risques élevés croissants dans le futur.

Les espèces américaines (*Ictalurus punctatus* et *Micropterus salmoides*) présentent les risques d'implantation les plus élevés en France métropolitaine, que ce soit dans les conditions environnementales actuelles ou futures. Ces espèces pourraient s'établir dans une grande partie des cours d'eau de France métropolitaine, à l'exception des cours d'eau de haute altitude. Les risques d'établissement de *M. salmoides* aux Antilles ne sont pas négligeables et une attention particulière devra être portée à ces cours d'eau subtropicaux dont la faune piscicole est souvent dépourvue de prédateurs supérieurs.

L'objectif de ce travail était d'apporter des connaissances opérationnelles sur les risques d'implantation d'espèces exotiques suite à leur introduction à des fins aquacoles. En premier lieu, il est important de considérer l'échelle géographique à laquelle les résultats de cette étude doivent être interprétés. En effet, les variables utilisées sont pertinentes à une échelle géographique de l'ordre de 1 km². A une échelle plus locale, d'autres facteurs abiotiques et biotiques influencent la présence ou l'absence d'une espèce. Par exemple, les facteurs abiotiques les plus importants à une échelle locale peuvent être naturels (largeur et profondeur des cours d'eau, ripisylve, substrat, présence d'eaux souterraines...) et/ou anthropiques (dégradation de la ripisylve, présence de retenues d'eau, pompes...). Les facteurs biotiques (prédation, disponibilité alimentaire, compétition...) vont à la fois conditionner la présence des espèces exotiques dans des zones favorables d'un point de vue habitat mais peuvent aussi réduire leur tolérance physiologique comme cela a été précisé dans le premier chapitre. Des travaux à des échelles plus fines sont donc nécessaires afin de mieux comprendre les mécanismes à l'origine de la naturalisation des espèces introduites.

Une fois que les zones d'implantations potentielles des espèces sont connues, évaluer leur capacité de colonisation est aussi importante. La dispersion d'une espèce exotique est variable selon les facteurs abiotiques naturels (barrière géographique, facteur environnemental

limitant), les aménagements anthropiques (construction de canaux, barrages...), les interactions biotiques et enfin des activités humaines (aquariophilie, pêche, aquaculture). La dispersion d'une espèce exotique dépend aussi de sa dynamique des populations (reproduction, survie des œufs et des alevins, croissance des juvéniles...) et des interactions biotiques rencontrées (disponibilité alimentaire, prédation, compétition interspécifique...). Cette étape du processus d'invasion est actuellement la moins étudiée par les scientifiques et donc la moins connue. Des travaux dans ce domaine sont nécessaires si on veut adopter des mesures de prévention efficaces.

Nous avons tenté de construire des modèles dont les prédictions soient les plus représentatifs possibles de la niche potentielle de chaque espèce étudiée. Néanmoins, il faut reconnaître que nos prédictions se situent très certainement au milieu d'un gradient dont les extrêmes correspondent à la niche potentielle et la niche réalisée, respectivement (Jimenez-Valverde et Lobo, 2008). La seule manière d'estimer réellement la niche potentielle d'une espèce est de définir ses capacités physiologiques en fonction d'un ensemble de contraintes environnementales. Par exemple, des modèles mécanistiques ont été mis en place pour définir les niches potentielles d'espèces natives et exotiques à partir de données physiologiques (Kearny, 2006 et Kerney et Porter, 2009). Ces données sont principalement en lien avec la tolérance thermique (température de croissance optimale, tolérance thermique, résistance thermique, gamme thermique de reproduction et de survie des œufs et alevins). La niche potentielle est alors évaluée en éliminant les zones géographiques qui présentent des conditions environnementales en-dehors des limites définies par les indicateurs physiologiques.

Une autre façon d'estimer la niche potentielle d'une espèce est de combiner les modèles de niche de type « corrélatif » et les indicateurs physiologiques sous la forme d'un modèle hybride (Kearney et al. 2008 et Galien et al., 2010). Ce type de modèle peut également incorporer des informations sur la dynamique des populations et sur les traits d'histoire de vie des espèces (Galien et al., 2010). La première partie du rapport fournit des données à ce sujet en indiquant la valeur des indicateurs de tolérance thermique classiquement utilisés en expérimentation. La transposition des résultats dans le milieu naturel présente néanmoins quelques limites comme la capacité des études expérimentales à évaluer la niche thermique potentielle ou la niche thermique réalisée, l'alimentation semblant être un des facteurs clés de la variation de la tolérance thermique des poissons lors de leur croissance. La souche employée, l'héritabilité des traits liés à la tolérance thermique, la température d'acclimatation et la vitesse de changement de température sont tout autant de facteurs pouvant influencer les résultats. De plus, les caractéristiques physiologiques varient dans le temps et dans l'espace au travers de variations évolutives liées à des changements génétiques. Ces variations peuvent être prises en compte à l'aide d'indicateurs comme l'héritabilité des traits et l'intensité de la sélection. Pour conclure, il serait pertinent de mettre en place des modèles dynamique généraux intégrant à la fois les réponses physiologiques des espèces aux variables abiotiques et la dynamique des populations. La mise en place de ces modèles à de larges échelles spatiales nécessitera par contre de collecter une grande quantité d'information sur la physiologie et l'écologie des espèces.

Références bibliographiques

Agnese J.F., Adepo-Gourène B., Koffi Abban E. et Fermon Y. (1997). Genetic differentiation among natural populations of the Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Teleost, Cichlidae). *Heredity*. 79. 88-96.

Aguilera A.M., Escbias M. et Valderrama M.J. (2006). Using principal components for estimating logistic regression with high dimensional multicollinear data. *Computational statistics and data analysis*. 50. 1905-1924.

Akinwole A.O. et Faturoti E.O. (2007). Biological performance of African Catfish (*Clarias gariepinus*) cultured in recirculating system in Ibadan. *Aquacultural Engineering*. 36 (1). 18-23.

Allanson B.R. et Noble R.G. (1964). The tolerance of *Tilapia mossambica* (Peters) to high temperature. *Transactions of the American Fisheries Society*. 93 (4). 323-332.

Allen K.O. et Strawn K. (1967). Heat tolerance of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Proceedings, 21st annual conference of the southeastern association of game and fish commissioners*. 399-411.

Allen K.O. et Strawn K. (1968) Rate of Acclimation of Juvenile Channel Catfish, *Ictalurus punctatus*, to High Temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society*. 100 (4). 665-671.

Allouche O., Tsoar A. et Kadmon R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*. 43. 1223-1232.

Almazan-Rueda P., Schrama W.J. et Verreth J.A.J. (2004). Behavioural responses under different feeding methods and light regimes of the African catfish (*Clarias gariepinus*) juveniles. *Aquaculture*. 231 (1-4). 347-359.

Almazan-Rueda P., Van Helmond A.T.M., Verreth J.A.J. et Schrama W.J. (2005). Photoperiod affects growth, behaviour and stress variables in *Clarias gariepinus*. *Journal of Fish Biology*. 67 (4). 1029-1039.

