



UNIVERSITE MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC



UNIVERSITE DU 7 NOVEMBRE A CARTHAGE
INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE DE TUNISIE

THESE EN COTUTELLE

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE
MONTPELLIER II**

&

**DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL
AGRONOMIQUE DE TUNISIE**

Discipline : Ecosystèmes

Discipline : Sciences Halieutiques

Ecole Doctorale :
Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie,
Géosciences, Hydrosiences et Environnement

Ecole Doctorale :
Sciences Agronomiques

présentée et soutenue publiquement

par

Frida BEN RAIS LASRAM

A Montpellier, le 5 janvier 2009

Titre

Diversité ichthyologique en Méditerranée : patrons, modélisation et projections dans un contexte de réchauffement global

JURY

Dr. Benjamin PLANQUE, Institute of Marine Research (Norvège)
Dr. Ridha M'RABET, INSTM (Tunisie)
Dr. Philippe CURY, IRD (France)
Pr. David MOUILLOT, Université Montpellier II (France)
Pr. Thang DO CHI, Université Montpellier II (France)
Pr. Mohamed Salah ROMDHANE, INAT (Tunisie)

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Directeur de thèse
Co-Directeur de thèse

JURY

Benjamin PLANQUE	Senior Scientist, Institute of Marine Research (Norvège)
Ridha M'RABET	Directeur de recherche, Institut National des Sciences et Technologies de la Mer (Tunisie)
Philippe CURY	Directeur de recherche, Institut de Recherche pour le Développement (France)
David MOUILLOT	Professeur, Université Montpellier II (France)
Thang DO CHI	Professeur, Université Montpellier II (France)
Mohamed Salah ROMDHANE	Professeur, Institut National Agronomique de Tunisie (Tunisie)

Résumé

La mer Méditerranée est un écosystème particulier de par son isolement, sa grande richesse spécifique, son fort taux d'endémisme et les invasions exotiques qui y surviennent. Malgré l'intérêt qui a été porté à la Méditerranée depuis l'antiquité, aucune étude des patrons de diversité ichthyologique n'a été menée à grande échelle et sur l'ensemble des espèces et n'a proposé de simulations de scénarii face au changement global.

Dans ce travail nous avons donc, dans un premier temps, étudié les patrons de la diversité ichthyologique en Méditerranée et leurs déterminants. A cet effet, nous avons construit la première base de données exhaustive concernant les distributions géographiques des 619 espèces de poissons en Méditerranée. Nous avons mené des analyses spatiales afin de déterminer la part relative des contingences historiques, géométriques et environnementales dans l'explication des patrons de diversité. Nous nous sommes intéressés, dans un second temps, aux déterminants du succès de dispersion des espèces exotiques et nous avons évalué la congruence spatiale avec l'ichtyofaune endémique dans un contexte de réchauffement global. Enfin, nous avons modélisé les enveloppes climatiques actuelles des espèces méditerranéennes les plus vulnérables, à savoir les espèces endémiques, et nous les avons projetées selon un scénario de réchauffement global afin d'identifier les espèces gagnantes et perdantes ainsi que les régions qui connaîtront un changement dans les assemblages d'espèces.

Nous avons ainsi mis en évidence le rôle des contraintes géométriques ainsi qu'une influence positive de la production primaire et de la température sur la richesse spécifique. Il est aussi apparu que le climat et l'année d'introduction sont les déterminants clés du succès de dispersion des espèces Lessepsiennes. Dans un contexte de réchauffement, nos résultats ont révélé une congruence spatiale croissante entre espèces exotiques et endémiques, et pour ces dernières une modification profonde de leurs assemblages aux horizons 2041-2060 et 2070-2099. Il est apparu que les espèces endémiques sont soumises à une pression biotique exercée par les espèces exotiques et à une pression abiotique exercée par le réchauffement des eaux. Les deux pressions peuvent s'additionner voire entrer en synergie pour augmenter la vulnérabilité des espèces endémiques.

Mots clés : Mer Méditerranée, invasions exotiques, endémisme, contraintes géométriques, enveloppes climatiques, réchauffement global, modélisation des niches

Abstract

Due to its semi-enclosed shape, to its high species richness and high endemism levels and to its invasiveness, the Mediterranean Sea is one of the most particular and critical ecosystems of the world. The Mediterranean has been intensively studied since the Antiquity, yet foundations underlying fish diversity patterns have been overlooked.

In this study, as a first step, we studied fish diversity patterns in the Mediterranean and their determinants. Towards this objective, we built the first comprehensive database on the spatial distributions of the 619 Mediterranean fish species. We then carried out spatial analyses in order to assess the relative contribution of historical and geometric contingencies as well as environmental influences in shaping fish biodiversity patterns. In a second step, we analyzed the correlates of dispersal success of exotic species and we assessed the spatial congruence with the endemic ichthyofauna within a global warming context. Finally, we modeled the present climatic envelopes of the most vulnerable Mediterranean fish species, i.e. the endemic species. We used those models to project expected spatial distributions of endemic species according to a global warming scenario in order to identify winner versus loser species as well as areas where a strong species turnover would occur.

We showed that geometric constraints, primary production and temperature have an influence on species diversity patterns. It also appeared that the climate and the year of introduction into the Mediterranean are key determinants of the dispersal success of Lessepsian species. Within a global warming context, our results revealed an increasing spatial congruence between endemic and exotic fish faunas and for the latter, deep modifications in their assemblages expected in 2041-2060 and 2070-2099. In sum our results suggest that endemic species undergo a biotic pressure via exotic species and an abiotic pressure via global warming. The additional and potentially the synergetic effect of those pressures is likely to increase endemic species vulnerability.

Keywords : Mediterranean Sea, exotic invasions, endemism, geometric constraints, climatic envelopes, global warming, niche modeling

Remerciements

Les remerciements... leur rédaction est le signe qui ne trompe pas que la thèse est bel et bien terminée... c'est donc avec beaucoup d'émotion et de plaisir que je les écris mais aussi avec le cœur gros...

Je tiens, tout d'abord, à remercier M. Benjamin Planque, Senior Scientist à l'« Institute of Marine Research » (Norvège) et M. Ridha M'rabet, Directeur de l'Institut National des Sciences et Technologies de la Mer (Tunisie) d'avoir accepté de rapporter cette thèse. Accorder de l'intérêt à mon travail est un vrai honneur pour moi.

Je m'adresse, tout d'abord, à Thang Do Chi. Monsieur Do Chi, comme j'ai l'habitude de vous appeler, n'y voyez aucune barrière hiérarchique, le Monsieur est devenu affectif à la longue, les mots ne pourront jamais vous traduire toute ma gratitude et ma reconnaissance. Je n'oublierai jamais ce jour d'août 2005, veille des vacances, où vous avez répondu favorablement à ma candidature spontanée et qui a été le point de départ d'une merveilleuse aventure. Vous avez été plus qu'un directeur de thèse, j'ai trouvé en vous un confident, un ami. Vous côtoyer a non seulement été bénéfique sur le plan scientifique mais aussi sur le plan humain. Votre générosité, votre lucidité et votre sincérité m'ont énormément touchée. Je garde précieusement LE document grâce auquel je vous ai connu : « GIS, applications to marine fisheries ». J'espère sincèrement que nous continuerons à discuter sciences autour de bons petits plats et lors de notre prochain tour de Tunisie.

C'est avec beaucoup d'émotion que je m'adresse à David Mouillot : Chef, tu as été plus qu'un chef ! C'est incontestablement à toi que je dois mon plongeon dans la biogéographie et la modélisation. Un énorme merci pour avoir accepté de détourner la thèse de son plan d'origine et de t'être laisser tenté par les espèces exotiques qui nous ont donné tant de fil à retordre. Merci aussi d'avoir supporté mon caractère si têtu (dont tu es tout de même venu à bout) et de m'avoir si efficacement consolée après les premiers échecs cuisants de nos ébauches de papiers. Tu as été d'une patience, d'une psychologie et d'une pédagogie exemplaires. La pertinence de tes remarques et ta clairvoyance ont fait prendre à cette thèse un tournant passionnant. Tu n'as jamais lésiné sur les moyens ni sur le temps pour valoriser notre travail.

Je n'oublierai jamais ta bonne humeur matinale aux aurores malgré la journée surchargée qui t'attendait, ni les samedis passés à nous triturer le cerveau pour venir à bout d'un modèle récalcitrant. Il est inconcevable pour moi que nous ne continuions pas à travailler ensemble... il nous reste tellement de choses captivantes à publier...

C'est avec la même émotion et la même gratitude que je m'adresse à Mohamed Salah Romdhane : « Si » Mohamed Salah, votre soutien sans faille m'a été plus que vital. C'est grâce à vous que j'ai pu surmonter bon nombre de problèmes administratifs, scientifiques et relationnels. Merci de m'avoir accordé toute votre confiance, de m'avoir aménagé un coin agréable dans le labo, de m'avoir donné votre ordinateur... faire la liste de tout ce que je vous dois serait trop long. Vous avez toujours été à l'écoute et surtout de bon conseil. Comment ne pas vous pas être reconnaissante pour avoir cru en moi et pour m'avoir laissé l'opportunité d'initier les étudiants à la modélisation des niches en m'accordant une totale liberté dans les cours ? Nos discussions tardives après une journée harassante de travail, et le plus souvent sans déjeuner, sont inoubliables. Merci de m'avoir

soutenue et encouragée dans les dernières semaines de thèse. A mon tour, j'espère, vous assister et injecter un nouveau souffle à notre recherche. Vivement un autre dîner avec Thang et David.

Je remercie également Philippe Cury d'avoir fait partie de mon comité de thèse, de m'avoir fait confiance en m'intégrant dans son nouveau projet et pour toutes les discussions instructives que nous avons eues.

C'est avec une infinie reconnaissance que je m'adresse à Jean Antoine Tomasini. Tu ne peux imaginer à quel point c'était agréable de travailler avec toi. Ta rigueur scientifique, ton perfectionnisme et ton abnégation m'ont profondément touchée. Derrière tes airs d'éternel mécontent (que j'adore d'ailleurs) tu caches un cœur d'or. Antoine, tu m'as inculqué beaucoup de choses, scientifiquement parlant et aussi idéologiquement. J'espère sincèrement continuer à travailler avec toi.

Un grand merci à Fabio Carocci qui a officialisé mon contact avec Thang Do Chi. Les deux semaines durant lesquelles je t'ai eu comme professeur à Saragosse ont été inoubliables et décisives. Merci également à Bernardo Basurco de m'avoir permis de rencontrer Fabio.

Je suis plus que reconnaissante à Wilfried Thuiller qui m'a si aimablement fourni son Biomod et avec qui les discussions ont été d'une efficacité redoutable. Ta modestie et tes remarques pertinentes m'ont beaucoup touchée.

Un énorme merci à Samuel Somot, qui s'est très vite passionné pour le sujet, de m'avoir fourni les scénarii de températures. Tu n'as pas hésité à fouiller longuement dans tes données malgré les nombreuses tâches qui t'accaparent. Je t'en suis vraiment reconnaissante.

Merci également à Emmanuel Bosc pour les données de la productivité primaire. Un simple coup de téléphone et tu as été d'une générosité exemplaire.

Je n'oublierai jamais la spontanéité et l'aide de Daniel Golani. Thank you for your cooperation, for the relevant discussions we had, for inviting me to the ECI congress with the leading experts of the exotic species and for giving me the opportunity to participate to your new book. I am very grateful to all what you did for me.

C'est avec la plus grande sincérité que je m'adresse à Evelyne Fleury. Je vous suis plus que reconnaissante pour l'intérêt voire la passion que vous avez eus pour mon travail. Vous m'avez permis d'obtenir une bourse qui outre l'aspect pécuniaire, a une valeur inestimable à mes yeux.

Merci également à Imen Annabi qui a pris le relais sur Evelyne et qui m'a permis de finir cette thèse en beauté.

Merci donc aux SCAC (Services de Coopération et d'Action Culturelle) de l'Ambassade de France en Tunisie ainsi qu'à la Fondation Total pour leur soutien financier.

Je suis très reconnaissante à M. Fethi Ledbi, Directeur de l'INAT, et M. Abdelaziz Mougou, Président de l'IRESA, de m'avoir permis de surmonter les obstacles de la paperasserie administrative lors de la signature de la convention de cotutelle et aussi de m'avoir permis d'exercer ma passion, l'enseignement, dans l'institution à laquelle je dois tout et qui détient une place particulière dans mon cœur, l'INAT.

C'est avec une grande émotion et une reconnaissance infinie que je m'adresse à Zohra Lili Chabâane. Vous avez été un professeur formidable lors de mon cursus universitaire et je vous dois ma passion pour les SIG. Vous êtes l'une des personnes les plus spontanées et les plus honnêtes que j'ai jamais rencontrées. Vous m'avez accordé une confiance aveugle en me confiant tous vos TD SIG et c'est incontestablement à vous que je dois mon contrat à l'INAT. Vous n'avez pas hésité une seconde à ce que je reformule les TD SIG Halieutique à ma façon et en me permettant d'assurer les TD SIG Génie Rural vous m'avez permis de m'ouvrir à un domaine passionnant. Travailler à vos côtés pendant ces trois années de thèse a été un vrai plaisir. J'espère du fond du cœur pouvoir continuer à vous assister.

Un grand merci à Patrice Cayré de m'avoir recommandée et à Brahim Hadad pour ses conseils si précieux.

Un grand merci à Solange, Astrid et Marion toujours prêtes à signer des papiers à la dernière minute. Solange, la table de jardin a changé notre vie, c'était une idée de génie...

Merci à Héla, Monia et Fethi de m'avoir permis de jongler avec mon emploi du temps afin de concilier mes séjours à Montpellier et mes cours à l'INAT. Merci à Hamdi, Sabiha et Rim pour leurs encouragements.

Merci à Amel Jenhani pour son soutien moral, sa bonne humeur et son sourire sincère.

Au tour maintenant des personnes qui ont fait des ces trois années de thèse l'une des périodes de ma vie les plus inoubliables et les plus agréables sur le plan humain :

A François, Docteur R, pour avoir soigné mes scripts malades, pour avoir été d'une gentillesse et d'une patience exemplaires et pour tous ces bons barbecues sous le cerisier. Inutile de te dire que tu es plus que le bienvenu pour m'aider à diffuser la passion des modèles et pour continuer à écrire de beaux papiers.

A Sophie, la plus « sophia » (au vrai sens étymologique du terme) de tous, tu as été une amie formidable, tu m'as ouvert les yeux sur beaucoup de choses. A quand un tour des Cyclades ?

A Delphine, qui sous ses airs d'hyperactivité perpétuelle cache un cœur d'artichaut. Quelles superbes balades au Pic Saint Loup on a fait !

A Sébastien Kiki, pour ses sarcasmes (qui vont me manquer) à table. Je te promets que je serai plus indulgente avec les fruits amorphes ou aux nomenclatures bizarres ! A Claire, pour sa fraîcheur et sa gentillesse.

A Lény, pour aspirer mes restes de midi en feignant d'apprécier les couches hypersalines de nourriture. Tu as compris le coup du gradient de salinité décroissant en profondeur !

A Dorothee, un vrai poème ! A Maud, Camille et Franck qui n'ont pas toujours le temps de manger avec nous à midi. Au Pti' Séb pour se charger des commandes de frites quotidiennes. A Khady, Céline, Eva et Amandine.

A Frédérique, avec qui j'ai partagé le bureau. A Audrey, Jacques, Cathy et Marc.

A tous : les paris sont lancés pour la prochaine course de bateaux... le chef retournera-t-il le sien ?

A Claudia et Patricia, pour ce voyage inoubliable à Istanbul en compagnie de nos hommes.

A Cathalie, pour cet agréable déjeuner dominical sous le parasol.

A Patrick, Pierre et Elodie pour ces merveilleux moments à Dubrovnik.

A Florent, pour le doux parfum montpelliérain qu'il apporte à Tunis.

A Aïda, dont il n'est pas raisonnable de mentionner le surnom ici, pour avoir été ma meilleure amie depuis des années, pour les attaques de Goélands que nous avons essuyé à Chikly, pour cet inoubliable week-end pluvieux à

Barcelone, pour les sueurs froides que tu m'as données lors de ton escapade aux Seychelles, pour les bons moments au cours d'espagnol et surtout pour nous consoler mutuellement la veille de chaque départ arrache-cœur.

A Souhir, Rami, Moez, Leila, Chiheb, Hachem et Emna avec qui j'ai eu peu de temps pour discuter à cause de mes passages en coup de vent entre deux cours.

A tous mes étudiants et particulièrement à Sahar, Yasmine, Abdou, Elyès, Asma et Basma qui ont été mon rayon de soleil.

A mes deux mères de substitution Monique et Micha sans qui ma vie à Montpellier n'aurait pas été la même. Merci Monique pour ces superbes balades dans le sud de la France, Aigues-Mortes, Roquefort, Carcassonne et Saint-Guilhem le Désert n'ont plus de secrets pour moi. Merci Micha pour cette merveilleuse année 2008 que j'ai passée chez vous, je me suis rarement sentie aussi bien, vous êtes d'une sérénité contagieuse !

Aux deux personnes qui ont eu la lourde tâche de m'avoir pour fille (je sais que cela n'a pas été facile tous les jours), de m'armer pour la vie et de m'avoir donné la meilleure éducation qui soit : bien plus que des remerciements pour Papa et Maman.

A ma petite sœur, pas si petite que ça d'ailleurs, pour son soutien et les crises de fou-rire devant les dessins de la semaine.

A mes beaux-parents, pour leurs perpétuels encouragements et leur précieuse aide.

Enfin, last but not least, à mon Sélim qui a supporté mes interminables absences, qui a été d'une patience exemplaire et sur qui j'ai pu compter dans les moments difficiles. Peu d'hommes auraient fait ce que tu as fait. Tu m'as donné une vraie leçon d'altruisme. Ces trois années n'ont fait que renforcer notre relation.

A tous ceux que j'ai pu oublier par mégarde et qui m'ont sûrement épaulée d'une façon ou d'une autre.

*« L'observation et l'étonnement sont les premiers pas
de l'esprit vers la recherche de causes »*

Denis Diderot

LISTE DES FIGURES

Fig.1 Provinces biogéographiques de la Méditerranée

Fig.2 Nombre d'espèces exotiques en Méditerranée en 2005

Fig.3 Evolution de la température selon les différents scénarii de l'IPCC

Fig.I.1 Représentation schématique de l'effet des contraintes géométriques et d'un gradient environnemental sur la richesse spécifique

Fig.I.2 Exemple de calcul des paramètres «intervalle de distribution» et «remplissage» en longitude

Fig.I.3 Proportions p et q pour un point P, centroïde d'une bande latitudinale

Fig.I.4 Proportions r et t pour un point P, centroïde d'une bande longitudinale

Fig.I.5 Proportions p , q , r et t pour un point P, centroïde d'une cellule de la grille

Fig.I.6 Patron de la richesse spécifique totale et de la richesse excluant les espèces exotiques en Méditerranée

Fig.I.7 Patron de la richesse spécifique endémique en Méditerranée

Fig.I.8 Richesses spécifiques empirique et prédites par le modèle de Colwell tel que proposé par Dunn et al. (2006a) et par le modèle de Willig & Lyons (1998) à une dimension, en longitude et en latitude

Fig.I.9 Patron de la richesse spécifique prédit par le modèle de Willig & Lyons (1998) étendu par Bokma et al. (2001) à deux dimensions et appliqué à toute la Méditerranée

Fig.I.10 Patron de la richesse spécifique empirique et prédite par le modèle Willig & Lyons (1998) étendu par Bokma et al. (2001) à deux dimensions pour le groupe excluant les espèces exotiques

Fig.I.11 Patron de la richesse spécifique en longitude et en latitude exprimés en termes de déviation par rapport aux prédictions du MDE (modèle RMCD)

Fig.II.1 Eléments biogéographiques de la Méditerranée et sources d'invasions exotiques

Fig.II.2 Dispersion des 16 espèces Lessepsiennes signalées au moins 3 fois sur la rive nord de la Méditerranée

Fig.II.3 Asymétrie de la dispersion des espèces Lessepsiennes et atlantiques

Fig.II.4 Deux exemples de dispersion d'espèces Lessepsiennes en Méditerranée : *O. petersi*, une espèce tropicale à faible dispersion et *S. luridus*, une espèce subtropicale à forte dispersion

Fig.II.5 Modèle logistique prédisant la probabilité de dispersion des espèces Lessepsiennes en fonction de l'année d'introduction et du « climate match »

- Fig.II.6** Modèle logistique prédisant la probabilité de dispersion des espèces atlantiques en fonction de leurs bathymétries maximales
- Fig.II.7** Cartes de richesse spécifique en espèces Lessepsiennes et atlantiques durant les années 80 et en 2006
- Fig.II.8** Evolution de la température de la Méditerranée, du nombre d'introductions Lessepsiennes par décade et de la moyenne de la latitude maximale des espèces atlantiques
- Fig.II.9** Patrons de distribution de la richesse spécifique exotique durant les années 80 et en 2006 et de la richesse spécifique endémique
- Fig.II.10** Variation de l'intensité de la congruence spatiale entre les espèces endémiques et exotiques
- Fig.II.11** Températures moyennes des eaux de surface en 2000 (en°C)
- Fig.II.12** Exemples de deux poissons Lessepsiens à morphologie particulière
- Fig.II.13** Circulation du courant atlantique en Méditerranée
- Fig.II.14** Productivité primaire mesurée en terme de concentration en chlorophylle pour l'année 1999
- Fig.II.15** Dispersion rapide de *F. commersonii*
-
- Fig.III.1** Procédure de modélisation des niches écologiques conduisant à la projection des aires de distribution face aux modifications des variables climatiques
- Fig.III.2** Partition du jeu de données dans un arbre de régression
- Fig.III.3** Courbe ROC
- Fig.III.4** Cercle des corrélations des températures mensuelles issues de l'ACP
- Fig.III.5** Température moyenne de surface sur le plateau continental au début des années 80, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2090
- Fig.III.6** Performance prédictive des modèles en terme de TSS
- Fig.III.7** Répartition des espèces selon la prévalence
- Fig.III.8** Valeur du TSS en fonction de la prévalence
- Fig.III.9** Distributions observée et prédites de *Didogobius splechnai* selon les différents modèles
- Fig.III.10** Distributions observée et prédites de *Cyclothone pygmaea* selon les différents modèles
- Fig.III.11** Distributions observée et prédites de *Acipenser stellatus* selon les différents modèles
- Fig.III.12** Distributions observée et prédites de *Sphyaena viridensis* selon les différents modèles
- Fig.III.13** Courbes de réponse à la température automnale de *Cyclothone pygmaea* et d'*Acipenser stellatus*
- Fig.III.14** Pertes, gains et catégories de menace vis à vis des espèces à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2090
- Fig.III.15** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Corcyrogobius liechtensteini* et de *Didogobius schlieweni*

- Fig.III.16** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Lipophrys adriaticus* et de *Pomatoschistus pictus*
- Fig.III.17** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Buenia affinis* et de *Gobius fallax*
- Fig.III.18** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Speleogobius trigloides* et de *Gymnamodytes cicerelus*
- Fig.III.19** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Gobius geniporus* et de *Lepadogaster lepadogaster*
- Fig.III.20** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Platichthys luscus* et de *Arnoglossus kessleri*
- Fig.III.21** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Dasyatis tortonesei* et de *Cyclothone pygmaea*
- Fig.III.22** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Solea aegyptiaca* et de *Paralepis coregonoides*
- Fig.III.23** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Panturichthys fowleri* et de *Didogobius splechnai*
- Fig.III.24** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Lipophrys nigriceps* et de *Pomatoschistus canestrinii*
- Fig.III.25** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Gobius ater* et de *Panturichthys fowleri*
- Fig.III.26** Distribution actuelle, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099 de *Didogobius bentuvii* et de *Sphyraena viridensis*
- Fig.III.27** Richesse spécifique endémique au début des années 80, à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099
- Fig.III.28** Pertes et gains d'espèces à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099
- Fig.III.29** Taux de « Turnover » à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099
- Fig.III.30** Distribution des aires marines protégées en Méditerranée

N.B. Pour des raisons de visibilité, les dimensions du Canal de Suez ont été augmentées et ne sont donc pas à l'échelle des cartes

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU I.1 Répartition des espèces selon leurs intervalles de distribution

TABLEAU I.2 Résultats des régressions entre les richesses empirique et prédite par les modèles MDE de Colwell tel que proposé par Dunn et al. (2006a) (CRMD) et de Willig & Lyons (1998) (WL) selon le gradient longitudinal

TABLEAU I.3 Résultats des régressions entre les richesses empirique et prédite par les modèles MDE de Colwell tel que proposé par Dunn et al. (2006a) (CRMD) et de Willig & Lyons (1998) (WL) selon le gradient latitudinal

TABLEAU I.4 Coefficients standardisés pour les 6 variables prédictives utilisées pour modéliser les patrons de richesse spécifique avec deux modèles : modèle ordinaire non spatial des moindres carrés (OLS) et modèle spatial autorégressif (SAR_{err})

TABLEAU II.1 Liste des espèces Lessepsiennes

TABLEAU II.2 Liste des espèces atlantiques

TABLEAU II.3 Tests Chi-deux et Kruskal-Wallis de l'effet des variables prédictives sur la dispersion des espèces Lessepsiennes

TABLEAU II.4 Paramètres du modèle de régression logistique liant le succès de la dispersion des espèces Lessepsiennes au « climate match » et à l'année d'introduction

TABLEAU II.5 Tests Chi-deux et Kruskal-Wallis de l'effet des variables prédictives sur la dispersion des espèces atlantiques

TABLEAU II.6 Paramètres du modèle de régression logistique liant le succès de dispersion des espèces atlantiques à la bathymétrie

TABLEAU III.1 Matrice de confusion

TABLEAU III.2 Echelle de pertinence des modèles en fonction des trois critères les plus utilisés (AUC, Kappa, TSS)

TABLEAU III.3 Moyenne du TSS, toutes espèces confondues

TABLEAU III.4 TSS moyen par modèle et par type de fragmentation

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	16
1. <i>Aperçu historique et biogéographique.....</i>	17
2. <i>La Méditerranée : un réceptacle d'espèces exotiques.....</i>	18
3. <i>La Méditerranée : une mer sous influence globale.....</i>	20
4. <i>Réchauffement global, biologie et macroécologie.....</i>	22
5. <i>Questionnements.....</i>	23
6. <i>Objectifs.....</i>	24
CHAPITRE I EFFETS DES CONTINGENCES HISTORIQUES ET GEOMETRIQUES ET DES INFLUENCES ENVIRONNEMENTALES SUR LES PATRONS DE DIVERSITE ICTHYOLOGIQUE.....	27
I. INTRODUCTION.....	28
II. MATERIELS ET METHODES.....	33
II.1 <i>Compilation des données et groupes d'espèces étudiés.....</i>	33
II.2 <i>Modèles du Mid-Domain Effect.....</i>	35
II.2.1 <i>Modèles à une dimension.....</i>	35
II.2.2 <i>Modèles à deux dimensions.....</i>	37
II.2.3 <i>Puissance prédictive du MDE et autocorrélation spatiale.....</i>	39
II.3 <i>Modèles de régression.....</i>	40
II.3.1 <i>Variables prédictives.....</i>	40
II.3.2 <i>Modélisation non spatiale.....</i>	41
II.3.3 <i>Modélisation spatiale.....</i>	42
II.3.4 <i>Sélection des variables prédictives et évaluation des modèles.....</i>	43
III. RESULTATS.....	44
III.1 <i>Patrons de richesse spécifique en Méditerranée.....</i>	44
III.2 <i>Analyse uni-dimensionnelle.....</i>	46
III.3 <i>Le MDE à deux dimensions.....</i>	50
III.3.1 <i>Analyse bi-dimensionnelle.....</i>	50
III.3.2 <i>Analyse régressive.....</i>	51
IV. DISCUSSION.....	53
IV.1 <i>Patrons uni-dimensionnels et contingences historiques.....</i>	53
IV.2 <i>Particularités dues aux espèces exotiques.....</i>	55
IV.3 <i>Patrons bi-dimensionnels et déviations par rapports aux prédictions du MDE.....</i>	56
V. CONCLUSION.....	58
CHAPITRE II DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE L'ICHTYOFAUNE EXOTIQUE ET CONGRUENCE AVEC L'ICHTYOFAUNE ENDEMIQUE.....	59
I. INTRODUCTION.....	60
II. MATERIEL ET METHODES.....	67
II.1 <i>Variables écologiques liées à la dispersion des espèces exotiques.....</i>	67
II.1.1 <i>Liste des espèces et taux de dispersion.....</i>	67
II.1.2 <i>Variables écologiques.....</i>	70
II.1.3 <i>Analyses statistiques.....</i>	73
II.2 <i>Etude de la congruence entre l'ichtyofaune exotique et endémique.....</i>	74
II.2.1 <i>Dynamique des introductions.....</i>	74
II.2.1.1 <i>Reconstitution de la dynamique historique des espèces.....</i>	74
II.2.1.2 <i>Reconstitution de l'évolution historique de la température.....</i>	75

II.2.2 Dynamique de la congruence spatiale	76
III. RESULTATS	77
III.1 Listes des espèces exotiques.....	77
III.2 Taux de dispersion	81
III.3 Variables environnementales liées à la dispersion.....	84
III.3.1 Espèces Lessepsiennes	84
III.3.2 Espèces atlantiques.....	87
III.4 Réchauffement global et congruence entre espèces exotiques et endémiques.....	88
III.5 Dynamique des introductions.....	89
III.6 Dynamique de la congruence spatiale	90
IV. DISCUSSION	93
IV.1 Etude de la dispersion	93
IV.1.1 Taux de dispersion	93
IV.1.2 Variables corrélées à la dispersion.....	94
IV.1.3 Particularités de l'étude des espèces exotiques.....	99
IV.2 Réchauffement global et congruence entre les espèces exotiques et endémiques.	102
V. CONCLUSION	104

CHAPITRE III MODELISATION DES ENVELOPPES CLIMATIQUES DES ESPECES ENDEMIQUES ET PROJECTIONS DES AIRES DE DISTRIBUTION DANS UN CONTEXTE DE RECHAUFFEMENT GLOBAL 106

I. INTRODUCTION	107
II. MODELISATION DES ENVELOPPES CLIMATIQUES.....	113
II.1 Types de modèles.....	113
II.1.1 Les régressions multiples.....	114
II.1.2 Les arbres de régression	115
II.1.3 Les analyses discriminantes.....	116
II.1.4 Autres modèles	117
II.2 Choix des modèles	118
III. EVALUATION DES MODELES	119
III.1 Calibration et évaluation	119
III.2 Facteurs influençant la performance des modèles.....	122
III.3 Projections des enveloppes climatiques.....	122
IV. MATERIEL ET METHODES	124
IV.1 Choix des espèces.....	124
IV.2 Choix des variables climatiques.....	125
IV.2.1 Climat actuel	126
IV.2.2 Climat futur	127
IV.3 Modélisation.....	128
IV.3.1 Prédications des aires de distribution actuelles : calibration et évaluation des modèles.....	128
IV.3.2 Projections des aires de distribution selon les scenarii climatiques.....	129
IV.4 Etude de la vulnérabilité des espèces.....	130
V. RESULTATS	131
V.1 Choix des variables explicatives.....	131
V.2. Climat présent et climat futur	132
V.3 Prédications.....	134
V.3.1 Constat général	134
V.3.2 Performance par prévalence et fragmentation.....	135

V.4 Projections	142
V.4.1 Constat général	142
V.4.2 Espèces perdantes	143
V.4.3 Espèces gagnantes	152
V.4.4 Espèces à faible prévalence	156
V.4.5 Richesse spécifique totale et remplacement d'espèces	160
VI. DISCUSSION	164
VI.1 Qualité des prédictions.....	164
VI.2 Vulnérabilité des espèces endémiques face au réchauffement global.....	164
VI.3 Améliorations des modèles	168
VII. CONCLUSION	170
CONCLUSION.....	172
1. Récapitulatifs des principaux résultats	173
2. Perspectives.....	176
2.1 Mieux comprendre et prédire les invasions Lessepsiennes.....	176
2.2 Impact du réchauffement sur la pêche et les pêcheries : couplage avec les modèles trophiques	178
2.3 Une approche fonctionnelle	179
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	181
ANNEXES.....	214

Introduction

1. Aperçu historique et biogéographique

La mer Méditerranée est située sous des latitudes tempérées de l'hémisphère boréal. C'est une mer semi-fermée bordée par trois continents (Europe, Asie, Afrique) et dont la profondeur moyenne est de 1500m (la profondeur maximale est de 5000m et se trouve en mer Ionienne). Une estimation grossière révèle que plus de 8500 espèces macroscopiques peuplent la Méditerranée (soit 4 à 18% des espèces marines dans le monde), ce qui est considérable sachant que la surface de la Méditerranée n'est que de 0,82% de la surface de l'océan mondial et que son volume n'en représente que 0,32% (Bianchi & Morri 2000, Quignard & Tomasini 2000). Cette forte biodiversité est expliquée par son histoire paléogéographique et géologique particulière qui a engendré différentes provinces biogéographiques (Fig.1).

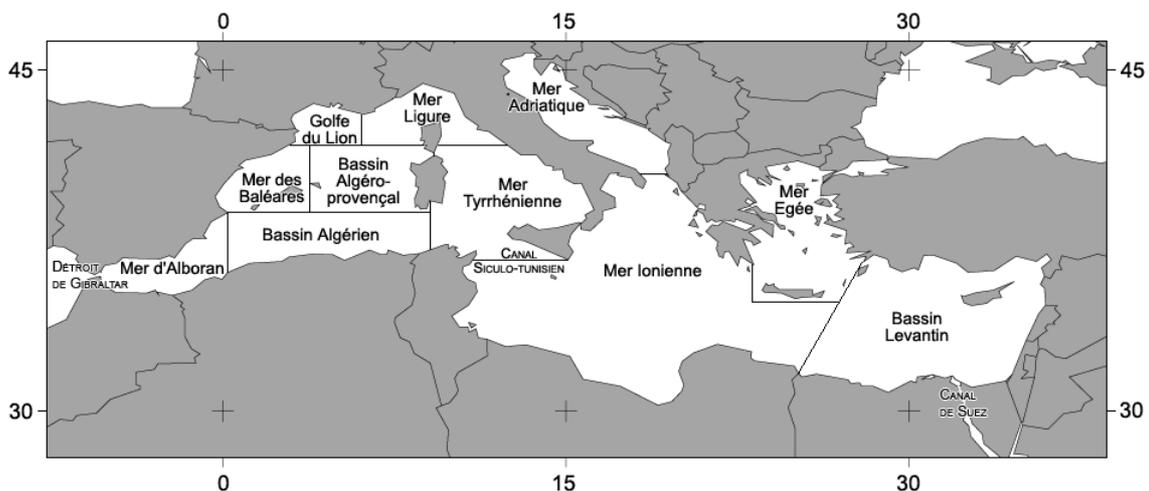


Fig.1 Provinces biogéographiques de la Méditerranée (d'après Bosc et al. 2004)

La mer Méditerranée est en effet un vestige de la Tethys, une mer reliant l'océan Atlantique à l'océan Indo-pacifique durant le Crétacé. A cette époque, la Tethys abritait une faune plutôt thermophile similaire à ce que l'on trouve actuellement dans l'océan Indien. Durant l'orogénèse du Miocène (10 millions d'années), l'isthme de Suez, nouvellement formé, obtura la connexion entre la Méditerranée et l'océan Indo-pacifique. Dans un second temps, vers la fin du Miocène (6 millions d'années), la connexion avec l'océan Atlantique se ferma aussi : la mer Méditerranée devint ainsi une mer complètement fermée. Ensuite, une évaporation intense l'assécha sévèrement, c'est la « crise messinienne » durant laquelle la dessiccation entraîna la disparition de plusieurs taxons. Certaines espèces de faible profondeur survécurent dans quelques plans d'eau rémanents, évitant ainsi l'extinction (Bouchet & Taviani 1992),

mais globalement la biodiversité méditerranéenne fut sévèrement réduite jusqu'au Pliocène (5 millions d'années) durant lequel l'ouverture du détroit de Gibraltar remit en eau la totalité du bassin méditerranéen.

Qualifié de « berceau des civilisations », la Méditerranée a été intensivement étudiée depuis le 15^{ème} siècle durant lequel les naturalistes, particulièrement français et italiens, ont porté un intérêt croissant aux organismes marins. Mais bien avant eux, les Grecs se sont déjà penchés sur le sujet depuis l'antiquité.

Différentes études modernes ont tenté de recenser les espèces macroscopiques en Méditerranée, particulièrement les poissons : les plus célèbres sont la base de données Medifaune de Fredj et al. (1987), les fiches d'identification de la FAO (Fisher et al. 1987) et les volumes du FNAM (Fishes of the Northern Atlantic and the Mediterranean, Whitehead et al. 1986). Toutefois, les études macroécologiques et biogéographiques portant sur la totalité de la Méditerranée et visant à expliquer la diversité biologique en fonction des facteurs environnementaux et historiques sont inexistantes.

2. La Méditerranée : un réceptacle d'espèces exotiques

Depuis la réouverture du détroit de Gibraltar il y a 5 millions d'années, l'Atlantique n'a cessé d'alimenter la Méditerranée en faune et en flore selon l'alternance des glaciations. En conséquence, la diversité du bassin occidental de la Méditerranée est très similaire à celle de l'Atlantique (Quignard & Tomasini 2000, Bianchi & Morri 2000, Emig & Geistdoerfer 2004). De la même manière que l'Atlantique a alimenté en espèces le bassin occidental de la Méditerranée, le bassin oriental a quant à lui accueilli des espèces d'origine Indo-pacifique ayant migré de la Mer Rouge via le Canal de Suez (e.g. George & Athanassiou 1967, Golani 2000, Golani 2005). La jonction de la Méditerranée avec la Mer Rouge d'un côté et avec l'Océan Atlantique de l'autre, permet donc un flux d'espèces exotiques agissant comme une « pompe à diversité » (Quignard & Tomasini 2000).

Contrairement au détroit de Gibraltar qui est une ouverture naturelle, le Canal de Suez est un édifice artificiel creusé en 1869 par l'architecte français Ferdinand de Lesseps afin d'éviter aux navires ralliant l'Asie de contourner le continent africain. Le Canal de Suez est à l'origine

d'un phénomène que l'on peut assimiler à une expérimentation de grande envergure, les migrations Lessepsiennes, en référence au nom de l'architecte à l'origine du Canal de Suez. Le Canal de Suez, comme le Canal de Panama, offre une opportunité, rare et unique, d'explorer la structure des communautés à une échelle globale et dans des conditions réelles et de s'affranchir ainsi des expérimentations en mésocosme à structure simplifiée et frontières imposées (Ricklefs 2004).

Le Canal de Suez et le détroit de Gibraltar sont donc deux déversoirs d'espèces exotiques ; la Méditerranée a en effet été identifiée comme étant le plus grand réceptacle d'espèces exotiques au monde avec en moyenne l'introduction d'une nouvelle espèce (tous taxons confondus) par mois durant les 5 dernières années (Streftaris et al. 2005). Le phénomène concerne aussi bien les poissons, que le plancton, les crustacés, les mollusques, les algues ... etc. En 2005, Straftaris et al. ont recensé 615 espèces exotiques en Méditerranée dont 60% appartiennent au zoobenthos (Fig.2). A ce jour, 125 espèces de poissons exotiques sont recensées en Méditerranée, 63 d'entre elles proviennent de la Mer Rouge, les 62 autres sont d'origine atlantique (Ben Rais Lasram & Mouillot 2008).

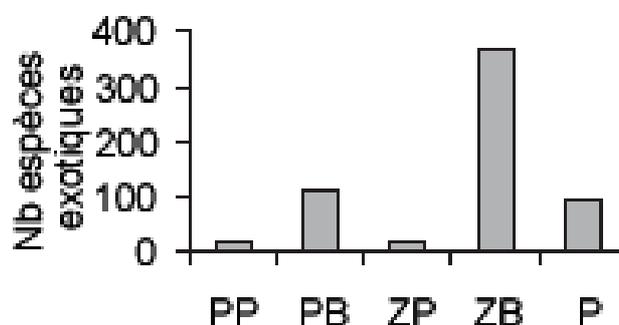


Fig.2 Nombre d'espèces exotiques en Méditerranée en 2005 (d'après Streftaris et al. 2005)
 PP : phytoplancton, PB : phytobenthos, ZP : zooplancton, ZB : zoobenthos, P : poissons

Les invasions exotiques ont été reconnues comme un des principaux dangers menaçant la biodiversité (Galil 2007) en concurrençant les espèces natives, en introduisant de nouveaux pathogènes, en modifiant la structure de la chaîne alimentaire etc ... (Libralato et al. 2002, Roemer et al. 2002, Olden et al. 2006). Même si un lien direct entre les invasions des espèces exotiques et la réduction des espèces natives n'a pas encore été démontré en Méditerranée, il est évident que les espèces exotiques peuvent mettre en péril les espèces Méditerranéennes car elles étendent de plus en plus leurs aires de distribution. Certaines espèces Lessepsiennes ont

en effet déjà atteint le bassin occidental de la Méditerranée : c'est le cas par exemple de *Fistularia commersonii* qui a été identifiée en Sardaigne par Pais et al. en 2007.

3. La Méditerranée : une mer sous influence globale

Au-delà des échanges « biologiques » avec les mers et les océans voisins, la Méditerranée est sous l'influence de nombreux forçages physiques : l'eau Atlantique, plus froide et moins salée que l'eau méditerranéenne, pénètre par le détroit de Gibraltar et s'écoule le long des côtes en un circuit cyclonique (Lacombe et Tchernia 1972). Le Rhône, le Pô, l'Ebre et le Nil, principaux fleuves du pourtour méditerranéen, la Mer Noire et la Mer Rouge déversent aussi leurs eaux aux caractéristiques différentes de celles de la Méditerranée (Somot et al. 2006). Ces apports d'eau conjugués à l'action des vents rendent la distribution de la température très hétérogène en Méditerranée, ce qui a une incidence directe sur la distribution des espèces : les espèces thermophiles sont principalement situées dans le bassin oriental et sur la rive sud où les températures sont plus élevées que la moyenne tandis que les espèces d'eau froide se retrouvent dans le bassin occidental et sur la rive nord (Theocharis et al. 1993).

Comme pour le reste du monde, la Méditerranée subit les effets du « réchauffement global » ou du « changement global » ou encore des « changements climatiques ». Les trois dénominations existent et désignent le même phénomène : le « réchauffement global » ou les « changements climatiques » se manifestent par une augmentation de la température planétaire ce qui a pour conséquence de modifier le régime des pluies, l'activité cyclonique, la circulation thermohaline etc... d'où le terme de « changement global ». L'histoire du climat de la terre a été marquée par l'alternance de périodes froides et glacières avec des périodes plus chaudes appelées « optimum » (Folland et al. 1990, Ciesla 1997). Le changement climatique est donc un phénomène naturel dû aux facteurs naturels tels que l'activité géologique et astronomique. En revanche, le réchauffement contemporain est anormal et est attribué à l'augmentation de l'émission des gaz à effet de serre en relation notamment avec celle de l'utilisation des combustibles fossiles.

Le réchauffement du climat est maintenant sans équivoque, la terre s'est réchauffée approximativement de 0,6°C durant les 100 dernières années (Walther et al. 2002) et il est

prévu que les températures continuent à augmenter. Le panel intergouvernemental chargé de l'étude des changements climatiques (IPCC) a révélé dans son rapport de 2007 que, de 1995 à 2006, 11 années comptent parmi les 12 années les plus chaudes depuis 1850 et que la tendance au réchauffement des 50 dernières années ($0,13^{\circ}\text{C}$ ($0,10$ à $0,16^{\circ}\text{C}$)) est deux fois supérieure à celle des 100 dernières années. L'augmentation totale de température entre 1850-1899 et 2001-2005 est de $0,76^{\circ}\text{C}$ ($0,57$ à $0,95^{\circ}\text{C}$). L'IPCC a aussi révélé qu'une augmentation de $0,1^{\circ}\text{C}$ par décennie pour les 20 prochaines années surviendrait même si les émissions de gaz à effet de serre sont maintenues constantes et au niveau de celles de l'année 2000 (Fig.3).

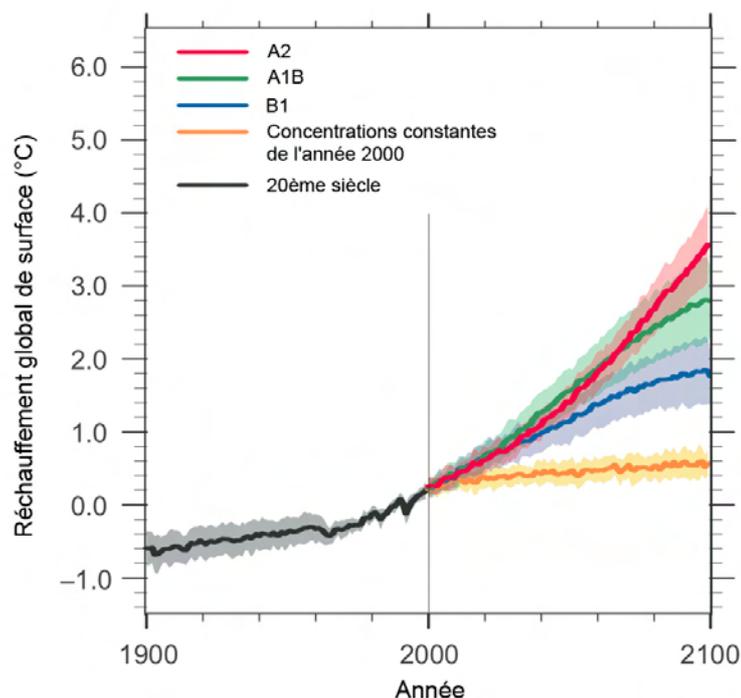


Fig.3 Evolution de la température selon les différents scénarii de l'IPCC (IPCC 2007)

- Les scénarii A1 décrivent un monde à croissance économique rapide, un pic de population à la moitié du siècle, l'introduction de nouvelles technologies plus efficaces, l'accroissement des interactions culturelles et la diminution des écarts des capitaux entre régions. Les scénarii A1 englobent 3 cas : le scénario A1F1 décrivant une utilisation intensive des énergies fossiles ; le scénario A1T décrivant un délaissement des énergies fossiles ; le scénario A1B décrivant un équilibre entre toutes les sources d'énergie.
- Les scénarii A2 décrivent un monde très hétérogène avec une préservation des identités locales et un accroissement continu des populations.
- Les scénarii B1 décrivent une croissance des populations similaire aux scénarii A1, une économie orientée vers les services et l'information, l'introduction de technologies propres mais l'absence d'initiatives climatiques supplémentaires.
- Les scénarii B2 décrivent une population croissante mais moindre que celles des scénarii A2, un développement économique intermédiaire, un changement de technologie moins rapide et diversifié que les scénarii B1 et A1. Les scénarii B2 sont orientés vers la protection de l'environnement et l'équité sociale mais uniquement à échelle régionale.

En Méditerranée une tendance nette au réchauffement a déjà été observée depuis plusieurs décades, aussi bien en surface qu'en profondeur. Ainsi, depuis les années 70, la température a augmenté de 1,1°C en surface et 0,7°C à 80 mètres de profondeur (Salat & Pascual 2002). En étudiant l'évolution de la température des eaux méditerranéennes et en la comparant aux températures d'une période référence (1961-1990), Marullo et al. (2007) ont distingué trois grandes périodes : avant 1940 où les anomalies étaient inférieures de 0,5°C à 1°C par rapport à la période de référence, entre 1945 et 1990 où les anomalies oscillent entre -0,1°C à 0,3°C et après 1990 où une augmentation continue apparaît.

En utilisant un modèle réaliste basé sur le scénario A2 de l'IPCC (Fig.3), Somot et al. (2006) prédisent une augmentation de la température et de la salinité des eaux méditerranéennes de 3,1°C et 0,48psu pour 2099.

4. Réchauffement global, biologie et macroécologie

La température de l'eau a une influence majeure et directe sur la reproduction, le recrutement, la physiologie, la croissance et le comportement des animaux poïkilothermes tels que les poissons (Stephens et al. 1988, Hill & Magnuson 1990, Lloret & Ratz 2000, Ratz & Lloret 2005). Les différents patrons de distributions exhibés par les poissons marins et d'eau douce et leurs préférences pour une certaine gamme de températures montrent que la structure thermique des masses d'eaux détermine l'extension des habitats (Murawski 1993). En effet, la température affecte la biogéographie des poissons via les seuils de tolérance physiologique (McFarlane et al. 2000, Reid et al. 2001, Genner et al. 2004).

Le réchauffement global a donc un impact direct et évident sur la distribution géographique des espèces. Il a en effet été considéré responsable de l'extinction des espèces et de leurs migrations vers les hautes latitudes (Parmesan & Yohe 2003, Perry et al. 2005, Hickling et al. 2005).

Dans l'Atlantique Nord par exemple, une augmentation de l'abondance et une extension de l'aire de distribution des espèces venant du sud ont été observées et mises en relation avec le réchauffement des eaux (Beare et al. 2004, Oviatt 2004, Perry et al. 2005). En Mer du Nord, le réchauffement a provoqué l'augmentation de l'abondance des espèces thermophiles de petite taille, ce qui pourrait avoir des conséquences négatives à cause des modifications dans

la structure des chaînes alimentaires et donc du flux d'énergie (Hiddink & Hofstede 2008). Henderson (2007) a prédit qu'une augmentation de 2°C augmenterait la richesse spécifique du Canal de Bristol (Angleterre) de 10% en espèces venues du sud.

Parallèlement, en Méditerranée, plusieurs auteurs ont signalé des changements dans la composition spécifique des régions les plus froides par l'apparition de plus en plus fréquente d'espèces thermophiles (Francour et al. 1994, Astraldi et al. 1995, Bianchi & Morri 2000, Dulčić & Grbec 2000, Sabatés et al. 2006). L'impact du réchauffement dans cette mer semi-fermée à fort taux d'endémisme est d'autant plus crucial qu'elle est sujette aux invasions des espèces exotiques qui n'y auraient jamais pénétré naturellement sans le creusement du Canal de Suez. On peut ainsi s'attendre à ce que les zones où les températures sont traditionnellement fraîches, gagnent des espèces thermophiles et, en contrepartie, perdent des espèces à affinité « eaux froides ».

5. Questionnements

Nous pouvons alors nous interroger sur l'impact du réchauffement des eaux sur les espèces exotiques : comme ailleurs dans le monde, la Méditerranée n'est-elle pas dans une phase d'enrichissement en espèces venant du sud ? En d'autres termes, les espèces Lessepsiennes et les espèces atlantiques provenant de latitudes plus basses que la Méditerranée ne sont-elles pas favorisées par l'augmentation de la température des eaux ?

Par ailleurs, il est aussi légitime de s'interroger sur le déterminisme des invasions, c'est-à-dire sur les traits d'histoire de vie et les traits fonctionnels assurant le succès des invasions de certaines espèces exotiques.

Les espèces endémiques qui confèrent à la Méditerranée le caractère particulier de « hotspot » d'endémisme (8,8% d'après Quignard & Tomasini), sont donc menacées par les espèces exotiques et nous pouvons aisément imaginer que si ces dernières sont favorisées par le réchauffement des eaux, elles étendront leurs aires de distribution au détriment des espèces endémiques. Une autre question fondamentale se pose donc : quelle sera la distribution de l'ichtyofaune endémique méditerranéenne en réponse au réchauffement climatique ?

Pour tenter de répondre à cette interrogation, il est évident qu'il est impossible de mener des observations et des expérimentations à l'échelle de la Méditerranée compte tenu du temps et des moyens nécessaires. L'alternative est donc d'avoir recours à la modélisation des habitats

ou des niches qui a pris un essor récent en écologie, en biogéographie et en évolution (e.g. Olden & Jackson 2002, Thuiller 2003a, Araujo et al. 2006a, Gritti et al. 2006, Leathwick et al. 2006, Beaumont et al. 2007).

Ces modèles, qui cherchent à encapsuler la niche écologique des espèces en se basant sur des combinaisons de différentes variables du milieu, servent d'abord à prédire la distribution actuelle des espèces, ensuite à la projeter dans le futur selon un scénario donné dans le contexte du réchauffement global.

La température étant un facteur décisif et influent en milieu marin (e.g. Currie et al. 2004, Ibarz et al. 2007, Sonin et al. 2007, Ben Rais Lasram et al. 2008a), elle peut être utilisée comme variable prédictive dans les modèles de niches qui peuvent être appelés dans ce cas modèles d'enveloppe climatique.

Il est aussi essentiel de nous interroger sur le changement des assemblages régionaux de poissons : quelles seront les espèces perdantes et gagnantes en termes d'aire de distribution à la moitié et à la fin du XXI^{ème} siècle ? Quelles seront les régions de la Méditerranée qui seront les plus affectées par les pertes ou les gains d'espèces ? A quel taux de « turnover » d'espèces devons nous nous attendre ?

Parmi les espèces perdantes, combien seront classées sur la liste rouge de l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) ? Quelles seront les espèces les plus menacées et celles qui risquent de s'éteindre ?

Avant d'étudier la dynamique des espèces exotiques et de modéliser les enveloppes climatiques des espèces endémiques, il serait intéressant d'explorer les patrons de richesse spécifique en Méditerranée et de déterminer les facteurs environnementaux qui les régissent.

6. Objectifs

La mer Méditerranée est donc le siège de deux phénomènes agissant à grande échelle spatiale et temporelle : le réchauffement global et les invasions exotiques, le deuxième étant favorisé par le premier. C'est à l'étude de ces phénomènes agissant conjointement que cette thèse a été consacrée. Elle est articulée autour de trois principaux axes, ayant défini les chapitres et fait l'objet de un ou de plusieurs articles présentés en annexes :

- Nous avons tout d'abord exploré les patrons de la richesse spécifique actuelle en Méditerranée et testé s'ils sont simplement dus aux contraintes géographiques liées au caractère semi-fermé du bassin ou bien aux contingences historiques et aux facteurs environnementaux. En effet, Colwell & Hurtt (1994) ont montré l'importance de tester la contribution du « Mid Domain Effect » (MDE) dans l'explication des patrons de la richesse spécifique dans un domaine donné. Nous avons donc analysé les déviations de la richesse spécifique par rapport aux prédictions du MDE en fonction des facteurs environnementaux.

Ce chapitre a fait l'objet d'un article intitulé accepté dans « Marine Ecology Progress Series » : Ben Rais Lasram F., Guilhaumon F. & Mouillot D. (2008) Fish diversity patterns in the Mediterranean Sea: deviations from a mid-domain model. Marine Ecology Progress Series (accepté).

- Nous nous sommes ensuite intéressés aux invasions exotiques en Méditerranée en explorant les déterminants (traits) favorables aux invasions, l'impact du réchauffement des eaux sur les introductions et la congruence spatiale qui en résulte entre les espèces endémiques et les espèces exotiques.

Ce chapitre a fait l'objet de trois articles :

- Ben Rais Lasram F., Tomasini J.A., Guilhaumon F., Romdhane M.S., Do Chi T. & Mouillot D. (2008) Ecological correlates of dispersal success in Lessepsian fishes. Marine Ecology Progress Series 363: 273–286
- Ben Rais Lasram F., Tomasini J.A., Romdhane M.S., Do Chi T. & Mouillot D. (2008) Historical colonization of the Mediterranean Sea by Atlantic fishes: do biological traits matter? *Hydrobiologia* 607:51–62 DOI 10.1007/s10750-008-9366-4
- Ben Rais Lasram F. & Mouillot D (2008) Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. *Biological Invasions* DOI 10.1007/s10530-008-9284-4

- Enfin, nous avons utilisé 7 modèles d'enveloppes climatiques afin de prédire les aires de distribution actuelles des poissons endémiques méditerranéens, de les projeter aux horizons 2041-2060 et 2070-2099 selon un scénario réaliste de réchauffement global et de déterminer la rotation d'espèces (« turnover »), les espèces gagnantes et les

espèces perdantes -en termes d'aire de distribution- à ces dates. Un article est en cours de rédaction sur ce sujet.

Chapitre I

Effets des contingences historiques et géométriques et des influences environnementales sur les patrons de diversité ichtyologique

I. Introduction

Le niveau de biodiversité dans les assemblages d'espèces a des répercussions directes sur les processus écosystémiques tels que la productivité, la résilience ou la résistance aux invasions (Kinzig et al. 2002) mais aussi sur le bien-être humain (e.g. Fuller et al. 2007). Sa préservation est donc une des préoccupations majeures en écologie et en biologie de la conservation. Ainsi, la grande majorité des programmes d'aménagement et de protection de la nature sont basés sur les « hotspots » de biodiversité (Roberts et al. 2002). Pourtant, dans un monde constamment transformé par les activités humaines, on devrait promouvoir des approches basées sur les processus afin d'anticiper l'évolution de la biodiversité en fonction du changement global. L'anticipation et la prédiction des niveaux de biodiversité sous le changement global nécessitent la détermination des facteurs expliquant la distribution de la diversité biologique.

Diverses études ont démontré le rôle de différents facteurs dans la structuration des assemblages et des patrons spatiaux de distribution des espèces marines tels que la bathymétrie, la salinité, la température, l'habitat et l'histoire biogéographique (Mahon & Smith 1989, Bianchi 1992, Perry et al. 1994, Auster et al. 1995, Demestre et al. 2000, Menge 2000, Tonn et al. 1990, Huston 1999, Bellwood et al. 2005) mais aucun consensus concernant les mécanismes sous-jacents conditionnant la distribution de la diversité spécifique n'existe jusqu'à présent. Ceci est particulièrement vrai pour l'environnement marin qui souffre d'un manque manifeste de connaissances dans des domaines émergents tels que la macroécologie. Ceci est en partie dû au manque de données de base mais aussi à un manque d'investigations et de théories expliquant la distribution de la biodiversité marine aux grandes échelles. On peut néanmoins citer Connolly et al. (2003) et Gray (2002) qui ont déjà décrit les patrons de richesse spécifique à grande échelle et examiné les facteurs expliquant de tels patrons chez les poissons récifaux et les coraux, respectivement.

Les fondements de la distribution de la diversité ichtyologique en Méditerranée méritent une attention particulière due à l'importance de la conservation de ce « hotspot » mondial (4 à 18% des espèces marines connues et 8,8% d'endémisme selon Quignard & Tomasini (2000)) sous l'influence d'une pression humaine croissante. Le détroit de Gibraltar, qui a permis la pénétration d'une faune et d'une flore Atlantiques depuis 5 millions d'années, et le Canal de

Suez, qui a initié le flux des espèces Lessepsiennes depuis 1869 (Ben Rais Lasram et al. 2008a et b, Ben Rais Lasram & Mouillot 2008), sont considérés comme étant les principaux vecteurs de diversité en Méditerranée (Quignard & Tomasini 2000). Comme la majorité des groupes faunistiques (e.g. Danovaro et al. 2008), la richesse spécifique en poissons est supposée suivre un déclin d'ouest en est (Quignard & Tomasini 2000). Néanmoins, aucune étude n'a encore exploré les mécanismes expliquant la distribution spatiale de la richesse ichtyologique à l'échelle de la Méditerranée et celles se limitant à une zone déterminée du bassin n'aboutissent pas à un consensus clair (e.g. Estrada 1996, Maravelias et al 2007a, Maravelias et al 2007b, Maravelias et al 2007c). De plus, aucune étude macroécologique englobant la totalité des espèces de poissons et testant l'influence simultanée des différents facteurs n'a été menée. Ainsi, nous proposons dans ce chapitre de modéliser l'influence des facteurs environnementaux, géographiques et historiques sur la biodiversité ichtyologique à partir d'une nouvelle base de données représentant la distribution de la richesse spécifique en Méditerranée.

Pour divers biomes, plusieurs facteurs expliquant la distribution de la richesse spécifique ont été proposés tels que, par exemple, la productivité et l'énergie (Currie 1991), le climat (Kerr et al. 1998) et l'hétérogénéité de l'habitat (Kerr et al. 2001), avec une absence de consensus quant à la contribution relative de chacun d'eux. Les deux principaux facteurs influençant la richesse spécifique en milieu aquatique sont la productivité primaire et la température (Currie et al. 2004). La productivité primaire limite, par cascade trophique, l'énergie dans la chaîne alimentaire, la croissance des populations et donc la richesse spécifique, c'est l'hypothèse « énergie-richesse » (Srivastava & Lawton 1998). La température, quant à elle, est directement liée à l'énergie requise par les poissons afin de maintenir leur métabolisme, d'éviter les limitations de taille et de se reproduire (Ibarz et al. 2007, Sonin et al. 2007, Planque et al. 2007) ; c'est l'hypothèse dite de « tolérance physiologique ». Cependant, les facteurs environnementaux ne sont pas les uniques déterminants de la richesse spécifique : les contingences historiques, paléogéographiques et même purement géométriques peuvent présenter des explications alternatives (Heads 2005, Storch et al. 2006).

Toutes ces hypothèses incluant les variables environnementales comme des prédicateurs de la richesse spécifique émettent implicitement l'hypothèse que la richesse spécifique serait partout similaire en l'absence de variations environnementales. Colwell & Hurtt (1994) ont remis en doute l'hypothèse de base de l'influence des facteurs environnementaux et ont

proposé que la géométrie d'un domaine biogéographique revêt une importance majeure dans l'explication des patrons de richesse spécifique alors que les variables environnementales seraient d'une importance secondaire. En effet, l'une des théories les plus intrigantes et aussi les plus controversées qui a été proposée pour expliquer la distribution spatiale de la richesse spécifique est le « Mid Domain Effect » (MDE), littéralement « effet du milieu du domaine ». Contrairement aux théories écologiques classiques, le MDE suggère que les contraintes géométriques s'exerçant sur la distribution spatiale des espèces peuvent créer un patron de richesse en l'absence de tout gradient environnemental direct (Colwell & Hurtt 1994, Willig & Lyons 1998, Colwell & Lees 2000, Jetz & Rahbek 2001, Bokma et al. 2001). Les contraintes géométriques sont des frontières physiques agissant comme des barrières à la dispersion (Colwell & Hurtt 1994). En d'autres termes, lorsque les intervalles de distribution des espèces sont placés au hasard dans un domaine, un pic de richesse spécifique apparaît forcément au milieu de ce domaine comme conséquence du chevauchement des intervalles (Fig.I.1). Le patron de richesse ainsi obtenu a une allure parabolique (Colwell & Hurtt 1994, Colwell & Lees 2000) sans l'effet d'aucun facteur environnemental, biologique ou historique. Malgré la controverse entourant cette théorie, le MDE est considéré comme une hypothèse parcimonieuse dans le sens où elle est considérée comme un modèle nul pour explorer les patrons de richesse spécifique avant d'étudier l'influence des variables environnementales (Hawkins & Diniz Filho 2002, Colwell et al. 2004).

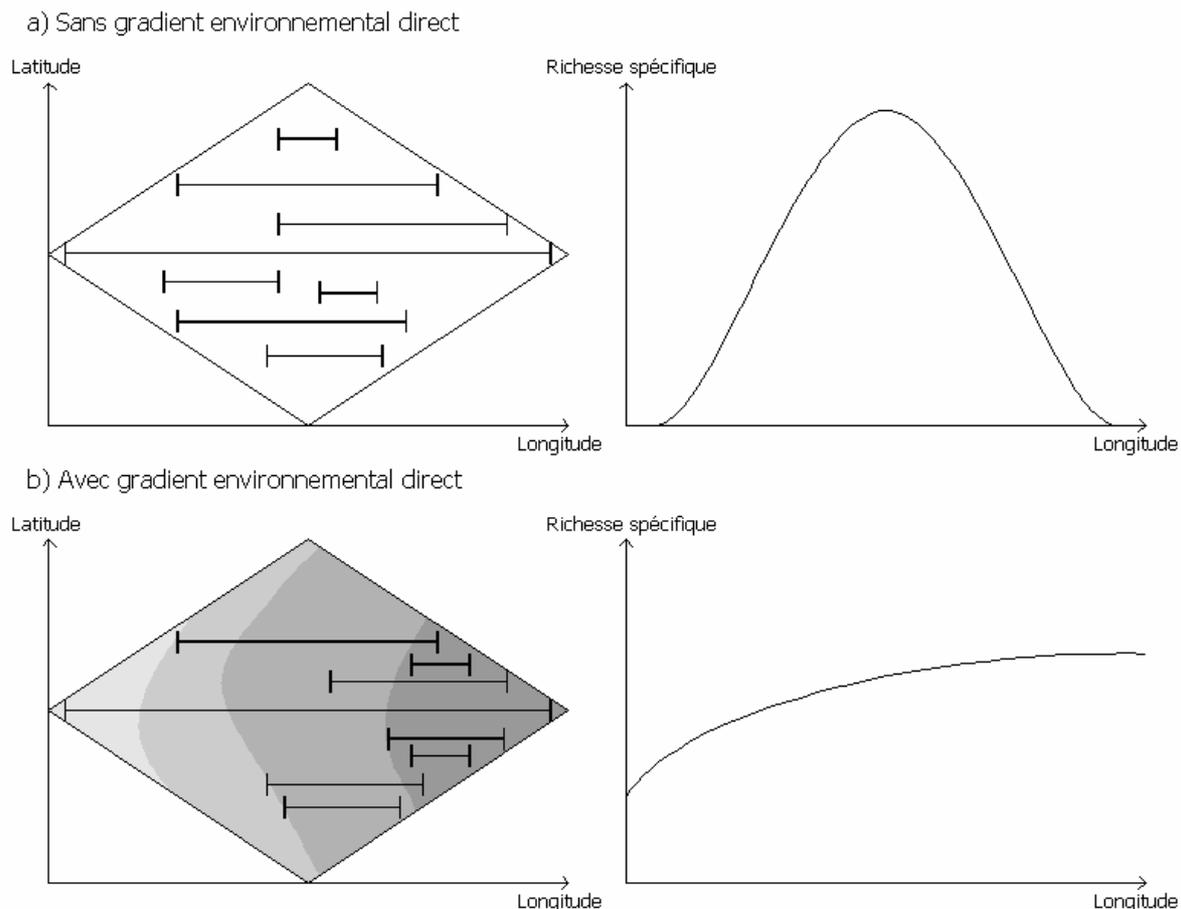


Fig.1.1 Représentation schématique de l'effet des contraintes géométriques et d'un gradient environnemental sur la richesse spécifique. Le losange représente un domaine délimité par des frontières physiques et les segments représentent les intervalles de distributions des espèces. a) En l'absence de tout gradient environnemental, les intervalles sont distribués au hasard dans le domaine, les contraintes géométriques matérialisées par les frontières physiques provoquent un pic de richesse au milieu du domaine, se traduisant par une courbe unimodale : c'est le MDE. b) Lorsqu'un gradient environnemental existe (représenté par un dégradé de gris), les intervalles ne sont plus distribués au hasard dans le domaine.

A l'origine, le MDE a été décrit par Colwell & Hurtt (1994) dans le contexte du gradient latitudinal de diversité. Une myriade de modèles nuls a été ensuite proposée afin de tester les prédictions du MDE à une dimension. En effet, les études relatives au MDE se sont particulièrement intéressées aux gradients latitudinaux (Willig & Lyons 1998, Koleff & Gaston 2001, Romdal et al. 2005), altitudinaux (Sanchez Cordero 2001, Sanders 2002, McCain 2004) et bathymétriques (Pineda & Caswell 1998, Kendall & Haedrich 2006). Les espèces étant distribuées aussi bien latitudinalement que longitudinalement, des modèles à deux dimensions ont aussi été développés (Bokma et al. 2001, Jetz & Rahbek 2001, Hawkins & Diniz Filho 2002, Diniz Filho et al. 2002, Rangel & Diniz Filho 2004). En général, comme

démonstré par Colwell et al. (2004), les preuves de l'importance du MDE par rapport aux influences environnementales restent rares. En effet, certaines études revendiquent l'effet prépondérant des contraintes géométriques sur les patrons de richesse spécifique (e.g. Willig & Lyons 1998, Jetz & Rahbek 2001) tandis que d'autres ont échoué à le démontrer (e.g. Hawkins & Diniz Filho 2002, Kerr et al. 2006). Finalement, l'effet MDE n'est pas une explication universelle des patrons de richesse spécifique mais il est suffisamment important pour ne pas être négligé en biogéographie au même titre que les variables habituellement avancées comme étant explicatives (température, productivité, etc...).

En comparaison avec d'autres taxons, les patrons de richesse ichthyologique n'ont été que faiblement explorés à la lumière du MDE (Bellwood et al. 2005, Kendall & Haedrich 2006 sont parmi les rares études à ce sujet), particulièrement le long d'un gradient longitudinal (mais voir Hughes et al. 2002, Connolly et al. 2003). Dans cette étude, nous soutenons que la mer Méditerranée est l'archétype du domaine géographique dans lequel nous pouvons nous attendre à observer un MDE tout comme ce fut le cas pour la biodiversité continentale sur l'île de Madagascar (Kerr et al. 2006). En effet, la Méditerranée est une mer semi-fermée bordée par trois continents (l'Europe, l'Afrique et l'Asie) constituant des contraintes géométriques, et abritant un grand nombre d'espèces de poissons endémiques. De plus, cette mer est divisée en deux principaux bassins, le bassin occidental et le bassin oriental séparés par le Canal Siculo-tunisien où les espèces des deux bassins peuvent se rencontrer produisant ainsi un « pic » de richesse spécifique en accord avec les prédictions du MDE (Fig.I.1). Dans ce contexte, la question que l'on doit donc se poser n'est pas de savoir si le MDE explique, à lui tout seul, les patrons de richesse spécifique, mais plutôt quelle est sa contribution à expliquer ces patrons et si sa prise en compte dans une analyse macroécologique améliore la compréhension de la distribution spatiale de la biodiversité ichthyologique.

Dans cette étude, nous présentons une analyse des patrons de diversité en Méditerranée et de leurs déterminants potentiels. A cet effet, nous avons construit la première base de données exhaustive concernant les distributions géographiques des 619 espèces de poissons en Méditerranée. Nous avons ensuite mené des analyses unidimensionnelles et bidimensionnelles afin de déterminer la part relative du MDE dans l'explication des patrons de diversité et d'identifier les autres déterminants historiques, paléogéographiques et environnementaux.

II. Matériels et méthodes

II.1 Compilation des données et groupes d'espèces étudiés

Nous avons créé une nouvelle base de données comprenant les aires de distributions géographiques de la totalité des espèces de poissons connues en Méditerranée, y compris les espèces exotiques pénétrant par le Canal de Suez et le Déroit de Gibraltar, en utilisant un logiciel SIG (Systèmes d'Information Géographique) (ArcView3.3 par ESRI). Les données concernant les espèces exotiques ont été compilées en mettant à jour la liste de l'Atlas de la CIESM (Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée) (Golani et al. 2002) et celle de Quignard & Tomasini (2000). Pour toutes les autres espèces, les données ont été compilées à partir de l'atlas du FNAM (Fishes of the Northern Atlantic and Mediterranean) (Whitehead et al. 1986) qui est à ce jour la seule source fiable et exhaustive fournissant des données sur la distribution spatiale des poissons en Méditerranée. Des bases de données résultant de prospections plus récentes existent : elles sont le fruit des campagnes MEDITS mais elles ont l'inconvénient de ne concerner que le plateau continental du nord de la Méditerranée (Gaertner et al. 2007).

La base de données contient ainsi les aires de distribution de chaque espèce numérisées sous forme de polygones, les espèces étant au nombre de 619 (79 endémiques, 125 exotiques et 415 ni endémiques, ni exotiques). Les polygones ont ensuite été superposés sur une grille couvrant toute la Méditerranée dont les mailles font $0,1^\circ$ de longitude x $0,1^\circ$ de latitude afin de calculer la richesse spécifique par cellule à deux dimensions. A une dimension et en longitude, les polygones ont été superposés sur une grille faite de bandes de $0,1^\circ$ de longitude ; et à une dimension et en latitude, ils ont été superposés sur une grille faite de bandes de $0,1^\circ$ de latitude. Nous avons choisi un maillage fin afin de ne pas surestimer la richesse spécifique par cellule ou par bande, particulièrement celle des espèces exotiques dont les signalements sont souvent très précis (exemples : *Siganus luridus* signalé à $38^\circ 09' 220N$ $14^\circ 46' 449E$ par Castriota & Andaloro (2004), *Cheilopogon furcatus* signalé à $33^\circ 35' N$ $11^\circ 14' E$ par Ben Souissi et al. (2005) et *Lagocephalus sceleratus* signalé à $37^\circ 09' N$ $28^\circ 16' E$ par Akyol et al. (2005)). Utiliser une grille plus grossière causerait l'inflation de la richesse spécifique ; le choix d'une résolution de $0,1^\circ$ est donc un compromis entre la dimension macroécologique de cette étude et les localisations précises de certaines espèces.

Selon Colwell & Hurt (1994) et Jetz & Rahbek (2001), il est plus probable d'observer un MDE pour les espèces endémiques que pour les autres car elles sont en équilibre et ont atteint leur distribution définitive. Au contraire, les espèces exotiques sont supposées ne pas avoir atteint leur équilibre comme l'attestent leurs modifications rapides d'aires de distribution (Ben Rais Lasram et al. 2008a et b). Nous avons donc comparé les prédictions des modèles pour trois groupes d'espèces : la totalité des espèces, les endémiques seules et la totalité des espèces excepté les exotiques.

Il a été aussi argumenté que les espèces dont les aires de distribution géographique sont très étendues sont plus influencées par les contraintes géométriques que celles dont les aires sont petites (Colwell & Lees 2000, Jetz & Rahbek 2001, Dunn et al. 2006b). En effet, il est logique que si toutes les espèces ont un intervalle de distribution supérieur à la moitié de l'extension totale du domaine dans lequel elles sont présentes, la majorité des distributions se chevaucheront forcément au milieu du domaine qui exhibera ainsi un pic de richesse spécifique (Fig.I.1). En conséquence, nous avons classé les espèces selon l'étendue de leur aire de distribution suivant la classification de Hawkins & Diniz Filho (2002) : espèces à petit intervalle (<25% de l'étendue longitudinale de la Méditerranée pour le modèle longitudinal et <25% de l'étendue latitudinale de la Méditerranée pour le modèle latitudinal), espèces à intervalle intermédiaire (entre 25 et 50% de l'étendue longitudinale de la Méditerranée pour le modèle longitudinal et entre 25 et 50% de l'étendue latitudinale de la Méditerranée pour le modèle latitudinal) et espèces à large intervalle (>50% de l'étendue longitudinale de la Méditerranée pour le modèle longitudinal et >50% de l'étendue latitudinale de la Méditerranée pour le modèle latitudinal). Nous avons ensuite comparé les prédictions des modèles pour chaque catégorie séparément.

II.2 Modèles du Mid-Domain Effect

II.2.1 Modèles à une dimension

Les patrons empiriques de la richesse spécifique à une dimension (gradient longitudinal puis latitudinal) ont été comparés aux prédictions de deux modèles nuls, celui de Colwell (2006) et celui de Willig & Lyons (1998).

Tout d'abord, nous avons utilisé le logiciel RangeModel vers.5 de Colwell (2006) tel que proposé par Dunn et al. (2006a) afin de générer des distributions d'espèces simulées à une dimension et ainsi calculer la richesse spécifique prédite par le MDE. L'avantage du nouveau modèle de Dunn et al. (2006a) est la prise en compte de la fragmentation de la distribution. En effet, ignorer cette fragmentation conduit à la surestimation de la richesse et donc à l'inflation du MDE (Grytnes & Vetaas 2002). Nous avons appelé ce modèle RMCD (RangeModel de Colwell tel que proposé par Dunn et al. (2006a)).

Nous avons divisé la Méditerranée en 423 bandes longitudinales de $0,1^\circ$ de longitude et 156 bandes latitudinales de $0,1^\circ$ de latitude et nous avons tenu compte de la fragmentation de la distribution. En effet, RMCD nécessite, pour chaque espèce, deux données d'entrée : l'étendue de l'intervalle de distribution total de l'espèce (sans tenir compte si la distribution est interrompue entre les extrémités ou non) et le « remplissage » qui permet de prendre en compte la fragmentation. L'intervalle de distribution longitudinal (ou latitudinal) est mesuré par le nombre de bandes de $0,1^\circ$ entre les longitudes (ou latitudes) extrêmes où l'espèce est présente sans tenir compte du nombre de bandes inoccupées. Le « remplissage » quant à lui correspond au nombre de bandes dans lesquelles l'espèce est présente (Dunn et al. 2006a) (Fig.I.2).

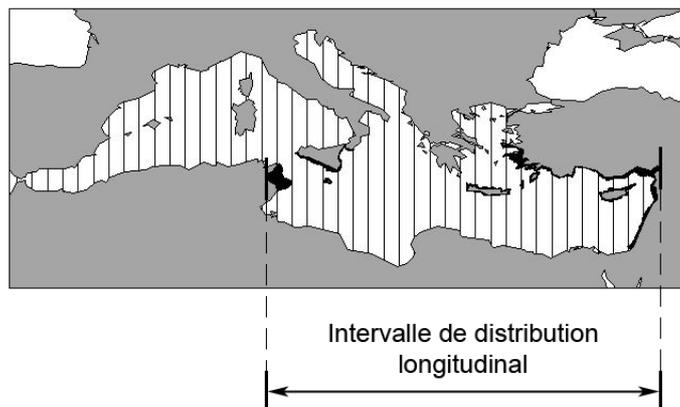


Fig.I.2 Exemple de calcul des paramètres «intervalle de distribution» et «remplissage» en longitude : l'intervalle de distribution de cette espèce est de 26 bandes, le remplissage est de 19

RangeModel permet de placer les espèces au hasard dans le domaine tout en maintenant leurs intervalles de distribution et en les contraignant par les limites du domaine (Dunn et al. 2006a). Nous avons importé l'intervalle et le remplissage pour chacune des 619 espèces dans RangeModel et nous les avons randomisés 1000 fois afin de générer les patrons de richesse spécifique longitudinaux et latitudinaux qui pourraient être observés si les distributions géographiques des espèces étaient distribuées au hasard dans le domaine.

Nous avons aussi utilisé un autre modèle nul, celui de Willig & Lyons (1998). Dans la version latitudinale à une dimension de ce modèle, la richesse spécifique en un point P (une bande de $0,1^\circ$ dans notre cas) est fonction de ses distances au point le plus au nord et au point le plus au sud du domaine, définies en termes de proportions p et q (Fig.I.3). La richesse spécifique prédite en P est fournie par $2pqS$ où S est la richesse spécifique totale sur le domaine avec :

$$p = \frac{lat_{\max} - lat_P}{Ext_{lat}} \text{ et } q = \frac{lat_P - lat_{\min}}{Ext_{lat}}, \text{ } lat_{\max} \text{ étant la latitude extrême la plus au nord de la}$$

Méditerranée, lat_{\min} la latitude extrême la plus au sud de la Méditerranée, lat_P latitude du point P et $Ext_{lat} = lat_{\max} - lat_{\min}$.

Avec le modèle $2pqS$ (où $p+q=1$), les bandes extrêmes auront les proportions p et q les plus faibles, donc les richesses spécifiques simulées les plus faibles. A l'opposé, les bandes centrales présenteront les proportions p et q les plus élevées, donc les richesses spécifiques prédites les plus élevées.

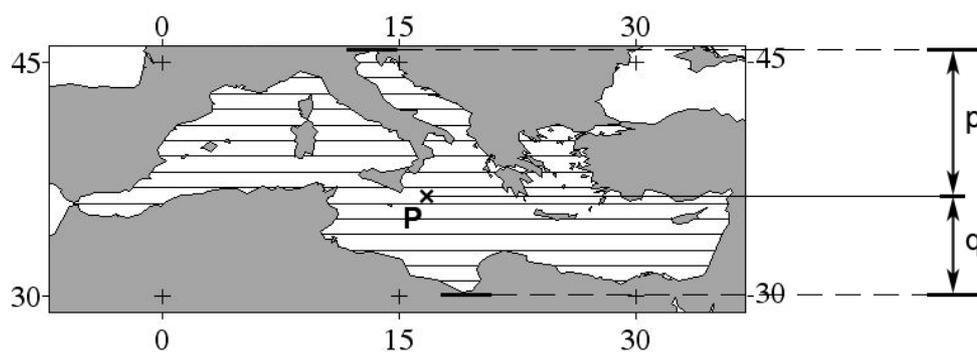


Fig.I.3 Proportions p et q pour un point P , centroïde d'une bande latitudinale

Avec ce modèle, désigné par WL (Willig & Lyons 1998), nous avons testé la relation entre la richesse empirique et la richesse prédite $2pqS$. Nous avons aussi adapté ce modèle latitudinal à la longitude où la richesse spécifique en un point P est fonction de ses distances aux points

les plus à l'est et à l'ouest du domaine, définies en termes de proportions r et t (Fig.I.4). La richesse prédite en P est fournie par $2rtS$ avec :

$$t = \frac{long_{max} - long_P}{Ext_{long}} \text{ et } r = \frac{long_P - long_{min}}{Ext_{long}}, \text{ } long_{max} \text{ étant la longitude extrême la plus à l'est}$$

de la Méditerranée, $long_{min}$ la longitude extrême la plus à l'ouest de la Méditerranée, $long_P$ la longitude du point P et $Ext_{long} = long_{max} - long_{min}$.

Comme pour le modèle latitudinal, dans le modèle longitudinal $2rtS$ (où $r+t=1$) les bandes extrêmes auront les proportions r et t les plus faibles, donc les richesses spécifiques simulées les plus faibles. A l'opposé, les bandes centrales présenteront les proportions r et t les plus élevées, donc les richesses spécifiques prédites les plus élevées.

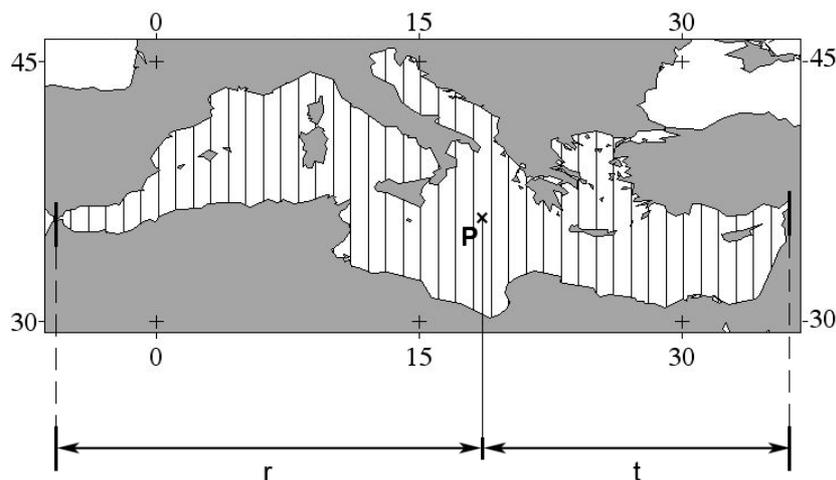


Fig.I.4 Proportions r et t pour un point P , centroïde d'une bande longitudinale

II.2.2 Modèles à deux dimensions

La distribution spatiale des espèces s'opère en deux dimensions. Nous avons donc exploré le patron de distribution de la richesse spécifique en Méditerranée en utilisant le modèle MDE à deux dimensions de Willig & Lyons (1998) étendu par Bokma et al. (2001). La richesse spécifique sous MDE en un point P (une cellule de $0,1^\circ$ de longitude x $0,1^\circ$ de latitude dans ce cas) devient une fonction de ses distances aux 4 points respectivement les plus au nord, au sud, à l'ouest et à l'est du bassin Méditerranéen. Pour chaque cellule, les proportions p , q , r et t ont été calculées par rapport aux barrières continentales absolues (Fig.I.5). Nous n'avons pas

en effet considéré les positions par rapport aux barrières continentales immédiates dans le but de réduire les pics de richesse dans les baies et les golfes. En effet, comme mentionné par Hawkins & Diniz Filho (2002), si nous considérons les frontières immédiates, les zones semi-fermées telles que l'Adriatique auraient une richesse spécifique prédite élevée puisque les proportions p , q , r et t seraient affectées aux bordures les plus proches et non aux bordures du domaine entier. On prédirait donc une très forte diversité pour toutes les zones semi-closes alors que nous voulons tester un MDE à l'échelle de la Méditerranée dans son ensemble.

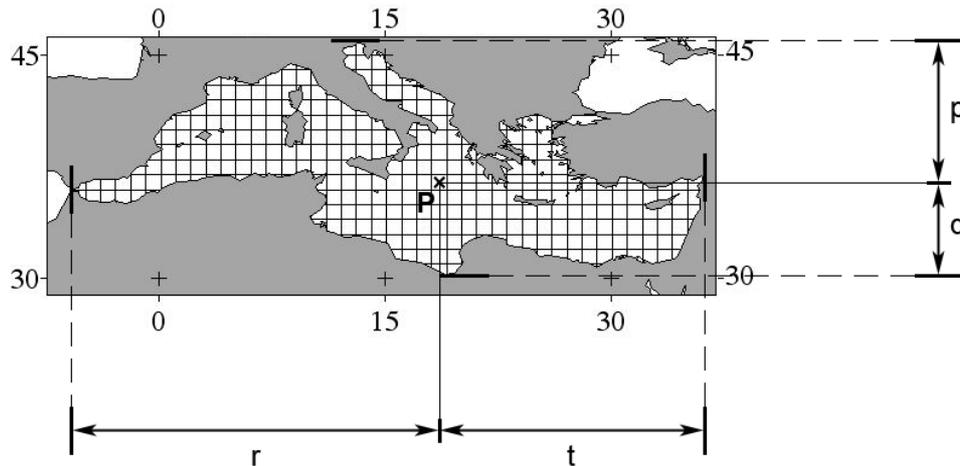


Fig.I.5 Proportions p , q , r et t pour un point P, centroïde d'une cellule de la grille

La grille sur laquelle nous avons travaillé contient 27019 cellules et couvre tout le bassin méditerranéen. Or 75% des espèces méditerranéennes sont côtières, c'est à dire ne vivant pas au-delà de la limite du plateau continental. Au-delà du plateau continental la richesse spécifique diminue ; y étudier le MDE n'est donc pas pertinent puisque les cellules situées en pleine mer et au centre de la Méditerranée présenteront moins d'espèces observées. Nous avons donc extrait de ces 27019 cellules un sous-ensemble de 8005 cellules correspondant à la limite des 200m de profondeur. Nous avons ensuite appliqué le modèle de Willig & Lyons (1998) étendu par Bokma et al. (2001) uniquement à ces cellules pour tester le MDE sur le plateau continental.

II.2.3 Puissance prédictive du MDE et autocorrélation spatiale

La puissance prédictive du MDE peut être estimée par le coefficient de régression R^2 entre la richesse empirique et la richesse prédite par les modèles (Diniz Filho et al. 2002, Rangel & Diniz Filho 2004). Cependant, les tests adéquats de ces régressions doivent tenir compte de la dépendance spatiale des données (bandes ou cellules) : les observations de zones proches géographiquement tendent à être plus similaires (présenter des valeurs de variables semblables) que celles de zones choisies au hasard : les données sont autocorrélées spatialement (Legendre 1993). Ce phénomène d'autocorrélation spatiale est très fréquent en écologie. On peut distinguer deux types d'autocorrélation spatiale : l'autocorrélation endogène et l'autocorrélation exogène. L'autocorrélation endogène est inhérente à la variable d'intérêt (en l'occurrence, la richesse spécifique), c'est-à-dire que le patron de distribution est généré par des facteurs intrinsèques (dispersion, spéciation, reproduction). L'autocorrélation exogène, quant à elle, est induite par des processus externes et indépendants de la variable d'intérêt qui sont généralement des facteurs environnementaux structurés spatialement (e.g. la température).

Du fait de la présence d'autocorrélation spatiale dans la plupart des études en macroécologie, l'utilisation du nombre de bandes ou de cellules afin de déterminer le nombre de degrés de liberté associé au test du coefficient de régression est incorrecte (mais effectué par défaut dans de nombreuses études). Nous avons donc eu recours à une alternative : nous avons ajusté le nombre de degrés de liberté du test R^2 selon l'approche initiée par Clifford et al. (1989) et développée par Dutilleul (1993). La correction prend en compte le patron observé dans l'autocorrélation spatiale pour calculer le nombre effectif de degrés de liberté. Plus les données sont autocorrélées et plus le nombre de degrés de liberté est réduit. Cette méthode a été implémentée dans le logiciel SAM 3.0 (Spatial Analysis in Macroecology) disponible par le lien www.ecoevol.ufg.br/sam (Rangel et al. 2006).

II.3 Modèles de régression

II.3.1 Variables prédictives

La température de surface de la Méditerranée est connue pour être très hétérogène avec un bassin oriental plus chaud que le bassin occidental. Il a été montré que ces différences peuvent limiter la dispersion des espèces (e.g. Ben Rais Lasram et al. 2008a) et plus généralement que le climat contraint la richesse spécifique à grande échelle (Currie et al. 2004). Nous avons donc inclus dans notre modèle prédictif de la richesse spécifique les températures de surface moyenne, maximale et minimale comme variables. Tout d'abord, nous avons récupéré une grille hebdomadaire de températures de surface disponible via le serveur météorologique NOMADS (National Operational Model Archive and Distribution System Meteorological Data Server) du Centre National des Données Climatiques NCDC (National Climatic Data Center) de la NOAA (US National Oceanic and Atmospheric Administration) (www.osdpd.noaa.gov/PSB/EPS/SST/al_climo_mon.html) disponible à une résolution de 1°. Ces températures ont été interpolées à la résolution de 0,1° pour permettre l'adéquation avec nos données ichtyologiques en utilisant un « krigeage ordinaire ». Le « krigeage » est une méthode d'interpolation géostatistique basée sur la modélisation de la relation entre la covariance et la distance géographique entre observations : le variogramme. Le modèle de variogramme à été choisi dans la famille de fonction de corrélation de Matérn (Matérn 1960) grâce à une procédure de sélection de modèle basée sur la théorie de l'information (critère AIC). La méthode du « krigeage » utilise les résultats de la modélisation du variogramme pour sélectionner et donner un poids aux observations utilisées pour la prédiction de la variable d'intérêt. Le « krigeage » est dit ordinaire lorsque la moyenne de la variable d'intérêt est considérée comme inconnue (Diggle & Ribeiro 2007).

Ensuite, nous avons moyenné les températures « krigées » sur la période 1998-2002 (c.f ci dessous) afin d'obtenir les 12 températures mensuelles ainsi que le minimum et le maximum absolu, soit 14 valeurs de température au total.

La Méditerranée est aussi caractérisée par un fort gradient de productivité primaire décroissant du bassin nord-ouest plus riche (350-450 mgC.m⁻²d⁻¹ selon Moutin & Raimbault (2002)) vers le bassin oriental oligotrophe (150 mgC.m⁻²d⁻¹ Turley et al. (2000)). La productivité primaire fournit l'énergie nécessaire aux niveaux trophiques supérieurs. L'hypothèse de la relation entre l'énergie et la richesse suggère donc que la productivité

primaire est l'un des facteurs conditionnant les populations qui peuvent être maintenues (Mittelbach et al. 2001). Dans notre modèle, nous avons considéré la concentration de la chlorophylle en surface comme mesure de la productivité primaire. Les données de productivité primaire nous ont été fournies par Bosc et al. (2004) qui ont utilisé le capteur de la couleur de l'océan SeaWiFS (Seaviewing Wide Field-of-view Sensor) afin d'estimer la concentration en chlorophylle des couches de surface. Les calculs sont basés sur les prédictions de Antoine & Morel (1996) moyennées sur la période 1998-2002. Comme ce fut le cas pour la température de surface, les données de productivité primaire ont été interpolées via un « krigeage ordinaire » (Diggle & Ribeiro 2007) pour générer des cartes à la même résolution de 0,1°. Les données de productivité primaire n'étant disponibles que pour la période 1998-2002, les températures utilisées correspondent aussi à cette période.

Comme dans la plupart des études macroécologiques, les contingences historiques sont susceptibles d'influencer les patrons de diversité (Bianchi & Morri 2000, Gaudant 2002, Hawkins et al. 2005). En effet, la réouverture du détroit de Gibraltar à la fin du Pliocène (il y a 5 millions d'années) et l'édification du Canal de Suez en 1869 ont joué un rôle majeur dans la distribution de la diversité ichthyologique en Méditerranée (e.g. Danovaro et al. 2008, Gaertner et al. 2007). Par conséquent, nous avons introduit les distances à ces sources de diversité comme variables prédictives. Ces distances ont été calculées grâce au logiciel SIG (Arcview 3.3) : pour chaque cellule, la distance à la bordure continentale la plus proche a été mesurée et ajoutée à la distance séparant le point d'intersection avec le continent du détroit de Gibraltar et du Canal de Suez, et ceci le long du trait de côte.

II.3.2 Modélisation non spatiale

Etant donné le débat qui entoure la pertinence du MDE (e.g. Colwell et al. 2004), ses prédictions peuvent être incluses ou non dans la construction de modèles multi-prédictifs pour les patrons de diversité.

Si le MDE n'est pas pris en compte, le modèle OLS (Ordinary Least Squares) multi-prédictif de régression est : $Y_{obs} = X\beta + \varepsilon$ (Eq. 1)

où Y_{obs} est la richesse spécifique observée en une cellule, β est le vecteur de coefficients associés au prédicteurs X et ε les résidus spatialement indépendants et identiquement distribués.

En revanche, lorsque le MDE est pris en compte, ses prédictions peuvent être incorporées de deux manières (Currie & Kerr 2008):

(i) Le MDE est considéré comme un modèle nul et ses prédictions peuvent être éliminées des patrons observés avant de tester l'effet des facteurs environnementaux (e.g. Connolly et al. 2003). Ceci revient à modéliser la déviation par rapport aux prédictions du MDE (Y_D) après avoir constitué une nouvelle variable $Y_D = Y_{obs} - Y_{MDE}$ où Y_{MDE} est la richesse spécifique prédite par le MDE en une cellule. Le modèle de régression multi-prédictif devient donc : $Y_D = X\beta + \varepsilon$ (Eq. 2)

(ii) Le MDE est utilisé comme une variable prédictive à part entière comme les variables environnementales ou historiques. L'importance relative de chaque prédicteur est estimée simultanément dans le même modèle (e.g. Bellwood et al. 2005) : $Y_{obs} = X\beta + \delta Y_{MDE} + \varepsilon$ (Eq.3) où δ est le coefficient associé aux prédictions du MDE.

Etant donné que la Méditerranée représente la situation archétypale où l'on peut observer un MDE et dans le but d'éviter les interprétations problématiques des coefficients des modèles associés à la colinéarité potentielle entre le MDE et les autres variables prédictives (Currie & Kerr 2008), nous avons fait le choix d'utiliser le modèle décrit par l'équation 2. Nous avons ainsi considéré le MDE comme un modèle nul et nous avons construit un modèle multi-prédictif afin d'expliquer les déviations de la richesse spécifique par rapport aux prédictions du MDE et ce, en utilisant des variables environnementales et historiques.