Anderson R.P., Lew D. et Peterson A.T. (2003). Evaluating predictive models of species distribution : criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*. 162. 211-232.

Anderson R.P. et Martinez-Meyer E. (2004). Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*. 116 (2). 167-179

Andrews J.W., Knight L.H., Page J.W., Matsuda Y. et Brown E.E. (1971). The interactions of stocking density and water turn over on growth and food conversion of channel catfish reared in intensively stocked tanks. *The Progressive Fish-Culturist*. 33. 197.

Andrews J.W. et Stickney R.R. (1972). Interactions of Feeding Rates and Environmental Temperature on Growth, Food Conversion and Body Composition of Channel Catfish. Transactions of the American Fisheries Society. 101 (1). 94-99.

Appelbaum S. et Kamler E. (2000) Survival, growth, metabolism and behaviour of *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) early stages under different light conditions. Aquacultural Engineering. 22 (4). 269-287.

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

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

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

Armour C.L. (1990). Guidance for evaluating and recommending temperature regimes to protect fish. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report. 90 (22).

Arthington A.H. et Milton D.A. (1986). Reproductive biology, growth and age composition of the introduced *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae) in two reservoirs, Brisbane, Australia. Environmental Biology of Fishes. 16 (4). 257-266

Abdel Tawwab M. (2003). Comparative growth performance and feed utilization of four local strains of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) collected from different locations in Egypt. Qatar University Journal. 23. 143-151.

Alsop D.H., Kieffer J.D. et Wood C.M. (1999). The Effects of Temperature and Swimming Speed on Instantaneous Fuel Use and Nitrogenous Waste Excretion of the Nile Tilapia. Physiological and Biochemical Zoology. 72 (4). 474-483

Atwood H.L., Tomasso J.R., Webb K. et Gatlin D.M. (2003). Low-temperature tolerance of Nile tilapia *Oreochromis niloticus*: effects of environmental and dietary factors. Aquaculture. 34. 41-251

Babiker M.M. (1984). Aspects of the biology of the catfish *Clarias lazera* (Cuv. & Val.) related to its economic cultivation. Hydrobiologia. 110 (1). 295-304.

Bachelet D., Neilson R.P., Hickler T., Drapek R.J., Lenihan J., Sykes M., Smith B., Sitch S. et Thonicke K. (2003). Simulating past and future dynamics of natural ecosystems in the conterminous United States. Global Biogeochemical Cycles. 17 (14-1). 14-16.

Bain M.B. (1993). Assessing impacts of introduced aquatic species: Grass carp in large systems. Environmental Management. 17 (2). 211-224.

Bain M.B., Webb D.H., Tangedal M.D. et Mangum L.N. (1990). Movements and Habitat Use by Grass Carp in a Large Mainstream Reservoir. Transactions of the American Fisheries Society. 119 (3). 553-561.

Baroiller J.F., Clota F. et Geraz E. (1995). Temperature sex determination in two tilapia, *Oreochromis niloticus* and the Red Tilapia (Red Florida strain): effect of high or low temperature. In : Goetz, F.W., Thomas, P. (Eds.), Proceedings of the 5th International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish, 2-8 July. Austin, Texas, USA. 158-160 p.

Becker C.D. et Genoway R.G. (1979), Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fishes. Environmental Biology of Fishes. 4. 245-256.

Becker J.J., Sandwell D.T., Smith W.H.F, Braud J., Binder B., Depner J., Fabre D., Factor J., Ingalls S., Kim S-H., Ladner R., Marks K., Nelson S., Pharaoh A., Trimmer R., Von Rosenberg J., Wallace G. and Weatherall P. Global Bathymetry and Elevation Data at 30 Arc Seconds Resolution: SRTM30_PLUS, Marine Geodesy. 32 (4). 355-371, 2009.

Behrends L.L. et Smitherman R.O. (1990). Genetics and Breeding of Red Tilapia. pp. 19-26 in Smitherman R. O. et Tave D. editors, Proceedings of the Auburn Symposium on Fisheries and Aquaculture, Auburn University, Alabama 36849, USA.

Behrends L.L., Kingsley J.B. et Bulls M.J. (1996). Cold tolerance in maternal mouthbrooding tilapias: heritability estimates and correlated growth responses at suboptimal temperatures. In: Pullin, R.S.V., Lazard, J.M., Legendre, J.B, Kothias, A., Pauly, D. (Eds.), The Third International Symposium on Tilapia in Aquaculture, ICLARM Conference Proceedings. (41). 257-265.

Beisel J.N. et Leveque C. (2010). Introduction d'espèces dans les milieux aquatiques, faut-il avoir peur des invasions biologiques? 232 p.

Beitinger T.L. et McCauley R.W. (1990). Whole animal physiological processes of the assessment of stress in fishes. Journal of Great Lakes Research. 16. 542-575

Beitinger T.L., Bennett W.A. et McCauley R.W. (2000). Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. Environmental Biology of Fishes. 58. 237-275.

Beitinger T.L. et Fitzpatrick L.C. (1979). Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. American Zoology. 19. 319-329

Bennett W.A. et Beitinger T.L. (1997). Temperature tolerance of the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegates*. Copeia. 1997. 77-87.

Bennett W.A. et Judd F.W. (1992). Comparison of methods for determining low temperature tolerance: Experiments with Pinfish, *Lagodon rhomboides*. Copeia. 1059-1065.

- Bennett W.A., Currie R.J., Wagner P.F. et Beitinger T.L. (1997). Cold tolerance and potential overwintering of the red-bellied piranha *Pygocentrus nattereri* in the United States. *Transaction of the American Fisheries Society*. 126. 841-849
- Bettoli P.W., Neill W.H. et Kelsch S.W. (1985). Temperature preference and heat resistance of grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes), bighead carp, *Hypophthalmichthys nobilis* (Gray) and their F₁ hybrid. *Journal of Fish Biology*. 27 (3). 239-247.
- Bianco P.G. et Turin P. (2010). Record of two established populations of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, in freshwater of northern Italy. *Journal of Applied Ichthyology*. 26. (1). 140-142.
- Boyd C.E. (1979). *Water Quality in Warm Water Fish Ponds*. Ed Claude E. Boyd. Third printing, 1984. Pub. Auburn Univ., Agri.Exp. Station, AID/Dsan- G.G.00 39. 359 p.
- Boyd C.E. (1998). *Water quality for pond aquaculture*. Research and development series. 43. 37 p. International Centre for aquaculture and aquatic Environments. Alabama Agricultural Experiment Station. Auburn University.
- Breiman L. (2001). Random Forests. *Machine Learning*. 45 (1). 5-32.
- Breiman L, Friedman J., Olshen R. et Stone C. (1984). *Classification and Regression Trees*, Wadsworth.
- Brett J.R. (1952). Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 9. 265-322.
- Brett R.J. (1956). Some principles in the thermal requirements of fishes. *The Quarterly Review of Biology*. 31. 75-87.
- Brett J.R. et Groves T.D.D. (1979). Bioenergetics and Growth. *Fish Physiology*. 8. 279-352.
- Britz P.J. et Hecht T. (1987). Culture of Clarias Species Temperature preferences and optimum temperature for growth of African sharptooth catfish (*Clarias gariepinus*) larvae and postlarvae. *Aquaculture*. 63 (1-4). 205-214.
- Britz P.J. et Pienaar A.G. (1992). Laboratory experiments on the effects of light and cover on the behaviour and growth of African catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces Clariidae). *Journal of Zoology*. 227. 43-62.
- Brock V.E. (1954). A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management* 18. 297-308.
- Broennimann O. et Guisan A. (2008). Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*. 4. 585-589
- Bruslé J. Quignard J.P. (2001). *Biologie des poissons d'eau douce européens*. Tec. et Doc., Lavoisier, Paris, 625 p.

Bruton M.N. et Bolt R.E. (1975). Aspects of the biology of *Tilapia mossambica* (Peters) in a natural freshwater lake (Lake Sibaya, South Africa). *Journal of Fish Biology*. 7. 423-445.

Buckland S.T. et Elston D.A. (1993). Empirical Models for the Spatial Distribution of Wildlife. *Journal of Applied Ecology*. 30 (3). 478-495.

Buentello J.A., Gatlin D.M. et Neill W.H. (2000). Effects of water temperature and dissolved oxygen on daily feed consumption, feed utilization, and growth of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Aquaculture* 182. 339-352.

Buisson L. (2009). Poissons des rivières françaises et changement climatique : impacts sur la distribution des espèces et incertitudes des projections. Doctorat de l'université de Toulouse. 124 p.

Buisson L., Grenouillet G., Casajus N. et Lek S. (2010). Predicting the potential of climate change on stream fish assemblages. *American Fisheries Society Symposium*. 73. 327-346.

Bulger A.J. (1984) A daily rhythm in heat tolerance in the salt marsh fish *Fundulus heteroclitus*. *Journal of Experimental Zoology*. 230. 11-16.

Busby J.R. (1991) BIOCLIM. A bioclimate analysis and prediction system. *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis* (ed. by C.R. Margules and M.P. Austin), pp. 64–68. CSIRO, Melbourne.

Caissie D. (2006). The thermal regime of rivers : a review. *Freshwater Biology*. 51 (8). 1389-1406.

Cambray J.A. (2003) The need for research and monitoring on the impacts of translocated sharp-tooth catfish, *Clarias gariepinus*, in South Africa. *African Journal of Aquatic Science*. 28. 191-195.

Cambray J.A. (2005) Africa's *Clarias gariepinus* (Teleostei: Clariidae) appears in rivers in Brazil. *African Journal of Aquatic Science*. 30. 201-202.

Campinho M.A., Moutou K.A. et Power D.M. (2004). Temperature sensitivity of skeletal ontogeny in *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Fish Biology*. 65. 1003-1025.

Carveth C.J., Widmer A.M., Bonar S.A. et Simms J.R. (2007). An examination of the effects of chronic static and fluctuating temperature on the growth and survival of spikedace, *Meda fulgida*, with implications for management. *Journal of Thermal Biology*. 32. 102-108.

Chambers J.M. et Hastie T.J. (1997). *Statistical models* in S. Chapman et Hall, London, UK.

Cheetham J. L., Garten C.T., King C.L. et Smith M.H. (1976). Temperature Tolerance and Preference of Immature Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*). *Copeia*. 1976 (3). 609-612.

Charo-Karisa H., Rezk M.A., Bovenhuis H. et Komen H. (2005). Heritability of cold tolerance in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, juveniles. *Aquaculture*. 249. 115-123

Carpenter G., Gillison A.N. et Winter J. (1993). DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*. 2. 667-680.

Charo-Karisa H., Rezk M., Bovenhuis H. et Komen H. Effects of rearing conditions on low temperature tolerance of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, juveniles.

Chefaoui R.M. et Lobo J.M. (2008). Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling*. 210. 478-486.

Chervinski J. (1982). Environmental physiology of tilapias. In: Pullin, R.S.V., Lowe-McConnell, R.H. (Eds.), *The Biology and Culture of Tilapias*, ICLARM Conference Proceedings, vol. 7. International Centre for Living Aquatic Resources Management, Manila. 119-128.

Chilton E.W. et Muoneke M.I. (1992). Biology and management of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*, Cyprinidae) for vegetation control: a North American perspective. *Reviews in fish biology and fisheries*. 2. 283-320.

Clugston J.P. (1964). Growth of the Florida largemouth bass *Micropterus salmoides floridanus*, and northern largemouth bass, *M. salmonides*, in subtropical Florida. *Transactions of the American Fisheries Society*. 93. 146-154.

Cnaani A., Gall G.A.E. et Hulata G. (2000). Cold tolerance of tilapia species and hybrids. *Aquaculture International*. 8. 289-298.

Cocking A.W. (1959). The effect of high temperatures on roach (*Rutilus rutilus*). II : The effect of temperature increasing at a known constant rate. *Journal of Experimental Biology*. 36. 217-226.

Coutant C.C. et Deangelis D.L. (1983). Comparative Temperature-Dependent Growth Rates of Largemouth and Smallmouth Bass Fry. *Transactions of the American Fisheries Society*. 112 (3). 416-423.

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

Cramer W., Bondeau A., Woodward F.I., Prentice I.C., Betts R.A., Brovkin V., Cox P.M., Fisher V., Foley J.A., Friend A.D., Kucharik C., Lomas M.R., Ramankutty N., Sitch S., Smith B., White A. et Young-Molling C. (2001). Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*. 7. 357-373.

Crawshaw L.I. (1977). Responses to rapid temperature change in vertebrate ectotherms. *American Zoology*. 19. 225-237.

Crisp D.T. et Howson G. (1982). Effect of air temperature upon mean water temperature in streams in the north Pennines and English Lake District. *Freshwater Biology*. 12. 359-367.

Cudmore B. et Mandrak N.E. (2004). Biological Synopsis of Grass Carp (*Ctenopharyngodon idella*). Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2705. 52 p.

Cui Y. et Wootton R.J. (1988). Effects of ration, temperature and body size on the body composition, energy content and condition of the minnow, *Phoxinus phoxinus*. Journal of Fish Biology. 32. 749-764.

Currie R.J., Bennett W.A. et Beitinger T.L. (1998). Critical thermal maxima of three freshwater gamefish species acclimated to constant temperatures. Environmental Biology of Fishes. 51. 187-200.

De'ath G. et Fabricius K.E. (2000). Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. Ecology. 81 (11). 3178-3192.

Degani G., Ben-Zvi Y. et Levanon D. (1988). The effect of different dietary protein sources and temperatures on growth and feed utilization of african catfish, *Clarias gariepinus*, (Burchell). The Israeli Journal of Aquaculture. 40 (4). 113-117.

Despatie S.P., Castonguay M., Chabot D. et Audet C. (2001). Final thermal preferendum of atlantic cod: effect of food ration. Transaction of the American Fisheries Society. 130. 263-275.

DeVaney S.C., Kristina M. et McNyset J.B., Peterson W.A.T. et Wiley E.O. (2009). A Tale of Four ‘Carp’: Invasion Potential and Ecological Niche Modeling. PLoS One 4 (5). 1-10.