II.3.3 Modélisation spatiale

Etant donné que l'autocorrélation spatiale est problématique dans les régressions classiques qui nécessitent des erreurs indépendamment distribuées, nous avons cherché à savoir si l'utilisation de modèles de régression spatiale améliorent les analyses. Plus précisément, nous avons utilisé des modèles autorégressifs simultanés (SAR, Simultaneous Auto Regressive models) qui incorporent la structure de l'autocorrélation spatiale dans les données. Il existe plusieurs modèles SAR proposés en bibliographie. En se basant sur l'analyse comparative effectuée par Kissling & Carl (2008), nous avons décidé d'implémenter un modèle où l'autocorrélation spatiale (aussi bien endogène qu'exogène) est intégrée dans l'erreur (modèle

désigné par SAR_{err}) car il constitue la forme la plus fiable des SAR tenant compte de l'autocorrélation spatiale. Le modèle SAR_{err} complète le modèle OLS par un terme $AW\omega$ capturant aussi bien l'autocorrélation endogène qu'exogène (Kissling & Carl 2008) pour la richesse spécifique ou la déviation par rapport aux prédictions du MDE :

$$Y_{obs} = X\beta + AW\omega + \varepsilon \text{ (Eq. 4) et } Y_D = X\beta + AW\omega + \varepsilon \text{ (Eq. 5)}$$

Où A est le coefficient d'autoregression spatiale, W la matrice de voisinage indiquant les relations spatiales entre les observations (exprimées en termes de richesse spécifique ou de déviations par rapport aux prédictions du MDE pour chaque cellule) et ω le terme d'erreur spatialement dépendant.

La modélisation spatiale a été menée en utilisant la librairie « spdep » de l'environnement de programmation statistique R (R Development Core Team 2007).

II.3.4 Sélection des variables prédictives et évaluation des modèles

Nous avons implémenté les modèles OLS et SAR_{err} aussi bien pour la richesse spécifique observée (Y_{obs} , équations 1 et 4) que pour les déviations par rapport aux prédictions du MDE (Y_D , équations 2 et 5), et ceci pour les trois groupes d'espèces (groupe incluant toutes les espèces, groupe excluant les exotiques et groupe des endémiques), pour un total de 12 modèles. Pour les modèles de régression non spatiaux, la sélection des variables prédictives a été basée sur une procédure de sélection « backward » en partant d'un modèle incluant toutes les variables. L'élimination d'une variable prédictive s'est effectuée par un test du Chi-deux (Crawley 2007). Le modèle minimal adéquat qui a été retenu est celui n'incluant que les variables prédictives significatives. De plus, dans le but de tester la robustesse de nos résultats, nous avons eu recours à un algorithme de sélection « backward » basé sur l'AIC (Critère d'information d'Akaike).

Les modèles ont été évalués par le coefficient de détermination (R^2) et comparés entre eux par la valeur de l'AIC qui considère la qualité d'ajustement tout en pénalisant la complexité (Burnham & Anderson 2002). Afin d'estimer l'indépendance spatiale des résidus du modèle, nous avons testé si l'indice I d'autocorrélation spatiale de Moran est statistiquement différent de celui obtenu par un test de permutation (fonction « moran.mc » de la librairie « spdep » de R).

III. Résultats

III.1 Patrons de richesse spécifique en Méditerranée

Le patron de richesse ichtyologique totale en Méditerranée confirme le gradient décroissant ouest-est maintes fois rapporté dans la littérature mais sans cartes à l'appui. La zone la plus riche est la Sicile avec un maximum de 375 espèces par cellule. Lorsqu'on exclut les espèces exotiques, le patron demeure sensiblement le même sauf que la richesse est globalement plus faible (Fig.I.6). Le patron de la richesse endémique révèle un gradient nord-sud : la rive nord est plus riche que la rive sud et l'Adriatique apparaît comme un « hotspot » d'endémisme avec un maximum de 45 espèces par cellule (Fig.I.7). La répartition de la densité d'espèces selon leurs intervalles de distribution est donnée dans le Tableau I.1.

TABLEAU I.1 Répartition des espèces selon leurs intervalles de distribution.
 Petit intervalle : <25% de l'étendue du domaine, intervalle intermédiaire : entre 25 et 50% de l'étendue du domaine, large intervalle : >50% de l'étendue du domaine

	Groupe d'espèces	Intervalle de distribution			Total
		Petit	Intermédiaire	Large	
Longitude	Totalité	153	68	398	619
	Endémiques	27	12	40	79
	Sans les exotiques	68	46	380	494
Latitude	Totalité	112	95	412	619
	Endémiques	20	19	40	79
	Sans les exotiques	49	55	390	494

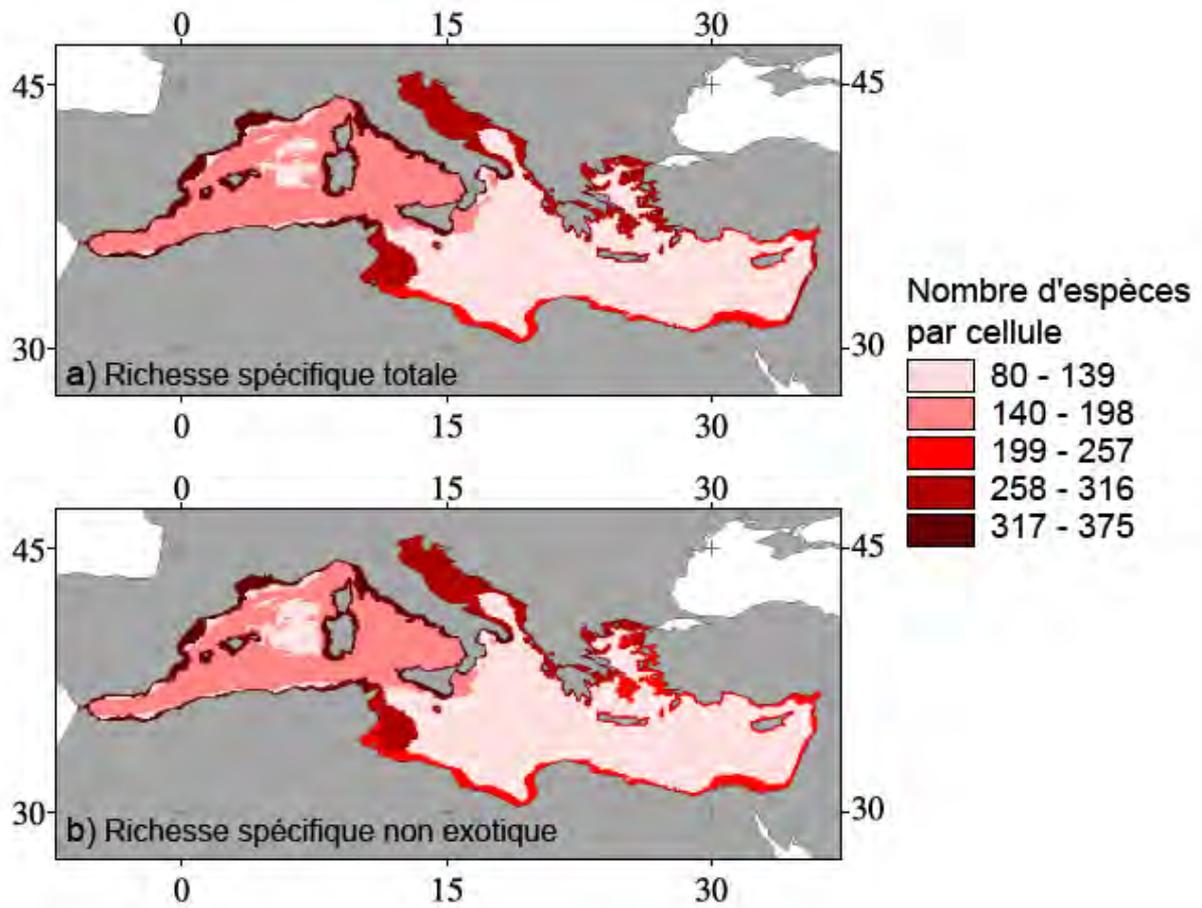


Fig.I.6 Patrons de la richesse spécifique totale (a) et excluant les espèces exotiques (b) en Méditerranée

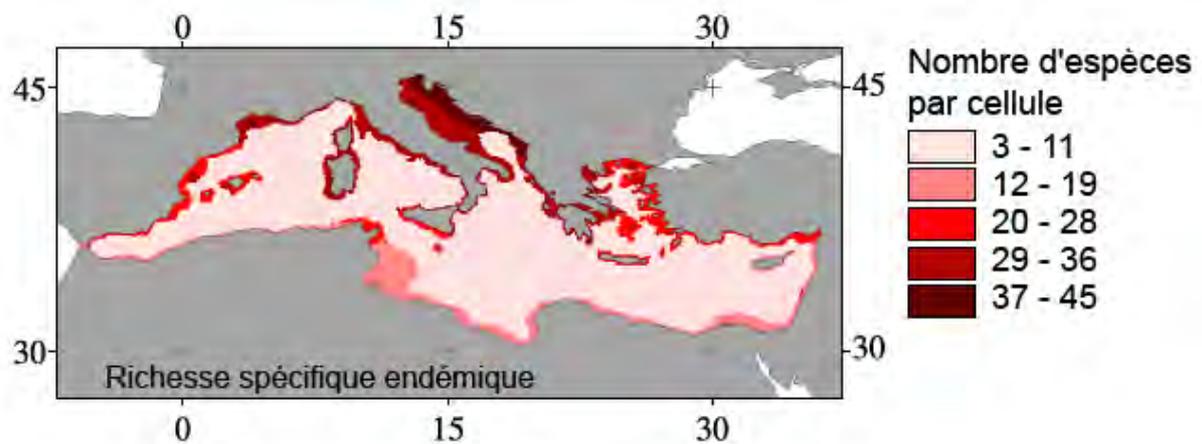


Fig.I.7 Patron de la richesse spécifique endémique en Méditerranée

III.2 Analyse uni-dimensionnelle

Les relations entre les richesses spécifiques empiriques (observées) et prédites (simulées) pour les trois groupes d'espèces en longitude et en latitude sont montrées en Fig.I.8, respectivement pour les modèles RMCD et WL. Les résultats de la régression entre les patrons de richesse empirique et prédite sont rapportés en Tableau I.2 pour les gradients longitudinaux avec les modèles RMCD et WL et en Tableau I.3 pour les gradients latitudinaux. L'autocorrélation spatiale est prise en compte dans les degrés de liberté (ddl) et les erreurs de type I (« p-values »).

Longitudinalement, les patrons de richesse spécifique pour le groupe incluant la totalité des espèces et celui excluant les exotiques sont asymétriques et diffèrent donc fortement des prédictions du MDE ($R^2 < 0,45$ avec $p > 0,05$, Tableau I.2) (Fig.I.8). A l'opposé, le gradient longitudinal de richesse endémique s'avère être plus proche des prédictions du MDE (Fig.I.8). En effet, le coefficient de détermination le plus élevé et le plus significatif est celui correspondant aux espèces endémiques ($R^2 = 0,68$ pour le modèle RMCD et $R^2 = 0,71$ pour le modèle WL avec $p < 0,05$, Tableau I.2). La richesse spécifique endémique montre un pic prononcé à mi-longitude, entre $13,45^\circ$ et $15,55^\circ$, conformément aux prédictions d'un MDE à une dimension (Fig.I.8). Lorsque les espèces endémiques sont divisées en trois catégories d'intervalles, un fort MDE est observé pour les espèces à large intervalle ($R^2 = 0,79$ pour les modèles RMCD et WL avec $p < 0,05$, Tableau I.2). Le modèle WL montre aussi un MDE significatif pour les espèces endémiques à intervalle intermédiaire ($R^2 = 0,55$ avec $p < 0,05$). En revanche, pour les espèces à petit intervalle, le MDE n'explique pas significativement le patron de richesse ($R^2 = 0,23$ pour les deux modèles, Tableau I.2). Les coefficients de régression non significatifs associés à la relation longitudinale entre les richesses empirique et prédite sont observés pour le groupe incluant la totalité des espèces et celui excluant les exotiques (Tableau I.2).

Latitudinalement, la concordance entre les gradients de richesse empirique et prédite est faible pour le groupe des endémiques mais élevée pour ceux incluant la totalité des espèces et excluant les exotiques (Tableau I.3, Fig.I.8). En effet, le patron de richesse est fortement asymétrique pour les espèces endémiques avec un pic au niveau des hautes latitudes (Fig.I.8). Lorsque toutes les espèces sont considérées, le pouvoir explicatif du MDE en latitude est

fortement significatif ($R^2=0,8$ pour les modèles RMCD et WL avec $p<0,05$). La richesse spécifique la plus élevée se produit entre $37,85^\circ$ et $38,15^\circ$ de latitude ce qui correspond au centre latitudinal de la Méditerranée.

Lorsque l'on considère le groupe excluant les exotiques, 63% (selon le modèle RMCD avec $p<0,05$) et 65% (selon le modèle WL avec $p<0,05$) de la variation de richesse spécifique est expliquée par le MDE (Tableau I.3). Lorsque le groupe incluant toutes les espèces est divisé en trois catégories d'intervalle, un fort MDE est observé pour les espèces à grande distribution ($R^2= 0,68$ pour le modèle RMCD et $R^2= 0,69$ le modèle WL avec $p<0,05$, Tableau I.3). C'est aussi le cas pour les intervalles intermédiaires du groupe excluant les exotiques où 74% (selon le modèle RMCD avec $p<0,05$) et 72% (selon le modèle WL avec $p<0,05$) de la variation de richesse spécifique est expliquée par le MDE (Tableau I.3).

TABLEAU I.2 Résultats des régressions entre les richesses empirique et prédite par les modèles MDE de Colwell tel que proposé par Dunn et al. (2006a) (CRMD) et de Willig & Lyons (1998) (WL) selon le gradient longitudinal. n : nombre d'espèces, dl : degrés de liberté corrigés, R^2 : coefficient de détermination (* $p < 0,05$; (^{ns}) non significatif)

Groupe d'espèces	Intervalles	n	CRMD		WL	
			dl	R^2	dl	R^2
Totalité	Tous	619	2,2	0,24 ^{ns}	2,1	0,24 ^{ns}
	Petits	68	2,9	0,07 ^{ns}	6,9	0,08 ^{ns}
	Intermédiaires	153	1,7	0,15 ^{ns}	2	0,15 ^{ns}
	Larges	398	2,5	0,45 ^{ns}	2,3	0,36 ^{ns}
Endémiques	Tous	79	1,7	0,68*	1,6	0,71*
	Petits	27	1,2	0,23 ^{ns}	4,7	0,23 ^{ns}
	Intermédiaires	12	1,6	0,60 ^{ns}	36,3	0,55*
	Larges	40	1,7	0,79*	1,5	0,79*
Sans les exotiques	Tous	500	2,3	0,27 ^{ns}	2,2	0,27 ^{ns}
	Petits	70	7,1	0,05 ^{ns}	5,8	0,02 ^{ns}
	Intermédiaires	48	1,7	0,15 ^{ns}	1,9	0,14 ^{ns}
	Larges	382	2,6	0,33 ^{ns}	2,4	0,34 ^{ns}

TABLEAU I.3 Résultats des régressions entre les richesses empirique et prédite par les modèles MDE de Colwell tel que proposé par Dunn et al. (2006a) (CRMD) et de Willig & Lyons (1998) (WL) selon le gradient latitudinal. n : nombre d'espèces, dl : degrés de liberté corrigés, R^2 : coefficient de détermination (* $p < 0,05$; (^{ns}) non significatif)

Groupe d'espèces	Intervalles	n	CRMD		WL	
			dl	R^2	dl	R^2
Totalité	Tous	619	6,1	0,80*	1,9	0,80*
	Petits	112	9,3	0,14 ^{ns}	5,7	0,12 ^{ns}
	Intermédiaires	95	1,7	0,54 ^{ns}	1,9	0,54 ^{ns}
	Larges	412	2,2	0,68*	1,8	0,69*
Endémiques	Tous	79	6,9	0,13 ^{ns}	2,8	0,15 ^{ns}
	Petits	20	18,6	0,06 ^{ns}	59,6	0,03 ^{ns}
	Intermédiaires	19	2	0,11 ^{ns}	2,2	0,12 ^{ns}
	Larges	40	3,2	0,16 ^{ns}	3	0,18 ^{ns}
Sans les exotiques	Tous	500	6	0,63*	1,8	0,65*
	Petits	51	9,6	0,15 ^{ns}	7,9	0,21 ^{ns}
	Intermédiaires	57	3,3	0,74*	1,5	0,72*
	Larges	392	9,6	0,15 ^{ns}	3,3	0,14 ^{ns}

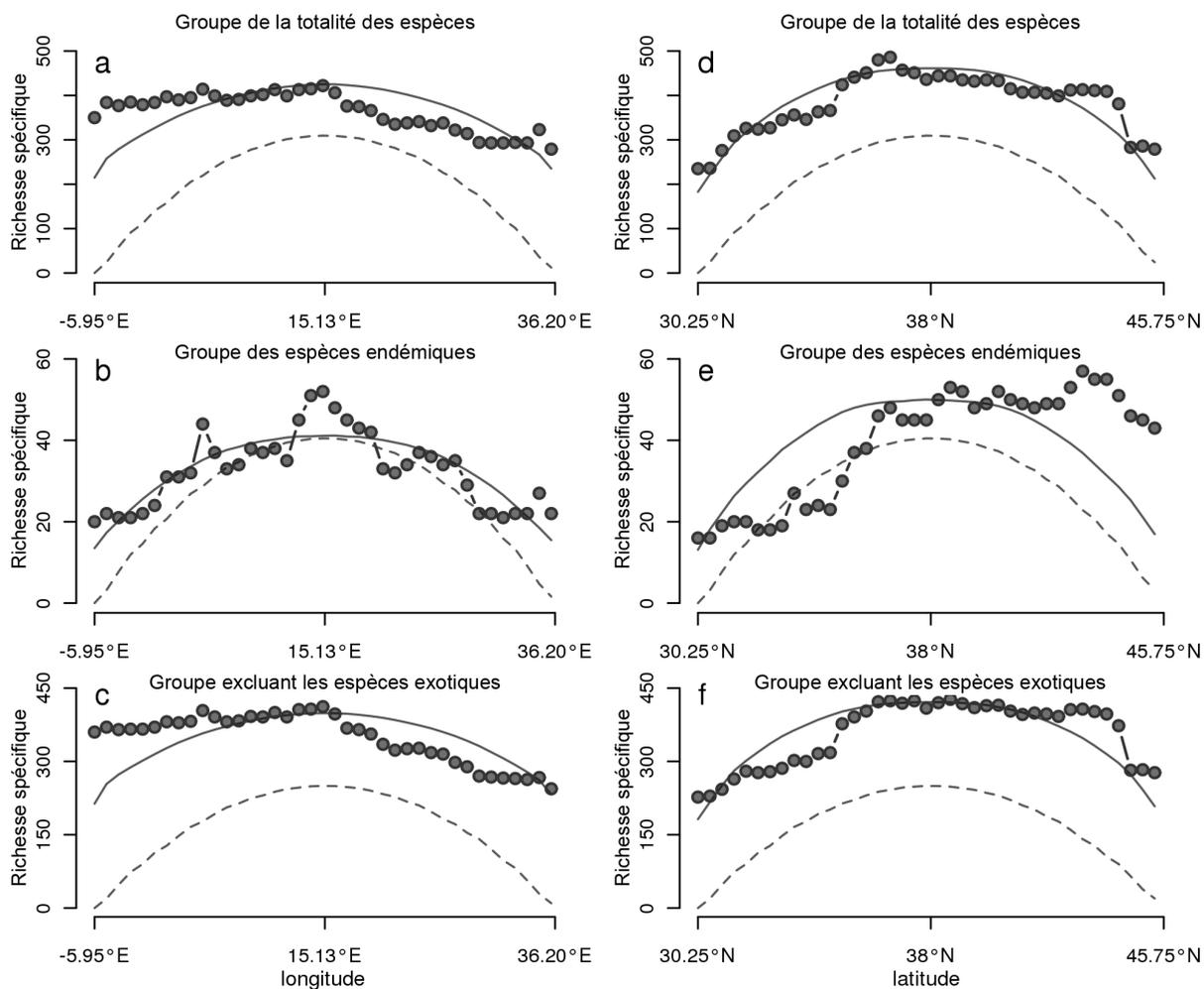


Fig.I.8 Richesses spécifiques empirique et prédites par le modèle de Colwell tel que proposé par Dunn et al. (2006a) et par le modèle de Willig and Lyons (1998) à une dimension en longitude et en latitude.

Les cercles indiquent la richesse empirique, les courbes en trait plein et en pointillés indiquent les richesses prédites respectivement par les modèles RMCD et WL

III.3 Le MDE à deux dimensions

III.3.1 Analyse bi-dimensionnelle

Le modèle de Willig & Lyons (1998) étendu par Bokma et al. (2001) montre un pic de richesse spécifique au milieu de la Méditerranée où la valeur de $4pqrtS$ est la plus élevée, tandis qu'une richesse nulle est prédite aux extrémités du domaine où l'un des paramètres (p , q , r ou t) est égal à zéro (Fig.I.9).

Le pic de richesse prédite est produit le long des côtes grecques, italiennes, nord tunisiennes et sardes ainsi qu'au milieu de la masse d'eau séparant ces côtes (Fig.I.9). Les cellules de la masse d'eau du milieu correspondent à des zones de haute bathymétrie où la richesse empirique est faible. La relation entre les richesses empiriques et prédites à deux dimensions sur le plateau continental sont uniquement significatives pour le groupe excluant les exotiques ($R^2=0,21$ avec $p<0,05$) (Fig.I.10). Le coefficient de détermination est faible et non significatif pour le groupe incluant toutes les espèces et pour celui des endémiques avec respectivement $R^2=0,14$ et $R^2=0,08$. En ce qui concerne le groupe de la totalité des espèces, le pic de richesse empirique est observé sur les côtes est de l'Italie et le nord-ouest du bassin méditerranéen tandis que le MDE prédit un pic autour de la Sicile, du nord de la Tunisie et de la Sardaigne.

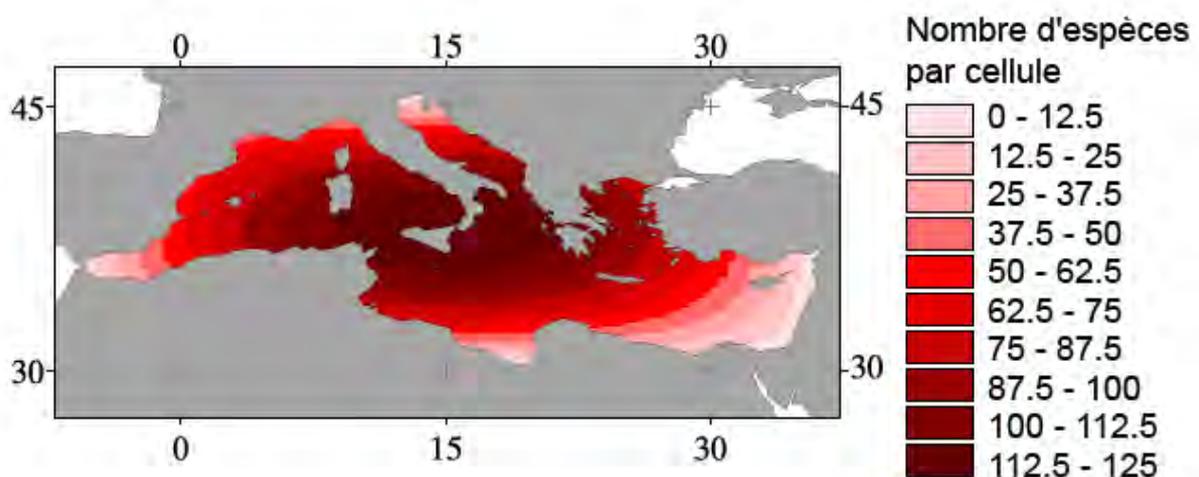


Fig.I.9 Patron de richesse spécifique prédit par le modèle MDE de Willig & Lyons (1998) étendu par Bokma et al. (2001) à deux dimensions et appliqué à toute la Méditerranée

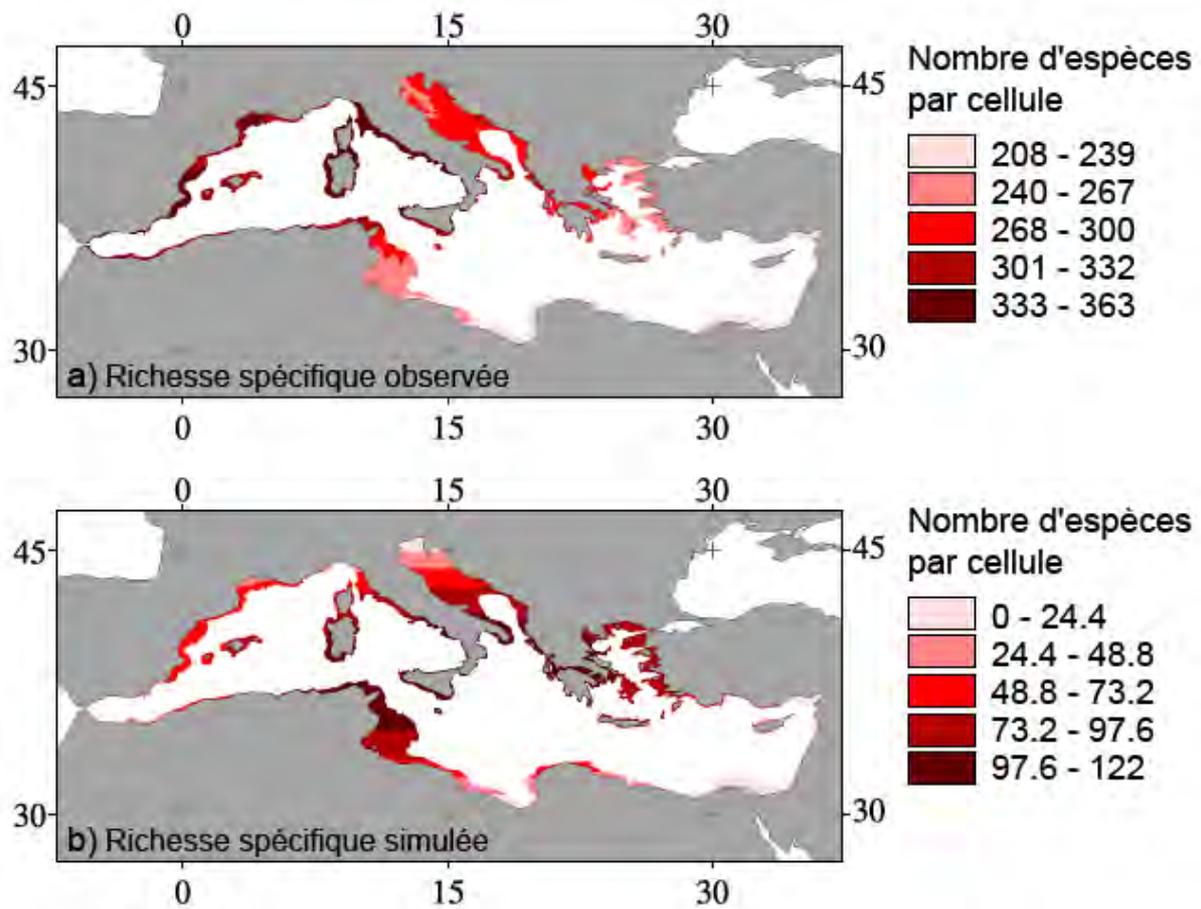


Fig.I.10 Patterns de richesse spécifique empirique (a) et prédite par le modèle Willig & Lyons (1998) étendu par Bokma et al. (2001) à deux dimensions (b) pour le groupe excluant les espèces exotiques

III.3.2 Analyse régressive

Le Tableau I.3 résume les résultats obtenus pour tous les modèles régressifs où la variable prédite est aussi bien la richesse spécifique que sa déviation par rapport aux prédictions du MDE à deux dimensions. Tous les modèles OLS non spatiaux ont montré un patron d'autocorrélation spatiale dans les résidus (indice I de Moran significatif) tandis que les modèles SAR_{err} ont éliminé avec succès l'autocorrélation spatiale des résidus (indice I de Moran non significatif).

Pour tous les groupes d'espèces considérés, l'utilisation des régressions SAR_{err} a modifié les résultats des modèles (sens des coefficients) en comparaison avec les régressions OLS : les deux variables qui représentent les distances par rapport aux sources de diversité (Canal de Suez et détroit de Gibraltar) n'ont un effet significatif que lorsque les modèles non spatiaux

sont utilisés. Les OLS non spatiaux expliquent entre 48% et 76% de la variation de la richesse spécifique et toutes les variables prédictives sont significatives.

Etant donné que les résidus sont spatialement autocorrélés dans les modèles OLS, l'interprétation de tels modèles résulteraient en une interprétation erronée de l'effet des variables prédictives (Kuhn 2007). Nous nous sommes donc uniquement intéressés aux modèles SAR_{err}. Ces modèles expliquent presque la totalité de la variation (98 à 99%) aussi bien pour la richesse spécifique que pour sa déviation (Tableau I.4). La température a un effet significatif pour tous les groupes d'espèces tandis que la productivité primaire n'a pas d'influence significative pour le groupe des endémiques. Comme pour les modèles OLS, des tendances complètement opposées sont observées entre la richesse spécifique et sa déviation : la productivité primaire et la température minimale ont une influence positive sur la déviation par rapport au MDE mais négative sur la richesse spécifique empirique.

TABLEAU I.4 Coefficients standardisés pour les 6 variables prédictives utilisées pour modéliser les patrons de richesse spécifique avec deux modèles : modèle ordinaire non spatial des moindres carrés (OLS) et modèle spatial autorégressif (SAR_{err}). Mod : modèles, TMOY: température moyenne de l'eau, TMAX: température maximale de l'eau, TMIN: température minimale de l'eau, PROD: productivité primaire, DG: distance au détroit de Gibraltar, DS: distance au Canal de Suez, Pred: richesse spécifique (RS) et sa déviation par rapport aux prédictions du MDE (D), I: autocorrelation résiduelle de Moran, R²: coefficient de détermination (*p<0,05 ; (ns) non significatif), AIC : valeurs d'AIC obtenues par l'inclusion des paramètres significatifs uniquement

Mod	Pred	Variables prédictives						I	R ²	AIC
		TMOY	TMAX	TMIN	PROD	DG	DS			
Groupe incluant la totalité des espèces										
OLS	RS	54,5*	59,1*	-67,7*	-7,8*	-4,7*	-4,9*	0,94*	0,63	73592
	D	-45,4*	-68,7*	98,9*	4,6*	-2,8*	1,3*	0,93*	0,74	72857
SAR _{err}	RS	51,5*	43,1*	-54,1*	-2,9*	0,1 ^{ns}	-0,1 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,98	50099
	D	-37,9*	-55,1*	83,1*	2,8*	0 ^{ns}	0,1 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,98	50110
Groupe des espèces endémiques										
OLS	RS	18,2*	23,9*	-20,1*	0,4*	1,9*	-0,4*	0,92*	0,74	44340
	D	-17*	-25,2*	24,2*	-0,8*	-2,9*	0,8*	0,94*	0,48	50602
SAR _{err}	RS	14,7*	19,7*	-15,1*	0,1 ^{ns}	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,99	17875
	D	-12,8*	-21,3*	19*	-0,1 ^{ns}	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,99	18756
Groupe excluant les espèces exotiques										
OLS	RS	62,7*	58,6*	-66,8*	-7,5*	-3,9*	1,2*	0,95*	0,72	72922
	D	-55,3*	-66,5*	92,2*	4,9*	-2,4*	0,9*	0,94*	0,76	70531
SAR _{err}	RS	60,3*	46,1*	-55,7*	-2,4*	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,99	47049
	D	-49,3*	-55,9*	79,4*	2,3*	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,99	46920

IV. Discussion

La Méditerranée peut être perçue comme l'archétype du domaine géographique où l'on peut s'attendre à observer un MDE parce que ce biome (1) est un domaine étendu, (2) est semi-fermé avec des frontières physiques bien identifiées, (3) possède un fort taux d'endémisme et (4) contient une proportion non négligeable d'espèces à distributions géographiques larges (Tableau I.1). Alors qu'un MDE est significativement détecté à une dimension aussi bien longitudinalement que latitudinalement, nos données sont faiblement en accord avec les prédictions du MDE à deux dimensions.

Nos analyses corroborent les prédictions du MDE à une dimension, à savoir que la richesse spécifique des espèces endémiques à distribution géographique étendue est plus en accord avec les prédictions du MDE que celle à distribution géographique intermédiaire et restreinte (Lees et al. 1999). De plus, nos résultats ont montré que les patrons de richesse ichthyologique en Méditerranée sont aussi conditionnés par des facteurs historiques et environnementaux. En effet, nos modèles (Tableau I.4) ont révélé que ces derniers expliquent une large proportion de la richesse spécifique.

Les deux modèles nuls (RMCD et WL) ont donné approximativement les mêmes coefficients de détermination entre la richesse empirique et la richesse prédite (Tableaux I.2 et I.3). La différence moyenne entre les coefficients de détermination de ces deux modèles est seulement de 1% en longitude et 0.5% en latitude. Dans l'ensemble, les deux modèles ont conduit à des résultats similaires et les régressions linéaires confirment que lorsque les espèces sont réparties aléatoirement en conservant l'étendue de leurs distributions géographiques, le MDE est particulièrement performant pour expliquer la richesse spécifique des espèces ichthyologiques à large aire de distribution.

IV.1 Patrons uni-dimensionnels et contingences historiques

Longitudinalement, le MDE a une forte puissance prédictive pour le groupe des espèces endémiques à intervalle de distribution large (79% pour les modèles RMCD et WL, $p < 0,05$). En effet, les contraintes géométriques forcent les espèces à intervalles larges à occuper le milieu de la Méditerranée où la richesse spécifique s'accroît en conséquence (Fig.I.1). Il s'agit d'un vrai MDE. Le MDE demeure significatif pour le groupe des endémiques lorsque les trois

catégories d'intervalles sont réunies. Ceci a une explication parcimonieuse : la majorité des espèces endémiques à petits intervalles de distribution sont cantonnées à la mer Adriatique située au centre (longitudinalement parlant) de la Méditerranée (les longitudes extrêmes sont $12,25^\circ$ et $19,50^\circ$). Par conséquent, au pic produit par les espèces à intervalles larges s'ajoute celui produit par les espèces à petits intervalles qui se trouvent dans les bandes passant par l'Adriatique, produisant ainsi un patron similaire à celui prédit par le MDE. Les déviations de richesse spécifique par rapport aux prédictions du MDE autour de l'Adriatique sont les plus faibles (Fig.I.11). Le patron de richesse spécifique endémique est donc régi par les contraintes géométriques dans toute la Méditerranée mais aussi en Adriatique.

Lorsque l'on examine le patron latitudinal, le MDE n'est pas significatif pour les espèces endémiques (Tableau I.3). En revanche, lorsque l'on considère les deux autres groupes, celui incluant toutes les espèces et celui excluant les exotiques, on observe un puissant MDE latitudinal. Ce patron peut être expliqué par la richesse spécifique élevée observée le long des côtes siciliennes incluses dans les bandes centrales de la Méditerranée, c'est à dire entre $37,85^\circ$ et $38,15^\circ$ de latitude. Dans cet intervalle, les déviations par rapport aux prédictions du MDE sont presque nulles (Fig.I.11). La position de la Sicile à la transition entre le bassin occidental et oriental fait qu'elle agit comme une barrière physique et thermique où les poissons de chaque bassin se rencontrent produisant un pic de richesse spécifique.

Beaucoup d'études ont revendiqué l'existence d'un gradient de richesse spécifique ouest-est en Méditerranée : la richesse décroît du bassin occidental vers le bassin oriental (Quignard & Tomasini 2000, Taviani 2002, Emig & Geistdoerfer 2004). Les facteurs explicatifs classiques sont le seuil matérialisé par le canal Siculo-tunisien qui sépare la Méditerranée en deux bassins et l'histoire paléo-biogéographique de cette mer. En effet, durant le Crétacé, la mer Méditerranée, appelée Thetys, était connectée à l'océan Atlantique et à l'océan Indo-pacifique (Bianchi & Morri 2000). Les deux océans alimentaient la Thetys par des faunes et des flores très différentes. Au Miocène, la Thetys fut isolée de l'océan Indo-pacifique et au Messinien, la connexion avec l'océan Atlantique se ferma. Durant cette « crise de salinité Messinienne », la Méditerranée subit une sévère dessiccation causant l'extinction de plusieurs espèces. Toutefois, certaines zones peu profondes ont subsisté de part et d'autre du canal Siculo-tunisien causant plusieurs spéciations allopatriques (Bianchi & Morri 2000, Heads 2005, Rouchy & Caruso 2006). A la réouverture du détroit de Gibraltar, il y a 5 millions d'années, l'océan Atlantique a recommencé à alimenter la Méditerranée en faune et flore. De ce fait, le

bassin occidental, plus froid et plus riche, présente une forte similarité biologique avec l'océan Atlantique tandis que le bassin oriental exhibe une similarité avec l'océan Indo-pacifique particulièrement après l'édification du canal de Suez en 1869 par l'architecte Ferdinand de Lesseps (Bianchi & Morri 2000) et la colonisation par les espèces Lessepsiennes (Ben Rais Lasram et al. 2008a). Le canal Siculo-tunisien agit donc comme une barrière à la dispersion en plein milieu de la Méditerranée et en même temps agit comme un point de rencontre entre les faunes des deux bassins. Cette position centrale est la cause du MDE « apparent » observé. En effet, si une telle configuration n'avait pas existé, par exemple si la Sicile n'était pas au centre de la Méditerranée, nous n'aurions probablement pas détecté un MDE. Le signal MDE est donc, dans ce cas, un artefact des contingences historiques et paléogéographiques.

IV.2 Particularités dues aux espèces exotiques

Lorsque l'on teste l'existence d'un MDE, il est recommandé d'exclure les espèces exotiques des données parce qu'elles ne sont pas en équilibre et qu'elles peuvent masquer le MDE (Colwell et al. 2004), mais ceci n'est pas le cas en Méditerranée. Notre jeu de données contient 125 espèces exotiques (63 via le Canal de Suez et 62 via le détroit de Gibraltar). Ces espèces étant introduites aux extrémités opposées de la Méditerranée, on peut s'attendre à ce qu'elles forcent l'éloignement par rapport aux prédictions du MDE en augmentant la richesse aux limites du domaine. Cette hypothèse s'est avérée correcte longitudinalement, le R^2 étant faible et non significatif pour le groupe de la totalité des espèces. Cependant, même en excluant les exotiques, le MDE demeure non significatif.

En revanche, la contribution du MDE a diminué latitudinalement après l'exclusion des espèces exotiques (Tableau I.3). En effet, ces espèces se propagent à partir des sources d'introductions (Canal de Suez et détroit de Gibraltar) et longent préférentiellement les côtes turques et grecques dans le bassin oriental et les côtes espagnoles dans le bassin occidental (Ben Rais Lasram et al. 2008a et b). Ces zones étant incluses dans les bandes centrales latitudinales de la Méditerranée, y supprimer les espèces exotiques revient à diminuer la richesse spécifique au milieu du domaine augmentant ainsi la déviance par rapport aux prédictions du MDE. De plus, les espèces exotiques sont susceptibles de se rencontrer à l'intersection des deux bassins, c'est à dire au niveau du canal Siculo-tunisien.

Cette particularité a provoqué un patron totalement opposé en deux dimensions. En effet, quand on raisonne avec des cellules et non avec des bandes, les espèces exotiques faussent le MDE car elles augmentent la richesse aux extrémités du domaine. Leur exclusion devrait donc rapprocher la richesse ichtyologique observée des prédictions du MDE : les variations de la richesse spécifique expliquées par le MDE à deux dimensions sont faibles pour le groupe incluant la totalité des espèces mais pas pour celui excluant les exotiques où le MDE explique 21% de la variation de la richesse ($p < 0,05$). La contribution du MDE est donc non négligeable pour ce groupe dont la richesse spécifique maximale est observée autour de la Sicile, de la Sardaigne ainsi qu'au nord de la Tunisie (Fig.I.10).

IV.3 Patrons bi-dimensionnels et déviations par rapports aux prédictions du MDE

Même si le MDE contribue faiblement à l'explication des patrons de richesse spécifique, nos résultats des modèles autorégressifs (Tableau I.4) montrent que la prise en compte du MDE et de l'autocorrélation spatiale des données dans l'estimation des effets des facteurs environnementaux et historiques modifie significativement les conclusions. Conformément à la plupart des études macroécologiques (Currie et al. 2004), nous avons montré que la relation climat/richeesse est particulièrement robuste en Méditerranée. Cependant, ces conclusions ne peuvent être tirées directement de l'analyse des patrons observés par de simples outils tels que les régressions non spatiales type OLS. En effet, l'analyse directe du jeu de données a révélé une influence négative de la température minimale et de la productivité primaire ce qui est totalement contre intuitif et en opposition avec la théorie énergie/richeesse. Inversement et intuitivement, lorsque l'on effectue les régressions sur les déviations de la richesse par rapport aux prédictions du MDE et non plus sur la richesse en elle-même, ces variables affectent positivement la richesse. En outre, la prise en compte de l'autocorrélation spatiale des données a fortement affaibli l'influence de la distance par rapport aux sources de diversité. De telles disparités dans les résultats des analyses statistiques sont dues au fait que même en l'absence de tout facteur environnemental, les patrons de richesse spécifique en Méditerranée sont hétérogènes mais suivent plutôt un patron type MDE soumis à l'autocorrélation spatiale. Lorsque l'on a pris en compte le MDE et les résidus spatialement autocorrélés (modèle SAR_{err} dans les déviations par rapports aux prédictions du MDE), nous avons trouvé que la richesse

spécifique était positivement influencée par la productivité primaire et la température minimale tandis que les températures maximale et moyenne avaient un effet négatif. Ce patron est principalement dû à l'assemblage ichthyologique du nord-ouest de la Méditerranée plus riche que ce qui est prédit par le MDE et associé à des températures plus fraîches et à une productivité primaire plus élevée. Ce résultat suggère aussi que la température de l'eau est un facteur limitant pour beaucoup d'espèces (Ibarz et al. 2007).

En outre, les résultats des modèles SAR_{err} ont montré que la productivité primaire n'a pas d'effet significatif pour les espèces endémiques. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que la position spatiale des espèces endémiques est plutôt due à l'isolement géographique et aux phénomènes de spéciation et non aux variables environnementales : la façade est de l'Adriatique est oligotrophe (c.f. chapitre II Fig.II.14) mais en même un « hotspot » d'endémisme. Il n'y a donc pas de relation positive entre richesse endémique et productivité primaire.

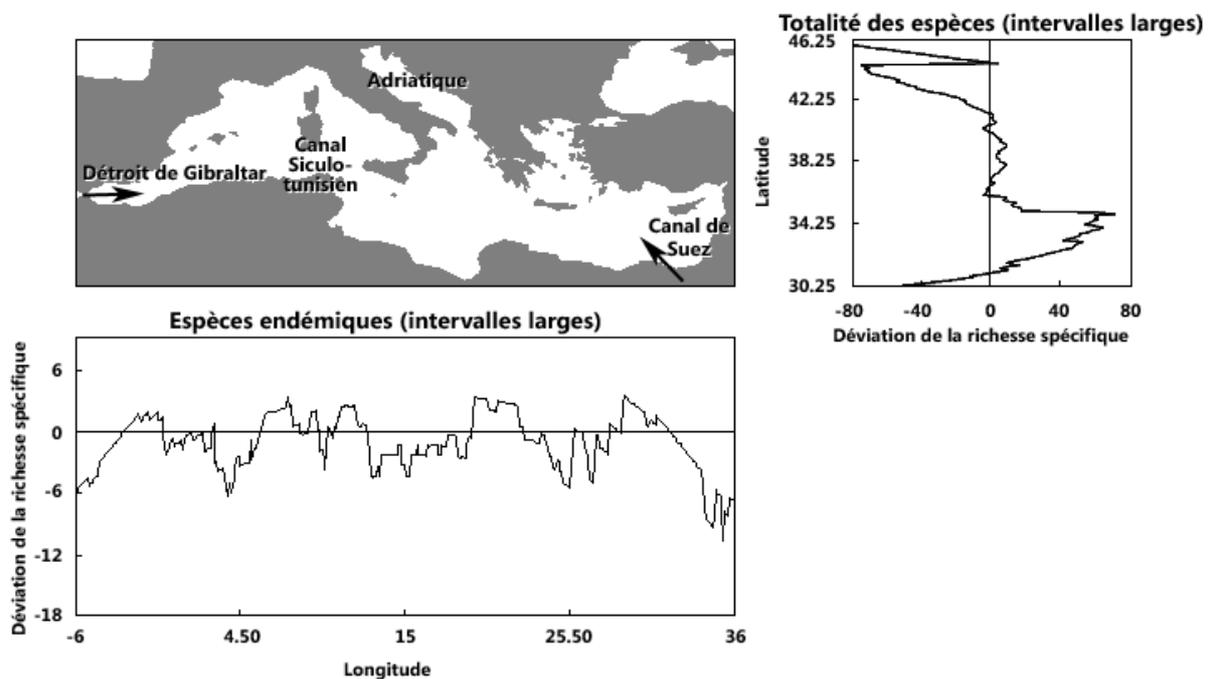


Fig.I.11 Patrons de richesse spécifique en longitude et en latitude exprimés en termes de déviation par rapport aux prédictions du MDE (modèle RMCD)

V. Conclusion

Les résultats de nos analyses des patrons de richesse ichtyologique en Méditerranée ont révélé que (i) à une dimension le seul vrai MDE est exhibé longitudinalement par les espèces endémiques à large intervalle de distribution, les autres signaux de MDE étant le résultat des contingences historiques et paléogéographiques et non issus des contraintes géométriques, (ii) à deux dimensions, l'analyse des déviations de la richesse par rapport aux prédictions du MDE en utilisant des modèles autorégressifs a permis une exploration plus rigoureuse des facteurs influençant les patrons de richesse : même si le MDE contribue de manière non négligeable à la variation de la richesse spécifique, il n'explique pas à lui tout seul les patrons de richesse en Méditerranée, ce qui corrobore d'autres études bidimensionnelles testant le MDE (Bokma et al. 2001, Jetz & Rahbek 2001, Diniz Filho et al. 2002, Hawkins & Diniz Filho 2002, Rangel & Diniz Filho 2004). D'autres processus tels que les facteurs biologiques et environnementaux doivent être considérés. A l'aide de modèles régressifs prenant en compte l'autocorrélation spatiale, nous avons abouti aux prédictions les plus communes en macroécologie à savoir l'influence positive de la production primaire et de la température minimale sur la richesse spécifique. Ces deux facteurs étant susceptibles de varier avec le changement global, nous pouvons nous attendre à ce que les assemblages actuels en Méditerranée changent en conséquence.

Les études macroécologiques s'orientant de plus en plus vers la prise en compte de la phylogénie et la diversité fonctionnelle des assemblages (Floeter et al. 2008, Mouillot et al. 2008, Villeger et al. 2008), une nouvelle approche en macrécologie marine consisterait à explorer la concordance entre les déterminants environnementaux et historiques des diversités fonctionnelles, phylogénétiques et taxonomiques des assemblages ichtyologiques en Méditerranée.

Chapitre II

Dynamique spatio-temporelle de l'ichtyofaune exotique et congruence avec l'ichtyofaune endémique

I. Introduction

L'anthropisation de la planète et l'activité économique croissantes ont pour effet de modifier profondément les écosystèmes naturels, comme l'attestent les nombreuses preuves accumulées depuis plusieurs années. Les invasions d'espèces exotiques sont l'un des signes des innombrables répercussions des activités de l'Homme sur le milieu. Bien que le phénomène soit beaucoup plus perceptible dans le domaine continental qu'en mer, les dommages sont souvent identiques (Bianchi & Morri 2000). En 2005, Strefataris a recensé 1024 espèces exotiques, tous taxons confondus, dans les eaux bordant le continent européen : 615 espèces en Méditerranée, 141 en Mer du Nord, 133 en Atlantique, 80 en Mer Baltique, 42 en Mer Noire et 13 dans l'Arctique.

Le transport maritime est le principal vecteur de dispersion des espèces exotiques de par les océans : les espèces sont véhiculées soit dans les eaux de ballast, soit sous forme de « fooling » (organismes fixés aux coques et aux ancres des bateaux). Carlton (1999) estime que 10000 espèces, allant des bactéries aux macroorganismes, sont transportées chaque jour par les navires. L'aquaculture et l'aquariophilie sont aussi des modes d'introduction. Dans ce cas il y a non seulement introduction des espèces ciblées mais aussi celle des parasites qui leur sont associés. D'autres voies de dispersion des espèces exotiques sont les canaux creusés par l'homme (Canal de Suez, Canal de Panama) et les détroits naturels (Gibraltar, Dardanelles).

Dans l'étude des espèces exotiques, plusieurs qualificatifs (exotique, introduite, invasive) ayant été utilisés pour nommer ces espèces, il est utile de définir plus précisément chacun des ces termes afin d'éviter toute ambiguïté. Une espèce **exotique** est une espèce non indigène ayant pénétré dans un milieu soit involontairement de l'action de l'Homme (par exemple via les eaux de ballast ou des canaux) soit volontairement (par exemple par le biais des activités aquacoles). Une espèce exotique introduite volontairement dans un milieu est qualifiée d'espèce **introduite**. Les espèces exotiques ne réussissent pas toutes à coloniser avec succès leur nouveau milieu: une espèce **invasive** est une espèce exotique qui s'est bien adaptée dans son nouveau milieu, elle s'y reproduit, établit des populations viables et se propage. Ceci sous-entend généralement un impact négatif sur le milieu. Lors du 38^{ème} congrès de la CIESM (Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée), il a été convenu d'utiliser le terme « introduction » d'espèces aussi bien pour les introductions volontaires qu'involontaires.

Les invasions biologiques ont été reconnues comme un danger majeur menaçant la biodiversité à grande échelle bien que les liens de causalité entre installation d'espèces exotiques et risques d'extinctions locales d'espèces autochtones n'aient pas encore été démontrés (e.g. Davis 2003). On dispose, cependant, de suffisamment de preuves pour pouvoir affirmer que les invasions d'espèces exotiques ont, au minimum, pour conséquences de réduire l'abondance des espèces natives, d'altérer les processus fondamentaux de l'écosystème, d'entraîner d'importants coûts économiques, d'introduire de nouveaux pathogènes dans les populations indigènes et de modifier la structure du réseau trophique et des flux d'énergie (Libralato et al. 2002). A un niveau supérieur de pression, les espèces exotiques peuvent extirper les espèces natives par compétition (e.g. Olden et al. 2006), par prédation (e.g. Roemer et al. 2002) ou simplement par stochasticité démographique lorsque de nouveaux individus entrent dans la communauté et occupent une partie de la niche des espèces natives (Lande 1993).

La Méditerranée est une mer semi-fermée connectée à l'océan Atlantique par le détroit de Gibraltar à l'ouest et à la Mer Rouge par le Canal de Suez au sud-est (Fig.II.1). Ce dernier, long de 173 km, large de 190 m et profond de 20m, est un ouvrage artificiel, édifié en 1869 par l'architecte français Ferdinand de Lesseps afin d'éviter aux navires ralliant l'Asie de contourner le continent africain. C'est la première connexion entre ces deux mers qui étaient naturellement isolées l'une de l'autre depuis le Miocène (Fig.II.1). Des centaines de canaux ont été édifiés de par le monde mais, à l'exception du Canal de Suez qui fait communiquer deux mers semi-fermées, ces canaux relient soit un lac à un océan (les canaux du Saint Laurent au Canada reliant les Grands Lacs à l'océan Atlantique), soit deux mers ou océans déjà naturellement connectés (le Canal du Midi en France reliant la Méditerranée à la Garonne puis à l'Atlantique, le canal de Corinthe en Grèce reliant la mer Egée à la mer Ionienne, le Canal de Panama reliant l'océan Atlantique à l'océan Pacifique) (The International Canal Monuments List 1996, www.icomos.org/studies/canals-toc.htm). De plus, le Canal de Suez est l'un des rares canaux assurant une continuité haline.

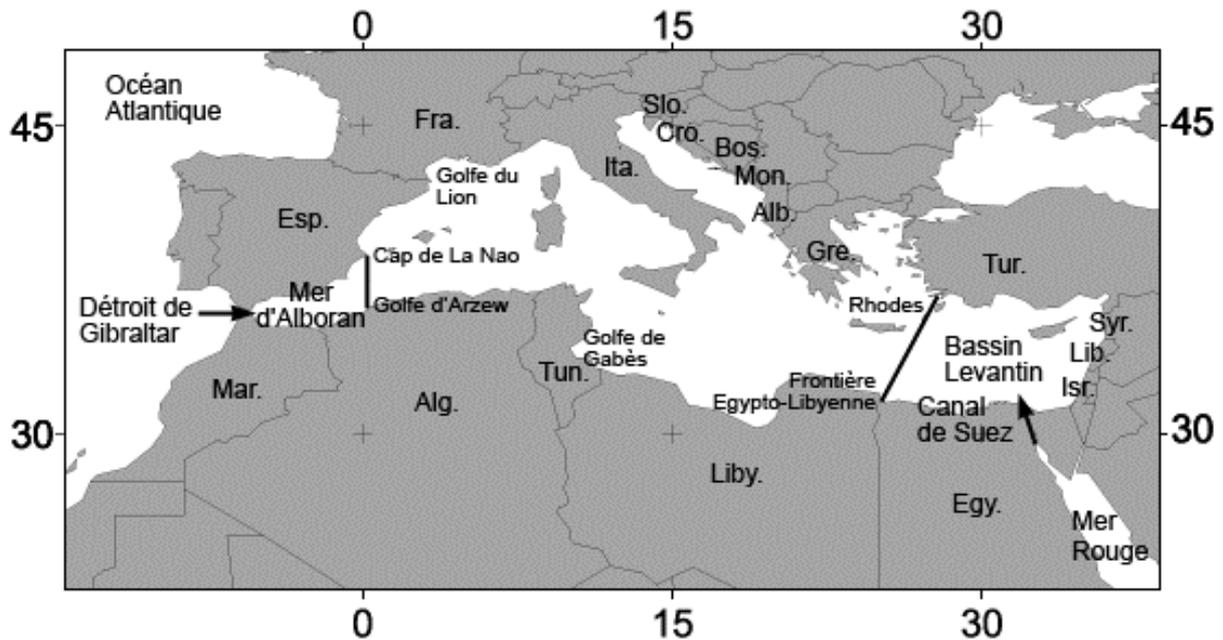


Fig.II.1 Eléments biogéographiques de la Méditerranée et sources d'invasions exotiques

Immédiatement après l'ouverture du Canal de Suez en 1869, la présence de lacs hypersalins sur le parcours du canal empêchait la migration d'espèces de la Mer Rouge vers la Méditerranée. Ce n'est qu'après l'uniformisation de la salinité de ces lacs avec celle de la mer, que l'échange d'espèces a pu commencer (George & Athanassiou 1967). Les espèces migrant de la Mer Rouge vers la Méditerranée sont appelées « espèces Lessepsiennes » en référence à Ferdinand de Lesseps. Celles migrant en sens inverse sont dites anti-Lessepsiennes, mais elles sont peu nombreuses. Goren & Dor (1994) n'en ont identifié que 15 en Mer Rouge. D'après certains auteurs il est plus difficile d'inventorier les poissons anti-Lessepsiens que les Lessepsiens (Tortenesi 1984). Le flux des espèces de la Mer Rouge vers la Méditerranée est favorisé par le courant sud – nord dominant dans le Canal de Suez. En effet, après l'édification du barrage d'Assouan en 1965 le niveau de la Mer Rouge est devenu plus élevé que celui de la Méditerranée de l'est (Hassan et al. 2003).

Durant le Crétacé, la Méditerranée, qui constituait à l'époque la Thetys, et la Mer Rouge étaient connectées. La faune actuelle du bassin oriental méditerranéen témoigne d'ailleurs encore de cette connexion. Au Miocène, la formation de l'isthme de Suez isola la Thetys de la Mer Rouge. Ces deux mers évoluèrent alors indépendamment et leurs communautés faunistiques se sont fortement différenciées jusqu'à l'ouverture du Canal de Suez. Contrairement au Canal de Panama (Smith et al. 2004), le Canal de Suez relie deux mers

semi-fermées ce qui explique leur fort taux d'endémisme (Quignard & Tomasini 2000) et offre un cas d'étude unique au monde.

Le détroit de Gibraltar quant à lui, large de 14,4 km et profond de 300m, est, contrairement au Canal de Suez, une ouverture naturelle et a toujours représenté une composante indivisible de l'histoire de la Méditerranée depuis des millions d'années. En effet, depuis sa seconde ouverture il y a 5 millions d'années, l'océan Atlantique n'a cessé d'alimenter la Méditerranée en faune et en flore. La biodiversité de la Méditerranée occidentale est ainsi assez semblable à celle de l'Atlantique. Certaines espèces atlantiques entrées il y a des millions d'années sont même considérées comme méditerranéennes alors que celles arrivées récemment sont, en revanche, considérées comme exotiques.

Le Canal de Suez et le détroit de Gibraltar sont donc deux déversoirs d'espèces exotiques, ce qui fait de la Méditerranée le plus grand réceptacle d'espèces exotiques au monde avec, en moyenne, introduction d'une nouvelle espèce par mois durant les 5 dernières années (Streftaris et al. 2005). Les introductions d'espèces exotiques concernent aussi bien le plancton, que les macrophytes, les gastéropodes, les crustacés et les poissons (e.g. Galil 2007). La majorité de ces introductions sont dues au « fooling », aux eaux de ballast et à l'aquaculture (Streftaris et al. 2005). Cependant, selon Zibrowius (2002) et Briggs (2007), les introductions de poissons exotiques en Méditerranée restent rares et celles provenant de l'aquaculture sont nulles. Parmi les 619 espèces de poissons signalées en Méditerranée, 125 sont exotiques, 63 d'entre elles provenant de la Mer Rouge, les 62 autres étant d'origine atlantique. L'impact des deux déversoirs peut donc être potentiellement très important car les assemblages de part et d'autre de la Méditerranée sont susceptibles de s'homogénéiser avec le temps et parce que, dans le contexte du réchauffement global, la plupart des espèces étendraient leurs aires de distribution vers le nord au lieu de s'adapter aux températures *in situ* plus chaudes (Huntley 1991). En outre, si les espèces endémiques sont menacées par les exotiques, un appauvrissement local de biodiversité surviendrait : l'introduction de poissons exotiques pourrait augmenter l'intensité des interactions entre ichtyofaunes endémique et exotique. Pour quantifier de telles prédictions il serait nécessaire d'estimer le taux de propagation des espèces exotiques en Méditerranée mais celui-ci n'a encore jamais fait l'objet d'études.

Jusqu'à présent, la majorité des études relatives aux espèces exotiques en Méditerranée sont descriptives : elles rapportent de nouvelles occurrences (e.g. Crespo et al. 1987, Cardenas & Ortiz 1997, Ben Souissi et al. 2005a pour les espèces atlantiques et Golani 2000, Corsini et al. 2005, Golani & Sonin 2006 pour les Lessepsiennes), établissent des inventaires (e.g. Torcu & Mater 2000, Spanier 2000, Quignard & Tomasini 2000, Harmelin Vivien et al. 2005, Golani 2005), étudient les relations phylogénétiques entre les populations (e.g. Almada et al. 2005) ou décrivent les impacts écologiques des nouveaux arrivants en Méditerranée (e.g. Goren & Galil 2005). Une nouvelle approche est de rechercher les causes liées aux caractéristiques des espèces et des habitats qui permettraient de prédire les invasions (Strauss et al. 2006). En effet, de récentes études ont révélé que certains traits fonctionnels et d'histoire de vie prédisposent certaines espèces à s'établir et à devenir invasives hors de leur environnement natif (Ruesink 2005) alors que d'autres avancent que le succès des invasions est uniquement lié aux conditions environnementales, aux perturbations à grandes échelles géographiques (Meador & Goldstein 2003) et aux relations trophiques (Dunne et al. 2002, Srinivasan et al. 2007). L'identification de traits communs aux espèces invasives permettrait d'anticiper de futures colonisations mais très peu d'études se sont intéressées à ce sujet en Méditerranée (Ben Eliahu & Golani 1990) et aucune n'a inclus la totalité des espèces répertoriées.

L'objectif de notre étude est de répondre à la question : *quels sont les traits et les conditions du milieu favorisant la dispersion des espèces exotiques en Méditerranée ?* Pour cela, nous nous proposons de reconstituer la dynamique de colonisation de toutes les espèces Lessepsiennes et atlantiques identifiées en Méditerranée depuis le 19^{ème} siècle et de tester si le succès de leur colonisation est lié à certains traits fonctionnels (localisation dans la colonne d'eau, taille), à des traits d'histoire de vie (reproduction, croissance), à la résistance confamiliale, au climat, à la circulation océanique et à la productivité primaire.

Par ailleurs, les espèces endémiques, qui sont des espèces natives restreintes à des zones bien déterminées auxquelles elles sont adaptées, sont les plus menacées par les invasions exotiques car elles ne peuvent s'échapper pour s'établir ailleurs et subsister. L'intensification des interactions entre espèces endémiques et espèces exotiques est donc une préoccupation majeure pour la conservation de la biodiversité dans un contexte de changement global. Malheureusement, nous sommes encore dans l'incapacité d'effectuer des prédictions exactes sur les invasions et la propagation des espèces exotiques et surtout sur le danger potentiel qu'elles représentent pour les espèces endémiques. Cependant, comme étape préliminaire,

nous pouvons avoir recours à des jeux de données fiables et complets afin d'identifier les « hotspots » d'endémisme subissant un chevauchement croissant avec les espèces exotiques, et ce, dans un contexte de changement global qui favorise l'extension géographique de certaines espèces dites « gagnantes » (Wilson et al. 2004).

En effet, un ensemble conséquent de preuves confirme l'impact du réchauffement global sur les écosystèmes. Il apparaît que beaucoup d'espèces, aussi bien terrestres qu'aquatiques, ont récemment modifié leurs aires de distribution en les étendant vers les régions polaires en réponse au réchauffement climatique (Parmesan et al. 1999, Thomas & Lennon 1999, Hickling et al. 2005, Perry et al. 2005, Huntley 1991). Les effets de tels déplacements d'espèces sont très surveillés et on a d'ores et déjà distingué des espèces « gagnantes » qui ont élargi leurs aires de distribution et des espèces « perdantes » qui sont en déclin (Wilson et al. 2004). Il existe donc des éléments concordants suggérant une homogénéisation biotique à différentes échelles par le remplacement graduel d'espèces endémiques par des exotiques (Mac Kinney & Lockwood 1999). Lorsque de tels remplacements graduels surviennent dans des mers semi-fermées, qui sont généralement de remarquables hotspots de biodiversité et d'endémisme, ils contribuent substantiellement à la rupture des particularités régionales et à une homogénéisation biotique au niveau global (Vitousek et al. 1997, McKinney & Lockwood 1999). Dans ce contexte, la mer Méditerranée, de par sa biodiversité et son taux d'endémisme élevé (8,8% selon Quignard & Tomasini 2000), constitue un cas d'étude exceptionnel. Des considérations relatives à la dynamique des invasions à grande échelle en Méditerranée sont donc nécessaires. En plus du taux d'introduction d'espèces exotiques en Méditerranée, nous suggérons de focaliser également l'attention sur la quantification du chevauchement entre les espèces endémiques et les espèces exotiques. En effet, on a démontré qu'une forte densité d'espèces exotiques accroît l'impact négatif sur les espèces endémiques (Smith & Knapp 2001).

Comme dans d'autres régions du monde, la Méditerranée s'est réchauffée : durant ces 30-40 dernières années sa température a augmenté aussi bien en surface qu'en profondeur (Bethoux et al. 1990, Diaz Almela et al. 2007) ce qui s'est traduit par l'apparition d'espèces thermophiles (Ben Yami 1955 et Chervinsky 1959 in Goren & Galil 2005).

Il convient donc de se poser les questions fondamentales suivantes : *la Méditerranée est-elle en train de subir des invasions croissantes venant du sud ? Y-a-t-il un chevauchement croissant entre les aires de distribution des espèces endémiques et exotiques ?* Dans le

contexte du réchauffement global, on pourrait s'attendre à une accélération des introductions d'espèces Lessepsiennes et de celles provenant des basses latitudes de l'Atlantique. Une inversion de l'équilibre entre espèces endémiques et espèces exotiques est également envisageable. Le second but de ce chapitre est donc de tester si les invasions provenant du sud s'intensifient avec le réchauffement global et de quantifier la dynamique de la congruence entre les espèces endémiques et exotiques.

II. Matériel et méthodes

Dans ce chapitre, nous nous sommes exclusivement intéressés à l'aptitude des espèces Lessepsiennes et atlantiques à se disperser en Méditerranée et non à l'étape qui précède, c'est-à-dire le franchissement du Canal de Suez pour les premières ou du détroit de Gibraltar pour les secondes (Duncan et al. 2001). Pour l'étude du déterminisme de la dispersion, les deux groupes d'espèces ont été analysés séparément compte tenu des différences biogéographiques entre le bassin oriental et le bassin occidental de la Méditerranée, des différences historiques et de la différence des modalités de dispersion. En revanche, dans l'étude de la congruence spatiale avec les espèces endémiques, espèces Lessepsiennes et espèces atlantiques ont été considérées ensembles.

II.1 Variables écologiques liées à la dispersion des espèces exotiques

II.1.1 Liste des espèces et taux de dispersion

Les données concernant les espèces exotiques ont été compilées en mettant à jour la liste de l'Atlas de la CIESM (Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée) (Golani et al. 2002) et celle de Quignard & Tomasini (2000) (c.f. chapitre I). La liste des espèces Lessepsiennes comporte 63 espèces (Tableau II.1) et celle des espèces atlantiques 62 (Tableau II.2). Pour ces dernières, en raison du peu de fiabilité que l'on peut accorder aux signalements antérieurs au 19^{ème} siècle et du fait que les espèces atlantiques introduites avant cette date sont considérées comme étant méditerranéennes à part entière, nous avons restreint notre étude aux espèces « néo- atlantiques », c'est à dire celles introduites depuis 1800. Depuis la fin de notre étude (début 2006) trois nouveaux poissons Lessepsiens ont été identifiés : *Iniistius pavo* (Corsini et al. 2006), *Apogon queketti* (Eryilmaz & Dalyan 2006) et *Decapterus russelli* (Golani 2006), portant le nombre des Lessepsiennes à 66 espèces ; ainsi qu'un poisson atlantique *Cyclopterus lumpus* (Dulčić & Golani 2006) ce qui amène le nombre d'espèces d'origine atlantique à 63. Afin d'éviter d'éventuels biais dans les analyses, ces nouvelles espèces n'ont pas été incluses dans notre étude. En effet, le temps écoulé depuis leur premier signalement est trop court pour avoir la certitude qu'elles se sont implantées et dispersées avec succès en Méditerranée.

Après avoir numérisé les aires de distribution de toutes les espèces (c.f. chapitre I), pour calculer leur taux de dispersion nous avons mesuré la distance parcourue par chacune d'entre elles le long des côtes entre la première date de signalement de leur présence en Méditerranée et la date la plus récente. Etant donné qu'il est peu probable que la dispersion ait eu lieu strictement le long des côtes très sinueuses et découpées, nous n'avons pas considéré dans nos mesures la longueur du linéaire côtier des baies et des golfes (dans le Golfe de Tarento par exemple), mais estimé la distance par une ligne droite joignant les extrémités des zones concernées.

La plupart des espèces exhibent un patron de dispersion asymétrique entre la côte nord et la côte sud de la Méditerranée, et, donc, se sont dispersées différemment sur les deux rives. Nous avons, en conséquence, calculé et analysé la vitesse de dispersion séparément le long de chacune des côtes. De plus, la fréquence de leurs signalements étant différente sur les deux rives, nous avons estimé deux taux de dispersion :

$$S_T^n = \frac{d_T^n}{Y_f^n - Y_0} ; S_T^s = \frac{d_T^s}{Y_f^s - Y_0} \quad (1)$$

$$S_t^n = \frac{d_{t+1}^n - d_t^n}{Y_{t+1}^n - Y_t^n} ; S_t^s = \frac{d_{t+1}^s - d_t^s}{Y_{t+1}^s - Y_t^s} \quad (2)$$

où n est la rive nord, s la rive sud, d_T^n la distance totale parcourue le long de la rive nord, d_T^s la distance totale parcourue le long de la rive sud, Y_0 l'année de premier signalement en Méditerranée, Y_f^n l'année du signalement le plus éloigné de la source d'introduction sur la rive nord, Y_f^s l'année du signalement le plus éloigné de la source d'introduction sur la rive sud et $Y_t^n, Y_{t+1}^n, Y_t^s, Y_{t+1}^s$ les signalements sur la rive nord ou sud aux années t et $t+1$.

L'équation 1 a été utilisée pour calculer le taux de dispersion S_T , exprimé en kilomètres par an, entre le premier et le dernier signalement et l'équation 2 pour reconstituer la chronologie de la dispersion par intervalle de signalement, c'est à dire le taux de dispersion à chaque nouveau signalement. Ces taux de dispersion n'étant pas assez précis et fiables pour être inclus dans une analyse statistique, nous ne les avons utilisés que dans un but descriptif et uniquement pour les espèces Lessepsiennes car les signalements des espèces atlantiques ne sont pas fréquents.

Afin de discerner une éventuelle tendance dans le taux de dispersion des espèces Lessepsiennes, nous avons effectué une régression des distances parcourues en fonction du temps. Toutefois, ce type de relations n'étant réalisable que si le nombre de signalements est suffisant (minimum 3), ce qui n'est pas le cas sur la rive sud, nous les avons uniquement calculées pour la rive nord.

Pour analyser la colonisation relative des deux rives de la Méditerranée, nous avons estimé un indice d'asymétrie : $Asym_{obs} = 1 - S/B$ où S est la plus petite distance parcourue à partir de la source d'introduction sur l'une des deux rives et B la plus grande distance parcourue. Nous avons aussi évalué un indice d'asymétrie prédite $Asym_{exp} = (B-1)/2B$ (Webb & Gaston 2003), obtenu sous l'hypothèse que les deux rives sont colonisées de manière identique. Nous avons ensuite comparé les deux indices pour chaque espèce. Les espèces ayant parcouru la même distance sur les deux rives auront un indice d'asymétrie nul.

Afin d'explorer les variables écologiques liées au succès de la dispersion des espèces Lessepsiennes, nous avons construit une variable catégorielle récapitulant l'aptitude des espèces à se disperser en Méditerranée. Les espèces Lessepsiennes et atlantiques ont été classées en 3 catégories : (1) absence de dispersion (espèces n'ayant jamais été de nouveau signalées depuis leur premier signalement en Méditerranée), (2) faible dispersion (espèces Lessepsiennes ne se dispersant pas au-delà de la limite du bassin Levantin matérialisée par la ligne joignant l'île grecque de Rhodes à la frontière égypto-libyenne ; et espèces atlantiques ne se dispersant pas au delà de la limite de la mer d'Alboran matérialisée par la ligne joignant le Cap de La Nao en Espagne au golfe d'Arzew en Algérie) et (3) forte dispersion, (espèces ayant franchi ces limites) (Fig.II.1). Le succès de la dispersion a été estimé indépendamment des abondances observées. Nous avons en effet considéré que même si un signalement ne concerne qu'un petit nombre de spécimens, il révèle qu'il y a eu dispersion de l'espèce. En outre, la relation aire géographique - abondance étant positive chez la majorité des espèces (Gaston 2003), nous avons fait l'hypothèse que la dispersion spatiale et l'abondance totale évoluent proportionnellement en Méditerranée.

II.1.2 Variables écologiques

Nous avons compilé une base de données contenant toutes les variables susceptibles d'influencer le succès de la dispersion des espèces : « climate match », position dans la colonne d'eau, taille maximale, types de propagules, résistance confamiliale, année d'introduction et profondeur.

« *Climate match* »

Le succès de l'invasion de certaines espèces exotiques a été attribué à la correspondance climatique entre l'environnement natif et l'environnement colonisé (Wolf et al. 1998, Duncan et al. 2001). Cette correspondance climatique, dite en anglo-saxon « climate match », a été étudiée en comparant les latitudes des aires de distribution natives et colonisées (Blackburn & Duncan 2001). Une espèce introduite à une latitude proche de celle de son environnement natif est susceptible de subir des conditions climatiques identiques et donc de s'établir avec succès dans son nouvel environnement. Nous avons donc fait l'hypothèse qu'il est plus probable que les espèces d'origine subtropicale et tempérée réussissent à se disperser en Méditerranée que les espèces d'origine tropicale qui vivent dans des eaux plus chaudes et qui seront a priori moins tolérantes aux températures des eaux régnant en Méditerranée. Dans notre étude, les espèces ont été classées, selon la gamme de température optimale dans leur environnement natif, en espèces tropicales (température supérieure à 20°C), espèces subtropicales (température entre 10°C et 20°C) et espèces d'origine tempérée (température entre 10°C et 15°C). Cette information a été extraite de FishBase (Froese & Pauly 2006).

Pour les espèces atlantiques, nous avons quantifié ce « climate match » en fonction de la latitude d'origine des espèces. En effet, contrairement aux espèces Lessepsiennes qui proviennent toutes de latitudes plus basses que celle de la Méditerranée, les espèces atlantiques peuvent provenir aussi bien de latitudes plus élevées que plus basses. Nous avons donc estimé le « climate match » par la différence entre la latitude moyenne de l'aire de distribution native, c'est à dire dans l'océan Atlantique, et la latitude du détroit de Gibraltar (35,95°N). La latitude moyenne de chaque espèce a été calculée en moyennant les latitudes maximales et minimales obtenues à l'aide d'un Système d'Information Géographique utilisé pour numériser les aires de distribution.

Position dans la colonne d'eau

Les espèces pélagiques sont plus aptes à effectuer de longues migrations que les espèces benthiques. Les premières bénéficient d'une performance natatoire plus importante grâce à leur hydrodynamisme (Bardin & Pont 2002). Nous avons donc fait l'hypothèse que les espèces pélagiques ont de meilleures aptitudes à la dispersion que les espèces benthiques. Le statut (pélagique ou benthique) de chaque espèce a été extrait de FishBase (Froese & Pauly 2006).

Taille maximale

Les poissons ayant une croissance rapide et un taux de reproduction élevé pourraient se disperser plus aisément car ils doivent, pour éviter l'extinction, se reproduire rapidement (McArthur & Wilson 1967). Les espèces à maturité sexuelle précoce seraient ainsi plus susceptibles de s'établir dans leur nouvel environnement que les autres. La maturité sexuelle étant dans la majorité des cas corrélée à la taille maximale (Peters 1983, Savage et al. 2004), nous avons donc fait l'hypothèse que les petites espèces à maturité sexuelle précoce sont plus aptes à se disperser en Méditerranée que les grandes espèces. Cependant, selon la théorie de l'effet de stockage (Chesson & Warner 1981, Warner & Chesson 1985), les espèces longévives seraient plus aptes à survivre durant des épisodes défavorables et donc de maintenir des populations viables. Les deux hypothèses ont donc été testées en utilisant les tailles maximales extraites de FishBase (Froese & Pauly 2006).

Propagules

Les courants océaniques majeurs peuvent faciliter la dispersion sur de longues distances de certaines espèces marines (Shanks et al. 2003). De plus, les espèces caractérisées par une importante dispersion de leurs propagules (définies chez les poissons comme étant les œufs et les larves) seront plus aptes à se propager (Emler 1995, Gaston 2003). Il faut, cependant, considérer le fait que la dispersion des larves est affectée par leur comportement, leur capacité de nage et la durée de la phase larvaire (Leis 1991). Ces paramètres étant peu connus pour beaucoup d'espèces, nous n'avons considéré que les œufs, même si certaines espèces à œufs benthiques ont des larves pélagiques rendant leur aptitude à la dispersion équivalente à celles à œufs pélagiques. Nous avons fait l'hypothèse que les espèces à œufs pélagiques bénéficient d'une plus grande aptitude à la dispersion que celles à œufs benthiques. Cependant, certains poissons à œufs benthiques investissent davantage dans les soins parentaux, ce qui pénalise leur dispersion ; mais la protection parentale, en augmentant les chances de survie des

propagules, peut favoriser l'établissement des populations. Ces deux hypothèses ont donc été testées.

Nous avons aussi cherché le type de propagule, benthique ou pélagique, qui se disperse le mieux en fonction de la rive de la Méditerranée. Cette approche a l'avantage d'éviter le biais de détection parce que les espèces à propagules benthiques et celles à propagules pélagiques ont la même probabilité d'être capturées et identifiées. Les informations relatives au type de propagules ont été extraites de FishBase (Froese & Pauly 2006), de la littérature et parfois communiquées par les experts en la matière. Lorsque l'information n'était pas disponible au niveau spécifique, nous avons considéré le niveau familial en supposant que les espèces d'une même famille ont le même type de propagules. Ce fut le cas pour *Lagocephalus suezensis* et *Lagocephalus sceleratus*.

Résistance confamiliale

On peut émettre l'hypothèse que les espèces exotiques sans ou avec très peu d'homologues confamiliaux en Méditerranée ont plus de chances de s'établir que celles qui y rencontrent des congénères proches en raison de l'absence de compétition pour les ressources (habitat et nourriture) (Davis et al. 2000, Strauss et al. 2006). A l'inverse, on peut aussi supposer que l'existence de congénères dans le nouvel environnement est une preuve de l'existence de conditions favorables pour les espèces taxonomiquement proches nouvellement venues. Cette hypothèse de « résistance confamiliale » a été initialement proposée par Darwin (1859). Nous avons testé les deux hypothèses en dénombrant le nombre d'espèces Méditerranéennes de chaque famille Lessepsienne.

Année d'introduction

Il est probable que les espèces introduites au début du siècle se sont davantage dispersées que celles introduites récemment. L'année d'introduction peut donc être un facteur pouvant influencer l'évaluation du succès de la dispersion. Pour notre étude, nous avons considéré l'année de première identification en Méditerranée comme étant l'année d'introduction.

Bathymétrie

Contrairement aux espèces Lessepsiennes qui vivent à de faibles profondeurs (50m en moyenne), les espèces atlantiques peuvent provenir de profondeurs beaucoup plus importantes. Ainsi, le courant profond sortant de la Méditerranée vers l'Atlantique et

l'obstacle du détroit de Gibraltar qui est peu profond (300m) peuvent freiner l'entrée d'espèces atlantiques profondes. De plus, la bathymétrie méditerranéenne relativement faible peut empêcher ces espèces, si elles parviennent à franchir le détroit de Gibraltar, de s'établir en Méditerranée. On peut donc s'attendre à ce que les poissons d'origine atlantique de faible profondeur aient davantage de chance de pouvoir se disperser en Méditerranée que ceux des plus grandes profondeurs. La profondeur maximale de l'habitat natif a donc été testée pour les espèces atlantiques uniquement.

II.1.3 Analyses statistiques

Deux types d'analyses complémentaires ont été réalisés. Nous avons d'abord testé individuellement l'effet de chaque variable explicative sur la dispersion. Etant donné que notre jeu de données est limité (63 espèces Lessepsiennes et 62 atlantiques) et qu'il n'obéit pas à aux conditions d'application des tests paramétriques, nous avons eu recours aux tests non paramétriques pour estimer la relation entre les variables écologiques quantitatives et la dispersion. Pour les variables qualitatives, nous avons appliqué un test du Chi-deux (Zar 1999) en utilisant les modalités suivantes : « tropical », « subtropical » et « tempéré » pour le « climate match » (CM), « benthique » et « pélagique » pour la position dans la colonne d'eau (PC), « œufs benthiques » et « œufs pélagiques » pour les propagules (Pr). Pour les variables quantitatives (latitude (L), taille maximale (TM), résistance confamiliale (RC), année d'introduction (AI), bathymétrie (B)), nous avons utilisé le test non paramétrique de Kruskal–Wallis (Zar 1999). Ce test a aussi servi à tester la dispersion relative des propagules sur les rives nord et sud de la Méditerranée évaluée par la différence $dn - ds$ où dn et ds sont les distances parcourues respectivement sur la rive nord et la sur la rive sud.

Dans une seconde étape, nous avons utilisé un codage binaire de la dispersion afin de hiérarchiser les variables et d'explorer leurs interactions : la « présence » de dispersion, c'est à dire les catégories (2) et (3) (respectivement faible et forte dispersion) citées précédemment, ont été codées par 1 et « l'absence », c'est à dire la catégorie (1), a été codée par 0. Nous avons utilisé une régression multiple logistique, à savoir un GLM (Generalized Linear Model) à erreur binomiale et lien logit, pour estimer l'influence des variables écologiques sur la dispersion. Nous avons débuté avec un modèle incluant toutes les variables ainsi que toutes leurs interactions de second ordre. L'importance relative de chaque variable a été évaluée par

une procédure de rétro-sélection. La signification de l'augmentation de la déviance résultant de la suppression d'un terme du modèle a été estimée par un test du Chi-deux (Crawley 2007). Le modèle minimal adéquat sélectionné est celui contenant uniquement les termes significatifs. Nous avons utilisé les commandes « glm », « summary » et « anova » de l'environnement de programmation statistique R (R Development Core Team 2007) afin de paramétrer et sélectionner les modèles et de mener les analyses.

II.2 Etude de la congruence entre l'ichtyofaune exotique et endémique

II.2.1 Dynamique des introductions

II.2.1.1 Reconstitution de la dynamique historique des espèces

Dans le but de vérifier la tendance des invasions d'espèces exotiques venant du sud, nous avons reconstitué la dynamique historique des introductions d'espèces de la Mer Rouge et de l'Océan Atlantique.

La date de l'ouverture du Canal de Suez étant connue avec précision (1869), il est aisé de reconstituer la dynamique historique des introductions Lessepsiennes. En revanche, pour les espèces d'origine atlantique cette dynamique est plus difficile à reconstituer correctement car leurs dates d'introduction ne sont pas connues avec précision.

Toutes les espèces Lessepsiennes étant originaires de latitudes plus basses que la Méditerranée, nous avons estimé leur dynamique d'introduction simplement en comptabilisant le nombre d'espèces introduites par décennie. Le taux d'introduction a été calculé en rapportant le nombre d'espèces nouvellement signalées à 10, sauf pour la décennie incomplète 2000-2006 pour laquelle la somme des nouvelles occurrences a été rapportée à 7.

Pour les espèces d'origine Atlantique, celles-ci ne provenant pas toutes de latitudes plus basses que celles de la Méditerranée, le simple nombre d'espèces nouvellement signalées ne permet pas d'estimer s'il y a accélération ou non des invasions venant du sud. Nous avons donc eu recours à une autre méthode basée sur le fait que le succès de l'établissement des espèces exotiques est positivement corrélé à la similarité entre leur environnement natif et leur environnement colonisé (Duncan et al. 2003, Blackburn & Duncan 2001). Nous avons donc exploré ce « climate match » en examinant la latitude d'origine dans l'océan Atlantique. Sur la base de l'hypothèse du « climate match » exposée précédemment (Duncan et al. 2003), nous avons fait l'hypothèse que les espèces originaires de latitudes plus basses que la

Méditerranée, c'est à dire de l'Atlantique sud, favorisées par le réchauffement global, auront plus de chance de s'établir en Méditerranée que les espèces originaires des latitudes plus hautes que la Méditerranée. Afin de tester ce « climate match », nous avons calculé la latitude maximale de l'habitat natif des espèces Atlantiques. Pour ce faire, nous avons numérisé, à l'aide d'un Système d'Information Géographique (ArcView 3.3 par Esri), les aires de distribution géographique natives des espèces Atlantiques ayant pénétré en Méditerranée en nous basant sur l'atlas du F NAM. Le logiciel fournit directement les coordonnées extrêmes de l'aire de distribution dont le point le plus au nord, c'est à dire la latitude maximale. Comme pour les espèces Lessepsiennes, nous avons ensuite estimé la tendance en moyennant les latitudes maximales des espèces introduites par décennie.

II.2.1.2 Reconstitution de l'évolution historique de la température

La température moyenne de surface de la Méditerranée a été reconstituée par décennie entre 1900 et 2006 à l'aide des données NOMADS (National Operational Model Archive and Distribution System Meteorological Data Server) du Centre National des Données Climatiques NCDC (National Climatic Data Center) de la NOAA (US National Oceanic and Atmospheric Administration) (www.osdpd.noaa.gov/PSB/EPS/SST/al_climo_mon.html). Les séries chronologiques obtenues nous ont permis d'établir les corrélations (coefficient de corrélation de Pearson), entre la température de surface et les introductions des espèces Lessepsiennes d'une part et les latitudes maximales des espèces Atlantiques d'autre part. Les espèces étudiées étant côtières, nous avons supposé que leur distribution en Méditerranée est affectée par la température de surface et ce, d'autant plus que la même tendance de réchauffement a également été observée en profondeur (Bethoux et al. 1990).

II.2.2 Dynamique de la congruence spatiale

Afin d'étudier la congruence spatiale entre les espèces exotiques et les espèces endémiques, nous avons utilisé les aires numérisées avec le Système d'Information Géographique. Selon l'atlas de la CIESM, lorsqu'une espèce est signalée en un point A (par exemple en Israël), ensuite en un point B (par exemple au Liban) puis en un point C (par exemple en Turquie), sa distribution est considérée continue et inclut toutes les cellules entre les points A et C. A titre d'exemple, *Callionymus filamentosus*, a été signalé pour la première fois en Israël en 1953 (Ben Tuvia 1953), puis au Liban en 1964 (George et al. 1964 in Golani et al. 2002), et ensuite en Turquie en 1994 (Guculu et al. 1994 in Golani et al. 2002). En revanche, lorsqu'une espèce est signalée en un point A (par exemple en Israël), et en un point B (par exemple en Grèce) puis en un point C éloignée de A et B (par exemple en Tunisie), sa distribution est considérée fragmentée entre Israël et la Tunisie et n'inclut que les cellules entre les points A et B et autour de C. C'est le cas, par exemple, de *Pempheris vanicolensis* qui a été signalé pour la première fois au Liban (Mouneimne 1979) puis successivement en Israël (Golani & Ben Tuvia 1986 in Golani et al. 2002) et autour des îles du Dodécanèse (Papaconstantinou & Caragitsou 1987 in Golani et al. 2002) et, récemment, dans le Golfe de Gabès (sud de la Tunisie) (Bradai & Bouain 2001 in Golani et al. 2002). L'atlas de la CIESM ne considère donc la distribution d'une espèce comme étant continue que si les signalements sont distants de moins de 750 km et s'il a été prouvé que son abondance est suffisante pour permettre l'établissement d'une population.

En analysant la température des eaux de surface de la Méditerranée, Diaz Almela et al. (2007) ont détecté une tendance significative au réchauffement durant les années 80 à raison de 0,04°C par an. Nous avons donc comparé la congruence spatiale entre espèces endémiques et exotiques à 20 ans d'intervalle, avant et après la période de réchauffement, soit durant les années 80 et en 2006.

Pour cela, nous avons généré des cartes thématiques de la richesse spécifique des espèces Lessepsiennes, Atlantiques et exotiques (Lessepsiennes et Atlantiques) durant les années 80 en superposant leurs aires de distribution numérisées avec la grille de 27019 cellules de 0,1° de longitude x 0,1° de latitude utilisée dans le chapitre I. La même procédure a été effectuée avec les cartes mises à jour en 2006.

La congruence spatiale entre les espèces exotiques et endémiques a été évaluée pour les deux périodes (durant les années 80 et en 2006). Nous avons d'abord dénombré le nombre de cellules de la grille où les deux groupes d'espèces ont coexisté durant les années 80 et ce en superposant la grille de richesse spécifique exotique des années 80 à celle de richesse endémique générée dans le premier chapitre de cette thèse. Nous avons ensuite calculé un ratio de congruence R pour chaque cellule en divisant le nombre d'espèces endémiques R_{end} par le nombre d'espèces exotiques R_{ex} ($R = R_{\text{end}} / R_{\text{ex}}$). Selon la littérature à laquelle nous nous sommes référés, les distributions géographiques des espèces endémiques ne s'étant pas significativement modifiées entre les années 80 et nos jours, la congruence en 2006 a donc été calculée en superposant la carte de richesse exotique en 2006 à celle des endémiques des années 80. Le ratio des années 80 a été désigné par R_{80} , celui de 2006 par R_{06} .

III. Résultats

III.1 Listes des espèces exotiques

Au total, 63 espèces Lessepsiennes ont été recensées (Tableau II.1). Elles appartiennent à 45 familles et 57 genres. La famille la plus représentée est celle des Tetraodontidae avec 5 espèces, suivie des Clupeidae avec 4 espèces et des Gobiidae et Platycephalidae avec 3 espèces chacune. 51 espèces sont benthiques et 12 sont pélagiques, les tailles maximales observées varient de 4 à 240 cm.

Le premier signalement d'un poisson Lessepsien en Méditerranée, *Atherinomorus lacunosus*, est attribué à Tillier (1902). Le signalement le plus récent considéré dans cette étude est celui de *Tylerius spinosissimus* en 2005 (Corsini et al. 2005). Les espèces Lessepsiennes signalées le plus à l'ouest sont *Pomadasys stridens* en Mer Ligure (Torchio 1969) et *Fistularia commersonii* en Sardaigne (Pais et al. 2007). L'analyse du taux de dispersion des espèces a révélé que 20 espèces n'ont pas réussi à se disperser en Méditerranée, que la dispersion de 24 espèces s'est restreinte au Levant tandis que 19 espèces (soit 30% du total) ont réussi à se propager au-delà de cette limite.

Au total, 62 espèces d'origine atlantique, divisées en 45 familles et 55 genres, ont été recensées (Tableau II.2). Les familles les plus représentées sont les Carcharinidae et les Soléidae avec 5 espèces suivies des Tetraodontidae et des Syngnathidae avec 3 espèces. Parmi ces espèces 50 sont benthiques et 12 sont pélagiques, la taille maximale varie de 7,7cm à 760 cm.

Les premiers signalements de poissons atlantiques au 19^{ème} siècle datent de 1810 avec *Entelurus aequoraesus* et *Pristis pectinata* (Risso 1810) et les plus récents sont *Sphoeroides spengleri* (Reina Harvas et al. 2004) et *Cheilopogon furcatus* (Ben Souissi et al. 2005a).

34 espèces n'ont pas réussi à se disperser en Méditerranée et 9 sont limitées à la mer d'Alboran tandis que 19 espèces (soit 30% du total) ont réussi à se propager au-delà de cette limite. Sept espèces ont même atteint le Levant, situé à l'opposé de leur source d'introduction : *Pristis pectinata* (Risso 1810), *Galeocerdo cuvieri* (Whitehead et al. 1986), *Enchelycore anatina* (Ben Tuvia & Golani 1984), *Arius parki* (Golani & Ben Tuvia 1986), *Acanthurus monroviae* (Golani & Sonin 1996), *Sphoeroides pachygaster* (Golani 1996) et *Syngnathus rostellatus* (Gokoglu et al. 2004).