Díaz F., Denisse R.A., Gonzalez R.A., Sanchez L.N., Leyva G. et Valenzuela F. (2007). Temperature preference and oxygen consumption of the largemouth bass *Micropterus salmoides* (Lacépède) acclimated to different temperatures, Aquaculture Research. 38. 1387-1394.

Dickerson B.R. et Vinyard G.L. (1999). Effects of hig chronic temperatures and diel temperature cycles on the survival and growth of Lahontan cutthroat trout. Transaction of the American Fisheries Society. 128. 516-521.

Dobzhansky T. (1950). Evolution in the tropics. American Science. 38. 209-221.

Dormann C.F. (2007). Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. Global Ecology and Biogeography. 16. 129-138.

Eaton J.G., McCormick J.H., Goodno B.E., O'Brien D.G., Stefany H.G., Hondzo M. et Scheller R.M. (1995). A field information-based system for estimating fish temperature tolerances. Fisheries. 20 (4). 10-18.

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

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

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

Ellis J.E. (1974). Observations on the jumping and escapement of white amur. *Progressive Fish Culturist*. 36 (1). 15.

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

Fedorenko A.Y. et Fraser F.J. (1978). A review of the biology of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) and its evaluation as a potential weed control agent in British Columbia. Canada Fisheries and Marine Service Technical Report 786. 15.

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

Fischer Z. et Lyakhnovich V.P. (1973). Biology and energetics of grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). *Polish Archives of Hydrobiology*. 20 (4). 309-318.

FishBase (2004). World Wide Web electronic publication. Froese, R. and D. Pauly. Editors. www.fishbase.org. version (10/2004).

Friedman J. (2001). Greedy function approximation: a gradient boosting machine. *Annals of Statistics*. 29. 1180.

Gallien L., Münkemüller T., Albert C.H., Boulangéat I. et Thuiller W. (2010). Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Diversity and Distributions*. 1-12.

Galloway M.L. et Kilambi R.V. (1984). Temperature preference and tolerance of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*). *Arkansas Academy of Science Proceedings*. XXXVIII. 36-37.

Gorbach E.I. et Krykhtin M.L. (1988). Migration of the white amur, *Ctenopharyngodon idella*, and silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, in the Amur River Basin. *Journal of Ichthyology*. 28. 47-53.

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

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

Guisan A. et Theurillat J.P. (2000). Equilibrium modelling of alpine plant distribution and climate change: how far can we go. *Phytocoenologia*. 30. 353-384.

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

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

- Garside E.T. (1973). Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Canadian Journal of Zoology. 51. 898-900.
- Gelbach F.R., Bryan C.L. et Reno H.A. (1978). Thermal ecological features of *Cyprinodon elegans* and *Gambusia nobilis*, endangered Texas fishes. Texas Journal of Sciences. 30. 99-100.
- Gui Y., Wang Z., Chen Y., Zheng W. et Li F. (1989). Use of fluctuating temperature to promote growth of *Tilapia nilotica*. Journal of Fisheries of China. 13 (4). 326-331
- Hampe A. (2004). Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. Gl. Ecological Biogeography. 13. 469-471.
- Hargreaves J.A., Sheeley L. et To F.S. (2000). A control system to simulate diel pH fluctuation in eutrophic aquaculture ponds. Journal of World Aquaculture Society. 31. 390-402.
- Hart J.S. (1952). Use of daily metabolic periodicities as a measure of the energy expended in voluntary activity of mice. Canadian Journal of Zoology. 30. 83-93.
- Hastie T. et Tibshirani R. (1990). Generalized additive models. Chapman and Hall, London, UK.
- Haylor G.S. et Mollah M.F.A. (1995). Controlled hatchery production of African catfish, *Clarias gariepinus*: the influence of temperature on early development. Aquatic Living Resources. 8. 431-438.
- Heikkinen R.K., Luoto M., Araujo M.B., Virkkala R., Thuiller W. et Sykes M.T. (2006). Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. Progress in Physical Geography. 30. 751-777.
- Hijmans R.J. et Graham C.H. (2006). The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. Global Change in Biology. 2. 3372-2281.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. et Jarvis A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology. 25. 1965-1978.
- Hilbert D.W. et Ostendorf B. (2001). The utility of artificial neural networks for modelling the distribution of vegetation in past, present and future climates. Ecological Modelling. 146. 311-322.
- Hillman T.W., Miller M.D. et Nishitani B.A. (1999). Evaluation of seasonal cold water temperature criteria. BioAnalysts. Idaho Division of Environmental Quality. 43 p.
- Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D. et Perrin N. (2002). Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? Ecology. 83. 2027-2036.

Hoffman L.C., Prinsloo J.F., Pretorius D.M. et Theron J. (1991). Observations on the effects of decreasing water temperatures on survival of *Clarias gariepinus* juveniles. South Africa Journal of Wildlife Resources. 21. 54-58.

Hogendoorn H., Jansen J.A.J., Koops W.J., Machiels M.A.M., Van Ewijk P.H. et Van Hees J.P. (1983). Growth and production of the african catfish, *Clarias lazera*. II. Effects of body weight, temperature and feeding level in intensive tank culture. Aquaculture. 34. 265-285.

Holtby L.B. (1988). Effects of logging on stream temperatures in Carnation Creek, British Columbia, and associated impacts on the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences. 45. 502-515.

Hutchinson G.E. (1957). A treatise on limnology. Wiley. New York.

Hutchinson V.H. (1976). Factors influencing thermal tolerances of individual organisms. In: Esch G.W. et Mc Farlene R.W. (Eds.). Thermal Ecology, ERDA Symposium Series. 10-26.

IPCC (2000). Special Report on Emissions Scenarios, Working Group III, Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), Cambridge University Press, Cambridge. 595 pp.

IPCC (2007). Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M. & Miller H.L.). Cambridge University Press, Cambridge and New York.

IPCC (2009). Summary report of the IPCC expert meeting on the science of alternative metrics 18–20 March 2009, Oslo, Norway. IPCC-XXX/Doc.13 (31.III.2009).

Jimenez-Valverde A. et Lobo J.M. (2007). Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either or presence-absence. Acta Oecologica. 31. 361-369.

Jiménez-Valverde A., Lobo J.M. et Hortal J. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. Diversity and Distributions. 14. 885-890.

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

Jobling M., Baardvik B.M., Christiansen J.S. et Jørgensen E.H. (1993). The effects of prolonged exercise training on growth performance and production parameters in fish. Aquaculture International. 1(2). 95-111.

Johnson M.G. et Charlton W.H. (1960). Some effects of temperature on the metabolism and activity of the largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede. Progressive Fish-Culturist. 22. 155-163.

Johnstone H.C. et Rahel F.J. (2003). Assessing temperature tolerance of Bonneville cutthroat trout based on constant and cycling thermal regimes. Transactions of the American Fisheries Society. 132. 92-99.

Kearny M. (2006). Habitat, environment and niche: what are we modelling? Oikos. 115. 186-191.

Kearney M., Phillips B.L., Tracy C.R., Betts G. et Porter W.P. (2008). Modelling species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. Ecography. 31. 423-434.

Kearney M. et Porter W. (2009). Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species ranges. Ecology Letters. 12 (4). 334-350.

Keith P. et Allardi J. (2001). Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels. 47. 387 p.

Kelley J.W. (1968). Effects of incubation temperatures on survival of largemouth bass eggs. Progressive Fish-Culturist. 30. 159-163.

Kellogg R.L. et Gift J.J. (1983). Relationship between optimum temperatures for growth and preferred temperatures for the young of four fish species. Transaction of the American Fisheries Society. 112. 424-430.

Kelly H. (1956). Preliminary studies on *Tilapia mossambica* (Peters) relative to experimental pond culture. Proc. Ann. Conf. Southeast Game Fish Comm. 10. 139-149.

Kelly A.M et Kohler C.C. (1996). Manipulation of Spawning Cycles of Channel Catfish in Indoor Water Recirculating Systems. Progressive Fish-Culturist. 58. 221-228.

Khater A.A. et Smitherman R.O. (1988). Cold tolerance and growth of three strains of *Oreochromis niloticus*. In : Pullin, R.S.V., Bukhaswan, T., Tongthai, K., Maclean, J.L. (Eds.), The Second International Symposium on Tilapia in Aquaculture, ICLARM Conference Proceedings, vol. 15. ICLARM, Manila, Philippines. 215-218.

Kilambi R.V., Noble J. et Hoffman C.E. (1971). Influence of Temperature and Photoperiod on Growth, Food Consumption and Food Conversion Efficiency of Channel Catfish. Proc. 24th Annu. Conf. Southeast. Assoc. Game and Fish Commis. Atlanta. 1. 519-531.

Kilgour D.M. et McCauley R.W. (1986). Reconciling the two methods of measuring upper lethal temperatures in fishes. Environmental Biology of Fish. 17. 281-290.

Kłyszczko B., Głębocka G. et Skucińska E. (1993). Thermic tolerance of *Clarias gariepinus* (African catfish) to rapid changes in water temperature. Acta Ichthyologica et Piscatoria. Szczecin 23. 119-124

Kolar C.S. et Lodge D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology and Evolution. 16. 199-204.

Kolar C.S., Chapman D.C., Courtenay W.R., Housel C.M., Williams J.D. et Jennings D.P. (2005). Asian carps of the Genus *Hypophthalmichthys* (Pisces, Cyprinidae) – a biological synopsis and environmental risk assessment. US. Fish and Wildlife Service per Interagency Agreement 94400-3-0128.

Koppelman J.B., Whitt G.S. et Philipp D.P. (1988). Thermal Preference of Northern, Florida, and Reciprocal F₁ Hybrid Largemouth Bass. *Transactions of the American Fisheries Society*. 117, (3). 238-244.

Korwin-Kossakowski M. (2008). The influence of temperature during the embryonic period on larval growth and development in carp, *Cyprinus carpio* L., and grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.): theoretical and practical aspects. *Archives of Polish Fisheries*. 16. 231-314.

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

Kramer R.H. et Smith L.L. Jr. (1960). First-year growth of the largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede), and some related ecological factors. *Ibid.* 89. 222-233.

Lang R.P., Romaine R.P et Tiersch T.R. (2003). Induction of early spawning of channel catfish in heated earthen ponds. *North American Journal of Aquaculture*. 65. 73-81.

Lassalle G. (2008) Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins : Une approche par modélisation à l'échelle continentale. Thèse Université de Bordeaux 1. 249 p.

Lauzeral C. (2008). Prédiction des risques de colonisation des espèces exotiques de poissons d'eau douce à l'échelle mondiale. Rapport de Stage de M2 BEE, Université Paul Sabatier Toulouse III. 30 p.

Leathwick J.R., Elith J. et Hastie T. (2006). Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distributions. *Ecological modelling*. 199. 188-196.

Lehmann A., Mc Overton J, Leathwick J.R. (2002). GRASP: generalized regression analysis and spatial prediction. *Ecological Modelling*. 157. 189-207.

Leprieur F., Brosse S., Garcia-Berthou E., Oberdorff T., Olen J.D. et Townsend C.R. (2009). Scientific uncertainty and the assessment of risks posed by non-native freshwater fishes. *Fish and fisheries*. 10. 88-97.

Levinton J.S. (1983). The latitudinal compensation hypothesis. Growth data and a model of latitudinal growth differentiation based upon energy budgets. II. Intraspecific comparisons between subspecies of *Ophryotrocha puerilis* (Polychaet Dorvilleidae). *Biological Bulletin*. 165. 699-707.

- Liaw A. et Wiener M. (2002). Classification and regression by Random Forests. R News. 2-3. 18-22.
- Li K.C., Din Z. et Nguen K.V. (1961). First results from a study of the effects of temperature on *Tilapia mossambica* (Peters) acclimatized in Vietnam since 1951. Zh. Obsheh. Biol. 22. 444-451.
- Ligas A. (2008). First record of the channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1918) in central Italian waters. Journal of Applied Ichthyology. 24 (5). 632-634.
- Likongwe J.S. (1995). Effect of temperature, salinity, dietary protein, and energy on juvenile Nile Tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus). Ph.D. Dissertation, Penn State University, University Park, Pennsylvania.
- Liu C., Berry P.M., Dawson T.P. et Pearson R.G. (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distribution. Ecography. 28. 385-393.
- Liu C., White M. et Newell G. (2009). Assessing the accuracy of species distribution models more thoroughly. 18th World IMACS / MODSIM Congress, Cairns, Australia 13-17 July 2009.
- Lobo J.M., Jimenez-Valverde A. et Real R. (2008). AUC : a misleading measure of the performance of predictive distribution models. Global Ecology and Biogeography. 17. 145-151.
- Lobo J.M., Jimenez-Valverde A. et Hortal J. (2010). The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. Ecography. 33. 103-114.
- Lockwood J.L., Cassey P. et Blackburn T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasion. Trends in Ecology and Evolution. 20. 223-228.
- Lutterschmidt W.J. et Hutchison V.H. (1997). The critical thermal maximum: history and critique. Canadian Journal of Zoology. 75. 1561-1574.
- McCauley R.W. et Beitinger T.L. (1992). Predicted effects of climate warming on the commercial culture of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. GeoJournal. 28. 61-66
- Mc Cauley R.W. et Casselman J.M. (1981). The final preferendum as an index of the temperature for optimum growth in fish. In: K. Tiews, Editor, Proc. World Symp. Aquaculture in Heated Effluents and Recirculation Systems Vol. 2, Heenemann, Berlin. 81-92.
- McCullagh P. et Nelder J.A. (1989). Generalized Linear Models. Monographs on Statistics and Applied Probability. Chapman and Hall, London, 261 pp.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Iout M. et Bazzaz F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. Ecological Applications. 10. 689-710.

Mackey A.P. et Berrie A.D. (1991). The prediction of water temperatures in chalk streams from air temperature. *Hydrobiologia*. 210. 183-189.