TABLEAU II.1 Liste des espèces Lessepsiennes (AI: année d'introduction)

Espèce	AI	Référence
<i>Atherinomorus lacunosus</i>	1902	Tillier 1902
<i>Alepes djedaba</i>	1927	Steinitz 1927
<i>Hemiramphus far</i>	1927	Steinitz 1927
<i>Coryogalops ochetica</i>	1927	Norman 1927
<i>Siganus rivulatus</i>	1927	Steinitz 1927
<i>Stephanolepis diaspros</i>	1927	Steinitz 1927
<i>Liza carinata</i>	1929	Norman 1928
<i>Lagocephalus spadiceus</i>	1930	Sanzo 1930
<i>Leiognathus klunzingeri</i>	1931	Spicer 1931
<i>Sphyraena chrysoaenia</i>	1931	Spicer 1931
<i>Parexocoetus mento</i>	1935	Bruun 1935
<i>Scomberomorus commerson</i>	1935	Hornell 1935
<i>Herklotsichthys punctatus</i>	1943	Bertin 1943
<i>Apogon pharaonis</i>	1947	Haas & Steinitz 1947
<i>Sargocentrum rubrum</i>	1947	Haas & Steinitz 1947
<i>Upeneus moluccensis</i>	1947	Haas & Steinitz 1947
<i>Sorsogona prionota</i>	1947	Golani & Ben Tuvia 1990
<i>Dussumieria elopsoides</i>	1949	Lissner 1949
<i>Upeneus pori</i>	1950	Kosswig 1950
<i>Callionymus filamentosus</i>	1953	Ben Tuvia 1953
<i>Cynoglossus sinusarabici</i>	1953	Ben Tuvia 1953
<i>Platycephalus indicus</i>	1953	Ben Tuvia 1953
<i>Saurida undosquamis</i>	1953	Ben Tuvia 1953
<i>Himantura uarnak</i>	1955	Ben Tuvia 1955
<i>Siganus luridus</i>	1955	Ben Tuvia 1955
<i>Etrumeus teres</i>	1963	Whitehead 1963
<i>Hyporhamphus affinis</i>	1964	George et al. 1964
<i>Tylosorus choram</i>	1967	Parin 1967
<i>Epinephelus coioides</i>	1969	Ben Tuvia & Lourie 1969
<i>Epinephelus malabaricus</i>	1969	Ben Tuvia & Lourie 1969
<i>Pomadasys stridens</i>	1969	Torchio 1969
<i>Crenidens crenidens</i>	1970	Lourie & Ben Tuvia 1970
<i>Rastrelliger kanagurta</i>	1970	Collette 1970
<i>Terapon puta</i>	1976	Ben Tuvia 1976
<i>Lagocephalus suezensis</i>	1977	Mouneimne 1977
<i>Pelates quadrilineatus</i>	1977	Ben Tuvia 1977
<i>Sillago sihama</i>	1977	Mouneimne 1977
<i>Spratelloides delicatulus</i>	1978	Ben Tuvia 1978
<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	1979	Mouneimne 1979
<i>Pempheris vanicolensis</i>	1979	Mouneimne 1979
<i>Muraenesox cinereus</i>	1982	Golani & Ben Tuvia 1982
<i>Oxyurichthys petersi</i>	1983	Ben Tuvia 1983
<i>Rachycentron canadum</i>	1986	Golani & Ben Tuvia 1986
<i>Silhouettea aegyptica</i>	1986	Miller & Fouda 1986
<i>Torquigener flavimaculosus</i>	1987	Golani 1987
<i>Tetrosomus gibbosus</i>	1988	Spanier & Goren 1988
<i>Pteroscirtes ancyllodon</i>	1989	Goren & Galil 1989

<i>suite</i>		
Espèce	AI	Référence
<i>Papilloculiceps longiceps</i>	1990	Golani & Ben Tuvia 1990
<i>Pteragogus pelycus</i>	1992	Golani & Sonin 1992
<i>Pterois miles</i>	1992	Golani & Sonin 1992
<i>Rhabdosargus haffara</i>	1992	Golani 1992
<i>Sphyraena flavicauda</i>	1992	Golani 1992
<i>Rhynchoconger trewavasae</i>	1993	Ben Tuvia 1993
<i>Chilomycterus spilostylus</i>	1993	Golani 1993
<i>Abudefduf vaigiensis</i>	1998	Goren & Galil 1998
<i>Fistularia commersonii</i>	2000	Golani 2000
<i>Hippocampus fuscus</i>	2001	Golani & Fine 2002
<i>Plotosus lineatus</i>	2001	Golani 2002
<i>Heniochus intermedius</i>	2002	Gokoglu et al. 2003
<i>Scarus ghobban</i>	2002	Goren & Aronov 2002
<i>Lagocephalus sceleratus</i>	2004	Filiz & Er 2004
<i>Nemipterus japonicus</i>	2005	Golani & Sonin 2006
<i>Tylerius spinosissimus</i>	2005	Corsini et al. 2005

TABLEAU II.2 Liste des espèces atlantiques (AI: année d'introduction)

Espèce	AI	Référence
<i>Entelurus aequoraeus</i>	1810	Risso 1810
<i>Pristis pectinata</i>	1810	Risso 1810
<i>Solea senegalensis</i>	1920	Borja 1920
<i>Nerophis lumbriciformis</i>	1947	Lozano Rey 1947
<i>Psenes pellucidus</i>	1955	Dieuzeide & Roland 1955
<i>Pisodonophis semicinctus</i>	1958	Dieuzeide & Roland 1958
<i>Pagellus bellottii</i>	1960	Dieuzeide 1960
<i>Synaptura lusitanica</i>	1960	Lozano Rey 1960
<i>Trachyscorpia cristulata echinata</i>	1962	Maurin 1962
<i>Diodon hystrix</i>	1963	Torchio 1963
<i>Gephyroberyx darwini</i>	1963	Dieuzeide 1963a
<i>Halosaurus ovenii</i>	1963	Dieuzeide 1963b
<i>Sphyrna mokarran</i>	1977	Boero & Carli 1977
<i>Centrolabrus exoletus</i>	1981	Núñez & Piote 1981
<i>Diplodus bellottii</i>	1981	Reina Hervas et al. 1981
<i>Scorpaena stephanica</i>	1981	Allue et al. 1981
<i>Sphoeroides pachygaster</i>	1981	Oliver 1981
<i>Syngnathus rostellatus</i>	1981	Reina Hervas et al. 1981
<i>Torpedo fuscomaculata</i>	1982	Mazhar 1982
<i>Carcharhinus altimus</i>	1983	Moreno & Hoyos 1983
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	1983	Moreno & Hoyos 1983
<i>Coelorhynchus occa</i>	1983	Allue 1983
<i>Enchelycore anatina</i>	1984	Ben Tuvia & Golani 1984
<i>Microchirus hexophthalmus</i>	1984	Matallanas 1984
<i>Squalus megalops</i>	1984	Munoz Chapuli et al. 1984
<i>Lampanyctus intricarius</i>	1984	Allue & Rubies 1984
<i>Rhizoprionodon acutus</i>	1985	Pastore & Tortonese 1985
<i>Ephippion guttiferum</i>	1985	Pinto de la Rosa 1994 Munoz Chapuli & Perz Ortega
<i>Galeus atlanticus</i>	1985	1985
<i>Laemonema latifrons</i>	1985	Matallanas 1985
<i>Lepidion guentheri</i>	1985	Allue et al. 1981
<i>Hyperoglyphe perciformis</i>	1986	Karrer 1987
<i>Arius parki</i>	1986	Golani & Ben Tuvia 1986
<i>Makaira indica</i>	1986	Orsi Relini & Costa 1986
<i>Acanthurus monroviae</i>	1987	Crespo et al. 1987
<i>Carcharhinus falciformis</i>	1987	Moreno 1987
<i>Pseudupeneus prayensis</i>	1987	Reina Hervas 1987
<i>Serrivomer brevidentatus</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Solea azevia</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Galeoides decadactylus</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Lesueurigobius sanzoi</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Lipophrys pholis</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Parablennius pilicornis</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Parapristipoma octolineatum</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Pontinus kuhli</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Serranus atricauda</i>	1987	Fredj & Maurin 1987

<i>suite</i>		
Espèce	AI	Référence
<i>Tetrapturus georgei</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Umbrina canariensis</i>	1987	Fredj & Maurin 1987
<i>Seriola fasciata</i>	1989	Massuti & Stefanescu 1993
<i>Gymnamodytes semisquamatus</i>	1990	Sabatés et al. 1990
<i>Beryx splendens</i>	1995	Orsi Relini et al. 1995
<i>Chaunax pictus</i>	1997	Ragonese & Giusto 1997
<i>Fistularia petimba</i>	1997	Cardenas & Ortiz 1997
<i>Microchirus boscanion</i>	1998	Massuti et al. 2002
<i>Gaidropsarus granti</i>	1999	Zachariou Mamalingua 1999
<i>Gobius couchi</i>	1999	Stefanni & Mazzoldi 1999
<i>Seriola carpenteri</i>	2000	Pizzicori et al. 2000
<i>Seriola rivoliana</i>	2000	Castriota et al. 2002
<i>Pinguipes brasilianus</i>	2002	Orsi Relini 2002
<i>Cheilopogon furcatus</i>	2004	Ben Souissi et al. 2005a
<i>Sphoeroides spengleri</i>	2004	Reina Hervas et al. 2004

III.2 Taux de dispersion

Le taux de dispersion a été calculé uniquement pour les espèces Lessepsiennes signalées au moins trois fois, à savoir 16 espèces. La vitesse moyenne de dispersion de ces espèces Lessepsiennes est de 122 km par an (SE=2,1 km/an) sur la rive nord. Il s'est avéré que le taux de dispersion des espèces restreintes au Levant s'est accru avec le temps (exemples : *Apogon pharaonis*, Fig.II.2a ; *Callionymus filamentus*, Fig.II.2i ; *Hemiramphus far*, Fig.II.2c ; *Herklotsichthys punctatus*, Fig.II.2d ; *Lagocephalus suezensis*, Fig.II.2e et *Petroscirtes ancylodon*, Fig.II.2f), contrairement à celui des espèces ayant dépassé cette limite (*Leiognathus klunzingeri*, Fig.II.2k ; *Parexocoetus mento*, Fig.II.2l ; *Siganus luridus*, Fig.II.2n ; et *Siganus rivulatus*, Fig.II.2o). En effet, la propagation de ces dernières s'est ralentie au niveau des zones de transition : le taux de dispersion de *L. klunzingeri* (Fig.II.2k) par exemple était de 207,8 km/an avant de baisser à 31,6 km/an après le passage de l'île de Rhodes. Une fois cette barrière géographique franchie, le taux de dispersion est remonté à 153 km/an en direction de l'Adriatique. De plus, pendant la propagation de *P. mento* (Fig.II.2l) de l'île de Rhodes vers l'Albanie, la dispersion s'est ralentie de 600,4 km/an à 73 km/an. La même décélération a été observée pour *S. luridus* pendant son passage de la Mer Egée à l'Adriatique où le taux de dispersion a été divisé par 7 (Fig.II.2n). Il apparaît donc que la transition d'une masse d'eau à une autre agit comme une barrière géographique vis-à-vis de la dispersion des espèces.

Parmi les 16 espèces considérées et en excluant celles dont la vitesse de dispersion a décéléré lors du franchissement des barrières géographiques (6 espèces), 70% ont vu leur propagation s'accélérer par un facteur 5 après les années 80. Chez d'autres espèces, la dispersion s'est ralentie avant qu'elles n'atteignent l'île de Rhodes : *Atherinomorus lacunosus*, *Callionymus filamentus* et *Sphyraena flavicauda*.

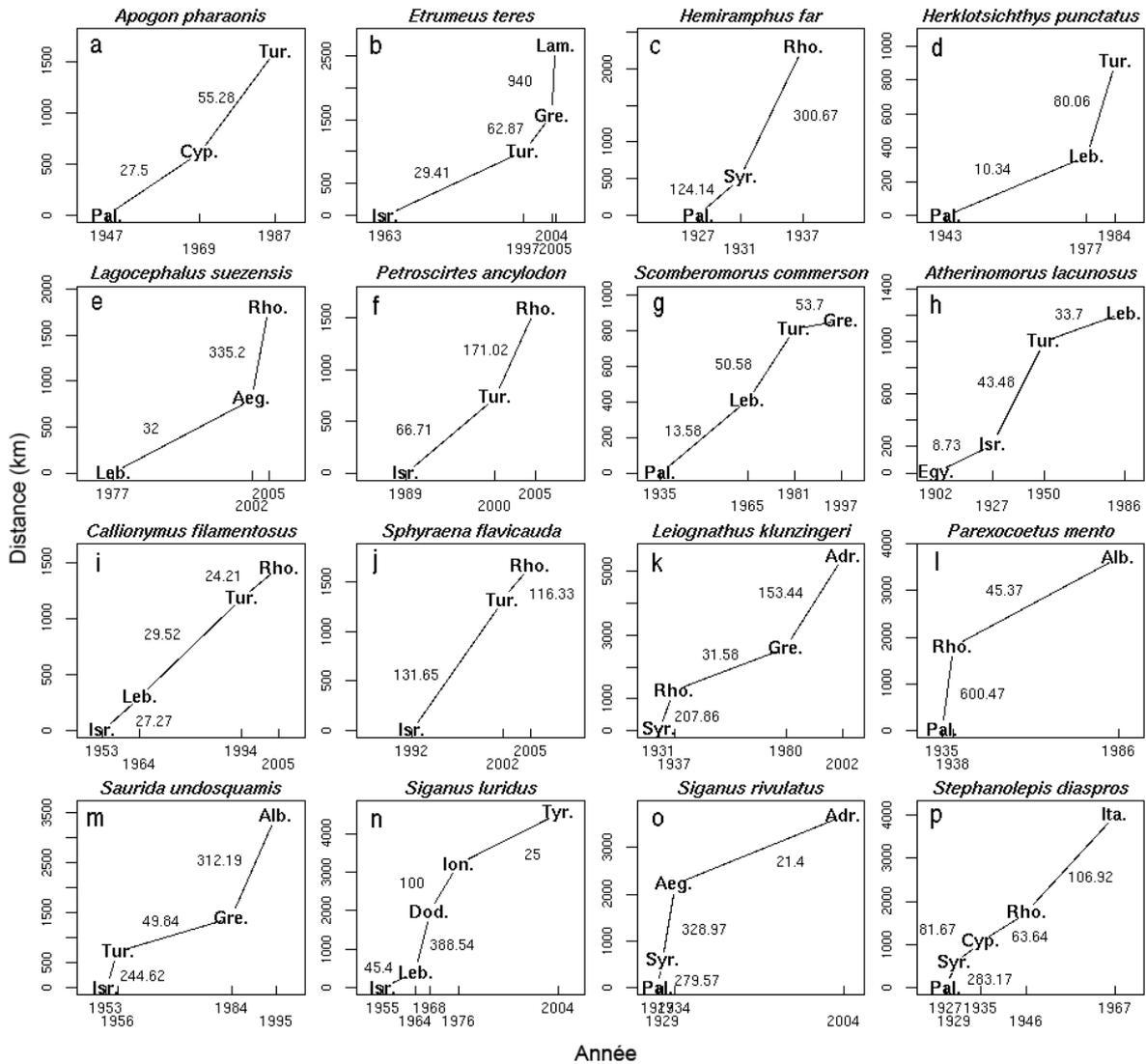


Fig.II.2 Dispersion des 16 espèces Lessepsiennes signalées au moins 3 fois sur la rive nord de la Méditerranée. Les localisations des signalements (km par an) sont indiquées dans et à côté des courbes. Adr : Mer Adriatique, Aeg : Mer Egée, Alb : Albanie, Cyp : Chypre, Dod : îles Dodecanese, Egy : Egypte, Gre : Grèce, Ion : Mer Ionienne, Isr : Israël, Ita : Italie, Lam : Lampedusa, Leb : Liban, Pal : Palestine, Rho : Rhodes, Syr : Syrie, Tur : Turquie, Tyr : Mer Tyrrhénienne

L'analyse de l'asymétrie nord-sud dans la dispersion des espèces Lessepsiennes a montré que parmi les 42 espèces pour lesquelles il a été possible de mesurer la distance parcourue sur l'une ou sur les deux rives de la Méditerranée, 26 ont une asymétrie supérieure à l'asymétrie prédite sous l'hypothèse nulle : les espèces Lessepsiennes tendent à avoir une distribution plus asymétriques que celle prédite (Fig.II.3a). Parmi ces 26 espèces, 42% se caractérisent par une asymétrie maximale (=1), c'est à dire qu'elles se dispersent uniquement sur une rive de la Méditerranée, en l'occurrence exclusivement sur la rive nord.

Pour les espèces atlantiques, parmi les 44 espèces pour lesquelles il a été possible de mesurer la distance parcourue sur l'une ou sur les deux rives de la Méditerranée, 31 ont une asymétrie supérieure à l'asymétrie prédite sous l'hypothèse nulle : comme les Lessepsiennes, les espèces atlantiques tendent à avoir une distribution moins symétrique que celle prédite sous l'hypothèse nulle (Fig.II.3b). Parmi ces 31 espèces, 87% ont une asymétrie maximale (=1), c'est à dire qu'elles se dispersent uniquement sur une rive de la Méditerranée, dont 70% colonisant uniquement la rive nord et 30% uniquement la rive sud.

Parmi les espèces exotiques colonisant une seule rive, la totalité des espèces Lessepsiennes se disperse exclusivement sur la rive nord, tandis que 70% des espèces atlantiques se dispersent sur la rive nord et 30% la rive sud.

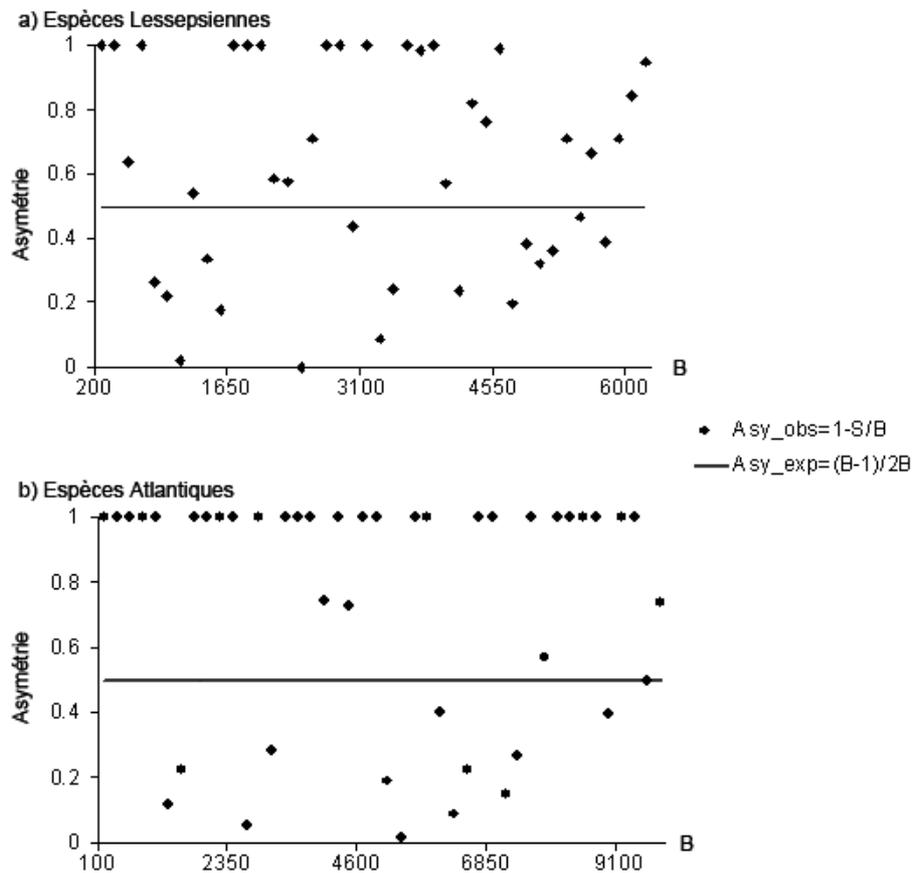


Fig.II.3 Asymétrie de la dispersion des espèces Lessepsiennes (a) et atlantiques (b).

B : distance la plus grande parcourue sur l'une des rives de la Méditerranée, S : distance la plus petite parcourue sur l'une des rives de la Méditerranée, Asy_obs : asymétrie observée, Asy_exp : asymétrie attendue sous l'hypothèse nulle

III. 3 Variables environnementales liées à la dispersion

III.3.1 Espèces Lessepsiennes

Parmi les 6 variables testées, seuls le « climate match » (CM) et l'année d'introduction (AI) sont significativement corrélés aux 3 modalités de dispersion (absence de dispersion, faible ou forte dispersion). Il apparaît que les espèces tropicales obéissent moins à une dispersion due au hasard, contrairement aux espèces subtropicales, qui se dispersent plus. Par exemple, *Oxyurichthys petersi* (Fig.II.4), une espèce tropicale, est limitée à la partie orientale de la Méditerranée avec une faible dispersion alors que l'espèce subtropicale *Siganus luridus* montre une forte capacité de dispersion et s'est propagée dans le bassin occidental (Fig.II.4). De plus, on observe que ce sont les espèces ayant pénétré les premières en Méditerranée qui se sont dispersées avec succès (Tableau II.3). On note également que les espèces à propagules pélagiques sont plus aptes à se disperser le long de la rive nord que les espèces à propagules benthiques (Tableau II.3).

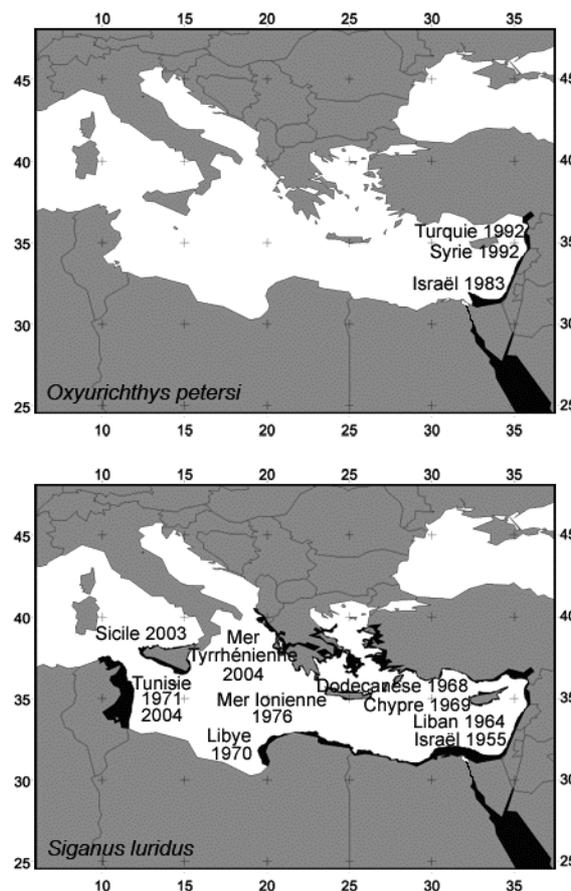


Fig.II.4 Deux exemples de dispersion d'espèces Lessepsiennes en Méditerranée : *O. petersi*, une espèce tropicale à faible dispersion et *S. luridus*, une espèce subtropicale à forte dispersion

Le modèle adéquat minimal obtenu à partir de l'analyse de régression logistique prédit le succès de dispersion en fonction du « climate match » (CM), de l'année d'introduction (AI) ainsi que de l'interaction de ces deux variables (CM:AI, Tableau II.4). Le terme d'interaction représente l'effet multiplicatif du « climate match » et de l'année d'introduction et indique l'influence de l'interaction de ces deux variables sur le taux de dispersion.

TABLEAU II.3 Tests Chi-deux (CD) et Kruskal-Wallis (KW) de l'effet des variables prédictives sur la dispersion des espèces Lessepsiennes. CM: climate match, PC: position dans la colonne d'eau, TM: taille maximale totale, Pr: type de propagule, Pr/NS: effet des propagules sur la dispersion sur la rive nord et la rive sud, RC: résistance confamiliale, AI: année d'introduction.

	CM	PC	TM	Pr	Pr/NS	RC	AI
CD	7,48*	1,67 ^{ns}		1,19 ^{ns}			
KW			40,3 ^{ns}		5,08 ^{ns}	5,9 ^{ns}	10,6**

^{ns}: non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01.

TABLEAU II.4 Paramètres du modèle de régression logistique liant le succès de la dispersion des espèces Lessepsiennes au « climate match » et à l'année d'introduction. ddl: degrés de liberté, Dev: déviance, %Exp: pourcentage de déviance expliqué, DR: déviance résiduelle, p: p value, CM: Climate Match, AI: année d'introduction.

Facteurs	estimation	ddl	Dev	%Exp	Rdl	DR	p
Constante	349,02				62	78,74	
CM	-313,81	1	3,96	28,42	61	74,77	0,04
AI	-0,17	1	32,15	60	66,11	32,15	0,003
CM:AI	0,15	1	36,89	59	57,61	36,89	0,004

Ces résultats corroborent et précisent les conclusions des tests réalisés indépendamment sur chaque variable : les poissons Lessepsiens d'origine subtropicale, dont l'année d'introduction est ancienne, sont plus prédisposés à se disperser avec succès (Tableau II.4). Toutefois, les résultats du GLM montre que le « climate match », en combinaison avec l'année d'introduction, a une influence majeure sur la dispersion. De plus, les termes significatifs de l'interaction mettent en évidence que l'année d'introduction n'a pas le même effet sur les espèces tropicales et subtropicales : pour les espèces tropicales, l'effet de l'année

d'introduction se manifeste par une droite de pente négative, tandis que pour les espèces subtropicales, son effet se traduit par une courbe logistique (Fig.II.5).

En résumé, nos résultats indiquent que toutes les espèces d'origine subtropicale introduites avant 1980 (point d'inflexion de la courbe de la Fig.II.5) ont réussi à se disperser avec succès en Méditerranée, tandis que la probabilité pour que les espèces d'origine tropicale se dispersent décroît linéairement avec leur date d'introduction.

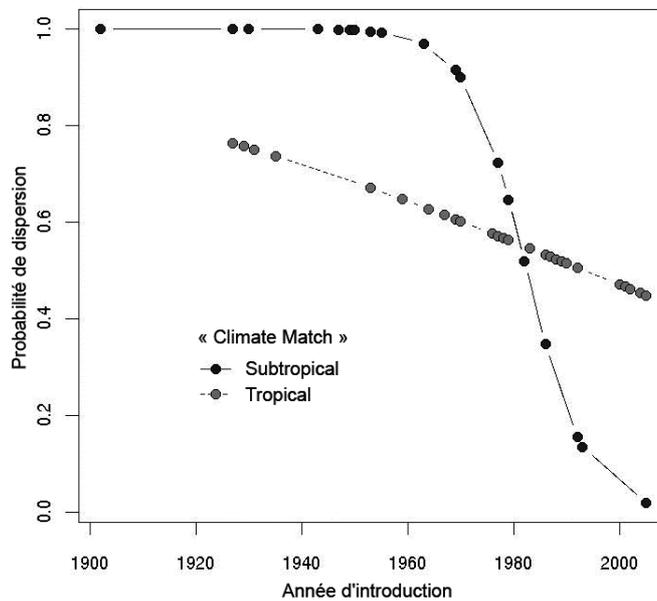


Fig.II.5 Modèle logistique prédisant la probabilité de dispersion des espèces Lessepsiennes en fonction de l'année d'introduction et du « climate match » (tropical ou subtropical)

III.3.2 Espèces atlantiques

Contrairement aux espèces Lessepsiennes, la dispersion des espèces atlantiques, selon les 3 modalités (absence, faible et forte dispersions), n'est significativement corrélée à aucune des variables considérées (Tableau II.5).

En revanche, lorsqu'on ne considère que deux classes de dispersion (présence ou absence de dispersion), le GLM révèle un effet significatif de la bathymétrie (Tableau II.6) : plus la profondeur maximale est grande, plus la probabilité de dispersion des espèces atlantiques diminue (Fig.II.6).

TABLEAU II.5 Tests Chi-deux (CD) et Kruskal-Wallis (KW) de l'effet des variables prédictives sur la dispersion des espèces atlantiques. CM: climate match, L : latitude moyenne, PC: position dans la colonne d'eau, TM: taille maximale totale, Pr: type de propagule, Pr/NS: effet des propagules sur la dispersion sur la rive nord et la rive sud, RC: résistance confamiliale, AI: année d'introduction, B: bathymétrie maximale de l'habitat natif.

	CM	L	PC	TM	Pr	Pr/NS	RC	AI	B
CD	8,5 ^{ns}		0,926 ^{ns}		0,302 ⁿ				
KW		1,4 ^{ns}		4,83 ^{ns}		1,1 ^{ns}	2,7 ^{ns}	4,0 ^{ns}	4,5 ^{ns}

^{ns}: non significatif ; * p < 0,05 ; ** p < 0,01.

TABLEAU II.6 Paramètres du modèle de régression logistique liant le succès de dispersion des espèces atlantiques à la bathymétrie. ddl: degrés de liberté, Dev: déviance, %Exp: pourcentage de déviance expliqué, DR: déviance résiduelle, p: p value, B : bathymétrie maximale de l'habitat natif.

Facteurs	estimation	ddl	Dev	%Exp	Rdl	DR	p
Constante	0,284				61	85,36	
B	-0,001	1	5,64	18,35	60	79,72	0,018

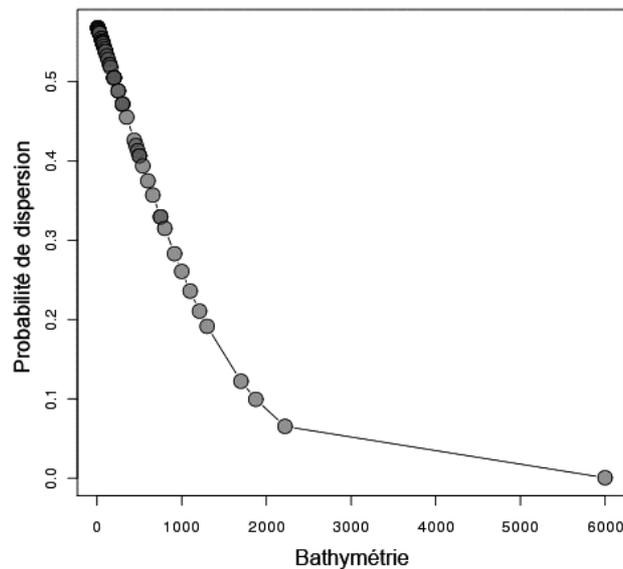


Fig.II.6 Modèle logistique prédisant la probabilité de dispersion des espèces atlantiques en fonction de leurs bathymétries maximales

III.4 Réchauffement global et congruence entre espèces exotiques et endémiques

Dans les années 80, la Méditerranée abritait 47 espèces Lessepsiennes, les côtes israéliennes étant les plus riches avec 37 espèces par cellule. Durant cette période, seules quatre espèces avaient atteint le bassin occidental : *Pomadasys stridens* dans le Golfe de Gênes (Italie) (Torchio 1969), *Stephanolepis diaspros* (Chakroun 1966), *Siganus luridus* (Ktari Chakroun 1971) et *Siganus rivulatus* (Ktari & Ktari 1974) en Tunisie. La mer Adriatique, le nord de la Tunisie, la Sicile et une grande partie de la Libye n'étaient pas encore colonisées (Fig.II.7a). En 2006, 63 espèces ont été identifiées en Méditerranée, les côtes israéliennes étant toujours les plus colonisées avec 59 espèces par cellule. Certaines espèces Lessepsiennes sont parvenues jusqu'au nord de l'Adriatique (*Epinephelus coioides* (Parenti & Bressi 2001)), au nord de la Tunisie et en Sardaigne (*Fistularia commersonii* (Pais et al. 2007)) (Fig.II.7b).

Les espèces atlantiques étaient au nombre de 50 dans les années 80 en Méditerranée. Seules trois d'entre elles avaient atteint le bassin oriental : *Pristis pectinata* (Quignard & Tomasini 2000), *Arius parki* (Golani & Ben Tunia 1986) et *Enchelycore anatina* (Ben Tuvia & Golani 1984) (Fig.II.7c). En 2006, 62 espèces atlantiques peuplaient la Méditerranée dont des

spécimens se qui se retrouvaient dans le Levant : *Acanthurus monroviae* (Golani & Sonin 1996), *Carcharhinus altimus* et *Sphoeroides pachygaster* (Golani 1996) (Fig.II.7d).

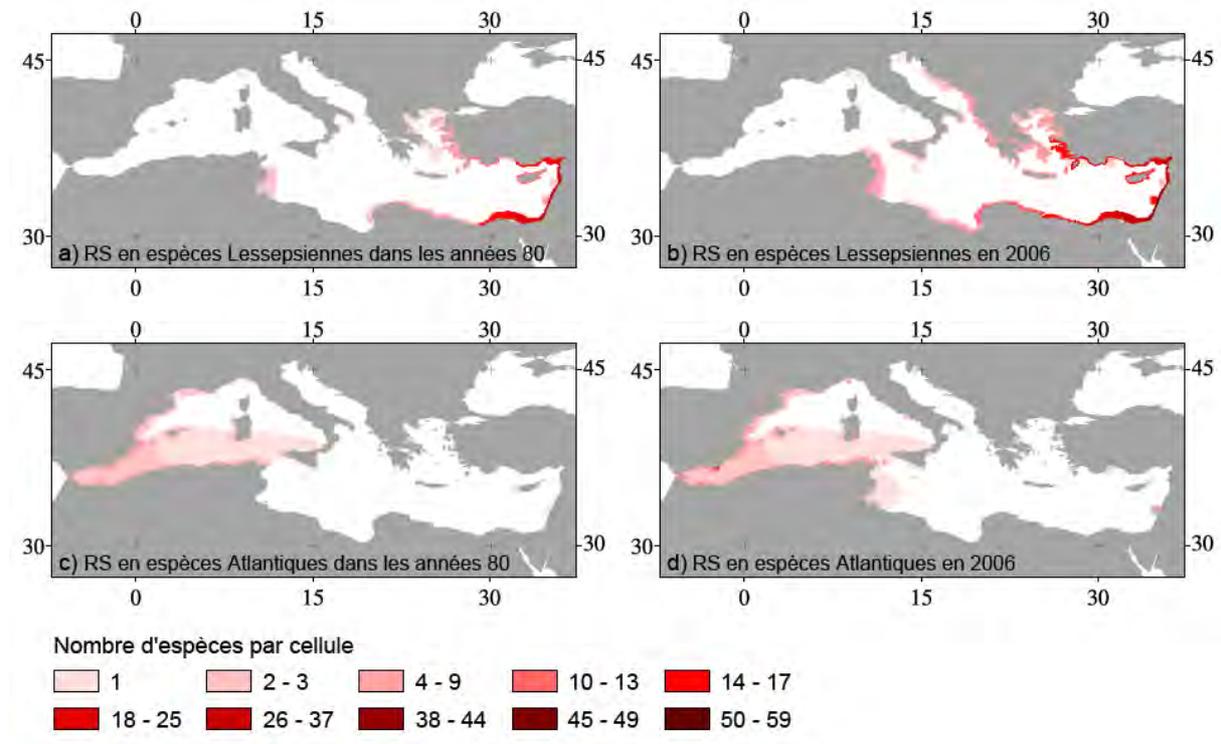


Fig.II.7 Cartes de richesse spécifique (RS) en espèces Lessepsiennes et atlantiques durant les années 80 et en 2006

III.5 Dynamique des introductions

Le signalement de nouvelles espèces Lessepsiennes en Méditerranée révèle que leur nombre a augmenté entre le début du XX^{ème} siècle et les années 50 ainsi qu'à partir des années 90. Le taux d'invasion s'est accru de 0,7 espèce par an en moyenne dans les années 90 à 2 espèces par an depuis l'année 2000. En général, le nombre d'espèces Lessepsiennes est positivement et significativement corrélé à la température de l'eau ($r = 0,77$; $p < 0,05$) (Fig.II.8a).

Les espèces atlantiques pénétrant en Méditerranée affichent une tendance à la baisse de leurs latitudes maximales d'origine, ce qui signifie qu'elles proviennent de plus en plus des basses latitudes et sont donc de plus en plus thermophiles ($p < 0,01$). Ces latitudes maximales sont en effet négativement et significativement corrélées à la température de l'eau ($r = -0,6$; $p < 0,05$).

Depuis les années 80, aucune espèce présente à des latitudes supérieures à $42,35^\circ$ ne s'est installée (ou du moins a été capturée) en Méditerranée (Fig.II.8b).

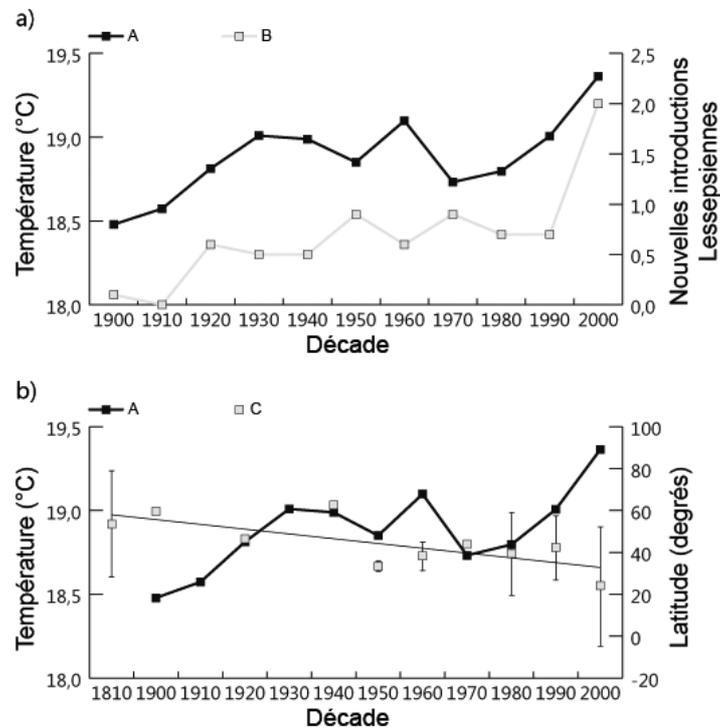


Fig.II.8 a : Evolution de la température de la Méditerranée (A) et du nombre d'introductions Lessepsiennes par décennie (B) ($r=0,77$; $p<0,05$). b : évolution de la température de la Méditerranée (A) et de la moyenne de la latitude maximale des espèces atlantiques (C) ($r=-0,60$; $p<0,05$) (les barres d'erreur indiquent la déviation standard)

III.6 Dynamique de la congruence spatiale

La distribution spatiale de la richesse endémique ($n=79$) est très hétérogène. La plus forte richesse est observée en Adriatique (Fig.II.9a) avec 44 espèces par cellule, la plus faible n'est que d'une espèce par cellule.

La richesse exotique exhibe un patron côtier, particulièrement dans le Levant. Dans les années 80, en Méditerranée, 97 espèces exotiques furent identifiées, avec une richesse maximale de 38 espèces par cellule dans le Levant (Fig.II.9b). Les côtes italiennes, les côtes grecques de la mer Ionienne et la majeure partie des côtes libyennes étaient encore vierges de toute colonisation exotique. Des années 80 à l'année 2006, la plupart des espèces exotiques se sont propagées vers le nord de la Méditerranée à raison de $3,5^\circ$ (approximativement 300 km). En

2006, on y a recensé 125 espèces exotiques. Ainsi, toute la Méditerranée a été colonisée à l'exception des côtes est et ouest de la péninsule italienne. La richesse maximale a augmenté de 66% par rapport aux années 80, soit 63 espèces par cellule dans le Levant. Des régions qui n'étaient nullement le siège d'une colonisation dans les années 80, comme la mer Ionienne et l'est de l'Adriatique, ont connu par la suite l'arrivée de 3,5 espèces exotiques en moyenne par an (Fig.II.9c).

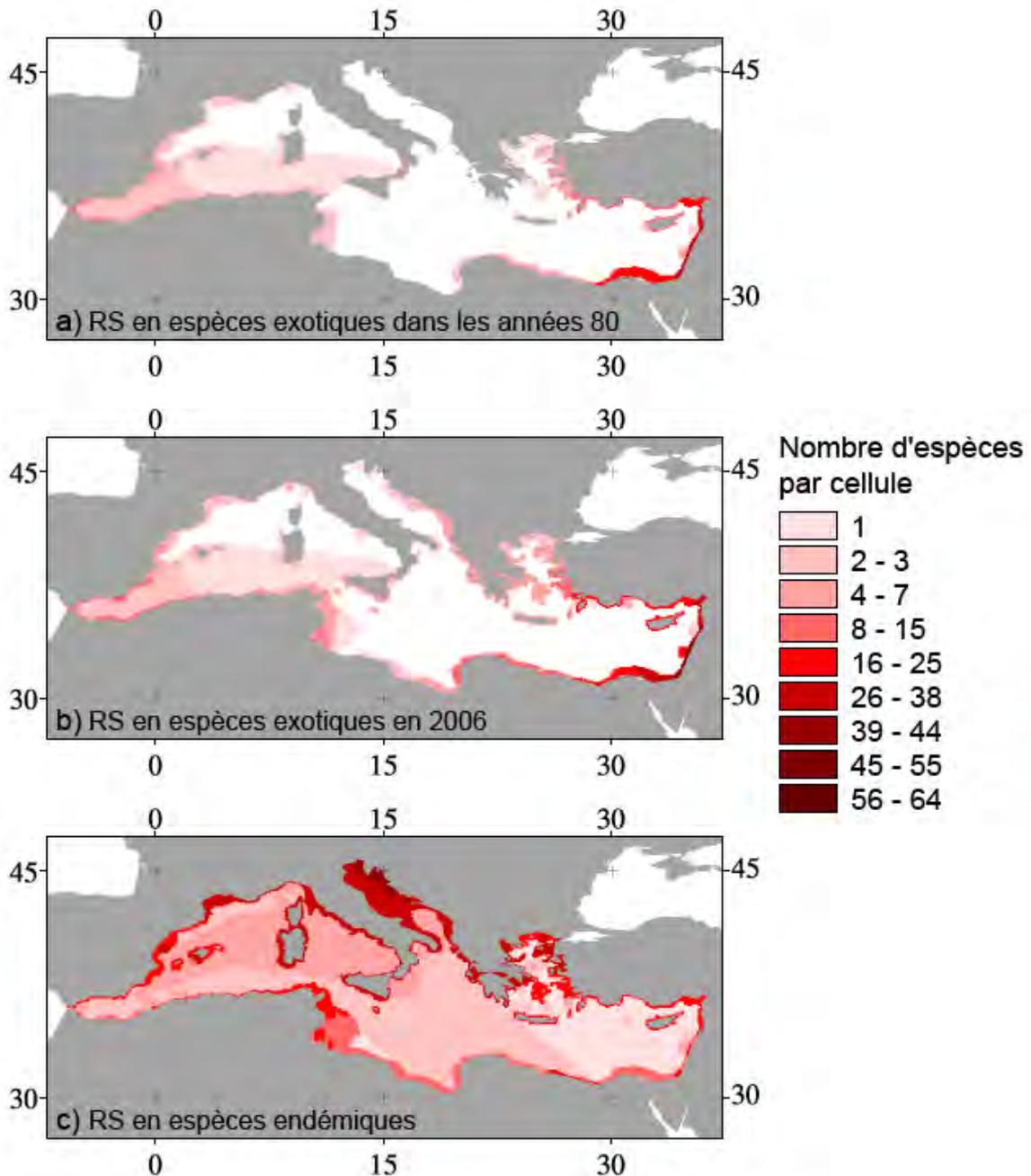


Fig.II.9 Patrons de distribution de la richesse spécifique exotique durant les années 80 (a) et en 2006 (b) et de la richesse spécifique endémique (c). RS : Richesse Spécifique

La congruence entre espèces endémiques et espèces exotiques s'est opérée dans 9344 cellules dans les années 80 et dans 11516 cellules en 2006, soit une augmentation de 23%. En considérant les histogrammes de distribution du ratio entre la densité d'espèces endémiques et celle d'espèces exotiques (Fig.II.10), on constate que la fréquence des cellules à forts ratios a diminué entre les années 80 et 2006 : le ratio moyen a été divisé par 2 et a chuté de 8,67 à 4,3 en 2006. Dans les années 80, environ 1213 cellules avaient un ratio supérieur à 20 (soit 20 fois plus d'espèces endémiques que d'espèces exotiques); en 2006 le nombre de ces cellules n'était plus que de 20.

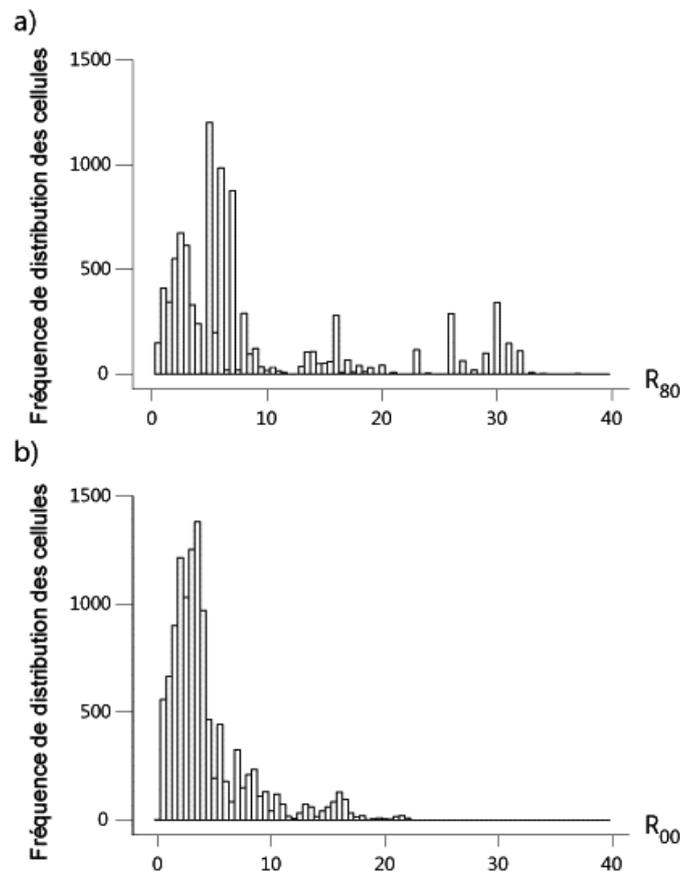


Fig.II.10 Variation de l'intensité de la congruence spatiale entre les espèces endémiques et exotiques : fréquence de distribution des ratios des cellules ($R = \frac{R_{en}}{R_{ex}}$) durant les années 80 (a) et en 2006 (b)

IV. Discussion

IV.1 Etude de la dispersion

IV.1.1 Taux de dispersion

Nos résultats ont révélé que parmi les espèces Lessepsiennes dont le taux de dispersion a pu être calculé, six se caractérisent par une courbe de dispersion logistique (*Leiognathus klunzingeri*, Fig.II.2k ; *Parexocoetus mento*, Fig.II.2l ; *Saurida undosquamis*, Fig.II.2m ; *Siganus luridus*, Fig.II.2n ; *Siganus rivulatus*, Fig.II.2o et *Stephanolepis diaspros*, Fig.II.2p) typique des espèces invasives (Hengeveld 1989, Silva et al. 2002). La décélération de la dispersion marquée par le point d'inflexion de la courbe survient au niveau de la région de l'île de Rhodes. Or, l'île de Rhodes se situe à la frontière entre le bassin Levantin dont les températures sont douces et le reste de la Méditerranée où elles sont plus fraîches. En effet, dans cette zone, la température baisse de 20,8°C à 18,95°C en moyenne (Fig.II.11). Ce front thermique semble donc représenter un obstacle pouvant entraîner une diminution de la vitesse de dispersion d'espèces ayant une affinité pour les eaux chaudes. Nos données vont dans le sens de cette hypothèse comme le montre le ralentissement, lors du passage d'un bassin à l'autre, des espèces ayant atteint le bassin occidental (*L. klunzingeri*, *P. mento*, *S. luridus* et *S. rivulatus*) (Fig.II.2). Cette tendance générale corrobore l'idée que les baisses du taux de dispersion sont liées au franchissement de barrières thermiques.

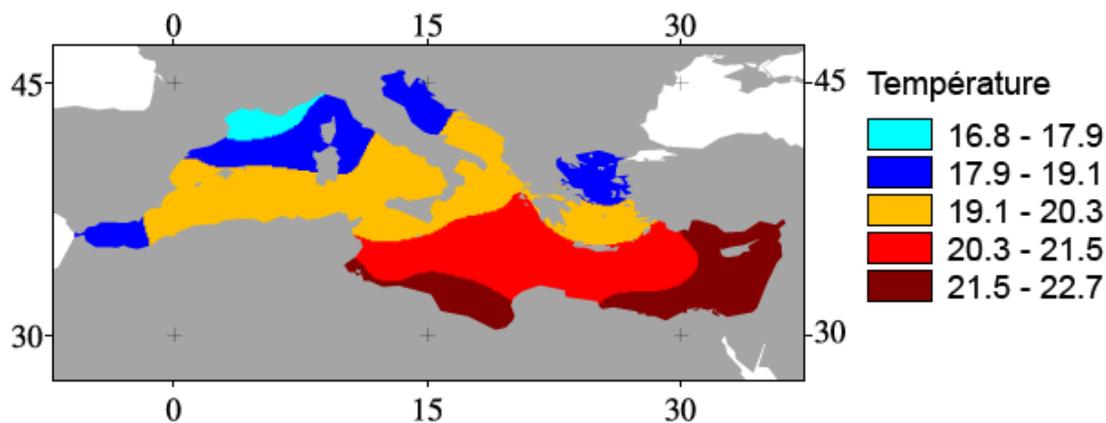


Fig.II.11 Températures moyennes des eaux de surface en 2000 (en°C)

IV.1.2 Variables corrélées à la dispersion

Sept variables pouvant potentiellement être corrélées au succès de la dispersion ont été examinées : l'année d'introduction, le « climate match », la position dans la colonne d'eau, la taille maximale, le type de propagules, la résistance confamiliale et la bathymétrie (ce dernier paramètre n'a été testé que pour les espèces atlantiques).

Pour les espèces Lessepsiennes, parmi ces variables, seuls l'année d'introduction et le « climate match » sont significativement corrélés à la dispersion, lorsque celle-ci est subdivisée en 3 catégories. Il apparaît, en effet, que les espèces Lessepsiennes subtropicales qui se sont introduites tôt en Méditerranée ont une meilleure dispersion. De plus, lorsque l'on compare l'intensité de dispersion sur les deux rives méditerranéennes, on constate que les espèces Lessepsiennes à propagules (œufs) pélagiques se propagent davantage sur la rive nord que celles à propagules benthiques. Enfin, nous avons aussi montré, grâce à une régression logistique, que le succès de la dispersion des espèces Lessepsiennes est expliqué de manière significative par le « climate match », l'année de leur introduction et leurs interactions, avec un effet dominant du « climate match » (Tableau II.4). En ce qui concerne l'année d'introduction, nous avons démontré que celle-ci n'a pas le même effet sur les espèces tropicales et sur les espèces subtropicales (Fig.II.5). Nos résultats sont en accord avec ceux de Blackburn & Duncan (2001) qui ont exploré le « climate match » en comparant la latitude des distributions natives des oiseaux à celles de leurs distributions dans leur nouvel environnement. Leurs conclusions suggèrent aussi que le succès de dispersion des espèces exotiques dépend des similarités entre les deux environnements et que le climat est un facteur clé pour appréhender le succès potentiel des espèces introduites.

La température en Méditerranée apparaît comme plus favorable aux espèces subtropicales que tropicales : les premières tendent à se propager plus que les secondes et ceci, probablement, en raison d'une plus faible tolérance thermique minimale des ces dernières.

L'aptitude des espèces exotiques à s'établir dans leur nouvel environnement, à surmonter les perturbations et à s'adapter à des conditions environnementales différentes dépend de leur capacité à se disperser et du temps écoulé depuis leur introduction, deux éléments fondamentaux de l'écologie des populations (Bobadilla & Santelices 2005).

En ce qui concerne les espèces atlantiques, seule la bathymétrie s'est révélée comme ayant un effet significatif sur la dispersion. Ceci suggère que, comparé au facteur profondeur de

l'habitat, les traits fonctionnels et d'histoire de vie semblent d'une importance secondaire dans l'explication du succès de la dispersion des espèces Atlantiques en Méditerranée. Que seule la bathymétrie soit significative peut paraître étonnant mais ceci s'explique par le fait que l'étude des espèces atlantiques se heurte à deux difficultés : la première est que, contrairement au Canal de Suez dont la date d'ouverture est récente et connue, le détroit de Gibraltar a fort longtemps contribué à alimenter la Méditerranée en faune et en flore (Emig & Geistdoerfer 2004). Il est donc impossible de retracer la chronologie exacte de la dispersion des espèces atlantiques en Méditerranée. La deuxième difficulté est que les espèces d'origine atlantiques sont moins faciles à repérer que les espèces Lessepsiennes. En effet, ces dernières sont, en général, différentes de celles des espèces Méditerranéennes (e.g. *Tetrosomus gibbosus* et *Chilomycterus spilostylus*) (Fig.II.12) de par leur forme et leur couleur. En revanche, les espèces atlantiques, d'aspect plus banal, sont moins discernables. En conséquence, l'inventaire des espèces « néo-atlantique » n'est donc sûrement pas exhaustif, ce qui introduit un biais dans les analyses.

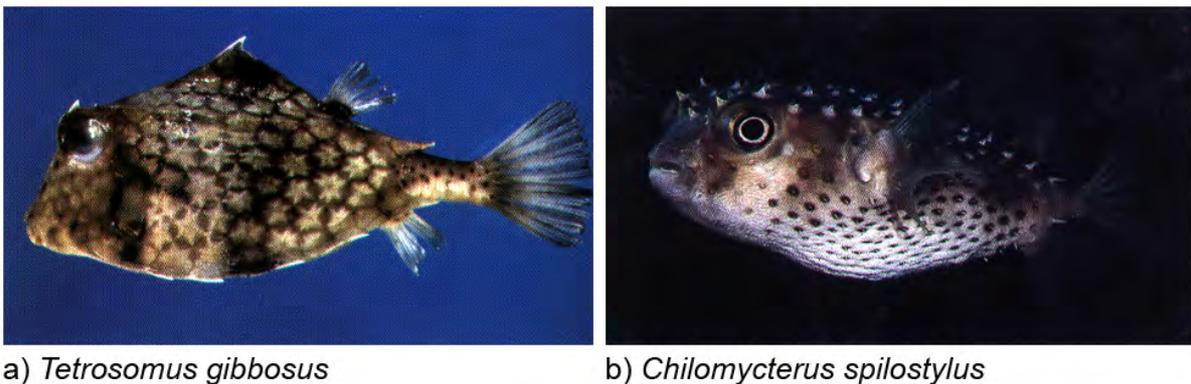


Fig.II.12 Exemples de deux poissons Lessepsiens à morphologie particulière

La dispersion dépend fortement des processus physiques hydrodynamiques et notamment de la circulation générale des masses d'eaux. Dans cette étude, nous avons relevé que les espèces Lessepsiennes à propagules pélagiques se dispersent davantage le long des côtes de la rive nord de la Méditerranée que les espèces à propagules benthiques, ce qui peut être attribué à la circulation générale des eaux dans le Levant. Cette circulation est fortement influencée par le courant Atlantique dont la direction est anti-horaire dans le bassin Levantin (Nielsen 1912, Ovchinnikov 1966, Lacombe et Tchernia 1972, Hamad et al. 2005) (Fig.II.13a et II.13c). Les propagules pélagiques étant plus sujettes au transport par les courants que les propagules

benthiques, elles sont davantage entraînées par le courant et disséminées sur la rive nord. Au contraire, les propagules benthiques se propagent de manière identique sur les deux rives. Par conséquent, la circulation dominante anti-horaire dans le Levant apparaît comme le principal facteur de forçage dans la dispersion des espèces Lessepsiennes à propagules pélagiques, d'autant plus que le rôle des propagules dans la dispersion des espèces invasives a déjà été démontré (« pression des propagules » de Lockwood et al. 2005). Dans notre étude nous n'avons, malheureusement, pu considérer que la position des œufs dans la colonne d'eau en raison de l'absence d'informations relatives aux larves de toutes les espèces Lessepsiennes.

Le patron de dispersion des espèces sur les deux rives de la Méditerranée a révélé une asymétrie très claire avec une meilleure dispersion sur la rive nord que sur la rive sud, aussi bien pour les espèces Lessepsiennes qu'atlantiques. Si la dispersion des espèces Lessepsiennes sur la rive nord est facilitée par la circulation générale antihoraire due au courant atlantique, on peut s'attendre à ce que la rive sud soit plus colonisée par les espèces atlantiques drainées par le courant entrant par le détroit de Gibraltar que la rive nord (Lacombe et Tchernia 1972) (Fig.II.13a). Contre-intuitivement, nos résultats ont montré que lorsque les espèces atlantiques se dispersent sur une seule rive, la rive nord est plus envahie que la rive sud. En revanche, lorsque ces espèces se dispersent sur les deux rives, elles se propagent plus loin sur la rive sud, c'est à dire que la distance parcourue sur la rive sud est plus grande que celle parcourue sur la rive nord.

Nous proposons 3 explications à cette asymétrie de dispersion chez les espèces atlantiques :

- (i) Il est certes admis que le courant atlantique longe la rive sud de la Méditerranée dans un sens anti-horaire mais il y a, au niveau du détroit de Gibraltar, des mouvements d'eau tourbillonnaires horaires qui peuvent contraindre la dispersion des espèces et donc des propagules (Millot 1987) (Fig.II.13a et II.13b)

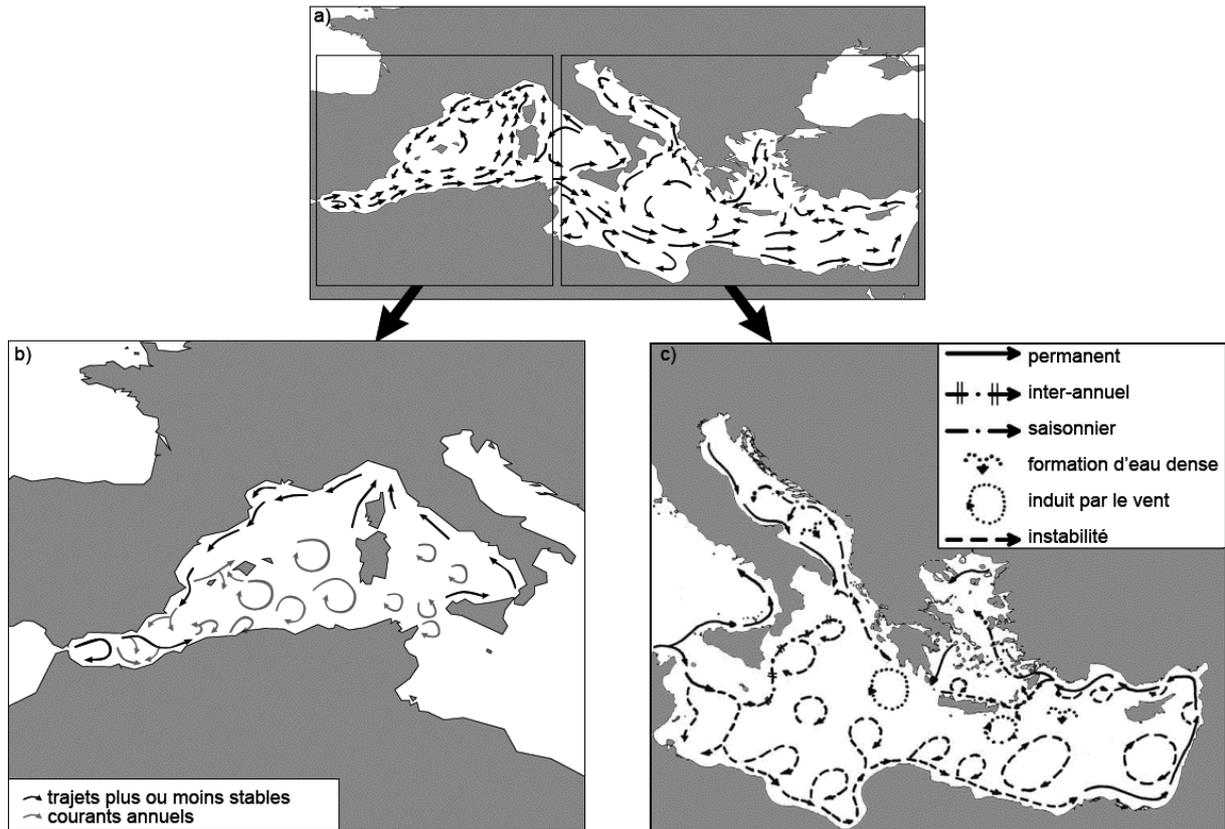


Fig.II.13 Circulation du courant atlantique en Méditerranée. (a) : circulation générale d'après Lacombe et Tchernia (1972), (b) : détail de la circulation dans le bassin occidental d'après Millot (1987), (c) détail de la circulation dans le bassin oriental d'après Hamad et al. (2005)

- (ii) La productivité primaire pourrait expliquer le fait que la rive nord abrite plus d'espèces que la rive sud. En effet, selon le processus du « bottom-up », les producteurs primaires (ainsi que les nutriments et la lumière) régulent les communautés des niveaux trophiques inférieurs vers les niveaux trophiques supérieurs (Menge 2000). De plus, on a montré que le contrôle « bottom-up » joue un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème ouest Méditerranéen contrairement au contrôle « top-down » qui y est marginal (Coll et al. 2006). La productivité primaire et l'abondance des poissons, entre autres exotiques, sont donc étroitement corrélées et ce, d'autant plus qu'il a déjà été démontré que la quantité de ressource disponible influence la dispersion des espèces non indigènes (Davis et al. 2000). Suivant cette théorie, on peut s'attendre à ce que les régions les plus productives, avec des structures saisonnières bien marquées soient plus sujettes aux invasions. Selon Bosc et al. (2004), la rive nord du bassin occidental de la Méditerranée est plus productive que la rive sud et il existe une enclave hyper

productive le long des côtes espagnoles de la mer d'Alboran (Fig.II.14). En raison de cette distribution des aires de productivité, on peut avancer l'hypothèse que les poissons qui pénètrent en Méditerranée par le détroit de Gibraltar, se dirigent préférentiellement vers la rive nord qui est plus productive. S'ils se dirigent vers les deux rives, ils se disperseront plus le long de la rive sud en raison du sens de la circulation générale des eaux qui favorisera leur progression.

La productivité primaire pourrait aussi jouer un rôle dans la dispersion des espèces Lessepsiennes car la zone la plus productive du sud-est méditerranéen est l'embouchure du Nil dont le panache est dévié à l'est par la circulation générale. En suivant le sens du courant, les espèces Lessepsiennes suivent aussi les zones de productivité primaire (Fig.II.14).

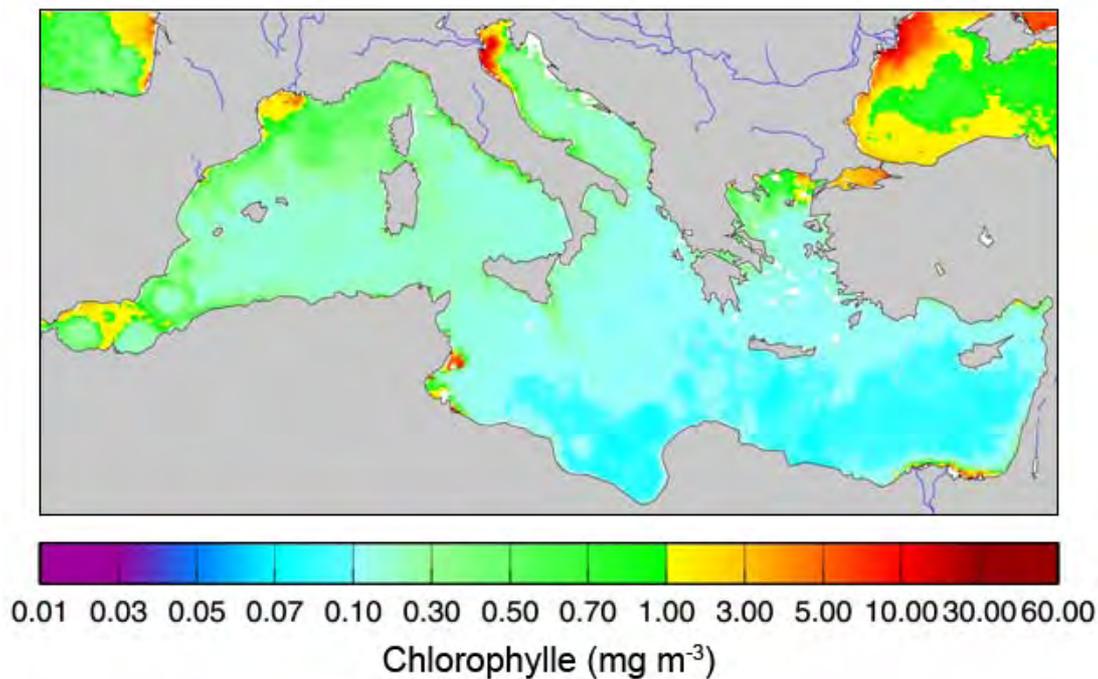


Fig.II.14 Productivité primaire mesurée en terme de concentration en chlorophylle pour l'année 1999 (Bosc et al. 2004)

- (iii) Une autre explication potentielle qui ne peut être ignorée est l'intensité des efforts de prospection et de pêche qui peuvent différer d'une rive à l'autre de la Méditerranée et d'un pays à l'autre. Avec une communauté scientifique plus importante, les pays développés du nord bénéficient d'infrastructures scientifiques

plus avancées que les pays du sud. Ainsi, la rive nord est mieux étudiée que celle du nord, ce qui pourrait expliquer l'asymétrie observée entre ces deux rives.

IV.1.3 Particularités de l'étude des espèces exotiques

L'incertitude des dates de certains signalements reste un problème crucial inhérent à l'étude des poissons exotiques. La date du premier signalement d'une espèce ne signifie pas forcément qu'elle corresponde à son introduction en Méditerranée. Elle peut avoir été pêchée et signalée plusieurs années après son arrivée. De plus, après avoir retracé la dispersion de toutes les espèces, nous avons noté quelques « sauts » inattendus comme par exemple, chez l'espèce Lessepsienne *Fistularia commersonii* (Fig.II.15) identifiée pour la première fois en 2000 en Israël par Golani, puis deux années plus tard en Turquie par Gokoglu et al. (2002) et Bilecenoglu et al. (2002), ensuite autour de l'île de Rhodes par Corsini et al. (2002). L'été 2003, cette espèce a été signalée au nord de la Mer Egée par Karachle et al. (2004) et un an plus tard en Tunisie par Ben Souissi et al. (2004) et autour de l'île italienne de Lampedusa par Azzurro et al. (2004). En 2005, elle a atteint sa limite occidentale en Sardaigne où elle a été signalée par Pais et al. (2007) (Fig.II.15). Avec une progression moyenne de 1050km par an (SE=154 km/an) sur la rive nord, *F. commersonii* a été qualifiée de « Lessepsienne sprinteuse » par Karachle et al. (2004).

Un autre exemple est celui de *Upeneus pori* qui a été signalé en Egypte par El Sayed (1994) puis dans le sud de la Tunisie par Ben Souissi et al. (2005b) sans aucun signalement intermédiaire. On peut encore mentionner le cas de *Pomadasys stridens* qui a d'abord été signalé dans le Golfe de Gênes par Torchio (1969) puis en Egypte par Ben Tuvia (1976).

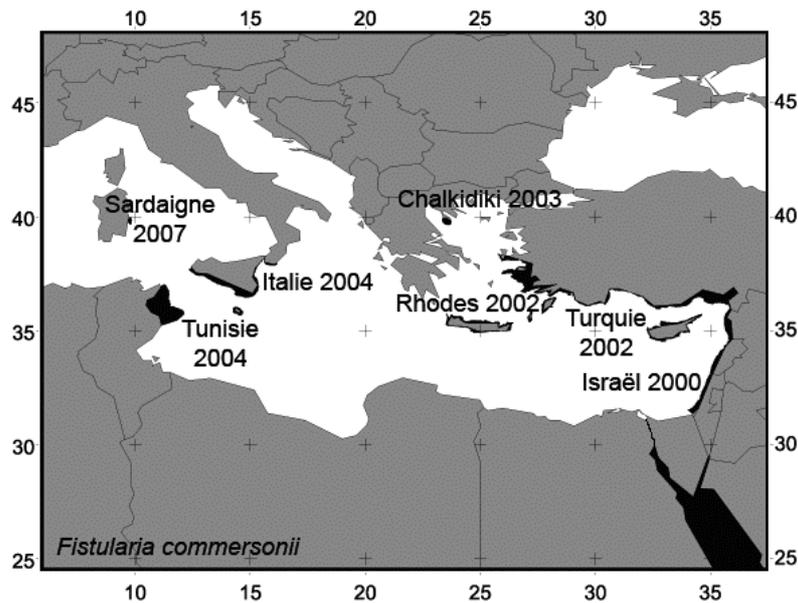


Fig.II.15 Dispersion rapide de *F. commersonii*

Chez les espèces atlantiques nous pouvons citer *Cheilopogon furcatus* qui fut identifié pour la première fois en Tunisie en 2004 (Ben Souissi et al. 2005a), *Diodon hystrix* en Italie en 1963 (Torchio 1963) et *Rhizopionodon acutus* en Italie en 1985 (Pastore & Tortonese 1985). Ces signalements ne signifient pas que ces espèces se sont dispersées directement jusqu'au centre de la Méditerranée, il est plus probable qu'elles se soient propagées progressivement le long des côtes sans y être décelées. D'autres exemples étonnants sont ceux des espèces atlantiques signalées pour la première fois en Méditerranée dans le Levant : *Arius parki*, *Enchelycore anatina* et *Pristis pectinatus* trouvées en Israël respectivement en 1986 (Golani & Ben Tuvia 1986), 1984 (Ben Tuvia & Golani 1984) et 1810 (Risso 1810). Face à de telles occurrences, on ne peut affirmer si ces espèces ont été introduites par des eaux de ballast ou si elles ont cheminé le long des côtes sans être détectées.

La distribution des espèces exotiques peut aussi être liée au transport d'espèces dans les eaux de ballast qui sont un important vecteur d'introduction d'espèces non indigènes dans le milieu marin (CIESM 2002, Streftaris et al. 2005), d'autant plus que le trafic maritime ne cesse d'augmenter (CIESM 2002). La contribution des eaux de ballast dans l'introduction d'espèces exotiques (poissons et autres taxons) en Méditerranée a été estimée à 20% (Streftaris et al. 2005). Cependant, les poissons transportés par cette voie seraient étonnamment rares

(Zibrowius 2002, Briggs 2007) : seule une espèce Lessepsienne est soupçonnée d'avoir été introduite par le biais des eaux de ballast, à savoir *Epinephelus coioides* identifié en Adriatique par Parenti & Bressi (2001), et une seule atlantique, *Pinguipes brasilianus* originaire de l'Amérique du Sud, identifié en 1990 en Mer Ligure et à Messine (Orsi Relini 2002). Ces espèces ont ensuite été trouvées ailleurs en Méditerranée, ce qui prouve qu'elles ont réussi à s'établir avec succès et peuvent, en conséquence, être prises en considération dans notre étude. Les introductions accidentelles par les eaux de ballast n'ont donc pas affecté nos résultats.

Par ailleurs, les liens phylogénétiques entre les espèces peuvent perturber les patrons de distribution observés lorsque des espèces sont considérées comme indépendantes alors qu'elles ne le sont pas (Ives & Zhu 2006). Le contrôle phylogénétique dans les études corrélatives peut donc être problématique quand certains genres sont sur-représentés car, souvent, des traits sont conservés à travers les lignées. Dans cette étude, nous n'avons pas été en mesure de contrôler la phylogénie en raison du manque de données moléculaires pour la plupart des espèces. Cependant, ceci n'a pas posé de problème majeur, les 63 espèces Lessepsiennes et les 62 espèces atlantiques ayant très peu de congénères et appartenant chacune à l'une des 45 familles, ce qui diminue considérablement l'influence du lien phylogénétique dans l'étude.

Nous sommes conscients que l'étude de la dispersion des espèces exotiques en Méditerranée est délicate à cause des incertitudes liées à leur détection. Cependant, même si celle-ci varie dans le temps et dans l'espace, la Méditerranée est sans aucun doute l'un des meilleurs modèles dans le monde pour l'étude des invasions du fait du caractère semi-fermé de cette mer et de son intense exploitation par la pêche artisanale et professionnelle.

IV.2 Réchauffement global et congruence entre les espèces exotiques et endémiques

Nos résultats ont révélé que le taux d'introduction des poissons de la Mer Rouge a augmenté depuis les années 80. Parallèlement, les nouvelles introductions d'espèces Atlantiques proviennent de plus en plus des basses latitudes. Durant la période 2000-2006, huit nouvelles espèces Lessepsiennes ont été identifiées en Méditerranée, à savoir *Fistularia commersonii* (Golani 2000), *Hippocampus fuscus* (Golani & Fine 2002), *Plotosus lineatus* (Golani 2002), *Heniochus intermedius* (Gokoglu et al. 2003), *Scarus ghobban* (Goren & Aronov 2002), *Lagocephalus sceleratus* (Filiz & Er 2004), *Nemipterus japonicus* (Golani & Sonin 2006) et *Tylerius spinosissimus* (Corsini et al. 2005). Cinq nouvelles espèces atlantiques ont aussi fait leur apparition en Méditerranée durant cette même période, à savoir *Seriola carpenteri* (Pizzicori et al. 2000), *Seriola rivoliana* (Castriota et al. 2002), *Pinguipes brasilianus* (Orsi Relini 2002), *Cheilopogon furcatus* (Ben Souissi et al. 2005a) et *Sphoeroides spengleri* (Reina Hervas et al. 2004).

Le taux d'introduction des espèces Lessepsiennes entre 2000 et 2006 est trois fois plus élevé que celui de la précédente décennie et présente ainsi sa valeur la plus élevée depuis l'ouverture du Canal de Suez. Pour les cinq nouvelles espèces atlantiques précitées, pour cette même période, leur latitude maximale moyenne d'origine est la plus basse jamais observée depuis le 19^{ème} siècle, soit 24,23°. Ces valeurs sont à associer aux températures de l'eau qui sont les plus chaudes enregistrées depuis le début du siècle : en 2006, la température de l'eau était supérieure de 0,36° à celle des années 90.

Les études relatives à l'établissement des espèces exotiques en Méditerranée pâtiennent des incertitudes inévitables dues principalement à l'hétérogénéité des observations. On ne peut rejeter le fait que le nombre croissant de signalements d'espèces Lessepsiennes puisse simplement résulter d'un intérêt scientifique croissant et d'une intensification des prospections durant ces dernières années. Cependant, plusieurs poissons exotiques ont été identifiés pour la première fois grâce aux pêcheurs qui les ont apportés aux scientifiques (Ragonese & Giusto 1997, Pizzicori et al. 2000, Ben Souissi et al. 2005a, Dulčić & Pallaoro 2006, Golani & Sonin 2006). Bien que cette source d'informations améliore l'efficacité des recensements, il n'y a aucune raison de croire que l'effort de pêche soit plus intense de nos jours qu'il ne l'a été il y a 20 ou 30 ans.

L'augmentation des introductions des espèces Lessepsiennes d'une part et celles des espèces atlantiques provenant des basses latitudes d'autre part, suggèrent que la Méditerranée, dont les eaux ne cessent de se réchauffer, est un bassin devenant de plus en plus attractif pour les espèces provenant du sud. Le rôle du réchauffement global dans ce phénomène est corroboré par le fait que des espèces Lessepsiennes ont commencé à envahir le bassin occidental, pourtant plus froid que le bassin oriental. Parmi ces espèces on peut citer *Fistularia commersonii* (Azzurro et al. 2004, Ben Souissi et al. 2004), *Stephanolepis diaspros* (Chakroun 1966, Catalano & Zava 1993), *Siganus rivulatus* (Ktari & Ktari 1974, Dulčić & Pallaoro 2004), *Siganus luridus* (Ktari Chakroun & Boualal 1971, Azzurro & Andaloro 2004) et *Parexocoetus mento* (Ben Souissi et al. 2004). Le succès de ces espèces peut être directement lié à l'établissement de conditions plus chaudes, propices aux espèces thermophiles.

La comparaison des cartes de distribution de la richesse exotique à deux périodes distantes de 20 ans, l'une antérieure à la période de réchauffement, l'autre postérieure, révèle une modification claire du patron de distribution. Après les années 80, certains poissons exotiques ont atteint les zones les plus froides de la Méditerranée, telle que l'Adriatique qui est un important « hotspot » d'endémisme. Le nombre d'espèces exotiques actuellement en Méditerranée est de 29% supérieur à celui d'il y a 20 ans. Il est en effet passé de 97 espèces dans les années 80 à 125 espèces en 2006. Cette observation est confirmée par l'accroissement de 56,5% du nombre de cellules dans lesquelles les espèces exotiques sont plus nombreuses que les endémiques en certaines régions, c'est à dire celles ayant un ratio inférieur à 1.

En général, on observe qu'en 20 ans le ratio entre la richesse en espèces exotiques et endémiques s'est inversé au profit des exotiques. Celles ci ont élargi leurs aires de distribution vers les hotspots d'endémisme, ont colonisé de nouvelles zones en Méditerranée et sont même devenues plus nombreuses que les endémiques. En conclusion, nos résultats montrent que l'ichtyofaune endémique méditerranéenne est en train de faire face à des invasions croissantes d'espèces venant du sud favorisées par le réchauffement global, ce qui peut entraîner une réduction de l'abondance des populations natives.

Bien que n'ayant pas démontré l'existence d'un lien de causalité entre invasions exotiques et risque d'extinction des espèces endémiques, nous pouvons nous attendre à un remplacement d'espèces dans un futur proche. Le remplacement ou l'extirpation d'espèces a en effet déjà eu lieu en Méditerranée (Galil 2007) : plusieurs espèces ont réussi à coloniser la Méditerranée et

à exercer une forte compétition sur d'autres espèces dont le nombre a décliné. Par exemple, certaines invasions ont été associées à des modifications des stocks de poissons et certaines espèces exotiques sont maintenant exploitées commercialement. Les exemples les plus frappants sont ceux de *Siganus rivulatus*, *Saurida undosquamis* et *Upeneus moluccensis* qui ont complètement remplacé le rouget *Mullus barbatus* dans le bassin levantin (Perlmutter 1956). Ben Yami (1955 in Goren & Galil 2005) et Chervinsky (1959 in Goren & Galil 2005) ont attribué l'augmentation soudaine des populations de *S. undosquamis* et de *U. moluccensis* à un réchauffement des eaux de 1° à 1,5°C durant l'hiver 1955. Dans un contexte différent, Olden et al. (2006) ont démontré que, dans le bassin de la rivière Colorado, les invasions de poissons exotiques ont provoqué l'extirpation des poissons natifs occupant la même niche.

V. Conclusion

Le passage du Canal de Suez et du détroit de Gibraltar par des poissons d'origine extra-méditerranéenne ne garantit pas le succès de leur établissement et de leur dispersion en Méditerranée et ce sont 30% des espèces Lessepsiennes et 30% des espèces atlantiques qui y parviennent.

En effet, nos analyses montrent que, pour les espèces Lessepsiennes, le temps écoulé depuis leur premier signalement et le « climate match » sont des déterminants clés du succès de la dispersion tandis que la trajectoire de la propagation dépend du type de propagules (pélagique ou benthique). Nous avons également mis en évidence que la transition entre le bassin Levantin et le bassin occidental s'accompagne nettement d'une décélération de la vitesse de dispersion. Par ailleurs, nos résultats suggèrent que la taille maximale des espèces exotiques, leur position dans la colonne d'eau, la résistance confamiliale et les interactions entre ces divers facteurs sont d'une importance secondaire dans l'explication du succès de la dispersion comparés à l'histoire, à la niche climatique et au type de propagule.

En revanche, pour les espèces atlantiques, il s'avère que les traits fonctionnels et d'histoire de vie ne sont que d'une importance secondaire dans l'explication du succès de la dispersion et de l'asymétrie dans la colonisation des rives nord et sud de la Méditerranée. Au delà des caractères intrinsèques à l'espèce, ce sont certains processus écologiques (production primaire) qui pourraient être des déterminants clés de la dispersion. Toutefois, le lien de causalité entre ces facteurs écologiques et la dispersion reste encore à démontrer.

Depuis les années 80, la propagation de plusieurs espèces Lessepsiennes a nettement accéléré, la vitesse ayant en moyenne été augmentée d'un facteur 5. Ce phénomène peut être directement lié au réchauffement des eaux observé durant la même période. Du fait, de l'accélération des invasions Lessepsiennes et de celles des espèces atlantiques du sud, on peut s'attendre à des modifications majeures des assemblages de poissons et au remplacement graduel des espèces endémiques par des exotiques. Ce remplacement graduel dans des biomes semi-fermés tels que la Méditerranée contribue à la disparition des particularités régionales, un processus nommé « homogénéisation biotique » (Vitousek et al. 1997, Mac Kinney & Lockwood 1999). La disparition progressive de la spécificité méditerranéenne est une réelle menace et ce, d'autant plus que les espèces Lessepsiennes ne représente encore que 5,7% de l'ichthyofaune de la Mer Rouge. Le risque potentiel d'invasions est donc très élevé et le phénomène pourrait s'amplifier. En effet, à l'aube XXII^{ème} siècle, selon certaines prévisions, la température de surface de la Méditerranée pourrait augmenter de 3,1° en surface et de 1,5° en profondeur (Somot et al. 2006).

Il est maintenant devenu crucial de pouvoir prédire de tels phénomènes et d'identifier les espèces exotiques qui sont potentiellement les plus susceptibles d'envahir la Méditerranée. Nos résultats montrent le rôle clé du réchauffement global dans les crises d'extinctions et l'importance d'une perspective globale des mécanismes conditionnant ces risques. Notre étude ne nous a pas permis de certifier que les invasions d'espèces exotiques ont augmenté la probabilité d'extinction des espèces endémiques, mais elle a clairement démontré que la mer Méditerranée, un important « hotspot » d'endémisme, subit actuellement des invasions croissantes venant du sud, invasions qui pourraient être favorisées par le réchauffement global. Prédire quelles sont les nouvelles espèces de la Mer Rouge et de l'Atlantique susceptibles d'envahir la Méditerranée est un défi qui nécessite une connaissance approfondie de l'écologie des poissons et des approches en macroécologie.

Il est, de nos jours, largement accepté que les espèces exotiques constituent une menace majeure pour la biodiversité (Amborgi 2001, Bax et al. 2001, Perrings 2002, Dawson et al. 2005) bien que certains auteurs les considèrent clairement comme un bénéfice (Sax et al. 2002, Escapa et al. 2004, Briggs 2007). Au vu du taux croissant de dispersion des espèces exotiques, on peut s'attendre à des changements majeurs dans les assemblages de poissons en Méditerranée, en raison, en particulier, du réchauffement global (Mandrak 1989, Chu et al. 2005) mais il reste encore à en évaluer les conséquences.

Chapitre III

Modélisation des enveloppes climatiques des espèces endémiques et projections des aires de distribution dans un contexte de réchauffement global

I. Introduction

Nous avons vu précédemment que la composition et la structure des assemblages de poissons changent drastiquement en réponse au réchauffement global soit par la modification des abondances des espèces soit par l'extension ou la régression de leurs aires de distributions géographiques (Attrill & Power 2002, Genner et al. 2004, Perry et al. 2005, Dulvy et al. 2008). Ceci est particulièrement critique en Méditerranée, mer semi-fermée à fort taux d'endémisme, où la distribution des espèces est fortement liée au gradient de température : les espèces thermophiles peuplent l'est et le sud du bassin (Theocharis et al. 1993) tandis que les espèces à affinité d'eau froide peuplent l'ouest et le nord (Bianchi & Morri 2000).

Ce patron tend à disparaître avec le réchauffement climatique : des espèces thermophiles du sud de la Méditerranée apparaissent de plus en plus fréquemment dans les zones plus froides (Astraldi et al. 1995, Bianchi & Morri 2000, Sabatés et al. 2006) tandis que les espèces boréales diminuent significativement en abondance (Quignard & Raibault 1993). Les signalements anecdotiques et scientifiques de poissons thermophiles dans les zones plus froides de la Méditerranée se font de plus en plus fréquents, c'est le cas par exemple de *Thalassoma pavo*, *Epinephelus marginatus* et *Sphoeroides cutaneus* dans le Golfe du Lion (Bianchi & Morri 1993, Francour et al. 1994). Parallèlement, nous avons observé une colonisation croissante par les espèces exotiques thermophiles associée à un réchauffement des eaux, augmentant ainsi le chevauchement spatial de leurs aires de distribution avec celles des espèces endémiques (Ben Rais Lasram & Mouillot 2008).

En effet, dans le chapitre précédent, nous avons montré que non seulement la température des eaux est un facteur décisif dans la progression des espèces exotiques, particulièrement les espèces Lessepsiennes, mais qu'elle favorise aussi l'introduction d'espèces atlantiques thermophiles qui, conjointement, empiètent ainsi de plus en plus sur les zones à fort taux d'endémisme. L'arrivée et l'installation d'espèces exotiques ainsi que l'éventuelle régression des espèces endémiques risquent donc d'entraîner une forte modification des assemblages ichtyologiques en Méditerranée. Toutefois, les extensions d'aires ont été beaucoup plus étudiées que les régressions car il est plus aisé d'observer les nouvelles occurrences d'espèces que les disparitions qui restent pratiquement indémonstrables.

Une question fondamentale reste donc en suspens : *quelle sera la distribution de l'ichtyofaune endémique méditerranéenne en réponse au réchauffement climatique ?*

On peut s'attendre à ce que les espèces thermophiles, favorisées par l'augmentation de température, étendent leurs aires vers les régions qui étaient froides auparavant tandis que les espèces d'eau froide se réfugieront dans les « poches » d'eau froide restantes. L'Adriatique et le Golfe du Lion sont les régions les plus froides de la Méditerranée. Ces espèces pourraient s'y réfugier dans un premier temps ; ces régions agiraient donc comme un sanctuaire. Par contre si les eaux continuent à se réchauffer, ces régions agiraient alors comme une trappe d'où les espèces endémiques ne pourraient s'échapper et finiraient par s'éteindre. Comprendre comment réagiront les espèces au climat futur permettrait donc de prédire les extensions ou les contractions de leurs aires de distribution, ce qui est d'une importance primordiale dans une approche en biologie de la conservation mais aussi dans une perspective concernant le futur fonctionnement des écosystèmes marins.

La modélisation des habitats ou des niches écologiques des espèces a connu un essor récent en écologie, en biogéographie et en évolution et se révèle être un outil pertinent pour déduire les exigences écologiques des espèces à partir de leurs aires de distribution et ainsi prédire leurs modifications dans un contexte de changement global. Ainsi, la modélisation des niches écologiques a été utilisée pour estimer les changements d'aires de distribution induits par le réchauffement global (Araujo et al. 2006, Gritti et al. 2006), le taux des extinctions à venir (Williams et al. 2003, Thomas et al. 2004), l'efficacité des réserves déjà établies (Tellez Valdes & Davila Aranda 2003, Araujo et al. 2004), l'identification d'aires de conservation prioritaires (Pyke et al. 2005) et l'évaluation des invasions potentielles (Rouget et al. 2004, Thuiller et al. 2005).

Cette méthodologie est basée sur la définition moderne de la niche écologique des espèces proposée par Hutchinson (1957) : la niche d'une espèce est l'hypervolume dans un espace multidimensionnel dans lequel une espèce peut maintenir une population viable. Dans cette niche *sensu* Hutchinson, chaque axe de cet hypervolume peut être une condition environnementale (exemple salinité, température...) ou une ressource (exemple type de proie, azote dans le sol). Plus précisément la niche représentant les ressources fut baptisée niche α alors que la niche représentant les conditions environnementales fut appelée niche β par opposition (Pickett & Bazzaz 1978). Les modèles exposés ultérieurement sont basés sur la niche β des espèces.

Ces modèles cherchent à quantifier et « encapsuler » la niche écologique des espèces en se basant sur des combinaisons linéaires ou non, de différentes variables du milieu. Ces combinaisons définissent des limites, dans un espace à n dimensions, de probabilités de présence des espèces (Thuiller 2003b). On dit que les modèles prédisent l'enveloppe écologique des espèces. En se basant sur cette dernière, ils peuvent déterminer les distributions futures : les limites définies préalablement sont extrapolées par l'utilisation de scénarii de changement global. Ces modèles ne considèrent pas les processus de dynamique des populations, ils sont dits « statiques ».

Lorsque l'on ne s'intéresse qu'aux variables climatiques, on parle d'enveloppe climatique. Dans la modélisation des enveloppes climatiques, plusieurs méthodes sont utilisées pour combiner l'occurrence des espèces avec, par exemple, la température. Mais pour ce faire, il est nécessaire de considérer plus d'une technique de modélisation (Thuiller 2003a). Une abondante littérature a analysé les performances de différentes techniques aussi bien sur des espèces terrestres (Thuiller 2003a, Guisan et al 2007, Hijmans & Graham 2006, Graham et al. 2008), aquatiques (Leathwick et al. 2006, Olden & Jackson 2002) ou artificielles (générées artificiellement en contrôlant leurs exigences environnementales) (Austin et al. 2006, Meynard & Quinn 2007). Malgré la multiplicité des cas étudiés aucun consensus sur la supériorité d'un modèle par rapport aux autres n'a pu être établi.

Dans tous les cas, la façon de procéder est identique : un jeu de données comportant une variable réponse constituée par les occurrences (présences et absences) d'une espèce et des variables environnementales forment les données d'entrée des modèles. Les modèles sont calibrés puis évalués sur la base de critères d'évaluation. Ensuite, le ou les plus performants d'entre eux sont utilisés pour projeter la variable réponse (occurrence d'une espèce) dans le futur en fonction des scénarii de changement climatique (Fig.III.1). Il existe des modèles basés sur l'abondance qui permettent d'estimer le succès d'une espèce dans un milieu donné tandis que ceux basés sur les occurrences vérifient l'utilisation d'un habitat (défini par des variables environnementales) par l'espèce considérée.

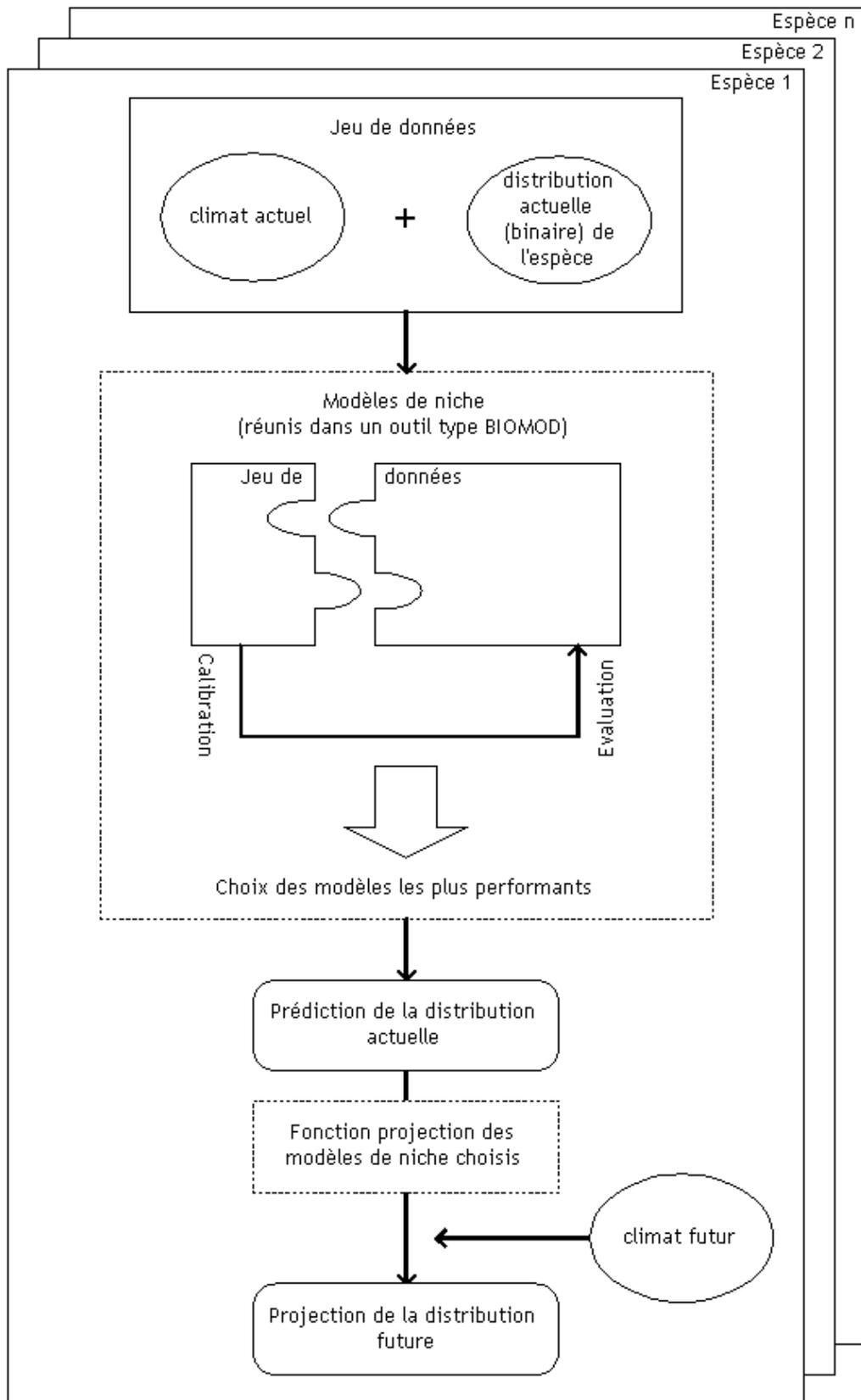


Fig.III.1 Procédure de modélisation des niches écologiques conduisant à la projection des aires de distribution face aux modifications des variables climatiques

Ces modèles constituent donc un outil judicieux pour répondre à la question posée : *comment se distribuera l'ichtyofaune endémique méditerranéenne en réponse au réchauffement climatique ?* Ils sont d'autant plus utiles que mener de larges investigations *in situ* à l'échelle de la Méditerranée pour prouver la modification de l'aire de distribution d'une espèce s'avèrerait presque impossible compte tenu du temps, des moyens nécessaires et surtout de la difficulté de démontrer l'absence d'une espèce en un point donné. La modélisation constitue donc une alternative appropriée et efficace pour ce genre de problématique. C'est l'approche que nous avons choisie pour étudier l'influence potentielle de l'augmentation de la température de l'eau sur la distribution des espèces endémiques.

Dans ce genre d'approche, le choix des variables explicatives est crucial. Les variables explicatives peuvent être classées en trois catégories (Guisan & Zimmermann 2000) : la ressource, représentant tout ce qui est consommé par les espèces (nourriture, énergie), les variables ayant une influence directe sur la physiologie des organismes (température, salinité) et les variables n'ayant pas d'influence directe sur les espèces mais une relation avec les variables directes (altitude, bathymétrie). En modélisation des niches écologiques, il est recommandé d'utiliser des variables directes (Austin et al. 2006, Austin 2007) et il est nécessaire d'utiliser les plus pertinentes, c'est-à-dire celles expliquant au mieux la distribution des espèces en fonction de l'environnement. En général ce sont les facteurs limitants exerçant des contraintes sur la physiologie et la survie des espèces (Austin et al. 2006).

Compte tenu de la dimension macroécologique de notre étude et en nous basant sur l'hypothèse de tolérance physiologique et sur la relation entre dispersion et climat (Currie et al. 2004), nous avons choisi la température de surface de la mer comme variable explicative. En effet, comme expliqué dans le premier chapitre, la température est étroitement liée à l'énergie requise par les poissons afin de maintenir leur métabolisme (Ibarz et al. 2007) et d'éviter les limitations de taille (Sonin et al. 2007). Nous avons aussi montré que la température en Méditerranée est un facteur déterminant pour la dispersion des espèces exotiques (e.g. Ben Rais Lasram et al. 2008a). De plus, il est actuellement prouvé et pris comme paradigme que la température représente un des facteurs structurant la distribution des organismes à grande échelle (Currie 1991, Parmesan 1996, Thuiller 2004, Rahbek & Graves 2001, Willis & Whittaker 2002) alors que les facteurs locaux (type d'habitat, compétitions inter et intraspécifiques) ne contraignent pas les occurrences mais déterminent l'abondance

locale (Rahel et Hubert 1991, Huston 1999, Pont et al. 2005). L'influence de ces derniers facteurs serait donc à prendre en considération à une échelle plus fine.

Il est important de souligner que les modèles utilisés sont basés sur la niche d'Hutchinson réalisée et non sur la niche fondamentale. Etant donné qu'il existe d'autres facteurs biotiques contraignant la présence de l'espèce (interactions, compétitions, dispersions), la distribution réelle est toujours inférieure à la niche fondamentale : c'est la niche réalisée. En revanche, les modèles projettent dans le futur une niche potentielle puisqu'ils n'utilisent que les facteurs abiotiques (Thuiller et al. 2004, Hirzel & Le Lay 2008).

Dans ce dernier chapitre, nous avons utilisé sept types de modèles (GLM, GAM, GBM, CTA, RF, MDA, SRE) pour 75 espèces endémiques afin de répondre aux questions suivantes :

- *Pouvons nous prédire, de manière robuste, les aires de distribution actuelles des poissons endémiques méditerranéens avec les modèles d'enveloppes climatiques basés sur la température de l'eau?*
- *Quels sont les modèles qui donnent les prédictions les plus robustes ?*
- *Quelle est la vulnérabilité de ces espèces en terme d'aire de distribution aux horizons 2041-2060 et 2070-2099 en fonction de différents scénarii climatiques?*
- *Quel est le degré de remplacement des espèces que l'on peut attendre pour la faune endémique aux horizons 2041-2060 et 2070-2099 en fonction de différents scénarii climatiques?*

A notre connaissance, il s'agit de la première étude portant sur autant de modèles et sur la totalité des espèces endémiques jamais effectuée en Méditerranée.

II. Modélisation des enveloppes climatiques

La modélisation a trois objectifs principaux : la description, l'explication et la prédiction.

- La description consiste à expliciter la relation entre une variable réponse et des variables explicatives.
- L'explication consiste à tester l'effet des variables explicatives (et de leurs interactions) sur la variable réponse.
- La prédiction recherche, quant à elle, à prédire le plus fidèlement possible une variable réponse à partir des variables explicatives, c'est à dire la relation la plus parcimonieuse.