McPhail J.D. (2007). *The Freshwater Fishes of British Columbia*. University of Alberta Press. 620 pp.

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

Magnuson J.J., Webster K.E., Assel R.A., Bowser C.J., Dillon P.J., Eaton J.G., Evans H.E., Fee E.J., Hall R.I., Mortsch L.R., Schindler D.W. et Quinn F.H. (1997). Potential effects of climate changes on aquatic ecosystems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield region. *Hydrological Processes*. 11. 825-871.

Mallet J.P., Charles S., Persat H. et Auger P. (1999). Growth modelling in accordance with daily water temperature in European grayling (*Thymallus thymallus*). *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*. 56. 994-1000.

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

Mann R. et Peery C. (2005). Effects of water temperature on spawning success and developing gametes of migrating anadromous fish. 31 p.

Mansfield E.R. et Helms B.P. (1982). Detecting Multicollinearity. *The American Statistician*. 36. (3). 158-160.

Meeuwig M.H., Dunham J.B., Hayes J.P. et Vinyard G.L. (2004). Effects of constant and cyclical thermal regimes on growth and feeding of juvenile cutthroat trout of variable sizes. *Ecology of Freshwater Fish*. 13. 208-216.

Meisner J.D., Rosenfeld J.S. et Regier H.A. (1988). The role of groundwater in the impact of climate warming on stream salmonids. *Fisheries (Bethesda)*. 13(3). 2-8.

Mires D. (1982). A study of the problems of the mass production of hybrid tilapia fry. 317-329 in : Pullin, R.S.V., Lowe-McConnell, R.H. _Eds. *The biology and culture of tilapias*. ICLARM Conference Proceedings 7, International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, 432 pp.

Mironova N.V. (1976). Changes in the energy balance of *Tilapia mossambica* in relation to temperature and ration size. *Journal of Ichthyology (United States)*. 16 (1).

Mitchell A.L. et Knouft J.H. (2009). Non-native fishes and native species diversity in freshwater fish assemblages across the United States. *Biological Invasions*. 11(6). 1441-1450.

Mohseni O., Stefan H.G. et Eaton J.G. (2003). Global Warming and Potential Changes in Fish Habitat in U.S. Streams *Climatic Change*. 59 (3). 389-409.

- Mohseni O., Stefan H.G. et Erickson T.R. (1998). A nonlinear regression model for weekly stream temperatures. *Water Resources Research*. 34. 2685-2692.
- Mohseni O., Erickson T.R. et Stefan H.G. (1999). Sensitivity of the US stream temperatures to air temperatures projected under a global warming scenario. *Water Resources Research*. 35. 3723-3734.
- Mohseni O., Erickson T.R. et Stefan H.G. (2002). Upper bounds for stream temperatures in the contiguous United States. *Journal of Environmental Engineering*. ASCE. 128 (1). 4-11.
- Morin X., Augspurger C. et Chuine I. (2007). Process based modeling of tree species' distributions. What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*. 88. 2280-2291.
- Mukasikwuba V. (1990). Contrôle de l'ovogenèse chez *Tilapia nilotica* : effets de la température et de l'illumination nocturne. Mémoire de l'université du Québec.
- Myrick C.A. et Cech J.J. (2003). The physiological performance of golden trout at water temperatures of 10-19°C. *California Fish Game*. 89. 20-29.
- NatureServe (2003). NatureServe Explorer: An online encyclopedia of life. Version 1.8. NatureServe, Arlington, Virginia.
- Negga H.E. (2007). Predictive modeling of amphibian distribution using ecological survey data: a case study of Central Portugal. These de Master de l'institut international de sciences en géo-information et d'observation de la terre. 88 p.
- Newman S.J. (1995). Spatial variability in the distribution, abundance, growth, mortality and age structures of tropical snappers (Pisces:Lutjanidae) in the central Great Barrier Reef, Australia. Ph.D. Thesis, James Cook University of North Queensland, Townsville. 325 p.
- Nyingi D.W. (2007). Recent introgressive hybridization revealed by exclusive mtDNA transfer from *Oreochromis leucostictus* (Trewavas, 1933) to *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) in Lake Baringo, Kenya. *Journal of Fish Biology*. 70 (Supplement A). 148-154.
- Olden J.D. et Jackson D.A. (2002). Illuminating the black box : a randomization approach for understanding variable contributions in artificial neural networks. *Ecological Modelling*. 154. 135-150.
- Ospina F. et Mora C. (2004). Effect of body size on red fish tolerance to extreme low and high temperatures. *Environmental biology of fishes*. 70. 339-343.
- Pawiroredjo P.A. (2001). Temperature effects on spawning and fingerling production of channel catfish *Ictalurus punctatus*. Thesis Submitted to the graduate faculty of the Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College. 135 p.
- Paz P.E. (2004). Evaluation of growth, production, and cold tolerance of four varieties of tilapia. Thesis of the Faculty of the Louisiana State University. 86 p.

Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O. et Randin C.F (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*. 23. 149-158.

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

Pearson R.G., Dawson T.P., Berry P.M. et Harrison P.A. (2002). SPECIES: a spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*. 154. 289-300.

Pearson R.G., Raxworthy C.J., Nakamura M. et Peterson A.T. (2007). Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*. 34. 102-117.

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

Pearson R.G., Thuillier W., Aurajo M.B., Martinez-Meyer E., Brotons L., McClean C., Miles L., Segurado P., Dawson T.P. et Lees D.C. (2006). Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*. 33. 1704-1711.

Pearson R.G., Raxworthy C.J., Nakamura M. et Peterson A.T. (2007). Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*. 34. 102-117.

Pearson, R.G. (2007) Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis. American Museum of Natural History. Available at <http://ncep.amnh.org>

Peterson A.T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modelling. *The Quarterly Review of Biology*. 78. 419-133.

Petersen J.H. et Kitchell J.F. (2001). Climate regimes and water temperature changes in the Columbia River: bioenergetic implications for predators of juvenile salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58. 1831-1841

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

Peterson A.T. et Vieglais D.A. (2001). Predicting species invasion using ecological niche modeling. *BioScience*. 51. 363-371.

Peterson M.S., William T.S. et Woodly C.M. (2005). The occurrence of non-indigenous Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus), in coastal Mississippi, USA. Ties to aquaculture and thermal effluent. *Wetlands*. 25 112-121.

Peterson A.T., Papes M. et Soberon J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*. 213. 63-72.

Petricorena Z.L. et Somero G.N. (2007). Biochemical adaptations of notothenioid fishes : comparisons between cold temperate south american and new Zealand species and antarctic species. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*. 147. 799-807.

Philippart J.C. et Ruwet J.C. (1982). Ecology and distribution of tilapias. p. 15-60. In R.S.V. Pullin and R.H. Lowe-McConnell (eds.) *The biology and culture of tilapias*. ICLARM Conf. Proc. 7.

Phillips S.J., Dudik M., Schapire R.E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*.

Phillips S.J., Anderson R.P. et Schapire R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modeling*. 190. 231-259.

Pianka E.R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 71. 2141-2145.