Il existe des modèles plus descriptifs que prédictifs ou plus prédictifs qu'explicatifs ou vice-versa. Le choix du modèle dépend de l'objectif de l'étude et des variables. Dans notre cas, nous cherchons à projeter les aires de distribution des espèces endémiques aux horizons 2041-2060 et 2070-2099 en fonction du climat. A cet effet, il est nécessaire de se baser sur les modèles reproduisant au mieux les aires de distribution actuelles, c'est à dire déterminant au mieux les enveloppes climatiques actuelles. Notre effort portera donc sur la sélection des meilleurs modèles prédictifs.

II.1 Types de modèles

Il existe des dizaines d'approches de modélisation toutes aussi différentes les unes des autres. Nous ne les citerons pas toutes et nous ne donnerons pas tous les détails mathématiques et statistiques sur leurs modes de fonctionnements. Tous les modèles nécessitent deux entrées : une ou plusieurs variables prédictives (explicatives) et une variable réponse. Ils permettent de modéliser les relations espèce-milieu. Il existe quatre grandes catégories de modèles : les régressions multiples, les arbres de régression, les analyses discriminantes et les méthodes d'apprentissage.

II.1.1 Les régressions multiples

Les régressions linéaires classiques sont souvent limitées par trois conditions sur les variables d'entrées :

1. L'homoscedasticité : la variance de la variable réponse est supposée constante pour tous les niveaux des variables explicatives ;
2. La normalité des résidus : les erreurs sont supposées suivre une distribution normale Gaussienne ;
3. La linéarité des relations entre la variable expliquée et les variables explicatives : la fonction de régression est linéaire.

Ces conditions sont très souvent rejetées : les résidus des modèles sont par exemple rarement distribués selon une loi normale (Austin & Meyers 1996). Lorsque ces conditions ne sont pas remplies, il est nécessaire de procéder à la transformation des données pour obtenir une variance constante et des résidus normalement distribués. Pratiquement, il est parfois impossible d'arriver à ces deux conditions simultanément. De plus, l'interprétation des résultats sur une échelle transformée est très complexe voire irréalisable (Myers et al. 2002).

Durant ces 20 dernières années, de nombreuses améliorations ont été apportées aux régressions linéaires multiples avec, notamment, l'émergence des GLM, des GAM et des MARS qui sont largement utilisés en écologie pour leur capacité à traiter (1) différents types de distribution pour les variables prédites et (2) des relations non linéaires entre les variables prédites et explicatives (Guisan et al. 2002).

- Les GLM (Generalized Linear Models)

Les GLM fonctionnent à travers trois composantes : une variable réponse, des variables explicatives dites prédictives et un ensemble de fonctions de lien décrivant les relations entre la réponse et les variables prédictives. Ils permettent de modéliser des relations paramétriques complexes entre une variable réponse et des variables prédictives (linéaires, quadratiques ou polynomiales) en recherchant la relation la plus parcimonieuse. Ils permettent aussi de tester les effets des interactions entre les variables prédictives (Guisan et al. 1999).

- Les GAM (Generalized Additive Models)

Les GAM sont la version non paramétrique des GLM : ils estiment la courbe de réponse de la variable prédite avec une fonction de lissage (« smoothing spline ») non paramétrique au lieu de fonctions paramétriques de type polynomiale par exemple. Le principal avantage des GAM est leur capacité à traiter des relations largement non linéaires et non monotones entre la variable prédite et les prédicteurs.

- Les MARS (Multivariate Additive Regression Spline)

Il s'agit d'une technique combinant la régression linéaire, la construction mathématique de splines et la partition binaire récursive des données afin de produire un modèle où les relations entre variables explicatives et variables réponses peuvent être aussi bien linéaires que non-linéaires (Heikkinen et al. 2006).

II.1.2 Les arbres de régression

Les arbres de régression consistent en des partitions itératives de l'espace des variables en groupes grâce à l'utilisation d'une série de règles afin d'identifier des groupes ayant la réponse aux prédicteurs la plus homogène possible (Fig.III.2). Les « nœuds » des arbres, qui séparent les groupes résultant d'une partition, sont choisis de telle manière à minimiser les erreurs de prédiction. Il s'agit donc de maximiser l'homogénéité intergroupe tout en minimisant les erreurs (appelées aussi impuretés). Lorsqu'un nœud n'a pas de successeurs, c'est à dire qu'il n'est plus partitionné, il est appelé « feuille ». Le meilleur arbre est un compromis entre la déviance minimale et le nombre de feuilles minimal (Elith et al. 2008). Il n'existe pas de conditions d'applications particulières sur les variables pour les arbres de régression. Ils peuvent aussi modéliser des relations non linéaires (Huang & Townshend 2003) et ils cumulent les avantages de la facilité de construction et de la visualisation hiérarchique des variables. En revanche, ils présentent l'inconvénient d'une faible adéquation pour la modélisation des relations linéaires simples.

Dans cette catégorie sont classés les CTA (Classification Trees Analysis) répondant exactement à la description qui vient d'être faite et les GBM (Generalised Boosting Models) dits aussi BRT (Boosting Regression Trees) où l'arbre final est construit sur la base de

plusieurs modèles simples dont les prédictions sont ensuite combinées pour donner la prédiction la plus robuste possible (Elith et al. 2008).

Un autre modèle d'arbres de régression est le RF (Random Forest). Comme son nom l'indique, ce modèle est bâti sur une « forêt », c'est à dire qu'il utilise de nombreux arbres différents construits avec différents sous-ensembles de variables prédictives. Les données sont analysées avec chacun des arbres. Chaque arbre donne une classification, on dit qu'il « vote » pour telle classe. A la fin, la forêt élit la classification ayant récolté le plus de votes parmi tous les arbres (Breiman 2001).

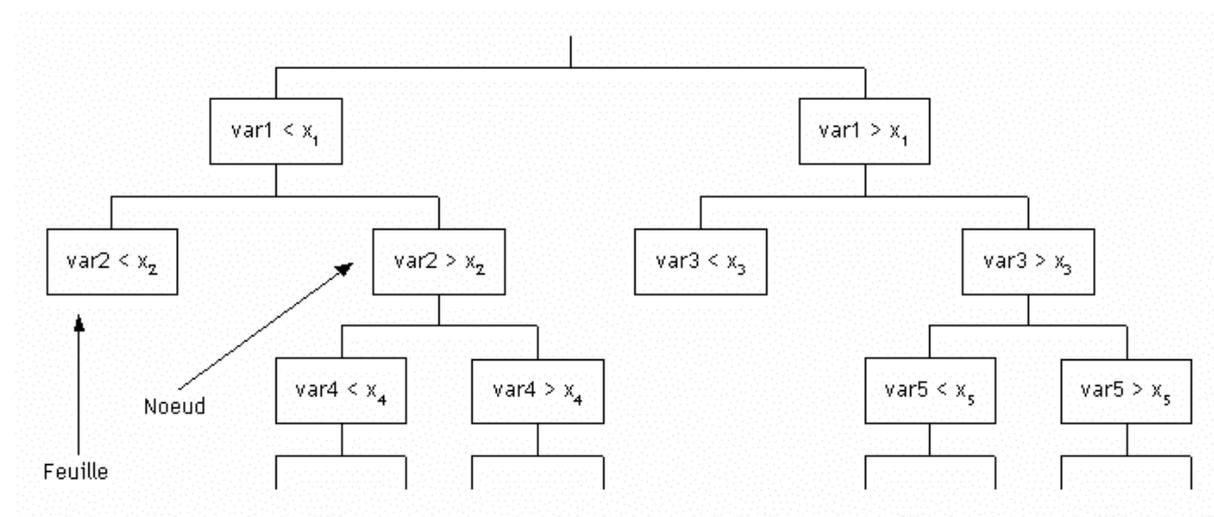


Fig.III.2 Partition du jeu de données dans un arbre de régression

II.1.3 Les analyses discriminantes

L'analyse discriminante la plus connue et la plus utilisée est l'analyse discriminante linéaire dans laquelle un seul modèle Gaussien est utilisé pour modéliser une classe. Ceci s'est avéré insuffisant, d'où le recours à un « mélange » de plusieurs modèles, ce qui a donné naissance à une extension de l'analyse discriminante linéaire, la MDA (Mixture Discriminant Analysis) (Hastie et al. 1995).

II.1.4 Autres modèles

Il existe d'autres modèles n'appartenant à aucune des catégories décrites plus haut, parmi eux nous pouvons citer le SRE, très similaire à BioClim développé par Busby en 1991. Le SRE (Surface Range Envelops) est le modèle le plus basique. Le principe est simple : un intervalle de valeur des variables explicatives est identifié afin de définir l'enveloppe climatique de l'espèce. Lors de la prédiction, chaque pixel de la grille de sortie dont la valeur du prédicteur est comprise entre le maximum et le minimum ainsi identifiés, est considéré comme appartenant à l'enveloppe. L'inconvénient du SRE est qu'il affecte un poids similaire à toutes les variables explicatives.

Il existe aussi un nouveau modèle récemment développé par Phillips et al. (2006), MAXENT pour Maximum Entropy. MAXENT estime la variable réponse (distribution d'une espèce) en trouvant la distribution de l'entropie maximale sous la contrainte que la valeur attendue de chaque variable environnementale sous cette distribution corresponde à sa moyenne empirique. Les points faibles de MAXENT sont la nécessité de données de présence seulement (et non de présence/absence), la procédure de régularisation pour éviter la surparamétrisation qui n'est pas encore tout à fait au point, le modèle exponentiel utilisé qui n'est pas borné et qui peut donc donner des prédictions ne correspondant pas aux limites du domaine étudié et enfin sa non disponibilité sous la forme d'un package statistique d'où la nécessité d'utilisation d'un logiciel spécifique « MAXENT » (Phillips et al. 2006).

Une autre famille de modèle est « les méthodes d'apprentissage » qui sont de plus en plus utilisées en écologie. L'une des plus connues est basée sur les ANN (Artificial Neural Network), littéralement « réseaux de neurones artificiels ». Ils sont inspirés du fonctionnement des neurones biologiques. Les ANN consistent en une série d'éléments de traitements (neurones) connectés entre eux et en un algorithme d'apprentissage : les données traversent le réseau séquentiellement, à chaque itération les paramètres du modèle sont optimisés de manière à construire une paramétrisation la plus efficace possible jusqu'à la stabilisation du système (Thuiller 2003b). Le choix du nombre d'entrées et de sorties, du nombre de couches de neurones, de leurs interconnexions et de la fonction d'activation sont primordiaux pour l'obtention de résultats pertinents. Les ANN ont l'avantage de pouvoir être utilisés sans aucune connaissance préalable du type de données, ils traitent des relations aussi bien non monotones que non linéaires (Maravelias et al. 2003). Cependant, ils ont un faible pouvoir

explicatif car ils ne permettent pas de tester des hypothèses sur la relation entre la distribution d'une espèce et celle d'une variable en particulier, ils sont donc souvent qualifiés de «boîte noire» et sont utilisés uniquement dans un but prédictif (Thuiller 2003b).

II.2 Choix des modèles

Depuis quelques années, plusieurs dizaines d'études comparatives de modèles pour différents taxons ont été publiées. La majorité d'entre elles porte sur les plantes (Austin et al. 2006, Thuiller et al. 2006, Guisan et al. 2007), suivie par les oiseaux (Manel et al. 1999, Araujo et al. 2005a, Bahn et al. 2007) puis par les amphibiens et les reptiles (Segurado et Araujo 2004). Certaines études incluent même plusieurs taxons : plantes, oiseaux, amphibiens, reptiles et mammifères sont traités dans Graham et al. (2008). Dans le milieu aquatique, ces études restent rares mais émergent ces dernières années (Olden & Jackson 2002, Wiley et al. 2003, Maravelias et al. 2003, Leathwick et al. 2006, Pittman et al. 2007).

Malgré ces nombreuses études, aucun consensus sur la supériorité prédictive d'un modèle par rapport à un autre n'existe. Plusieurs études ont en effet reporté de faibles différences entre les performances des modèles. A titre d'exemple, Franklin (1995) a trouvé que les GAM, les GLM et les CTA produisaient sensiblement les mêmes prédictions pour les plantes, tandis que Thuiller et al. (2003a) ont montré que les CTA avaient une performance moindre que les autres modèles. Guisan et al (2007) ont classé les GBM en tant que modèles les plus performants suivi de MAXENT et de GAM. Meynard & Quinn (2007) recommandent quant à eux, sur la base d'espèces artificielles, l'utilisation des GAM et des GLM sur le même pied d'égalité. Dans une étude sur les amphibiens et les reptiles, Segurado et Araujo (2004) ont conclu que les ANN présentaient en général la meilleure performance tout en étant talonnés par les GAM. Pourtant, Manel et al. (1999) ont conclu que les ANN n'avaient aucune supériorité par rapport aux régressions logistiques et aux analyses discriminantes dans la prédiction des occurrences d'oiseaux. En revanche, Araujo et al. (2005a), pour les mêmes taxons, ont trouvé que les ANN et les GAM avaient une meilleure performance que les GLM et les CTA.

L'une des études les plus complètes est celle de Elith et al. (2006) où 16 modèles ont été comparés sur 226 espèces (plantes, oiseaux, reptiles et mammifères). Il s'est avéré que les modèles les plus performants sont GBM, MAXENT et MARS suivis par GAM et GLM.

Dans le milieu marin, Olden et Jackson (2002) ont conclu que les ANN présentaient une meilleure performance que les régressions logistiques et les analyses linéaires discriminantes, même si toutes les méthodes donnaient de très bons résultats. Dans Pittman et al. (2007), les ANN sont détrônés par les CTA qui prédisaient mieux les aires de distribution des poissons dans les Caraïbes. En bref, au vu de ces résultats contrastés, nous opterons pour une approche multi-modèles en intégrant l'incertitude des prédictions.

III. Evaluation des modèles

III.1 Calibration et évaluation

Pour être utilisé notamment à des fins prédictives, un modèle doit être validé. Pour ce faire, le jeu de données initial est divisé en deux sous-groupes : un sous-groupe qui sert à la calibration, l'autre à l'évaluation qui permet de valider ou non le pouvoir prédictif du modèle (Fig.III.1).

A titre d'exemple, si l'on choisit de calibrer un modèle sur 80% du jeu de données initial, on l'évaluera sur les 20% restants : c'est la « cross validation ». Dans ce cas, la procédure en question utilise 80% des observations prises au hasard et paramétrise le modèle, c'est la phase de calibration. Avec les 20% restants, le modèle vérifie si la variable réponse est bien modélisée, c'est la phase d'évaluation.

Pour évaluer un modèle, il existe différents critères d'évaluation qui consistent en fait à étudier la concordance entre ce qui a été modélisé (prédit) et ce qui est réellement observé. Cette opération se base sur une matrice de confusion.

Une matrice de confusion est une matrice dont chaque colonne représente le nombre d'occurrences d'une classe estimée, tandis que chaque ligne représente le nombre d'occurrences d'une classe observée. Dans notre cas, la matrice de confusion comporte deux colonnes rapportant les absences et les présences prédites et deux lignes rapportant les absences et les présences observées (Tableau III.1). La fraction de VP est appelée « sensibilité » alors que la fraction de VN « spécificité ».

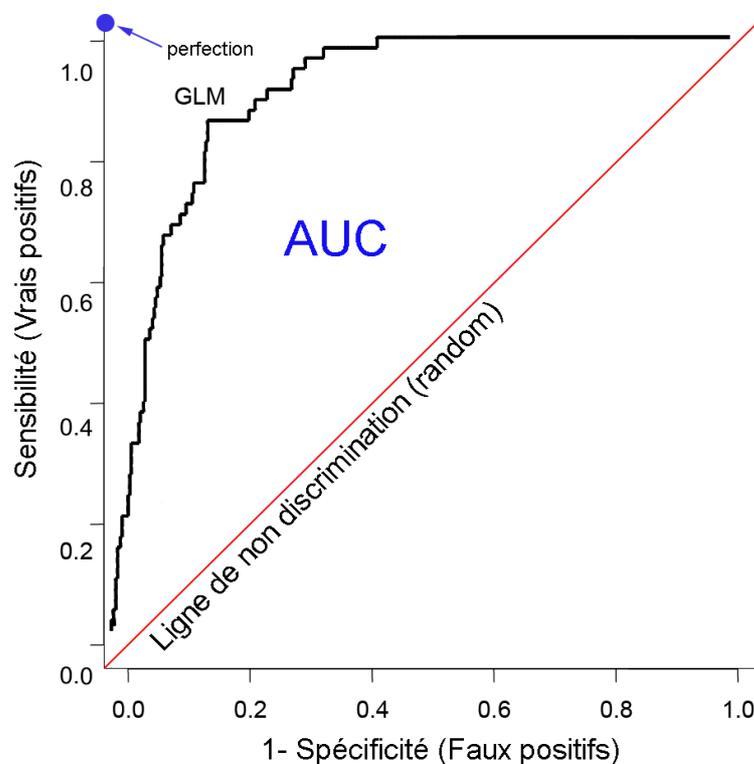
TABLEAU III.1 Matrice de confusion

		Occurrences prédites	
		Absence	Présence
Occurrences observées	Absence	VN	FP
	Présence	FN	VP

VN : vrai négatif , VP : vrai positif , FN : faux négatif , FP : faux positif

La courbe des vrais positifs (sensibilité) en fonction des faux positifs (1-spécificité) s'appelle la courbe ROC (Receiving Operating Characteristic) (Fig.III.3). La 1^{ère} bissectrice traduit qu'il y a autant de VP que de FP. Un bon modèle est celui qui maximise la sensibilité, c'est-à-dire celui qui donne la plus grande fraction de VP pour la plus faible fraction de FP. Cela se matérialise par la partie située entre la courbe ROC et la 1^{ère} bissectrice. Cette partie du graphique est appelée AUC (Area Under the Curve) et constitue un des critères d'évaluation du modèle (Swets 1988).

Si l'on doit comparer plusieurs modèles pour un même jeu de données, c'est celui qui a la plus forte AUC qui est déclaré comme le plus performant.

**Fig.III.3** Courbe ROC (Receiving Operating Characteristic)

Un autre critère d'évaluation existe également : la statistique Kappa de Cohen (1960). Le Kappa mesure la proportion de VP et de VN après l'élimination de la proportion correctement prédite aléatoirement. Kappa est un critère dépendant du seuil de ségrégation entre les présences et les absences, dit « threshold » ou encore « cutoff ». En effet, pour obtenir une matrice d'occurrences, c'est à dire une matrice binaire à partir des probabilités d'occurrence produites par le modèle, il est nécessaire de définir un seuil de probabilité en deçà duquel l'espèce est considérée absente et au delà duquel elle est considérée présente. Ce seuil est généralement défini en maximisant le Kappa (Huntley et al. 2004) : le Kappa est donc déterminé à des intervalles réguliers de probabilité ce qui en fait un critère dépendant du seuil contrairement à l'AUC.

Ces critères d'évaluation ont été récemment remis en cause : l'AUC en raison, entre autre, de la pondération identique des omissions (FN) et des commissions (FP) et de l'absence d'information sur la distribution des erreurs (Termansen et al. 2006, Austin 2007, Lobo et al. 2008) et le Kappa à cause de sa dépendance vis-à-vis de la prévalence (Byrt et al. 1993, Lantz & Nebenzahl 1996, McPherson et al. 2004). Allouche et al. (2006) ont conseillé l'utilisation d'un nouveau critère, le TSS (True Skill Statistic) qui possède tous les avantages du Kappa sans la dépendance vis-à-vis de la prévalence. Le TSS est égal à sensibilité plus la spécificité moins un : $TSS = \text{sensibilité} + \text{spécificité} - 1$.

L'échelle suivante (Tableau III.2) donne la pertinence d'un modèle selon les valeurs de l'AUC, du Kappa et du TSS.

TABLEAU III.2 Echelle de pertinence des modèles en fonction des trois critères les plus utilisés

Pertinence	AUC	Kappa	TSS
	Swets (1988)	Landis & Koch (1977)	Landis & Koch (1977)
Excellente	0,9 - 1	0,8 - 1	0,8 - 1
Elevée	0,8 - 0,9	0,6 - 0,8	0,6 - 0,8
Moyenne	0,7 - 0,8	0,4 - 0,6	0,4 - 0,6
Faible	0,6 - 0,7	0,2 - 0,4	0,2 - 0,4
Nulle	0,5 - 0,6	0,0 - 0,2	0,0 - 0,2

III.2 Facteurs influençant la performance des modèles

A grande échelle, les données d'occurrence pour la plupart des espèces sont obtenues sans stratégie d'échantillonnage particulière, souvent à partir des collections de musées disponibles de plus en plus souvent en tant que ressources électroniques (Graham et al. 2004, Huettmann 2005, Soberon & Peterson 2005, Elith et al. 2006) ou à partir d'atlas (Thuiller 2004, Thuiller et al. 2005). Dans ce cas, le choix de résolution de la grille utilisée est important, une résolution trop grossière risquant de faire perdre de l'information et à surestimer le nombre d'espèces présentes dans une maille. De plus, les méthodes d'échantillonnage sont souvent mal connues et non exhaustives. Les présences sont donc de vraies présences tandis que les absences ne peuvent être confirmées avec exactitude. Il faut donc choisir les modèles selon le type de données : présence/absence ou présence uniquement.

Un autre facteur influençant la force prédictive et la pertinence des modèles est la prévalence (fréquence d'occurrence des présences) : les modèles sont généralement moins performants avec les espèces à faible prévalence (Fielding & Bell 1997, Nielsen et al. 2005, Bourg et al. 2005, Leathwick et al. 2006, Meynard et al. 2007, Wisz et al. 2008).

III.3 Projections des enveloppes climatiques

Une fois le ou les meilleurs modèles prédisant la distribution actuelle des espèces (c'est à dire décrivant au mieux leurs distributions) identifiés, nous pouvons ensuite les utiliser pour projeter les distributions des espèces dans le futur en se basant sur un scénario de changement global.

Nous pourrions facilement vérifier la fiabilité des résultats de la prédiction par simple comparaison des aires de distributions observées et modélisées. En revanche, nous n'avons aucun moyen de vérifier la fiabilité des projections, à moins de les comparer à celles obtenues par un modèle mécaniste (Hijmans & Graham 2006).

Il est important de souligner que les modèles statiques (ne prenant pas en considération les facteurs dynamiques intrinsèques aux populations tels que la compétition et la dispersion) projettent des enveloppes futures potentielles et non des enveloppes futures réalisées. Ces

modèles ne font qu'extrapoler les occurrences des espèces à partir de scénarii qui influencent les variables prédictives préalablement identifiées dans le processus de prédiction.

L'incertitude est inévitable dans les projections. Plusieurs études ont souligné ce point et l'ont attribué à la fiabilité et à la pertinence des scénarii climatiques utilisés (e.g. Thuiller 2004, Araujo et al. 2005b, Elith et al. 2006, Lawler et al. 2006, Pearson et al. 2006) et au choix du seuil de ségrégation entre les présences et les absences (Araujo et al. 2005b). De plus, il a été démontré que le choix du modèle est crucial, que la moindre petite différence dans les prédictions des modèles peut entraîner de grandes différences dans les projections (Thuiller 2003a) et qu'un seul et même modèle n'est pas forcément le meilleur pour toutes les espèces (Thuiller 2003a). Aussi, Thuiller (2003a) recommande de procéder au cas et par cas en identifiant le modèle le plus performant pour chaque espèce séparément.

Mais comment procéder si tous les modèles sont sensiblement similaires? Des approches consensuelles explorant la tendance centrale de tous les modèles ont été proposées et ont révélé leur avantage dans la réduction de l'incertitude (Cubash et al. 2001, Araujo et al. 2005b, Marmion et al. 2008). Ces approches sont intuitivement considérées comme plus réalistes que le fait de choisir un seul et unique modèle puisque la supériorité d'un modèle sur les autres n'a pas été prouvée. Araujo et al. (2006) préconisent le consensus par le recours au « model averaging » ou « ensemble forecasting » au lieu de clamer la supériorité d'un modèle en se basant sur des critères qui s'avèrent finalement non discriminants. Il s'agit de profiter des prédictions de plusieurs modèles pour en tirer une prédiction moyenne ou consensus avec un niveau d'incertitude plutôt que de se fier au meilleur modèle sur des différences minimes pour les critères.

Il existe quatre grandes méthodes consensuelles. Les méthodes des médianes (Araujo et al. 2005b) et des moyennes (Araujo & New 2007) consistent à extraire respectivement la valeur médiane et la valeur moyenne des sorties de tous les modèles. La méthode des ACP n'extrait que la médiane de la moitié des modèles préalablement identifiés par une analyse en composantes principales (ACP). La méthode des pondérations quant à elle, pondère les sorties de chaque modèle par le critère d'évaluation relatif (Thuiller 2004). Cette dernière a été jugée comme la plus performante par Marmion et al. (2008) qui ont comparé les quatre méthodes consensuelles ainsi que le fait de ne retenir que le meilleur modèle identifié sur la base de l'AUC. C'est cette méthode, récemment proposée, que nous allons appliquer mais sur la base du TSS.

IV. Matériel et méthodes

IV.1 Choix des espèces

Nous avons extrait de notre base de données géographique les aires de distribution des 79 espèces endémiques Méditerranéennes (endémisme strict et large tel que défini par Quignard et Tomasini 2000, c.f. section VI). Nous en avons éliminé 4. Une espèce (*Tetrapturus belone*) fut éliminée parce que son aire couvre toute la Méditerranée. Dans ce cas les modèles ne peuvent capturer l'enveloppe climatique, la discrimination présence/absence en fonction de la température étant rendue impossible. Trois autres espèces furent éliminées (*Gobius strictus*, *Microichthys sanzoi*, *Nansenia iberica*) parce qu'elles présentent des occurrences très ponctuelles. Ceci introduirait des erreurs classiquement associées aux échantillons excessivement réduits (Stockwell & Peterson 2002, Thuiller 2004). Notre jeu de données pour cette partie est donc constitué de 75 espèces.

Ensuite, comme ce fut le cas précédemment, chaque polygone représentant l'aire de distribution d'une espèce donnée a été superposé à une grille dont le maillage est de $0,1^\circ$ de longitude x $0,1^\circ$ de latitude. 75% des poissons méditerranéens étant côtiers, nous nous sommes uniquement intéressés au plateau continental limité par l'isobathe 200m. Nous avons donc extrait de la grille initiale comptant 27019 cellules, 8005 cellules côtières. Une matrice d'occurrence (présence/absence codées en 1 ou 0) regroupant les 75 espèces est ainsi obtenue.

L'un des fondements de la modélisation des niches est l'hypothèse spécifiant que les espèces sont en équilibre dans leur environnement (Guisan & Zimmermann 2000, Guisan et Thuiller 2005). Dans notre cas, au vu de l'échelle de l'étude et de l'endémisme des espèces, nous pouvons considérer qu'elles sont en équilibre.

Concernant le type de données que nous allons utiliser pour la modélisation (présence/absence ou présence uniquement), il n'est pas facile de trancher pour le milieu marin. En effet, les présences sont de vraies présences, quant aux absences elles ne le sont pas forcément : une espèce peut être présente dans une zone mais non répertoriée soit à cause de l'absence de prospection dans la région soit à cause de sa non capture. En d'autres termes, confirmer une absence est plus difficile que confirmer une présence.

Cependant, les espèces endémiques méditerranéennes ont été intensivement étudiées et répertoriées dans des bases de données et des atlas par des experts. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que les zones où elles sont absentes sont en dehors de la niche de l'espèce et qu'il

ne s'agit pas de fausses absences dues à un effort de prospection limité. Certes, la probabilité pour qu'une espèce soit présente mais non pêchée existe, mais elle est faible dans le cas des endémiques. Nous avons donc considéré nos données comme de la présence/absence plutôt que comme de la présence uniquement.

Ce choix est d'autant plus approprié que la plupart des modèles nécessitent des données de présence/absence et qu'il est prouvé qu'elles donnent des prédictions d'aires actuelles et des projections plus pertinentes que celles utilisant des présences uniquement (Ferrier & Watson 1997, Elith et al. 2006, Pearce & Boyce 2006). De plus, plusieurs auteurs (e.g. Zaniwski et al. 2002) affirment que le fait de ne considérer que des présences permet de capturer la niche potentielle uniquement et non la niche réalisée, cette dernière étant essentielle pour obtenir de bonnes prédictions (Pulliam 2000). En effet, la distribution des espèces n'est pas uniquement contrainte par les facteurs abiotiques tels que la température mais aussi par des interactions biotiques, des phénomènes de dispersion, des événements stochastiques, des influences anthropiques et autres contingences historiques (Pulliam 2000, Soberon 2007). Le fait de ne considérer que les présences ne permet pas de prendre en compte ces facteurs et donc de capturer correctement la niche réalisée.

IV.2 Choix des variables climatiques

Contrairement au milieu terrestre où plusieurs variables prédictives sont généralement utilisées en combinaison pour expliquer la présence des espèces (température, humidité, précipitation, évapotranspiration...) (e.g. Thuiller et al. 2004, Thuiller et al. 2006, Beaumont et al. 2007), en milieu marin, il existe beaucoup moins de variables abiotiques limitantes car l'humidité, l'exposition, le type de sol etc... n'interviennent pas.

La température est connue pour être le facteur le plus contraignant dans la distribution spatiale des poissons (Sabatés et al. 2006, Dulvy et al. 2008, Hiddink & Hofstede 2008, Cheung et al. 2008). De plus, dans les chapitres précédents, nous avons montré le rôle de la température dans la distribution des patrons de richesse ichtyologique en Méditerranée et dans la dispersion des espèces exotiques. Nous avons donc fait le choix de n'utiliser que la température dans les modèles d'enveloppe climatique.

Notre jeu de données de variables environnementales comporte donc les 12 températures mensuelles moyennées sur la période considérée (c.f ci-dessous) ainsi que le minimum et le maximum annuel, c'est à dire 14 variables en tout. En effet, comme démontré dans le chapitre I, les poissons sont souvent sensibles aux températures extrêmes. La plupart des études mentionnent l'importance de ces limites mais n'en tiennent pas compte (Mohseni et al. 2003). Certaines températures mensuelles étant fortement corrélées, elles livrent une information très similaire voire identique ce qui introduit une redondance et une surparamétrisation des modèles. En effet, lorsque plusieurs variables sont considérées, le modèle passe par tous les points, ce qui conduit à de très faibles erreurs ; mais entre les points, il passe par de très grandes oscillations ce qui conduit à de très grandes variances et à des erreurs de prédictions considérables (Sarle 1995). C'est ce qu'on appelle la surparamétrisation ou la surestimation, empêchant le modèle de généraliser les prédictions au-delà des observations utilisées pour sa calibration.

Pour contrer cette éventuelle surparamétrisation, nous avons réduit le jeu de variables prédictives en procédant à une analyse de corrélation (coefficient de Pearson) et à une analyse en composante principale (ACP) des 14 températures considérées.

IV.2.1 Climat actuel

Les aires de distributions des poissons ont été numérisées à partir de l'atlas du FNAME (Fishes of the Northern Atlantic and Mediterranean) (Whitehead et al. 1986) dont les trois volumes ont été édités entre 1984 et 1986. Elles correspondent donc à la situation observée au début des années 80. Nous pouvons alors aisément supposer que ces aires résultent des conditions climatiques du début des années 80.

Nous avons donc utilisé les données hebdomadaires de température de surface en Méditerranée disponibles entre 1981 et 1984 via le serveur météorologique NOMADS (National Operational Model Archive and Distribution System Meteorological Data Server) du centre national des données climatiques NCDC (National Climatic Data Center) de la NOAA (US National Oceanic and Atmospheric Administration) (www.osdpd.noaa.gov/PSB/EPS/SST/al_climo_mon.html). Elles sont à une résolution de 1°. Ces températures ont été interpolées à la résolution de 0,1° pour être en adéquation de résolution avec nos données ichtyologiques grâce à un krigeage (interpolation géostatistique,

c.f. chapitre I) (Diggle & Ribeiro 2007). Elles ont ensuite été moyennées sur la période 1981-1984 afin d'obtenir des températures mensuelles.

IV.2.2 Climat futur

La température de l'air et celle de l'eau étant corrélées (Caissie 2006), certaines études considèrent la température de l'air comme un substitut à celle de l'eau (e.g. Buisson et al. 2008). Or ce raccourci, acceptable en rivière, est inadéquat en mer car beaucoup d'autres facteurs entrent en jeu. En Méditerranée, les apports d'eau des principaux fleuves (Rhône, Pô, Ebre, Nil) et de l'Atlantique ainsi que le forçage du vent et les conditions météorologiques font que la température de l'eau n'évolue pas proportionnellement à celle de l'air (Somot et al. 2006). Nous avons donc eu recours aux températures issues d'un scénario climatique réaliste : les données de température future nous ont été fournies par Somot et al. (2006). Elles sont extraites de simulations numériques faites avec un modèle dédié à la mer Méditerranée appelé OPAMED8 qui a une résolution de $1/8^{\text{ème}}$ de degré. Ce modèle est basé sur la version 8.1 du modèle OPA (Ocean Parallel, Madec et al. 1998).

La simulation, appelée OM8-DE9, est effectuée sur la base du scénario A2 de l'IPCC qui est un scénario pessimiste. Dans cette simulation, la concentration en CO₂ par exemple est de 815 ppm en 2099 au lieu de 602 ppm pour le scénario B2. Le scénario A2 est souvent choisi pour ce genre de simulations car il est devenu un standard pour les projets climatiques régionaux (Christensen et al. 2002). La simulation OM8-DE9 intègre trois types de forçage : les flux air-mer, les écoulements des rivières et les échanges entre la Méditerranée et l'océan Atlantique, elle est donc très fiable et réaliste.

Les données du climat futur sont moyennées sur 30 ans et concernent la moitié (2041-2060) et la fin (2070-2099) du XXI^{ème} siècle. Malgré la résolution fine des données de Somot et al. (2006), elles souffraient d'un léger décalage par rapport à notre grille. Nous avons donc eu recours à un krigeage (interpolation géostatistique, c.f. chapitre I) (Diggle & Ribeiro 2007) similairement à ce qui a été effectué avec les données du climat présent.

IV.3 Modélisation

Pour prédire la distribution actuelle des 75 espèces endémiques de notre base de données et pour les projeter à l'horizon 2041-2060 et 2070-2099, nous avons choisi les modèles les plus largement utilisés en modélisation des niches écologiques. Ces modèles ont été intégrés dans un outil développé par Thuiller (2003a) permettant leur utilisation automatisée dans une seule et même chaîne et appelé BIOMOD (BIOdiversity MODelling). BIOMOD a été initialement programmé sous forme d'une librairie sous le logiciel Splus2000 en utilisant le langage interprété S. Ensuite il a été adapté dans l'environnement statistique de programmation R. BIOMOD permet de prédire les aires de distribution de plusieurs espèces en même temps, d'évaluer la puissance prédictive des modèles pour chacune d'elles (sur la base de l'AUC, du Kappa et du TSS et en analyse de validation croisée) et de les projeter selon des scénarii de changement global (Thuiller et al. 2008).

IV.3.1 Prédications des aires de distribution actuelles : calibration et évaluation des modèles

Les modèles utilisés pour les 75 espèces de poissons sont GLM, GAM, CTA, GBM, RF, MDA et SRE :

- GLM polynomial, une procédure progressive utilisant un critère d'information Bayésien (BIC, Bayesian Information Criterion) a été choisie pour sélectionner la combinaison de variables la plus parcimonieuse.
- GAM utilisant une fonction de lissage cubique, le degré de lissage a été fixé à 4 pour chaque variable. Comme pour GLM, une procédure progressive utilisant un critère BIC a été menée.
- CTA et RF utilisant 10 validations croisées successives, le nombre d'arbres a été fixé à 500.
- GBM utilisant 50 validations croisées successives, le nombre d'arbres a été fixé à 2000.
- MDA, sans paramétrisation particulière.
- SRE utilisant l'intervalle quantile 2,5-97,5%, au-delà duquel les présences extrêmes sont supprimées.

Pour chaque espèce, tous les modèles ont été calibrés en utilisant un échantillon de 80% pris au hasard dans le jeu de données initial. Ensuite, chaque modèle pour chaque espèce a été évalué sur les 20% restant sur la base de trois critères, AUC, Kappa et TSS. La probabilité d'occurrence a été transformée en occurrences binaires (présence/absence) par un seuil de ségrégation maximisant le pourcentage de présences et d'absences correctement prédites (Thuiller 2003a).

L'AUC et le Kappa ayant été sévèrement critiqués (Termansen et al. 2006, Austin 2007, Lobo et al. 2008, Byrt et al. 1993, Lantz & Nebenzahl 1996, McPherson et al. 2004) nous avons aussi utilisé le TSS comme recommandé récemment par Allouche et al. (2006) et utilisé dans de récentes études (e.g. Allouche et al. 2008, Freeman & Moisen 2008, La Morgia et al. 2008, Boitani & al. 2008). Les TSS s'interprètent selon la même échelle que le Kappa, c'est à dire celle de Landis & Koch (1977) (Tableau III.2).

IV.3.2 Projections des aires de distribution selon les scénarii climatiques

Comme suggéré par Marmion et al. (2008), nous n'avons pas retenu un seul et unique modèle pour effectuer les projections mais la méthode consensuelle des pondérations (Thuiller 2004) appelée aussi « model averaging ». Après avoir projeté toutes les espèces avec tous les modèles (en excluant le moins fiable) en utilisant la fonction « Projection.Ouput » de BIOMOD, aussi bien pour la période 2041-2060 que 2070-2099 nous avons calculé pour chaque cellule de la grille et pour chaque espèce une probabilité d'occurrence pondérée :

$$W_i^{TSS} = \frac{\sum_j (TSS_j \times m_{ji})}{\sum_j TSS_j}$$

où i est la cellule de la grille, j le modèle, m_{ji} la probabilité d'occurrence projetée de l'espèce dans la cellule i selon le modèle j . W_i^{TSS} représente la probabilité d'occurrence projetée et pondérée de l'espèce dans la cellule i selon le TSS.

IV.4 Etude de la vulnérabilité des espèces

En 1991, l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) a fourni la première référence explicite et objective de classification des espèces selon leur vulnérabilité, c'est la Liste Rouge de l'IUCN (Mace & Lande 1991).

En nous basant sur le critère A3(c) de la Liste Rouge la plus récente (IUCN 2001), nous avons évalué la vulnérabilité des espèces endémiques en fonction de l'aire de distribution qu'elles sont susceptibles d'occuper dans le futur. Nous avons distingué les catégories suivantes :

- Eteinte (Et) : une perte d'aire estimée à 100%
- Très menacée (TM) : une perte d'aire estimée entre et 80 et 100%
- Menacée (M) : une perte d'aire estimée entre 50 et 80%
- Vulnérable (V) : une perte d'aire estimée entre 30 et 50%

Les aires de distribution actuelles et futures ont été estimées par le nombre de pixels où les espèces sont présentes, la perte ou le gain d'aire ont été calculés en soustrayant l'aire future de l'actuelle.

Grâce au logiciel SIG, les espèces ayant fait leur apparition ou qui ont disparu de chaque pixel ont été identifiées, nous avons ainsi pu calculer le « turnover » par pixel, c'est à dire le remplacement d'espèces, en faisant l'hypothèse qu'elles peuvent migrer (Thuiller et al. 2006) :

$$TO = \frac{(P+G)}{(RS+G)} \times 100$$

avec TO le pourcentage de « turnover », P le nombre d'espèces perdues par pixels, G le nombre d'espèces gagnées par pixels, RS la richesse spécifique actuelle par pixel.

V. Résultats

V.1 Choix des variables explicatives

L'analyse de corrélation a révélé les coefficients de corrélation de Pearson (r) significatifs suivants :

- janvier et décembre : $r=0,980$
- février, mars et le minimum absolu : $r=0,997$
- juillet, août et le maximum absolu : $r=0,980$
- septembre, octobre et novembre : $r=0,989$

L'analyse en composantes principales (ACP) menée sur le jeu de données des températures confirme les résultats de l'analyse de corrélation (Fig.III.4).

Au vu de cette typologie, nous avons donc créé deux nouvelles variables : la moyenne hivernale (température moyennée sur les mois de janvier et décembre) et la moyenne automnale (température moyennée sur les mois de septembre, octobre et novembre). Pour les deux autres groupes nous avons choisi de considérer les températures extrêmes. Nous avons donc supprimé de l'analyse les températures de février, mars, juillet et août. Le jeu de variables explicatives final comprend donc les températures des mois d'avril, mai, juin, le minimum et le maximum absolu, la moyenne hivernale et la moyenne automnale.

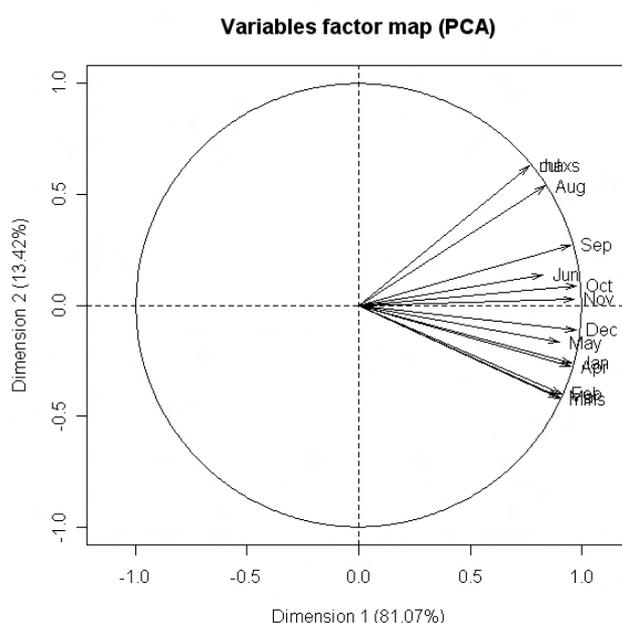


Fig.III.4 Cercle des corrélations des températures mensuelles issues de l'ACP

V.2. Climat présent et climat futur

La carte de la température moyenne au début des années 80 (Fig.III.5a) montre que la zone la plus chaude de la Méditerranée est le bassin Levantin avec une température moyenne de 21,8°C alors que les zones les plus froides sont le Golfe du Lion et la mer Ligure avec une moyenne de 16,9°C. A l'horizon 2041-2060, une grande partie de la rive sud du bassin oriental deviendrait aussi chaude que le Levant où les températures maximales (22° en moyenne) s'observeraient au niveau de l'embouchure du Canal de Suez. Le Golfe du Lion demeurerait aussi froid. En revanche, malgré le réchauffement d'une partie de l'Adriatique, son extrême nord se refroidirait et s'alignerait sur la température du Golfe du Lion. Ceci pourrait être dû à la fonte des glaciers des Alpes (Fig.III.5b).

A l'horizon 2070-2099, la température moyenne de la Méditerranée ne descendrait jamais en deçà de 17,5°C. Toutes les régions seraient de plus en plus chaudes, les seules enclaves froides seraient le Golfe du Lion et l'extrême nord de l'Adriatique avec une température moyenne de 18,4°, c'est à dire 1,5° de plus en moyenne que dans les années 80 (Fig.III.5c).

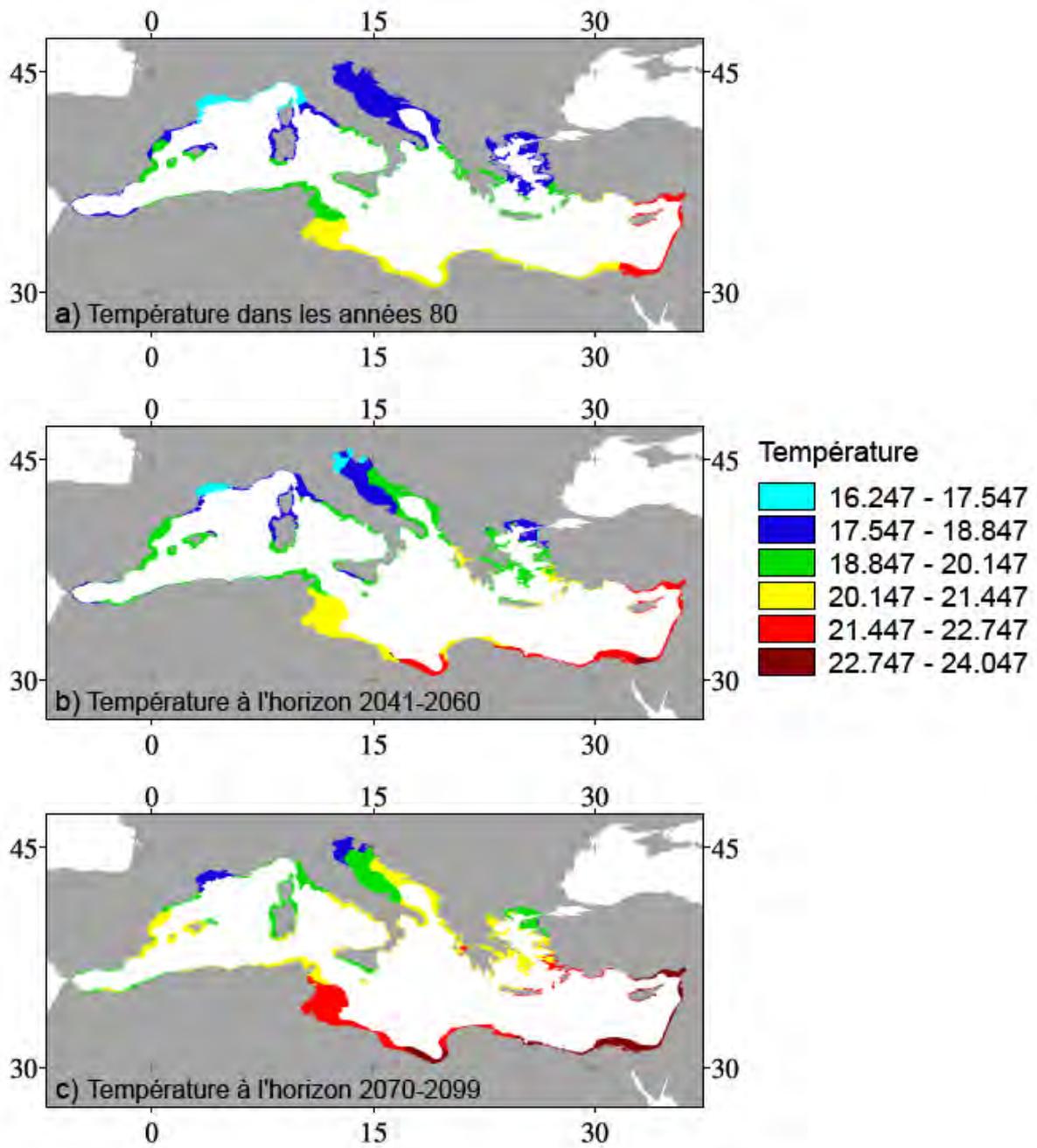


Fig.III.5 Température moyenne de surface sur le plateau continental au début des années 80 (a), à l'horizon 2041-2060 (b) et à l'horizon 2070-2090 (c)

V.3 Prédications

V.3.1 Constat général

Dans l'ensemble, les prédictions sont très bonnes voire excellentes : la valeur moyenne du TSS, toutes espèces et tous modèles confondus, est de 0,89 (Tableau III.3).

En prenant les modèles un à un, il s'avère que le SRE est le moins robuste de tous (TSS=0,56), il s'agit en effet du modèle le plus simple et le plus classique : il affecte un poids similaire à toutes les températures, identifie les extrêmes et si un pixel de la grille présente une valeur comprise entre ces extrêmes il est considéré comme appartenant à l'enveloppe.

Le RF est le modèle le plus performant mais la différence avec les performances des autres modèles est minime. La différence entre les TSS extrêmes n'est en effet que de 0.08 (Fig.III.6).

TABLEAU III.3 Moyenne du TSS, toutes espèces confondues

Modèle	TSS	Ecart type
SRE	0,56	0,13
CTA	0,90	0,04
MDA	0,92	0,04
GAM	0,95	0,04
GLM	0,96	0,03
GBM	0,96	0,02
RF	0,98	0,01
<i>Moyenne</i>	<i>0.89</i>	

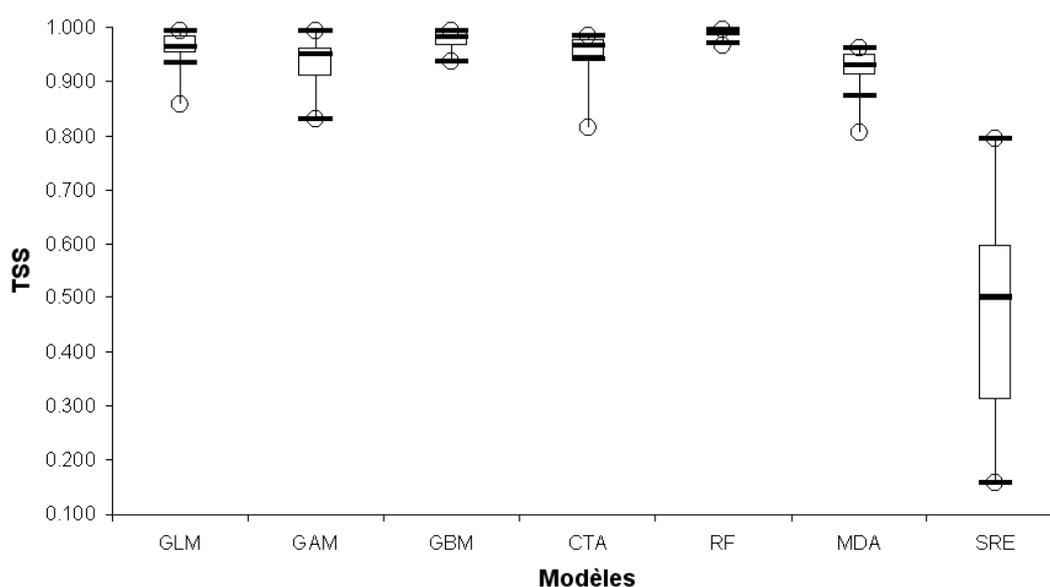


Fig.III.6 Performance prédictive des modèles en terme de TSS

V.3.2 Performance par prévalence et fragmentation

Le jeu de données de 75 espèces est constitué de 41 espèces de moins de 20% de prévalence, 24 entre 20 et 80% et 10 de plus de 80% (Fig.III.7). Comme mentionné dans la littérature, les résultats confirment que le TSS est insensible à la prévalence (Fig.III.8).

Les cartes d'occurrences générées par chaque modèle confirment que même les espèces aux prévalences les plus faibles sont correctement prédites. La distribution de *Didogobius splechnai* par exemple qui a une prévalence de moins de 1% (Fig.III.9) est aussi bien prédite que celle de *Cyclothone pygmaea* (Fig.III.10) qui est présent sur plus de 82% du domaine. De même, des espèces à prévalences intermédiaires telles que *Acipenser stellatus* (Fig.III.11) et *Sphyraena viridensis* (Fig.III.12) sont convenablement prédites.

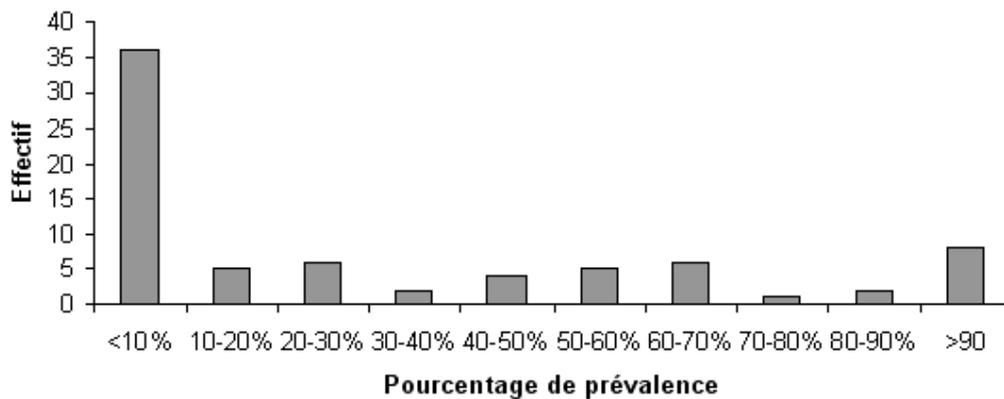


Fig.III.7 Répartition des espèces selon la prévalence

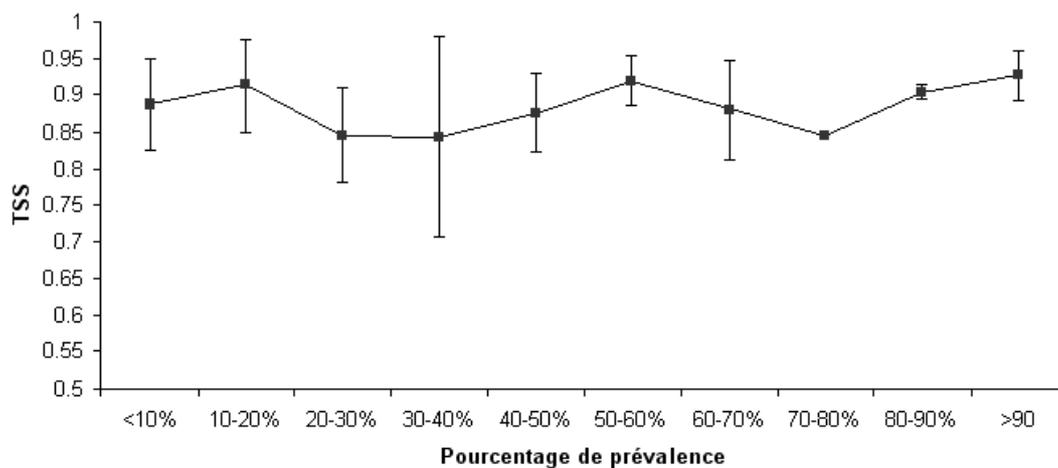


Fig.III.8 Valeur du TSS en fonction de la prévalence (les barres indiquent l'écart type)

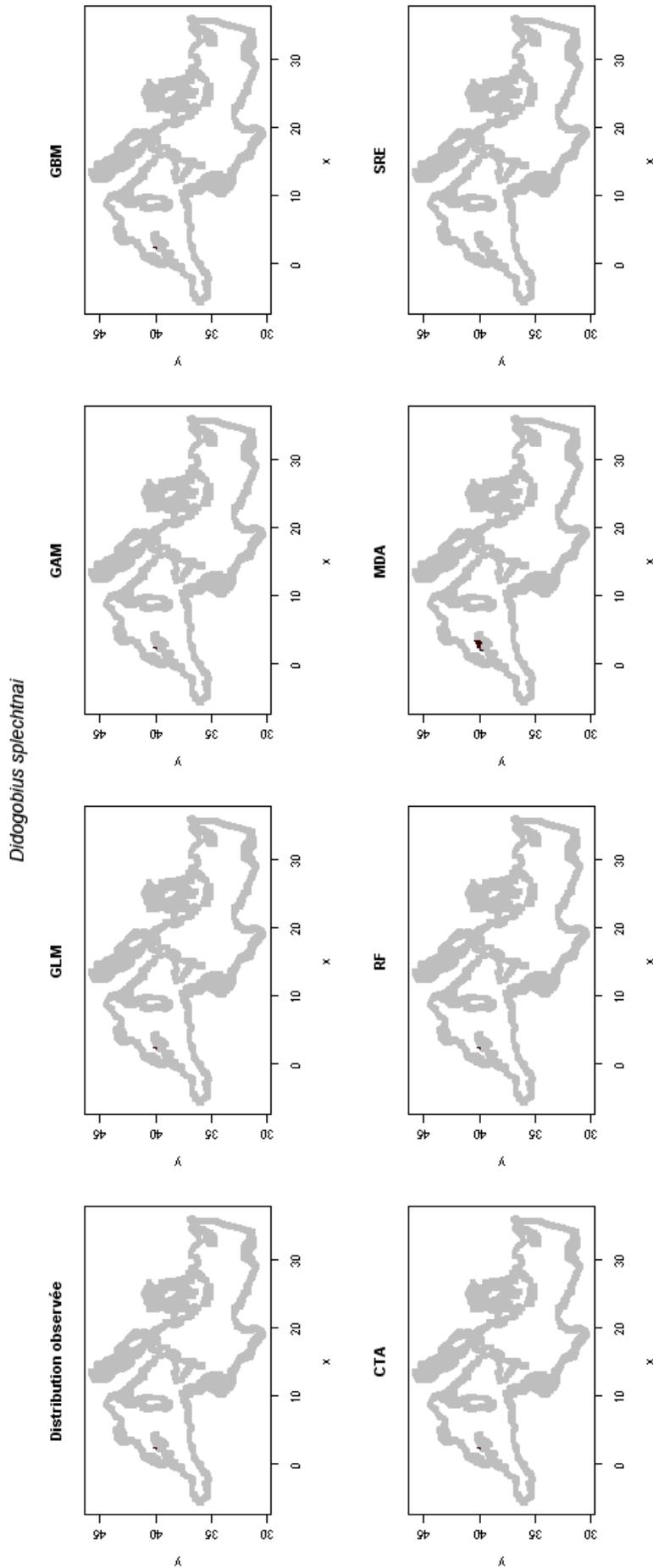


Fig.III.9 Distributions observée et prédites de *Didogobius splechnai* selon les différents modèles (pixels gris : absence de l'espèce, pixels noirs : présence de l'espèce)

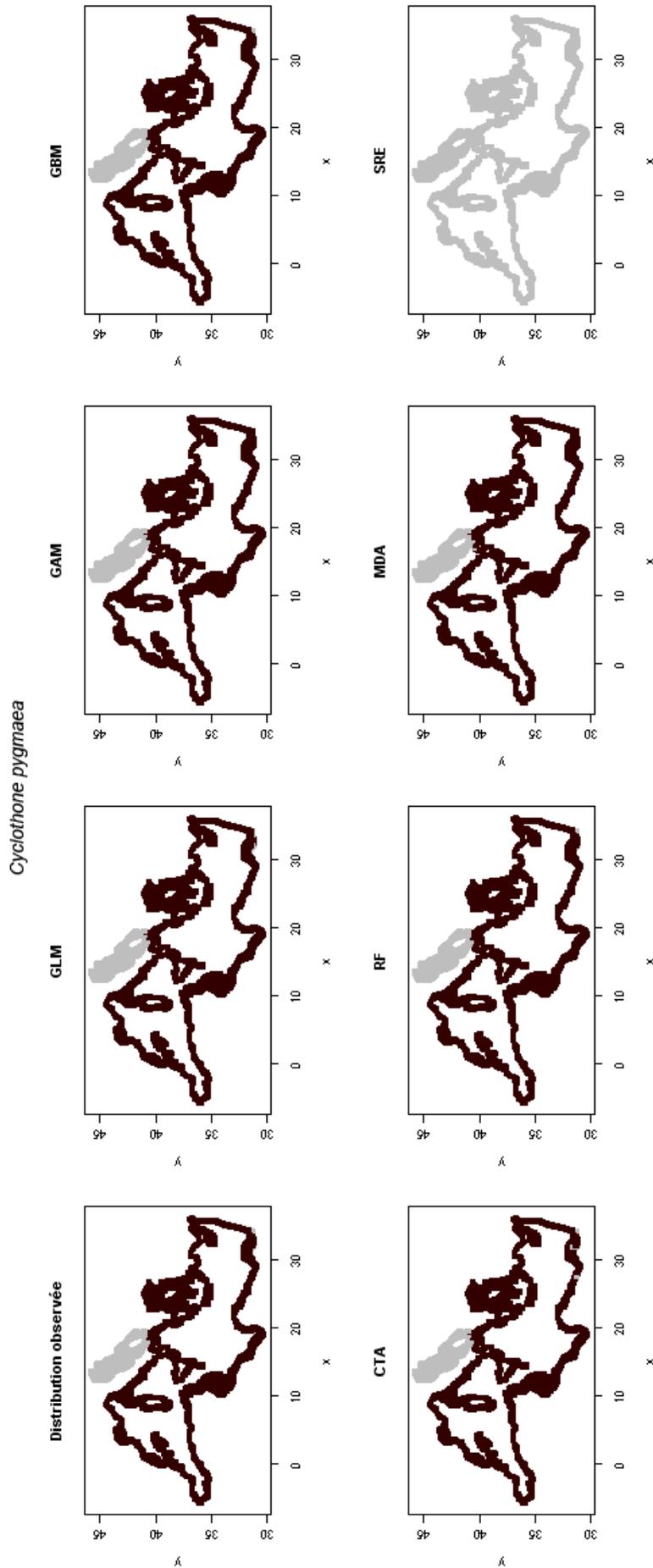


Fig. III.10 Distributions observée et prédites de *Cyclothone pygmaea* selon les différents modèles (pixels gris : absence de l'espèce, pixels noirs : présence de l'espèce)

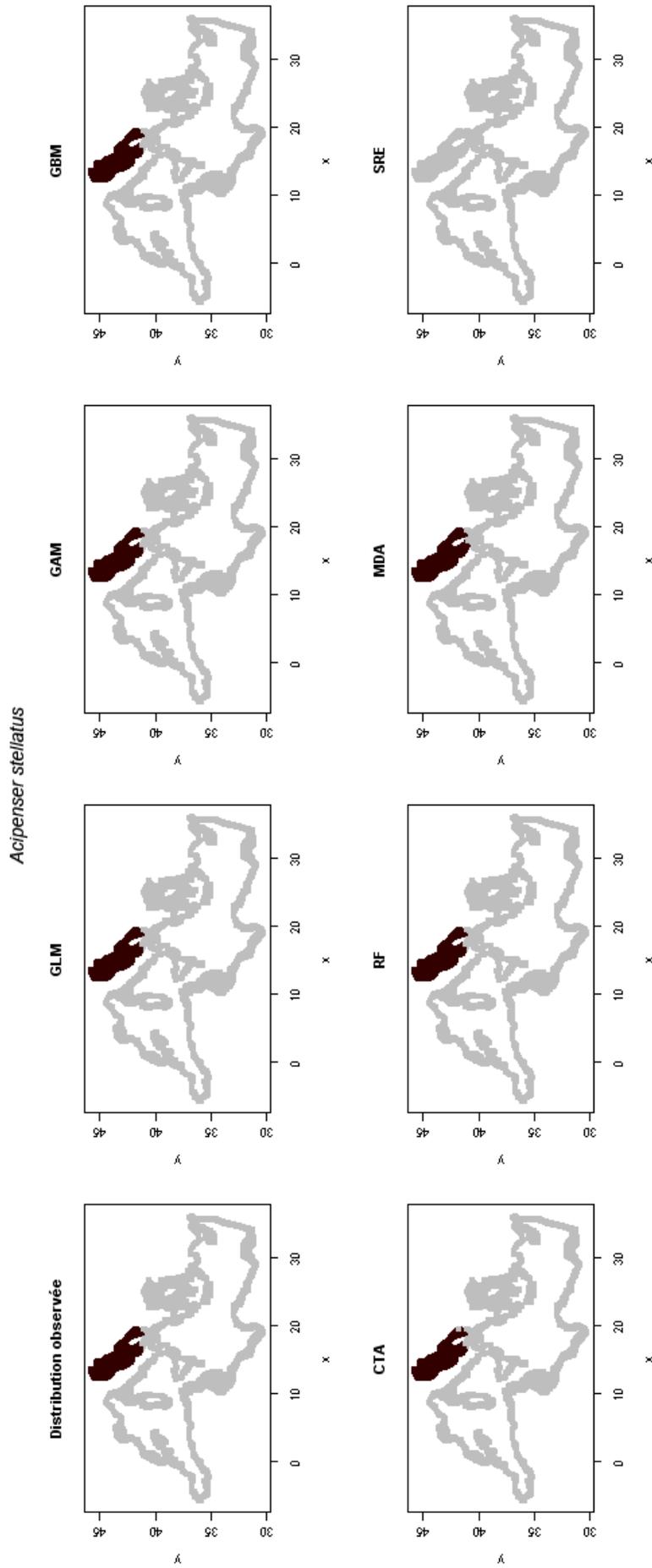


Fig.III.11 Distributions observée et prédites de *Acipenser stellatus* selon les différents modèles (pixels gris : absence de l'espèce, pixels noirs : présence de l'espèce)

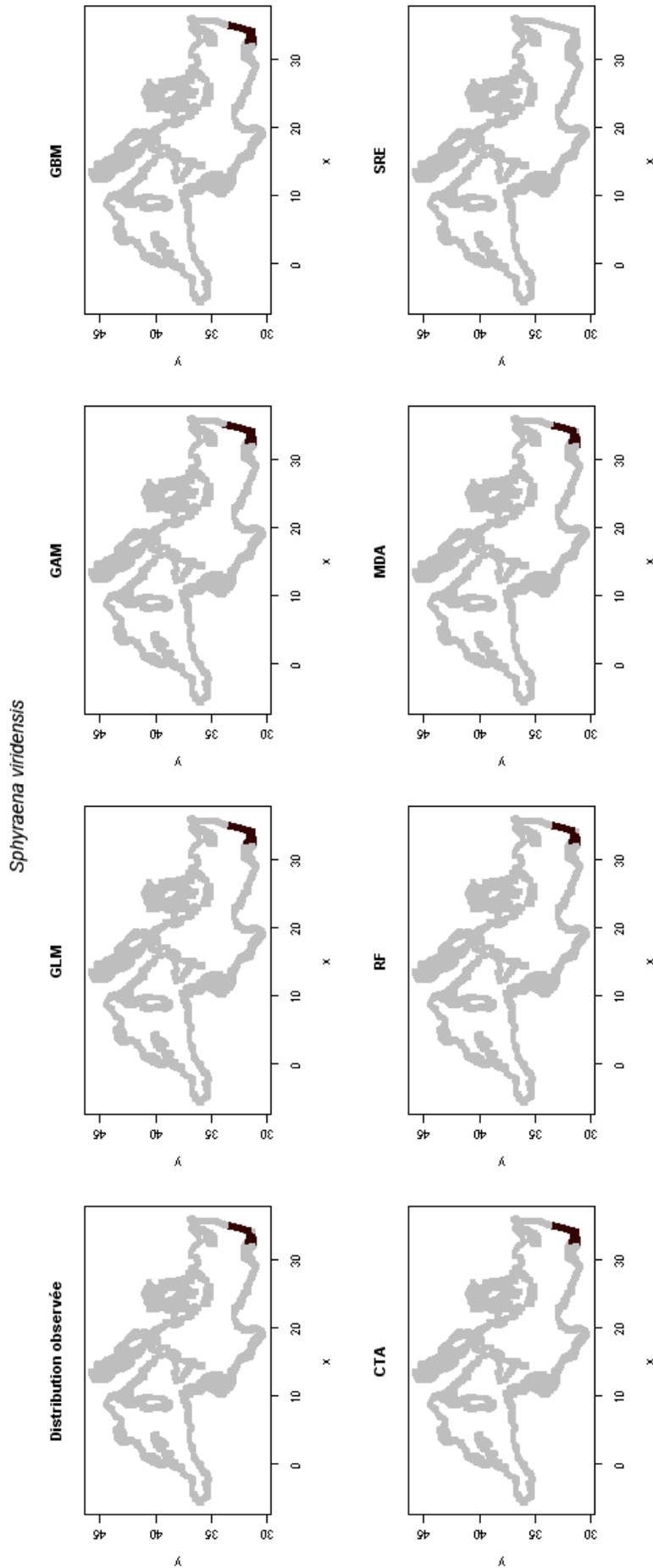


Fig. III.12 Distributions observée et prédites de *Sphyaena viridensis* selon les différents modèles (pixels gris : absence de l'espèce, pixels noirs : présence de l'espèce)

En analysant, par exemple, les courbes de réponse de *Cyclothone pygmaea* et d'*Acipenser stellatus* (Fig.III.13), il s'avère qu'elles sont très différentes voire à l'opposé l'une de l'autre. Pour toutes les deux, c'est la moyenne automnale qui est la plus explicative : *Cyclothone pygmaea* est présente lorsque la température moyenne automnale de l'eau dépasse les 21°C. Quant à *Acipenser stellatus*, elle est absente du milieu lorsque la température moyenne automnale dépasse les 21°. Ce résultat est compatible avec la distribution des espèces puisqu'il est logique que *Cyclothone pygmaea*, se trouvant partout en Méditerranée sauf en Adriatique (Fig.III.10), soit limitée par des températures basses alors qu'*Acipenser stellatus*, qui ne se trouve qu'en Adriatique (Fig.III.11), soit limitée par des températures trop élevées.

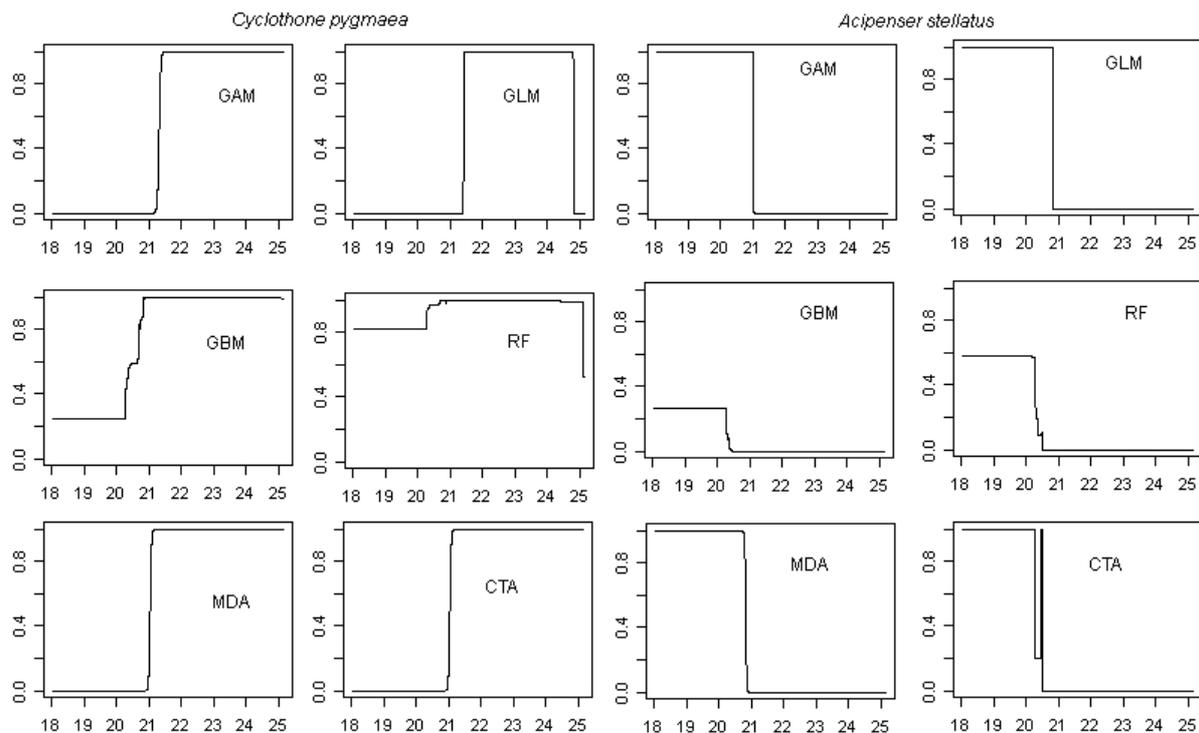


Fig.III.13 Courbes de réponse à la température automnale de *Cyclothone pygmaea* et d'*Acipenser stellatus*

Sur les 75 espèces considérées, 14 montrent une distribution très fragmentée. Ce type de distribution peut être dû à une absence de détection mais aussi à l'apparition de conditions non optimales ayant entraîné la disparition de l'espèce en certaines zones.

Quelquefois, la distribution est tellement fragmentée qu'une espèce donnée peut aussi bien se retrouver dans les zones les plus froides de la Méditerranée comme dans les plus chaudes.

C'est le cas par exemple de *Solea aegyptiaca* qui se trouve aussi bien le long de la côte sud et est du bassin (entre la Tunisie et Israël) que dans le Golfe du Lion et en Adriatique.

On peut s'attendre à ce que les modèles ne soient pas performants face de telles distributions (Araujo & Williams 2000). Or, contre-intuitivement, ils donnent tous de très bonnes prédictions, excepté le SRE. Le TSS moyen pour les espèces à distribution fragmentée est de 0.81 (Tableau III.4). Les modèles arrivent donc à capturer correctement la combinaison de température décrivant au mieux l'enveloppe climatique des espèces fragmentées.

Lorsqu'on ne considère que les espèces dont la prévalence est inférieure à 10%, le TSS moyen ne change pas. En revanche la performance du CTA est amoindrie puisque le TSS baisse sous la barre des 0.8, mais il demeure correct. En considérant les espèces dont la prévalence est supérieure à 20%, le TSS moyen reste à 0.81, la hiérarchie des modèles change à peine et tous demeurent au-dessus de 0.8.

TABLEAU III.4 TSS moyen par modèle et par type de fragmentation

Modèles	Distribution fragmentée		
	Distribution fragmentée et prévalence <10%	Distribution fragmentée et prévalence >20%	
GLM	0,87	0,89	0,86
GAM	0,83	0,87	0,80
GBM	0,92	0,89	0,95
CTA	0,87	0,78	0,94
RF	0,96	0,94	0,98
MDA	0,81	0,81	0,81
SRE	0,41	0,50	0,35
<i>Moyenne TSS</i>	<i>0,81</i>	<i>0,81</i>	<i>0,81</i>

En conclusion, il s'avère que tous les modèles (GLM, GAM, GBM, CTA, RF, MDA) excepté le SRE, présentent de très bonnes voire d'excellentes performances de prédiction, et ce même pour les espèces à faible prévalence ou à distribution fragmentée. On ne peut donc pas avancer la preuve qu'un modèle est plus performant que les autres. Choisir l'un d'eux pour effectuer les projections n'est donc pas pertinent, le recours à un consensus s'impose.

V.4 Projections

V.4.1 Constat général

Selon nos projections, 53% des espèces restreindraient leurs aires de distribution à l'horizon 2041-2060 et 47% d'entre elles les étendraient. Parmi les espèces gagnantes, 27 connaîtraient une extension de leurs aires supérieure à 80% et 12 des espèces perdantes verraient leurs aires se restreindre de plus de 80% (Fig.III.14). Ainsi, 75% des espèces perdantes seraient ainsi classées sur la liste rouge de l'IUCN : 20% d'entre elles s'éteindraient et 20% seraient très menacées (Fig.III.14).

Par ailleurs, à l'horizon 2070-2099, 64% des espèces restreindraient leurs aires de distribution dont 90% qui se retrouveraient sur la liste rouge de l'IUCN avec 33% d'extinction et 23% de forte menace. Les gagnantes seraient de l'ordre de 36% (Fig.III.14).

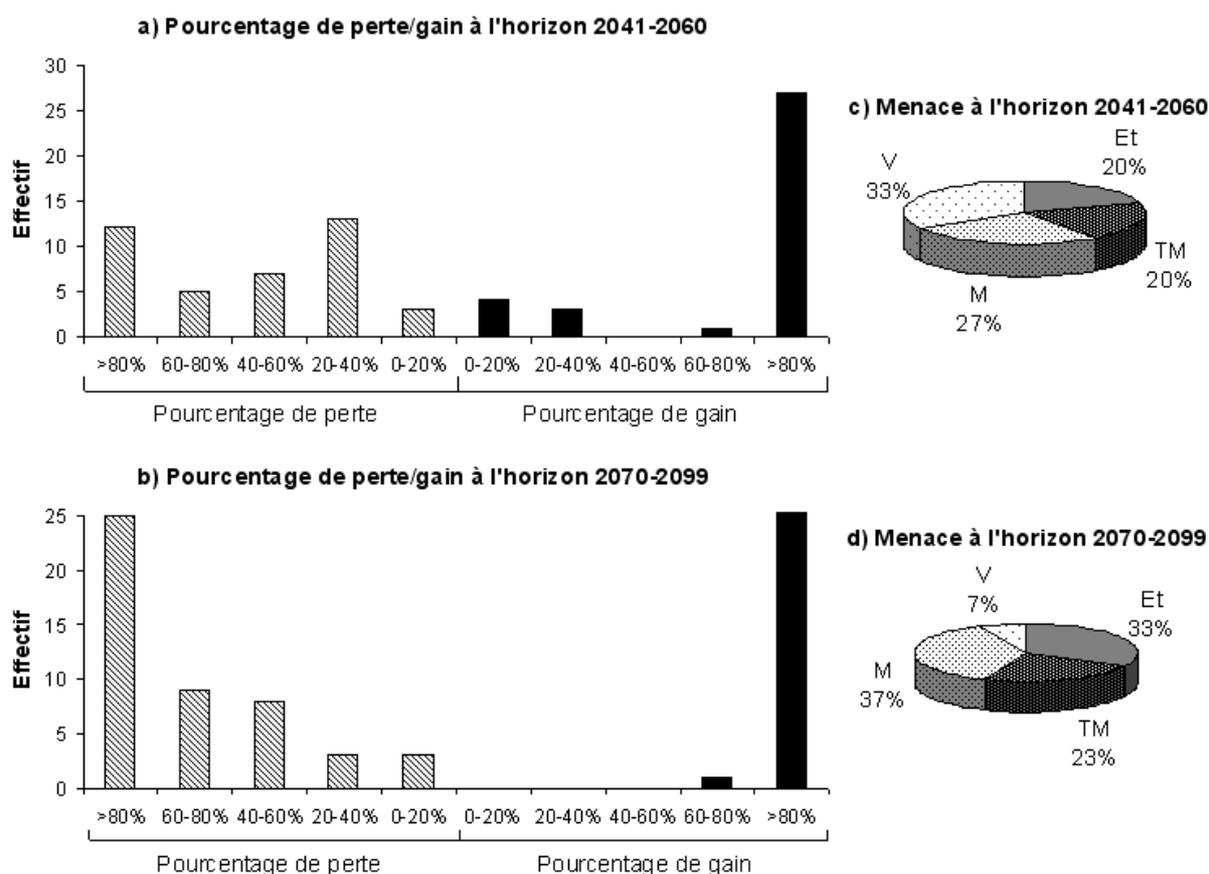


Fig.III.14 Pertes, gains et catégories de menace vis à vis des espèces endémiques à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099

Et : éteintes, TM : très menacées, M : menacées, V : vulnérables

V.4.2 Espèces perdantes

A l'horizon 2041-2060, 20% des espèces perdantes s'éteindraient totalement. Ces espèces ont une très faible prévalence (1,2% en moyenne) et se trouvent dans les zones froides de la Méditerranée.

A titre d'exemple, *Corcyrogobius liechtensteini* et *Didogobius schlieweni* qui n'occupent qu'une petite enclave au centre de l'Adriatique (Fig.III.15), *Lipophrys adriaticus* (Fig.III.16a) qui se trouve au nord de l'Adriatique et dans la mer Egée et *Buenia affinis* (Fig.III.17a) qui occupe une portion infime au nord de la mer Egée seraient appelées à disparaître car il n'existerait plus de combinaisons de température de surface assurant leur survie.

Les projections à l'horizon 2070-2099 portent le taux d'extinction à 33% : les espèces déjà éteintes à la moitié du siècle seraient rejointes par d'autres à très faible prévalence telles que *Pomatoschistus pictus* (Fig.III.16b), *Gobius fallax* (Fig.III.17b) et *Speleogobius trigloides* (Fig.III.18a) qui occupent des enclaves au nord de l'Adriatique et dans le Golfe du Lion (elles frôlaient déjà l'extinction à la moitié du siècle avec des pertes proches de 98%) mais aussi par des espèces à forte prévalence telles que *Gymnammodytes cicerelus* (Fig.III.18b) et *Gobius geniporus* (Fig.III.19a) occupant environ 58% de la Méditerranée. Ces deux dernières espèces subiraient déjà une réduction drastique de 90% de leur aire de distribution à la moitié du siècle. Leur distribution initiale couvrait le nord de la Méditerranée des côtes catalanes jusqu'à l'île grecque de Rhodes pour *Gymnammodytes cicerelus* et du Golfe du Lion à l'île de Rhodes ainsi que l'extrême nord de la Tunisie pour *Gobius geniporus*. A l'horizon 2041-2060 ces deux espèces n'occuperaient plus que de petites enclaves dans le Golfe du Lion, au nord de l'Adriatique et de la mer Egée (Fig.III.18b et 19a).

Dans la catégorie des espèces très menacées on peut citer *Lepadogaster lepadogaster* (Fig.III.19b). Cette espèce qui occupe actuellement toute l'Adriatique, la mer Egée, les côtes turques, le sud de la botte italienne ainsi qu'une portion des côtes algériennes, est projetée avec une perte de 93% de son aire à la moitié du siècle. Elle ne se retrouverait plus que dans quelques enclaves dans l'Adriatique et le nord de la mer Egée. A la fin du siècle, elle perdrait 99% de l'aire initiale et serait restreinte à l'extrême nord de l'Adriatique (Fig.III.19b).

Un autre exemple frappant de la réduction d'aire est celui de *Platichthys luscus* qui se trouve actuellement en Adriatique et en mer Egée (Fig.III.20a). Vers la moitié du siècle, la distribution de l'espèce se réduirait de 76% la classant ainsi parmi les espèces menacées de la

liste rouge IUCN. A la fin du siècle, cette réduction atteindrait jusqu'à 98% mettant ainsi *Platichthys luscus* parmi les espèces fortement menacées d'extinction.

Le réchauffement des eaux, en provoquant une réduction de l'aire de distribution de certaines espèces, entraîne aussi sa fragmentation : *Arnoglossus kessleri* (Fig.III.20b) par exemple dont la distribution actuelle est parfaitement continue dans tout le bassin méditerranéen sauf en mer d'Alboran où elle est absente, aurait une distribution très fragmentée à la moitié du siècle avec une réduction d'aire de 73% puis de 90% à la fin du siècle avec une niche écologique favorable restreinte au Golfe du Lion, au nord de l'Adriatique et au nord de la mer Egée.

Certaines espèces occupant toute la Méditerranée finiraient par disparaître du bassin oriental devenu trop chaud par rapport à leur niche. C'est le cas de *Dasyatis tortonesei* qui déserterait le bassin levantin à l'horizon 2041-2060 en perdant 31% de son aire puis connaîtrait une sévère diminution de 71% fragmentant ainsi sa distribution dans le bassin occidental (Fig.III.21a).

Au contraire, d'autres espèces trouveraient de nouvelles régions présentant des combinaisons de températures qui leur conviendraient. Elles y migreraient mais en parallèle elles disparaîtraient des zones qui ne conviendraient plus à leur niche écologique. C'est le cas par exemple de *Cyclothone pygmaea* qui est présente dans toute la Méditerranée sauf en Adriatique : vers la moitié du siècle, cette espèce disparaîtrait du bassin Levantin et étendrait son aire en migrant dans toute l'Adriatique où sa probabilité de présence serait maximale. A la fin du siècle, son aire de distribution se fragmenterait et se réduirait de 39% (Fig.III.21b).

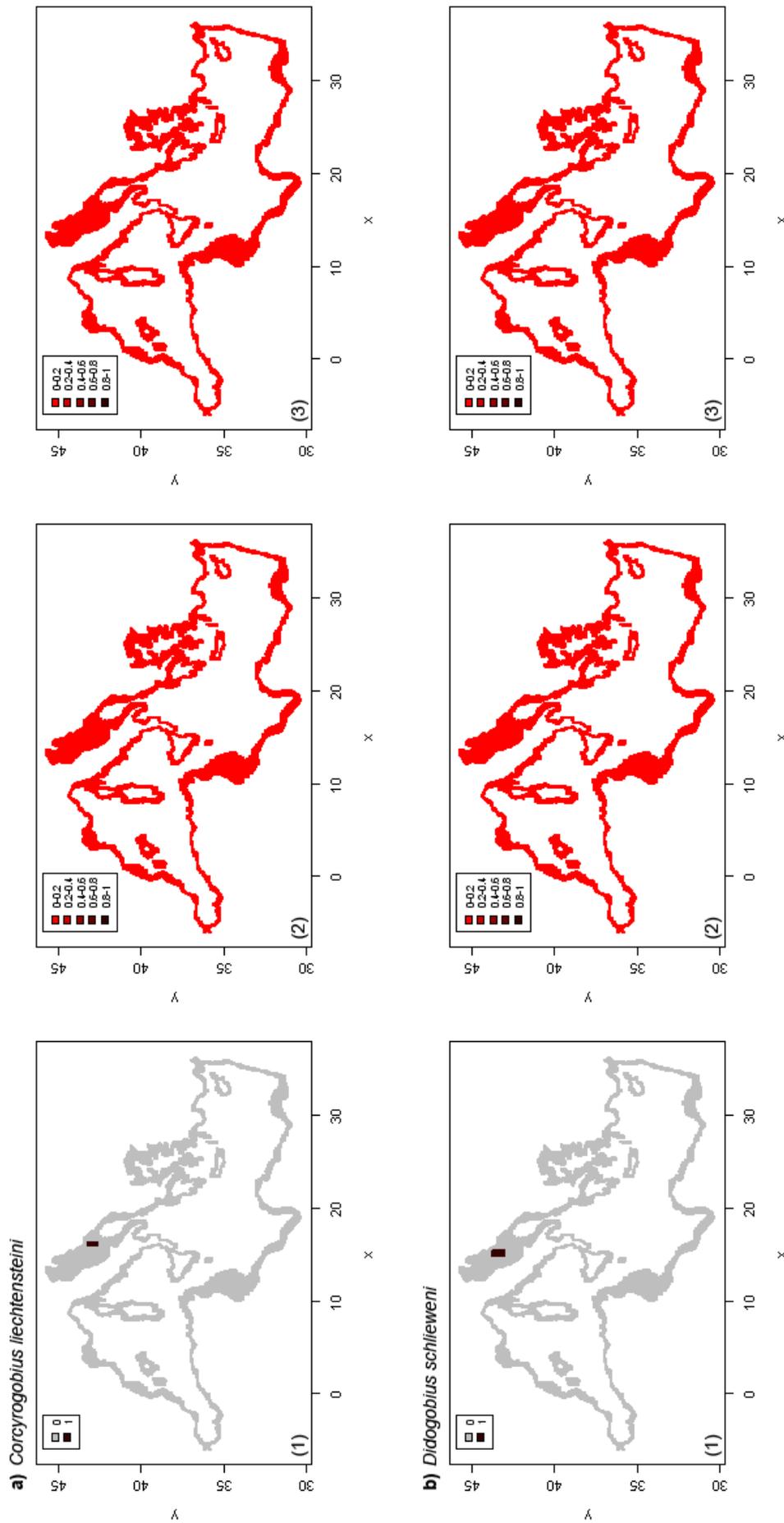


Fig.III.15 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Corcyrogobius liechtensteini* (a) et de *Didogobius schlieveni* (b) (en terme de probabilité de présence)

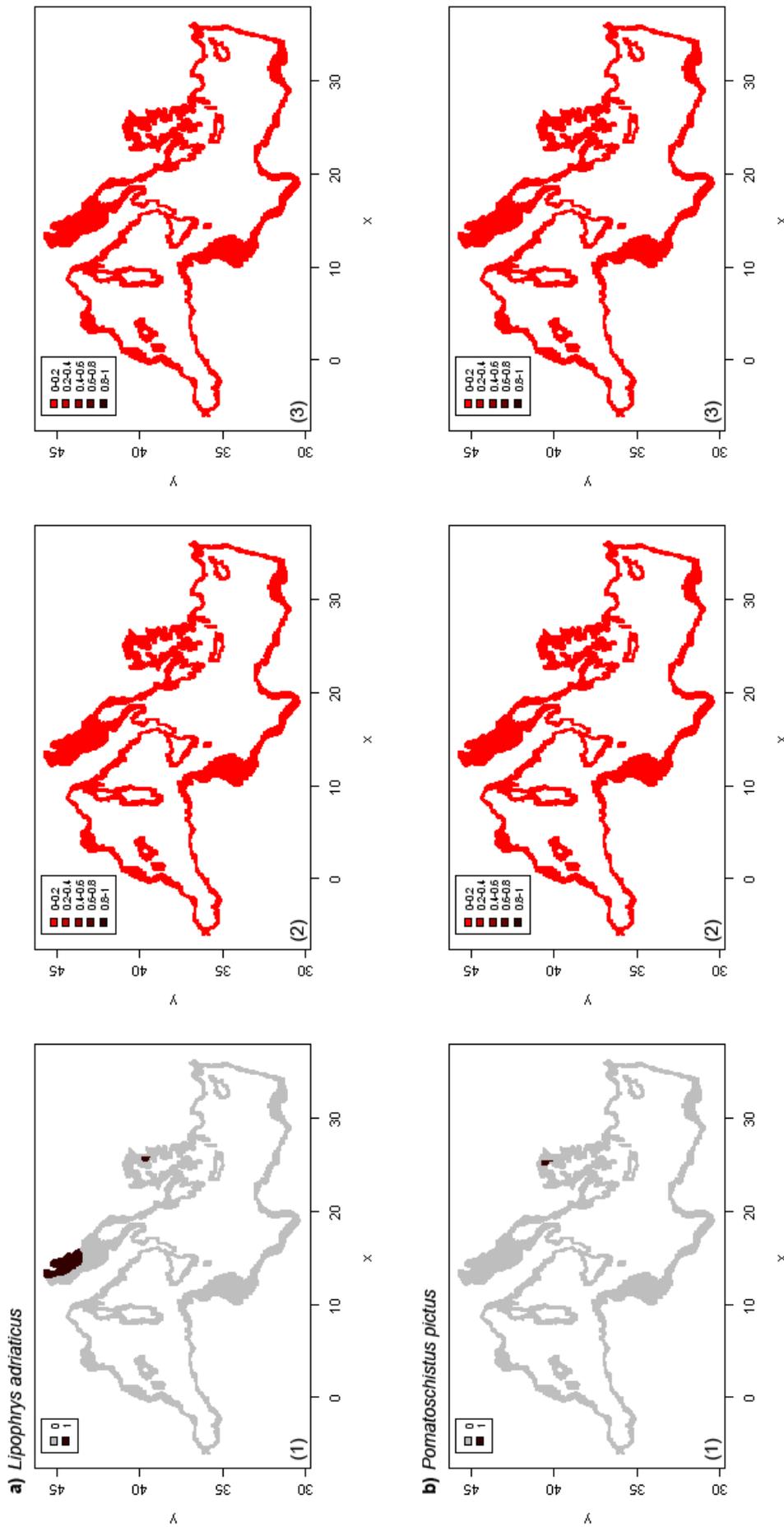


Fig.III.16 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Lipophrys adriaticus* (a) et de *Pomatoschistus pictus* (b) (en terme de probabilité de présence)

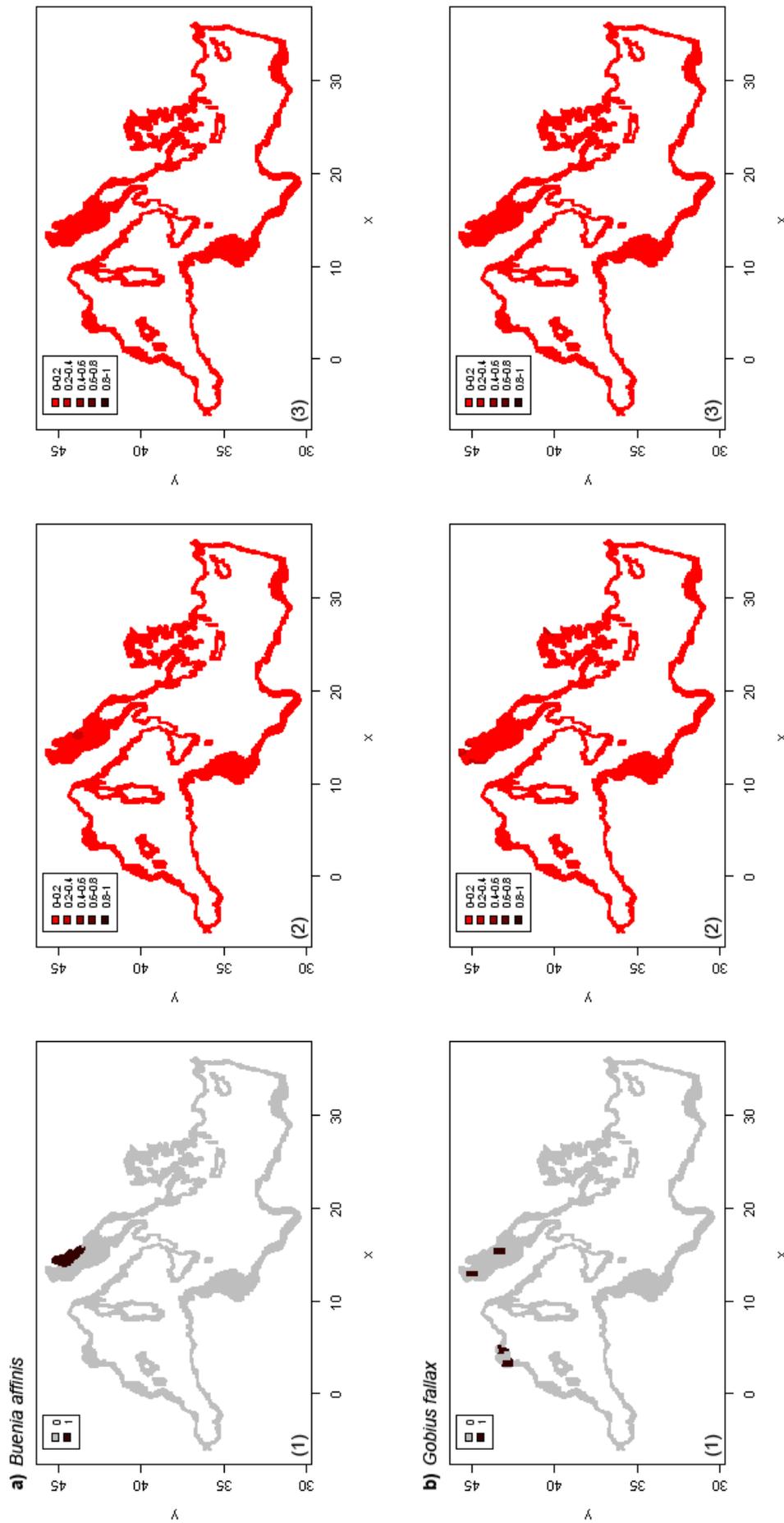


Fig.III.17 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Buenia affinis* (a) et de *Gobius fallax* (b) (en terme de probabilité de présence)

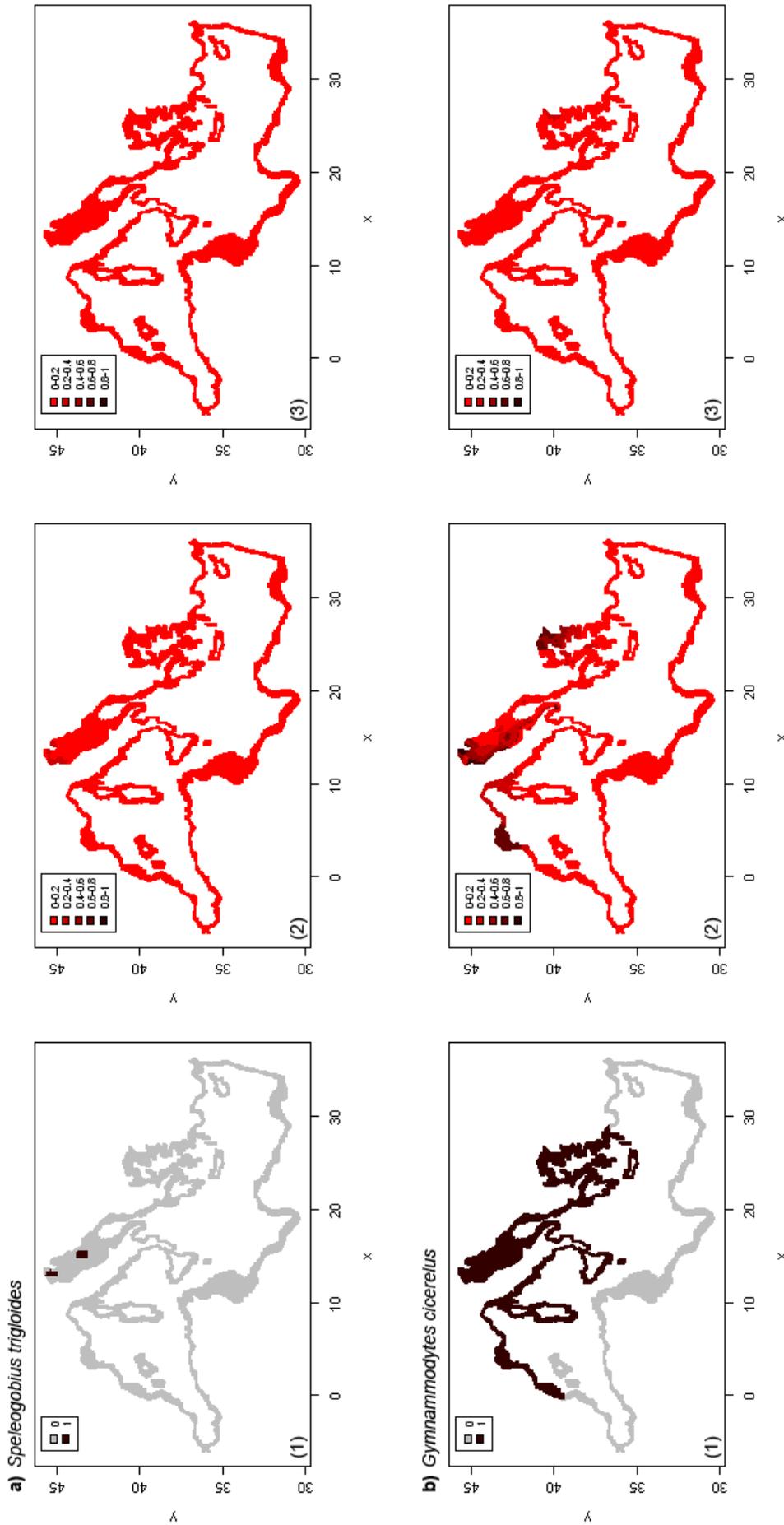


Fig.III.18 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Speleogobius trigloides* (a) et de *Gymnammodytes cicereus* (b) (en terme de probabilité de présence)

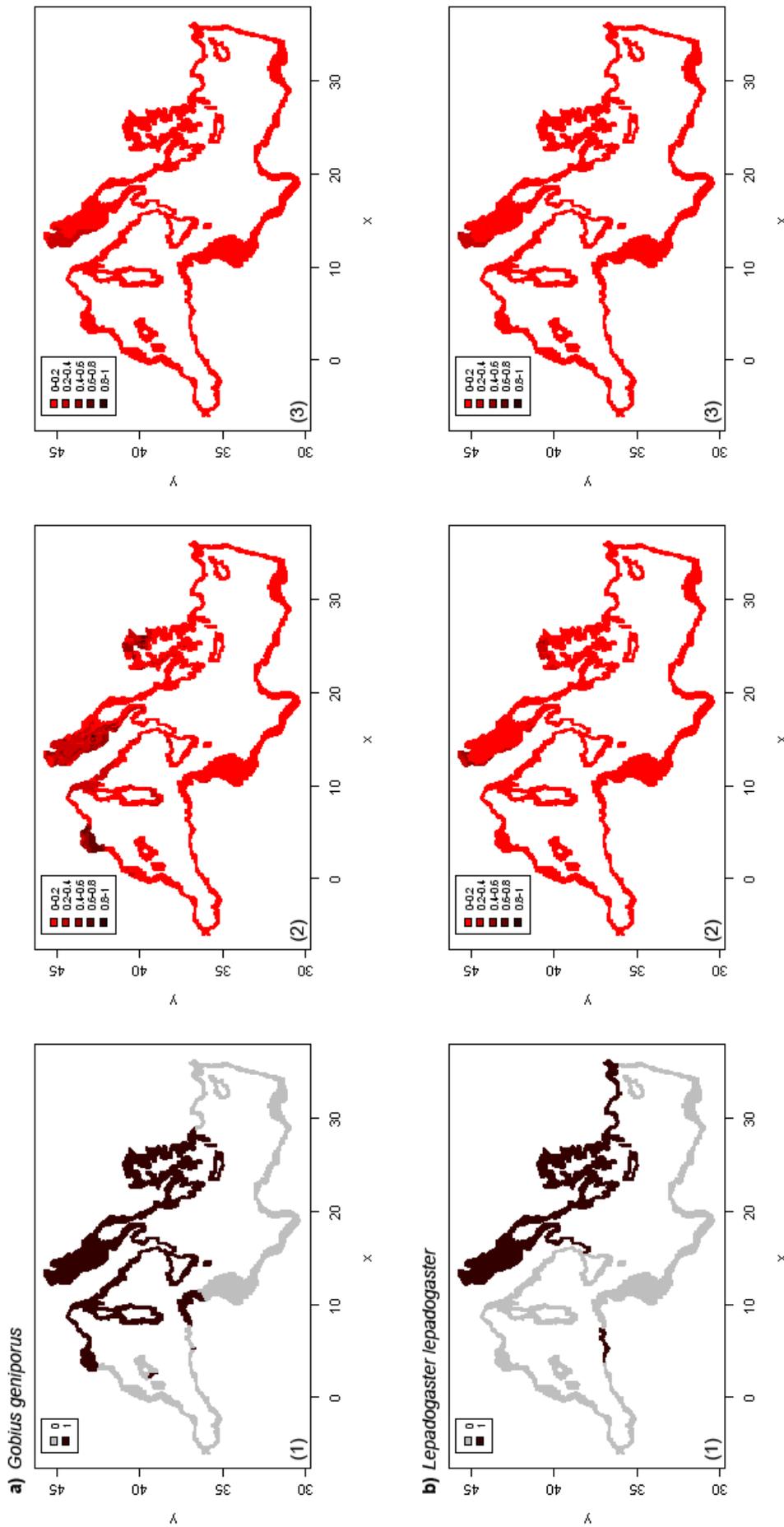


Fig.III.19 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Gobioides geniporus* (a) et de *Lepadogaster lepadogaster* (b) (en terme de probabilité de présence)

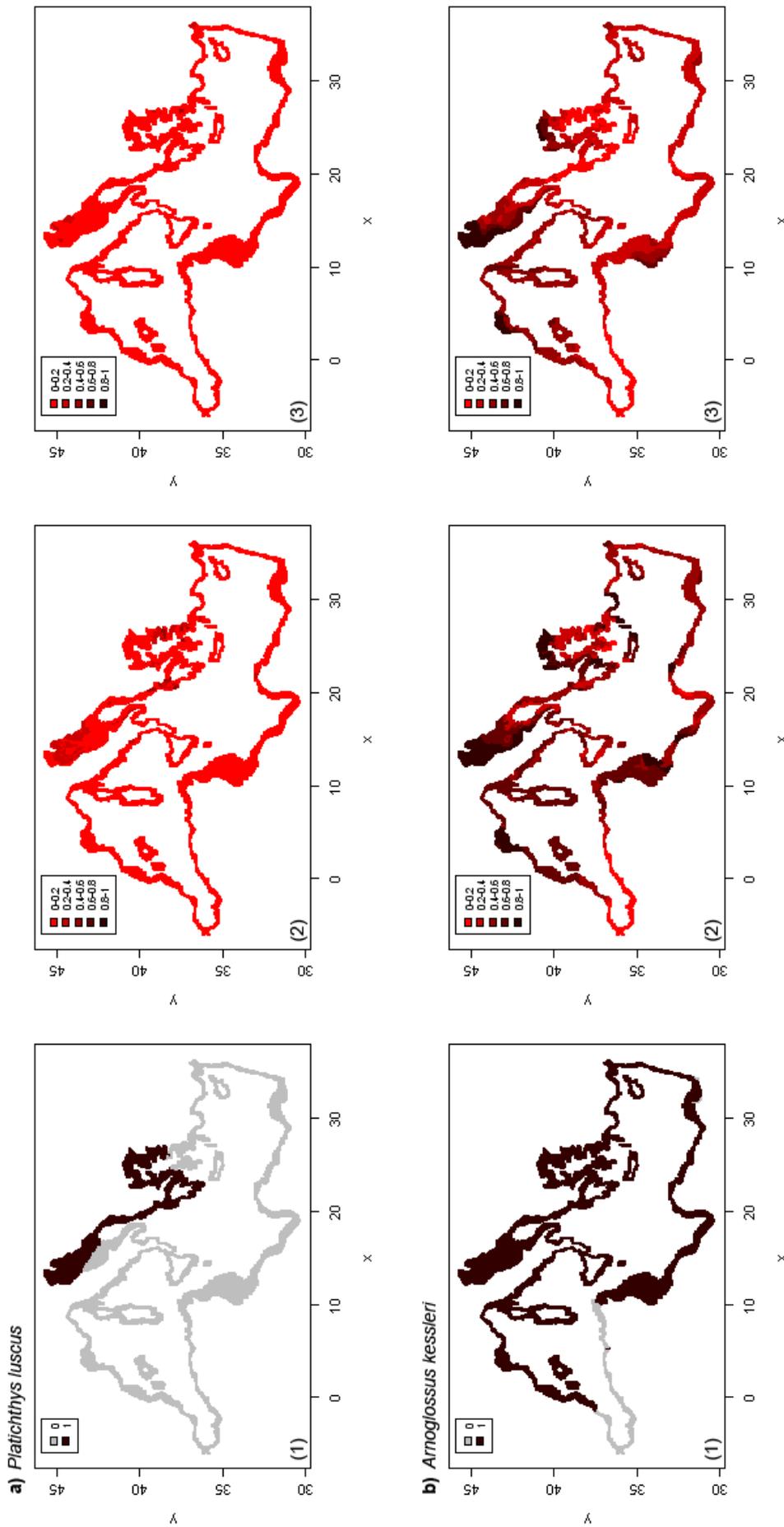


Fig.III.20 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Platicthys luscus* (a) et de *Arnoglossus kessleri* (b) (en terme de probabilité de présence)

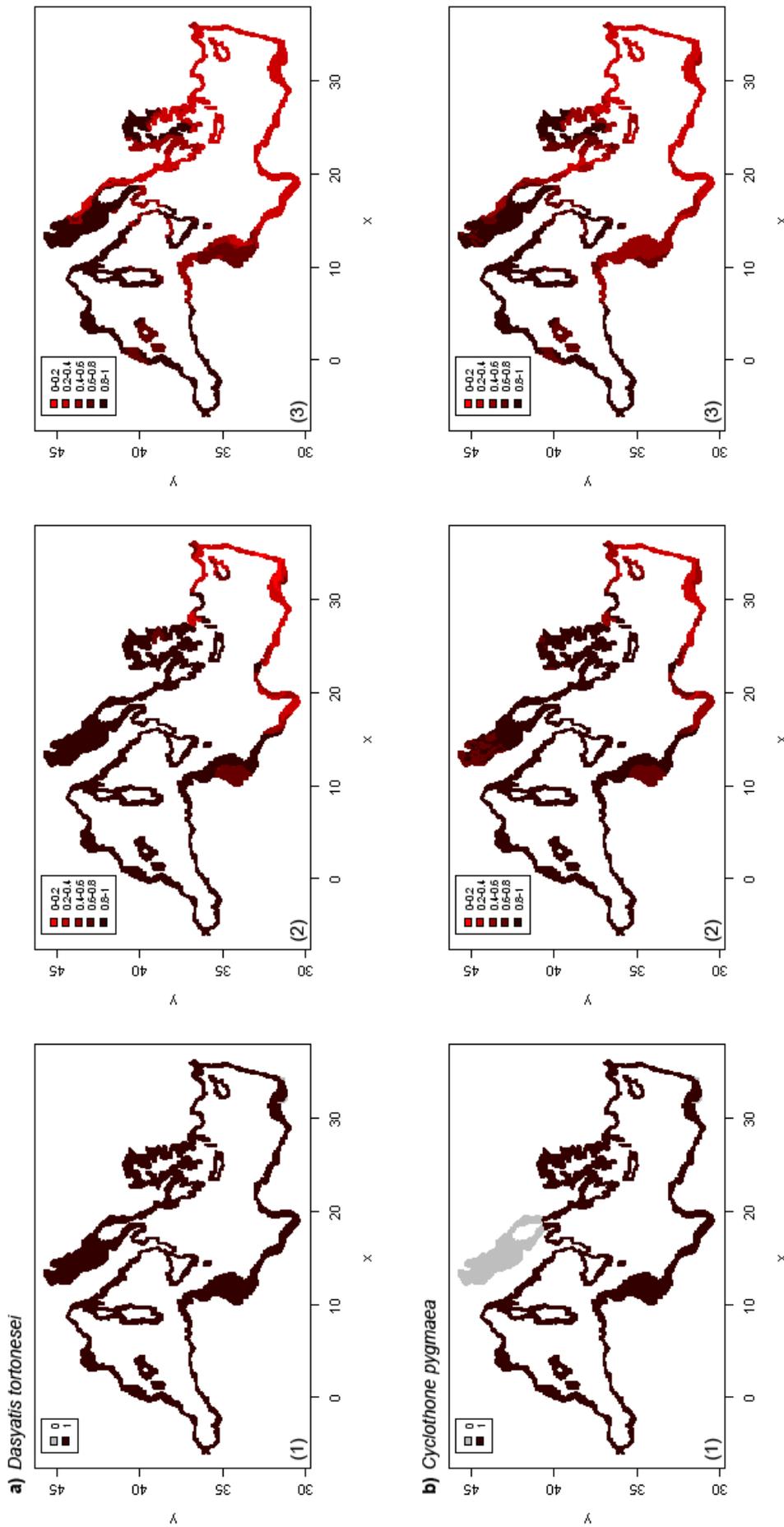


Fig.III.21 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Dasyatis tortonesei* (a) et de *Cyclothone pygmaea* (b) (en terme de probabilité de présence)

V.4.3 Espèces gagnantes

A l'horizon 2041-2060, 47% des espèces considérées étendraient leur aire de distribution, 77% d'entre elles connaîtraient une extension d'aire supérieure à 80%. On peut donner l'exemple de *Solea aegyptiaca* qui occupe actuellement les rives sud et est de la Méditerranée, de la Tunisie à la Turquie, ainsi que l'Adriatique et le Golfe du Lion. A la moitié du siècle, elle pourrait se trouver en mer Egée, en mer Tyrrhénienne et le long des côtes catalanes : son aire de distribution simulée augmenterait donc de 88%. A la fin du siècle, elle couvrirait tout le bassin méditerranéen, excepté l'extrême ouest de la mer d'Alboran et une enclave au nord de la mer Egée, ce qui correspondrait à une extension d'aire de 123% (Fig.III.22a).

De même, *Paralepis coregonoides*, qui couvre actuellement les côtes libyennes et le bassin occidental (excepté la mer d'Alboran et l'Adriatique) pourrait s'étendre à presque toute la Méditerranée sauf une portion de côte entre la Tunisie et la Libye lui faisant ainsi gagner 115% de son aire de distribution (Fig.III.22b).

Certaines espèces à faible prévalence - ne dépassant pas les 2% - pourraient aussi connaître une forte extension. *Panturichthys fowleri* en est un exemple. Alors qu'elle n'occupe actuellement qu'une portion à la limite est de l'Egypte et une enclave au sud ouest de la mer Egée, sa projection couvre presque tout le bassin oriental, une partie de l'Adriatique, de la Sardaigne, de la Tunisie et des côtes catalanes d'ici la fin du siècle (Fig.III.23a).

Un autre exemple est celui de *Didogobius splechnai*. Cette espèce ne se trouve actuellement qu'au niveau des Baléares, mais elle pourrait occuper d'ici la moitié du XXI^{ème} siècle (sous l'hypothèse de migration) le nord de la mer Egée, de l'Adriatique et quelques zones fragmentaires. A la fin du siècle, elle se retrouverait le plus probablement au nord de l'Adriatique et dans le Golfe du Lion (Fig.III.23b).

Enfin certaines espèces qui gagneraient du terrain à l'horizon 2041-2060 finiraient par en perdre à la fin du siècle. C'est le cas de *Lipophrys nigriceps* dont l'aire de distribution couvre actuellement le Golfe du Lion, la mer Egée, la Sardaigne, la côte est de l'Adriatique et Malte. A la moitié du siècle, la distribution pourrait être plus continue entre les zones de présence actuelle et pourrait s'étendre à la Sicile ainsi qu'à quelques portions du plateau continental espagnol et tunisien, soit un gain de 73%. En revanche, à l'horizon 2070-2099, les zones gagnées ne correspondraient plus aux exigences de l'espèce dont l'aire de distribution se rapprocherait de l'aire initiale avec une perte en mer Egée et en Adriatique soit 20% au total (Fig.III.24a).

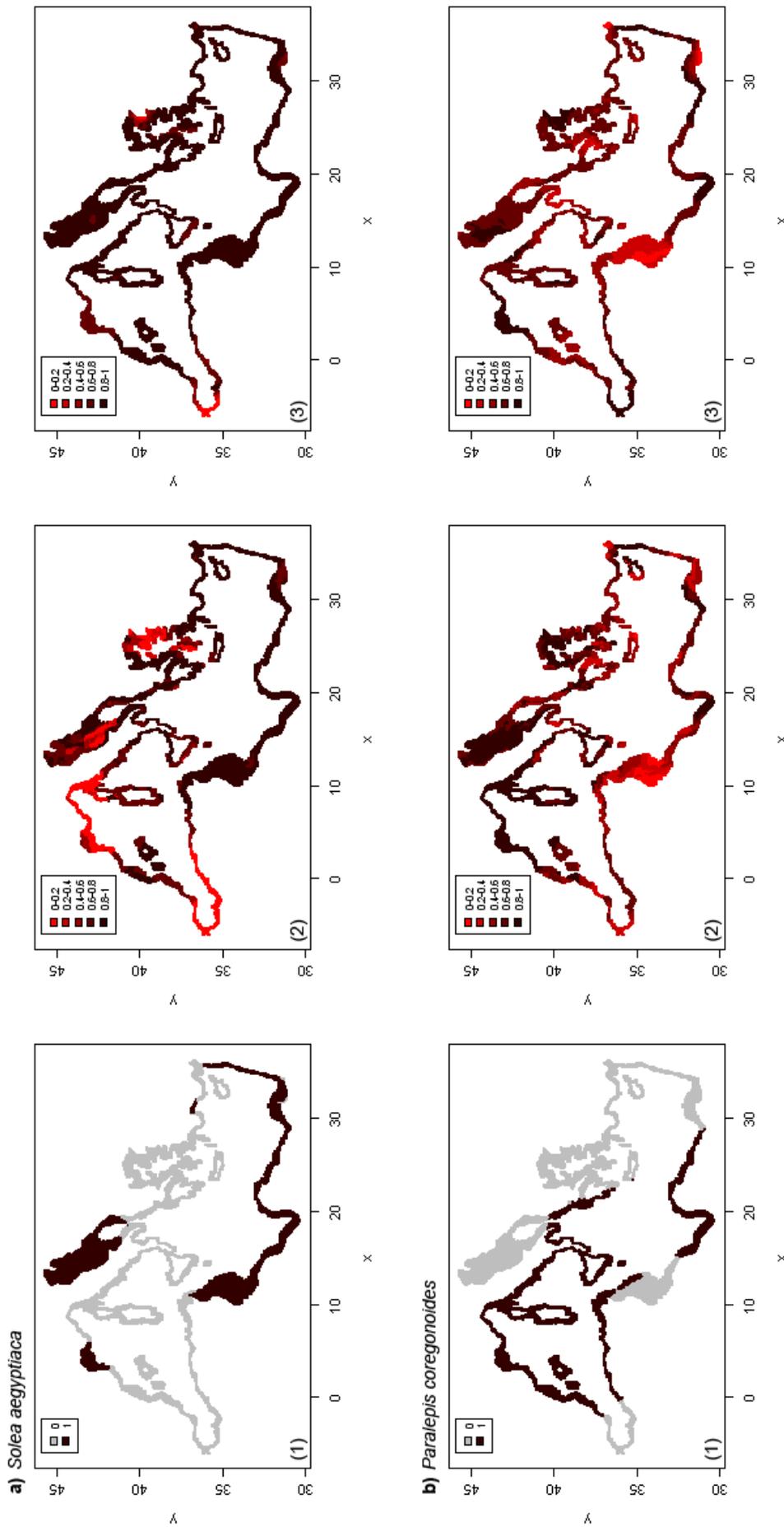


Fig.III.22 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Solea aegyptiaca* (a) et de *Paralepis coregonoides* (b) (en terme de probabilité de présence)

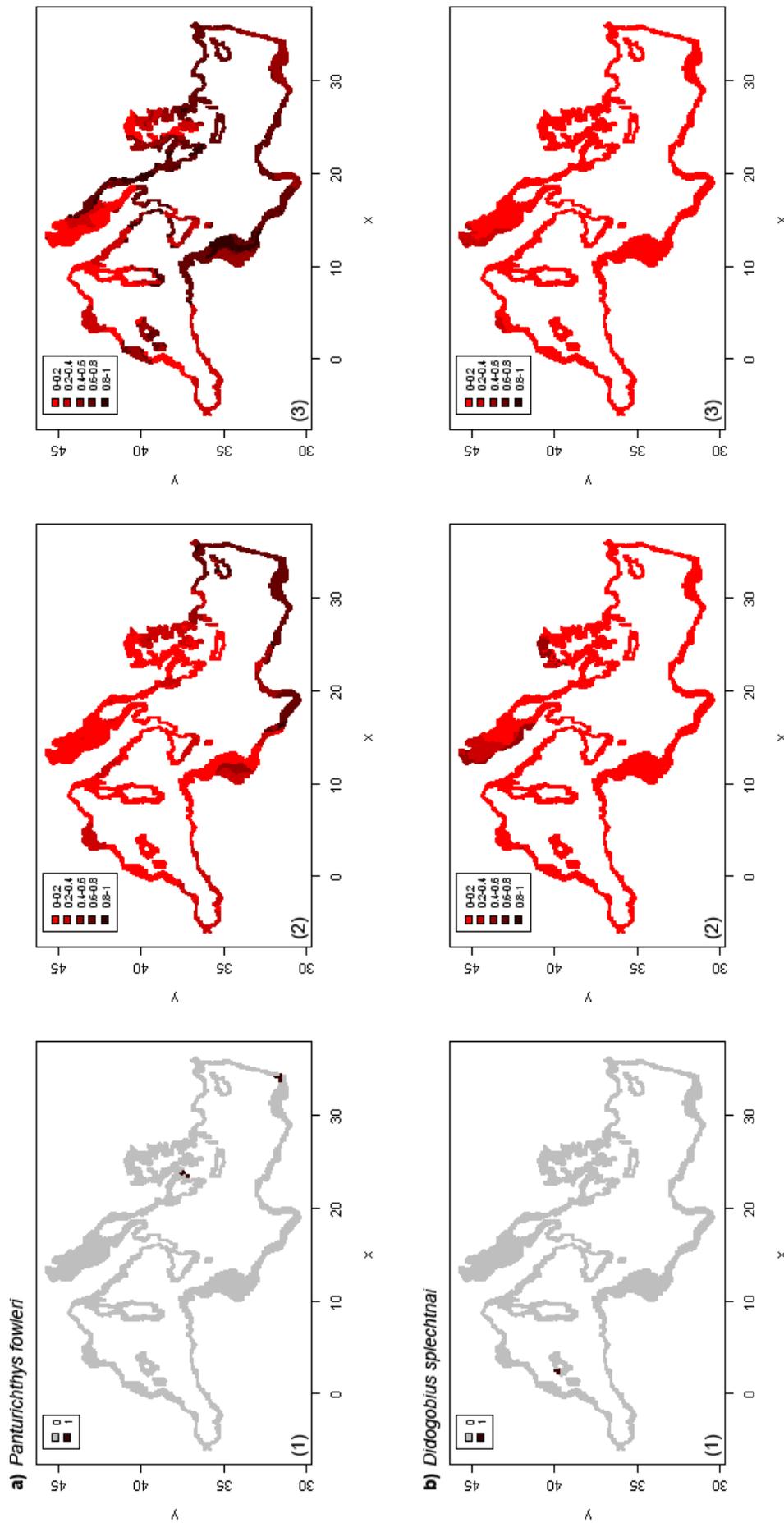


Fig.III.23 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Panturichthys fowleri* (a) et de *Didogobius splechnai* (b) (en terme de probabilité de présence)

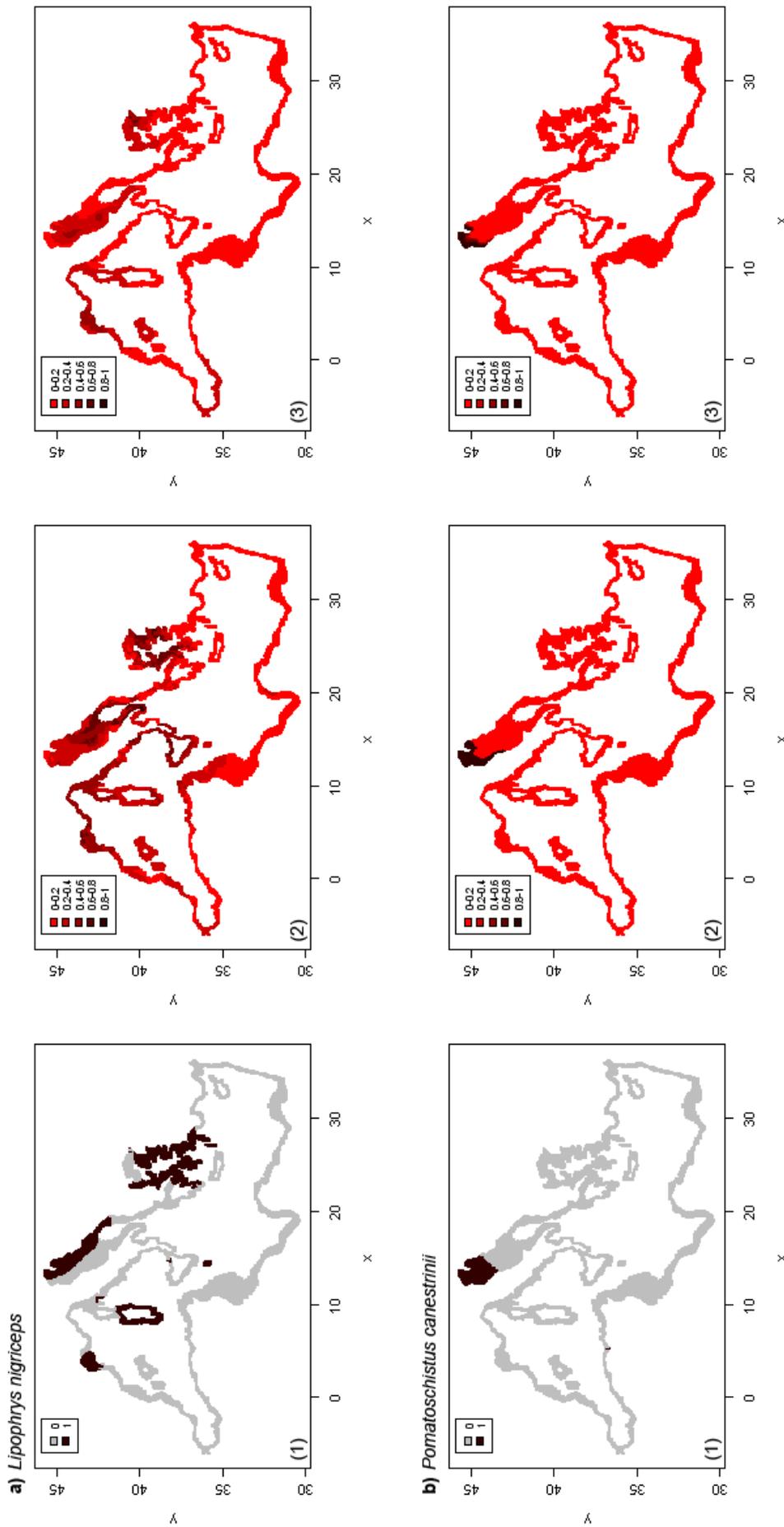


Fig.III.24 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Lipophrys nigriceps* (a) et de *Pomatoschistus canestrinii* (b) (en terme de probabilité de présence)

V.4.4 Espèces à faible prévalence

Une des particularités de notre base de données est de contenir un grand nombre d'espèces à faible prévalence. Les projections divisent les espèces en deux grands groupes, les gagnantes et les perdantes. On peut alors se poser la question suivante : comment réagiraient les espèces à faible prévalence se trouvant actuellement dans les zones froides de la Méditerranée et celles se trouvant dans des zones plus chaudes ? Les premières verraient-elles leur aire de distribution diminuer voire disparaître et les secondes gagneraient-elles du terrain suite au réchauffement des eaux ?

Nous avons vu précédemment que des espèces telles que *Corcyrogobius liechtensteini*, *Didogobius schlieweni*, *Lipophrys adriaticus* et *Buenia affinis* qui occupent des enclaves en Adriatique et en mer Egée auraient une infime probabilité de survivre vers la moitié du siècle. A ces exemples on peut ajouter celui de *Pomatoschistus canestrinii*, une espèce cantonnée au nord de l'Adriatique qui pourrait très probablement y rester vers la moitié et la fin du siècle mais en se limitant de plus en plus à l'extrême nord (Fig.III.24b). *Gobius ater* quant à elle, se trouvant actuellement aux Baléares, a une probabilité non négligeable de s'étendre au nord et à l'ouest de l'Adriatique ainsi qu'au nord de la mer Egée et ce à l'horizon 2041-2060. A la fin du siècle, cette espèce se cantonnerait seulement à une enclave en Adriatique et dans le Golfe du Lion (Fig.III.25a).

Toutes ces espèces peuvent être considérées comme des espèces à affinité « eaux froides » et réagiraient au réchauffement climatique soit en s'éteignant soit en migrant vers des zones plus froides que celles où elles sont actuellement localisées.

En revanche des espèces que l'on pourrait considérer comme thermophiles auraient plus de probabilité de s'étendre en Méditerranée. C'est le cas par exemple de *Panturichthys fowleri* qui occuperait la quasi-totalité du bassin oriental ainsi que certaines zones de l'Adriatique et du bassin occidental (Fig.III.25b) ; c'est aussi le cas de *Didogobius bentuvii* qui, à partir d'une petite enclave dans le Levant, pourrait occuper la façade sud du bassin Levantin dans un premier temps puis une grande portion de la rive sud de la Méditerranée jusqu'au Golfe de Gabès (Fig.III.26a).

Un autre exemple est celui de *Sphyaena viridensis* se trouvant actuellement sur la façade sud-est du bassin levantin et qui aurait une grande probabilité, vers la moitié du siècle, d'occuper presque tout le Levant et même de s'étendre aux côtes sud de la Tunisie. A l'horizon 2070-2099, sa probabilité de présence se ferait moins intense dans ces zones ;

cependant elle pourrait occuper la mer Egée, la façade est de l'Adriatique, le sud de l'Italie et de la Sardaigne, la côte catalane, les Baléares et le nord de la Tunisie jusqu'à l'Algérie (Fig.III.26b).

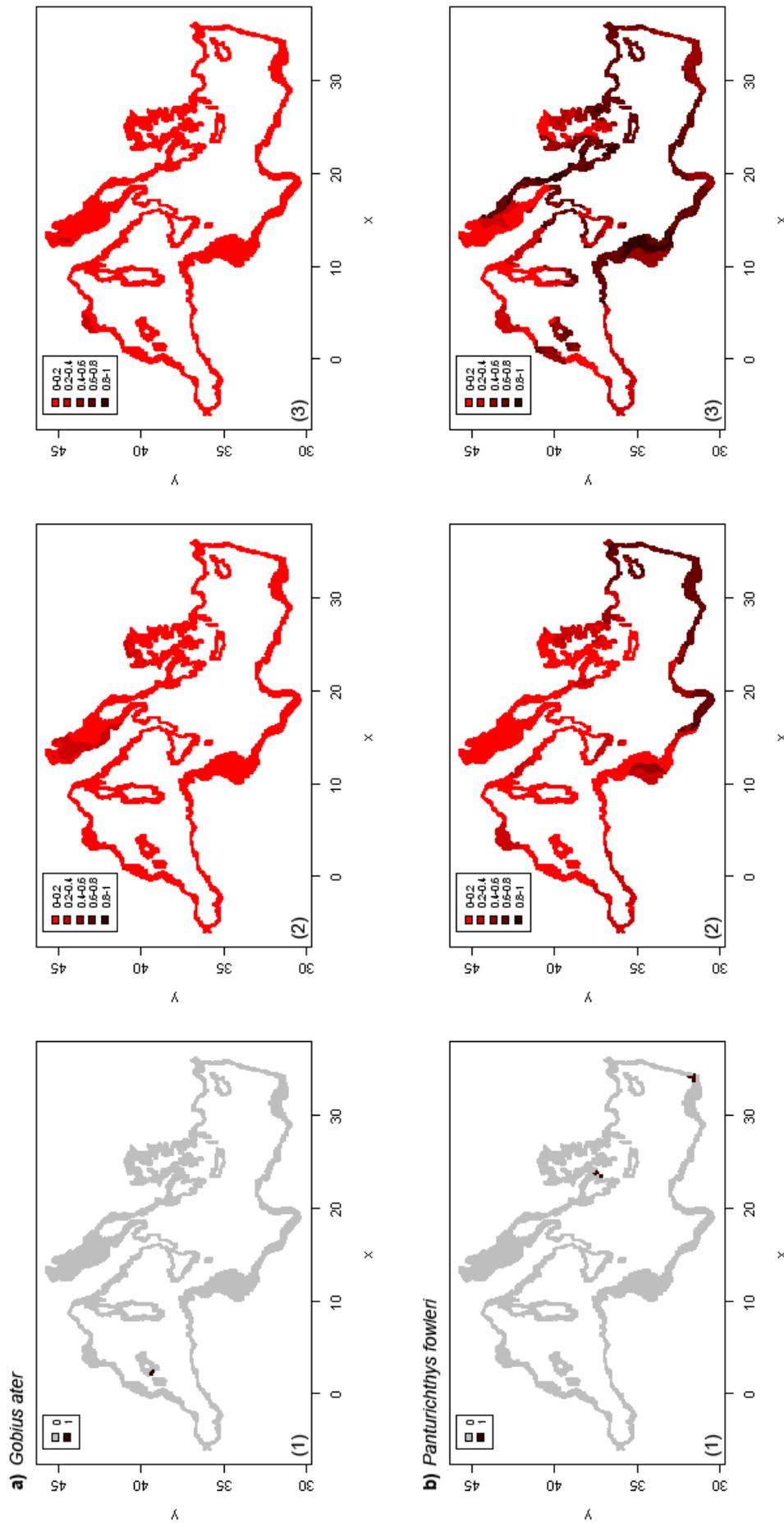


Fig.III.25 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Gobius ater* (a) et de *Panturichthys fowleri* (b) (en terme de probabilité de présence)

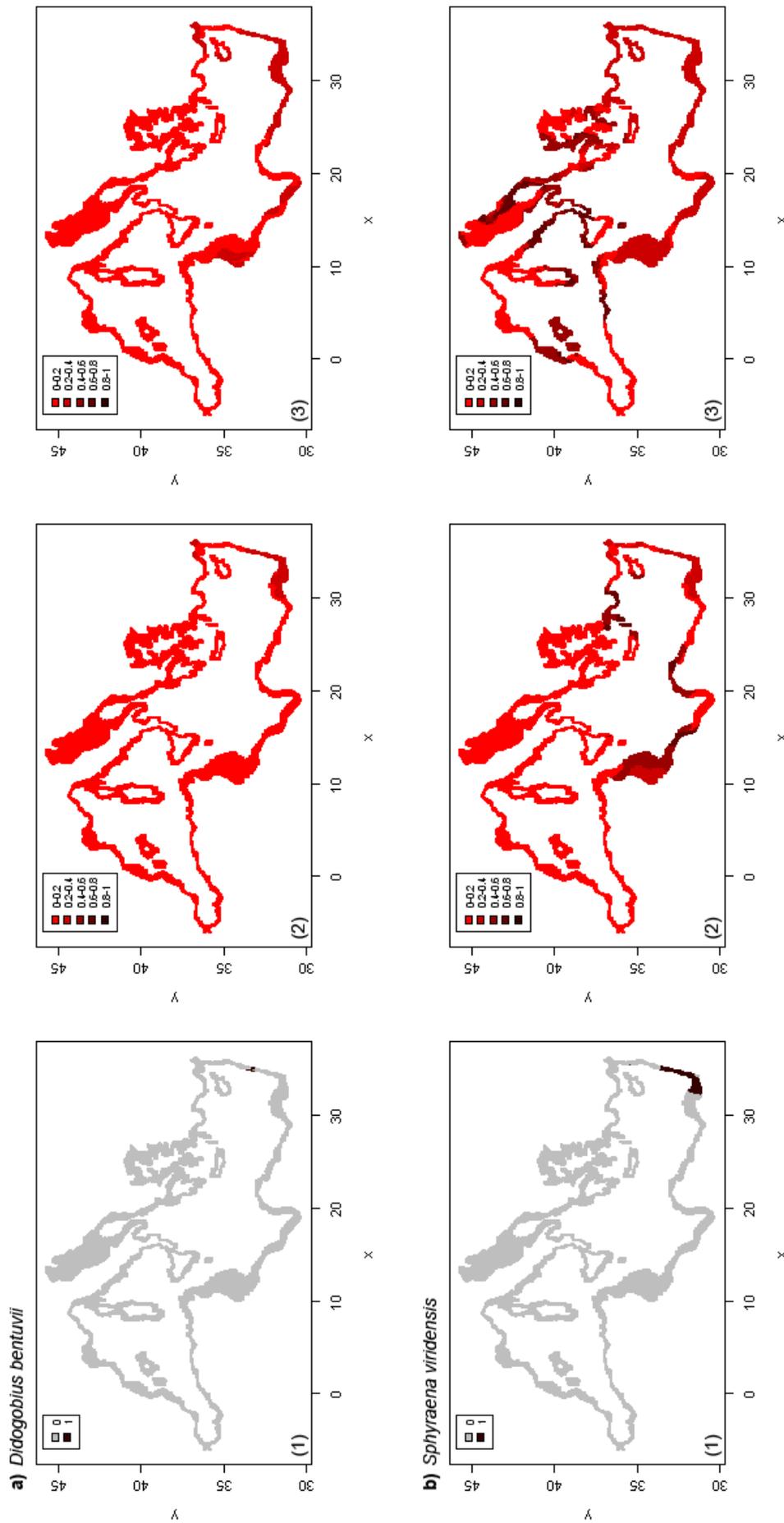


Fig.III.26 Distribution actuelle (1), à l'horizon 2041-2060 (2) et à l'horizon 2070-2099 (3) de *Didogobius bentuvii* (a) et de *Sphyaena viridensis* (b) (en terme de probabilité de présence)

V.4.5 Richesse spécifique totale et remplacement d'espèces

La richesse spécifique endémique actuelle en Méditerranée exhibe une tendance très nette car il existe des gradients ouest-est et nord-sud : le bassin occidental est en effet plus riche que le bassin oriental et la rive nord est plus riche que la rive sud. La façade est de l'Adriatique est incontestablement la zone la plus riche en espèces endémiques, la richesse spécifique (en terme de nombre d'espèces utilisées dans cette partie de l'étude) y est de 42 espèces par pixel (Fig.III.27).

La carte de richesse spécifique projetée à l'horizon 2041-2060 révèle un bouleversement de la distribution actuelle : le nord de l'Adriatique et de la mer Egée ainsi que le Golfe du Lion s'enrichiraient. Dans ces régions, la température de l'eau n'augmenterait pas voire baisserait pour le nord de l'Adriatique. La richesse spécifique de l'extrême nord de cette dernière atteindrait le maximum de 48 espèces par pixel. La rive sud du bassin occidental connaîtrait aussi une augmentation de température et de richesse spécifique : au large du Golfe de Gabès la richesse spécifique qui était de 14 espèces par pixel passerait à 28 (Fig.III.27).

A l'horizon 2070-2099 les zones les plus riches ne se retrouveraient que sur la rive nord. L'Adriatique, la mer Egée et le Golfe du Lion qui se seraient enrichis vers la moitié du siècle, s'appauvriraient. L'extrême nord de l'Adriatique et une minuscule enclave dans le Golfe du Lion, demeurant les plus riches et les plus froides (moyenne de 18,4°C), n'abriteraient plus que 37 espèces endémiques par pixel (Fig.III.27).

En examinant l'évolution de la richesse spécifique tout au long du siècle, on remarque que dans un premier temps, vers la moitié du siècle, certaines zones s'enrichiraient et ce, suite à la migration des espèces d'eau froide vers le nord et à l'extension des aires de distribution des espèces thermophiles. Dans un second temps, à la fin du siècle, les conditions de températures sont telles que même les espèces thermophiles migreraient et que les espèces d'eau froide s'éteindraient. L'Adriatique qui aurait servi de refuge pour les espèces d'eau froide à l'horizon 2041-2060 agirait comme une trappe à l'horizon 2070-2099.

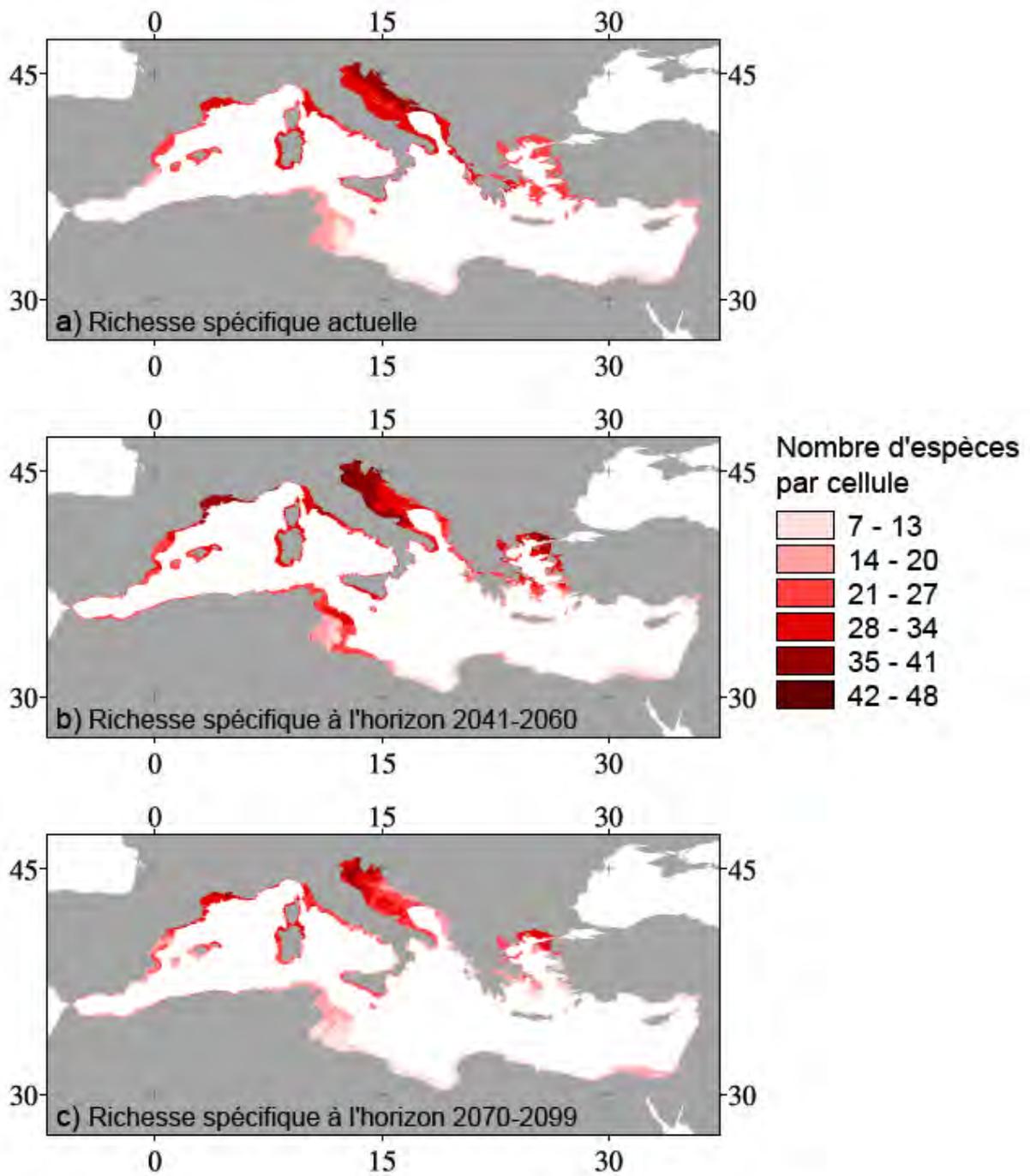


Fig.III.27 Richesse spécifique endémique au début des années 80 (a), à l'horizon 2041-2060 (b) et à l'horizon 2070-2099 (c)

Les zones qui connaîtraient les pertes d'espèces les plus sévères vers la moitié du siècle seraient l'Adriatique (est et sud), la façade grecque de la mer Tyrrhénienne, le sud de la mer Egée et le nord du Levant mais en parallèle, ces régions gagneraient presque autant d'espèces qu'elles en auraient perdu (Fig.III.28).

Les pertes les plus faibles concerneraient le bassin occidental (en excluant l'Adriatique) et toute la rive sud, les gains seraient presque aussi importants que les pertes voire même plus pour les côtes catalanes et le Golfe de Gabès (Fig.III.28).

A la fin du siècle, les pertes les plus sévères surviendraient sur la façade est de l'Adriatique et des côtes grecques de la mer Tyrrhénienne et elle ne seraient pas remplacées par des gains équivalents (Fig.III.28).

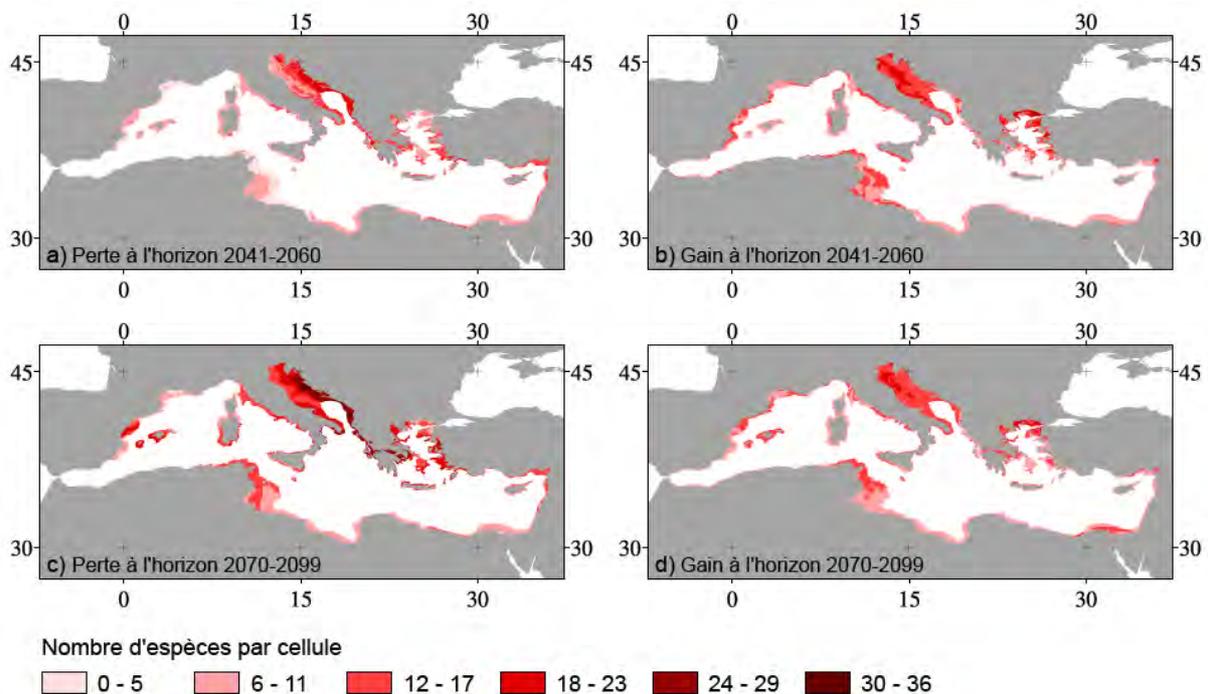


Fig.III.28 Pertes et gains d'espèces à l'horizon 2041-2060 et à l'horizon 2070-2099

Les cartes de « turnover » montrent la rotation des espèces, c'est à dire le remplacement des unes par les autres. Vers la moitié du siècle, le Levant et la rive sud du bassin oriental ainsi que le Golfe de Gabès connaîtraient un taux de turnover atteignant les 100%, ce qui signifie que toutes les espèces de ces zones auraient disparu soit en s'éteignant soit en migrant et qu'elles auraient été toutes remplacées par de nouvelles espèces. La mer Egée, l'Adriatique ainsi que quelques zones du nord de la Tunisie et des côtes catalanes connaîtraient aussi un important « turnover » dont le taux atteindrait les 80% (Fig.III.29).

Le fort taux de « turnover » dans le Levant et sur la rive sud de la Méditerranée est dû à la faible richesse spécifique de ces régions où elle ne dépasse pas 14 espèces par cellule. En effet, à pertes et gains égaux, le « turnover » est plus élevé pour les zones à faible richesse spécifique.

A la fin du siècle, le quart de la Méditerranée connaîtrait un changement quasi-total de l'assemblage de poissons endémiques : le Levant, la rive sud de la Méditerranée (excepté celle de la mer d'Alboran), une grande partie de la mer Egée, de l'Adriatique et des côtes catalanes connaîtraient un « turnover » entre 80 et 100%. A cette époque, le réchauffement des eaux serait tel qu'aucune zone de la Méditerranée ne garderait un assemblage identique à celui des années 80 (Fig.III.29).

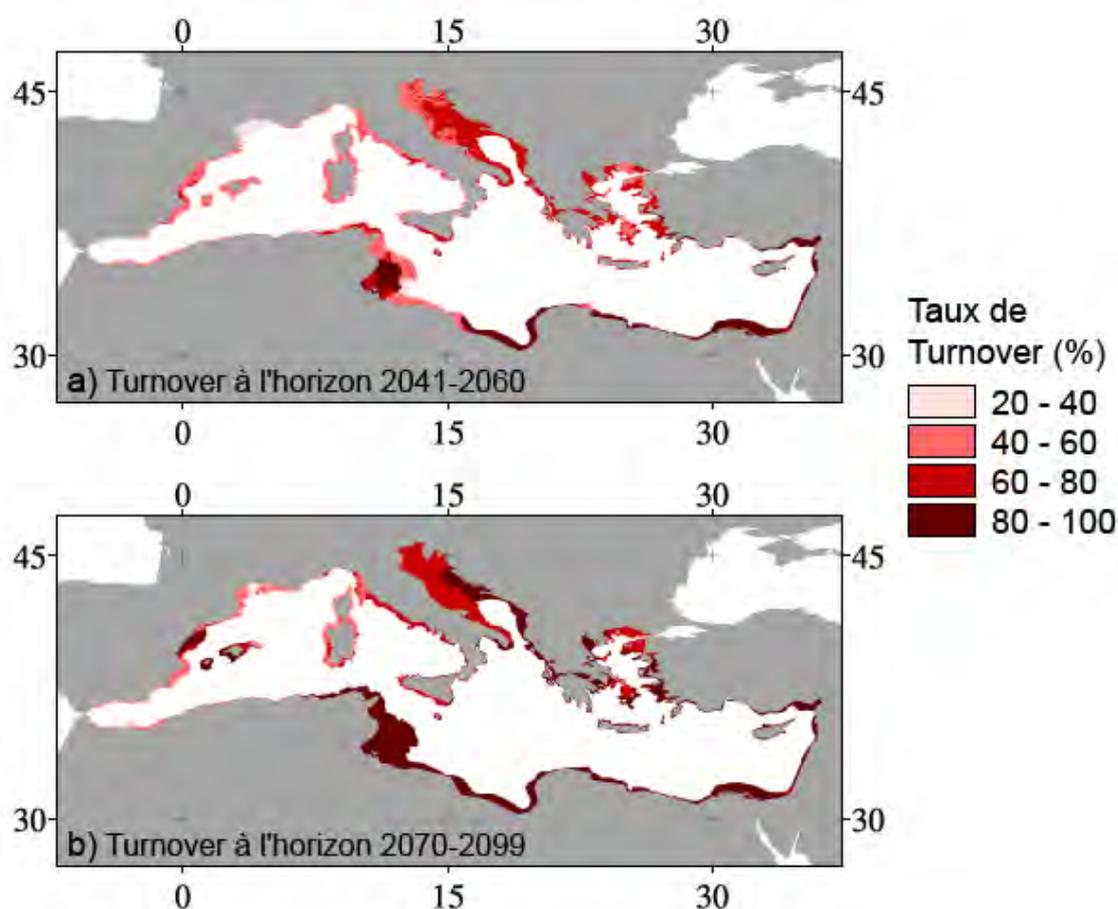


Fig.III.29 Taux de « Turnover » à l'horizon 2041-2060 (a) et à l'horizon 2070-2099 (b)

VI. Discussion

Cette étude a deux buts majeurs : d'une part, examiner si les modèles d'enveloppes climatiques sont capables de prédire correctement les aires de distribution de l'ichtyofaune endémique méditerranéenne et, d'autre part, analyser leurs projections aux horizons 2041-2060 et 2070-2099 en fonction d'un scénario lié à l'augmentation de la température de l'eau.

VI.1 Qualité des prédictions

Nous avons montré que nous pouvons prédire de manière robuste les aires de distribution actuelles des poissons endémiques méditerranéens avec les modèles d'enveloppes climatiques basés sur la température de l'eau. En effet, tous les modèles utilisés (GLM, GAM, GBM, STA, RF et MDA) prédisent correctement les enveloppes climatiques excepté le SRE. Contre intuitivement, ces modèles se sont avérés aussi performants avec les fortes prévalences qu'avec les faibles ainsi qu'avec les distributions fortement fragmentées. Dans tous les cas, ils arrivent à capturer correctement les combinaisons de températures décrivant au mieux les enveloppes climatiques. La robustesse des prédictions effectuées est due à la très forte structuration du gradient de température en Méditerranée et de celle des aires de distribution des espèces. De plus, nous n'avons pas pu établir le constat de la supériorité d'un modèle par rapport aux autres puisqu'ils sont tous pratiquement équivalents dans leurs capacités prédictives, d'où le recours à une méthode de consensus pour effectuer les projections des espèces en fonction du réchauffement climatique.

VI.2 Vulnérabilité des espèces endémiques face au réchauffement global

Les projections à l'horizon 2041-2060 montrent que les $\frac{3}{4}$ des espèces perdantes seraient classées sur la liste rouge de l'IUCN, 20% d'entre elles connaîtraient l'extinction et 20% seraient très menacées, c'est à dire qu'elles perdraient plus de 80% de leur distribution initiale. A l'horizon 2070-2099, 90% des espèces perdantes se retrouveraient sur la liste rouge de l'IUCN avec 33% de risque d'extinction et 23% de forte menace. Vers la moitié du siècle,

toutes les espèces qui s'éteindraient seraient de faible prévalence et initialement rencontrées en eau froide. A la fin du siècle elles seraient rejointes par des espèces à forte prévalence.

Pour les espèces perdantes, il existe 4 évolutions possibles (sous l'hypothèse de migration) : une grande probabilité d'extinction d'emblée (e.g. *Corcyrogobius liechtensteini* et *Didogobius schlieweni*), une grande probabilité d'extinction à la fin du siècle précédée par une réduction d'aire de distribution à la moitié du siècle (e.g. *Gymnammodytes cicereus*), une forte fragmentation de la distribution (e.g. *Arnoglossus kessleri*) ou un déplacement vers les zones froides accompagné d'une réduction d'aire de distribution (e.g. *Cyclothone pygmaea*).

Quant aux espèces gagnantes, 77% d'entre-elles connaîtraient une extension d'aire supérieure à 80% voire plus de 100% pour certaines. Les extensions d'aires les plus fortes seraient celles des espèces thermophiles à faible prévalence. Il est en effet plus probable de retrouver les combinaisons de températures d'une espèce à faible prévalence dans une Méditerranée réchauffée que celles d'une espèce à forte prévalence. Dans tous les cas, le constat pour les espèces thermophiles est une extension de leurs aires de distribution.

La menace d'extinction est d'autant plus grande pour les espèces à endémisme strict. En effet, il existe, dans notre base de données, des espèces à endémisme large i.e. présentes en Méditerranée mais pouvant se trouver ailleurs (Mer Noire, Canaries, Madère, côtes atlantiques marocaines et mauritaniennes etc...) et des espèces à endémisme strict, i.e. exclusivement cantonnées au bassin méditerranéen (Quignard & Tomasini 2000). Lorsque les espèces à endémisme large sont menacées d'extinction il est probable qu'elles disparaissent de la Méditerranée tout en survivant ailleurs. A la fin du siècle, *Acipenser stellatus* et *Huso huso* par exemple ont une forte probabilité d'extinction en Méditerranée mais il se pourrait qu'elles survivent en Mer Noire et en mer Caspienne où elles sont relativement abondantes (Froese & Pauly 2008). De même, *Gobius fallax*, *Gymnammodytes cicereus* et *Lipophrys adriaticus* risquent de s'éteindre en Méditerranée, mais à cause de leur présence respective aux îles Canaries, le long des côtes atlantiques depuis le Maroc jusqu'à l'Angola et en Mer Noire (Froese & Pauly 2008), elles pourraient ne pas s'éteindre définitivement.

En revanche, la disparition de *Acipenser naccarii*, *Buenia affinis*, *Corcyrogobius liechtensteini*, *Didogobius schlieweni*, *Gobius geniporus*, *Microichthys coccoi*, *Opeatogenys gracilis*, *Paralepis speciosa* et *Speleogobius trigloides* de la Méditerranée entraînerait leur extinction définitive puisqu'elles y sont exclusivement inféodées.

Il est aussi apparu que les zones les plus froides de la Méditerranée, à savoir le Golfe du Lion et l'Adriatique, serviraient dans un premier temps d'asile pour les espèces d'eau froide mais aussi de trappe dans un second temps puisqu'en se réchauffant, elles forceraient les espèces réfugiées à s'éteindre.

Par ailleurs, les zones de la Méditerranée les moins riches en espèces, à savoir la rive sud depuis le Golfe de Gabès jusqu'à la façade est du Levant, sont celles qui connaîtraient le plus fort taux de « turnover ». En effet, ces régions sont plus sujettes à une rotation totale de leur composition spécifique suite à l'arrivée de nouvelles espèces que les régions plus riches. Ce seraient donc les premières zones à connaître un bouleversement quasi total de leur assemblage endémique vers la moitié du siècle. A la fin du siècle, elles seraient rejointes par la mer Egée, une portion de la façade est de l'Adriatique, des côtes catalanes et des Baléares. Les réductions des aires de distributions de certaines espèces pourraient survenir plus rapidement que ce qui est projeté par les modèles. En effet, les modèles utilisés ne tiennent pas compte des nouveaux forçages biotiques qui sont susceptibles de s'accroître avec le réchauffement, en l'occurrence la compétition avec les espèces exotiques. Les plus thermophiles d'entre elles, favorisées par l'augmentation de la température des eaux, pourraient accélérer l'extirpation des espèces endémiques (Olden et al. 2006). Cette extirpation est d'autant plus probable qu'une congruence spatiale croissante entre espèces exotiques et endémiques a déjà été observée en Méditerranée (Ben Rais Lasram & Mouillot 2008, c.f. chapitre II). Changement global et pression biotique exercée par les exotiques pourront donc agir en synergie pour déplacer voire extirper les espèces endémiques de certaines zones de la Méditerranée.

Une interrogation légitime se poserait donc : les aires marines protégées (AMP) implantées dans ces régions n'auraient-elles pas à faire face à un phénomène de grande ampleur contre lequel elles sont impuissantes ? En effet, les gestionnaires des aires marines protégées tentent d'éviter l'extinction de certaines espèces menacées par la pollution et la surpêche et de conserver les habitats vulnérables. On pourrait suggérer que ce genre d'actions risque vite d'être dépassé par le réchauffement des eaux qui, malgré les mesures de protection, ferait planer le spectre de l'extinction des espèces endémiques. A la fin du siècle, les AMP concernées seraient au nombre de 10 au Levant, 1 en mer Egée, 5 à l'est de l'Adriatique, 1 à Malte, 1 en Tunisie, 6 dans les Baléares et 3 sur les côtes catalanes (Fig.III.30).

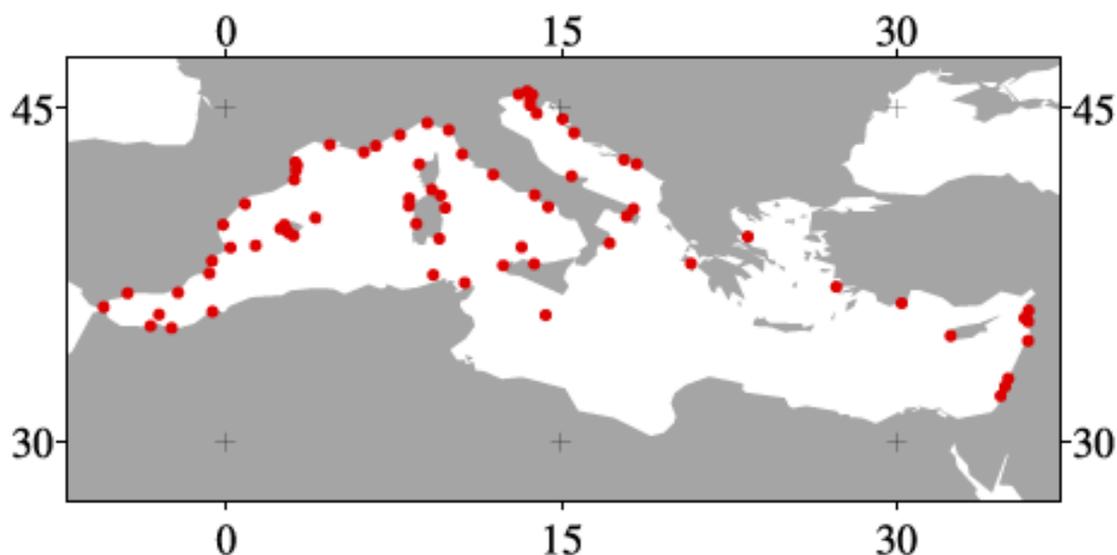


Fig.III.30 Distribution des aires marines protégées en Méditerranée (d'après Mabile & Piante 2005)

La fragmentation des habitats, et donc des aires de distribution des espèces, constitue aussi un facteur aggravant concernant le maintien des espèces (Fagan et al. 2002). En effet, la proximité des populations via la connectivité de l'aire de distribution détermine le degré de vulnérabilité (Fagan et al. 2005) : lorsque la distribution est continue, la recolonisation d'une région par des populations des régions voisines est possible, ce qui n'est plus le cas lorsque l'aire est fragmentée. Nous avons montré que le réchauffement des eaux, via la disparition des conditions de températures optimales, peut entraîner la fragmentation de certaines aires de distribution (e.g. Fig.III18b et Fig.III.20a et b). Mais d'autres facteurs peuvent avoir la même conséquence : la destruction des habitats par les activités humaines (pollution, surpêche) et l'extirpation de certaines zones par les espèces exotiques peuvent, elles aussi, fragmenter la distribution géographique des espèces endémiques. Le problème de la surpêche n'étant pas encore résolu en Méditerranée (FAO 2006) et les espèces exotiques étant favorisées par réchauffement des eaux (c.f. chapitre II, Ben Rais Lasram & Mouillot 2008) il est probable que les taux d'extinctions révélés par notre étude soient revus à la hausse.

En outre, il serait intéressant d'évaluer le danger posé par les espèces exotiques à long terme, et ce, en projetant leurs aires de distributions à la moitié et à la fin du siècle. Cependant, de telles projections sont plus lourdes à mettre en oeuvre que celles concernant les espèces endémiques parce que les espèces invasives sont loin d'être en équilibre en Méditerranée. Pour effectuer ces projections, il faudrait d'abord analyser leurs distributions dans leur habitat natif (Peterson & Vieglais 2001, Iguchi et al. 2004, Kluza & McNyset 2005), la Mer Rouge

pour les Lessepsiennes et l'Atlantique pour les espèces d'origine Atlantique, afin de capturer au mieux leurs enveloppes climatiques puis les projeter dans leur nouvel habitat.

VI.3 Améliorations des modèles

Il est également important de souligner que les écosystèmes naturels sont sous l'influence de différents forçages externes qui introduisent des biais inévitables dans les modèles (phénomènes de dispersion, d'évolution adaptative). Toutefois, selon Whittaker et al. (2005), lorsque les limitations des modèles sont bien identifiées, nous sommes en meilleure position pour faire un meilleur usage des projections.

Les principaux points critiques des modèles d'enveloppes climatiques sont la non prise en compte de certains phénomènes biotiques et leur validation. En effet, nous faisons dès le départ l'hypothèse que les espèces peuvent se disperser et migrer vers des régions où les conditions environnementales sont optimales, ce qui à l'évidence est quelque peu simpliste. Une solution serait de contraindre les projections obtenues pour chaque espèce par un taux de dispersion estimé (Peterson et al. 2002). De plus, les projections sont effectuées sous l'hypothèse que les espèces ne peuvent s'adapter aux nouvelles conditions, ce qui n'est pas le cas pour certaines espèces qui bénéficient d'un fort taux d'adaptation évolutive (Thomas et al. 2001).

Le phénomène de dispersion est particulièrement important pour les espèces à faible prévalence car elles ont généralement de faibles aptitudes à la dispersion (Gaston 1994) et n'occuperaient probablement pas toute la niche potentielle projetée par les modèles. De plus, les capacités de dispersion diffèrent d'une espèce à l'autre, celles qui se dispersent plus vite ont plus de chance d'atteindre les régions où les conditions sont optimales avant que celles-ci ne changent.

Ce problème de dispersion existe certes, mais il est moins contestable pour les poissons que pour d'autres organismes tels que les papillons par exemple qui sont aussi très influencés par le changement global (Parmesan et al. 1999). En effet, ils ne peuvent effectuer de grandes migrations afin de rejoindre des habitats optimaux car ils sont incapables de franchir des barrières telles que les mers ou les chaînes de montagne et risquent facilement de s'éteindre (Menendez et al. 2006). En revanche, les poissons, quand ils sont aptes à migrer, ne sont pas stoppés par de tels obstacles puisque le plateau continental constitue une bande continue tout

le long des côtes Méditerranéennes. De plus, si les adultes sont incapables de migrer, leurs propagules (œufs et larves) peuvent assurer la dispersion (Shackell et al. 1999). La dispersion des propagules peut être facilitée par la circulation générale des eaux dont le rôle dans la dispersion des espèces Lessepsiennes a déjà été identifié (c.f. chapitre II, Ben Rais Lasram et al. 2008a).

Les modèles utilisés peuvent donc être améliorés en prenant en compte l'aptitude des espèces à la dispersion et le rôle de la circulation des masses d'eau dans cette dispersion. Nous pourrions, par exemple, introduire une contrainte dans les modèles en les empêchant d'effectuer les projections au-delà d'une certaine distance. Cette distance traduirait les capacités de dispersion de chaque espèce ce qui est loin d'être connu pour la majorité d'entre elles. Le rôle de la circulation des masses d'eaux, quant à lui, pourrait être appréhendé via un coefficient modérateur : les cellules de la grille liées par un courant favorable aux cellules contenant une espèce seraient affectées d'un coefficient positif, étant donné que sa dispersion vers de nouveaux habitats potentiels serait favorisée. Au contraire, celles liées par un courant défavorable seraient affectées d'un coefficient négatif.

Il est désormais établi que certaines espèces migrent et étendent leurs distributions vers les pôles en réponse au réchauffement climatique (Parmesan et al. 1999, Thomas & Lennon 1999, Hickling et al. 2005, Perry et al. 2005, Huntley 1991). Toutefois, certaines espèces terrestres migrent aussi en altitude afin d'atteindre des zones plus favorables (Parmesan & Yohe 2003). Similairement, les espèces marines peuvent migrer en profondeur. Cette hypothèse a été confirmée par Dulvy et al. (2008) qui ont montré que la migration en profondeur, à raison de 3,6m par décennie, des poissons de la mer du Nord est plus significative que leur migration en latitude. Les modèles d'enveloppes climatiques ne permettent malheureusement pas de tenir compte de la migration en profondeur. Néanmoins, les migrations latitudinales sont plus fréquentes car les migrations en profondeur sont souvent limitées par la disponibilité des habitats et par l'incapacité de beaucoup d'espèces à évoluer plus en profondeur (Dulvy et al. 2008).

Un autre point critique des modèles est la méthode de validation. Classiquement, on calibre les modèles sur une partie du jeu de données et on les évalue sur le reste. Ceci revient à valider les modèles avec des données non indépendantes à cause de l'autocorrélation spatiale (Koenig 1999). Une solution serait de considérer des dates intermédiaires : les projections effectuées à une date postérieure aux données initiales seraient validées par rapport aux

distributions relevées à cette même date. Dans notre cas, cela ne fut malheureusement pas réalisable car il n'existe aucune preuve solide de signalement des espèces endémiques en dehors de la distribution rapportée par l'atlas du F NAM. Cependant, nous pouvons estimer que notre étude est robuste parce que les espèces considérées sont en équilibre car endémiques, ce qui permet aux modèles de capturer les enveloppes climatiques complètes et de faire des projections sur la base de prédictions fiables, d'autant plus que ces projections sont effectuées selon l'un des scénarii les plus crédibles et les plus réalistes du réchauffement de la Méditerranée (Somot et al. 2006).

Par ailleurs, même si les extensions d'aires sont à prendre avec précaution, notre étude est la première en Méditerranée à avoir été menée sur la totalité de l'ichtyofaune endémique en faisant appel à un grand nombre de modèles au sein d'une approche permettant l'intégration des incertitudes sur la modélisation. Elle permet d'établir un premier constat quant à l'aptitude des modèles d'enveloppes climatiques à prédire les distributions actuelles des espèces endémiques et de visualiser des projections réalistes à la moitié et la fin du XXI^{ème} siècle. Ayant utilisé les paramétrisations recommandées dans BIOMOD, on pourrait dans l'avenir paramétrer différemment les modèles (nombres d'arbres, choix de la fonction de lissage) afin d'analyser les différences induites.

VII. Conclusion

Les modèles utilisés ont leurs propres avantages et inconvénients mais ils permettent d'analyser l'impact du réchauffement climatique sur plusieurs espèces simultanément et d'estimer les changements potentiels de richesse spécifique. Ils sont certes assujettis à certaines approximations et hypothèses, mais ils permettent cependant d'avoir une idée relativement précise et fiable des situations à court et long termes. Ils constituent certainement des outils pratiques et utiles pour les gestionnaires et les écologues mais les résultats doivent toujours être interprétés en termes d'incertitudes, c'est à dire de probabilité. Notre étude a montré qu'une information aussi simple que l'occurrence des espèces peut jouer un rôle important dans l'étude de l'évolution des aires de distribution des espèces dont la prise en compte est nécessaire dans les plans de conservation.

Pour compléter cette étude prospective en Méditerranée, nous nous proposons d'effectuer les recherches suivantes dans un avenir proche :

- analyser les conséquences de la modification des paramétrisations des modèles en terme de prédictions et de projections,
- tenir compte des phénomènes de dispersion en introduisant une contrainte dans les modèles et du rôle de la courantologie,
- intégrer les espèces exotiques dans les modèles afin de prédire leurs extensions dans un contexte de réchauffement global,
- estimer le chevauchement entre les espèces endémiques et les espèces invasives aux horizons 2041-2060 et 2070-2099.

Conclusion

L'essor conjoint des outils liés aux Systèmes d'Information Géographiques, des modèles prédictifs en biogéographie et de la disponibilité des données environnementales par image satellite, permettent désormais d'étudier les patrons de diversité à grandes échelles, leurs genèses et leurs dynamiques spatio-temporelles. Cette thèse a donc été consacrée à l'étude de l'ichtyofaune méditerranéenne selon une approche macroécologique. Nous y avons mené la première étude chorologique des patrons de la richesse spécifique après avoir construit la première base géoréférencée des aires de distribution de 619 espèces. Nous avons ensuite recherché les facteurs clés régissant la distribution spatiale de la diversité spécifique, étudié les invasions exotiques et leur déterminisme, modélisé les enveloppes climatiques actuelles des espèces endémiques et projeté les aires de distribution selon un scénario réaliste de changement global aux horizons 2041-2060 et 2070-2099.

Chaque chapitre ayant fait l'objet d'une conclusion propre, cette conclusion générale est principalement axée sur les perspectives futures à court et moyen termes ; néanmoins un récapitulatif des principaux résultats est exposé.

1. Récapitulatifs des principaux résultats

Par la compilation d'une base de données spatiale des aires de distributions de toutes les espèces de poissons, nous avons généré les premières cartes de richesse spécifique en Méditerranée. La carte de la richesse totale confirme l'existence du gradient ouest-est maintes fois rapporté dans la bibliographie alors que la carte de la richesse endémique confirme que l'Adriatique est un « hotspot » d'endémisme en Méditerranée.

L'exploration des patrons de diversité révèle que la distribution longitudinale des espèces endémiques à larges aires de distribution est principalement régie par les contraintes géométriques, c'est à dire par le Mid Domain Effect (MDE). Les autres signaux d'un MDE à une dimension ne sont que des artefacts dus aux contingences historiques et paléogéographiques tels que la crise Messinienne et l'isolement de l'Adriatique qui a provoqué l'émergence de nombreuses espèces endémiques. L'étude bidimensionnelle des patrons de diversité a abouti aux prédictions les plus communes en macroécologie et a montré, pour la première fois en Méditerranée, une influence positive de la production primaire et de la température minimale sur la richesse spécifique des poissons.

Le Canal de Suez et le détroit de Gibraltar agissant comme des « pompes à diversité », la diversité méditerranéenne est enrichie par les espèces exotiques. Nous avons donc reconstitué l'historique des invasions et étudié leur déterminisme afin de mieux appréhender ce phénomène faisant de la Méditerranée le premier réceptacle d'espèces exotiques au monde. Il est apparu que le franchissement de ces deux ouvertures ne garantit pas le succès de l'invasion. Pour les espèces Lessepsiennes, le temps écoulé depuis le premier signalement du poisson et le « climate match » sont les déterminants du succès de dispersion, tandis que le type de propagule détermine la trajectoire préférentielle de la propagation. Chez ces espèces, la température de l'eau joue un rôle majeur puisqu'elle détermine le franchissement des barrières thermiques : la transition du bassin Levantin vers le bassin occidental est clairement associée à une décélération de la vitesse de dispersion.

Pour les espèces atlantiques, un déterminisme de leur succès d'invasion lié aux traits biologiques des espèces n'est pas apparu, certainement du à la difficulté de retracer l'historique de leur invasion : la date exacte d'ouverture du détroit de Gibraltar n'est pas connue avec précision. Il apparaît en effet qu'au delà des traits fonctionnels et d'histoire de vie qui n'expliquent pas le succès d'invasion, certaines variables environnementales (production primaire) et variables physiques (circulation générale des masses eaux) sont des déterminants clés de la dispersion.

L'étude des espèces exotiques nous a menés à évaluer le risque qu'elles représentent pour les espèces endémiques dans un contexte de changement global : le réchauffement des eaux méditerranéennes est favorable d'une part, à l'introduction des espèces Lessepsiennes et des espèces atlantiques du sud ; et d'autre part, à l'augmentation de la congruence spatiale entre les espèces endémiques et exotiques. Cette « dé méditerranéisation » et cette « homogénéisation biotique » de la Méditerranée nous ont conduits à nous focaliser sur les espèces endémiques et à étudier l'évolution de leurs aires de distribution selon un scénario réaliste de changement global.

En ayant recours à la modélisation des niches climatiques, mais sans tenir compte des relations biotiques complexes régissant les communautés à petite échelle (compétition, prédation, dispersion...), nous avons modélisé les enveloppes climatiques actuelles des espèces endémiques. Ces modèles nous ont servi à projeter les aires de distribution futures dans un contexte de changement global. Les projections à l'horizon 2041-2060 montrent que 40% des espèces endémiques seraient classées sur la liste rouge de l'IUCN avec 8%

d'extinction. A l'horizon 2070-2099, les espèces endémiques qui se retrouveraient sur la liste rouge seraient de 57% avec 19% d'extinction. Il est intéressant de remarquer que dans un premier temps, ce sont les espèces de faible prévalence et initialement rencontrées en eau froide qui s'éteindraient, alors que dans un second temps, elles seraient rejointes par des espèces à forte prévalence. Cette menace d'extinction est d'autant plus grande pour les espèces à endémisme strict car leur disparition de la Méditerranée entraînerait leur extinction définitive.

Les projections ont confirmé notre hypothèse que les zones les plus froides de la Méditerranée, à savoir le Golfe du Lion et l'Adriatique, serviraient dans un premier temps de refuge pour les espèces d'eau froide mais agiraient comme une trappe dans un second temps puisqu'en se réchauffant, elles entraîneraient les espèces réfugiées vers l'extinction.

Le réchauffement des eaux entraînerait aussi un changement des assemblages de poissons : les pertes et les gains d'espèces provoqueraient, vers la fin du siècle, un changement quasi-total de l'assemblage de poissons du quart de la Méditerranée et aucune zone ne garderait un assemblage identique à celui des années 80.

Les espèces endémiques sont donc soumises à deux types de pressions : une pression biotique exercée par les espèces exotiques et une pression abiotique exercée par le réchauffement des eaux. La première étant favorisée par la deuxième, il est très probable que les deux pressions s'additionnent voire présentent un effet de synergie augmentant ainsi la vulnérabilité des espèces endémiques. L'action conjuguée du réchauffement et des activités anthropiques sont aussi susceptibles d'aggraver la situation en accélérant la fragmentation des habitats.

2. Perspectives

Au-delà des points qui restent à étudier soulevés dans les chapitres précédents, cette partie est consacrée aux perspectives qui pourraient constituer de futurs axes de recherche.

2.1 Mieux comprendre et prédire les invasions Lessepsiennes

Notre analyse des invasions exotiques en Méditerranée a montré que le succès des espèces Lessepsiennes en Méditerranée dépend en partie du climat et que ces dernières sont actuellement de plus en plus en interaction biotique avec les espèces endémiques. Or, ces espèces Lessepsiennes ne représentant que 5,7% de la faune ichtyologique de la Mer Rouge, le risque d'introduction et d'invasion de nouvelles espèces est donc très élevé ce qui risque de renforcer la pression biotique sur les espèces endémiques.

Deux principales questions restent alors en suspens : *quelles sont les espèces de la Mer Rouge qui risqueraient de s'introduire en Méditerranée ? Comment évolueront les espèces Lessepsiennes introduites en Méditerranée en réponse au réchauffement des eaux ?*

Afin d'identifier les espèces de la Mer Rouge les plus susceptibles de se retrouver en Méditerranée, nous proposons d'abord de nous intéresser aux espèces Lessepsiennes ayant déjà franchi le Canal de Suez. En liant le succès du franchissement du canal aux traits fonctionnels (entre autres relatifs à la locomotion) et d'histoire de vie (entre autres les propagules), nous pourrions prédire la probabilité d'introduction par la mise en place d'un modèle logistique. Ensuite, sur la base de ces prédictions, nous essayerions de hiérarchiser les espèces se trouvant aux portes du Canal de Suez, car présentant une plus forte probabilité de passage que celles se trouvant en aval du canal, selon leur probabilité de réussite à le franchir.

De plus, nous pourrions améliorer nos connaissances des échanges biotiques entre la Méditerranée et la Mer Rouge en ayant recours à la génétique et à l'étude des otolithes et des parasites. En effet, des études relatives à la différenciation génétique entre les populations Lessepsiennes ont déjà révélé que le processus d'invasion est un processus continu, c'est à dire que des populations de la Mer Rouge pénètrent à plusieurs reprises et régulièrement en Méditerranée (e.g. Bucciarelli et al. 2002, Bonhomme et al. 2003).

La microchimie des otolithes pourrait constituer aussi un outil précieux afin de retracer les migrations des individus et des espèces entre la Mer Rouge et la Méditerranée et en Méditerranée même. En effet, les otolithes ont la capacité d'accumuler des éléments traces indicateurs du milieu dans lequel l'espèce a évolué (Campana 1999) et permettent donc de retracer les trajets migratoires en fonction des masses d'eau fréquentées (Thresher et al. 1994, Elsdon & Gillanders 2003). L'étude des parasites, considérés aussi comme des marqueurs biologiques (Pais et al. 2005), permettrait de retracer la dispersion des espèces : selon que les parasites sont originaires de l'environnement natif de l'espèce ou de l'environnement colonisé et selon le stade de développement de l'hôte (certains parasites n'affectant que les poissons juvéniles) (Diamant 1998), il serait possible de retracer l'historique de la dynamique de l'espèce.

Par ailleurs, vu le danger présenté par les espèces Lessepsiennes en Méditerranée et le chevauchement croissant avec les espèces endémiques, nous envisageons de projeter leurs aires de distributions dans le futur. A ce stade, il s'agit de trancher entre deux écoles : celle prônant le conservatisme des niches, c'est à dire qu'une espèce exotique tend à maintenir les exigences ancestrales dans son nouvel environnement (Wiens & Graham 2005) et celle prônant le « shift » des niches, c'est à dire que l'espèce est apte à occuper une niche climatique différente après introduction (Broennimann et al. 2007).

En nous focalisant sur les espèces Lessepsiennes considérées comme invasives, nous essayerons de mettre en évidence leurs stratégies. Si le conservatisme a bien lieu, nous modéliserons leurs niches dans leur habitat natif (Mer Rouge, Océan Indien) puis nous les projetterons en Méditerranée. Si le conservatisme échoue et que les preuves d'un « shift » de niche sont suffisantes, les prédictions s'effectueront sur la base des distributions en Méditerranée. Dans les deux cas, les projections s'effectueront aux horizons 2041-2060 et 2070-2099 afin d'évaluer la congruence future avec les espèces endémiques.

Comme mentionné dans le chapitre III, les modèles utilisés peuvent être améliorés par l'inclusion de la dispersion et de la courantologie. Dans le cas des espèces Lessepsiennes, il est plus aisé d'estimer la contrainte à la dispersion que pour les espèces endémiques, car nous disposons, pour certaines d'entre elles, de leur taux de propagation en Méditerranée depuis leur premier signalement. Ce taux de propagation (en km par an) constitue un bon indicateur de la dispersion dont l'inclusion dans les modèles permettra des projections plus fiables et plus réalistes (Allouche et al. 2008).

2.2 Impact du réchauffement sur la pêche et les pêcheries : couplage avec les modèles trophiques

Les écosystèmes marins côtiers présentent une importance socio-économique considérable. En Méditerranée, comme ailleurs dans le monde, certaines espèces sont traditionnellement plus ciblées que d'autres à cause de leur valeur marchande (bar, lotte, daurade ...). La taille des prises est réglementée afin d'assurer la pérennité des stocks : les espèces de petites tailles ne sont pas pêchées. Les assemblages de poissons et la taille de ces derniers déterminent donc la qualité des pêcheries.

Dans cette thèse nous avons montré que les assemblages de poissons risquent d'être entièrement remaniés avec le réchauffement des eaux. Il est donc possible que certaines espèces à faible valeur commerciale, favorisées par l'augmentation de température, dominent dans les captures. De même, vu la corrélation entre les invasions exotiques et le réchauffement des eaux révélée par nos résultats, nous pouvons nous attendre à ce que certaines espèces exotiques remplacent des espèces traditionnellement exploitées, similairement à ce qui se passe dans le Levant (Goren & Galil 2005).

Les modifications d'assemblage des espèces risquent d'avoir des répercussions socio-économiques négatives : les nouvelles espèces n'étant pas forcément autant appréciées que les autres, les prix des poissons risquent de chuter dévaluant ainsi les pêcheries. Ceci est d'autant plus probable que dans la Mer du Nord, il a déjà été montré que les espèces gagnantes face au changement global sont de petites tailles, ce qui a dévalorisé certaines pêcheries (Hiddink & Hofstede 2008).

Afin d'anticiper les conséquences de tels changements sur les pêcheries, nous nous proposons de modéliser et de projeter les niches écologiques des espèces de poissons à intérêt halieutique en Méditerranée. Tout d'abord, nous ne nous intéresserons pas uniquement à l'enveloppe climatique des espèces mais à une niche plus complète et ceci en incluant d'autres variables environnementales prédictives telles que la productivité primaire et la salinité.

Ensuite, nous essayerons de palier à la principale limitation des modèles de niches utilisés dans cette thèse à savoir la non inclusion des effets des interactions biotiques revêtant une grande importance dans la structuration des assemblages de poissons à échelle locale (Guisan & Thuiller 2005, Araujo & Luoto 2007). En effet, nos modèles capturent la niche Hutchinsonienne réalisée car les distributions géographiques actuelles traduisent aussi bien les

besoins environnementaux des espèces afin de subsister sans immigrer (niche Grinnellienne, Grinnell 1917) que les relations biotiques avec les autres espèces (niche Eltonienne, Elton 1927). En revanche, la niche projetée est une niche Hutchinsonienne potentielle sous les mêmes forçages biotiques. Or il est très probable que ces derniers changent puisque nos résultats ont montré que la Méditerranée connaîtrait un fort taux de « turnover » : les assemblages de poissons connaîtraient une forte rotation et des espèces qui ne s'étaient jamais côtoyées auparavant pourraient coexister, entraînant ainsi un bouleversement des interactions biotiques connues jusque là.

Nous proposons donc de coupler les modèles de niches à des modèles trophiques, ces derniers permettant une représentation simplifiée de l'écosystème par des équations d'équilibre de masses décrivant les interactions trophiques entre les groupes d'espèces. En utilisant les sorties des modèles de niches comme entrées des modèles trophiques, nous pourrions analyser la réponse du fonctionnement des écosystèmes face aux nouveaux assemblages de poissons. Deux principaux scénarii pourraient avoir lieu : le remplacement des espèces endémiques par de nouvelles espèces exotiques présentant les mêmes fonctionnalités, dans ce cas il n'y aura pas de modification des processus écosystémiques malgré le changement d'espèces ; ou le remplacement des espèces endémiques par des espèces complètement différentes, ce qui aurait un effet direct sur les flux trophiques et l'équilibre de l'écosystème. Seule la modélisation permettra d'analyser la conséquence de tels changements, pourtant le couplage entre modèles de niches et modèles trophiques n'a jamais été effectué auparavant.

2.3 Une approche fonctionnelle

Dans le dernier chapitre de cette thèse nous avons vu que les espèces seront classées en « gagnantes » ou « perdantes » selon qu'elles étendraient ou au contraire restreindraient leurs aires de distribution géographique en réponse au réchauffement et que certaines régions méditerranéennes connaîtraient un fort taux de « turnover » biotique. Mais au-delà de la simple richesse spécifique, il est pertinent de nous pencher sur la diversité fonctionnelle des assemblages. En effet, l'écologie fonctionnelle, une discipline relativement récente développée à la fin des années 80 (Calow 1987), a montré que le fonctionnement des écosystèmes est régi par les traits fonctionnels des espèces et non par leur taxonomie (McGill et al. 2006).

Il serait donc intéressant d'étudier si les espèces répondant similairement au réchauffement présentent des traits fonctionnels semblables, en d'autres termes si les espèces proches d'un point de vue fonctionnel présentent des mouvements géographiques similaires. On déterminera ainsi les stratégies fonctionnelles les plus vulnérables et les plus résistantes face aux changements globaux. De plus, les fortes pertes en espèces touchant certaines zones ne signifient pas forcément une forte perte de diversité fonctionnelle ; de même, un enrichissement peut entraîner une augmentation de la richesse spécifique mais une redondance des traits fonctionnels. D'où la nécessité de calculer le « turnover » fonctionnel qui est espéré suite au changement global afin de mieux conserver un niveau élevé d'originalité biologique et diversité fonctionnelle (Mouillot et al. 2008).

En conclusion, une approche multidisciplinaire regroupant la modélisation biostatistique et trophique, la macroécologie, l'écologie fonctionnelle et la biogéographie est nécessaire afin de mieux appréhender les processus régissant la distribution des espèces, leurs évolutions futures en Méditerranée et surtout les conséquences écosystémiques de ces changements.