Poole G.C. et Berman C.H. (2001). An ecological perspective on in-stream temperature. Natural heat dynamics and mechanisms of human-caused thermal degradation. *Environmental management*. 27. 787-802.

Popper D. et Lichatovich T. (1975). Preliminary success in predator control of *Tilapia mossambica*. *Aquaculture*. 5. 213-214.

Portner H.O. (2006). Climate-dependent evolution of Antarctic ectotherms : An integrative analysis. *Deep-Sea Research II*. 53. 1071-1104.

Price E.E., Stauffer J.R. et Swift M.C. (1985). Effect of temperature on growth of juvenile *Oreochromis mossambicus* and *Sarotherodon melanotheron*. *Environmental Biology of Fishes*. 13. 149-152.

Pulliam H.R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters*. 349-361.

R Development Core Team (2006). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Rahel F.J. et Olden J.D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*. 22 (3). 521-533.

Rana K.J. (1990). Influence of incubation temperature on *Oreochromis niloticus* (L.) eggs and fry. I. Gross embryology, temperature tolerance and rates of embryonic development. *Aquaculture*. 87. 165-181.

Raupach M.R., Marland G., Ciais P., Le Quéré C., Canadell J.G., Klepper G. et Field C.B. (2007). Global and regional drivers of accelerating CO₂ emissions. Proceeding of the National Academy of Sciences USA. 104. 10288-10293.

Reutter J.M. et Herdendorf C.E. (1976). Thermal discharge from a nuclear power plant: Predicted effects on Lake Erie. fish. Ohio Journal of Sciences. 76. 39-45.

Reynolds W.W. (1977). Fish orientation behavior: an electronic device for studying simultaneous responses to two variables. Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 34. 300-304.

Reynolds W.W. et Casterlin M. E. Behavioral Thermoregulation and the "Final Preferendum" Paradigm. American Zoology. 19(1). 211-224.

Richter C.J.J., Viveen W.J.A.R., Eding E.H., Sukkel M., Rothuis A.J., Van Hoof M.F.P.M., Van den Berg F.G.J. et Vanoordt P.G.W.J. (1987). The Significance of Photoperiodicity, Water Temperature and an Inherent Endogenous Rhythm for the Production of Viable Eggs by the African Catfish, *Clarias gariepinus*, kept in Subtropical Ponds in Israel and under Israeli and Dutch hatchery Conditions. Aquaculture. 63. 169-185.

Roberge M., Slaney T. et Minns C.K. (2001). Life history characteristics of freshwater fishes occurring in British Columbia, with major emphasis on lake habitat characteristics. Can. Man. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2574. 189.

Robinson E.H., Li M.H., Manning B.B., Mischke C.C. et Bosworth B.G. (2004). Effects of dietary protein and feeding rate on channel catfish *Ictalurus punctatus* production, composition of gain, processing yield, and water quality. Journal of the World Aquaculture Society. 35. 468-477.

Rocha G.R.A. (2008) The introduction of the African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) into Brazilian inland waters: a growing threat. Neotropical Ichthyology. 6(4). 693-696

Rodnick K.J., Gamperl A.K., Lizars K.R., Bennett M.T., Rausch R.N. et Keeley E.R. (2004). Thermal tolerance and metabolic physiology among redband trout populations in southeastern Oregon. Journal of Fish Biology. 64. 310-335.

Rumelhart D., Hinton G.E. et Williams R.J. (1986). Learning internal representations by error propagation. In : Rumelhart D.E., McClelland J.L. eds. Parallel distributed processing vol1. Cambridge. Massachusetts. MIT. Press. 318-362.

Ruwet J.C., Voss J., Iianon L., Chlichia J. (1976). Biologie et élevage du Tilapia. In: Symposium on Aquaculture in Africa, FAO/CJFA. Technical Paper. 4 (suppl. 1). 332-361.

El-Sayed A.F.M. et Kawanna M. (2004). Effects of photoperiod on the performance of farmed Nile tilapia *Oreochromis niloticus* : I. Growth, feed utilization, efficiency and survival of fry and fingerlings. Aquaculture. 231. 393-402.

- Schrank A.J., Rahel F.J. et Johnstone H.C. (2003). Evaluating laboratory-derived thermal criteria in the field : an example involving Bonneville Cutthroat Trout. Transaction of the American Fisheries Society. 132 (1). 100-109.
- Scordella G., Lumare F., Conides A. et Papaconstantinou C. (2003). First occurrence of the tilapia *Oreochromis niloticus niloticus* (Linnaeus, 1758) In Lesina Lagoon (Eastern Italian Coast). Mediterranean Marine Science. 4/1. 41-48.
- Scott W.B. et Crossman E.J. (1973). Freshwater fishes of Canada. Fisheries Research Board of Canada (Ottawa) Bulletin. 184.
- Segurado P. et Araújo M.B. (2004). An evaluation of methods for modelling species distribution. Journal of Biogeography. 31. 1555-1568.
- Selong J.H., McMahon T.E., Zale A.V. et Barrows F.T. (2001) Effect of temperature on growth and survival of bull trout, with application of an improved method for determining thermal tolerance in fishes. Transactions of the American Fisheries Society. 130. 1026-1037.
- Shafland P.L et Pestrak J.M. (1982). Lower lethal temperatures for fourteen nonnative fishes in Florida. Environmental Biology of Fishes. The Hague. 7. 149-156.
- Shireman J.V. et Smith C.R. (1983). Synopsis of biological data on the grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Cuvier et Valenciennes, 1844). Food and Aquaculture Organization Synopsis. 135. 86 p.
- Shrable J.B., Tiemeier O.W. et Deyoe C.W. (1969). Effects of temperature on rate of digestion by channel catfish. Progressive Fish Culturist. 31. 131-138.
- Sifa L., Chenhong L., Dey M., Galgalac F. et Dunham R. (2002). Cold tolerance of three strains of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, in China. Aquaculture. 213. 123-129.
- Sink T.D. et Lochmann R.T. (2008). Effects of dietary lipid source and concentration on channel catfish (*Ictalurus punctatus*) egg biochemical composition, egg and fry production, and egg and fry quality. Aquaculture. 283. 68-76.
- Sinokrot B.A. et Stefan H.G. (1993). Stream temperature dynamics: measurements and modelling. Water Resources Research. 29 (7). 2299-2313.
- Small B., Wolters W.R. et Bates C.E. (2001). Factors Affecting Catfish Egg Hatching Success. National warmwater aquaculture center. 4 (1).
- Soberon J. et Nakamura M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 106. 19644-19650.
- Stanely J.G., Miley W.W. et Sutton D.L. (1978). Reproductive requirements and likelihood for naturalization of escaped grass carp in the United States. Transaction of the American Fisheries Society. 107. 119-128.

Stauffer J.R. (1986). Effects of salinity on preferred and lethal temperatures of the Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters). Water Resources Bulletin. 22 (2). 205-208.

Stauffer J.R., Boltz S.E. et Boltz J.M. (1988). Thermal tolerance of the blue tilapia, *Oreochromis aureus*, in the Susquehanna River. North. Amer. Journal of Fisheries Management. 8. 329-332.

Steiner F.M., Schlick-Steiner B.C., VanDerWal J., Reuther K.D., Christian E., Stauffer C., Suarez A.V., Williams S.E. et Crozier R.H. (2008). Combined modelling of distribution and niche in invasion biology: a case study of two invasive Tetramorium ant species. Diversity and Distributions 14. 538-545.

Stevens G.C. (1989). The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. The American Naturalist. 133. 240-256.

Stockwell D.R.B. et Peters D.P. (1999). The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. International Journal of Geographic Information Systems. 13 (2). 143-158.

Stott B. et Cross D.G. (1973). A note on the effect of lowered temperature on the survival of eggs and fry of the grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). Journal of Fish Biology. 5 (6). 649-658.

Strawn K. (1961). Growth of largemouth bass fry at various temperatures. Transactions of the American Fisheries Society. 90(3). 334-335.

Stroud R.H. (1967). Water quality criteria to protect aquatic life: a summary. Transaction of the American Fisheries Society. Spec. Publ. 4. 33-37.

Stuber R.J.F., Gebhart F. et Maughan O.E. (1982). Habitat suitability index models: largemouth bass. U.S. Fish and Wildlife Service. 82. 10-16.

Subasinghe R.P. et Sommerville C. (1992). Effects of temperature on hatchability, development and growth of eggs and yolk-sac fry of *Oreochromis mossambicus* (Peters) under artificial incubation. Aquaculture and Fisheries Management. 23. 31-90.

Svenning J.C. et Skov F. (2005). The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. Journal of Biogeography. 32. 1019-1033.

Sylvester J.R. (1975). Biological considerations on the use of thermal effluents for finfish aquaculture. Aquaculture. 6. 1-10.

Takle J.C.C., Beitinger T.L. et Dickson K.L. (1983). Effect of the aquatic herbicide endothal on the critical thermal maximum of red shiner, *Notropis lutrensis*. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. 31. 512-517.

Tave D., Rezk M. et Smitherman R.O. (1989). Genetics of Body Color in *Tilapia mossambica*. Journal of the World Aquaculture Society. 20 (4). 214-222.

Tebo L.B. et McCoy E.G. (1964). Effects of sea-water concentration on the reproduction and survival of largemouth bass and bluegill. *Progressive Fish-Culturist*. 26. 99-106.

Teugels G.G. (1982). Preliminary results of a morphological study of five nominal species of the subgenus *Clarias* (Pisces: Clariidae). *Journal of Natural History*. London 16, 439-464.

Thuiller W. (2003). Biomod – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*. 9. 1353-1362.

Tidwell J.H., Coyle S.D., Bright L.A., VanArnum A. et Yasharian D. (2003). Effect of water temperature on growth, survival, and biochemical composition of largemouth bass *Micropterus salmoides*. *Journal of the World Aquaculture Society*. 34. 175-183.

Tissot L. et Souchon Y. (2008). Etat des connaissances sur les préférences thermiques des principales espèces de poissons des eaux continentales françaises. Cemagref Lyon. 40 p.

Trewavas E. (1983). Tilapiine Fishes of the Genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. British Museum (Natural History). London.

Tsoar A., Allouche O., Steinitz O., Rotem D. et Kadmon R. (2007). A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions*. 13. 397-405.

Vander Zanden M.J. et Olden J.D. (2008). A management framework for preventing the secondary spread of aquatic invasive species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 65. 1512-1522.

DeVaney S.C., Kristina M., McNyset J.B., Peterson T.W.A. et Wiley E.O. (2009). A Tale of Four “Carp”: Invasion Potential and Ecological Niche Modeling. *Plos one*. 4 (5). 1-10.

Van Zon J.C.J., van der Zweer W. et Hoogers B.J. (1977). The grass-carp, its effects and side-effects. 251-256. In *Proceedings of the W International Symposium on Biological Control of Weeds*. Edited by T.E. Freeman. University of Florida, Center for Environmental Programs, Institute of Food and Agricultural Sciences, Gainesville, Florida.

Venables W.N. et Ripley B.D. (2002). *Modern Applied Statistics in S*. Springer. 4th edition. 19 p.

Venables B.J., Fitzpatrick L.D. et Pearson W.D. (1978). Laboratory measurement of preferred body temperature of adult largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Hydrobiology*. 58. 33-36.

Verreth J. et den Bieman H. (1987). Quantitative feed requirements of African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell.) larvae fed with decapsulated cysts of *Artemia*: I. The effect of temperature and feeding level. *Aquaculture*. 63. 251–267.

Vitule J.R.S., Umbria, S.C. et Aranha J.M.R. (2006) Introduction of the African catfish *Clarias gariepinus* (BURCHELL, 1822) into Southern Brazil. *Biological Invasions*. 8: 677-681

Viveen W.J.A.R., Richter C.J.J., Van Oordt P.G.W.J., Janseen J.A.L. et Huisman E.A. (1985). Practical Manual for the Culture of the African Catfish *Clarias gariepinus*. Pudoc, The Hague, Netherlands. 94 p.

Watenpaugh D.E., Beitinger T.L. et Huey D.W. (1985). Temperature tolerance of nitrite-exposed channel catfish. Transaction of the American Fisheries Society. 114. 274-278.

Webb J.K. (1996). Ecology and conservation of the threatened broadheaded snake, *Hoplocephalus bungaroides*. PHD Thesis. University of Sidney.

Webb B.W. et Nobilis F. (1997). Long-term perspective on the nature of the air-water temperature relationship : a case study. Hydrological Processes. 11(2). 137-147.

Welcomme R.L. (1988). International introductions of inland aquatic species. Fisheries technical paper. 294. 318 p.

West B.W. (1966). Growth, food conversion, food consumption, and survival at various temperatures of the channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque). M.S. thesis, Univ. Arkansas. 28 p.

Wohlfarth G.W., Hulata G., Rothbard S., Itzkovitch J. et Halevy A. (1983). Comparison between interspecific tilapia hybrid for some production traits. In Fishelson L., Yaron Z.. International Symposium on tilapia in aquaculture. Tel-Aviv University. Israel. 559-569.

Yalcin S, Akyurt I. et Solak K. (2001). Certain reproductive characteristics of the catfish *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) living in the River Asi (Turkey). Turkish Journal of Zoology. 25. 453-460.

Zambrano L., Martinez-Meyer E., Menezes N. et Peterson A.T. (2006). Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in american freshwater systems. Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences. 63. 1903-1910.

Zaniewski A.E., Lehman A. et Overton J. (2002). Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. Ecological Modelling. 157. 261-280.

Zaragoza O.D.R., Rodríguez O., Hernández M. et Bückle Ramirez L.F. (2008). Thermal stress effect on tilapia *Oreochromis mossambicus* (Pisces: Cichlidae) blood parameters. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology. 41 (2). 79-89.

Onema
Hall C – Le Nadar

5 square Félix Nadar
94300 Vincennes
01 45 14 36 00
www.onema.fr

Muséum Nationale d'Histoire Naturelle de Paris
43, rue Cuvier
75006 Paris