Références bibliographiques

- Akyol O, Unal V, Ceyhan T, Bilecenoglu M (2005) First confirmed record of *Lagocephalus sceleratus* (Gmelin, 1789) in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 66:1183-1186
- Allouche O, Tsoar A, 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
- Allouche O, Steinitz O, Rotem D, Rosenfeld A, Kadmon R (2008) Incorporating distance constraints into species distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45:599-609
- Allue R (1983) *Coelorhynchus occa* (Osteichthyes, Macrouridae) primera cita en el Mediterraneo español. *Butlletí de la Societat Catalana d'Ictiologia i Herpetologia* 5:2-5
- Allue R, Lloris D, Rucabado J (1981) *Scorpaena stephanica* Cadenat, 1943, first record for the european ichthyofauna, caught in the western Mediterranean. *Investigacion Pesquera* 45:433-439
- Allue R, Rubies P (1984) On *Lampanyctus intricarius* Taning, 1928 (Osteichthyes, Myctophidae) in the Western Mediterranean. *Investigacion Pesquera* 48:175-180
- Almada F, Almada VC, Guillemaud T, Wirtz P (2005) Phylogenetic relationships of the north-eastern Atlantic and Mediterranean blenniids. *Biological Journal of the Linnean Society* 86:283-295
- Amborgi AO (2001) Transfer of marine organisms: a challenge to the conservation of coastal biocoenoses. *Aquatic Conservation, Marine and Freshwater Ecosystems* 11:243-251
- Antoine D, Morel A (1996) Oceanic primary production: Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations. *Global Biogeochemical Cycles* 10:43-55
- Araujo MB, Williams P (2000) Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Conservation Biology* 96:331-345
- Araujo MB, Cabeza M, Thuiller W, Hannah L, Williams P (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10:1618-1626
- Araujo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005a) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11:1504-1513
- Araujo MB, Whittaker RJ, Ladle RJ, Erhard M (2005b) Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14:529-538
- Araujo MB, Thuiller W, Pearson RG (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33:1712-1728

- Araujo MB, Luoto M (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16:743-753
- Araujo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22:42-47
- Astraldi M, Bianchi CN, Gasparini GP, Morri C (1995) Climatic fluctuations, current variability and marine species distribution: a case study in the Ligurian Sea (north-west Mediterranean). *Oceanologica Acta* 18:139-149
- Attrill MJ, Power M (2002) Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature* 417:275-278
- Auster PJ, Malatesta RJ, La Rosa SC (1995) Patterns of microhabitat utilization by mobile megafauna on the southern New England (USA) continental shelf and slope. *Marine Ecology Progress Series* 127:77-85
- Austin M (2007) Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological modelling* 200:1-19
- Austin MP, Meyers JA (1996) Current approaches to modelling the environmental niche of eucalyptus: implication for management of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management* 85:95-106
- Austin MP, Belbin L, Meyers JA, Doherty MD, Luoto M (2006) Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions: Role of artificial data and theory. *Ecological modelling* 199:197-216
- Azzurro E, Andaloro F (2004) A new settled population of the lessepsian migrant *Siganus luridus* (Pisces : Siganidae) in Linosa Island - Sicily Strait. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84:819-821
- Azzurro E, Pizzicori P, Andaloro F (2004) First record of *Fistularia commersonii* (Fistularidae) from the central Mediterranean. *Cybium* 28:72-74
- Bahn V, McGill BJ (2007) Can niche-based distribution models outperform spatial interpolation? *Global Ecology and Biogeography* 16:733-742
- Bardin O, Pont D (2002) Environmental factors controlling the spring immigration of two estuarine fishes *Atherina boyeri* and *Pomatoschistus spp.* into a Mediterranean lagoon. *Journal of Fish Biology* 61:560-578
- Bax N, Carlton JT, Mathews, A. A, Haedrich RL, Howarth FG, Purcell JE, Kieser A, Gray A (2001) The control of biological invasions in the world's oceans. *Conservation Biology* 15:1234-1246

- Beare D, Burns F, Jones E (2004) An increase in the abundance of anchovies and sardines in the north-western North Sea since 1995. *Global Change Biology* 10:1209-1213
- Beaumont LJ, Pitman AJ, Poulsen M, Hughes L (2007) Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. *Global Change Biology* 13:1368-1385
- Bellwood DR, Hughes TP, Connolly SR, Tanner J (2005) Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecology Letters* 8:643-651
- Ben Eliahu MN, Golani D (1990) Polychaetes (Annelida) in the gut contents of goatfishes (Mullidae), with new polychaete records for the Mediterranean coast of Israel and the Gulf of Elat (Red Sea). *Marine Ecology* 11:193-205
- Ben Rais Lasram F, Mouillot D (2008) Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. *Biological Invasions* DOI 10.1007/s10530-008-9284-4
- Ben Rais Lasram F, Tomasini JA, Guilhaumon F, Romdhane MS, Do Chi T, Mouillot D (2008a) Ecological correlates of dispersal success in Lessepsian fishes. *Marine Ecology Progress Series* 363:273-286
- Ben Rais Lasram F, Tomasini JA, Romdhane MS, Do Chi T, Mouillot D (2008b) Historical colonization of the Mediterranean Sea by Atlantic fishes: do biological traits matter? *Hydrobiologia* 607:51-62
- Ben Souissi J, Zaouali J, Bradai MN, Quignard JP (2004) Lessepsian migrant fishes off the coast of Tunisia. First record of *Fistularia commersonii* (Osteichthyes, Fistularidae) and *Parexocoetus mento* (Osteichthyes, Exocoetidae). *Vie Et Milieu-Life and Environment* 54:247-248
- Ben Souissi J, Golani D, Mejri H, Capape C (2005a) On the occurrence of *Cheilopogon furcatus* in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 67:1144-1149
- Ben Souissi J, Mejri H, Zaouali J, Capape C (2005b) On the occurrence of the Por's goatfish, *Upeneus pori* (Mullidae) in southern Tunisia (central Mediterranean). *Cybium* 29:410-412
- Ben Tuvia A (1953) Mediterranean fishes of Israel. *Bull Sea Fish Res Stn Isr* 8:1-40
- Ben Tuvia A (1955) Two Indo-Pacific Fishes, *Dasyatis uarnak* and *Upeneus moluccensis*, in the Eastern Mediterranean. *Nature* 176:1177-1178
- Ben Tuvia A (1976) Occurrence of Red-Sea fishes *Herklotsichthys punctatus*, *Autisthes puta* and *Rhonciscus stridens* in Eastern Mediterranean. *Israel Journal of Zoology* 25:212-213

- Ben Tuvia A (1977) New records of Red Sea immigrants in the eastern Mediterranean. *Cybium* 3:95-102
- Ben Tuvia A (1978) Immigration of Fishes through Suez Canal. *Fishery Bulletin* 76:249-255
- Ben Tuvia A (1983) An Indo-Pacific Goby *Oxyurichthys papuensis* in the Eastern Mediterranean. *Israel Journal of Zoology* 32:37-43
- Ben Tuvia A (1993) A review of the Indo-West Pacific congrid fishes of genera *Rhynchoconger* and *Bathycongrus* with the description of three new species. *Israel Journal of Zoology* 39:349-370
- Ben Tuvia A, Lourie A (1969) A Red Sea grouper *Epinephelus tauvina* caught on Mediterranean coast of Israel. *Israel Journal of Zoology* 18:245-247
- Ben Tuvia A, Golani D (1984) A West-African Fangtooth Moray Eel *Enchelycore anatina* from the Mediterranean Coast of Israel. *Copeia* :541-544
- Bertin L (1943) Les clupeiformes du Canal de Suez, comparés à ceux de la Mer Rouge et de la Méditerranée. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle* 15:389-391
- Bethoux JP, Gentili B, Raunet J, Tailliez D (1990) Warming Trend in the Western Mediterranean Deep-Water. *Nature* 347:660-662
- Bianchi CN, Morri C (1993) Range extension of warm-water species in the northernMediterranean evidence for climatic fluctuations? *Porcupine Newsletter* 5:156-159
- Bianchi CN, Morri C (2000) Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. *Marine Pollution Bulletin* 40:367-376
- Bianchi G (1992) Demersal assemblages of the continental shelf and upper slope of Angola. *Marine Ecology Progress Series* 81:101-120
- Bilecenoglu M, Taskavak E, Kunt KB (2002) Range extension of three lessepsian migrant fish (*Fistularia commersoni*, *Sphyrna falvicauda*, *Lagocephalus suezensis*) in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82:525-526
- Blackburn TM, Duncan RP (2001) Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. *Journal of Biogeography* 28:927-939
- Bobadilla M, Santelices B (2005) Variations in the dispersal curves of macroalgal propagules from a source. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 327:47-57
- Boero F, Carli C (1977) Prima segnalazione mediterranea di *Sphyrna mokarran* (Rüppel, 1837) (Selachii, Sphyrnidae). *Bollettino dei Musei e degli Istituti dell'Università di Genova* 45:91-93

- Boitani L, Sinibaldi I, Corsi F, De Biase A, d'Inzillo Carranza L, Ravagli M, Reggiani G, Rondinini C, Trapanese P (2008) Distribution of medium - to large-sized African mammals based on habitat suitability models. *Biodiversity Conservation* 17:605-621
- Bokma F, Bokma J, Monkkonen M (2001) Random processes and geographic species richness patterns: why so few species in the north? *Ecography* 24:43-49
- Bonhomme F, Baranes A, Golani D, Harmelin-Vivien M (2003) Lack of mitochondrial differentiation in Red sea and Mediterranean populations of the Lessepsian rabbitfish, *Siganus rivulatus*, (Perciformes : Siganidae). *Scientia Marina* 67:215-217
- Borja J (1920) Contribucion al estudio de la fauna ictiologia de España. *Memorias De La Real Academia De Ciencias De Barcelona* 16:1-191
- Bosc E, Bricaud A, Antoine D (2004) Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles* 18:1-17
- Bouchet P, Taviani M (1992) The Mediterranean deep-sea fauna: pseudopopulations of Atlantic species? *Deep-Sea Research* 39:169-184
- Bourg NA, McShea WJ, Gill DE (2005) Putting a cart before the search: successful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology* 86:2793-2804
- Breiman L (2001) Random Forests. *Machine Learning* 45:5-32
- Briggs JC (2007) Marine biogeography and ecology: invasions and introductions. *Journal of Biogeography* 34:193-198
- Broennimann O, Treier UA, Muller-Scharer H, Thuiller W, Peterson AT, Guisan A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10:701-709
- Bruun AF (1935) Parexocoetus, a Red Sea flying fish in the Mediterranean. *Nature* 136:553
- Bucciarelli G, Golani D, Bernardi G (2002) Genetic cryptic species as biological invaders: the case of a Lessepsian fish migrant, the hardyhead silverside *Atherinomorus lacunosus*. *Journal of Experiment Marine Biology and Ecology* 273:143-149
- Buisson L, Thuiller W, Lek S, Lim P, Grenouillet G (2008) Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology* 14:2232-2248
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York 2nd Ed
- Busby JR (1991) BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Protection Quarterly* 6:8-9

- Byrt T, Bishop J, Carlin JB (1993) Bias, prevalence, and kappa. *Journal of Clinical Epidemiology* 46:423-429
- Caissie D (2006) The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology* 51:1389-1406
- Calow P (1987) Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1:57-61
- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* 188:263-297
- Cardenas S, Ortiz JM (1997) First record of *Fistularia petimba* Lacepède, 1803 (Pisces, Fistularidae) off the coast of Cadíz (southern Iberian Peninsula). *Bol Inst Esp Oceanogr* 13:83-86
- Carlton JT (1999) The scale and ecological consequences of biological invasions in the world's oceans. In *Invasive Species and Biodiversity Management*, T. Sandlund et al. (eds). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers :195-212
- Castriota L, Greco S, Marino G, Andaloro F (2002) First record of *Seriola rivoliana* Cuvier, 1833 in the Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 60:486-488
- Castriota L, Andaloro F (2004) First record of the lessepsian fish *Siganus luridus* (Osteichthyes: Siganidae) in the Tyrrhenian Sea. *JMBA2-Biodiversity records*
- Catalano E, Zava B (1993) Sulla presenza di *Stephanolepis diaspros* fr. Brunn. Nelle acque italiane (Osteichthyes, Monacanthidae). *Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina* 21:379-382
- Chakroun F (1966) Captures d'animaux rares en Tunisie. *Bulletin de l'Institut National Scientifique et Technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô* 1:75-79
- Chesson PL, Warner RR (1981) Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist* 117:923-943
- Cheung WLL, Close C, Lam V, Watson R, D. P (2008) Application of macroecological theory to predict effects of climate change on global fisheries potential. *Marine Ecology Progress Series* 365:187-197
- Christensen JH, Carter TR, Giorgi F (2002) PRUDENCE employs new methods to assess European climate change. *EOS, Transactions American Geophysical Union* 83:147
- Chu C, Mandrak NE, Minns CK (2005) Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Diversity and Distributions* 11:299-310
- Ciesla M (1997) Le changement climatique, les forêts et l'aménagement forestier, aspects généraux. *Division des ressources forestières* :1-42

- CIESM (2002) Alien marine organisms introduced by ships in the Mediterranean and Black seas. CIESM Workshop, Monographs :pp136
- Clifford P, Richardson S, Hemond D (1989) Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 45:123-134
- Cohen J (1960) A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20:7-46
- Coll M, Palomera I, Tudela S, Sarda F (2006) Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *Journal of Marine Systems* 59:63-96
- Collette BB (1970) *Rastrelliger kanagurta*, another Red Sea immigrant into the Mediterranean Sea, with a key to the Mediterranean species of Scombridae. *Bulletin of Sea Fisheries Research Station, Haifa* 53:3-6
- Colwell RK (2006) RangeModel A Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. In: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/rangemodel> UsGaapa (ed)
- Colwell RK, Hurtt GC (1994) Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist* 144:570-595
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 15:70-76
- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2004) The Mid-Domain Effect and Species Richness Patterns:What Have We Learned So Far? *The American Naturalist* 163:E1-E23
- Connolly SR, Bellwood DR, Hughes TP (2003) Indo-Pacific biodiversity of coral reefs: deviations from a Mid-Domain model. *Ecology* 84:2178-2190
- Corsini M, Kondilatos G, Economidis PS (2002) Lessepsian migrant *Fistularia commersonii* from the Rhodes marine area. *Journal of Fish Biology* 61:1061-1062
- Corsini M, Margies P, Kondilatos G, Economidis PS (2005) Lessepsian migration of fishes to the Aegean Sea: first record of *Tylerius spinosissimus* (Tetraodontidae) from the Mediterranean, and six more fish records from Rhodes. *Cybium* 29:347-354
- Corsini M, Margies P, Kondilatos G, Economidis PS (2006) Three new exotic fish records from the SE Aegean Greek waters. *Scientia Marina* 70:319-323
- Crawley MJ (2007) *The R book*. John Wiley, New York
- Crespo J, Rey JC, Garcia A (1987) Primera cita de *Acanthurus monroviae* Steindachner, 1876 y de *Diodon eydouxi* Brissout de Barneville, 1846 para la ictiofauna europa. *Misc Zool* 11:271-275

- Cubasch U, Meehl G, Boer GJ (2001) Projections of future climate change. Climate Change 2001: The scientific Basis Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Cambridge University Press, Cambridge: 881pp
- Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. American Naturalist 137:27-49
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guegan JF, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff T, O'Brien E, Turner JRG (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. Ecology Letters 7:1121-1134
- Currie DJ, Kerr JT (2008) Tests of the Mid-Domain hypothesis: a review of the evidence. Ecological Monographs 78:3-18
- Danovaro R, Gambi C, Lampadariou N, Tselepidis A (2008) Deep-sea nematode biodiversity in the Mediterranean basin: testing for longitudinal, bathymetric and energetic gradients. Ecography 31:231-244
- Darwin C (1859) On the Origin of Species
- Davis MA (2003) Biotic globalization: Does competition from introduced species threaten biodiversity? . Bioscience 53:481-489
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology 88:528-534
- Dawson MN, Gupta AS, England MH (2005) Coupled biophysical global ocean model and molecular genetic analyses identify multiple introductions of cryptogenic species. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 102:11968-11973
- Demestre M, Sanchez P, Abello P (2000) Demersal fish assemblages and habitat characteristics on the continental shelf and upper slope of the north-western Mediterranean. Journal of Marine Biology Association of United Kingdom 80:981-988
- Diamant A (1998) Parasitological aspects in Red-Med fish migration. In Pour qui la Méditerranée au 21ème siècle? Navigation, Echanges et Environnement en Méditerranée. Actes du Colloque Scientifique, Montpellier, April 1996 (Demaison, A, ed) Montpellier: Oceanos, Maison de l'Environnement de Montpellier: 175-178
- Diaz Almela E, Marba N, Duarte C (2007) Consequences of Mediterranean warming events in seagrass (*Posidonia oceanica*) flowering records. Global Change Biology 13:224-235

- Dieuzeide R (1960) A propos d'un Pagellus nouveau pour la Méditerranée: *Pagellus coupei*
Bulletin des travaux publiés par la station d'aquaculture et de pêche de Castiglione
10:108-123
- Dieuzeide R (1963a) Sur la présence en Méditerranée de *Gephyroberyx darwini* (Johnson).
Recueil des travaux de la Station marine d'Endoume 28:113-116
- Dieuzeide R (1963b) *Halosaurus oweni* Johnson rencontré pour la première fois en
Méditerranée. Recueil des travaux de la Station marine d'Endoume 28:117-119
- Dieuzeide R, Roland J (1955) Sur un Stromateidae nouveau du genre *Cubiceps*. Bulletin des
travaux publiés par la station d'aquaculture et de pêche de Castiglione 7:341-368
- Dieuzeide R, Roland J (1958) Deuxième complément au catalogue des poissons des côtes
algériennes. Bulletin des travaux publiés par la station d'aquaculture et de pêche de
Castiglione 9:103-132
- Diggle PJ, Ribeiro PJ (2007) Model-based Geostatistics. New York Springer :230
- Diniz Filho JAF, De Sant'Ana SER, De Souza MC, Rangel TFLVB (2002) Null models and
spatial patterns of species richness in South American birds of prey. Ecology Letters
5:47-55
- Dulčić J, Grbec B (2000) Climate change and Adriatic ichthyofauna. Fisheries Oceanography
9-2:187-191
- Dulčić J, Pallaoro A (2004) First record of the marbled spinefoot *Siganus rivulatus* (Pisces :
Siganidae) in the Adriatic Sea. Journal of the Marine Biological Association of the
United Kingdom 84:1087-1088
- Dulčić J, Golani D (2006) First record of *Cyclopterus lumpus* L., 1758 (Osteichthyes:
Cyclopteridae) in the Mediterranean Sea. Journal of Fish Biology 69:300-303
- Dulčić J, Pallaoro A (2006) First record of the oceanic puffer (*Lagocephalus lagocephalus*
lagocephalus Linnaeus, 1758), for the Adriatic Sea. Journal of Applied Ichthyology
22:94-95
- Dulvy NK, Rogers SI, Jennings S, Stelzenmüller V, Dye SR, Skjoldal HR (2008) Climate
change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming
seas. Journal of Applied Ecology 45:1029-1039
- Duncan RP, Bomford M, Forsyth DM, Conibear L (2001) High predictability in introduction
outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for
climate. Journal of Ecology 70:621-632
- Duncan RP, Blackburn TM, Daniel S (2003) The ecology of bird introduction. Annual
Review of Ecology, Evolution and Systematics 34:71-98

- Dunn RR, Colwell RK, Nilsson C (2006a) The river domain: why are there more species halfway up the river? *Ecography* 29:251-259
- Dunn RR, McCain CM, Sanders NJ (2006b) When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect *Global Ecology and Biogeography* 16:305-312
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558-567
- Dutilleul P (1993) Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49:305-314
- El Sayed RS (1994) Check-list of Egyptian Mediterranean fishes. National Institute of Oceanography and Fisheries of Alexandria
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, McC.Overton J, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberon J, Williams SE, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data *Ecography* 29:129-151
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77:802-813
- Elsdon TS, Gillanders BM (2003) Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13:219-235
- Elton C (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London
- Emig CC, Geistdoerfer P (2004) The Mediterranean deep-sea fauna: historical evolution, bathymetric variations and geographical changes. *Notebooks on Geology* G2004_A01_CCE-PG
- Emler RB (1995) Developmental mode and species geographic range size in regular sea urchins (Echinodermata: Echinoidea). *Evolution* 49:476-489
- Eryilmaz L, Dalyan C (2006) First record of *Apogon queketti* Gilchrist (Osteichthyes: Apogonidae) in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 69:1251-1254
- Escapa M, Isacch JP, Daleo P, Alberti J, Iribarne O, Borges M, Dos Santos EP, Gagliardini DA, Lasta M (2004) The distribution and ecological effects of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in northern Patagonia. *Journal of Shellfish Research* 23:765-772

- Estrada M (1996) Primary production in the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina* 60:55-64
- Fagan WF, Unmack PJ, Burgess C, Minckley WL (2002) Rarity, fragmentation, and extinction risk in desert fishes. *Ecology* 83:3250-3256
- Fagan WF, Aumann C, Kennedy CM, Unmack PJ (2005) Rarity, fragmentation, and the scale dependence of extinction risk in desert fishes. *Ecology* 86:34-41
- FAO (2006) Situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. <http://www.fao.org>
- Ferrier S, Watson G (1997) An evaluation of the effectiveness of environmental surrogates and modelling techniques in predicting the distribution of biological diversity. Environment Australia, Canberra
www.deh.gov.au/biodiversity/publications/technical/surrogates/
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38-49
- Filiz H, Er M (2004) Akdeniz'in Yeni Misafiri (New guests in the Mediterranean). *Deniz Magazin (Istanbul)* 68:52-54
- Fischer W, Bauchot ML, Schneider M (1987) Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire, zone de pêche 37. Service de ressources marines, département des pêches de la FAO Rome, Italie Vol II, vertébrés
- Floeter SR, Rocha LA, Robertson DR, Joyeux JC, Smith-Vaniz WF, Wirtz P, Edwards AJ, Barreiros JP, Ferreira CEL, Gasparini JL, Brito A, Falcon JM, Bowen BW, Bernardi G (2008) Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography* 35:22-47
- Folland CK, Karl TR, Vinnikov KY (1990) Variations et changements climatiques observés. Organisation Météorologique Mondiale. Aspects scientifiques du changement climatique : rapport rédigé pour le GIEC par le groupe de travail I- GIEC, ONM, PNUE :197-242
- Francour P, Boudouresque CF, Harmelin Vivien ML, Harmelin JG, Quignard JP (1994) Are the Mediterranean waters becoming warmer ? Information from biological indicators. *Marine Pollution Bulletin* 28:523-526
- Franklin J (1995) Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography* 19:474-499
- Fredj G, Maurin C (1987) Les poissons dans la banque de données Medifaune. Application à l'étude des caractéristiques de la faune ichthyologique méditerranéenne. *Cybium* 11:31-139

- Freeman EA, Moisen GG (2008) A comparison of the performance of threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence and kappa. *Ecological Modelling* 217:48-58
- Froese R, Pauly D (2006) FishBase. www.fishbase.org
- Froese R, Pauly D (2008) FishBase. www.fishbase.org
- Fuller RA, Irvine KN, Devine Wright P, Warren PH, Gaston KJ (2007) Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biology Letters* 3:390-394
- Gaertner JC, Bertrand JA, Relini G, Papaconstantinou C, Mazouni N, De Sola LG, Durbec JP, Jukic-Peladic S, Souplet A (2007) Spatial pattern in species richness of demersal fish assemblages on the continental shelf of the northern Mediterranean Sea: a multiscale analysis. *Marine Ecology Progress Series* 341:191-203
- Galil BS (2007) Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin* 55:314-322
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman & Hall, London
- Gaston KJ (2003) *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford: 266 pp
- Gaudant J (2002) La crise messinienne et ses effets sur l'ichthyofaune néogène de la Méditerranée : le témoignage des squelettes en connexion de poissons téléostéens. *Geodiversitas* 24:691-710
- Genner JM, Sims D, Wearmouth VJ, Southall EJ, Southward AJ, Henderson PA, Hawkins SJ (2004) Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proceedings of the Royal Society of London* 271:655-661
- George CJ, Athanassiou VA, Boulos I (1964) The fishes of the coastal waters of Lebanon. *Miscellaneous Papers in the Natural Sciences, The American University of Beirut* 4:1-24
- George CJ, Athanassiou V (1967) A two year study of the fishes appearing in the seine fishery of St George Bay, Lebanon. *Annali Del Museo Civico Di Storia Naturale de Genova* 76:237-294
- Gokoglu M, Bodur T, Gulyavuz H (2002) The first record of the bluespotted cornetfish (*Fistularia commersonii* Ruppell, 1835) (fam : Fistulariidae) along the Turkish Mediterranean coast. *Israel Journal of Zoology* 48:252-254
- Gokoglu M, Bodur T, Kaya Y (2003) First record of the Red Sea bannerfish (*Heniochus intermedius* Steindachner, 1893) from the Mediterranean Sea. *Israel Journal of Zoology* 49:324-325

- Gokoglu M, Bodur T, Kaya Y (2004) First records of *Hippocampus fuscus* and *Syngnathus rostellatus* (Osteichthyes : Syngnathidae) from the Anatolian coast (Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84:1093-1094
- Golani D (1987) The Red Sea pufferfish, *Torquigener flavimaculosus* Hardy and Randall 1983, a new Suez Canal migrant to the eastern Mediterranean (Pisces: Tetraodontidae). *Senckenbergiana Maritima* 19:339-343
- Golani D (1992) *Rhabdosargus haffara* (Forsskal, 1775) and *Sphyraena flavicauda* Ruppell, 1833 - New Red Sea Immigrants in the Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 40:139-140
- Golani D (1993) Trophic adaptation of Red-Sea fishes to the Eastern Mediterranean environment - Review and new Data. *Israel Journal of Zoology* 39:391-402
- Golani D (1996) The marine ichthyofauna of the eastern levant - History, inventory, and characterization. *Israel Journal of Zoology* 42:15-55
- Golani D (2000) First record of the bluespotted cornetfish from the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 56:1545-1547
- Golani D (2002) The Indo-Pacific striped eel catfish, *Plotosus lineatus* (Thunberg, 1787), (Osteichthyes : Siluriformes) a new record from the Mediterranean. *Scientia Marina* 66:321-323
- Golani D (2005) Checklist of the Mediterranean fishes of Israel. *Zootaxa* 947:3-90
- Golani D (2006) The Indian scad (*Decapterus russelli*), (Osteichthyes: Carangidae) a new Indo-Pacific fish invader of the eastern Mediterranean. *Scientia Marina* 70:603-605
- Golani D, Ben Tuvia A (1982) First records of the Indo-Pacific daggertooth Pike-conger, *Muraenesox cinereus*, in the eastern Mediterranean and in the Gulf of Elat (Gulf of Aqaba). *Israel Journal of Zoology* 31:54-57
- Golani D, Ben Tuvia A (1986) New records of fishes from the Mediterranean coast of Israel including Red Sea immigrants. *Cybium* 10:285-291
- Golani D, Ben Tuvia A (1990) Two Red Sea flatheads (Platycephalidae) immigrants in the Mediterranean. *Cybium* 14:57-61
- Golani D, Sonin O (1992) New Records of the Red-Sea Fishes, *Pterois miles* (Scorpaenidae) and *Pteragogus pelycus* (Labridae) from the Eastern Mediterranean-Sea. *Japanese Journal of Ichthyology* 39:167-169

- Golani D, Sonin O (1996) The occurrence of the tropical west African marine fishes *Acanthurus monroviae* (Acanthuridae) and *Arius parkii* (Ariidae) in the Levant. *Aquatic Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 2:1-3
- Golani D, Fine M (2002) On the occurrence of *Hippocampus fuscus* in the eastern Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 60:764-766
- Golani D, Orsi Relini L, Massuti E, Quignard JP (2002) The CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean, Vol 1, Monaco
- Golani D, Sonin O (2006) The Japanese threadfin bream *Nemipterus japonicus*, a new Indo-Pacific fish in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 68:940-943
- Goren M, Galil B (1989) *Petroscirtes ancylodon*, first Lessepsian migrant Blenny in the Eastern Mediterranean. *Israel Journal of Zoology* 36:125-128
- Goren M, Dor M (1994) An updated checklist of the fishes of the Red Sea—CLOFRES II. Israel Academy for Sciences and Humanities, Jerusalem
- Goren M, Galil BS (1998) First record of the Indo-Pacific coral reef fish *Abudefduf vaigiensis* (Quoy & Gaimard, 1825) in the Levant. *Israel Journal of Zoology* 44:57-59
- Goren M, Aronov A (2002) First record of the Indo-Pacific parrot fish *Scarus ghobban* in the Eastern Mediterranean. *Cybium* 26:239-240
- Goren M, Galil BS (2005) A review of changes in the fish assemblages of Levantine inland and marine ecosystems following the introduction of non-native fishes. *Journal of Applied Ichthyology* 21:364-370
- Graham CH, Ferrier S, Huettman F, Moritz C, Peterson AT (2004) New developments in museum based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 19:497-503
- Graham CH, Elith J, Hijmans RJ, Guisan A, Peterson AT, Loiselle BA, Group TNPSDW (2008) The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45:239-247
- Gray JS (2002) Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series* 244:285-297
- Grinnell J (1917) The niche relationship of the California thrasher. *Auk* 34:427-233
- Gritti ES, Smith B, Sykes MT (2006) Vulnerability of Mediterranean Basin ecosystem to climate change and invasion by exotic plant species. *Journal of Biogeography* 33:145-157

- Grytnes JA, Vetaas OR (2002) Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist* 159:294-304
- Guisan A, Weiss SB, Weiss AD (1999) GLM versus CCA spatial modelling of plant species distribution. *Plant Ecology* 143:107-122
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186
- Guisan A, Edwards J, Thomas C, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157:89-100
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009
- Guisan A, Zimmermann NE, Elith J, Graham CH, Phillips S, Peterson AT (2007) What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* 77:615-630
- Haas G, Steinitz H (1947) Erythrean Fishes on the Mediterranean Coast of Palestine. *Nature* 160:28-28
- Hamad N, Millot C, Taupier Letage I (2005) A new hypothesis about the surface circulation in the eastern basin of the Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography* 66:287-298
- Harmelin Vivien ML, Bitar G, Harmelin JG, Monestiez P (2005) The littoral fish community of the Lebanese rocky coast (eastern Mediterranean Sea) with emphasis on Red Sea immigrants. *Biological Invasions* 7:625-637
- Hassan M, Harmelin-Vivien M, Bonhomme F (2003) Lessepsian invasion without bottleneck: example of two rabbitfish species (*Siganus rivulatus* and *Siganus luridus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 291:219-232
- Hastie T, Buja A, Tibshirani R (1995) Penalized discriminant analysis. *The Annals of Statistics* 23:73-102
- Hawkins BA, Diniz Filho JAF (2002) The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology & Biogeography* 11:419-426
- Hawkins BA, Diniz Filho JAF, Soeller AA (2005) Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography* 32:1035-1042
- Heads M (2005) Towards a panbiogeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society* 84:675-723

- Heikkinen RK, Luoto M, Araujo MB, Virkkala R, Wilfried T, Sykes MT (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30:751-777
- Henderson PA (2007) Discrete and continuous change in the fish community of the Bristol Channel in response to climate change. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:589-598
- Hengeveld R (1989) *Dynamics of biological invasions*, London
- Hickling R, Roy DB, Hill JK, Thomas CD (2005) A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology* 11:502-506
- Hiddink JG, Hofstede R (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology* 14:453-460
- Hijmans RJ, Graham CH (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12:2272-2281
- Hill DK, Magnuson JJ (1990) Potential effects of global climate warming on the growth and prey consumption of Great Lakes fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 119:265-275
- Hirzel AH, Le Lay G (2008) Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45:1372-1381
- Hornell J (1935) *Report on the Fisheries of Palestine*. Government of Palestine. Crown Agent for the Colonies, London :106pp
- Huang C, Townshend JRG (2003) A stepwise regression tree for nonlinear approximation: applications to estimating subpixel land cover. *International Journal of Remote Sensing* 24:75-90
- Huettmann F (2005) Databases and science-based management in the context of wildlife and habitat: towards a certified ISO standard for objective decision-making for the global community by using the internet. *Journal of Wildlife Management* 69:466-472
- Hughes TP, Bellwood DR, Connolly SR (2002) Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. *Ecology Letters* 5:775-784
- Huntley B (1991) How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for the plant communities. *Journal of Botany* 67:15-22
- Huntley B, Green RE, Collingham YC, Hill JK, Willis SG, Bartlein PJ, Cramer W, Hagemeyer WJM, Thomas CD (2004) The performance of models relating species geographical distributions to climate is independent of trophic level *Ecology Letters* 7:417-426

- Huston MA (1999) Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86:393-401
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Populations studies: animal ecology and demography*. Cold Springs Harbor Symposium on Quantitative Biology 22:415-427
- Ibarz A, Beltran M, Fernandez Borrás J, Gallardo MA, Sanchez J, Blasco J (2007) Alterations in lipid metabolism and use of energy depots of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) at low temperatures. *Aquaculture* 262:470-480
- Iguchi K, Matsuura K, McNyset KM, Peterson AT, Scachetti-Pereira R, Powers K, Vieglais D, Wiley EO, Yodo T (2004) Predicting invasions of basses in Japan. *Transactions of the American Fisheries Society* 133:845-854
- IPCC (2007) The Physical Science Basis Summary for Policymakers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change :18pp
- IUCN (2001) IUCN Red List Categories and Criteria, Version 3.1. IUCN Species Survival Commission, IUCN, Gland and Cambridge :32pp
- Ives AR, Zhu J (2006) Statistics for correlated data: phylogenies, space and time. *Ecological Applications* 16:20-32
- Jetz W, Rahbek C (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences USA* 98:5661-5666
- Karachle PK, Triantaphyllidis C, Stergiou KI (2004) Bluespotted cornetfish, *Fistularia commersonii* Rüppell, 1868: a Lessepsian sprinter. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 34:103-108
- Karrer C (1987) Occurrence of the Barrelfish, *Hyperoglyphe percoformis* (Teleostei, Perciformes, Stromateoidei) in the Mediterranean Sea and off Portugal. *Cybium* 10:77-83
- Kendall VJ, Haedrich RL (2006) Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. *Deep Sea Research* 53:506-515
- Kerr JT, Vincent R, Currie DJ (1998) Determinants of Lepidoptera richness in North America. *EcoScience* 5:448-453
- Kerr JT, Southwood TRE, Cihlar J (2001) Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences USA* 98:11365-11370
- Kerr JT, Perring M, Currie DJ (2006) The missing Madagascan mid-domain effect. *Ecology Letters* 9:149-159

- Kinzig AP, Pacala SW, Tilman D (2002) The functional Consequences of biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions. Princeton University Press
- Kissling WD, Carl G (2008) Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology & Biogeography* 17:59-71
- Kluza D, McNyset KM (2005) Ecological niche modeling of aquatic invasive species. *Aquatic Invaders* 16:1-7
- Koenig WD (1999) Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution* 14:22-25
- Koleff P, Gaston KJ (2001) Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography* 24:341-351
- Kosswig C (1950) Erythraische Fische im Mittelmeer und an der Grenze der Ägais. *Syllogomena Biologica Festschrift Kleinschmidt Leipzig: Akademie Verlag*: 203-212
- Ktari Chakroun F, Boualal M (1971) Capture de *Siganus luridus* (Rüppell) dans le Golfe de Tunis. *Bulletin de l'Institut National Scientifique et Technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô* 2:49-52
- Ktari F, Ktari MH (1974) Présence dans le Golfe de Gabès de *Siganus luridus* (Rüppell, 1829) et de *Siganus rivulatus* (Forsskal, 1775) (Poissons, Siganidae) parasités par *Pseudohaliotrematodides polymorphus*. *Bulletin de l'Institut National Scientifique et Technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô* 3:95-98
- Kuhn I (2007) Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Diversity and Distributions* 13:66-69
- La Morgia V, Bona F, Badino G (2008) Bayesian modelling procedures for the evaluation of changes in wildlife habitat suitability: a case study of roe deer in the Italian Alps. *Journal of Applied Ecology* 45:863-872
- Lacombe H, Tchernia P (1972) Caractères hydrologiques et circulation des eaux en Méditerranée. In: *The Mediterranean Sea*, D J Stanley ed, Dowden Hutchinson and Ross, Strousberg :25-36
- Lande R (1993) Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* 142:911-927
- Landis JR, Koch GC (1977) The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* 33:159-174
- Lantz CA, Nebenzahl E (1996) The behavior and interpretation of the Kappa statistic: resolution of two paradoxes. *Journal of Clinical Epidemiology* 49:431-436

- Lawler JJ, White DS, Neilson RP, Blaustein AR (2006) Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Global Change Biology* 12:1568-1584
- Leathwick JR, Elith J, 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
- Lees DC, Kremen C, Andriamampianina L (1999) A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:529-584
- Legendre P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659-1673
- Leis JM (1991) The pelagic phase of coral reef fishes: larval biology of coral reef fishes. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego: 183-230
- Libralato S, Pastres R, Pranovi F, Raicevich S, Granzotto A, Giovanardi O, Torricelli P (2002) Comparison between the energy flow networks of two habitat in the Venice lagoon. *Marine Ecology PSZN* 23:228-236
- Lissner H (1949) Sardine fishing in Israel. Sea fisheries Research Station, Scientific Technical Information 2:1-25
- Lloret J, Ratz HJ (2000) Condition of cod (*Gadus morhua*) off Greenland during 1982-98. *Fisheries Research* 48:79-86
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models *Global Ecology and Biogeography* 17:145-151
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:223-228
- Lourie A, Ben Tuvia A (1970) Two Red Sea fishes, *Pelates quadrilineatus* (Bloch) and *Crenidens crenidens* (Forsskal) in Eastern Mediterranean. *Israel Journal of Zoology* 19:203-207
- Lozano Rey L (1947) Peces Ganoideos y fisostomos. *Memorias De La Real Academia De Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales De Madrid Serie De Ciencias Naturales* 11:839
- Lozano Rey L (1960) Peces Fisoclistos, Tercera Parte, Subseries Torácicos (Órdenes Equeneiformes y Gobiformes), Pediculados y Asimétricos. *Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid* 14:1-613
- Mabile S, Piante C (2005) Répertoire global des aires marines protégées en Méditerranée :134pp

- Mac Kinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 13:344-349
- Mace GM, Lande R (1991) Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* 5:148-157
- Madec G, Delecluse P, Imbard M, Levy C (1998) OPA 8.1, Ocean general circulation model, reference manual. IPSL/LODYC, France, Note du Pôle de modélisation :11
- Mahon R, Smith RW (1989) Demersal fish assemblages on the Scotian shelf, northwest atlantic: spatial distribution and persistence. *Canadian Journal of Aquatic Fisheries Sciences* 46:134-152
- Mandrak NE (1989) Potential invasion of the Great-Lakes by fish species associated with climatic warming. *Journal of Great Lakes Research* 15:306-316
- Manel S, Dias JM, Buckton ST, Ormero J (1999) Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds. *Journal of Applied Ecology* 36:734-747
- Maravelias CD, Haralabous J, Papaconstantinou C (2003) Predicting demersal fish species distributions in the Mediterranean Sea using artificial neural networks. *Marine Ecology Progress Series* 255:249-258
- Maravelias CD, Tsitsika V, Papaconstantinou C (2007a) Evidence of Morocco dentex (*Dentex maroccanus*) distribution in the NE Mediterranean and relationships with environmental factors determined by Generalized Additive Modelling. *Fisheries Oceanography* 16:294-302
- Maravelias CD, Tsitsika V, Papaconstantinou C (2007b) Environmental influences on the spatial distribution of European hake (*Merluccius merluccius*) and red mullet (*Mullus barbatus*) in the Mediterranean. *Ecological Research* 22:678-685
- Maravelias CD, Tsitsika V, Papaconstantinou C (2007c) Seasonal dynamics, environmental preferences and habitat selection of John Dory (*Zeus faber*). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72:703-710
- Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2008) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* DOI 10.1111/j.1472-4642.2008.00491.x
- Marullo S, Santoleri R, Guarracino M, Buongiorno Nardelli B, Artale V (2007) Sea surface temperature trends in the Mediterranean Sea: from interannual to decadal variations. *Geophysical Research Abstracts* 9:1-2

- Massuti E, Stefanescu C (1993) First record of *Seriola fasciata* (Bloch, 1793) (Osteichthyes, Carangidae) in the Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 42:143-144
- Massuti E, Reina-Hervas JA, Lloris D, De Sola LG (2002) First record of *Solea (Microchirus) boscanion* (Osteichthyes: Soleidae) in the Mediterranean Sea, with data on other sympatric soleid species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82:907-911
- Matallanas J (1984) A new species for the Mediterranean and Spanish ichthyofauna : *Dicologoglossa hexophthalama* (Bennett, 1831) (Pisces Soleidae) from catalan waters. *Cybiurn* 8:95-96
- Matallanas J (1985) First record of the North-Atlantic Morid fish, *Laemonema latifrons* Holt and Byrne, 1908, in the Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 26:289-290
- Matérn B (1960) Spatial Variation. Technical report, Statens Skogsforsninginstitut, Stockholm 49
- Maurin C (1962) Etude des fonds chalutables de la Méditerranée occidentale. (Ecologie et Pêche). Résultats des campagnes des navires océanographiques "Président-Théodore-Tissier" 1957 et 1960 et "Thalassa" 1960 et 1961. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 26:163-218
- Mazhar FM (1982) The Elasmobranchs of the Mediterranean : three Torpedos. *Bulletin of the Institute of Oceanography and Fisheries* 2:109-135
- McArthur RH, Wilson ED (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ
- McCain CM (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31:19-31
- McFarlane G, King JR, Beamish RJ (2000) Have there been recent changes in climate? Ask the fish. *Progress in Oceanography* 47:147-169
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178-185
- McPherson JM, Jetz W, Rogers DJ (2004) The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? *Journal of Applied Ecology* 41:811-823
- Meador MR, Goldstein RM (2003) Assessing water quality at large geographic scales: relations among land use, water physicochemistry, riparian condition, and fish community structure. *Environmental Management* 31:504-517

- Menendez R, Megias AG, Hill JK, Braschler B, Willis SG, Collingham Y, Fox R, Roy DB, Thomas CD (2006) Species richness changes lag behind climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:1465-1470
- Menge BA (2000) Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250:257-289
- Meynard CN, Quinn JF (2007) Predicting species distributions: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography* 34:1455-1469
- Miller PJ, Fouada MM (1986) Notes on the biology of a Red Sea goby *Silhouetta aegyptia* (Chabanaud, 1933) (Teleostei: Gobiidae). *Cybium* 10:395-409
- Millot C (1987) Circulation in the Western Mediterranean sea. *Oceanologia Acta* 10:143-149
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, Willig MR, Dodson SI, Gough L (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381-2396
- Mohseni O, Stefan HG, Eaton JG (2003) Global warming and potential changes in fish habitat in U.S. streams. *Climatic Change* 59:389-409
- Moreno JA (1987) Tiburones del genero *Carcharhinus* del Atlantico Oriental y Mediterraneo Occidental. Ministerio de Agricultura y Pesca, Secretaria General Tecnica, Madrid :205
- Moreno JA, Hoyos A (1983) Première capture en eaux espagnoles et en Méditerranée de *Carcharhinus altimus* (S. Springer, 1950). *Cybium* 71:65-70
- Mouillot D, Culioli J, Pelletier D, Tomasini JA (2008) Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation* 141:1569-1580
- Mouneimne N (1977) Liste des poissons de la côte du Liban (Méditerranée orientale). *Cybium* 1:37-66
- Mouneimne N (1979) Poissons nouveaux pour les côtes Libanaises. *Cybium* 6:105-110
- Moutin T, Raimbault P (2002) Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise). *Journal of Marine Systems* 33:273-288
- Munoz Chapuli R, Ramos F, Garcia Garrido CM (1984) *Squalus megalops* (McLeay, 1882) en el Mediterraneo. Notas sobre su diagnosis, sistematica y distribucion. *Bull Soc Cat Ictio Herp* 9:16-21

- Munoz Chapuli R, Perz Ortega A (1985) Resurrection of *Galeus atlanticus* (Vaillant, 1888) as a valid species from the NE Atlantic Ocean and the Mediterranean. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 4:219-233
- Murawski SA (1993) Climate change and marine fish distributions: forecasting from historical analogy. *Transactions of the American Fisheries Society* 122:647-658
- Myers RH, Montgomery DC, Vining GG (2002) *Generalized Linear Models with Applications in Engineering and the Sciences*. John Wiley & Sons: New York
- Nielsen JN (1912) Hydrography of the Mediterranean and adjacent waters. Report of the Danish Oceanographic Expedition 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent waters 1:77-192
- Nielsen SE, Johnson CJ, Heard DC, Boyce MS (2005) Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history. *Ecography* 28:197-208
- Norman JR (1927) Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal. *Transaction of the Zoological Society, London* 22:375-389
- Olden JD, Jackson DA (2002) A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater Biology* 47:1976-1995
- Olden JD, Poff NL, Bestgen KRL (2006) Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River basin. *Ecological Monographs* 76:25-40
- Oliver P (1981) Sobre la aparición de algunos peces raros en las Islas Baleares. *Bollettin de Instituto Espanol de Oceanografía* 6:59-64
- Orsi Relini L (2002) Occurrence of the South American fish *Pinguipes brasilianus* in the Mediterranean. *Cybium* 26:147-149
- Orsi Relini L, Costa MR (1986) Cattura di un Marlin a Camogli: segnalazione di *Makaira indica* (Civier, 1832) (Osteichthyes, Istiophoridae) nel Mediterraneo. *Doriana* 6:1-4
- Orsi Relini L, Palandri G, Garibaldi F, Gavagnin PF (1995) First record of *Beryx splendens* (Osteichthyes, Berycidae) in the Mediterranean. *Cybium* 19:317-319
- Ovchinnikov IM (1966) Circulation in the surface and Intermediate Layers of the Mediterranean. *Oceanology* 6:48-59
- Oviatt C (2004) The changing ecology of temperate coastal waters during a warming trend. *Estuaries* 27:895-904
- Pais A, Merella P, Follesa MC, Garippa G (2007) Westward range expansion of the Lessepsian migrant *Fistularia commersonii* (Fistulariidae) in the Mediterranean Sea, with notes on its parasites. *Journal of Fish Biology* 70:269-277

- Parenti P, Bressi N (2001) First record of the orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides* (Perciformes : Serranidae) in the northern Adriatic Sea. *Cybium* 25:281-284
- Parin NV (1967) Review of the marine Belonidae of the western Pacific and Indian Ocean. *Trudy Instituta Okeanologii* 84:3-83
- Parmesan C (1996) Climate and species range. *Nature* 382:765-766
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hillk JK, Thomas CD, Descimon H, Huntleyk B, KailaI L, KullbergI J, Tammaru T, Tennent WJ, Thomas JA, Warren M (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579-583
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42
- Pastore M, Tortonese E (1985) Prima segnalazione in Mediterraneo dello squalo *Rhizoprionodon acutus* (Rüppell). *Thalassia Salentina* 14:11-15
- Pearce JL, Boyce MS (2006) Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43:405-412
- Pearson RG, Thuiller W, Araujo MB, Martinez-Meyer E, Brotons L, McClean C, Miles L, Segurado P, Dawson TP, Lees DC (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33:1704-1711
- Perlmutter A (1956) Sea fisheries. Report No. 13, Report to the Government of Israel, Technical Assistance Program USOM Agricultural Report
- Perrings C (2002) Biological invasions in aquatic systems: the economic problem. *Bulletin of Marine Science* 70:541-542
- Perry RI, Smith SJ (1994) Identifying habitat associations of marine fishes using survey data: an application to the northwest Atlantic. *Canadian Journal of Aquatic Fisheries Sciences* 51:589-602
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912-1915
- Peters RH (1983) *The ecological implications of body size*. University Press, Cambridge, United Kingdom
- Peterson AT, Vieglais DA (2001) Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *Bioscience* 51:363-371

- Peterson AT, Stockwell DRB, Kluza DA (2002) Distributional prediction based on ecological niche modeling of primary occurrence data. In: Scott, JM et al ed Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale Washington, D.C. Island Press :617-623
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259
- Pickett STA, Bazzaz FA (1978) Organization of an Assemblage of Early Successional Species on a Soil Moisture Gradient. *Ecology* 59:1248-1255
- Pineda J, Caswell H (1998) Bathymetric species diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep-Sea Research* 45:83-101
- Pinto de la Rosa FJ (1994) Tiburones del mar de Alboran. Servicio publicaciones Centro de Ediciones de la Diputacion de Málaga (CEDMA)
- Pittman SJ, Christensen JD, Caldow C, Menza C, Monaco ME (2007) Predictive mapping of fish species richness across shallow-water seascapes in the Caribbean. *Ecological modelling* 204:9-21
- Pizzicori P, Castriota L, Marino G, Andaloro F (2000) *Seriola carpenteri*: a new immigrant in the Mediterranean from the Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* 57:1335-1338
- Planque B, Bellier E, Lazure P (2007) Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography* 16:1-16
- Pont D, Hugueny B, Oberdorff T (2005) Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:163-173
- Pulliam HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349-361
- Pyke CR, Andelman SJ, Midgley G (2005) Identifying priority areas for bioclimatic representation under climate change: a case study for Proteaceae in the Cape Floristic Region, South Africa. *Biological Conservation* 125:1-9
- Quignard JP, Raibault A (1993) Ichthyofauna of the Languedocian coast (Gulf of Lion), faunistic and demographic modifications. *Vie et Milieu* 43:191-195
- Quignard JP, Tomasini JA (2000) Mediterranean fish biodiversity. *Biologia Marina Mediterranea* 7:1-66
- R Development Core Team (2007) R: a language and environment for statistical computing. The R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0. URL www.R-project.org

- Ragonese S, Giusto GB (1997) *Chaunax pictus* Lowe 1846 - first record of the family Chaunacidae in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 51:1063-1065
- Rahbek C, Graves GR (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98:4534-4539
- Rahel FJ, Hubert WA (1991) Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain - Great Plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *Transactions of the American Fisheries Society* 120:319-332
- Rangel TFLVB, Diniz Filho JAF (2004) Worldwide patterns in species richness of falconiformes: analytical null models, geometric constraints and the Mid-Domain-Effect. *Brazilian Journal of Biology* 64:299-308
- Rangel TFLVB, Diniz Filho JAF, Bini LM (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography *Global Ecology & Biogeography* 15:321-327
- Ratz HJ, Lloret J (2005) Long-term variability of growth and recruitment of cod (*Gadus morhua*) off Greenland. *ICES Journal of Marine Science* 62:1310-1321
- Reid PC, Borges MF, Svendsen E (2001) A regime shift in the North Sea circa 1998 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fisheries Research* 50:163-171
- Reina Hervas J (1987) Analisis de la ictiofauna infralitoral en el sureste español (Mediterráneo Occidental). *Cahiers De Biologie Marine* 28:73-89
- Reina Hervas JA, Munoz Chápuli R, Blasco M (1981-1982) Presencia de teleósteos atlánticos en el Mediterráneo occidental. *Monografias y Trabajos de Zoologia* 3-4:49-56
- Reina Hervas JA, Raso JEG, Manjon-Cabeza ME (2004) First record of *Sphoeroides spengleri* (Osteichthyes : Tetraodontidae) in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84:1089-1090
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15
- Risso A (1810) *Ichthyologie de Nice*. F. Schoell, Paris
- Roberts CM, McClean CJ, Veron JEN, Hawkins JP, Allen GR, McAllister DE, Mittermeier CG, Schueler FW, Spalding M, Wells F, Vynne C, Werner TB (2002) Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295:1280-1284

- Roemer GW, Donlan CJ, Courchamp F (2002) Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:791-796
- Romdal TS, Colwell RK, Rahbek C (2005) The influence of band sum area, domain extent and range sizes on the latitudinal Mid-Domain-Effect. *Ecology* 86:235-244
- Rouchy JM, Caruso A (2006) The Messinian salinity crisis in the Mediterranean basin: A reassessment of the data and an integrated scenario. *Sedimentary Geology* 188-189:35-67
- Rouget M, Richardson DM, Nel JL, Le Maitre DC, Egoh B, Mgidi T (2004) Mapping the potential ranges of major plant invaders in South Africa, Lesotho and Swaziland using climatic suitability. *Diversity and Distributions* 10:475-484
- Ruesink JL (2005) Global Analysis of Factors Affecting the Outcome of Freshwater Fish Introductions. *Conservation Biology* 19:1883-1893
- Sabates A, Demestre M, Sanchez P (1990) Revision of the family Ammodytidae (Perciformes) in the Mediterranean with the first record of *Gymmnammodytes semisquamatus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70:493-504
- Sabates A, Martin P, Plloret J, Raya V (2006) Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, *Sardinella aurita*, in the western Mediterranean. *Global Change Biology* 12:2209-2219
- Salat J, Pascual J (2002) The oceanographic and meteorological station at l'Estartit (NW Mediterranean). Tracking long-term hydrological change in the Mediterranean Sea. *CIESM Workshop Series* 16:29-32
- Sanchez Cordero V (2001) Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 10:63-76
- Sanders N (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry and Rapoport's rule. *Ecography* 25:25-32
- Sanzo L (1930) Plectognathi. Ricerche biologiche su materiali raccolti dal Prof. L. Sanzo nella Campagna Idrografica nel Mar Rosso della J.N. Ammiraglio Magnaghi 1923-1924. *Memoria Comitato Talassografico Italiano* 167:1-111
- Sarle WS (1995) Stopped Training and Other Remedies for overfitting. *Proceedings of the 27th Symposium on the Interface of Computing Science and Statistics* :352-360
- Savage VM, Gillooly JF, Brown JH, West GB, Charnov E (2004) Effects of body size and temperature on population size. *American Naturalist* 163:429-441

- Sax DF, Gaines SD, Brown JH (2002) Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *The American Naturalist* 160:766-783
- Segurado P, Araujo MB (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31:1555-1568
- Shackell NL, Frank K, Petrie B, Brickman D, Shore J (1999) Dispersal of early life stage haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) as inferred from the spatial distribution and variability in length-at-age of juveniles. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:2350-2361
- Shanks AL, Grantham BA, Carr MH (2003) Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications* 13:159-169
- Silva T, Reino LM, Borralho R (2002) A model for range expansion of an introduced species: the common waxbill *Estrilda astrildin* Portugal. *Diversity and Distributions* 8:319-326
- Smith MD, Knapp AK (2001) Size of the local species pool determines invisibility of a C-4 dominated grassland. *Oikos* 92:55-61
- Smith SA, Bell G, Bermingham E (2004) Cross-Cordillera exchange mediated by the Panama Canal increased the species richness of local freshwater fish assemblages. *Proceedings of the Royal Society of London* 271:1889-1896
- Soberon J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115-1123
- Soberon JM, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10
- Somot S, Sevault F, Déqué M (2006) Transient climate change scenario simulation of the Mediterranean Sea for the twenty-first century using a high-resolution ocean circulation model. *Climate Dynamics* 27:851-879
- Sonin O, Spanier E, Levi D, Patti B, Rizzo P, Andreoli MG (2007) Nanism (dwarfism) in fish: a comparison between red mullet *Mullus barbatus* from the southeastern and the central Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 343:221-228
- Spanier E (2000) Changes in the ichthyofauna of an artificial reef in the southeastern Mediterranean in one decade. *Scientia Marina* 64:279-284
- Spanier E, Goren M (1988) An Indo-Pacific Trunkfish *Tetrosomus gibbosus* (Linnaeus) - First record of the Family Ostracionidae in the Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 32:797-798

- Spicer IJ (1931) Fisheries. In: Report of the Department of Agriculture and Forests for the years 1927-30 Printing Office, Russian Building, Jerusalem :159-160
- Srinivasan UT, Dunne JA, Harte J, Martinez ND (2007) Response of complex food webs to realistic extinction sequences. *Ecology* 88:671-682
- Srivastava DS, Lawton JH (1998) Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities. *American Naturalist* 152:510-529
- Stefanni S, Mazzoldi C (1999) The presence of Couch's goby in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 54:1128-1131
- Steinitz W (1927) Beiträge zur Kenntnis der Küstenfauna Palästinas. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 8:311-353
- Stephens JS, Hose JH, Love MS (1988) Fish assemblages as indicators of environmental change in nearshore environment. In: *Marine Organisms as Indicators* (eds Soule DF, Keppel GS) Springer, New York :91-103
- Stockwell DRB, Peterson AT (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148:1-13
- Storch D, Davies RG, Zajicek S, Orme CDL, Olson V, Thomas GH, Ding TS, Rasmussen PC, Ridgely RS, Bennett PM, Blackburn TM, Owens IPF, Gaston KJ (2006) Energy, range dynamics and global species richness patterns: reconciling mid-domain effects and environmental determinants of avian diversity. *Ecology Letters* 9:1308-1320
- Strauss SY, Webb CO, Salamin N (2006) Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:5841-5845
- Streftaris N, Zenetos A, Papathanassiou E (2005) Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. In: *Oceanography and Marine Biology - an Annual Review* 43:419-453
- Swets KA (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240:1285-1293
- Taviani M (2002) The Mediterranean benthos from late Miocene up to present: ten million years of dramatic climatic and geologic vicissitudes. *Biologia Marina Mediterranea* 9:445-463
- Tellez-Valdes O, Davila-Aranda P (2003) Protected areas and climate change: a case study of the Cacti in the Tehuacan - Cuicatlan Biosphere Reserve, Mexico. *Conservation Biology* 17:846-853

- Termansen M, McClean CJ, Preston CD (2006) The use of genetic algorithms and Bayesian classification to model species distributions. *Ecological modelling* 192:410-424
- The International Canal Monuments List (1996) Report of the International Committee for the Conservation of the Industrial Heritage. www.icomos.org/studies/canals-toc.htm
- Theocharis A, Georgopoulos D, Lascaratos A, Nittis K (1993) Water masses and circulation in the central region of the Eastern Mediterranean (E. Ionian, S. Aegean and NW Levantine). *Deep-Sea Research* 40:1121-1142
- Thomas CD, Lennon JJ (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399:213
- Thomas CD, Bodsworth EJ, Wilson RJ, Simmons AD, Davies ZG, Musche M, Conradt L (2001) Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411:577-581
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes S, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson T, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148
- Thresher RE, Proctor CH, Gunn JS, Harrowfield IR (1994) An evaluation of electron probe microanalysis of otoliths for stock delineation and identification of nursery areas in a southern temperate groundfish, *Nemadactylus macropterus* (Cheilodactylidae). *Fishery Bulletin* 92:817-840
- Thuiller W (2003a) BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9:1353-1362
- Thuiller W (2003b) Impact des changements globaux sur la biodiversité en Europe : projections et incertitudes. Thèse de l'Université Montpellier 2:344pp
- Thuiller W (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* 10:2020-2027
- Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T (2004) Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 Leucadendron taxa *Ecology* 85:1688-1699
- Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB (2005) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change *Global Ecology and Biogeography* 14:347-357
- Thuiller W, Midgley G, Hughes S, Bomhard B, Drew G, Rutherford MC, Woodward FI (2006a) Endemic species and ecosystem sensitivity to climate change in Namibia *Global Change Biology* 12:759-776

- Thuiller W, Midgley GF, Rouget M, Cowling RM (2006b) Predicting patterns of plant species richness in megadiverse South Africa. *Ecography* 29:733-744
- Thuiller W, Lafourcade B, Araujo MB (2008) Modelling Manual for BIOMOD :56 pp
- Tillier JE (1902) Le Canal de Suez et sa faune ichthyologique. *Mémoires de la Société zoologique de France* 15:279-318
- Tonn WM, Magnuson JJ, Rask M, Toivonen J (1990) Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *American Naturalist* 136:345-375
- Torchio M (1963) Accertata presenza di un rappresentante della famiglia Diodontidae in Mediterraneo. *Atti della Società Italiana della Scienze Naturali* 102:277-281
- Torchio M (1969) Minacce per l'ittiofauna Mediterranea: le forme esotiche. *Atti della Società Italiana della Scienze Naturali* 109:91-96
- Torcu H, Mater S (2000) Lessepsian fishes spreading along the coasts of the Mediterranean and the southern Aegean Sea of Turkey. *Turkish Journal of Zoology* 24:139-148
- Tortonese E (1984) Mediterranean fishes present in the Red Sea: pan-oceanic and anti-Lessepsian species. *Cybius* 8:99-102
- Turley CM, Bianchi M, Christaki U, Conan P, Harris JRW, Psarra S, Ruddy G, Stott ED, Tselepidis A, Van Wambeke F (2000) Relationship between primary producers and bacteria in an oligotrophic sea - the Mediterranean and biogeochemical implications. *Marine Ecology Progress Series* 193:11-18
- Villegger S, Mason N, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-22301
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg I O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395
- Warner RR, Chesson PL (1985) Coexistence mediated by recruitment fluctuations - A field guide to the storage effect. *American Naturalist* 125:769-787
- Webb JT, Gaston KJ (2003) On the heritability of geographic range sizes. *American Naturalist* 161:553-566
- Whitehead PJP (1963) A revision of the recent round herrings (Pisces: Dussumieriidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 10:305-380

- Whitehead PJP, Bauchot L, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (1986) Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. UNESCO, Paris Vol 1,2,3
- Whittaker RJ, Araujo MB, Jepson P, Ladle R, Watson JE, Willis KJ (2005) Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11:3-23
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 36:519-539
- Wiley EO, McNyset KM, Peterson AT, Robins CR, Stewart AM (2003) Niche modeling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. *Oceanography* 16:120-127
- Williams SE, Bolitho EE, Fox S (2003) Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society of London* 270:1887-1892
- Willig MR, Lyons SK (1998) An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos* 81:93-98
- Willis KJ, Whittaker RJ (2002) Species diversity-scale matters. *Science* 295:1245-1248
- Wilson RJ, Thomas CD, Fox R, Roy DB, Kunin WE (2004) Spatial patterns in species distributions reveal biodiversity change. *Nature* 432:393-396
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A, Group NPSDW (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763-773
- Wolf CM, Garland T, Griffith B (1998) Predictors of avian and mammalian translocation success: reanalysis with phylogenetically independent contrasts. *Biology Conservation* 86:243-255
- Zachariou Mamalingua H (1999) The occurrence of the Atlantic fish *Gaidropsarus granti*. *Annali Del Museo de Goulandris* 10:261-266
- Zaniewski AE, Lehmann A, Overton JMC (2002) Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological modelling* 157:261-280
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey :929 pp
- Zibrowius H (2002) Assessing scale and impact of ship-transported alien fauna in the Mediterranean? In CIESM (2002) *Alien marine organisms introduced by ships in the Mediterranean and Black seas CIESM Workshop, Monographs* 20:63-68

Annexes

Annexe A

Manuscrit A

BEN RAIS LASRAM F., GUILHAUMON F. & MOUILLOT D. (2008) Fish diversity patterns in the Mediterranean Sea: deviations from a mid-domain model. *Marine Ecology Progress Series* (accepté)

**FISH DIVERSITY PATTERNS IN THE MEDITERRANEAN SEA:
DEVIATIONS FROM A MID-DOMAIN MODEL**

Frida BEN RAIS LASRAM*¹⁻², François GUILHAUMON¹ and David MOUILLOT¹

¹Laboratoire Ecosystèmes Lagunaires UMR 5119, Université Montpellier 2, cc 093, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

²Laboratoire Ecosystèmes et Ressources Aquatiques, Institut National Agronomique de Tunisie, 43 Avenue Charles Nicolle, 1082 Tunis, Tunisia

* Frida.Lasram@univ-montp2.fr

6700 words, 3 tables, 5 figures, 1 supplementary material

ABSTRACT

Many ecological drivers were proposed to explain the spatial distribution of species richness (productivity, energy, climate) but historical and paleogeographical contingencies may also act. All these hypotheses make the implicit assumption that species richness would be similar everywhere in absence of any direct environmental variations: it's the Mid Domain Effect (MDE). The Mediterranean is an 'archetypal situation' where we would expect a MDE, so we used the MDE as a null model for fish richness and we analyzed the deviations. Temperature, primary production and distance from the Gibraltar Strait and from the Suez Canal have been included in our models as predictors. Towards this objective (1) we built a database containing the geographic distributions of 619 Mediterranean fishes, (2) we implemented one and two dimensional MDE models, and (3) we carried out spatial autoregressive models on MDE deviations.

It appeared that in 1D, the only and true MDE was displayed longitudinally by the large-ranged endemic species. In 2D, the MDE accounted for 21% of variation in fish richness distribution on the continental shelf. However, we showed that neglecting the MDE when relating fish richness to environmental predictors is misleading. Indeed, minimum temperature and primary production influenced negatively fish species richness *per se* whereas these variables have a positive effect on deviations from MDE predictions. Finally, our study suggested that analyzing the deviations from MDE predictions taking into account spatial autocorrelation allowed a more rigorous assessment of the factors influencing diversity patterns.

Keywords Null model, autoregressive models, species pattern, geometric constraints, primary production, temperature, Geographical Information System, Mediterranean Sea

INTRODUCTION

Preserving species diversity is of major concern in ecology and conservation biology because biodiversity has both direct and indirect benefits upon which human welfare depends (e.g. Fuller et al. 2007). Most current management programs for biodiversity are largely pattern-based and focus on hotspots (Roberts et al. 2002). However, in a world increasingly transformed by human activities, process-based approaches are wanted to anticipate biodiversity trends following global change. Unfortunately, a consensus about the main underlying mechanisms that shape the geographical distribution of species diversity is still elusive. This is particularly true for marine environments which suffer from a lack of emergent macroscale ecological knowledge and data (Spalding et al. 2007, Halpern & Floeter 2008), but see Connolly et al. (2003) and Gray (2002) for large-scale studies of species richness patterns for reef fishes, corals and benthos.

The foundations underlying fish diversity distribution in the Mediterranean Sea deserve particular attention due to the conservation importance of this hotspot of biodiversity and endemism (4-18% of known marine species and 8.8% of endemism according to Quignard & Tomasini (2000)) which is under increasing human pressure. The main vectors of fish species richness in the Mediterranean sea are the strait of Gibraltar, which started allowing the penetration of the Atlantic fauna since 5 millions years ago, and the human-made Suez Canal, which initiated the incoming flux of Lessepsian species since 1869 (see Ben Rais Lasram et al (2008) and Ben Rais Lasram & Mouillot (2008) for meta-analyses). Likewise most of faunistic groups in the Mediterranean (e.g. Danovaro et al. 2008), fish richness pattern is assumed to follow an eastward decline (Quignard & Tomasini 2000) but this trend was not confirmed by a recent study based on MEDITS surveys carried out on the continental shelf of the whole northern Mediterranean Sea (Gaertner et al. 2007). Despite these investigations, spatial patterns of fish diversity at the whole Mediterranean scale and their underlying mechanisms have been largely overlooked and no macroecological theory has been tested on the entire fish fauna.

Many ecological drivers were proposed to explain the spatial distribution of species richness such as productivity and energy (Currie 1991), climate (Kerr et al. 1998) and habitat heterogeneity (Kerr et al. 2001) (see a list of theories in Rahbek & Graves 2001), with a lack of consensus about the relative contribution of each of these factors. For instance, one of the

most popular hypotheses is the general richness-climate relationship (Currie et al. 2004) which may influence fish richness by the mean of at least two drivers. Primary production ultimately limits the energy flow through marine food webs and, by cascade, the population growth of species and then species richness (Srivastava & Lawton 1998) ('energy-richness hypothesis'). Water temperature is related to the ambient energy required by fishes to maintain metabolism (Ibarz et al. 2007) or to avoid size limitation (Sonin et al. 2007) ('physiological tolerance hypothesis'). However, environmental factors are not the only potential drivers of species richness patterns: historical, paleogeographical and even pure geometrical contingencies may also represent alternative explanations (Heads 2005, Storch et al. 2006).

All the hypotheses involving environmental variables as predictors of species richness make the implicit assumption that species richness would be similar everywhere in absence of direct environmental variations. Colwell & Hurtt (1994) challenged this assumption by proposing that the geometry of a biogeographic domain is of primary importance in explaining species richness patterns and that environmental variables are only of secondary importance. Indeed, one of the most intriguing and controversial theories that have been proposed to explain the spatial distribution of species richness is the Mid Domain Effect (MDE). Contrary to the classical ecological theories, the MDE suggests that geometric constraints on species distributions may create spatial patterns in species richness in absence of any direct environmental gradient (Colwell & Hurtt 1994, Willig & Lyons 1998, Colwell & Lees 2000, Jetz & Rahbek 2001, Bokma et al. 2001). Geometric constraints are imposed on species geographic ranges by hard boundaries, i.e. boundaries acting as dispersal barriers (Colwell & Hurtt 1994). Basically, when species ranges are randomly placed in a domain, a peak of species richness emerges at the midpoint of this domain and the richness pattern is parabolic-shaped, without any direct effect of environmental, historical or biological factors (Colwell & Hurtt 1994, Colwell & Lees 2000). In this sense the MDE theory is very parsimonious and, as such, is considered as a useful 'null model' for diversity patterns despite controversy about its main assumptions (Hawkins & Diniz Filho 2002, Colwell et al. 2004).

The MDE was originally described by Colwell & Hurtt (1994) within the context of latitudinal gradients in species diversity. A variety of null models has been proposed to test predictions of the MDE in one dimension. Indeed, MDE studies focused on latitudinal (Willig & Lyons 1998, Koleff & Gaston 2001, Romdal et al. 2005), elevational (Sanchez Cordero

2001, Sanders 2002, McCain 2004) and bathymetric (Pineda & Caswell 1998, Kendall & Haedrich 2006) gradients (see Colwell et al. 2004 for a review). However, since species are distributed along longitudinal as well as latitudinal gradients, models were also developed for two dimensional species distributions (Bokma et al. 2001, Jetz & Rahbek 2001, Hawkins & Diniz Filho 2002, Diniz Filho et al. 2002, Rangel & Diniz Filho 2004). Overall, the evidence for MDE is contentious (see Colwell et al. 2004 for a review) with some studies claiming to find geometric constraints on species richness patterns (e.g. Willig & Lyons 1998, Jetz & Rahbek 2001) while others have failed to do so (e.g. Hawkins & Diniz Filho 2002, Kerr et al. 2006). Finally, Currie & Kerr (2008) proposed an analytic review of the MDE literature and concluded to a general lack of support for the MDE theory.

Compared to other taxa, fish diversity patterns in terms of MDE have been poorly investigated (but see Bellwood et al. 2005, Kendall & Haedrich 2006), especially along longitudinal gradients (but see Hughes et al. 2002, Connolly et al. 2003). We observe that the Mediterranean Sea is ‘the archetypal situation’ where one would expect to observe a MDE following Kerr et al. (2006) describing Madagascar. Indeed, the Mediterranean Sea is a semi-enclosed area, bounded by three continents (Europe, Africa, Asia) shaping geometric constraints, which furthermore contains a large number of endemic fish species. In addition, the Mediterranean is divided into two basins separated by the Siculo-tunisian Strait where species are likely to overlap to produce a peak of species richness consistent with MDE predictions. In this context, the question no longer remains whether the MDE alone can explain fish diversity patterns in the Mediterranean but how much it matters and whether its inclusion in a macroecological study may enhance the comprehension of fish richness patterns.

In this study we present an analysis of fish diversity patterns in the Mediterranean Sea and of their potential determinants. Towards this objective we built the first comprehensive database on the distribution of 619 Mediterranean fishes. We carried out one dimensional (latitudinal and longitudinal gradients) as well as two dimensional MDE analyses. In two dimensions, we found that (1) using the MDE as a null model for fish richness distribution and (2) using modeling techniques that take into account the spatial autocorrelation structure in the data, we obtain conclusions more consistent with classical theories when investigating the potential influence of predictors (environmental and historical factors such as primary production, temperature and distance from diversity sources) on Mediterranean fish diversity.

MATERIAL AND METHODS

Collected database and species pools considered

We created a database on the geographical distribution areas of all known fish species in the Mediterranean Sea (including endemic and exotic species) using a Geographical Information System software (ArcView3.3 by ESRI). Data about exotic species were compiled by updating the list of the CIESM Atlas (Golani et al. 2002) and the list of Quignard & Tomasini (2000). For all other species, data were compiled from the FNAME atlas (Fishes of the Northern Atlantic and Mediterranean) (Whitehead et al. 1986). This atlas is based on regional data sets and expert knowledge and still provides the best and the only available geographic ranges of all the fish species on a Mediterranean scale. Recent field surveys (MEDITS project) were carried out only on the continental shelf and concerned only the northern Mediterranean and a list of target groundfish species (Gaertner et al. 2007).

We used the FNAME database to map the geographical distribution of fish richness by overlaying range maps of the 619 species.

According to Colwell & Hurt (1994) and Jetz & Rahbek (2001) the mid-domain effect is more likely to emerge for endemic taxa, so we compared model predictions for three categories of species: the entire species pool, endemic fishes only and the entire pool except exotic fishes.

It has been also argued that species with large ranges should be more influenced by geometric constraints than species with smaller ranges (Colwell & Lees 2000, Jetz & Rahbek 2001, Dunn et al. 2006b). Thus we classified each species into one of three range classes following Hawkins & Diniz Filho (2002): species with small ranges (< 25% of the longitudinal extent of the Mediterranean for the one dimensional longitudinal model and < 25% of the latitudinal extent of the Mediterranean for the one dimensional latitudinal model), species with intermediate ranges (between 25% and 50% of the longitudinal extent of the Mediterranean for the one dimensional longitudinal model and between 25% and 50% of the latitudinal extent of the Mediterranean for the one dimensional latitudinal model) and species with large ranges (> 50% of the longitudinal extent of the Mediterranean for the one dimensional longitudinal model and > 50% of the latitudinal extent of the Mediterranean for the one dimensional latitudinal model). We compared model predictions for each class separately as well as for all species considered together.

MDE models

One dimensional models

Empirical patterns of species richness in one dimension (longitudinal then latitudinal gradient) were compared to the predictions using two MDE models: the Colwell's model (2006) and the Willig & Lyon's model (1998). First, we used Colwell's Range Model software ver.5 (Colwell 2006) as proposed by Dunn et al. (2006a) to generate empirical species distributions in one dimension. Indeed, the new discrete model of Dunn et al. (2006a) takes into account the gaps in the spatial distribution of species because ignoring these gaps would inflate species diversity estimates in the middle of the domain which may amplify or create a mid-domain peak (Grytnes & Vetaas 2002). We called this MDE model CRMD thereafter (Colwell's Range Model proposed by Dunn et al. (2006a)).

The Mediterranean Sea was divided into 423 longitudinal bins of 0.1° longitude and 156 latitudinal bins of 0.1° latitude. Species' longitudinal (or latitudinal) range was measured as the number of bins (of 0.1° each) between the maximum longitude (or latitude) at which a species occurred and the minimum longitude (or latitude) at which a species occurred, including those extreme longitudes (or latitudes), regardless of how many occupied sites or unoccupied sites (gaps) occur within the range. The 'Fill' parameter of the model was measured as the total number of bins in which a species occurred, including the extreme bins defining its range (Dunn et al. 2006a).

The MDE model generated species richness patterns over the bins (the domain) that would be expected if observed species' ranges were placed at random within the domain. Hence, the model maintains all observed species range sizes and occupancies while constraining ranges within domain limits (Dunn et al. 2006a). 'Range' and 'Fill' parameters for each of the 619 species were imported into RangeModel and randomized 1000 times.

Secondly, we used the model of Willig & Lyons (1998). In the one dimensional (latitudinal) version of this null model, species richness at a point P (a bin of 0.1° in our case) is a function of its distance to northern and southern endpoints of the domain, defined by the proportions p and q . Species richness in P is then given by $2pqS$, where S is the total species richness in the pool. Following this model, that we called WL model (Willig & Lyons 1998) thereafter, we tested the relationship between empirical richness and $2pqS$. We also extended the latitudinal model to a longitudinal one where species richness at a point P is a function of its distance to

eastern and western endpoints of the domain, defined by the proportions r and t . Then, predicted species richness in P is given by $2rtS$.

Two-dimensional model

Given that the distribution of species on a domain occurs in two dimensions we also explored fish richness patterns using the null model of Willig & Lyon (1998) extended by Bokma et al. (2001). Species richness at point P (a cell of 0.1° by 0.1° in our case) becomes a function of its distance to northern, southern, eastern and western endpoints of the domain, i.e. $4pqrtS$. For this, we used a regular grid with a total of 27019 cells over the Mediterranean Sea (0.1° latitude x 0.1° longitude). For each cell, the values of p , q , r and t were calculated by considering their positions relative to the northern, southern, eastern and western endpoints of the whole Mediterranean, respectively and thus to the absolute continental boundary. Here, we did not consider the positions relatively to the immediate continental boundary in order to reduce the diversity peaks in bays, gulfs and inlets. Indeed, as mentioned by Hawkins & Diniz Filho (2002), if we consider the immediate boundary, semi-enclosed areas such as gulfs would have a high predicted richness because p , q , r and t proportions will be set to their borders and not to the entire domain.

More than 75% of Mediterranean fish species are strictly coastal, i.e. that do not live beyond the limits of the continental shelf. We thus extracted the set of 8005 cells corresponding to the limit of 200m water depth from the 27019 cells constituting the whole Mediterranean Sea dataset. We carried out two-dimensional MDE analyses on this subset as well.

MDE predictive power assessment

The predictive power of the MDE can be assessed using the coefficient of regression R^2 between observed and simulated species richness values (e.g. Diniz Filho et al. 2002, Rangel & Diniz Filho 2004). However, the adequate test of these regressions needs to take into account the spatial dependence among data (bins or cells). In the majority of macroecological studies dealing with species richness patterns, observations from nearby locations tend to be more similar than observations randomly chosen: observations are spatially autocorrelated *sensu* Legendre (1993). As a consequence, using the number of bins or cells to determine degrees of freedom for inference is not valid and may produce spurious rejections of the null hypothesis. As an alternative, we adjusted the number of degrees of freedom following Dutilleul (1993): basically the correction takes into account the observed pattern in spatial autocorrelation to calculate the geographically effective number of degrees

of freedom. This method was implemented using SAM3.0 software (Spatial Analysis in Macroecology, Rangel et al. 2006).

Regression modeling

Predictor variables

Sea surface temperature (SST) is known to be highly heterogeneous in the Mediterranean with the Eastern basin being warmer than the Western one. These differences have been suggested to limit fish dispersion (e.g. Ben Rais Lasram et al. 2008). More generally, climate has been demonstrated to constrain species richness across taxa at large scales (Currie et al. 2004). Hence, we included annual mean, maximum and minimum SST as predictor variables in our models. First, we collected a grid (1°) of weekly SST values from the National Climatic Data Center (NCDC) National Operational Model Archive and Distribution System Meteorological Data Server (NOMADS) of the US National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Satellite and Information Service (www.osdpd.noaa.gov/PSB/EPS/SST/al_climo_mon.html). Then, we interpolated maps at the 0.1° resolution needed for our analyses via ordinary kriging (Diggle & Ribeiro 2007). Weekly SST were averaged over the 1998-2002 period in order to provide 14 SST variables for each 0.1° grid cell: 12 monthly means were used to estimate the mean annual SST while an absolute minimum and an absolute maximum were extracted for that period.

The Mediterranean basin is also characterized by a strong gradient of primary production decreasing from the richer north-western Mediterranean (350-450 mgC.m⁻²d⁻¹ (Moutin & Raimbault 2002)) to the more oligotrophic eastern basin (150 mgC.m⁻²d⁻¹ (Turley et al. 2000)). Since energy supply towards upper trophic levels is determined by primary production, the ‘energy-richness hypothesis’ posits that productive energy is one of the most important factors driving species richness across taxonomic groups (Mittelbach et al. 2001). In the Mediterranean Sea we considered the surface chlorophyll concentration as a measure of primary production. Production data were provided by Bosc et al. (2004) who used the ocean color sensor SeaWiFS (Seaviewing Wide Field-of-view Sensor) of the sea upper layer to estimate surface chlorophyll concentration. The computation was based on predictions from the model of Antoine & Morel (1996) averaged over the 1998-2002 time period. As we did for the SST, primary production data were interpolated via ordinary kriging (Diggle & Ribeiro 2007) in order to generate a primary production map corresponding to our 0.1° grid.

Similarly to most of the macroecological studies, historical contingencies are likely to influence our fish diversity patterns. Indeed, the re-opening of the strait of Gibraltar at the dawn of the Pliocene (5 million years ago) as well as the completion of the Suez Canal in 1869, have been suspected to play a major role in the diversity distribution of the Mediterranean Sea (e.g. Danovaro et al. 2008, Gaertner et al. 2007). Consequently, we introduced the distance to these two diversity sources as explanatory variables. Those distances were calculated using the GIS software Arcview3.3. For each cell, the distance to the immediate continental boundary was measured, and then added to the distance separating this continental boundary from the Gibraltar Strait and the Suez Canal along the coastline.

Non spatial modeling

Given the current debate about their general relevance (e.g. Colwell et al. 2004), MDE predictions may be included or not in the construction of multi-predictor models for diversity patterns. If the MDE is not considered, the usual ordinary least squares (OLS) multi-predictor regression model is:

$$Y_{obs} = X\beta + \varepsilon \text{ (Eq. 1)}$$

where Y_{obs} is the observed species richness, β is the vector of coefficients associated to the predictors X and ε represents the (spatially) independent and identically distributed residuals.

When the MDE is considered, its predictions can be incorporated in one of these two ways (Currie & Kerr 2008):

(i) The MDE is considered as a null model and its predictions can be removed from observed patterns before testing for environmental effects (e.g. Connolly et al. 2003). This is achieved through the modeling of a new ‘deviation from MDE’ variable (Y_D):

$$Y_D = Y_{obs} - Y_{MDE}$$

where Y_{MDE} is the predicted richness according to the mid-domain hypothesis. The multi-predictor regression model is thus:

$$Y_D = X\beta + \varepsilon \text{ (Eq. 2)}$$

(ii) the MDE is used as a predictor like environmental and historical variables. The relative importance of each of these predictors is examined in the same model (e.g. Bellwood et al. 2005):

$$Y_{obs} = X\beta + \delta Y_{MDE} + \varepsilon \text{ (Eq. 3)}$$

where δ is the coefficient associated with MDE predictions (e.g. Bellwood et al. 2005).

Since the Mediterranean Sea represents the ‘archetypal situation where one would expect to observe the MDE ’ and to avoid problematic interpretation of model coefficients linked to the potential collinearity of MDE with other predictors (Currie & Kerr 2008), we chose the model described in Eq.2. We considered the MDE as a null model and built a multi-predictor model to explain the deviations from MDE predictions using environmental and historical factors.

Spatial modeling

Given that the presence of spatial autocorrelation in the data is problematic for statistical analyses such as regressions, which assumes independently distributed errors, we investigated whether the use of spatial regression models should improve the analysis. More precisely, we used simultaneous autoregressive (SAR) models that incorporate the spatial autocorrelation structure among observations. Following the comparative analysis performed by Kissling & Carl (2008), we implemented the spatial error model (SAR_{err} model thereafter). The SAR_{err} model complements the OLS model with a term ($AW\omega$) designed to capture both “inherent” and “induced” spatial autocorrelation (Kissling & Carl 2008) for species richness or alternatively for MDE deviations:

$$Y_{obs} = X\beta + AW\omega + \varepsilon \text{ (Eq. 4)}$$

$$Y_D = X\beta + AW\omega + \varepsilon \text{ (Eq. 5)}$$

where A is the spatial autoregression coefficient, W is the spatial weights matrix indicating the spatial relationships among observations (expressed as species richness or deviations from the MDE predictions for each cell) and ω is the spatially dependent error term. We calculated the spatial weights matrix based on a neighborhood graph.

Spatial modeling was carried out using the library ‘spdep’ for the R statistical programming environment (R Development Core Team 2007).

Predictor selection and model evaluation

We implemented non-spatial OLS and SAR_{err} models for both observed richness (Y_{obs} , equations 1 and 4) and MDE deviations (Y_D , equations 2 and 5) using three different species pools, resulting in 12 regression models.

For non-spatial regression models, the predictor selection was based on a backward selection procedure starting with a model including all predictors. The removal of predictor variables was based on chi-squared deletion tests (Crawley 2007). The minimal adequate model was selected as the one containing nothing but significant predictors. To assess the robustness of our results to the model selection procedure, we complemented the chi-squared procedure

with a backward stepwise AIC (Akaike's Information Criterion) model selection algorithm. Since both procedures resulted in the selection of the complete model in all cases, we do not comment the comparison anymore.

Models were evaluated based on the percentage of explanation (R^2) provided by predictors on fish richness (or deviation from MDE predictions). We compared the goodness-of fit of different models in relation to their complexity using the AIC, which incorporates fit quality while penalizing for complexity (Burnham & Anderson 2002). To investigate the spatial dependence of model residuals, we tested whether the observed Moran I index was statistically different from those expected by chance using a permutation test ('spdep' package, R software).

RESULTS

Fish diversity patterns in the Mediterranean Sea

Figure 1 provides the first maps representing fish species richness as well as endemic fish richness at the Mediterranean scale. Species richness exhibits a decreasing gradient from west to east as claimed by previous studies (e.g. Quignard & Tomasini). Sicily is the hotspot of richness with 375 species per cell (Fig. 1a). The endemic richness gradient is more pronounced latitudinally, i.e. from north to south: the northern side exhibits a greater richness and the Adriatic appears as a hotspot of endemism with 45 species per cell (Fig. 1b).

Geographic range size distributions

Longitudinally, the entire pool of fish species was made of 153 small, 68 intermediate and 398 large range species. The 79 endemic species were classified into 27 small, 12 intermediate and 40 large range species. The 'without exotics' pool was made of 68 small, 45 intermediate and 379 large range species.

Latitudinally, the 619 species of the entire pool were classified into 112 small, 95 intermediate and 412 large range species. The endemic pool contained 20 small, 19 intermediate and 40 large range species. The 'without exotics' pool was made of 49 small, 54 intermediate and 389 large range species.

One-dimensional analyses

Observations and MDE predictions (CRMD and WL models) of fish species richness for the three species pools are presented for longitudinal and latitudinal gradients in Fig. 2 (see figures 1 to 12 in the supplementary material for observations and predictions corresponding to different range categories). Results of correlation analysis between observed and predicted richness patterns are presented in Table 1 and Table 2 respectively for longitudinal and latitudinal gradients. Degrees of freedom (df) and p-values took into account the correction for spatial autocorrelation.

Longitudinally, fish richness patterns were highly asymmetric for the entire species pool and for the ‘without exotics’ pool, and thus differed markedly from mid-domain predictions ($R^2 < 0.45$ and $p > 0.05$ in Table 1) (Fig. 2a). At the opposite, the longitudinal gradient of endemic fish richness appeared much closer to MDE predictions. Indeed, the strongest and significant coefficient of determination between simulated and observed fish richness was obtained for endemic species ($R^2 = 0.68$ for the CRMD model and $R^2 = 0.71$ for the WL model with $p < 0.05$, Table 1). Endemic species richness exhibited a pronounced mid longitude peak consistent with predictions of a simple 1D MDE model between 13.45° and 15.55° of longitude, which corresponds to the middle of the Mediterranean longitude (Fig. 2a). When endemic species were split among the three range categories, a strong MDE was observed for large range species ($R^2 = 0.79$ for both the CRMD and WL model with $p < 0.05$, Table 1). The WL model revealed also a significant MDE for endemic species with intermediate range ($R^2 = 0.55$, $p < 0.05$). However, for the small-ranged species, the MDE did not significantly explain endemic richness patterns ($R^2 = 0.23$ for both models, Table 1).

Latitudinally, agreement between observed and predicted fish richness gradients was weak for the endemic pool while it was strong for both the entire species pool and the ‘without exotics’ pool (Table 2, Fig. 2b). Indeed, fish richness pattern was highly asymmetric for endemic species with a peak for high latitudes (Fig. 2b). When all species were considered together, the explanatory power of MDE on latitudinal fish species richness was strongly significant ($R^2 = 0.80$ for both CRMD and WL models with $p < 0.05$). The highest species richness occurred between 37.85° and 38.15° of latitude, which corresponds to the middle of the Mediterranean latitude. Considering the ‘without exotics’ pool, 63% (according to CRMD model with $p < 0.05$) and 65% (according to WL model with $p < 0.05$) of variation in species richness was explained by MDE predictions (Table 2). When the entire pool was split into

three range categories, a strong MDE was observed for large range species ($R^2= 0.68$ for the CRMD model and $R^2= 0.69$ for the WL model with $p<0.05$, Table 2). It was also the case for the intermediate range species of the ‘without exotics’ pool where 74% (according to CRMD model with $p<0.05$) and 72% (according to WL model with $p<0.05$) of variation in species richness was explained by MDE predictions (Table 2).

Two-dimensional analyses

The model of Willig and Lyon (1998) extended by Bokma et al. (2001) produced a peak of fish richness in the middle of the Mediterranean Sea where the value of $4pqrtS$ is the highest, while a diversity of zero was predicted at the extremities of the domain where one of the four parameters (p , q , r or s) is zero (Fig. 3). The peak of predicted fish richness was produced along the Greek, south Italian, north Tunisian and Sardinian coasts, as well as in the middle of the water body separating these coasts (Fig. 3).

Considering the continental shelf, the relationship between observed and predicted (2 dimensions MDE) fish richness values was only significant for the pool ‘without exotics’ ($R^2=0.21$, $p<0.05$). The coefficients of determination were low and not significant neither for the entire pool of species nor for the endemic species pool (respectively $R^2=0.14$ and $R^2=0.08$). For the entire pool of species, we observed that the highest fish richness values were found along the Eastern coast of Italy and in the North-Western Mediterranean basin while the two dimensions MDE model predicted the highest richness values around Sicily, northern Tunisia and Sardinia (Fig. 4).

Regression analyses

Table 3 summarizes the results obtained for all regression models where the predicted variable was either fish species richness or fish richness deviations from MDE predictions. All the non-spatial OLS models showed a strong spatial autocorrelation pattern in the residuals (significant Moran’I coefficient) for both fish richness and MDE deviations as explained variables. The SAR_{err} models successfully removed the spatial autocorrelation in the residuals. For all the species pools considered, the use of SAR_{err} regressions modified the structure of the minimum adequate model when compared to non-spatial OLS regressions: the two variables representing the distances to diversity sources (Suez Canal and Gibraltar Strait) had significant effects only when non-spatial models were used. Furthermore the use of SAR_{err} regressions led to the selection of more parsimonious models. Non-spatial OLS

models explained between 48% and 76% of variation in fish richness patterns and the coefficients were significant for all predictor variables.

Since the residuals were spatially autocorrelated for OLS models, the interpretation of such models would result in spurious interpretations of predictor effects (Kühn 2007). We thus focused mainly on the results of SAR_{err} models. These models explained almost all the variation (98-99%) in both fish richness and deviations from MDE (Table 3). Temperature variables had the highest effect for all species pools while primary production had no significant influence for the endemic species pool. Similarly to OLS models, we observed an opposite trend in the influence of variables depending whether the predicted variable was fish richness or deviations from MDE predictions. Indeed, primary production and minimum temperature had a positive influence on the deviations from MDE while these variables had a negative influence on fish species richness.

DISCUSSION

The Mediterranean Sea has been intensively studied since the 15th century (Bianchi & Morri 2000). More recently, various investigations tried to make an inventory of macroorganisms, especially fishes, in the Mediterranean. The most famous ones are the Medifaune database (Fredj et al. 1987), the Species Identification Guide For Fishery Purpose of the FAO (Food and Agriculture Organization) (Fisher et al. 1987) and the FNAM atlas (Fishes of the Northern Atlantic and the Mediterranean, Whitehead et al. 1986) that we used in this study. This atlas still provides the best and the only available geographic ranges for the totality of Mediterranean fish species and is based on regional data and expert's knowledge. However, some areas of the southern Mediterranean suffer from a lack of scientific surveys, especially the Libyan coast, making the data somehow heterogeneous. The non-detectability is problematic because the patterns can be biased but this issue is inevitable and common to all studies carried out at the macro-scale. Even if we have to be cautious with the results we believe that fish diversity gradients are so marked that discovering new species occurrences in some parts of the Mediterranean would probably not change our conclusions.

The Mediterranean Sea can be defined as an archetypal domain where we expect a MDE because this biome (1) is a big domain, (2) is an enclosed area with well defined boundaries, (3) has a high rate of endemic species (8.8%) and (4) has a non negligible proportion of large range species. While a MDE was displayed in 1D (in longitude for the endemic species pool

and in latitude for the entire and the “without exotics” pools), our data on fish richness were less consistent with the 2D patterns predicted by the null MDE model. Overall, our analyses supported an evident expectation of MDE in one dimension, namely that richness of endemic large-ranged species should be more consistent with MDE predictions than that of small-ranged species richness (e.g. Lees et al. 1999).

Secondly, our results indicated that diversity patterns of fish species in the Mediterranean Sea were also driven by historical or environmental factors. Indeed our models (Table 3) showed that environmental variables and historical factors explained a large proportion of species richness.

Although absolute deviations were more important for the WL model, 1D null models provided approximately the same coefficients of determination between observed and predicted fish richness patterns (Tables 1 and 2). The average difference between the coefficients of determination of the two models was only 1% longitudinally and 0.5% latitudinally.

Longitudinally, the MDE had a high explanatory power on fish diversity patterns for the pool of endemic species with large ranges (79% for both CRMD and WL models, $p < 0.05$). Indeed, geometric constraints forced large ranged endemic species to occupy the middle of the Mediterranean Sea where they increased fish species richness. This is a true MDE. The MDE was still significant for the entire endemic pool. Indeed, most of species with small ranges were constrained to the Adriatic Sea situated in the middle of the Mediterranean Sea (between 12.25° and 19.50° East). Consequently, in addition to the peak produced by large ranged species, a peak produced by small ranged species situated in the bins including the Adriatic Sea produced a pattern consistent with MDE predictions.

When we examined the latitudinal pattern, the MDE was not significant for the endemic species pool (Table 2). This is due to the latitudinal position of the Adriatic Sea which concentrates many endemic species and produces a strong deviation from latitudinal MDE predictions. Conversely, when we considered the entire and the ‘without exotics’ pools we observed a strong latitudinal MDE. This pattern may be explained by the high species richness observed along the Sicilian coasts that are included in the latitudinal central bins of the Mediterranean, i.e. between 37.85° and 38.15° of latitude. In this bin interval, deviations from the MDE model were close to zero (Fig. 5). This pattern may be explained by the

position of Sicily which acts as a barrier (physical and thermal) where fishes from the two basins meet and produce species rich assemblages.

Many studies claimed the existence of a clear gradient from East to West: species richness decreases from the western Mediterranean basin to the eastern one (Quignard & Tomasini 2000, Taviani 2002, Emig & Geistdoerfer 2004). The most classical explaining factors are the threshold materialized by the Siculo-tunisian Strait that divides the Mediterranean into two basins and the paleo-biogeographical history of the Mediterranean Sea. Indeed, during the Cretaceous, the Mediterranean Sea (called Thetys at that stage) was connected to the Atlantic and the Indo-pacific oceans (Bianchi & Morri 2000). Both oceans filled the Thetys with very different faunas. At the Miocene, the Thetys was isolated from the Indopacific Ocean and at the Messinian stage, the connection with the Atlantic Ocean closed. During this 'Messinian salinity crisis', the Mediterranean underwent a severe desiccation that drove many species to extinction. However, some shallow areas remained on the two sides of the Siculo-tunisian Strait which produced many allopatric speciations (Bianchi & Morri 2000, Heads 2005, Rouchy & Caruso 2006). At the reopening of the Gibraltar Strait, 5 million years ago, the Atlantic Ocean restarted to provide the Mediterranean with fauna and flora. Consequently, the western basin, which is cooler and richer, shows more biological similarity with the Atlantic ocean while the eastern one shows more biological similarity with the Indo-pacific especially after the Suez Canal opening in 1869 by the architect Ferdinand de Lesseps (Bianchi & Morri 2000) and the colonization by Lesspesian species (e.g. Ben Rais Lasram et al. 2008). The Siculo-tunisian Strait still acts as a barrier to the dispersal of many species between the two basins and at the same time constitutes their 'meeting point'. Hence, since this barrier is likely to produce a fish richness peak in a central point of the Mediterranean, we obtained a MDE signal. However this barrier may have been established closer to Mediterranean boundaries and may have produced two basins of very different sizes. In this case the MDE signal would have been absent while the colonization process would have been the same suggesting that historical contingencies may produce or not species richness peaks according to MDE predictions.

When we test the MDE we may exclude exotic species from the dataset because their geographic ranges are less likely to be drawn randomly (Colwell et al. 2004). This was particularly false for the Mediterranean Sea. Our 'entire pool' contained 127 exotic species (65 from the Suez Canal and 62 from the Gibraltar Strait). Exotic species being introduced on

opposite sides of the Mediterranean, one may expect them to distort the MDE because they will increase species richness at the two extremities of the domain. This assumption was true longitudinally but the change observed in R^2 was rather low when we removed exotic species (from $R^2=0.24$ to $R^2=0.27$). However, the contribution of the MDE to the latitudinal richness gradient decreased when we removed exotic species (Table 2). Indeed, exotic species spread from the outflows of invasion sources (Suez Canal and Gibraltar Strait) and spread preferentially along the Turkish and the Greek coasts in the eastern basin and along the Spanish coasts in the western basin (Ben Rais Lasram et al. 2008). Since these areas are situated within the central latitudinal bins in the Mediterranean, removing them would decrease species richness in the middle of the domain and the observed richness would depart from expectation under MDE. Moreover, introduced species from the Atlantic and from the Red Sea, which spread in the Mediterranean Sea, are likely to overlap at the intersection of the two basins, increasing consequently the MDE.

This particularity induced the opposite pattern in two dimensions. Indeed, when we deal with cells and not with bins, exotic species distort the MDE. Removing them makes species richness values closer to MDE predictions: variations in species richness explained by MDE predictions in two dimensions were low for the entire pool but not for the ‘without exotics’ pool where MDE explained 21% of variations in species richness ($p<0.05$). Contribution of the MDE was therefore not negligible for that pool: the highest richness values were found around Sicily, northern Tunisia and Sardinia which was consistent with predictions of the 2D MDE model (Fig. 4). Even if the MDE accounted for a small part of variation in fish richness patterns, our results, using regression modeling (Table 3), pointed out that sequentially taking into account the MDE and the spatial autocorrelation in assessing the effect of environmental and historical factors had the potential to dramatically modify the conclusions that can be drawn. Accordingly with most of macroecological studies (Currie et al. 2004), we showed that climate-richness relationships had the strongest effect on Mediterranean fish diversity. However, these conclusions cannot be drawn from a direct analysis of observed patterns with the use of simple tools such as non spatial OLS regressions. Indeed, analyzing directly the raw data, minimum temperature and primary production influenced negatively fish richness, which is counter intuitive and in opposition to the species-energy hypothesis. Conversely and intuitively, performing regressions on deviations from the MDE predictions, these two variables affected positively the Mediterranean fish diversity. Furthermore, when accounting for the spatial autocorrelation in the data, the significant influence of the distances to diversity

sources on diversity patterns were challenged. The reason of such discrepancies in the results of statistical analyses certainly relies in the fact that, even under any environmental effect, the expected fish richness pattern in the Mediterranean Sea is not homogeneous (the same fish richness in each cell) but instead would follow a MDE pattern submitted to spatial autocorrelation. When we took into account the MDE and the spatially autocorrelated nature of observations (SAR_{err} models for deviation from MDE predictions) we found that fish species richness was positively influenced by primary production and minimum SST while maximum and mean SST had a negative influence on fish richness. This pattern was mainly driven by the species rich assemblages of the North-Western Mediterranean Sea (much richer than predicted by the MDE) associated to cooler mean SST and high primary production. This result also suggested that water temperature was a strong limiting factor for many species with low temperature limiting metabolism (Ibarz et al. 2007) while high temperature may lead to size limitation (Sonin et al. 2007).

Conclusion

Overall, the results of our analyses in the Mediterranean Sea suggested (1) that in one dimension, the only and true MDE is displayed longitudinally for the large-ranged endemic species while the ‘apparent’ MDE for other species pools is related to historical and paleogeographical contingencies and (2) that in two dimensions, analyzing the deviations from MDE predictions using autoregressive models allowed a more rigorous assessment of the factors influencing fish diversity patterns. Even if the MDE accounted for a non negligible proportion of species richness variation, it was not sufficient to explain fish diversity pattern in the Mediterranean Sea, which corroborates other bi-dimensional studies testing the MDE (Bokma et al. 2001, Jetz & Rahbek 2001, Diniz Filho et al. 2002, Hawkins & Diniz Filho 2002, Rangel & Diniz Filho 2004). Other processes such as historical and environmental factors should be considered. Using regression models taking into account spatial autocorrelation, we found the most common predictions of macroecology: a positive influence of primary production and minimum temperature on fish richness.

Since biodiversity assessment is moving towards a multifaceted framework including phylogenetic and functional differences among species (Floeter et al. 2008, Mouillot et al. 2008, Villeger et al. 2008), a new challenge for marine ecology is now to investigate the

concordance between environmental and historical determinants of functional, phylogenetic and taxonomic diversities.

Acknowledgments

The authors wish to express their gratitude to the Cooperation and Cultural Action Services of the French Embassy in Tunisia, which funded this research by a PhD grant. They also thank E. Bosc (Marine Environment Laboratory at the International Atomic Energy Agency, Monaco) who kindly provided the primary production data. This project was also supported by the Total Foundation. Four anonymous reviewers provided very constructive comments on a first draft of the manuscript.

References

- Antoine D, Morel A (1996) Oceanic primary production: Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations. *Global Biogeochem Cycles* 10:43-55
- Bellwood DR, Hughes TP, Connolly SR, Tanner J (2005) Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecol Lett* 8:643–651
- Ben Rais Lasram F, Tomasini JA, Guilhaumon F, Romdhane MS, Do Chi T, Mouillot D (2008) Ecological correlates of dispersal success in Lessepsian fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 363:273-286
- Ben Rais Lasram F, Mouillot D (2008) Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. *Biol Inv* doi 10.1007/s10530-008-9284-4
- Bianchi CN, Morri C (2006) Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, problems and prospects for future research. *Mar Pollut Bull* 40:367-376
- Bokma F, Bokma J, Monkkonen M (2001) Random processes and geographic species richness patterns: why so few species in the north? *Ecography* 24:43-49
- Bokma F, Mönkkönen M (2000) The mid-domain effect and the longitudinal dimension of continents. *Trends Ecol Evol* 15:288–289
- Bosc E, Bricaud A, Antoine D (2004) Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochem Cycles* 18:1-17
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (Springer, New York), 2nd Ed
- Colwell RK (2006) RangeModel A Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. In: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/rangemodel> UsGaapa ed
- Clifford P, Richardson S, Hemond D (1989) Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 45:123-134
- Colwell RK, Hurtt GC (1994) Non biological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Am Nat* 144:570–595
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol Evol* 15:70-76

- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2004) The Mid-Domain Effect and Species Richness Patterns: What Have We Learned So Far? *Am Nat* 163:E1-E23
- Connolly SR, Bellwood DR, Hughes TP (2003) Indo-Pacific biodiversity of coral reefs: deviations from a Mid-Domain model. *Ecology* 84:2178–2190
- Currie DJ (1991) Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *Am Nat* 137:27-49
- Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, Field R, Guegan JF, Hawkins BA, Kaufman DM, Kerr JT, Oberdorff T, O'Brien E, Turner JRG (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecol Lett* 7:1121-1134
- Currie DJ, Kerr JT (2008) Tests of the Mid-Domain hypothesis: a review of the evidence. *Ecol Monog* 78: 3-18
- Danovaro R, Gambi C, Lampadariou N, Tselepides A (2008) Deep-sea nematode biodiversity in the Mediterranean basin: testing for longitudinal, bathymetric and energetic gradients. *Ecography* 31:231-244
- Diggle PJ, Ribeiro PJ (2007). *Model-based Geostatistics*. New York Springer
- Diniz Filho JAF, De Sant'Ana SER, De Souza MC, Rangel TFLVB (2002) Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. *Ecol Lett* 5:47-55
- Crawley MJ (2007) *The R book*. John Wiley, New York
- Dunn RR, Colwell RK, Nilsson C (2006a) The river domain: why are there more species halfway up the river? *Ecography* 29:251-259
- Dunn RR, McCain CM, Sanders NJ (2006b) When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid-domain effect. *Global Ecol Biog* 16:305-312
- Dutilleul P (1993) Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49:305-314
- Emig CC, Geistdoerfer P (2004) The Mediterranean deep-sea fauna: historical evolution, bathymetric variations and geographical changes. *Notebooks on Geology* G2004_A01_CCE-PG
- Fischer W, Bauchot ML, Schneider M (1987) Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire, zone de pêche 37. Service des ressources marines, département des pêches de la FAO Rome, Italie Vol II, vertébrés
- Floeter SR, Rocha LA, Robertson DR, Joyeux JC, Smith-Vaniz WF, Wirtz P, Edwards AJ, Barreiros JP, Ferreira CEL, Gasparini JL, Brito A, Falcon JM, Bowen BW, Bernardi G (2008) Atlantic reef fish biogeography and evolution. *J Biogeogr* 35:22–47

- Fredj G, Maurin C (1987) Les poissons dans la banque de données Medifaune. Application à l'étude des caractéristiques de la faune ichthyologique méditerranéenne. *Cybium* 11:31-139
- Fuller RA, Irvine KN, Devine Wright P, Warren PH, Gaston KJ (2007) Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biol Lett* 3:390-394
- Gaertner JC, Bertrand JA, Relini G, Papaconstantinou C, Mazouni N, De Sola LG, Durbec JP, Jukic-Peladic S, Souplet A (2007) Spatial pattern in species richness of demersal fish assemblages on the continental shelf of the northern Mediterranean Sea: a multiscale analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 341:191-203
- Golani D, Massuti E, Orsi Relini L, Quignard JP (2002) The CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean. Vol 1 Fishes 254 pp
- Gray JS (2002) Species richness of marine soft sediments. *Mar Ecol Prog Ser.* 244:285-297
- Grytnes JA, Vetaas OR (2002) Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *Am Nat* 159:294-304
- Halpern B.S., Floeter S.R. (2008) Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Mar Ecol Prog Ser* 364:147-156
- Hawkins BA, Diniz Filho JAF (2002) The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecol Biog* 11:419-426
- Heads M (2005) Towards a panbiogeography of the seas. *Biol J Linn Soc* 84:675-723
- Hughes TP, Bellwood DR, Connolly SR (2002) Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. *Ecol Lett* 5:775-784
- Ibarz A, Beltran M, Fernandez Borrás J, Gallardo MA, Sanchez J, Blasco J (2007) Alterations in lipid metabolism and use of energy depots of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) at low temperatures. *Aquaculture* 262:470-480
- Jetz W, Rahbek C (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proc Acad Nat Sci USA* 98:5661-5666
- Kendall VJ, Haedrich RL (2006) Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. *Deep-Sea Res* 53:506-515
- Kerr JT, Perring M, Currie DJ (2006) The missing Madagascan mid-domain effect. *Ecol Lett* 9:149-159
- Kerr JT, Southwood TRE, Cihlar J (2001) Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada. *Proc Acad Nat Sci USA* 98:11365-11370

- Kerr JT, Vincent R, Currie DJ (1998) Determinants of Lepidoptera richness in North America. *EcoScience* 5:448–453
- Kissling WD, Carl G (2008) Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecol Biog* 17:59-71
- Koleff P, Gaston KJ (2001) Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography* 24:341–351
- Lees DC, Kremen C, Andriamampianina L (1999) A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biol J Linn Soc* 67:529–584
- Legendre P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659–1673
- McCain CM (2004) The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *J Biogeogr* 31:19-31
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, Willig MR, Dodson SI, Gough L (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381-2396
- Mouillot D, Culioli JM, Pelletier D, Tomasini J.A. (2008) Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biol Conserv* 141:1569–1580
- Moutin T, Raimbault P (2002) Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise). *J Mar Syst* 33:273-288
- Pineda J, Caswell H (1998) Bathymetric species diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep Sea Res* 45:83-101
- Quignard JP, Tomasini JA (2000) Mediterranean fish biodiversity. *Biol Mar Mediter* 7:1-66
- Rahbek C, Graves GR (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proc Acad Nat Sci USA* 98:4534–4539
- R Development Core Team (2007) R: a language and environment for statistical computing. The R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL www.R-project.org
- Rangel TFLVB, Diniz Filho JAF (2004) Worldwide patterns in species richness of falconiformes: analytical null models, geometric constraints and the Mid-Domain-Effect. *Braz J Biol* 64:299-308
- Rangel TFLVB, Diniz Filho JAF, Bini LM (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecol Biog* 15:321–327

- Roberts CM, McClean CJ, Veron JEN, Hawkins JP, Allen GR, McAllister DE, Mittermeier CG, Schueler FW, Spalding M, Wells F, Vynne C, Werner TB (2002) Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295:1280-1284
- Romdal TS, Colwell RK, Rahbek C (2005) The influence of band sum area, domain extent and range sizes on the latitudinal Mid-Domain-Effect. *Ecology* 86:235–244
- Rouchy JM, Caruso A (2006) The Messinian salinity crisis in the Mediterranean basin: A reassessment of the data and an integrated scenario. *Sed Geol* 188–189:35-67
- Sanchez Cordero V (2001) Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecol Biog* 10:63-76
- Sanders N (2002) Elevational gradients in ant species richness: area, geometry and Rapoport's rule. *Ecography* 25:25-32
- Sonin O, Spanier E, Levi D, Patti B, Rizzo P, Andreoli MG (2007) Nanism (dwarfism) in fish: a comparison between red mullet *Mullus barbatus* from the southeastern and the central Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 343:221-228
- Spalding M.D., Fox H.E., Halpern B.S., McManus M.A., Molnar J., Allen G.R., Davidson N., Jorge Z.A., Lombana A.L., Lourie S.A., Martin K.D., McManus E., Molnar J., Recchia C.A., Robertson J. (2007) Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 7:573-583
- Srivastava DS, Lawton JH (1998) Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities. *Am Nat* 152:510-529
- Storch D., Davies R.G., Zajicek S., Orme C.D.L., Olson V., Thomas G.H., Ding T.S., Rasmussen P.C., Ridgely R.S., Bennett P.M., Blackburn T.M., Owens I.P.F., Gaston K.J. (2006) Energy, range dynamics and global species richness patterns: reconciling mid-domain effects and environmental determinants of avian diversity. *Ecol Lett* 9: 1308–1320
- Taviani M (2002) The Mediterranean benthos from late Miocene up to present: ten million years of dramatic climatic and geologic vicissitudes. *Biol Mar Medit* 9:445-463
- Turley CM, Bianchi M, Christaki U, Conan P, Harris JRW, Psarra S, Ruddy G, Stutt ED, Tselepides A, Van Wambeke F (2000) Relationship between primary producers and bacteria in an oligotrophic sea - the Mediterranean and biogeochemical implications. *Mar Ecol Prog Ser* 193:11-18
- Villegger S, Mason N, Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301

- Whitehead PJP, Bauchot L, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (1986) Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean, Vol 1,2,3, UNESCO, Paris
- Willig MR, Lyons SK (1998) An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos* 81:93-98

Table 1. Results of the regressions between observed and predicted fish species richness along the longitudinal gradient using the MDE null models of Colwell (CRMD) and Willig and Lyons (1998) (WL). n: number of species, df: degrees of freedom, R²: coefficient of determination (*p<0.05, (^{ns}) not significant)

Species pool	Range class	n	CRMD		WL	
			df	R ²	df	R ²
Entire	All	619	2.2	0.24 ^{ns}	2.1	0.24 ^{ns}
	Small	68	2.9	0.07 ^{ns}	6.9	0.08 ^{ns}
	Intermediate	153	1.7	0.15 ^{ns}	2	0.15 ^{ns}
	Large	398	2.5	0.45 ^{ns}	2.3	0.36 ^{ns}
Endemic	All	79	1.7	0.68*	1.6	0.71*
	Small	27	12	0.23 ^{ns}	4.7	0.23 ^{ns}
	Intermediate	12	1.6	0.60 ^{ns}	36.3	0.55*
	Large	40	1.7	0.79*	1.5	0.79*
Without exotics	All	492	2.3	0.27 ^{ns}	2.2	0.27 ^{ns}
	Small	68	7.1	0.05 ^{ns}	5.8	0.02 ^{ns}
	Intermediate	45	1.7	0.15 ^{ns}	1.9	0.14 ^{ns}
	Large	379	2.6	0.33 ^{ns}	2.4	0.34 ^{ns}

Table 2. Results of the regressions between observed and predicted fish species richness along the latitudinal gradient using the MDE null models of Colwell (CRMD) and Willig and Lyons (1998) (WL). n: number of species, df: degrees of freedom, R²: coefficient of determination (*p<0.05, (^{ns}) not significant)

Species pool	Range class	n	CRMD		WL	
			df	R ²	df	R ²
Entire	All	619	6.1	0.80*	1.9	0.80*
	Small	112	9.3	0.14 ^{ns}	5.7	0.12 ^{ns}
	Intermediate	95	1.7	0.54 ^{ns}	1.9	0.54 ^{ns}
	Large	412	2.2	0.68*	1.8	0.69*
Endemic	All	79	6.9	0.13 ^{ns}	2.8	0.15 ^{ns}
	Small	20	18.6	0.06 ^{ns}	59.6	0.03 ^{ns}
	Intermediate	19	2	0.11 ^{ns}	2.2	0.12 ^{ns}
	Large	40	3.2	0.16 ^{ns}	3	0.18 ^{ns}
Without exotics	All	492	6	0.63*	1.8	0.65*
	Small	49	9.6	0.15 ^{ns}	7.9	0.21 ^{ns}
	Intermediate	54	3.3	0.74*	1.5	0.72*
	Large	389	9.6	0.15 ^{ns}	3.3	0.14 ^{ns}

Table 3. Standardized coefficients of six explanatory variables used to model patterns of species richness of fishes with two modelling techniques: non-spatial ordinary least squares (OLS) and spatial autoregressive model (SAR). TMOY: mean SST, TMAX: maximum SST, TMIN: minimum SST, PROD: primary production, DGI: distance to the Gibraltar Strait, DSU: distance to the Suez Canal, Pred: fish richness (FR) and fish richness deviation from MDE predictions (D), I: Moran residual autocorrelation, R²: coefficient of determination (*p<0.05, (ns) not significant), AIC: AIC values obtained by including the significant parameters only

Model	Pred	Predictor variables						I	R ²	AIC
		TMOY	TMAX	TMIN	PROD	DGI	DSU			
Entire species pool										
OLS	FR	54.5*	59.1*	-67.7*	-7.8*	-4.7*	-4.9*	0.94*	0.63	73592
	D	-45.4*	-68.7*	98.9*	4.6*	-2.8*	1.3*	0.93*	0.74	72857
SAR	FR	51.5*	43.1*	-54.1*	-2.9*	0.1 ^{ns}	-0.1 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.98	50099
	D	-37.9*	-55.1*	83.1*	2.8*	0 ^{ns}	0.1 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.98	50110
Endemic species pool										
OLS	FR	18.2*	23.9*	-20.1*	0.4*	1.9*	-0.4*	0.92*	0.74	44340
	D	-17*	-25.2*	24.2*	-0.8*	-2.9*	0.8*	0.94*	0.48	50602
SAR	FR	14.7*	19.7*	-15.1*	0.1 ^{ns}	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.99	17875
	D	-12.8*	-21.3*	19*	-0.1 ^{ns}	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.99	18756
'Without exotics' species pool										
OLS	FR	62.7*	58.6*	-66.8*	-7.5*	-3.9*	1.2*	0.95*	0.72	72922
	D	-55.3*	-66.5*	92.2*	4.9*	-2.4*	0.9*	0.94*	0.76	70531
SAR	FR	60.3*	46.1*	-55.7*	-2.4*	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.99	47049
	D	-49.3*	-55.9*	79.4*	2.3*	0 ^{ns}	0 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.99	46920

Figure legends

Fig.1. Observed species richness gradient for the entire (a) and the endemic (b) species pools. Spa.: Spain, Fra.: France, Ita.: Italy, Gre.: Greece, Tur.: Turkey, Isr.: Israel, Egy.: Egypt, Lib.: Libya, Tun.: Tunisia, Alg.: Algeria, Mor.: Morocco

Fig.2. Observed and predicted species richness curves for the entire species pool, the endemic species pool and the ‘without exotic’ species pool along a longitudinal (a) and a latitudinal (b) gradients according to Colwell’s model as proposed by Dunn et al. (2006a) and to Willig and Lyon’s model (1998). The circles indicate the observed richness, the line and the dashed line indicate the predicted richness according to CRMD and to WL models respectively.

Fig.3. Species richness gradient predicted by the null model of Willig and Lyon’s (1998) extended by Bokma et al. (2001) and applied to the whole Mediterranean Sea

Fig.4. Observed (a) and predicted (b) fish richness patterns for the ‘without exotics’ species pool according to Willig and Lyon’s model extended by Bokma et al. (2001)

Fig.5. Longitudinal and latitudinal patterns of fish species richness expressed as deviation from fish species richness predicted by the MDE model (CRMD)

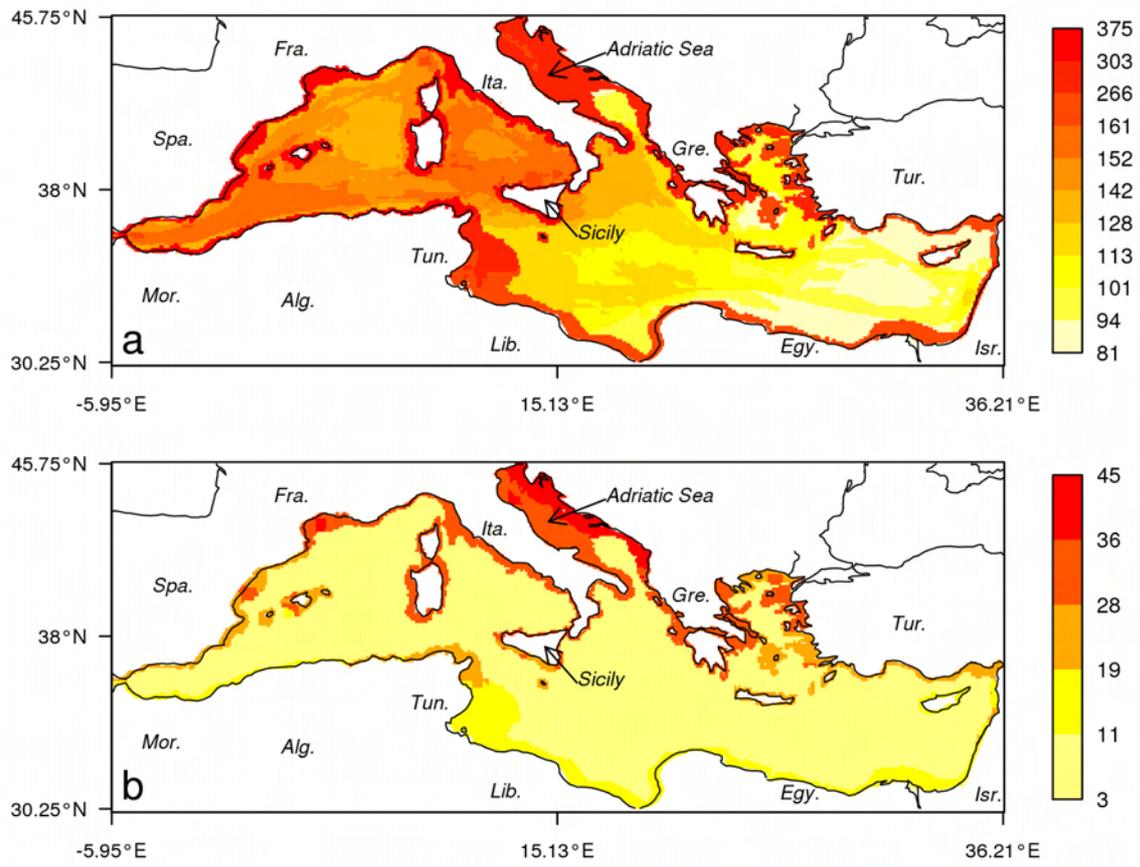


Fig.1.

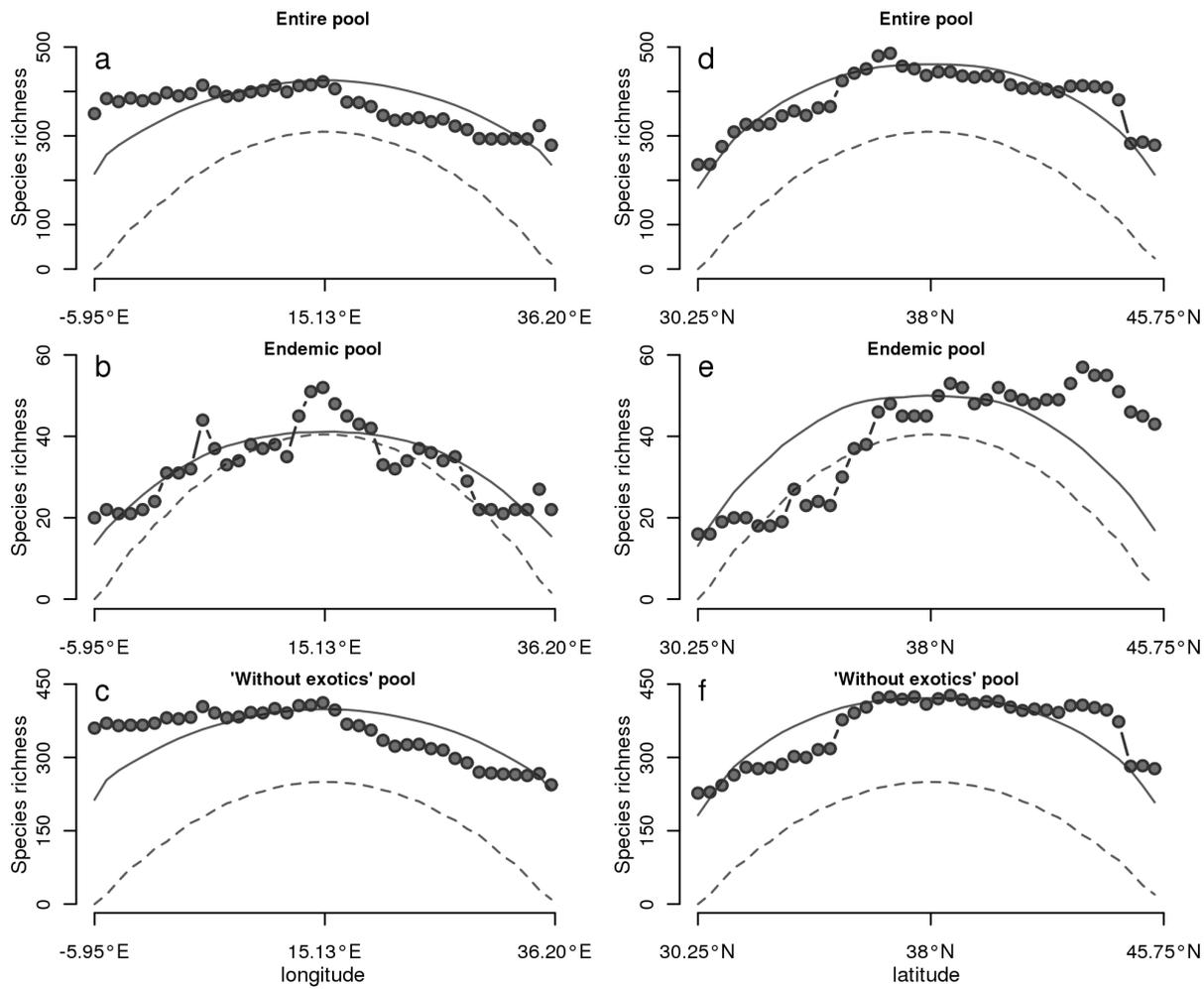


Fig.2.

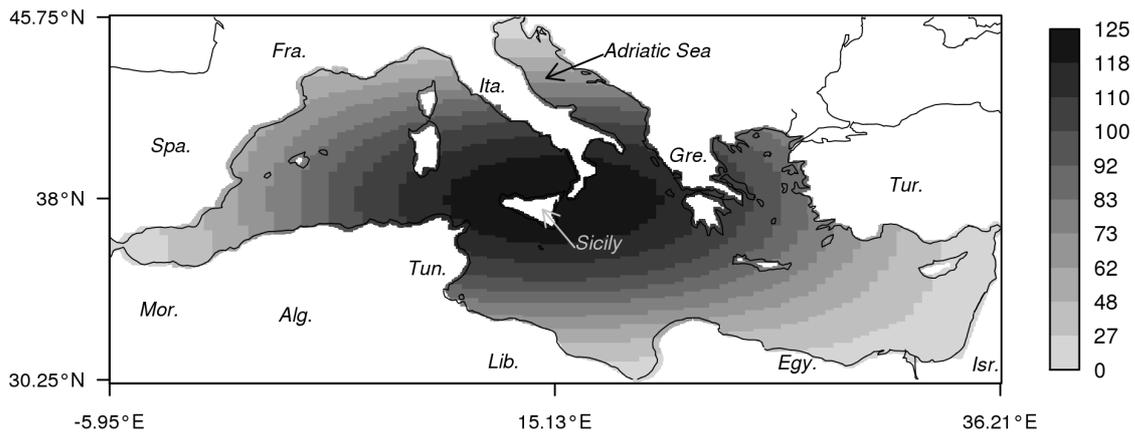


Fig.3.

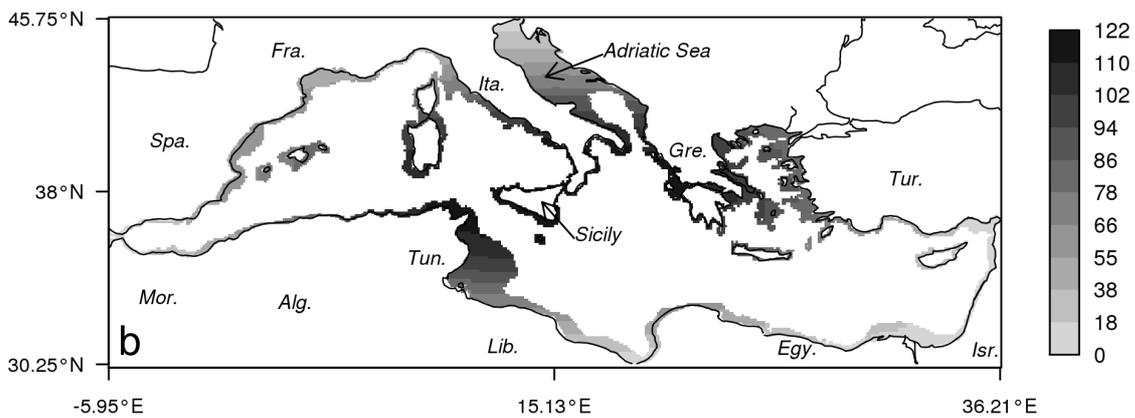
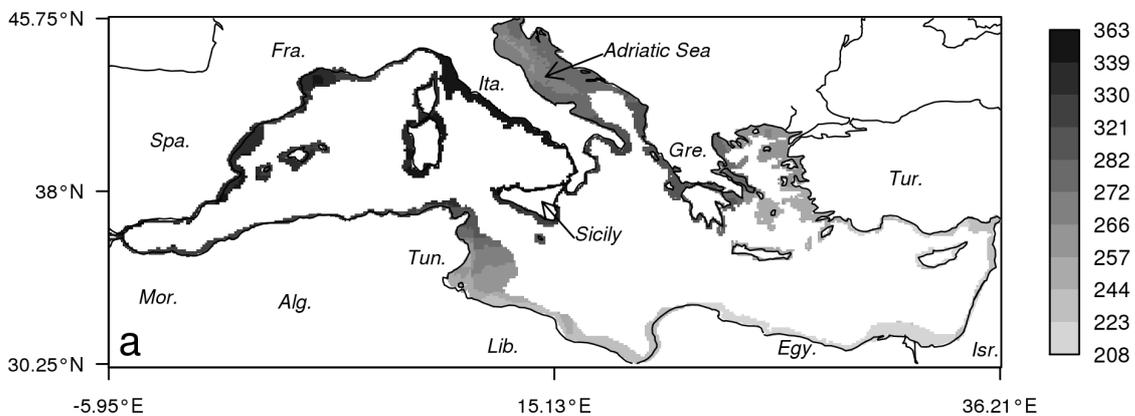


Fig.4.

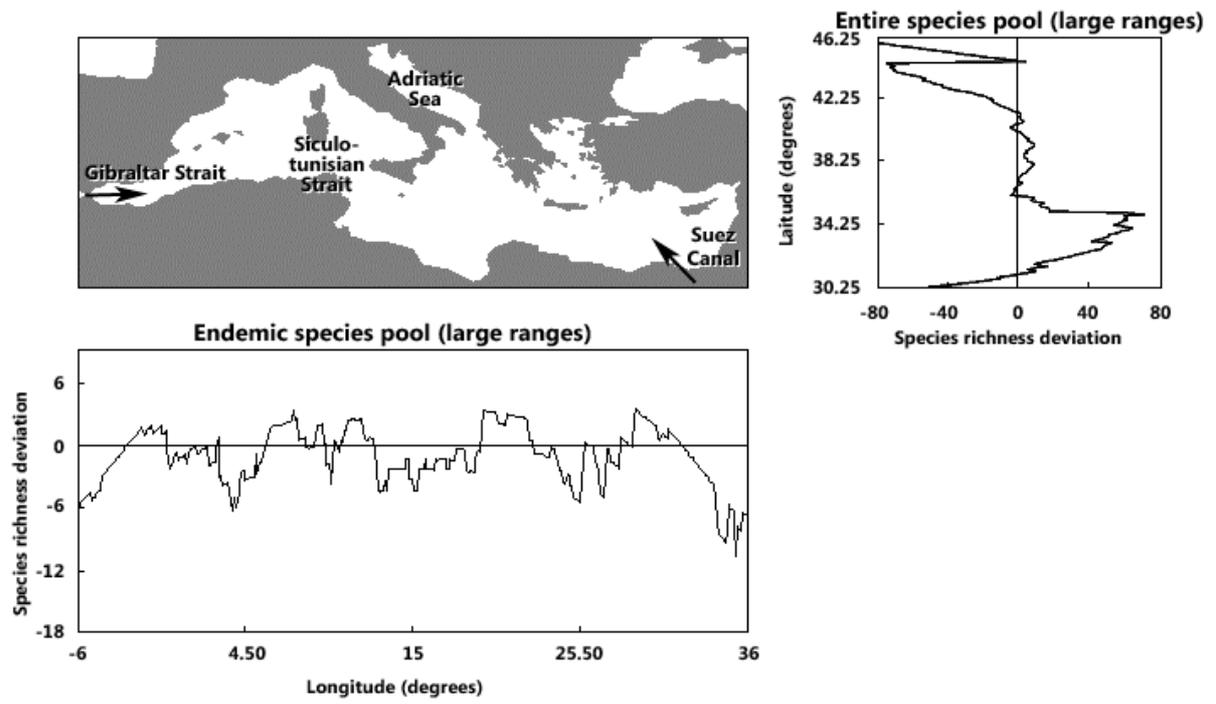


Fig.5.

Annexe B

Manuscript B

BEN RAIS LASRAM F., TOMASINI J.A., GUILHAUMON F., ROMDHANE M.S., DO CHI T. & MOUILLOT D. (2008) Ecological correlates of dispersal success in Lessepsian fishes. *Marine Ecology Progress Series* 363: 273–286

Ecological correlates of dispersal success of Lessepsian fishes

F. Ben Rais Lasram^{*,1,2}, J. A. Tomasini¹, F. Guilhaumon¹, M. S. Romdhane²,
T. Do Chi¹, D. Mouillot¹

¹Laboratoire Ecosystèmes Lagunaires, UMR CNRS-IFREMER-UM2 5119, Université Montpellier 2, cc 093,
place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

²Laboratoire Ecosystèmes et Ressources Aquatiques, Institut National Agronomique de Tunisie, 43 avenue Charles Nicolle,
1082 Tunis, Tunisie

ABSTRACT: Despite the importance of Lessepsian invasion by migrant fish species from the Red Sea into the Mediterranean Sea via the Suez Canal, determinants of invasive success have been poorly investigated. In this study, we reconstructed the spatio-temporal dynamics of all Lessepsian fish species in the Mediterranean Sea and analysed the relationship between ecological variables and dispersal rate. We created a database on species occurrences based on historical data (1869 to 2005) and estimated the dispersal rate of each species. Overall, 30% of the Lessepsian species succeeded in colonizing the Mediterranean Sea. On average, the 43 Lessepsian species not included in the category 'absence of dispersal' disperse at a rate of $221 \pm 5.4 \text{ km yr}^{-1}$ (SE) on the northern side and 70 km yr^{-1} (SE = 3 km yr^{-1}) on the southern side. Among the ecological variables studied, climate match, the year of introduction and interactions of both factors were significantly correlated with dispersal success. According to our observations, subtropical species introduced before 1980 have an advantage in the dispersal process. The transition from the Levantine basin to the western basin is clearly associated with a deceleration in dispersal rate that is likely due to a thermal barrier. In addition, we showed that species with pelagic propagules (eggs) tend to disperse more on the northern side (in comparison to the southern side) than do species with benthic propagules. This pattern was related to the counterclockwise surface circulation in the Levantine basin. We concluded that crossing the Suez Canal does not guarantee successful invasion and widespread dispersal of fish populations and that species ecology is a key determinant for dispersal success.

KEY WORDS: Lessepsian fish · Climate match · Exotic · Dispersal · Suez Canal · Mediterranean Sea · Propagules · Year of introduction

—Resale or republication not permitted without written consent of the publisher—

INTRODUCTION

Dispersal of exotic species has produced marked changes in the distribution of fish species all over the world. Some 'winner' species have expanded their geographic range to the detriment of many 'loser' species (McKinney & Lockwood 1999). Consequently, a worldwide homogenisation of biota has been observed for many taxonomic groups (Olden et al. 2004). Among the human influences on species dispersal, the creation of a canal connecting 2 marine biomes

that evolved independently is certainly one of the most spectacular. These large-scale experiments provide unique opportunities to study the processes that shape biodiversity patterns and, in particular, the rate of biotic exchanges and the determinants of invasive success for introduced species (Smith et al. 2004).

The Suez Canal, completed in 1869, was the first artificial connection between 2 naturally separated seas — the Mediterranean and Red Seas (Fig. 1). Hundreds of artificial canals have been created all over the world, but, with the exception of the Suez and Panama canals

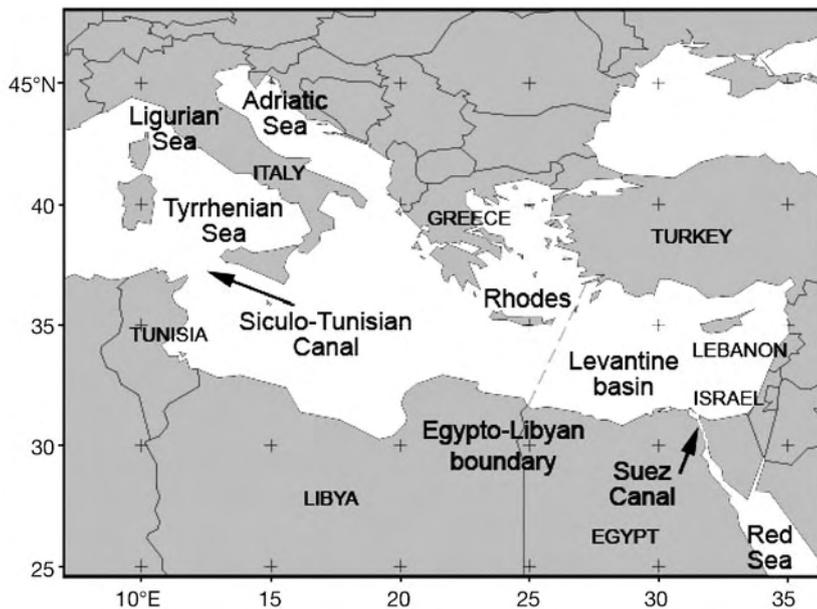


Fig. 1. Map of the Mediterranean Sea with the most important biogeographic features

(connecting 2 isolated seas), they connect a sea to a river (e.g. Canal du Midi in France connecting the Mediterranean Sea to the Garonne river), a sea to a lake (e.g. Saint Lawrence Seaways in Canada connecting the Atlantic Ocean to the Great Lakes), or 2 seas that are already naturally connected (e.g. Corinth Canal connecting the Ionian Sea and the Aegean Sea in Greece, Kiel Canal in Germany connecting the North Sea and the Baltic Sea) (The International Canal Monuments List 1996, www.icomos.org/studies/canals-toc.htm).

Just after completion of the Suez Canal in 1869, migration of Red Sea species into the Mediterranean Sea was blocked by the presence of hypersaline lakes inside the canal. After the salinity of these lakes equalized, fish species began migrating into the Mediterranean Sea (George & Athanassiou 1967), where 63 species were subsequently recorded. Species migrating into the Mediterranean via the Suez Canal have been termed Lessepsian species in reference to the canal's architect, Ferdinand de Lesseps. In contrast, Goren & Dor (1994) recorded only 15 anti-Lessepsian fishes. According to some authors, it remains difficult to list 'anti-Lessepsian' fishes (Tortenesi 1984). Lessepsian flux of Red Sea fish species into the Mediterranean Sea is favoured by the dominant current in the Suez Canal, which flows South to North after the construction of the Aswan Dam in 1965, because the Red Sea is higher than the Eastern Mediterranean Sea (Hassan et al. 2003). In the context of global warming, most fish species are expected to shift their ranges of distribution polarwards, rather than adapt to warmer temperatures *in situ* (Huntley 1991).

The Mediterranean and Red Seas had very different faunal communities before completion of the Suez Canal, because the former is naturally connected to the Atlantic Ocean, while the latter is under the influence of the Indo-Pacific Ocean. Moreover, and in contrast to the Panama Canal (Smith et al. 2004), the Suez Canal connects 2 semi-closed seas with a high degree of endemism (8.8% for the Mediterranean Sea) (Quignard & Tomasini 2000). Thus, the impact of the Suez Canal on the biodiversity of both seas is potentially very important, because species assemblages are likely to become increasingly homogenised over time. In addition, local diversity loss can be expected if native species are endangered by the spread of exotic species. In our study, we focussed exclusively on the ability of introduced Lessepsian species to disperse in the Mediterranean Sea, not on the initial introduction of fishes from the Red Sea to the Mediterranean Sea (Duncan et al. 2001).

Some fish species succeeded in the colonisation of the entire Mediterranean, some remained limited to the eastern part of the basin, and others have never been recorded again after their first observation. Until now, the majority of studies on Lessepsian migration has been descriptive, reporting new occurrences of Lessepsian species (e.g. Golani 2000, Corsini et al. 2005, Golani & Sonin 2006), setting up inventories (e.g. Torcu & Mater 2000, Spanier 2000, Harmelin Vivien et al. 2005, Golani 2005), or describing the ecological impact of new arrivals on the Mediterranean fauna (e.g. Goren & Galil 2005). A more challenging issue is to search for either species or habitat characteristics that can predict invasiveness (Goodwin et al. 1999, Colautti et al. 2006, Strauss et al. 2006). For instance, recent studies showed how some life history and ecological traits predispose certain species to establish themselves or to become invasive outside of their native range (Ruesink 2005). Furthermore, the identification of such biological traits common to invader species may allow us to anticipate future colonisations. Few studies have examined the factors determining the invasive success of Lessepsian fishes in their new environment (Ben Eliahu & Golani 1990), and none have included all of the species ever recorded. In our study, we reconstructed the spatio-temporal dynamic of all Lessepsian fish species since their first record from the Mediterranean, and we tested whether their dispersal success can be related to functional traits (location in the water column, body size), life history traits (reproduction, growth), year of introduction into the Mediterranean, confamilial resistance and climate match.

MATERIALS AND METHODS

Species list and calculation of dispersal rates. We compiled a list of Lessepsian fishes using and updating the CIESM Atlas (Golani et al. 2002). Our list includes 63 species (see Table 1 for the complete list). Since completion of this study, 3 new Lessepsian fishes have been recorded: *Iniistius pavo* (Corsini et al. 2006), *Apogon queketti* (Eryilmaz & Dalyan 2006) and *Decapterus russelli* (Golani 2006), increasing the total number of Lessepsian fishes to 66. These species were not included in our list or in our analysis, since they are less likely to have had enough time to spread along the Mediterranean coast and would consequently introduce bias into our analysis.

We compiled a bibliography of Lessepsian fish species recorded from the Mediterranean between 1896 and 2006 (Table 1). Each record was mapped using the Geographical Information System (GIS) software ArcView 3.3. Using this application, we measured the distance covered by each fish species along the coast line over a period of time, and then used this data to calculate their dispersal rate. Since it is not likely that

dispersal is achieved by swimming along the entire coast, we did not include the coastline in bays and along islands of the Aegean Sea and the Gulf of Taranto in the distance covered by each species. Instead, the distances were measured in direct lines. Because most of the species show an asymmetrical pattern of dispersal between the southern and the northern Mediterranean—i.e. they do not disperse equally on both sides—we calculated and analysed a propagation speed for these two regions separately. As the number of records was not the same for all the species, two dispersal rates were estimated:

$$S_T^n = \frac{d_T^n}{Y_T^n - Y_0}; S_T^s = \frac{d_T^s}{Y_T^s - Y_0} \quad (1)$$

$$S_T^n = \frac{d_{t+1}^n - d_t^n}{Y_{t+1}^n - Y_t^n}; S_T^s = \frac{d_{t+1}^s - d_t^s}{Y_{t+1}^s - Y_t^s} \quad (2)$$

where n is northern direction of dispersal, s is southern direction of dispersal, d_t^n is the total distance covered on the northern and d_t^s , the total distance covered on the southern side; Y_0 is the year of the first record in the Mediterranean Sea, Y_T^n , is the year of the record furthest

Table 1. Lessepsian species and their invasive success. YI: year of introduction, DS: dispersal success (1 = absence of dispersal, 2 = weak dispersal, 3 = strong dispersal), CM: climate match (t = tropical, st = subtropical), PWC: position in the water column (p = pelagic, b = benthic), ML: maximum total length (cm), Pr: propagule (p = pelagic, b = benthic), CR: confamilial resistance, ND: dispersal on the northern side (km), SD: dispersal on the southern side (km). Data for CM, PWC, ML, Pr and CR from FishBase unless otherwise indicated by superscripts

Species	Family	YI	DS	CM	PWC	ML	Pr	CR	ND	SD	Reference
<i>Atherinomorus lacunosus</i>	Atherinidae	1902	3	st	p	25	b	3	1213	1953	Tillier (1902)
<i>Alepes djedaba</i>	Carangidae	1927	2	st	b	40	p	15	2274	407	Steinitz (1927)
<i>Hemiramphus far</i>	Hemiramphidae	1927	2	st	p	45	b	1	2301	546	Steinitz (1927)
<i>Coryogalops ochetica</i>	Gobiidae	1927	1	t	b	6	b	49	0	0	Norman (1927)
<i>Siganus rivulatus</i>	Siganidae	1927	3	st	b	27	b	0	3680	1522	Steinitz (1927)
<i>Stephanolepis diaspros</i>	Monacanthidae	1927	3	t	b	25	p	0	2245	2548	Steinitz (1927)
<i>Liza carinata</i>	Mugilidae	1929	2	t	p	18	p	7	949	0	Norman (1928)
<i>Lagocephalus spadiceus</i>	Tetraodontidae	1930	2	st	b	20	b ^B	2	2343	23	Sanzo (1930)
<i>Leiognathus klunzingeri</i>	Leiognathidae	1931	3	t	b	110	p	0	5500	933	Spicer (1931)
<i>Sphyræna chrysotaenia</i>	Sphyrænidae	1931	3	t	p	30	p	3	5435	1702	Spicer (1931)
<i>Parexocoetus mento</i>	Exocoetidae	1935	3	t	p	11	b	4	3700	2834	Bruun (1935)
<i>Scomberomorus commerson</i>	Scombridae	1935	3	t	p	240	p	13	859	894	Hornell (1935)
<i>Herklotsichthys punctatus</i>	Clupeidae	1943	2	st	p	9	p	8	912	541	Bertin (1943)
<i>Apogon pharaonis</i>	Apogonidae	1947	2	st	b	10	b	2	1600	0	Haas & Steinitz (1947)
<i>Sargocentrum rubrum</i>	Holocentridae	1947	3	st	b	32	p	0	1666	1522	Haas & Steinitz (1947)
<i>Upeneus moluccensis</i>	Mullidae	1947	3	st	b	20	p	4	0	0	Haas & Steinitz (1947)
<i>Sorsogona prionota</i>	Platycephalidae	1947	1	t	b	22	p	0	3020	1862	Golani & Ben Tuvia (1990)
<i>Dussumieria elopsoides</i>	Dussumieriidae	1949	2	st	p	20	p	8	895	414	Lissner (1949)
<i>Upeneus pori</i>	Mullidae	1950	3	st	b	30	p	4	1600	2834	Kosswig (1950)
<i>Callionymus filamentosus</i>	Callionymidae	1953	2	st	b	20	p	7	1452	0	Ben Tuvia (1953)
<i>Cynoglossus sinusarabici</i>	Cynoglossidae	1953	2	t	b	10	p	3	895	592	Ben Tuvia (1953)
<i>Platycephalus indicus</i>	Platycephalidae	1953	2	st	b	100	p	0	572	420	Ben Tuvia (1953)
<i>Saurida undosquamis</i>	Synodontidae	1953	3	st	b	50	p	1	3434	1878	Ben Tuvia (1953)
<i>Himantura uarnak</i>	Dasyatidae	1955	2	st	b	200	b	6	912	0	Ben Tuvia (1955)
<i>Siganus luridus</i>	Siganidae	1955	3	st	b	30	b	0	4500	3407	Ben Tuvia (1964)
<i>Etrumeus teres</i>	Dussumieriidae	1963	2	st	p	30	p	8	2800	424	Whitehead (1963)
<i>Hyporhamphus affinis</i>	Hemiramphidae	1964	1	t	b	38	b	1	0	0	George et al. (1964)
<i>Tylosorus choram</i>	Belontiidae	1967	1	t	b	120	b	3	0	0	Parin (1967)

(Table continued on next page)

Table 1 (continued)

Species	Family	YI	DS	CM	PWC	ML	Pr	CR	ND	SD	Reference
<i>Epinephelus coioides</i>	Serranidae	1969	3	st	b	120	p	12	415	0	Ben Tuvia & Lourie (1969)
<i>Epinephelus malabaricus</i>	Serranidae	1969	1	t	b	234	p	12	0	0	Ben Tuvia & Lourie (1969)
<i>Pomadasys stridens</i>	Haemulidae	1969	3	t	b	20	p	1	8312	420	Torchio (1969)
<i>Crenidens crenidens</i>	Sparidae	1970	3	st	b	30	p	22	552	1522	Lourie & Ben Tuvia (1970)
<i>Rastrelliger kanagurta</i>	Scombridae	1970	1	t	p	35	p ^A	13	0	0	Collette (1970)
<i>Terapon puta</i>	Teraponidae	1976	2	t	p	16	p	0	744	580	Ben Tuvia (1976)
<i>Lagocephalus suezensis</i>	Tetraodontidae	1977	2	st	b	18	b ^B	2	1806	28	Mouneimne (1977)
<i>Pelates quadrilineatus</i>	Teraponidae	1977	2	st	b	30	p	0	912	753	Ben Tuvia (1977)
<i>Sillago sihama</i>	Sillaginidae	1977	2	t	b	30	p	0	762	790	Mouneimne (1977)
<i>Spratelloides delicatulus</i>	Clupeidae	1978	1	t	p	7	b	8	0	0	Ben Tuvia (1978)
<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	Lutjanidae	1979	1	st	b	150	p	0	0	0	Mouneimne (1979)
<i>Pempheris vanicolensis</i>	Pempheridae	1979	3	t	b	20	p	0	2153	2834	Mouneimne (1979)
<i>Muraenesox cinereus</i>	Muraenesocida	1982	1	st	b	16	p	1	0	0	Golani & BenTuvia (1982)
<i>Oxyurichthys petersi</i>	Gobiidae	1983	2	t	b	18	b	49	912	0	Ben Tuvia (1983)
<i>Rachycentron canadum</i>	Rachycentridae	1986	1	st	b	200	p	0	0	0	Golani & Ben Tuvia, (1986)
<i>Silhouettea aegyptica</i>	Gobiidae	1986	2	t	b	4	b	49	570	0	Miller & Fouda (1986)
<i>Torquigener flavimaculosus</i>	Tetraodontidae	1987	2	t	b	13	p	2	1327	0	Golani (1987)
<i>Tetrosomus gibbosus</i>	Ostraciontidae	1988	1	t	b	30	p	0	0	0	Spanier & Goren (1988)
<i>Pteroscirtes ancydon</i>	Blenniidae	1989	2	t	b	11.5	b	20	1589	0	Goren & Galil (1989)
<i>Papilloculiceps longiceps</i>	Platycephalidae	1990	1	t	b	70	p	0	0	0	Golani & Ben Tuvia (1990)
<i>Pteragogus pelycus</i>	Labridae	1992	2	st	b	15	p	19	1666	0	Golani & Sonin (1992)
<i>Rheois miles</i>	Scorpaenidae	1992	1	t	b	35	p	8	0	0	Golani & Sonin (1992)
<i>Rhabdosargus haffara</i>	Sparidae	1992	1	t	b	35	p	22	0	0	Golani (1992)
<i>Sphyaena flavicauda</i>	Sphyaenidae	1992	3	t	b	60	p	3	1666	2209	Golani (1992)
<i>Rhynchoconger trewasasae</i>	Congridae	1993	1	st	b	57	p	3	0	0	Ben Tuvia (1993)
<i>Chilomycterus spilostylus</i>	Diodontidae	1993	1	t	b	34	p	0	0	0	Golani (1993)
<i>Abudefduf vaigiensis</i>	Pomacentridae	1998	3	t	b	20	b	2	8198	0	Goren & Galil (1998)
<i>Fistularia commersonii</i>	Fistulariidae	2000	3	t	b	160	p	1	3482	2153	Golani (2000)
<i>Hippocampus fuscus</i>	Syngnathidae	2001	2	t	b	14.4	b	12	1259	520	Golani & Fine (2002)
<i>Plotosus lineatus</i>	Plotosidae	2001	1	t	b	32	b	0	0	0	Golani (2002)
<i>Heniochus intermedius</i>	Chaetodontidae	2002	1	t	b	20	p	2	0	0	Gökoglu et al. (2003)
<i>Scarus ghobban</i>	Scaridae	2002	2	t	b	90	p	2	240	0	Goren & Aronov (2002)
<i>Lagocephalus sceleratus</i>	Tetraodontidae	2004	2	t	b	110	b ^B	2	1985	0	Filiz & Er (2004)
<i>Nemipterus japonicus</i>	Nemipteridae	2005	1	t	b	32	p	0	0	0	Golani & Sonin (2006)
<i>Tylerius spinosissimus</i>	Tetraodontidae	2005	1	st	b	12	p	2	0	0	Corsini et al. (2005)

^AB. Colette pers. comm. (National Marine Fisheries Service Systematics Laboratory, Washington)

^BInformation not available for the species: we used information from the family level, making the assumption that co-familial species are consistent for this trait

from the Suez Canal on the northern and Y_t^S on the southern side, respectively; and Y_t^N , Y_{t+1}^N , Y_t^S , Y_{t+1}^S are the record in year t and the following record ($t+1$) on the northern side and on the southern side, respectively.

Eq. (1) 1 was used to calculate the propagation speed S_T between the first record and that furthest from the Suez Canal, expressed in km yr^{-1} . Eq. (2) was used to reconstruct the chronological series of the dispersal speed S_t per record interval, i.e. at each new record.

Since dispersal rates were not accurate enough to be included in our statistical analysis, we used them only for a descriptive purpose. In order to provide a trend for the dispersal rate, we plotted the distance crossed against time. However, since this was only possible where the number of records was sufficient (at least 3) and this requirement was not met for the southern side of the Mediterranean, we produced the plots only for the northern side.

In order to investigate the ecological correlates of dispersal success, we built a categorical variable summarizing the species ability to spread over the Mediterranean Sea. The 63 fish species (Table 1) were assigned to 3 categories: (1) absence of dispersal, including the species that were recorded once and have never been recorded since; (2) weak dispersal, including species that were not able to spread beyond the biogeographical boundaries of the Levantine basin, i.e. the island of Rhodes (northern side) and the Egypto-Libyan boundary (southern side); and (3) strong dispersal, including species distributed beyond the above boundaries (Fig. 1). Dispersal success was estimated independently from observed abundances. We considered that even if a record includes only a small number of specimens, it reveals the spread of the species. Moreover, as most of the species follow a positive dispersal range–abundance

relationship (Gaston 2003), we hypothesized that spatial dispersal and total abundance in the Mediterranean Sea may evolve proportionally.

Ecological variables. We compiled a database containing variables that are likely to influence invasion success for each of the species: climate match, position in the water column, maximum length, presence of propagules, confamilial resistance, and year of introduction.

Climate match: Invasion success of some exotic species has been shown to be positively related to the match between native and colonised environment (Wolf et al. 1998, Duncan et al. 2001). As this information often lacks large-scale studies, the climate match has been explored by comparing the latitude of the native range to the introduction latitude (Blackburn & Duncan 2001). A species that is introduced at a latitude very close to its native latitude is more likely to experience rather similar thermal conditions, and thus more likely to establish successfully. Based on these assumptions, subtropical species are more likely to disperse over the Mediterranean Sea than tropical species because of the difference in their tolerance to cold water. For our study, each species was considered either as a tropical species, i.e. preferring water temperatures over 20°C, or as a subtropical species, i.e. preferring water temperatures between 10°C and 20°C, in their original environment. These temperature preferences were taken from FishBase (Froese & Pauly 2006).

Position in the water column: Pelagic fishes are more prone to undertaking migrations than benthic species. The former have a higher swimming performance than the latter, due to their hydrodynamic body shape (e.g. Bardin & Pont 2002). Thus, we hypothesized that pelagic species have higher dispersal ability than benthic species. Information on the position in the water column of each species was taken from FishBase (Froese & Pauly 2006).

Maximum length: Fish species with rapid growth and a high reproduction rate may disperse better because invaders have to breed quickly to avoid extinction (McArthur & Wilson 1967). Thus, species with early sexual maturity are more likely to establish themselves in a new environment than others. Since sexual maturity is highly positively correlated to the maximum length (Peters 1983, Savage et al. 2004), we assumed that small species with earlier sexual maturity are more likely to disperse over the Mediterranean Sea than larger species. Maximum length data were taken from FishBase (Froese & Pauly 2006).

Propagules: Major oceanic currents may allow certain marine species to disperse over extremely long distances (Shanks et al. 2003). Species whose propagules have the ability to disperse more widely are expected to achieve a wider geographic range (Emlet 1995, Gaston 2003). Fish propagules are larvae and eggs. According to Leis

(1991), factors affecting larval dispersal are behaviour, swimming speed and duration of the pelagic larval phase. Because data for the larvae of all species in this study were not available, we considered only eggs, even though some demersal spawners have pelagic larvae and their dispersal ability is not less than that of pelagic spawners. We hypothesized that fish species with pelagic eggs have a wider geographic range than species with benthic eggs. Although some benthic fishes invest more in parental care, they are weak dispersers. Conversely, one may also argue that parental care increases larval survival and could therefore serve to enhance fish population establishment. Therefore, these 2 alternative hypotheses were tested. We also investigated which type of propagule, pelagic or benthic, disperses better in terms of distance covered by each species on the northern vs. the southern side of the Mediterranean. This method has the advantage of avoiding the bias of detectability, because species with pelagic propagules and species with benthic propagules have the same probability of being captured. Information about propagule type (pelagic or benthic) was taken from FishBase (Froese & Pauly 2006) and existing literature. Where data about fish propagules were not available for a species we used information from the family level, making the assumption that co-familial species are consistent for this trait.

Confamilial resistance: We hypothesized that invading species with no or very few confamilial counterparts in the Mediterranean Sea would have a higher dispersal success rate than species which encounter close relatives because of the absence of competition for resources (habitat and food), based on observations by Davis et al. (2000) and Strauss et al. (2006). On the other hand, one could maintain that the dispersal potential of invasive species having confamilial species already installed in the Mediterranean Sea may be facilitated due to the availability of suitable habitats. This 'confamilial resistance' hypothesis was initially proposed by Darwin (1859). We tested these 2 opposite hypotheses by comparing the taxonomy of species coming from the Red Sea to the Mediterranean species pool. The confamilial resistance was estimated based on the number of Mediterranean species found in the family of each Lessepsian species.

Year of introduction: One potential confounding variable in our study is the year of introduction. Species introduced at the beginning of the century were more likely to disperse than more recently introduced species. For the purpose of our study, the year of first record was treated as the year of introduction into the Mediterranean.

Statistical analyses. We carried out 2 types of complementary analyses. First, we tested the effect of each variable on the dispersal success individually. Given

that our dataset was limited (63 species), and that the assumptions of parametric tests were not met by our data, we used a non-parametric chi-squared test for evaluating the qualitative relationships between ecological variables and dispersal success. We used the modalities 'tropical fish' (t) and 'subtropical fish' (st) for the climate match, the modalities 'benthic fish' (b) and 'pelagic fish' (p) for the position in the water column, and the modalities 'benthic eggs' (b) and 'pelagic eggs' (p) for the type of propagule. For the quantitative variables (mean values of maximum fish length: ML, confamilial resistance: CR, year of introduction: YI), we used the non-parametric Kruskal–Wallis test. This test was also used to analyse the influence of the propagule type on the relative dispersal on the northern and southern side of the Mediterranean Sea, using the difference $d^n - d^s$ as a predicted variable (where d^n is the distance covered on the northern side and d^s is the distance covered on the southern side). All statistical tests were performed using the software Minitab 12.2.

In order to prioritize the factors related to dispersal success (coded as a binary variable: absence or presence of dispersal), and to investigate potential subsequent interactions between factors, we followed a multiple logistic regression approach (Generalized Linear Model, GLM, with a binomial error and a logit link) in a second step. Starting with a maximal model including all 6 factors listed above and all second order interactions, the relative importance of factors was assessed using a backward selection procedure. The significance of the increase in deviance resulting from the deletion of a term in the model was estimated using chi-squared deletion tests (Crawley 2007). The minimal adequate model was selected as the one containing nothing but significant terms. We used the commands 'glm', 'summary' and 'anova' from the R statistical and programming environment (R Development Core Team 2007) to parameterize and select the models and to perform analyses of deviance.

Surface temperature map. Using the GIS software (ArcView 3.3), we generated a map using data from the National Climatic Data Center (NCDC) National Operational Model Archive and Distribution System Meteorological Data Server (NOMADS) of the US National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Satellite and Information Service (at www.osdpd.noaa.gov/PSB/EPS/SST/a1_climo_mon.html).

RESULTS

The first record of a Lessepsian fish species in the Mediterranean, *Atherinomorus lacunosus*, is attributed to Tillier (1902). The most recent record we took into account for our analysis is from 2005, *Tylerius*

spinosissimus (Corsini et al. 2005). The Lessepsian fish arrivals in the Mediterranean Sea continually increased between the 1930s and the 1950s (Fig. 2a). We observed another period of increased dispersal of Lessepsian species starting in 1980 from an average of 0.7 for the 1980s to 2 species yr^{-1} for the most recent years (Fig. 2a). Lessepsian species belonged to 45 families and 57 genera (Table 1). The most frequently represented families are the Tetraodontidae with 5 species, followed by the Clupeidae with 4 species and the Gobiidae and the Platycephalidae with 3 species each. Overall, 51 species are benthic while 12 are considered to be pelagic. The maximum size of these species varied from 4 cm to 240 cm, the most frequent maximum size (mode of distribution) being between 20 cm and 30 cm.

Dispersal rates of Lessepsian fishes

The western-most record of a Lessepsian species on the northern side of the Mediterranean was that of *Pomadasys stridens* in the Ligurian Sea (Torchio 1969). On the southern side of the Mediterranean Sea, the western most record was that of *Fistularia commersonii* in Sardinia (Pais et al. 2007). The species propagation rate analysis revealed that 20 species did not successfully

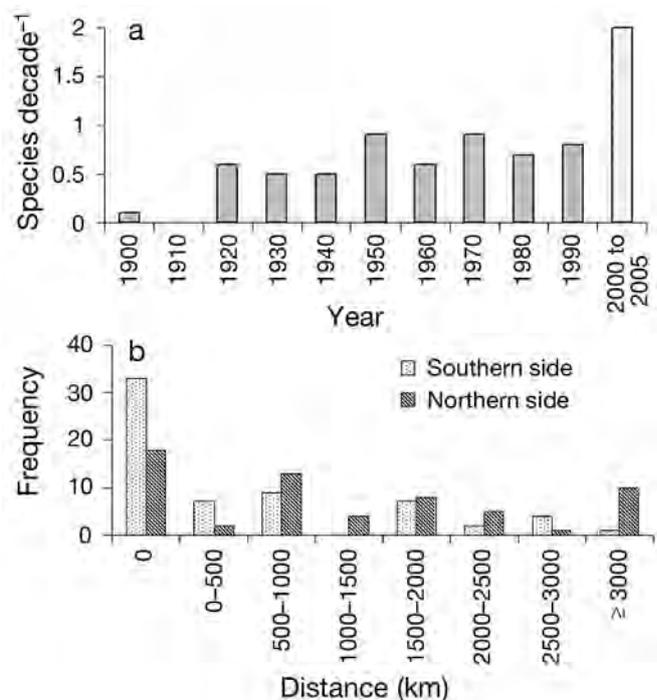


Fig. 2. (a) Introduction of Lessepsian fish species in the Mediterranean Sea over the study period. Bars represent the annual mean number of Lessepsian introductions per decade. The last column only includes values from 2000 to 2005; (b) Observation frequency (number of Lessepsian species) and distance from entry point (Suez Canal) on the northern and southern sides

disperse after they were first recorded. 24 species were limited to the coast of the Levantine basin while 19 species, corresponding to 30% of the Lessepsian pool, succeeded in dispersing beyond those limits.

The number of species observations and distance from their point of entry on the northern and southern sides of the Mediterranean are shown in Fig. 2b., illustrating the different dispersal rates for the two areas. We did not compare these 2 distributions statistically since fishing effort and scientific investigation are not comparable between the 2 sides. The dispersal rate

was calculated for all species that were recorded at least 3 times (16 species): on average, Lessepsian species spread at a rate of 122 km yr⁻¹ (SE = 2.1 km yr⁻¹) on the northern side of the Mediterranean Sea.

Dispersal rate appeared to increase over time for the species restricted to the Levantine basin, i.e. those assigned to the category 'weak dispersal' (e.g. *Apogon pharaonis* Fig. 3a, *Callionymus filamentus* Fig. 3i, *Hemiramphus far* Fig. 3c, *Herklotsichthys punctatus* Fig. 3d, *Lagocephalus suezensis* Fig. 3e and *Petroscirtes ancylodon* Fig. 3f). Conversely, for the species

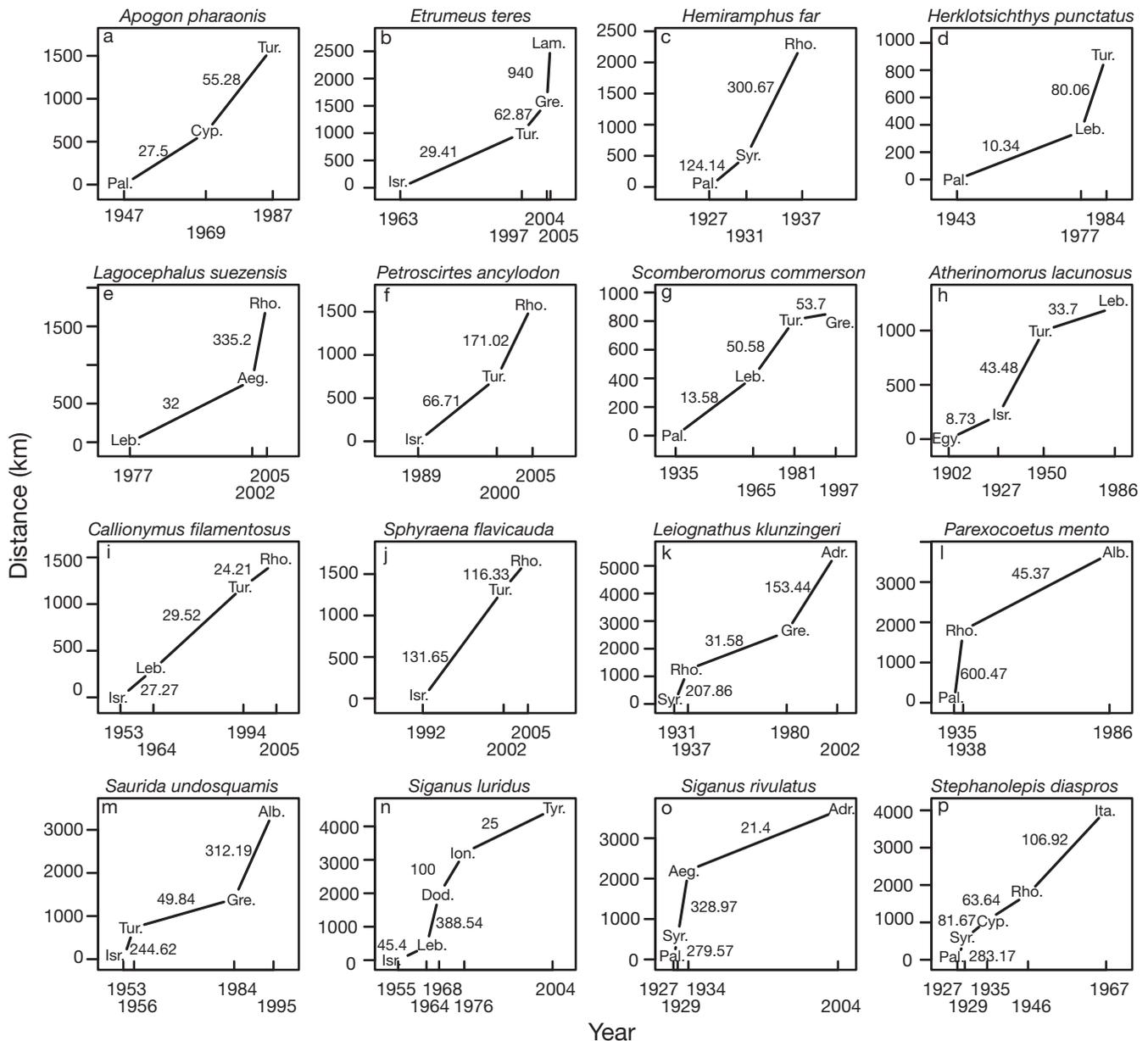


Fig. 3. Dispersal of 16 Lessepsian species recorded ≥ 3 times in the northern Mediterranean. Location of new records and average speed (km yr⁻¹) of dispersal between locations indicated within and beside curves, respectively. Places are: Adriatic Sea (Adr.), Aegean Sea (Aeg.), Albania (Alb.), Cyprus (Cyp.), Dodecanese (Dod.), Egypt (Egy.), Greece (Gre.), Ionian Sea (Ion.), Israel (Isr.), Lampedusa (Lam.), Lebanon (Leb.), Palestine (Pal.), Rhodes (Rho.), Syria (Syr.), Turkey (Tur.) and Tyrrhenian Sea (Tyr.)

that spread beyond the limits of the Levantine (strong dispersal) towards the northern side of the Mediterranean Sea, the dispersal speed decreased at transitional zones between basins (e.g. *Leiognathus klunzingeri* Fig. 3k, *Parexocoetus mento* Fig. 3l, *Siganus luridus* Fig. 3n, and *Siganus rivulatus* Fig. 3o) when they reached the Adriatic and the Tyrrhenian seas. For instance, the dispersal rate of *L. klunzingeri* (Fig. 3k) was 207.8 km yr^{-1} until the species reached the island of Rhodes, and dropped to 31.6 km yr^{-1} between the island of Rhodes and the eastern coast of Greece while crossing the Aegean Sea. After this barrier was crossed, the speed increased again to 153.4 km yr^{-1} towards the Adriatic Sea. During the spread of *P. mento* from the island of Rhodes to Albania, the dispersal speed dropped from 600.4 km yr^{-1} to 72.9 km yr^{-1} . The same deceleration was observed for *S. luridus* during its transition from the Aegean Sea to the Adriatic Sea, where the dispersal rate decreased to less than a 7th of its previous value (Fig. 3n). It appears that the transition between different water bodies acts as a geographical barrier.

Of the 16 species for which dispersal rate trends were reconstructed, and excluding those that decelerated when crossing geographical barriers (6 species), 70% accelerated their propagation after the 1980s, with the average speed increasing about 5-fold. The species whose dispersal rate decelerated before reaching the island of Rhodes are *Atherinomorus lacunosus*, *Callionymus filamentus* and *Sphyraena flavicauda*.

Variables related to dispersal

Among the 6 variables tested, only the climate match (CM) and year of introduction (YI) were significantly correlated with the 3 dispersal success categories (absence, weak or strong dispersal, Table 1). Tropical species spread less than expected by chance, while the spread of subtropical species, dispersing over areas outside of the Levantine basin, was greater than expected. For example, *Oxyurichthys petersi* (Fig. 4a), a tropical species, was limited to the eastern part of the Mediterranean Sea and showed weak dispersal, while the subtropical *Siganus luridus* (Fig. 4b) spread over the western part and showed strong dispersal. In addition, it appears that species that dispersed successfully were those that had been introduced a long time ago (Table 2). Species with pelagic propagules were more likely to disperse over the northern side than species with benthic propagules (Table 2).

The minimal adequate model from the logistic regression analysis predicted dispersal success (coded as a binary variable: absence or presence of dispersal)

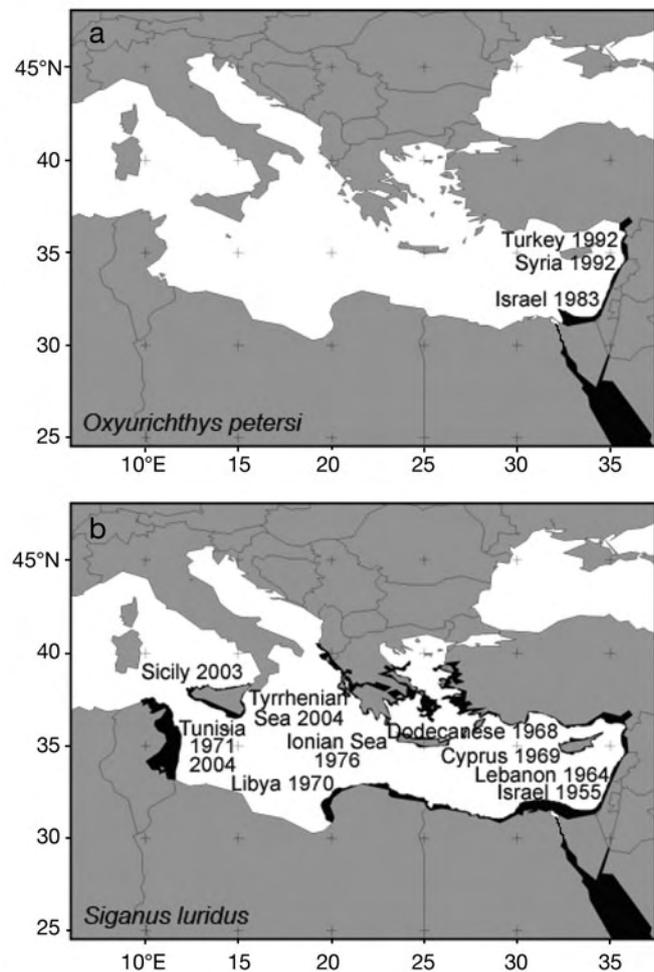


Fig. 4. *Oxyurichthys petersi* and *Siganus luridus*. Two examples of propagation (black shading) in the Mediterranean Sea: (a) *O. petersi*, a tropical species with weak dispersal limited to the eastern part, (b) *S. luridus*, a subtropical species with strong dispersal over the western Mediterranean

as a function of YI, CM, and the interaction between these 2 factors (CM:YI, Table 3). The 'interaction' term represents the joint multiplicative effect of the year of introduction and climate match and indicates the interactive influences of these variables on the dispersal rate beyond the corresponding main effects. These results corroborate and refine the conclusions from the independent tests for each factor: Lessepsian fishes with an earlier year of introduction and a subtropical origin are more likely to disperse successfully (Table 3). However, the GLM results (factor coefficients) reveal that climate match is the major influence on the dispersal success compared to the year of introduction. In addition, the significant interaction term showed that the year of introduction does not have the same effect on subtropical and tropical species: for tropical species, the year of introduction

Table 2. Chi-squared (CS) and Kruskal-Wallis (KW) tests for the effect of predictors on the dispersal success of Lessepsian fishes in the Mediterranean Sea. CM: climate match, PWC: position in the water column, ML: maximum total length, Pr: propagule type, Pr/NS: effect of the propagule type on the dispersal on the northern side versus the southern side, CR: confamilial resistance, YI: year of introduction. (ns) not significant, *p < 0.05, **p < 0.01

	CM	PWC	ML	Pr	Pr/NS	CR	YI
CS	7.48*	1.67 ^{ns}		1.19 ^{ns}			
KW			40.3 ^{ns}		5.08*	5.9 ^{ns}	10.6**

had a near to linear negative effect, whereas it had a logistic-type effect for subtropical species (Fig. 5). In summary, our results indicate that all subtropical species introduced before 1980 (Fig. 5: inflexion point of the logistic curve) have successfully dispersed, while the probability of tropical species to disperse through the Mediterranean decreases linearly with their date of introduction.

DISCUSSION

Dispersal rates

Our results revealed that, of the invasive species for which the dispersal rate could be assessed, the dispersal of 6 species had a logistic curve shape (*Leiognathus klunzingeri*, Fig. 3k; *Parexocoetus mento* Fig. 3l, *Saurida undosquamis* Fig. 3m, *Siganus luridus* Fig. 3n, *Siganus rivulatus* Fig. 3o and *Stephanolepis diaspros* Fig. 3p), which is typical for invasive species (Hengeveld 1989, Silva et al. 2002). The slowing of the dispersal rate near the inflexion in the curve happens around the island of Rhodes, which appears critical for Lessepsian species. The island of Rhodes lies at the transition between the warm Levant basin and the cooler western part of the Mediterranean Sea. At this point, the mean sea surface temperature drops from 20.8°C to 18.95°C (Fig. 6). The island of Rhodes represents a thermal barrier that decelerates species dispersal. This

Table 3. Selected logistic regression model relating dispersal success to climate match and year of introduction. df: degrees of freedom, Dev: deviance, %Exp: percent of explained deviance, RD: residual deviance, CM: climate match, YI: year of introduction

Factors	Estimate	df	Dev	%Exp	R	df	RD	p(> chil)
Constant	349.02					62	78.74	
CM	-313.81	1	3.96	28.42	61	74.77	0.04	
YI	-0.17	1	8.664	32.15	60	66.11	0.003	
CM:YI	0.1584	1	8.49	36.89	59	57.61	0.004	

hypothesis was consistently supported by our data, because most of the species reaching the western basin (*L. klunzingeri*, *P. mento*, *S. luridus* and *S. rivulatus*) slowed down during their passage from one basin to another (Fig. 3). This general trend supports the idea that observed decreases in dispersal rates are linked to the passage through thermal barriers. However, we used rough estimations of dispersal rates for our study that cannot be used to make predictions about future dispersal of Lessepsian fishes.

Variables correlated with dispersal

Six variables, potentially correlated with dispersal success, were examined: year of introduction, climate match, location in the water column, maximum fish length, propagule type and confamilial resistance. Among these ecological variables, climate match and year of introduction showed a significant relationship with dispersal success when split into 3 categories: subtropical species and species introduced early had an advantage in the dispersal. When we tested the relative dispersal on both sides of the Mediterranean, it appeared that species with pelagic propagules were more prone to disperse on the northern side than species with benthic propagules. By using logistic regression we showed that the dispersal success of Lessepsian fishes is significantly explained by the climate match (main factor), the year of introduction, and the interaction of these two factors (Table 3). More precisely, we demonstrated that the year of introduction does not have the same effect on subtropical and tropical species (Fig. 5).

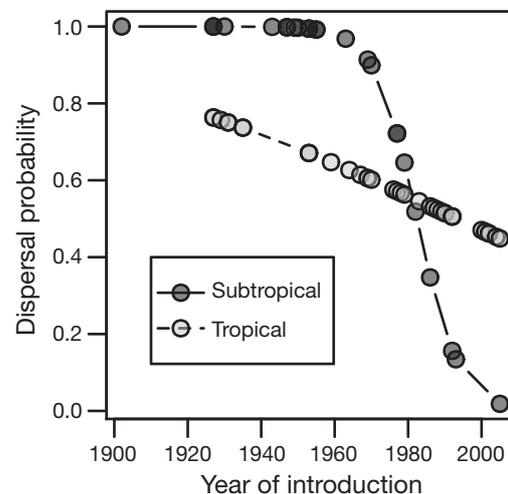


Fig. 5. Logistic model predicting probability of dispersal success for Lessepsian species by year of introduction and species origin (subtropical or tropical). The statistics of the model are summarized in Table 3

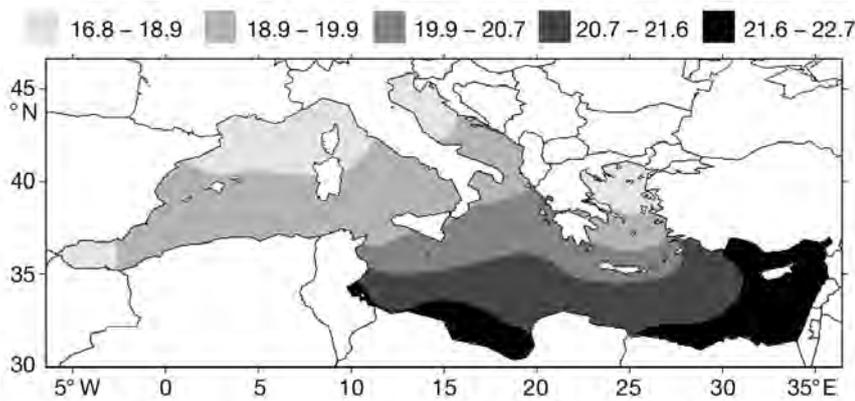


Fig. 6. Mean sea surface temperature (°C) in the Mediterranean Sea for the year 2000 (data from NCDC NOMADS Meteorological Data Server, NOAA)

Our results are in agreement with Blackburn & Duncan (2001), who also explored climate match by comparing the latitude of birds' native ranges to their introduction latitude. Their findings, as well as ours, suggest that dispersal success of exotic species depends on the suitability of the abiotic environment at their introduction site and that climate match is a useful tool for examining a species' potential success. Temperatures in the Mediterranean seem more suitable for subtropical than for tropical species. We found that subtropical fishes tend to spread more widely than tropical ones, which have more difficulties (more time needed) to extend away from their introduction site, due to minimal thermal tolerances.

The ability of species to establish themselves in new environments, to recover from disturbances and to adapt to varying environmental conditions, depends on their dispersal capacity and the amount of time passed since introduction. These are 2 fundamental elements of population ecology (Bobadilla & Santelices 2005). Dispersal capacity highly depends on the physical oceanographic processes, notably on the water circulation. In this study, we noticed that species with pelagic propagules tend to disperse more on the northern side (compared to the southern side) than do species with benthic propagules. This trend may be due to the general surface water circulation in the Eastern Mediterranean. The general surface circulation of the Mediterranean is strongly influenced by the circulation of the Atlantic current, whose counterclockwise trajectory has been studied since the beginning of the 20th century (Nielsen 1912, Ovchinnikov 1966). This current pattern was

confirmed by a recent study (Hamad et al. 2005) (Fig. 7). Pelagic propagules are more exposed to this pressure than benthic propagules, which may explain why species with pelagic propagules are more likely to disperse over the northern side, while species with benthic propagules disperse equally over the southern and northern sides. Therefore, the counterclockwise circulation in the Levantine basin appears to be the main forcing factor in the propagation of Lessepsian species with pelagic eggs.

Propagule pressure, in terms of size and number of individuals released, is emerging as a strong correlate of invasive success of organisms (Lockwood et al. 2005). In our study, we only considered the position of propagules (eggs) in the water column because data on larvae for all Lessepsian fishes included in this study was not available. We were also unable to control for phylogeny in our study because of the lack of molecular data on most of the species. Phylogenetic links between species may disrupt the observed distribution pattern when species are considered as independent while they are not (Ives & Zhu 2006). Phylogenetic control in correlative studies can be problematic when some genera are over-represented, given that traits are often conserved through lineages. However, most of the 63 Lessepsian species had very

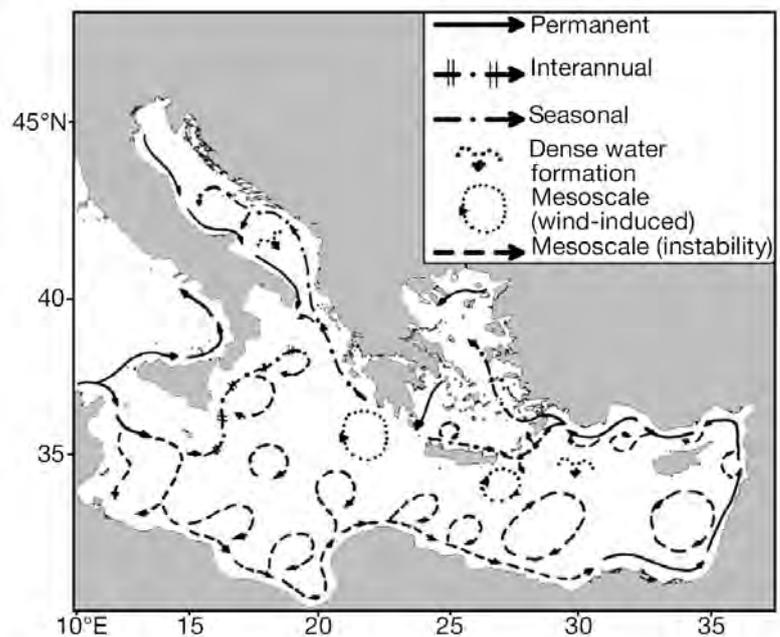


Fig. 7. Atlantic water circulation pattern of the eastern Mediterranean (from Hamad et al. 2005)

few co-genera and were divided into 45 families, diminishing the potential influence of phylogenetic links in our study.

Red herrings in inventorying Lessepsian fishes

Some records of Lessepsian species included in our database are somewhat odd. The first record of a species does not necessarily indicate that this species effectively arrived in the Mediterranean Sea at that date: it could have been caught and recorded many years after its first introduction. Moreover, after the reconstruction of dispersal rates, we noticed some unexpected 'jumps'. For instance, *Fistularia commersonii* (Fig. 8) was identified in the Mediterranean Sea for the first time in 2000 in Israel by Golani (2000). Two years later, it was recorded in Turkey by Gökoglu et al. (2002) and by Bilecenoglu et al. (2002) and around the Greek island of Rhodes by Corsini et al. (2002). In the summer of 2003, it was recorded in the northern Aegean by Karachle et al. (2004). One year later, it was recorded in Tunisia by Ben Souissi et al. (2004) and around the Italian island of Lampedusa by Azzurro et al. (2004), and in 2005 in Sardinia by Pais et al. (2007) (Fig. 8). This species is described as a 'Lessepsian sprinter' by Karachle et al. (2004). Indeed, we found that it progressed at the average speed of 1050 km yr^{-1} ($\text{SE} = 154 \text{ km yr}^{-1}$) on the northern side. Another species, *Upeneus pori*, was recorded in Egypt by El Sayed (1994), then in southern Tunisia by Ben Souissi et al. (2005), without any intermediate record. *Pomadasys stridens* was recorded for the first time in the Gulf of Genoa by Torchio (1969) and then in Egypt by Ben Tuvia (1976).

The distribution of Lessepsian species may also be linked to species transport in ship's ballast waters, which represents an important vector for the introduction of non-indigenous species in marine environments (CIESM 2002, Streftaris et al. 2005). The potential influence of this vector is increasing because of the intense maritime traffic in the Mediterranean Sea (CIESM 2002). The contribution of shipping to the introduction of all alien species (fishes and other groups) into the Mediterranean has been estimated to be about 20% (Streftaris et al. 2005). However, ship-mediated introduction of fish into the Mediterranean Sea is surprisingly rare (Zibrowius 2002, Briggs 2007): among the Lessepsian fishes included in our study, only one record may have been ship-transported via ballast waters: *Epinephelus coioides* in the Adriatic Sea, recorded by Parenti & Bressi (2001). Thus, accidental introductions via ship ballast water did not affect our results.

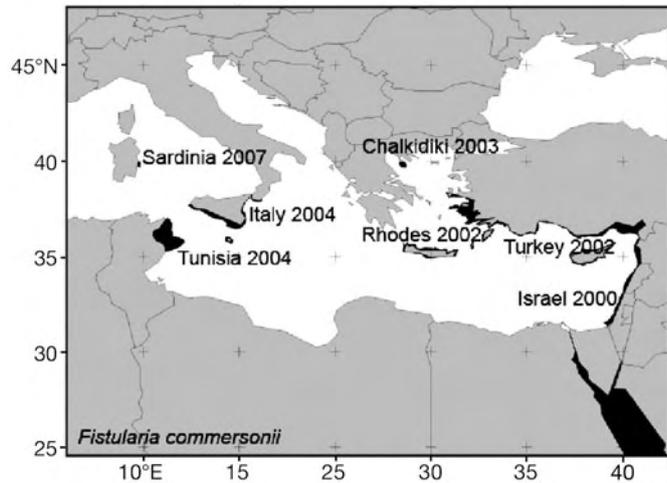


Fig. 8. *Fistularia commersonii*. An example of fast propagation (black shading)

CONCLUSIONS

Thirty percent of the Lessepsian species succeeded in dispersing over the Mediterranean Sea. Hence, crossing the Suez Canal does not guarantee the establishment and widespread dispersal of fish populations. Instead, it appears that time since introduction and climate match are key determinants for dispersal, while the type of propagule determines the main pathway of propagation within the Mediterranean. We also found that the transition from the Levantine basin to the western basin is clearly associated with a deceleration in propagation speed. Our study suggests that body size, position in the water column, confamilial resistance and interactions between these factors are all of secondary importance in explaining dispersal success when compared to history, climatic niche and propagule type. Many species accelerated their propagation in the 1980s: on average, the speed increased about 5-fold. This phenomenon could be directly related to the increase in sea surface temperatures observed during the same period. As Lessepsian fishes represent only 5.72% of the Red Sea fish fauna (Froese & Pauly 2006), we can expect that the risk of continuing fish invasion from the Red Sea is high, and that the phenomenon may accelerate with further sea surface warming. Similar to other regions, the Mediterranean basin is undergoing a warming trend (Bethoux & Gentili 1996, Diaz-Almela et al. 2007), and thus Lessepsian fishes that are favoured by warmer temperatures and selected according to their ecological attributes may get established to the detriment of Mediterranean species.

Predicting which Red Sea fishes are most likely to invade the Mediterranean Sea would require thorough knowledge of their ecology. Unfortunately, such data

are not available, as more than 1000 fishes are present in the Red Sea (Froese & Pauly 2006). However, our study suggests that basic biological information on fish species may help to predict future invaders. There is wide agreement that, on a global scale, invasive species constitute a major threat to biodiversity (Amborgi 2001, Bax et al. 2001, Perrings 2002, Dawson et al. 2005). However, some authors consider them to be clearly beneficial (Sax et al. 2002, Escapa et al. 2004, Briggs 2007). Regarding the increasing dispersal rate of Lessepsian fish species we can expect some major changes in fish assemblages of the Mediterranean Sea, especially considering global warming (Mandrak 1989, Chu et al. 2005), but the consequences are still challenging to predict.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to the Cooperation and Cultural Action Services of the French Embassy in Tunisia that funded this research with a PhD grant. This project was also supported by the Total Foundation. Authors thank N. Mason for correcting the English, 3 anonymous reviewers who provided very constructive comments on a first draft of the manuscript, and J.B. Ferdy as well as A. Courtiol for helpful discussions on GLMs. K. I. Stergiou (Contributing Editor) and D. K. Moutopoulos greatly improved the manuscript.

LITERATURE CITED

- Ambrogio AO (2001) Transfer of marine organisms: a challenge to the conservation of coastal biocoenoses. *Aquat Conserv: Mar Freshwat Ecosyst* 11:243–251
- Azzurro E, Pizzicori P, Andaloro F (2004) First record of *Fistularia commersonii* (Fistulariidae) from the central Mediterranean. *Cybium* 28:72–74
- Bardin O, Pont D (2002) Environmental factors controlling the spring immigration of two estuarine fishes *Atherina boyeri* and *Pomatoschistus* spp. into a Mediterranean lagoon. *J Fish Biol* 61:560–578
- Bax N, Carlton JT, Mathews AA, Haedrich RL and others (2001) The control of biological invasions in the world's oceans. *Conserv Biol* 15:1234–1246
- Ben Eliahu MN, Golani D (1990) Polychaetes (Annelida) in the gut contents of goatfishes (Mullidae), with new polychaete records for the Mediterranean coast of Israel and the Gulf of Elat (Red Sea). *PSZNI: Mar Ecol* 11:193–205
- Ben Souissi J, Zaouali J, Bradai MN, Quignard JP (2004) Lessepsian migrant fishes off the coast of Tunisia. First record of *Fistularia commersonii* (Osteichthyes, Fistulariidae) and *Parexocoetus mento* (Osteichthyes, Exocoetidae). *Vie Milieu* 54:247–248
- Ben Souissi J, Mejri H, Zaouali J, Capape C (2005) On the occurrence of the Por's goatfish, *Upeneus pori* (Mullidae) in southern Tunisia (central Mediterranean). *Cybium* 29:410–412
- Ben Tuvia A (1953) Mediterranean fishes of Israel. *Bull Sea Fish Res Stn Isr* 8:1–40
- Ben Tuvia A (1955) Two Indo-Pacific Fishes, *Dasyatis uarnak* and *Upeneus moluccensis*, in the Eastern Mediterranean. *Nature* 176:1177–1178
- Ben Tuvia A, Lourie A (1969) A Red Sea grouper *Epinephelus tauvina* caught on Mediterranean coast of Israel. *Isr J Zool* 18:245–247
- Ben Tuvia A (1976) Occurrence of Red Sea fishes *Herklotsichthys punctatus*, *Autisthes puta* and *Rhonciscus stri-dens* in the eastern Mediterranean. *Isr J Zool* 25:212–213
- Ben Tuvia A (1977) New records of Red Sea immigrants in the eastern Mediterranean. *Cybium* 3:95–102
- Ben Tuvia A (1978) Immigration of fishes through the Suez Canal. *Fish Bull* 76:249–255
- Ben Tuvia A (1983) An Indo-Pacific Goby *Oxyurichthys papuensis* in the Eastern Mediterranean. *Isr J Zool* 32:37–43
- Ben Tuvia A (1993) A review of the Indo-West Pacific congrid fishes of genera *Rhynchoconger* and *Bathycongrus* with the description of three new species. *Isr J Zool* 39:349–370
- Bertin L (1943) Les clupeiformes du Canal de Suez, comparés à ceux de la Mer Rouge et de la Méditerranée. *Bull Mus Natl Hist Nat* 15:389–391
- Bethoux JP, Gentili B (1996) The Mediterranean Sea, coastal and deep-sea signatures of climatic and environmental changes. *J Mar Syst* 7:383–394
- Bilecenoglu M, Taskavak E, Kunt KB (2002) Range extension of three Lessepsian migrant fish (*Fistularia commersonii*, *Sphyræna falvicauda*, *Lagocephalus suezensis*) in the Mediterranean Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 82:525–526
- Blackburn TM, Duncan RP (2001) Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. *J Biogeogr* 28:927–939
- Bobadilla M, Santelices B (2005) Variations in the dispersal curves of macroalgal propagules from a source. *J Exp Mar Biol Ecol* 327:47–57
- Briggs JC (2007) Marine biogeography and ecology: invasions and introductions. *J Biogeogr* 34:193–198
- Bruun AF (1935) *Parexocoetus*, a Red Sea flying fish in the Mediterranean. *Nature* 136:553
- Chu C, Mandrak NE, Minns CK (2005) Potential impacts of climate change on the distributions of several common and rare freshwater fishes in Canada. *Divers Distrib* 11:299–310
- CIESM (2002) Alien marine organisms introduced by ships in the Mediterranean and Black seas. CIESM Workshop Monographs No. 20, Monaco
- Collette BB (1970) *Rastrelliger kanagaruta*, another Red Sea immigrant into the Mediterranean Sea, with a key to the Mediterranean species of Scombridae. *Bull Sea Fish Res Stn Isr* 53:3–6
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biol Invasions* 8:1023–1027
- Corsini M, Kondilatos G, Economidis PS (2002) Lessepsian migrant *Fistularia commersonii* from the Rhodes marine area. *J Fish Biol* 61:1061–1062
- Corsini M, Margies P, Kondilatos G, Economidis PS (2005) Lessepsian migration of fishes to the Aegean Sea: first record of *Tylerius spinosissimus* (Tetraodontidae) from the Mediterranean, and 6 more fish records from Rhodes. *Cybium* 29:347–354
- Corsini M, Margies P, Kondilatos G, Economidis PS (2006) Three new exotic fish records from the SE Aegean Greek waters. *Sci Mar* 70:319–323
- Crawley MJ (2007) *The R book*. John Wiley, New York
- Darwin C (1859) *On the origin of species*. John Murray, London
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *J Ecol* 88:528–534
- Dawson MN, Gupta AS, England MH (2005) Coupled biophysical global ocean model and molecular genetic analyses identify multiple introductions of cryptogenic species. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:11968–11973
- Diaz-Almela E, Marba N, Duarte CM (2007) Consequences of Mediterranean warming events in seagrass (*Posidonia*

- oceanica*) flowering records. *Glob Change Biol* 13: 224–235
- Duncan RP, Bomford M, Forsyth DM, Conibear L (2001) High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. *J Ecol* 70:621–632
- El Sayed RS (1994) Check-list of Egyptian Mediterranean fishes. *Natl Inst Oceanogr Fish Alexandria*
- Emler RB (1995) Developmental mode and species geographic range size in regular sea urchins (Echinodermata: Echinoidea). *Evolution* 49:476–489
- Eryilmaz L, Dalyan C (2006) First record of *Apogon queketti* Gilchrist (Osteichthyes: Apogonidae) in the Mediterranean Sea. *J Fish Biol* 69:1251–1254
- Escapa M, Isacch JP, Daleo P, Alberti J and others (2004) The distribution and ecological effects of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in northern Patagonia. *J Shellfish Res* 23:765–772
- Filiz H, Er M (2004) Akdeniz'in Yeni Misafiri (New guests in the Mediterranean). *Deniz Magazin (Istanbul)* 68:52–54
- Froese R, Pauly D (2006) FishBase. Accessed June 2006. www.fishbase.org
- Gaston KJ (2003) The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, Oxford
- George CJ, Athanassiou VA, Boulous I (1964) The fishes of the coastal waters of Lebanon. *Miscellaneous papers in the natural sciences. The American University of Beirut* 4:1–24
- George CJ, Athanassiou V (1967) A two year study of the fishes appearing in the seine fishery of St George Bay, Lebanon. *Ann Mus Civ Stor Nat Genova* 76:237–294
- Gökoglu M, Bodur T, Gulyavuz H (2002) The first record of the bluespotted cornetfish (*Fistularia commersonii* Ruppell, 1835) (fam: Fistulariidae) along the Turkish Mediterranean coast. *Isr J Zool* 48:252–254
- Gökoglu M, Bodur T, Kaya Y (2003) First record of the Red Sea bannerfish (*Heniochus intermedius* Steindachner, 1893) from the Mediterranean Sea. *Isr J Zool* 49:324–325
- Golani D (1987) The Red Sea pufferfish, *Torquigener flavimaculosus* Hardy and Randall 1983, a new Suez Canal migrant to the eastern Mediterranean (Pisces: Tetraodontidae). *Senckenb Marit* 19:339–343
- Golani D (1992) *Rhabdosargus haffara* (Forsskal, 1775) and *Sphyræna flavicauda* Ruppell, 1833: new Red Sea immigrants in the Mediterranean. *J Fish Biol* 40:139–140
- Golani D (1993) Trophic adaptation of Red-Sea fishes to the eastern Mediterranean environment: Review and new data. *Isr J Zool* 39:391–402
- Golani D (2000) First record of the bluespotted cornetfish from the Mediterranean Sea. *J Fish Biol* 56:1545–1547
- Golani D (2002) The Indo-Pacific striped eel catfish, *Plotosus lineatus* (Thunberg, 1787), (Osteichthyes: Siluriformes) a new record from the Mediterranean. *Sci Mar* 66:321–323
- Golani D (2005) Checklist of the Mediterranean fishes of Israel. *Zootaxa* 947:1–90
- Golani D (2006) The Indian scad (*Decapterus russelli*), (Osteichthyes: Carangidae) a new Indo-Pacific fish invader of the eastern Mediterranean. *Sci Mar* 70:603–605
- Golani D, Ben Tuvia A (1982) First records of the Indo-Pacific daggertooth pike-conger, *Muraenesox cinereus*, in the eastern Mediterranean and in the Gulf of Eilat (Gulf of Aqaba). *Isr J Zool* 31:54–57
- Golani D, Ben Tuvia A (1986) New records of fishes from the Mediterranean coast of Israel including Red Sea immigrants. *Cybiurn* 10:285–291
- Golani D, Ben Tuvia A (1990) Two Red Sea flatheads (Platycephalidae) immigrants in the Mediterranean. *Cybiurn* 14: 57–61
- Golani D, Fine M (2002) On the occurrence of *Hippocampus fuscus* in the eastern Mediterranean. *J Fish Biol* 60:764–766
- Golani D, Sonin O (1992) New records of the Red-Sea fishes, *Pterois miles* (Scorpaenidae) and *Pteragogus pelycus* (Labridae) from the eastern Mediterranean-Sea. *Jpn J Ichthyol* 39:167–169
- Golani D, Massuti E, Orsi Relini L, Quignard JP (2002) The CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean. Vol 1 Fishes www.ciesm.org/atlas/appendix1.html
- Golani D, Sonin O (2006) The Japanese threadfin bream *Nemipterus japonicus*, a new Indo-Pacific fish in the Mediterranean Sea. *J Fish Biol* 68:940–943
- Goodwin BJ, McAllister AJ, Fahrig L (1999) Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conserv Biol* 13:422–426
- Goren M, Dor M (1994) An updated checklist of the fishes of the Red Sea—CLOFRES II. Israel Academy for Sciences and Humanities, Jerusalem
- Goren M, Galil B (1989) *Petrosirtes ancylodon*, first Lessepsian migrant Blenny in the eastern Mediterranean. *Isr J Zool* 36:125–128
- Goren M, Galil BS (1998) First record of the Indo-Pacific coral reef fish *Abudefduf vaigiensis* (Quoy & Gaimard, 1825) in the Levant. *Isr J Zool* 44:57–59
- Goren M, Aronov A (2002) First record of the Indo-Pacific parrot fish *Scarus ghobban* in the Eastern Mediterranean. *Cybiurn* 26:239–240
- Goren M, Galil BS (2005) A review of changes in the fish assemblages of Levantine inland and marine ecosystems following the introduction of non-native fishes. *J Appl Ichthyology* 21:364–370
- Haas G, Steinitz H (1947) Erythrean fishes on the Mediterranean coast of Palestine. *Nature* 160:28
- Hamad N, Millot C, Taupier Letage I (2005) A new hypothesis about the surface circulation in the eastern basin of the Mediterranean Sea. *Prog Oceanogr* 66:287–298
- Harmelin Vivien ML, Bitar G, Harmelin JG, Monestiez P (2005) The littoral fish community of the Lebanese rocky coast (eastern Mediterranean Sea) with emphasis on Red Sea immigrants. *Biol Invasions* 7:625–637
- Hassan M, Harmelin Vivien M, Bonhomme F (2003) Lessepsian invasion without bottleneck: example of two rabbit-fish species (*Siganus rivulatus* and *Siganus luridus*). *J Exp Mar Biol Ecol* 291:219–232
- Hengeveld R (1989) Dynamics of biological invasions. Chapman & Hall, London
- Hornell J (1935) Report on the fisheries of Palestine. Government of Palestine. Crown Agent for the Colonies, London
- Huntley B (1991) How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for the plant communities. *Ann Bot* 67:15–22
- Ives AR, Zhu J (2006) Statistics for correlated data: phylogenies, space and time. *Ecol Appl* 16:20–32
- Karachle PK, Triantaphyllidis C, Stergiou KI (2004) Bluespotted cornetfish, *Fistularia commersonii* Ruppell, 1868: a Lessepsian sprinter. *Acta Ichtyol Pisc* 34:103–108
- Kosswig C (1950) Erythraische Fische im Mittelmeer und an der Grenze der Ägais. *Syllogomena Biologica Festschrift Kleinschmidt Leipzig* p 203–212
- Leis JM (1991) The pelagic phase of coral reef fishes: larval biology of coral reef fishes. In: Sale PF (eds) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego, CA
- Lissner H (1949) Sardine fishing in Israel. *Bull Sea Fish Res Stn Isr Scientific Technical Information* 2:1–25
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol Evol* 20:223–228
- Lourie A, Bentuvia A (1970) Two Red Sea fishes, *Pelates*

- quadrilineatus* (Bloch) and *Crenidens crenidens* (Forsskal) in eastern Mediterranean. *Isr J Zool* 19:203–207
- Mandrak NE (1989) Potential invasion of the Great Lakes by fish species associated with climatic warming. *J Gt Lakes Res* 15:306–316
- McArthur RH, Wilson ED (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14:450–453
- Miller PJ, Fouda MM (1986) Notes on the biology of a Red Sea goby *Silhouettea aegyptia* (Chabanaud, 1933) (Teleostei: Gobiidae). *Cybium* 10:395–409
- Nielsen JN (1912) Hydrography of the Mediterranean and adjacent waters. *Rep Danish Oceanogr Exped 1908–1910 Medit Adj Waters* 1:77–192
- Mouneimne N (1977) Liste des poissons de la côte du Liban (Méditerranée orientale). *Cybium* 1:37–66
- Mouneimne N (1979) Poissons nouveaux pour les côtes Libanaises. *Cybium* 6:105–110
- Norman JR (1927) Zoological results of the Cambridge Expedition to the Suez Canal. *Trans Zool Soc Lond* 22:375–389
- Norman JR (1929) Notes on the fishes of the Suez Canal. *Proc Zool Soc Lond* 2:616
- Olden JD, Poff NL, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol Evol* 19:18–24
- Ovchinnikov IM (1966) Circulation in the surface and intermediate layers of the Mediterranean. *Oceanology (Mosc)* 6:48–59
- Pais A, Merella P, Follesa MC, Garippa G (2007) Westward range expansion of the Lessepsian migrant *Fistularia commersonii* (Fistulariidae) in the Mediterranean Sea, with notes on its parasites. *J Fish Biol* 70:269–277
- Parenti P, Bressi N (2001) First record of the orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides* (Perciformes: Serranidae) in the northern Adriatic Sea. *Cybium* 25:281–284
- Parin NV (1967) Review of the marine Belontiidae of the western Pacific and Indian Ocean. *Trudy Inst Okean* 84:3–83
- Perrings C (2002) Biological invasions in aquatic systems: the economic problem. *Bull Mar Sci* 70:541–542
- Peters RH (1983) The ecological implications of body size. University Press, Cambridge
- Quignard JP, Tomasini JA (2000) Mediterranean fish biodiversity. *Biol Mar Medit* 7:1–66
- R Development Core Team (2007) R: a language and environment for statistical computing. The R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL www.R-project.org
- Ruesink JL (2005) Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conserv Biol* 19:1883–1893
- Sanzo L (1930) Plectognathi. Ricerche biologiche su materiali raccolti dal Prof. L. Sanzo nella Campagna Idrografica nel Mar Rosso della J.N. Ammiraglio Magnaghi 1923–1924. *Mem R Com Talassogr Ital* 167:1–111
- Savage VM, Gillooly JF, Brown JH, West GB, Charnov E (2004) Effects of body size and temperature on population size. *Am Nat* 163:429–441
- Sax DF, Gaines SD, Brown JH (2002) Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *Am Nat* 160:766–783
- Shanks AL, Grantham BA, Carr MH (2003) Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecol Appl* 13:159–169
- Silva T, Reino LM, Borralho R (2002) A model for range expansion of an introduced species: the common waxbill *Estrilda astrildin* Portugal. *Divers Distrib* 8:319–326
- Smith SA, Bell G, Bermingham E (2004) Cross-Cordillera exchange mediated by the Panama Canal increased the species richness of local freshwater fish assemblages. *Proc Roy Soc Lond* 271:1889–1896
- Spanier E, Goren M (1988) An Indo-Pacific Trunkfish *Tetrosomus gibbosus* (Linnaeus): first record of the family Ostracionidae in the Mediterranean. *J Fish Biol* 32:797–798
- Spanier E (2000) Changes in the ichthyofauna of an artificial reef in the southeastern Mediterranean in one decade. *Sci Mar* 64:279–284
- Spicer IJ (1931) Fisheries. In: Report of the department of agriculture and forests for the years 1927–30. Printing Office, Russian Building, Jerusalem, p 159–160
- Steinitz W (1927) Beiträge zur Kenntnis der Küstenfauna Palästinas. *PSZNI: Mar Ecol* 8:311–353
- Strauss SY, Webb CO, Salamin N (2006) Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:5841–5845
- Streftaris N, Zenetos A, Papatthanassiou E (2005) Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. *Oceanogr Mar Biol, Annu Rev* 43:419–453
- The International Canal Monuments List (1996) Report of the International Committee for the Conservation of the Industrial Heritage www.icomos.org/studies/canals-toc.htm
- Tillier JE (1902) Le Canal de Suez et sa faune ichthyologique. *Mem Soc Zool Fr* 15:279–318
- Torchio M (1969) Minacce per l'ittiofauna Mediterranea: le forme esotiche. *Atti Soc Ital Sci Nat* 109:91–96
- Torcu H, Mater S (2000) Lessepsian fishes spreading along the coasts of the Mediterranean and the southern Aegean Sea of Turkey. *Turk J Zool* 24:139–148
- Tortonese E (1984) Mediterranean fishes present in the Red Sea: pan-oceanic and anti-Lessepsian species. *Cybium* 8:99–102
- Whitehead PJP (1963) A revision of the recent round herrings (Pisces: Dussumieriidae). *Bull Br Mus (Nat Hist) Zool* 10:305–380
- Wolf CM, Garland T, Griffith B (1998) Predictors of avian and mammalian translocation success: reanalysis with phylogenetically independent contrasts. *Biol Conserv* 86:243–255
- Zibrowius H (2002) Assessing scale and impact of ship-transported alien fauna in the Mediterranean? In: Alien marine organisms introduced by ships in the Mediterranean and Black seas. *CIESM Workshop Monographs* 20:63–68

Editorial responsibility: Konstantinos Stergiou, Thessaloniki, Greece

Submitted: May 16, 2007; Accepted: March 5, 2008
Proofs received from author(s): June 30, 2008

Annexe C

Manuscript C

BEN RAIS LASRAM F., TOMASINI J.A., ROMDHANE M.S., DO CHI T. & MOUILLOT D. (2008) Historical colonization of the Mediterranean Sea by Atlantic fishes: do biological traits matter? *Hydrobiologia* 607:51–62 DOI 10.1007/s10750-008-9366-4

Historical colonization of the Mediterranean Sea by Atlantic fishes: do biological traits matter?

Frida Ben Rais Lasram · Jean Antoine Tomasini ·
Mohamed Salah Romdhane · Thang Do Chi ·
David Mouillot

Received: 11 September 2007 / Revised: 22 January 2008 / Accepted: 4 March 2008 / Published online: 24 March 2008
© Springer Science+Business Media B.V. 2008

Abstract Since its opening 5.33 million years ago, the Gibraltar Strait has always contributed to the Mediterranean fauna and flora. Despite the increasing importance of the phenomenon, ecological determinants underlying colonization success of Atlantic fishes in the Mediterranean Sea have been poorly investigated. Here we reconstruct the recent historical colonization of the whole Mediterranean Sea by Atlantic fishes and we aim to determine where Atlantic fishes preferentially establish and whether some biological traits and ecological factors can be correlated to the colonization success (climate match, position in the water column, maximum body length, propagules, confamilial

resistance, depth). A database on Atlantic fish species records from 1810 to 2006 was built and the colonization rate of each introduced species was estimated. Analysis of Variance, Chi squared test and logistic regression were used to investigate the relationships between ecological variables and colonization success. In addition, an index of asymmetry was used to analyse the relative colonization on the two sides of the Mediterranean Sea. Overall 48.33% of Atlantic species introduced in the Mediterranean Sea succeeded in colonizing eastwards. We found that habitat depth of Atlantic species is significantly related to their colonization success due to the obstacle of the shallow depth of the Gibraltar Strait (300 m). It also appears that despite the cyclonic general water circulation on the North Western basin, the northern side is more colonized than the southern one: 70.40% of the studied species colonize the northern side, while only 29.62% colonize the southern one. Two hypotheses may explain this trend: the bottom-up process that enhances the colonization success of Atlantic fishes along the Spanish coast of Alboran Sea owing to its high productivity and the intensiveness of the scientific explorations along the northern Mediterranean side. We conclude that crossing the Gibraltar Strait does not guarantee the colonization success and that species life-history and functional traits are poor predictors. Instead we suggest that environmental factors may determine favourable locations for invasive species installation.

Handling editor: J. Cambray.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10750-008-9366-4) contains supplementary material, which is available to authorized users.

F. Ben Rais Lasram (✉) · J. A. Tomasini ·
T. Do Chi · D. Mouillot
UMR CNRS UMII n°5119, Ecosystèmes Lagunaires,
Université Montpellier II, cc 093, place Eugène Bataillon,
34095 Montpellier Cedex 5, France
e-mail: Frida.Lasram@univ-montp2.fr

F. Ben Rais Lasram · M. S. Romdhane
UR Ecosystèmes et Ressources Aquatiques,
Institut National Agronomique de Tunisie, 43 avenue
Charles Nicolle, 1082 Tunis, Tunisia

Keywords Colonization · Gibraltar Strait · Biological traits · Bottom-up process · Water circulation · Depth

Introduction

The introduction of non-native species in aquatic ecosystems, even if it does not cause the extinction of native species, modifies food web structure and energy canalization (Libralato et al., 2002) as well as species diversity patterns within geographic areas and the level of biotic similarity among areas. This global process through which regional faunas become more similar to each other over time is known as “biotic homogenization” (McKinney & Lockwood, 1999). The actual trend towards biotic homogenization has been reported on various geographical scales for several types of organisms (Olden & Poff, 2004) and the colonization success of non-native species is the main driver of the rate of biotic homogenization. Here we propose to determine where Atlantic fishes preferentially establish in the Mediterranean Sea and whether some biological traits can be correlated to fish colonization success to better understand the process by which the Atlantic and the Mediterranean fish biota tend to homogenize over time.

The Mediterranean Sea is a hotspot of biodiversity (4–18% of the marine species) and, as a semi-enclosed area, displays a very high endemism rate (8.8%) (Quignard & Tomasini, 2000). The Mediterranean Sea is connected to two oceans: the Atlantic Ocean through the strait of Gibraltar and the Indian Ocean, across the Red Sea, through the Suez canal dug in 1869. The Mediterranean Sea is also known to be the biggest receptacle of exotic species in the world, with an average of one introduction every 4 weeks over the past 5 years (Streftaris et al., 2005). Among the 664 fish species living in the Mediterranean Sea, 131 are non-indigenous with 68 being originally from Indo-Pacific (Lessepsian species) and 63 from Atlantic. Non-native fish species may settle to the detriment of endemic species leading to the progressive disappearance of the “Mediterranean character” of the ichthyofauna. When such gradual replacements of native species by non-indigenous ones happen in semi-closed regional biotas, which usually are remarkable hotspots of biodiversity and endemism, it substantially contributes to the

breakdown of regional distinctiveness of the Earth’s biota and to the global biotic homogenization (Vitousek et al., 1997; McKinney & Lockwood, 1999).

The Gibraltar Strait is one of the two exotic spillways of the Mediterranean Sea. Contrary to the Suez Canal, which is an artificial connection between two naturally isolated seas (Mediterranean and Red seas), the Gibraltar Strait has represented an indivisible component of the Mediterranean history since millions of years. Indeed, since the opening of the strait, 5.33 million years ago, most of the Mediterranean fauna and flora come from the Atlantic Ocean. This large-scale experiment provides a unique opportunity to study the processes that determine the rate of biotic exchanges and the colonization success of introduced species.

As we cannot study the colonization process since the opening date of the Gibraltar Strait, we only focus on Atlantic species identified in the Mediterranean Sea since the beginning of the 19th century. Some of these species succeeded in the Mediterranean colonization, some others remained limited to the western part of the basin, while others have never been observed since their first Mediterranean record. Until now, the majority of the studies about this phenomenon have been descriptive: they report new occurrence records of Atlantic species (e.g. Crespo et al., 1987; Cardenas & Ortiz, 1997; Ben Souissi et al., 2005), set up inventories (e.g. Quignard & Tomasini, 2000) or study phylogenetic relationships between Atlantic and Mediterranean populations (e.g. Almada et al., 2005). Another challenging issue is to search for either species or habitat characteristics that predict invasiveness (Strauss et al., 2006). For instance recent studies have highlighted how some life history and ecological traits predispose certain species to establish or to become invasive outside their native range size (Ruesink, 2005). The identification of such biological traits common to colonizer species may allow us to anticipate future colonizations. By contrast other studies suggest that spreads of newly introduced species are related to environmental conditions and disturbances at large geographic scales (Meador & Goldstein, 2003) and also to food web features (Dunne et al., 2002; Srinivasan et al., 2007).

Few studies have examined the factors determining the colonization success of Atlantic fishes in their new environment and none has included all Atlantic fish species recorded. In this article we reconstructed,

through occurrences, the colonization dynamics of all the Atlantic fishes since their first record and we tested whether the colonization success can be related to some functional traits (location in the water column, locomotion, feeding, predation), life-history traits (reproduction, growth), climate matching, general water circulation and primary productivity.

Methods

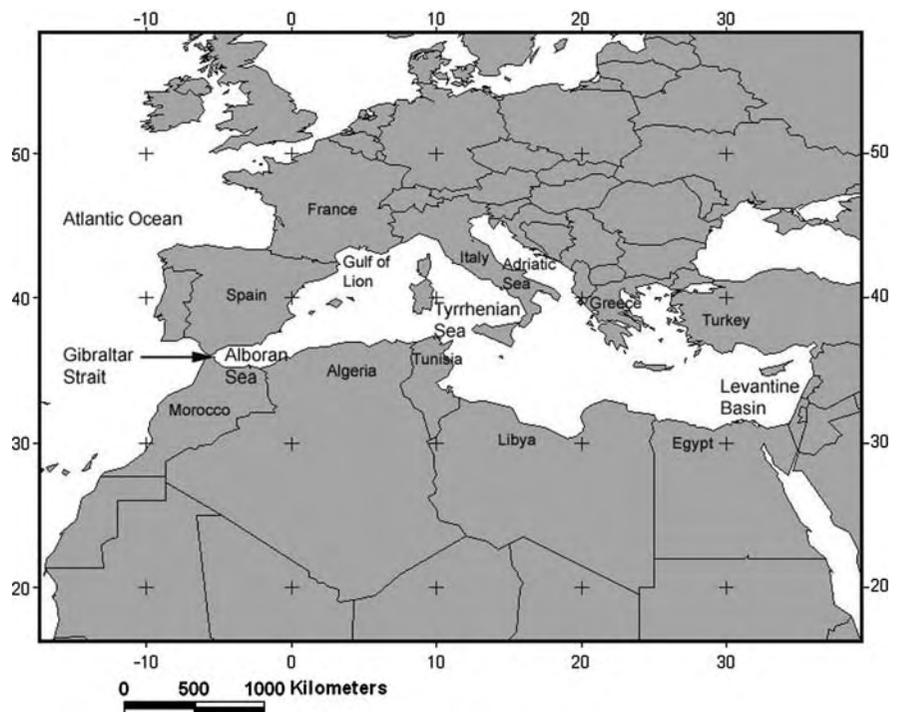
Colonization rates of Atlantic fishes

By compiling the existing bibliography (e.g. the CIESM Atlas of Golani et al., 2002; Quignard & Tomasini, 2000), we reconstructed the chronological history of Atlantic fish colonization since their first Mediterranean record from 1810 to 2006. Each record was plotted on a map using Geographic Information System (GIS) software (Arcview). Through this GIS application, the colonization rate was estimated: all the species were classified into two categories according to their ability to spread over the Mediterranean Sea: (1) non-colonizer, for the species that were recorded only once and that have never been recorded since that first record or that are restricted to

the Alboran Sea, i.e. species that were not able to spread beyond this province; (2) colonizer, i.e. species that were able to colonize over the Alboran Sea boundary (Fig. 1). Indeed, Atlantic invasions are not limited to the western Mediterranean; some Atlantic species are present in the eastern Basin: *Arius parkii* (Golani & Ben Tuvia, 1986), *Acanthurus monroviae* (Golani & Sonin, 1996), *Sphoeroides pachygaster* (Golani, 1996) and *Enchelycore anatina* (Yokes et al., 2002). Two examples of species belonging to different colonization categories are shown in Fig. 2.

We considered both natural and anthropogenic introductions because we studied the colonization success of Atlantic species independently from their mode of introduction. However, among the Atlantic fish colonizers, only one species is assumed to have been introduced via ship ballast: *Pinguipes brasilianus* (Oris Relini, 2002). We investigated the ability of species to spread over the Mediterranean Sea independently from their abundances: we considered that even if a record includes only few specimens it shows the spread of the species. Moreover, as most of species follow a positive range size-abundance relationship (Gaston, 2003), we suggest that spatial colonization and total abundance in the Mediterranean Sea may evolve proportionally.

Fig. 1 Geographical location of the Mediterranean Sea



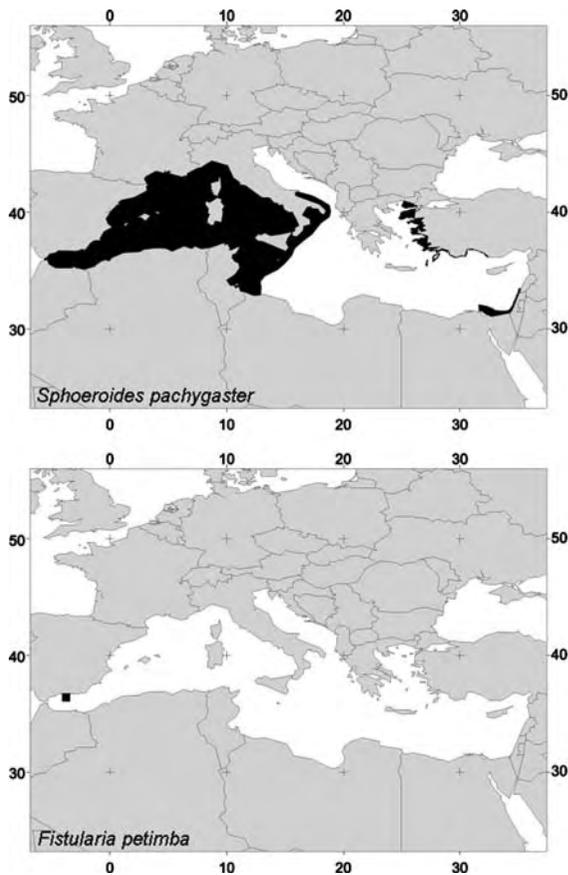


Fig. 2 Two examples of species belonging to different colonization categories: *Sphoeroides pachygaster*, a colonizer species and *Fistularia petimba*, a non-colonizer one

Since there are no reliable records before the 19th century and since species introduced before that date are considered as full-fledged Mediterranean species with Atlantic origin, we restricted our study to the “neo-Atlantic colonizers”, i.e. introduced since 1800. The most recent records, *Cheilopogon furcatus* (Ben Souissi et al., 2005) and *Sphoeroides spengleri* (Reina Hervas et al., 2004) in 2004, were not included in our analysis because they did not have enough time to spread.

Ecological variables used as predictors of the species colonization success

A database containing some predictor variables for each species was elaborated from the literature and from FishBase (Froese & Pauly, 2006).

Climate match

The colonization success of some non-indigenous species was positively related to the climate match between their native and their colonized environment (Wolf et al., 1998; Duncan et al., 2001). A species that is introduced at a latitude very close to its native latitude is more likely to experience rather similar environmental conditions (e.g. temperature) and thus more likely to successfully establish. Based on these assumptions, Atlantic species living at the same latitude as the Mediterranean Sea are more likely to colonize than species living at lower or higher mean latitudes.

Based on these predictions, we estimated the climate match as the difference between the mean latitude of the geographic area of the species entering the Mediterranean Sea and the latitude of Gibraltar Strait (35.95°). Mean latitudes were obtained by digitizing the northmost and the southmost edges of each species' geographic range in the Atlantic from distribution maps found in bibliography using a geographical information system (GIS). The mean latitude for each fish species was the difference between the maximum and the minimum latitudes.

Position in the water column

Pelagic species have a higher swimming performance than benthic species according to their hydrodynamic body shape (e.g. Bardin & Pont, 2002); thus, they are more prone to disperse over long distance or to migrate. We therefore consider that pelagic species may have better colonization ability than benthic ones owing to these capacities.

Maximum body length

Colonizers have to breed quickly to avoid extinction (McArthur & Wilson, 1967). Thus, fishes with rapid growth, high reproduction rate and early sexual maturity would be better colonizers than others with longer life cycles. Since sexual maturity is highly correlated to maximum body size (e.g. Savage et al., 2004), it can be hypothesized that small species, with earlier sexual maturity, are more likely to colonize the Mediterranean Sea than larger ones. On the other hand, according to the “storage effect” (Chesson & Warner, 1981; Warner & Chesson, 1985), we can consider that longer-lived species are more able to

survive during unfavourable years and to maintain a viable population size. These two mutually exclusive hypotheses were tested.

Propagules

Life-history traits and major ocean currents may allow marine species to disperse over extremely long distances (Shanks et al., 2003). Species whose propagules have wider dispersal ability are expected to reach larger geographic range sizes (Emlet, 1995; Gaston, 2003). For fishes, propagules are larvae and eggs. According to Leis (1991), factors affecting larval dispersal ability are behaviour, swimming speed and pelagic larval duration. Because data on the larvae of all fishes of our database are not available, we considered only eggs even if for some demersal spawners the larvae are pelagic and their dispersal ability is not less than that of pelagic spawners.

So we hypothesized that species with pelagic eggs would extend their geographic range size wider than species with benthic eggs can do. As some benthic fishes invest more in parental care, they may have less opportunity to disperse. However, one may also consider that the parental care increases the probability of survival rate for larvae. It would enhance fish population colonization. This alternative hypothesis was also tested.

Confamilial resistance

The “confamilial resistance”, initially proposed by Darwin (1859), states that competition intensity towards species whose confamilial species are already present in the area would be stronger. More recently Strauss et al. (2006) demonstrated that exotic taxa less related to native ones are more invasive. In our case the confamilial resistance hypothesis would predict that invading species with no or few confamilial counterparts in the Mediterranean Sea would be more likely to successfully colonize than species that encounter close relatives because they would escape competition.

Depth

The deep current flowing from the Mediterranean Sea to the Atlantic Ocean and the obstacle materialized

by the low bathymetry of the Gibraltar Strait (300 m) are not favourable to the entrance of deep Atlantic fish. The relatively low bathymetry of the Mediterranean Sea may prevent deep sea species to establish while coastal species can do. Hence we expect that shallow depth fishes are better colonizers than species from the deep.

Statistical analyses

First, we tested the independence between each ecological variable and the colonization success of Atlantic fish species, and then we analysed the colonization of the two sides of the Mediterranean Sea.

The relationship between each qualitative ecological variable and the colonization success was tested using a Chi squared test. We considered three qualitative variables: the fish position in the water column (benthic or pelagic), the type of propagule (demersal or pelagic eggs) and whether species are life-bearer or not.

We used an Analysis of Variance to test whether quantitative ecological variables are related to the colonization success. The independence between quantitative variables was tested using the Spearman coefficient of correlation. The quantitative variables were the mean latitude in the Atlantic, the average depth, the maximum fish length, the number of Mediterranean species in the family of each Atlantic fish and the climate match.

We performed a logistic regression to predict the colonization success of fish species (coded as a binary variable) as a function of explicative ecological variables.

To analyse the relative colonization on the two sides (South and North sides) of the Mediterranean Sea we first estimated an asymmetry index $Asym_{obs}$.

$$Asym_{obs} = 1 - \frac{S}{B}$$

S was the smallest distance covered from Gibraltar on one of the two sides of the Mediterranean Sea and B the largest distance covered on the other side.

We also calculated an expected asymmetry $Asym_{exp}$ (Webb & Gaston, 2003) obtained under the hypothesis that the two sides were equally colonized by species and then we compared it to the observed asymmetry $Asym_{obs}$.

$$\text{Asym}_{\text{exp}} = \frac{B - 1}{2B}$$

Therefore, species that covered equal distances along both sides ($\frac{S}{B} = 1$) have an asymmetry index of 0, and species that covered very contrasted distances along the two sides ($\frac{S}{B} \rightarrow 0$) have a low asymmetry index approaching 1.

We generated expected asymmetries for each species and we compared them to observed asymmetries. Then, as we did for the colonization analysis, we performed a regression analysis with the ratio $\frac{N+1}{S+1}$ being the explained variable. N is the distance covered on the northern side while S is the distance covered on the southern side.

All these statistical tests were performed using Minitab software.

Results

Overview of introduced species

In total, 63 Atlantic species (42 families, 58 genera) invading the Mediterranean Sea were recorded since 1810 until 2004 (Supplementary Table 1). The first records of Atlantic fishes in the Mediterranean Sea, *Entelurus aequoraesus* and *Pristis pectinata*, came out in 1810 (Risso, 1810). The analyses were carried out with 61 species because the most recent species are less likely to have had enough time to spread over the Mediterranean coast.

The most represented families within the Atlantic fish group in the Mediterranean Sea are the Carcharidae (five species), the Soleidae (five species) and the Tetraodontidae (four species).

Range size expansion records revealed that 31 species are considered as non-colonizers while 29 are considered as colonizers. *Cheilopogon fircatus*, *Sphoeroides spengleri* and *Lampanyctus intricarius* were not included in our analysis because the first two were recorded only in 2004 (Reina Hervas et al., 2004; Ben Souissi et al., 2005) which is too recent to have an idea of their capacity to spread wide and the third is a doubtful record (Allue & Rubies, 1984) (Supplementary Table 1).

Eight species reached the Levantine Basin situated opposite to the entrance in the Mediterranean basin through the Gibraltar Strait: *Pristis pectinata* (Risso,

1810), *Lagocephalus lagocephalus* (Whitehead et al., 1986), *Galeocерdo cuvieri* (Whitehead et al., 1986), *Enchelycore anatina* (Ben Tuvia & Golani, 1984), *Arius parki* (Golani & Ben Tuvia, 1986), *Acanthurus monroviae* (Golani & Sonin, 1996), *Sphoeroides pachygaster* (Golani, 1996) and *Syngnathus rostellatus* (Gokoglu et al., 2004).

Overall, 50 species are benthic while 13 are known to be pelagic. Maximum fish sizes range from 7.7 to 760 cm, the most frequent maximum size being between 40 and 45 cm. Species on the most southern (−23.21°N) and northern (71.18°N) Atlantic latitudes are *Pinguipes brasilianus* and *Entelurus aequoraesus*, respectively.

Colonizer versus non colonizer

The logistic regression revealed that ecological variables (climate match, maximum body length) do not explain significantly the colonization success of Atlantic fishes ($P = 0.313$).

When species were split between benthic and pelagic categories, the Chi squared test did not show a significant relation with the colonization success ($P = 0.379$, the null hypothesis being not rejected). Neither climate match nor propagule type has an effect on the colonization success in the Mediterranean Sea ($P = 0.202$ and $P = 0.884$, respectively). The ANOVA test did not reveal any significant effect of the maximum body length on the colonization success ($P = 0.112$). Neither confamilial resistance nor climate match has an effect on the colonization process ($P = 0.150$ and $P = 0.206$, respectively).

However, an ANOVA test revealed a significant relation ($P = 0.034$) between the mean depth of Atlantic species and their colonization success in the Mediterranean Sea. Species with maximum depth over 400 m spread less than expected by chance, while the spread of species with maximum depth less than 320 m was greater than expected, colonizing areas outside the Alboran Sea. Two examples are provided in Fig. 3 (*Laemonema latifrons* and *Solea senegalensis*).

Northern versus southern Mediterranean side

The asymmetry analysis showed that among the 44 species for which it was possible to measure the

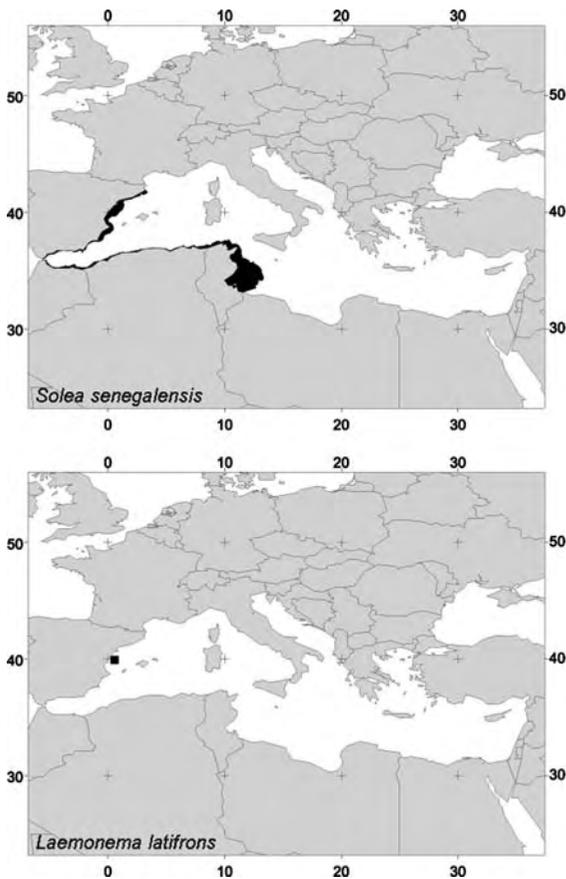


Fig. 3 Two examples of propagation: *Laemonema latifrons*, a deep species is limited to a single record, while the low depth species *Solea senegalensis* spreads over the eastern part of the Mediterranean Sea

distance covered on one or on both Mediterranean sides, 31 had observed asymmetry values above the expected asymmetry estimated under the null hypothesis. Invasive fish species tend to have less symmetrical distribution than expected by chance (Fig. 4).

Among these 31 species, 27 (or 61.4%) show a maximum asymmetry (=1), i.e. they colonize only one side of the Mediterranean Sea. Among the 27 species with a maximum asymmetry, 70.4% (19 species) colonize only the northern side and 29.62% (8 species) only the southern side.

A multiple linear regression carried out using three quantitative variables (mean latitude, mean depth, maximum body length) revealed a significant model ($P = 0.004$) with a significant effect of the maximum

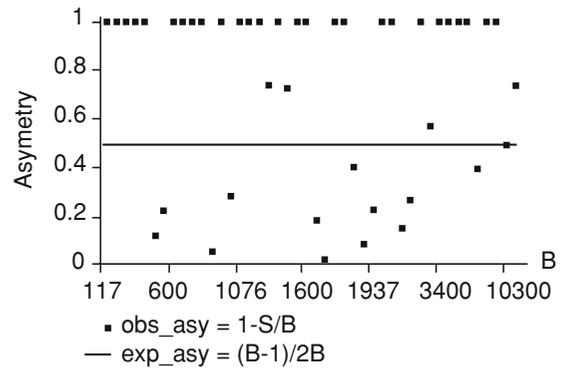


Fig. 4 Observed (obs_asy) and expected asymmetry (exp_asy) for 44 Atlantic species. S is the smallest distance covered on one of the two sides and B the largest distance covered on the other side

body length ($P = 0.001$) on the colonization asymmetry.

$$\frac{N + 1}{S + 1} = -0.4 + 0.199Y_{\text{mean}} + 0.0829L_{\text{max}} + 0.00063D_{\text{avg}}$$

where Y_{mean} is the mean latitude of species observed in the Atlantic Ocean, L_{max} is the maximum body length and D_{avg} is the mean depth of species.

Discussion

Contrary to Suez and Panama canals for which opening dates are well known and very recent and which connected two seas completely and naturally isolated, the Gibraltar Strait has always contributed to the Mediterranean fauna and flora (Emig & Geistdoerfer, 2004). Hence it appears difficult to retrace the exact chronology of species colonization in the Mediterranean Sea. Accordingly, we focused on the “neo-Atlantic colonizers”, i.e. introduced since 1800.

A database recording Atlantic fish colonization was created to analyse potential ecological predictors of these colonization rates. However some records of Atlantic species are somewhat odd. Some species may be introduced accidentally through vectors such as ship ballast waters. Indeed some species have an anthropogenic mode of introduction: *Pinguipes brasilianus*, originated from Southern America, was identified in 1990 in the Ligurian Sea and Messina (Orsi Relini, 2002). Since this fish has been recorded

twice in two different areas, we can thus consider it as successfully established in the Mediterranean Sea.

Five ecological variables, potentially related to the colonization success, were studied: climate matching, location in the water column, maximum fish length, propagule type, confamilial resistance and mean depth. Only the mean depth showed a significant relationship with the colonization success of Atlantic fish species in the Mediterranean Sea: species whose mean depth is less than 320 m seem to be favoured during their colonization process contrary to deep sea species (mean depth about 400 m or more). The difficulty of penetration of deep Atlantic species across Gibraltar Strait related on one hand to the obstacle of the low water column depth of the strait (300 m) and on the other hand to the Mediterranean outflow current is already known (Emig & Geistdoerfer, 2004). However, some authors (Durish, 1987; Abello & Cartes, 1992) showed that these obstacles are not impassable and that some deep sea species may overcome this physical barrier. Our results show that the overcoming of the obstacle does not guarantee the colonization in the Mediterranean Sea and that species whose habitat is of about 400 m depth are largely disadvantaged in comparison to the species found in the first 200 m depth. But another aspect may explain this result: some deep sea species can succeed in crossing the Gibraltar Strait and establish in the Mediterranean while they cannot be classified as successful colonizers because they are less likely to be sampled than coastal species.

This study, including all the Atlantic fish species introduced in the Mediterranean since the beginning of the century, gives the first estimation of the bathymetric interval favourable to the colonization of the Mediterranean Sea. This result suggests that other life-history traits and species functional groups are all of secondary importance in explaining the colonization success of Atlantic fishes in the Mediterranean Sea when compared with habitat depth. However, in future analyses, it would be relevant to take into account the type of larvae and to test whether pelagic larval duration is a significant predictor of species dispersal success.

The colonization of both Mediterranean sides revealed a clear asymmetry: more than 61% of the studied species colonize exclusively one side, among which 70% colonize only the northern side. Moreover, it appears that fish body length is correlated to the colonization success on one side, while all other

functional and life-history traits are not related to this higher-than-expected asymmetry in the Mediterranean colonization. We suggest four explanations for this asymmetry.

- (i) The general water circulation in the western Mediterranean is driven by the Atlantic current flowing in surface into the Mediterranean basin across the Gibraltar Strait. The mechanism underlying this circulation is related to the difference in salinity between Atlantic and Mediterranean waters (Tintoré et al., 1988; Perkins & Pistek, 1990). The water column of some hundred metres depth flows along the southern side of the Mediterranean Sea in a west–east direction, and then it rises to the north of the western basin in a cyclonic movement (Albérola & Millot, 1995). We can hypothesize that Atlantic fishes and their propagules coming into the Mediterranean Sea across the Gibraltar Strait are dispersed by the general circulation and forced to evolve according to the current direction i.e. along the southern side. Logically, we expect a better colonization of the southern side than the northern one. Contrary to this expectation our results showed that the northern side is more colonized than the southern one (Fig. 5). However, Atlantic species spread more far away along the southern side than along the northern one. Hence, we can hypothesize that when newly introduced fishes spread along both sides, the southern side is more easily colonized because the general circulation current enhances fish propagation eastwards.
- (ii) The marine primary production may be invoked to explain the important colonization of the northern side. Indeed, according to the bottom-up process perspective, primary producers (along with nutrients and light) regulate animal communities from the bottom of food webs upwards to higher trophic levels (Menge, 2000). Moreover, it has been shown that the bottom-up control plays a key role in the functioning of the northwestern Mediterranean ecosystem contrary to the top-down control that is marginal (Coll et al., 2006). Thus, primary production and fish abundance are usually correlated. On the other hand, it is known that colonization and spread of non-indigenous species may be largely

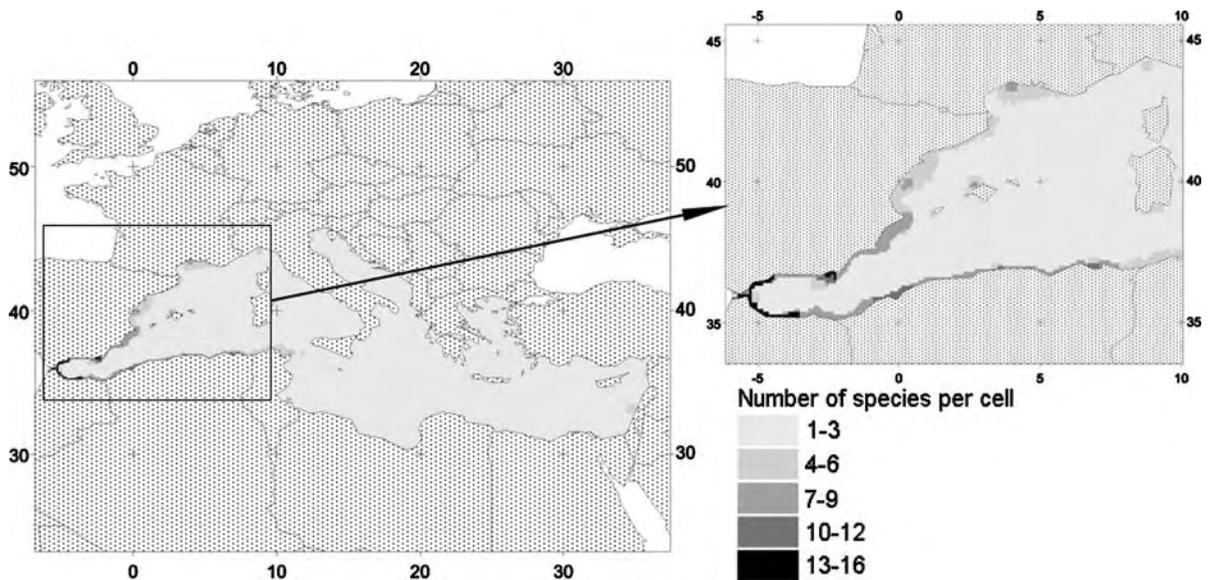


Fig. 5 Geographical distribution of exotic Atlantic fishes density in the Mediterranean Sea

controlled by environmental factors such as the amount of resource available which is related to the regime of disturbance (Davis et al., 2000). Following this theory we may expect that the most productive areas with seasonal frontal structures of well-marked algal biomass are more prone to enhance invasive fish colonization. According to Bosc et al. (2004), the northern side of the western Mediterranean is more productive than the southern side and there is a hyper-productive enclave along the Spanish coasts of the Alboran Sea. We hypothesize that when fishes are introduced into the Mediterranean Sea, the northern side, which is more productive, is more prone to favour colonization than the southern side.

- (iii) The food web structure may also explain the success of invasion. Indeed, overexploited and depleted ecosystems are more prone to the establishment of exotic species than safe and equilibrated ecosystems (Worm et al., 2006). In a future study this could be investigated through the correlation between invasive species density and total catch data by country or water pollution as a proxy of fishing intensity and of ecosystem degradation.
- (iv) There is another potential explanation that we cannot ignore: the intensiveness of fish

sampling effort may differ between the two sides of the Mediterranean Sea. With larger human populations (and consequently larger scientific communities), more developed countries and more modern scientific infrastructures on the northern side, we can expect more explorations and more fish occurrence records on the northern side which may contribute to the observed asymmetry.

Overall the study of Atlantic species introductions is limited by some uncertainties. Indeed, the first record of a species does not mean that this species effectively arrived in the Mediterranean Sea at that date. Moreover, after the reconstruction of some fish colonization rate, we noticed some unexpected “jumps”. For instance *Cheilopogon furcatus* was recorded for the first time in Tunisia in 2004 (Ben Souissi et al., 2005), *Diodon hystrix* in Italy in 1963 (Torchio, 1963) and *Rhizopionodon acutus* in Italy in 1985 (Pastore & Tortonese, 1985). These propagation records do not mean that these species spread directly to the centre of the Mediterranean Sea. More likely these species moved along the coast where they had not been detected since their first record. Other particular examples concern Atlantic fishes that were identified for the first time in the Levantine Basin: *Arius parki*, *Enchelycore*

anatina and *Pristis pectinatus* were identified in Israel in 1986 (Golani & Ben Tuvia, 1986), 1984 (Ben Tuvia & Golani, 1984) and 1810 (Risso, 1810), respectively. In such cases, we cannot affirm if these species were present in other Mediterranean areas without being detected or if they were introduced in ballast waters.

We are aware that the study of Atlantic fish propagation is inaccurate in some aspects because of uncertainties in the survey and the unequal sampling effort. However, even if the survey effort may vary through space and time, the Mediterranean is certainly one of the best places in the world to study non indigenous colonizations because of the high density of artisanal and professional fisheries. Overall our study also suggests that life-history traits and species functional groups are of secondary importance in explaining (i) the colonization success in the Mediterranean Sea and (ii) the asymmetry in the colonization process between the two sides of the Mediterranean Sea. The former result, which focuses on species colonization success, has no bias due to sampling effort because we carried out a comparison among species. The latter result is very challenging to interpret. We suggest that Atlantic species which go through the Gibraltar Strait have two alternatives: to follow the dominant current along the low-productive southern side of the Mediterranean Sea or to reach the trophically favourable Spanish coast of the Alboran Sea. The northern side is more likely to be colonized by species that are able to swim counter-current, which supports the significant effect of the maximum body length in the model: larger species are favoured in reaching the productive areas dominated by a cyclonic circulation, while the others are more likely to follow the water current along the southern side.

Of the Atlantic species, 51.7% succeed in colonizing the Mediterranean Sea and the northern side appears to be more colonized than the southern side despite the counterclockwise oceanic circulation along the Spanish coast. In conclusion, crossing the Gibraltar Strait does not guarantee the colonization and the widespread colonization for Atlantic fishes. Instead, it appears that beyond life-history and functional traits, some ecological and habitat factors may be key determinants for colonization (primary production and depth). However, the causal link is still to be demonstrated.

Acknowledgements The authors wish to express their gratitude to the Cooperation and Cultural Action Services of the French Embassy in Tunisia that funded this research by a PhD grant. This project was also supported by the Total Foundation.

References

- Abello, P. & J. E. Cartes, 1992. Population characteristics of the deep-sea lobsters *Polycheltes typhlops* and *Stereomastis sculpta* (Decapoda: Polychelidae) in a bathyal mud community of the Mediterranean Sea. *Marine Biology* 114: 109–117.
- Albérola, C. & C. Millot, 1995. On the seasonal and mesoscale variabilities of the Northern cur rent during the PRIMO-0 experiment in the Western Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta* 18: 163–192.
- Allue, R. & P. Rubies, 1984. On *Lampanyctus intricarius* Taning, 1928 (Osteichthyes, Myctophidae) in the Western Mediterranean. *Investigacion Pesquera* 48: 175–180.
- Almada, F., V. C. Almada, T. Guillemaud & P. Wirtz, 2005. Phylogenetic relationships of the north-eastern Atlantic and Mediterranean blenniids. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 283–295.
- Bardin, O. & D. Pont, 2002. Environmental factors controlling the spring immigration of two estuarine fishes *Atherina boyeri* and *Pomatoschistus spp.* into a Mediterranean lagoon. *Journal of Fish Biology* 61: 560–578.
- Ben Souissi, J., D. Golani, H. Mejri & C. Capape, 2005. On the occurrence of *Cheilopogon furcatus* in the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology* 67: 1144–1149.
- Ben Tuvia, A. & D. Golani, 1984. A West-African Fangtooth Moray Eel *Enchelycore anatina* from the Mediterranean Coast of Israel *Copeia* 2: 541–544.
- Bosc, E., A. Bricaud, & D. Antoine, 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Seas derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles* 18:GB1005. doi:10.1029/2003GB002034.
- Cardenas, S. & J. M. Ortiz, 1997. First record of *Fistularia petimba* Lacepède, 1803 (Pisces, Fistulariidae) off the coast of Cadíz (southern Iberian Peninsula). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 13: 83–86.
- Chesson, P. L. & R. R. Warner, 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist* 117: 923–943.
- Coll, M., I. Palomera, S. Tudela & F. Sarda, 2006. Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *Journal of Marine Systems* 59: 63–96.
- Crespo, J., J. C. Rey & A. Garcia, 1987. Primera cita de *Acanthurus monroviae* Steindachner, 1876 y de *Diodon eydouxii* Brissout de Barneville, 1846 para la ictiofauna europea. *Miscellaneous Zoology* 11: 271–275.
- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species*. John Murray, London: 490.
- Davis, M. A., J. P. Grime & K. Thompson, 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534.

- Duncan, R. P., M. Bomford, D. M. Forsyth & L. Conibear, 2001. High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. *Journal of Ecology* 70: 621–632.
- Dunne, J. A., R. J. Williams & N. D. Martinez, 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology letters* 5: 558–567.
- Durish, Z., 1987. An analysis of the zoogeography of the decapod crustaceans (Crustacea, Decapoda) of the Mediterranean. *Oceanology* 27: 352–356.
- Emig, C. C. & P. Geistdoerfer, 2004. Faune profonde en Mer Méditerranée: les échanges historiques, géographiques et bathymétriques. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, article 2004/01.
- Emler, R. B., 1995. Developmental mode and species geographic range size in regular sea urchins (Echinodermata: Echinoidea). *Evolution* 49: 476–489.
- Froese, R. & D. Pauly, 2006. FishBase. World Wide Web electronic publication [www.fishbase.org, version (05/2006)].
- Gaston, K. J., 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, Oxford: 276. ISBN: 0198526415.
- Gokoglu, M., T. Bodur & Y. Kaya, 2004. First records of *Hippocampus fuscus* and *Syngnathus rostellatus* (Osteichthyes: Syngnathidae) from the Anatolian coast (Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 1093–1094.
- Golani, D., 1996. The marine ichthyofauna of the eastern levant—History, inventory, and characterization. *Israel Journal of Zoology* 42: 15–55.
- Golani, D. & A. Ben Tuvia, 1986. New records of fishes from the Mediterranean coast of Israel including Red Sea immigrants. *Cybium* 10: 285–291.
- Golani, D. & O. Sonin, 1996. The occurrence of the tropical west African marine fishes *Acanthurus monroviae* (Acanthuridae) and *Arius parkii* (Ariidae) in the Levant. *Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 2: 1–3.
- Golani, D., L. Orsi Relini, E. Massuti & J. P. Quignard, 2002. The CIESM Atlas of exotic species in the Mediterranean, vol. 1, Monaco: 254 pp. ISBN 92-990003-1-x.
- Leis, J. M. 1991. The pelagic phase of coral reef fishes: larval biology of coral reef fishes. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego: 183–230
- Libralato, S., R. Pastres, F. Pranovi, S. Raicevich, A. Granzotto, O. Giovanardi & P. Torricelli, 2002. Comparison between the energy flow networks of two habitat in the Venice lagoon. *P.S.Z.N. Marine Ecology* 23: 228–236.
- McArthur, R. H. & E. D. Wilson, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ: 203.
- McKinney, M. L. & J. L. Lockwood, 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 450–453.
- Meador, M. R. & R. M. Goldstein, 2003. Assessing water quality at large geographic scales: relations among land use, water physicochemistry, riparian condition, and fish community structure. *Environmental Management* 31: 504–517.
- Menge, B. A., 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 257–289.
- Millot, C., 1987. Circulation in the Western Mediterranean sea. *Oceanologia Acta* 10: 143–149.
- Olden, J. A. & N. L. Poff, 2004. Ecological process driving biotic homogenization: Testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology* 85: 1867–1875.
- Orsi Relini, L., 2002. Occurrence of the South American fish *Pinguipes brasilianus* in the Mediterranean. *Cybium* 26: 147–149.
- Pastore, M. & E. Tortonese, 1985. Prima segnalazione in Mediterraneo dello squalo *Rhizoprionodon acutus* (Rüppell). *Thalassia Salentina* 14: 11–15.
- Perkins, H. & P. Pistek, 1990. Circulation in the Algerian basin during June 1986. *Journal of Geophysical Research* 95: 1577–1585.
- Quignard, J. P. & J. A. Tomasini, 2000. Mediterranean fish biodiversity. *Biologia Marina Mediterranea* 7: 1–66.
- Reina Hervas, J. A., J. E. G. Raso & M. E. Manjon-Cabeza, 2004. First record of *Sphoeroides spengleri* (Osteichthyes: Tetraodontidae) in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 1089–1090.
- Risso, A., 1810. *Ichthyologie de Nice*. F. Schoell, Paris.
- Ruesink, J. L., 2005. Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conservation Biology* 19: 1883–1893.
- Savage, V. M., J. F. Gillooly, J. H. Brown, G. B. West & E. Charnov, 2004. Effects of body size and temperature on population size. *American Naturalist* 163: 429–441.
- Shanks, A. L., B. A. Grantham & M. H. Carr, 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecology Applications* 13: 159–169.
- Srinivasan, U. T., J. A. Dunne, J. Harte, N. D. Martinez, 2007. Response of complex food webs to realistic extinction sequences. *Ecology* 88: 671–682.
- Strauss, S. Y., C. O. Webb & N. Salamin, 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 5841–5845.
- Streftaris, N., A. Zenetos & E. Papatthanassiou, 2005. Globalization in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. *Oceanography and Marine Biology—an Annual Review* 43: 419–453.
- Tintoré, J. D., P. E. La Violette, I. Blade & A. Cruzado, 1988. A study of an intense density front in the Eastern Alboran sea: the Almeria-Oran front. *Journal of Physical Oceanography* 18: 1384–1397.
- Torchio, M., 1963. Accertata presenza di un rappresentante della famiglia Diodontidae in Mediterraneo. *Atti della Società Italiana della Scienze Naturali* 102: 277–281.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco & J. M. Melillo, 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494–499.
- Warner, R. R. & P. L. Chesson, 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations—a field guide to the storage effect. *American Naturalist* 125: 769–787.
- Webb, J. T. & K. J. Gaston, 2003. On the heritability of geographic range sizes. *American Naturalist* 161: 553–566.
- Whitehead, P. J. P., L. Bauchot, J. C. Hureau, J. Nielsen & E. Tortonese, 1986. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris: 3–1223.

- Wolf, C. M., T. Garland & B. Griffith, 1998. Predictors of avian and mammalian translocation success: reanalysis with phylogenetically independent contrasts. *Biology Conservation* 86: 243–255.
- Worm, B., E. B. Barbier, N. Beaumont, J. E. Duffy, C. Folke, B. S. Halpern, J. B. C. Jackson, H. K. Lotze, F. Micheli, S. R. Palumbi, E. Sala, K. A. Selkoe, J. J. Stachowicz & R. Watson, 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787.
- Yokes, B., R. Dervisoglu & B. Karacilk, 2002. An investigation of the marine biological diversity along Likya shores. *Sualti Bilim ve Teknoloji Toplantisi Bildiriler Kitabı Istanbul, 2000*, 166–181 (in Turkish).

Annexe D

Manuscrit D

BEN RAIS LASRAM F. & MOUILLOT D (2008). Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. *Biological Invasions* DOI 10.1007/s10530-008-9284-4

Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna

Frida Ben Rais Lasram · David Mouillot

Received: 14 February 2008 / Accepted: 15 May 2008
© Springer Science+Business Media B.V. 2008

Abstract Species movements in relation with global warming may increase the spatial overlap between exotic and endemic species, which is a critical issue for the conservation of biodiversity. The Mediterranean Sea, which is a receptacle for exotic species while being a hotspot for endemism, provides exceptional material for a case study. The aim of our study was to quantify (i) the increasing invasion from southern fish exotic species (Red Sea and Atlantic Ocean) that the Mediterranean biota is experiencing and (ii) the spatial overlap between exotic and endemic Mediterranean fish fauna following the northward movement of exotic species within the Mediterranean Sea in the context of global warming. The historical invasion dynamic of exotic fish species and the sea surface temperature series were reconstructed from 1810 to 2006 in order to estimate the correlation between invasion rate and climate. The geographical distributions of exotic and endemic fish richness before and after the period of global warming were used to assess the dynamic of spatial

congruence. The results revealed (i) an acceleration of successful introductions from the Red Sea and (ii) the introduction of Atlantic species from lower latitudes in correlation with the increasing temperature of the Mediterranean Sea. We also showed an increasing overlap between the spatial distributions of endemic and exotic species richness. Taken together, our results suggest that endemic fish species are facing a growing number of exotic species because the Mediterranean Sea is acting as a catchment basin for southern species.

Keywords Atlantic Ocean · Biotic homogenization · Climate change · Endemism · Lessepsian species · Red Sea · Spatial overlap · Thermophilic species

Introduction

On a global scale, species invasion has been recognized as a major threat to biodiversity, even though a causal link between the introduction of exotic species and the risk of local extinction has not yet been demonstrated (e.g. Davis 2003). Despite the fact that such a link has not been demonstrated, there is sufficient evidence to warrant the claim that exotic invasion can, at the very least, reduce the abundance of native species, alter disturbance regimes and basic ecosystem processes, impose large economic costs, and introduce new pathogens to indigenous populations. Further, native

F. Ben Rais Lasram (✉) · D. Mouillot
UMR 5119 Ecosystèmes Lagunaires, Université
Montpellier 2, Place E. Bataillon, CC 093, 34 095
Montpellier Cedex 5, France
e-mail: Frida.Lasram@univ-montp2.fr

F. Ben Rais Lasram
UR Ecosystèmes et Ressources Aquatiques, Institut
National Agronomique de Tunisie, 43 Avenue
Charles Nicolle, 1082 Tunis, Tunisia

species can be driven to extinction by competitive interactions (e.g. Olden et al. 2006), by predation (e.g. Roemer et al. 2002), or simply by demographic stochasticity when many new individuals enter the community and occupy part of the carrying capacity of native species (Lande 1993). The extirpation of native populations can also result from multiple negative interactions between exotic and native species, which cause a spiral towards extinction (Mills et al. 2004). Endemic species, that are native species restricted to an enclosed area, are more endangered by exotic invasions because they cannot escape and establish elsewhere.

Thus, the intensity of interaction between exotic and endemic species is of major concern for the conservation of biodiversity. However, we are still unable to make accurate predictions about invasion and the spread of exotic species, and it is even more difficult to predict the threat that these potential invasions will pose to endemic biota. As a preliminary step, we can use well-documented and comprehensive datasets to investigate whether, on a regional scale, hotspots of endemism are experiencing an increasing spatial overlap with exotic species. This must be understood within the context of global change which is encouraging the geographical expansion of some “winner” species (Wilson et al. 2004).

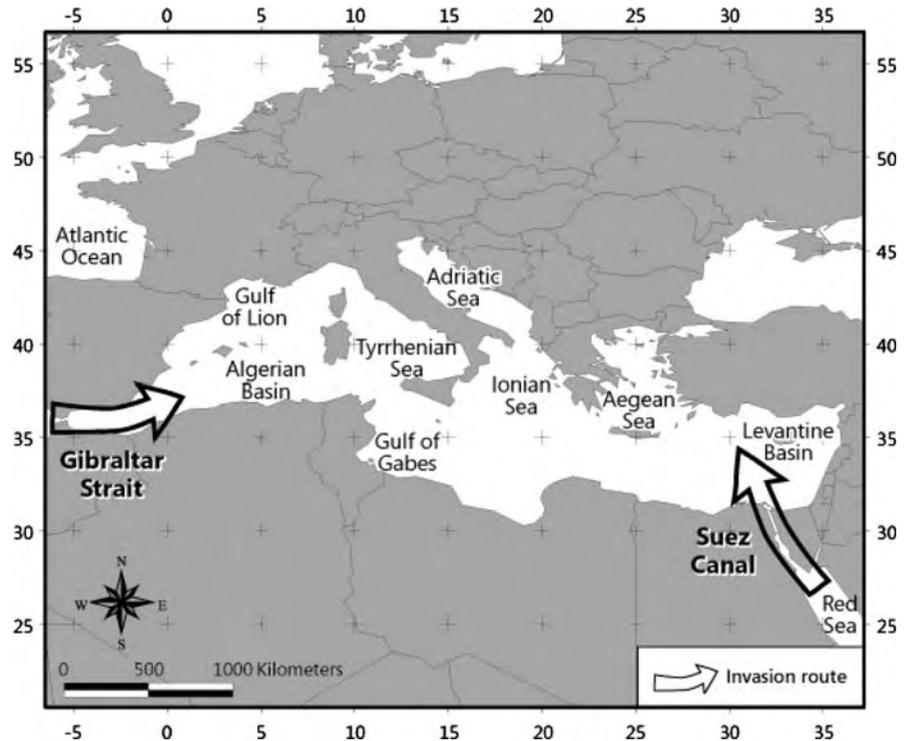
A large quantity of evidence has been accumulated towards an ecological impact of recent climate change on ecosystems, ranging from polar to tropical regions (Walther et al. 2002). It appears that many species, both terrestrial and aquatic, have recently shifted their area of distribution by extending towards polar regions as a response to climate warming (Parmesan et al. 1999; Thomas and Lennon 1999; Hickling et al. 2005; Perry et al. 2005; Huntley 1991). The effect of such species movements on the Earth’s biota is still under scrutiny, but we can already distinguish “winner” species, which expand their geographical ranges, from “loser” species, which are in decline (Wilson et al. 2004). Consequently, there is emerging evidence of biotic homogenization at different scales through the gradual replacement of endemic species by exotic species (Mac Kinney and Lockwood 1999). This process of homogenization is even more critical in semi-enclosed areas because of the high relative percentage of endemic species in such places. In this respect, the Mediterranean Sea provides exceptional material

for a case study by virtue of its biodiversity (it contains 4–18% of known marine species) and its percentage of endemic species (8.8%) (Quignard and Tomasini 2000). Thus, a large-scale perspective on the dynamics of fish introduction to the Mediterranean Sea is a major issue for conservation biology. In addition to the rate of fish introduction, we suggest that attention should focus on the ratio of exotic species density to that of endemic species. Indeed, a higher density of exotic species has been shown to increase the impact of exotic species on endemic biota (Smith and Knapp 2001).

The Mediterranean Sea is a semi-enclosed area with limited connection to two oceans: the Atlantic ocean through the Strait of Gibraltar, and the Indian ocean, accessed across the Red Sea through the Suez Canal, which was dug in 1869 (Fig. 1). The Mediterranean Sea has been identified as the recipient of the greatest number of exotic species in the world, with an average of one introduction every 4 weeks over the past 5 years (Streftaris et al. 2005). Introductions of exotic species affect plankton, macrophytes, shellfish, and crustaceans (e.g. Galil 2007). Most of these introductions are due to fouling, the release of ballast water from ships, and aquaculture (Streftaris et al. 2005). However, according to other authors, the introduction of fish into the Mediterranean Sea by ships is surprisingly rare and aquaculture-mediated introduction does not occur (Zibrowius 2002; Briggs 2007). Among the 664 fish species recorded in the Mediterranean, 127 are exotic, comprising 65 species of Indo-Pacific origin (Lessepsian species) and 62 of Atlantic origin. The introduction of fish from both the Atlantic Ocean and the Red Sea may increase the intensity of interactions between the exotic and endemic fish fauna. However, the rate of spread of exotic species towards higher latitudes in the Mediterranean Sea has been neglected.

The Mediterranean Sea is currently becoming warmer, in a manner similar to the rest of the world. For the last 30–40 years, the temperature of the western Mediterranean Sea has been rising in deep (Bethoux et al. 1990) and surface (Diaz Almela et al. 2007) waters, which is reflected in the increased presence of thermophilic marine species (Ben Yami 1955; Chervinsky 1959 both cited in Goren and Galil 2005). Consequently, fundamental questions arise. Is the Mediterranean biota experiencing increased

Fig. 1 Geographical location of the Mediterranean Sea and routes of invasion (indicated by arrows)



invasions from southern species? Is there an increasing spatial overlap between exotic and endemic Mediterranean fish fauna? Within the context of global change, we can expect an acceleration of the rate of introduction of Lessepsian species to the Mediterranean Sea, as well as an increasing rate of the establishment of species from southern latitudes. We also predict that the balance between exotic and endemic species richness (the number of species per area) will be reversed following a period of global warming.

The aim of our study was to quantify (i) the trend of Mediterranean invasions from southern exotic fish species originating from the Red Sea and the Atlantic Ocean and (ii) the spatial overlap between exotic and endemic Mediterranean fish fauna following the northward movement of exotic species. First, the historical dynamics of exotic invasion from the Red Sea and the Atlantic Ocean and of sea surface temperature were reconstructed from 1810 to 2006 in order to estimate the correlation between introduction rate and climate. Second, we estimated the spatial overlap between exotic species and the Mediterranean endemic fish fauna, before and after the global warming that was observed in the 1980s, by

calculating the ratio between the number of endemic species and the number of exotic species per unit area. This ratio was considered to be an indicator of the overlap between exotic and endemic fish fauna. Although relative density cannot be used as evidence of a causal impact of exotic species on the population of endemic Mediterranean fish fauna, we made the assumption that interaction intensity increases when exotic species become more numerous. As a result, we have provided the first long-term evidence of an increasing invasion of the Mediterranean Sea by southern fish species, coupled with an increasing spatial congruence between exotic and endemic fish species, during a period of global warming.

Methods

Introduction dynamics

In order to test whether or not the invasions from southern exotic fish populations are increasing, we reconstructed the historical dynamics of fish invasion from the Red Sea and the Atlantic Ocean. We compiled all existing bibliographical data that

provided records of new exotic fish in the Mediterranean Sea from 1810 to 2006 (see Tables 1 and 2 in the appendix).

Because the opening date of the Suez Canal is known (1869), it was straightforward to record the dynamic of Indo-Pacific species introductions (Lessepsian fishes). Conversely, the historical dynamic of fish invasion from the Atlantic Ocean was difficult to estimate accurately because there is no clear starting point that is equivalent to that given by the opening date of the Suez Canal.

Since all Lessepsian species come from more southern latitudes than the Mediterranean, we assessed their introduction dynamic by the number of species introduced per decade. The rate of introduction was then calculated by dividing the number of new fish species recorded in each decade by 10, except for the incomplete decade 2000–2006, for which the sum of the new occurrences in the Mediterranean Sea was divided by 7.

At the opposite, Atlantic species do not come necessarily from more southern latitudes than the Mediterranean Sea. Then we cannot detect whether southern invasions are accelerating or not by estimating their introduction dynamic. Therefore, we used another method to assess the trend of southern invasions coming from the Atlantic Ocean. The establishment success of some exotic species has been positively correlated to the similarity between their native and colonized environments (Duncan et al. 2003). This information is often lacking in large-scale studies; hence, the climate match was explored by comparing the latitude of the native area to the latitude of the area of introduction (Blackburn and Duncan 2001). This hypothesis posits that a species introduced to a latitude very close to its native latitude is more likely to experience similar environmental conditions (especially temperature) and therefore more likely to establish itself successfully (Duncan et al. 2003). On the basis of these predictions, we hypothesized that fishes from southern latitudes of the Atlantic Ocean have become increasingly likely to establish in the Mediterranean Sea as global warming intensifies. This has occurred to the detriment of Atlantic fishes from higher, and thus cooler, latitudes.

To test this “climate match” hypothesis, we calculated the maximum latitude of Atlantic species that have entered the Mediterranean Sea since the

beginning of the 20th century in their initial habitat, i.e. in the Atlantic Ocean. To this aim we digitized the geographical areas of each species in the Atlantic based on the FNAM atlas (Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean by Whitehead et al. 1986) using a GIS (Geographical Information System) software (ArcView 3.3 by Esri). The GIS software provides the northernmost point of each species which corresponds to the maximum latitude. We assessed the increasing trend in southern invasions from the Atlantic Ocean by estimating the average maximum latitude of Atlantic fish species entering the Mediterranean per decade (see Table 2 in the appendix).

We also reconstructed the sea surface temperature series for Mediterranean waters from the NCDC NOMADS Meteorological Data Server of the NOAA (National Climatic Data Center National Operational Model Archive and Distribution System Meteorological Data Server of the National Oceanic and Atmospheric Administration) Satellite and Information Service. We estimated the mean surface water temperature for each decade for the whole Mediterranean Sea using data recorded monthly from January 1900 to December 2005. Once all the chronological series had been obtained, we used Minitab software to calculate the Pearson coefficients of correlation between the rate of introduction of Lessepsian fish species, the maximum latitude of invasive Atlantic fish, and the mean water temperature for each decade. Because the majority of the studied species are coastal, and none of them lives at a depth greater than 100 m, we assumed that their geographical range in the Mediterranean is affected by sea surface temperature. In addition, Bethoux et al. (1990) demonstrated that the warming trend was also observed in deep Mediterranean waters.

Spatial congruence dynamic

We updated the list of exotic fish species of the CIEM Atlas (Golani et al. 2002) and of the compilation provided by Quignard and Tomasini (2000) for both Lessepsian and Atlantic species. Our updated list contains 65 Lessepsian and 62 Atlantic fish species. We created a database that contains the geographical ranges of all known exotic and endemic fish species in the Mediterranean Sea, using GIS software (ArcView 3.3 by Esri). In contrast to native

species, endemics are restricted to the Mediterranean Sea. We only considered endemics in our study because they cannot escape from exotic spatial overlap at the Mediterranean scale.

According to the CIESM Atlas, when a species is recorded at point A (for example Israel), then at point B (for example Lebanon), and at point C (for example Turkey), its presence is considered to be continuous, and its geographical distribution includes all grid cells between points A and C. For example, *Callionymus filamentosus* was recorded for the first time in 1953 in Israel (by Ben Tuvia), then in Lebanon in 1964 (by George et al. cited by Golani et al. 2002), and in Turkey in 1994 (by Guculu et al. cited by Golani et al. 2002). However, when a species is recorded at point A (for example Israel) and at point B (for example Greece), then at point C, which is very far from the former sites (for example Tunisia), its distribution is considered to be scattered between Israel and Tunisia. Its geographical distribution includes the cells between points A and B, and only the cells close to C. For example, *Pempheris vanicolensis* was recorded first in Lebanon (by Mouneimne 1979) then successively recorded in Israel (by Golani and Ben Tuvia 1986 cited by Golani et al. 2002) and around the Dodecanese islands (by Papaconstantinou and Caragitsou 1987 cited by Golani et al. 2002); it has been recorded very recently in the Gulf of Gabes, in southern Tunisia (by Bradai and Bouain 2001 cited by Golani et al. 2002). The CIESM Atlas considered the distribution to be continuous if the records are far by less than approximately 750 km and if it was proven that the species abundance is important enough to permit its establishment.

This database was used to map the geographical distribution of the densities of exotic and endemic fish species by overlaying the geographical distribution maps of the 127 exotic species (65 from the Red Sea and 62 from the Atlantic Ocean) and the 79 endemic species. We used a regular grid with a total of 27,019 cells (0.1° latitude \times 0.1° longitude) over the Mediterranean Sea. Species richness was estimated as the number of species recorded in each cell. This grid size was chosen in accordance with the accuracy of exotic species records. Indeed, new records are usually provided with precise geographical coordinates (e.g. *Siganus luridus* recorded at $38^\circ 09' 220$ N $14^\circ 46' 449$ E by Castriota and Andaloro

in 2004; *Cheilopogon furcatus* recorded at $33^\circ 35'$ N $11^\circ 14'$ E by Ben Souissi et al. in 2005; *Lagocephalus sceleratus* recorded at $37^\circ 09'$ N $28^\circ 16'$ E by Akyol et al. in 2005). Using a much larger scale (e.g. 1°) would artificially inflate the presence of exotic species and would overestimate the overlap between exotic and endemic species. Hence, the choice of 0.1 degree results from a compromise between the precision of new records and the macroecological view of the study.

Because endemic species did not alter their geographical range significantly over the period under study (we checked the literature for such range shifts), we generated only one map for them. We used the list of endemic species compiled by Quignard and Tomasini (2000) and redrew their geographical distributions using the FNAM atlas (Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean) (Whitehead et al. 1986). In contrast to endemic species, most of exotic species have extended their geographical ranges in the Mediterranean Sea. We thus generated two maps, more than 20 years apart, for exotic species: before and after a significant climatic warming period. Diaz Almela et al. (2007) detected a warming trend for the whole Mediterranean basin of $0.04^\circ\text{C year}^{-1}$ using the SSTmax series (1982–2005) extracted from NCEP Reynolds Optimally Interpolated Sea Surface Temperature data sets (Reynolds et al. 2002). Then, the first set of maps corresponded to the early 1980s and the second was updated in 2006 using the new records of occurrence found in the literature.

The spatial congruence between endemic and exotic species was evaluated in two ways. Firstly, we estimated the shift in spatial overlap between exotic and endemic fish species by estimating the number of cells where endemic and exotic species co-existed in the 1980s and in 2006. Secondly, we estimated the shift in the intensity of interaction between exotic and endemic fish fauna using the ratio ($R = \frac{REn}{REx}$). This is the ratio between the number of endemic species and the number of exotic species for each cell in each time period. REn denotes the richness of endemic fish species, and REx represents the richness of exotic fish species, for each cell. We designated the ratio obtained for the 1980s R_{80} , and the updated ratio R_{00} . A ratio of 1 indicates that the number of endemic species is equal to the number of exotic species.

Results

Overall, 127 exotic fish species have become established successfully in the Mediterranean Sea since the beginning of the 20th century: 65 Lessepsian species entered via the Suez Canal, and 62 Atlantic species entered through the Strait of Gibraltar (see Appendix). The first record of a Lessepsian fish, *Atherinomorus lacunosus*, in the Mediterranean dates from 1902 (Tillier 1902) and the first record of invasion by Atlantic fish was in 1810, when *Entelurus aequoraeus* and *Pristis pectinata* were recorded (Risso 1810).

Introduction dynamics

Historical records of Lessepsian fish arrivals in the Mediterranean Sea reveal a continuous increase in the number of species between the beginning of the 20th century and the 1950s (Fig. 2a). Another period of increasing invasion by Lessepsian species has been observed, which started in the 1990s. Invasion rate has increased from 0.7 species per year on average in the 1990s to 2 species per year since 2000. Overall, the number of introduced Lessepsian fish species is correlated significantly and positively (Fig. 2c) with the Mediterranean water temperature ($r = 0.76$, $P < 0.05$).

The mean maximum latitude of newly established fishes from the Atlantic and the mean temperature of Mediterranean waters were plotted for each decade (Fig. 2b). Overall, Atlantic fishes invading the western Mediterranean basin showed lower maximum latitudes over time, and were thus more thermophilic ($P < 0.01$). The maximum latitudes of the Atlantic species that occur in the Mediterranean Sea are correlated significantly and negatively with the Mediterranean surface water temperature ($r = -0.60$, $P < 0.05$) (Fig. 2c). Since the 1980s, no species whose maximum latitude exceeds 42.35° has entered via the Gibraltar strait and has become established successfully (Fig. 2b).

Spatial congruence dynamic

The spatial distribution of endemic species richness ($n = 79$) is highly heterogeneous. The greatest endemic species richness was found in the Adriatic Sea, the Gulf of Lion and along the western coast of Italy (Fig. 3a). The richness of endemic species tends

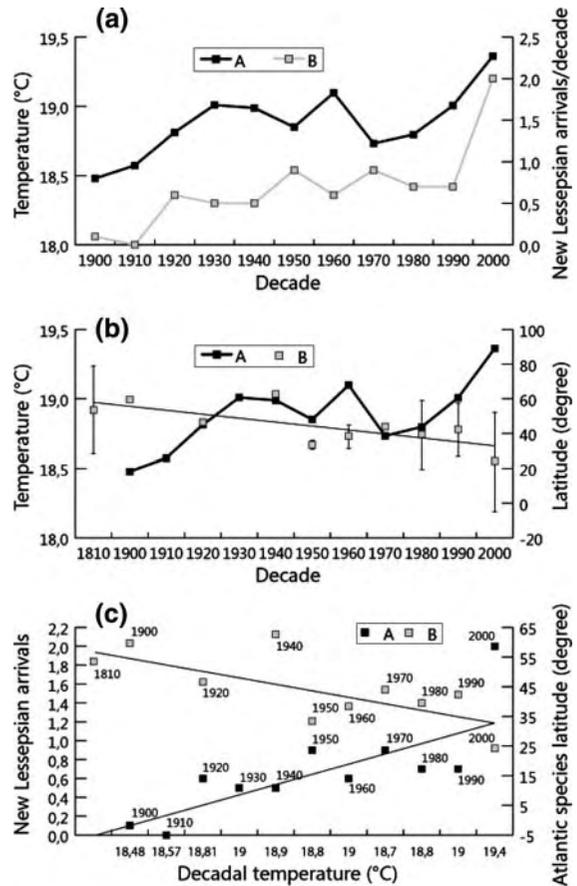
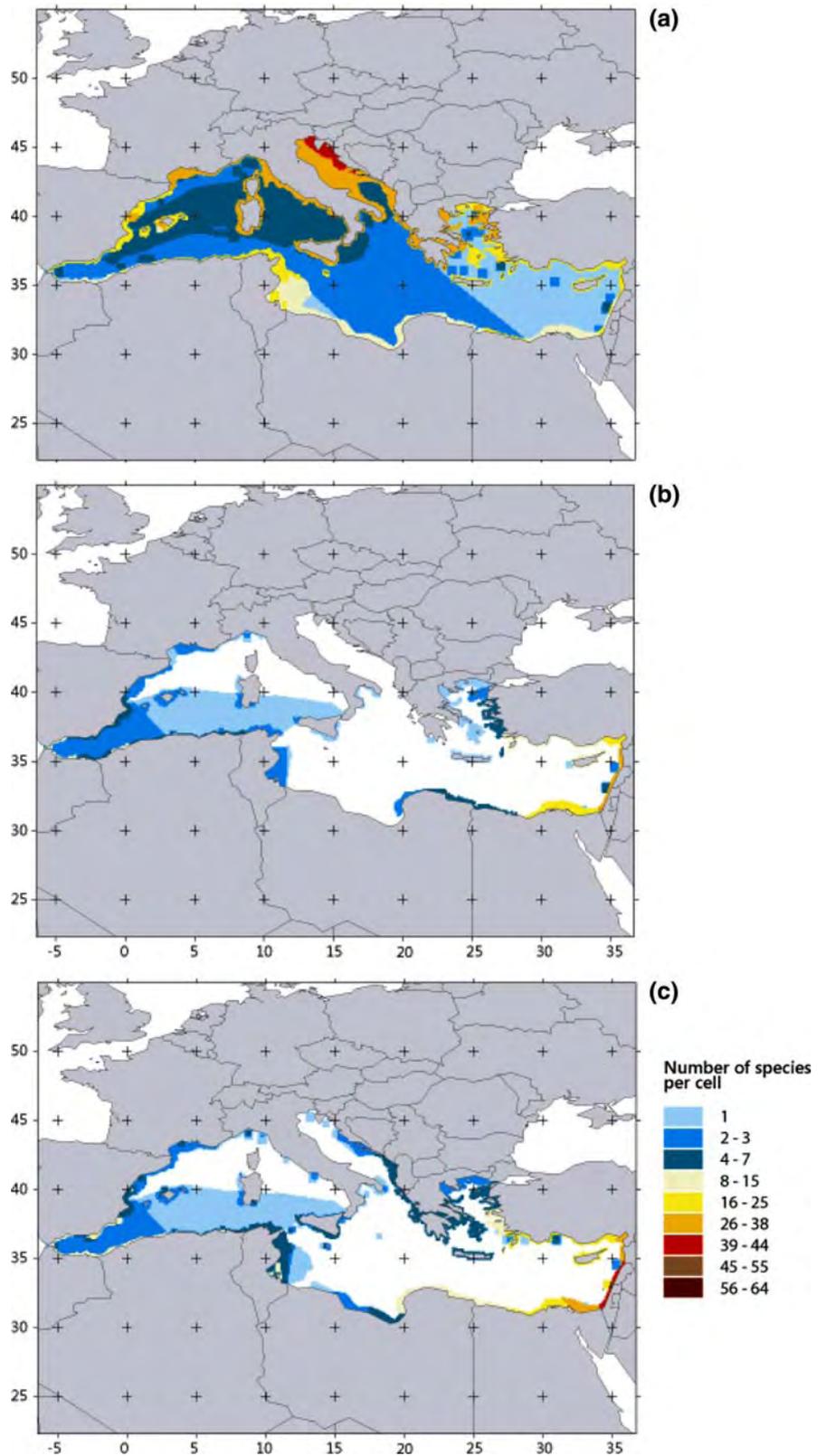


Fig. 2 (a) Changes in the Mediterranean Sea water temperature per decade (A) and in the number of newly introduced Lessepsian fishes (B) ($r = 0.77$, $P < 0.05$). (b) Changes in the Mediterranean Sea water temperature per decade (A) and in the average maximum latitude for the Atlantic species introduced in the Mediterranean Sea (B) ($r = -0.60$, $P < 0.05$) (the error bars indicates the standard deviation). (c) Bivariate plot of the temperature against the number of Lessepsian species (A) and the latitude of Atlantic species (B)

to be lower in the Levantine basin. The highest endemic richness was found to be 44 species, while the lowest value was one species, per cell (Fig. 3a). The lowest values relate to one pelagic species, *Tetrapturus belone*, whose area of distribution extends over the whole Mediterranean.

The spatial distribution of exotic species shows a coastal pattern, especially in the eastern basin. During the 1980s, 64 exotic fish species were identified in the Mediterranean Sea. The highest exotic species richness was found along the eastern coast of the Levantine basin, which had a maximum of 38 species

Fig. 3 Maps illustrating the patterns of diversity (number of species per cell) for endemic fish species (a), for exotic species during the eighties (b) and for exotic species in 2006 (c)



per cell (Fig. 3b). Conversely, the coast of Italy, the Ionian Sea coast of Greece, and the major part of the Libyan coast were not colonized at all by exotic species (Fig. 3b). Since the 1980s, most of exotic species have moved northwards in the Mediterranean Sea by an average of 3.5° (approximately 300 km). In 2006, 127 exotic species were identified in the Mediterranean Sea, and the updated spatial distribution of exotic fish richness shows that almost all Mediterranean coastal waters have been colonized, with the exception of the eastern and western coasts of the Italian peninsula. The highest richness of exotic species recorded in 2006 was 64 species per cell, an increase of more than 68% over that observed during the 1980s. Some areas that were not colonized at all during the 1980s, such as the Ionian coast and the eastern Adriatic Sea, contained on average 3.5 exotic fish species per cell in 2006 (Fig. 3c).

Overall, spatial overlap between endemic and exotic species occurred in 9344 cells during the 1980s, compared with 11516 cells in 2006, i.e. an increase of 23%. As an index of endemic species dominance over exotic species, we plotted histograms describing the distribution of the ratio between endemic richness and exotic richness in cells occupied by exotic species (Fig. 4). The frequency of cells with high ratios decreased between the 1980s and 2006. The mean ratio was divided by two; it varied from 8.67 in the 1980s to 4.3 in 2006. In the 1980s, approximately 1213 cells had a ratio of more than 20 (20 times more endemic than exotic species). On the updated grid, this frequency was approximately 50. There were 7159 cells with a ratio below 10 in the 1980s, but 10527 in 2006.

Discussion

Our results reveal that the rate of fish species introduction from the Red Sea to the Mediterranean has increased since the 1980s. In parallel, new fish introductions from the Atlantic Ocean involve species from more southerly latitudes.

During the period 2000–2006, nine new Lessepsian fish species were identified in the Mediterranean Sea, namely *Fistularia commersonii* (by Golani 2000), *Hippocampus fuscus* (by Golani and Fine 2002), *Plotosus lineatus* (by Golani 2002), *Heniochus intermedius* (by Gökoglu et al. 2003), *Scarus*

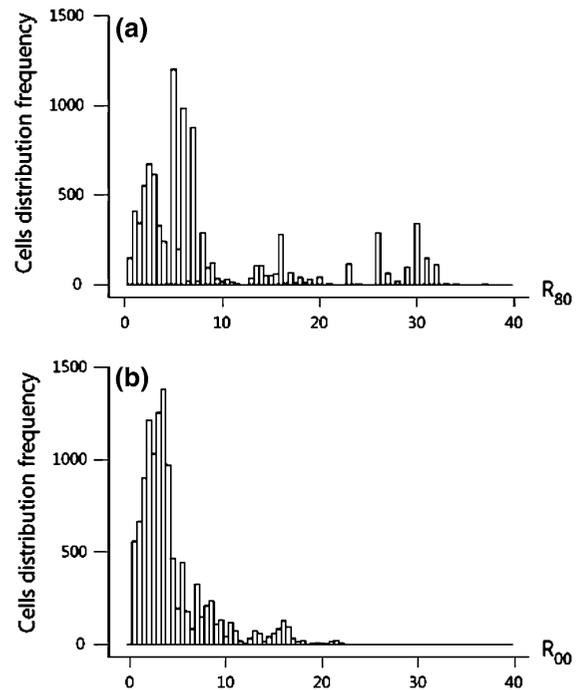


Fig. 4 Change in the intensity of spatial congruence between exotic and endemic fish fauna. **(a)** Frequency distribution of the cell ratio ($R = \frac{REn}{REx}$) during the 1980s (R_{80}). **(b)** Frequency distribution of the cell ratio ($R = \frac{REn}{REx}$) in 2006 (R_{00}). REn is the species richness of endemic fishes while REx represents the richness of exotic fishes, for each cell

ghobban (by Goren and Aronov 2002), *Lagocephalus sceleratus* (by Filiz and Er 2004), *Omobranchus punctatus* (by Golani 2004), *Nemipterus japonicus* (by Golani and Sonin 2006) and *Tylerius spinosissimus* (by Corsini et al. 2005). Five new Atlantic fish species have also been identified in the Mediterranean, namely *Seriola carpenteri* (by Pizzicori et al. 2000), *Seriola rivoliana* (by Castriota et al. 2002), *Pinguipes brasilianus* (by Orsi Relini 2002), *Cheilopogon furcatus* (by Ben Souissi et al. 2004) and *Sphoeroides spengleri* (by Reina Hervas et al. 2004). The rate of Lessepsian fish introduction during 2000–2006 was three times higher than during the preceding decade, and represents the highest value since the opening of the Suez Canal (Fig. 2a). The average maximum latitude of the five new species from the Atlantic Ocean is 24.23° ; this value is the lowest observed since the beginning of the 19th century. These values are associated with the highest temperatures recorded since 1810: in 2006, the temperature was 0.36°C higher than during the 1990s.

We are aware that the study of exotic fish establishment in the Mediterranean Sea is subject to uncertainty due to sampling heterogeneity and survey methodology. It could be hypothesized that the increasing number of Lessepsian fish species is simply due to increased scientific interest and more intense scientific surveillance during recent years. However, many exotic fish species have been identified for the first time because they were brought to scientists by fishermen (Ragonese and Giusto 1997; Pizzicori et al. 2000; Ben Souissi et al. 2005; Dulčić and Pallaoro 2006; Golani and Sonin 2006). This complementary monitoring strengthens sampling efficiency, and there is no reason to believe that the fishing effort is more intense now than it was 20–30 years ago. Some unusual introductions may occur indirectly through human activity, such as when fish are released from ship ballast waters. Among the Lessepsian fishes for which records exist, only two are likely to have been imported in this way: *Abudefduf vaigiensis* in the Ligurian Sea (Vacchi and Chiantore 2000), and *Epinephelus coioides* in the Adriatic Sea (Parenti and Bressi 2001). The mode of introduction of the Atlantic fish *Pinguipes brasilianus* (Orsi Relini 2002) is also doubtful, and is likely to have been through ballast waters. However, the presence of these species in different areas in the Mediterranean leads us to conclude that viable populations are well established. Thus, regardless of their mode of introduction, these species were considered in this study.

We can assume that, in contrast to the results obtained for Lessepsian fishes, there is no potential bias in the results obtained for species having an Atlantic origin. This is because all fish species originating in the Atlantic have the same probability of being recorded in the Mediterranean Sea, irrespective of their maximum latitude in the Atlantic Ocean. Consequently, we suggest that warmer conditions in the Mediterranean Sea increase the likelihood that Atlantic fish from more and more southern latitudes will become established. Taken together, the increase in the invasion rate of species from the Red Sea and the decrease in mean latitude for fishes that invade from the Atlantic suggest that the currently warmer Mediterranean Sea is acting increasingly as a catchment basin for southern species.

Moreover, the role of global warming in this phenomenon is supported by evidence that some

fishes, especially Lessepsian species, have succeeded in invading the western basin of the Mediterranean Sea. Such fishes include *Fistularia commersonii* (by Azzurro et al. 2004; Ben Souissi et al. 2004), *Stephanolepis diaspros* (by Chakroun 1966; Catalano and Zava 1993), *Siganus rivulatus* (by Ktari and Ktari 1974; Dulčić and Pallaoro 2004), *Siganus luridus* (by Ktari Chakroun and Boualal 1971; Azzurro and Andaloro 2004) and *Parexocoetus mento* (by Ben Souissi et al. 2004). The success of these species may be linked to warmer climatic conditions, which enable these thermophilic exotic fishes to colonize areas of higher latitude. Consequently, comparison of the two maps that correspond to exotic species distributions, one representing the situation before and the other after global warming, reveals a clear modification in the pattern of exotic fish richness distribution. After the 1980s, some exotic fishes reached the coldest areas of the Mediterranean Sea, for example the Adriatic Sea, which is a major hotspot of endemism (Fig. 3a). The number of exotic species in the Mediterranean is now 98.4% higher than it was 20 years ago: the number of invasive species has risen from 64 in the 1980s to 127 in 2006. This observation is supported by the finding of an increase of 56.5% in the number of cells in which exotic species are more numerous than endemic species between the 1980s and 2006, i.e. a ratio inferior to 1. Overall, it appears that in 20 years the balance between exotic and endemic species richness has been reversed. Exotic species have extended their geographical ranges towards endemic hotspots, have colonized new areas, and have become more numerous than endemic species in some areas.

In conclusion, our results highlight that endemic fish species are facing the invasion of an increasing number of exotic species which may lead to a reduction in the abundance of endemic populations. Although we are unable to demonstrate a causal relationship between exotic invasion and the risk of extinction for endemic species, we expect that species replacement will be more likely to occur in the future. Species replacement, or extirpation, has already taken place within the Mediterranean fish fauna (Galil 2007). Many species have succeeded in colonizing the Mediterranean Sea, and then exert competition on Mediterranean native species, which consequently decline in number. For example, some invasions have been associated with changes in fish stocks, and some

exotic species are now exploited commercially. The most striking examples are *Siganus rivulatus* (Faouzi 1951), *Saurida undosquamis* (Gorgy 1966), and *Upeneus moluccensis*, which have totally replaced the mullet, *Mullus barbatus*, in the Levantine Basin (Perlmutter 1956). Ben Yami (1955 cited in Goren and Galil 2005) and Chervinsky (1959 also cited in Goren and Galil 2005) reported that the sudden increase in populations of *S. undosquama* and *U. moluccensis* was attributable to a rise of 1–1.5°C in the temperature of the Mediterranean Sea during the winter of 1955. In a different context, Olden et al. (2006) demonstrated that fish invasions led to the extirpation of native species occupying the same niche in the Colorado River Basin. Generally, a more diverse assemblage of exotic species is more likely to affect native species, due to a combination of specific negative effects and higher demographic pressure (Smith and Knapp 2001). Due to the increasing rate of Lessepsian invasion we expect major changes in the fish populations of the Mediterranean Sea to occur in the future, such as a gradual replacement of endemic species by exotic fish. Gradual replacement of endemic species by exotic populations in semi-closed regional biota, which are usually important hotspots of biodiversity and endemism, contributes to the breakdown of the regional distinctiveness of the Earth's biota, a process termed 'biotic homogenization' (Vitousek et al. 1997; Mac Kinney and Lockwood 1999). There is a threat that the "Mediterranean character" of the ichthyofauna will progressively disappear. However, the dynamic of the process and its ecological consequences are challenging to predict.

It is unlikely that the true geographical distribution of exotic species is at equilibrium. Instead, according to the "colonization lag" hypothesis (Menendez et al. 2006), we expect that the climatic warming already observed in the Mediterranean Sea is sufficient to promote changes in species assemblages for decades, because invasion lags behind climate change. It can reasonably be hypothesized that global warming may lead to an increase in the progression of tropical Atlantic species along the African coast towards the latitude of the Strait of Gibraltar. Such species are potential invaders of the Mediterranean Sea even without accidental introduction. In addition, because Lessepsian fishes represent only 5.7% of the Red Sea fish fauna, we predict that the risk of future invasion

by fish from the Red Sea is potentially very high, and the magnitude of the phenomenon may accelerate with sea surface warming (+3.1°C for the surface and +1.5°C for the deeper layers before 2100 following Somot et al. (2006)). The prediction of such phenomena and the identification of fish species from the Red Sea that are more likely to invade the Mediterranean are critical areas for further research. Understanding the global geographical distribution of extinction risk is a key challenge in conservation biology. Our results underline the importance of a global perspective on the mechanisms that drive spatial patterns of extinction risk, and the key role of climate warming in the current extinction crisis. The observational design of our study does not enable us to determine whether the increasing presence of exotic fish species has increased the likelihood that endemic fish species will become extinct. However, our study has clearly demonstrated that the Mediterranean Sea, a hotspot of endemism, is under increasing southern exotic species invasions that have benefited from global warming by expanding their ranges northwards.

Acknowledgments The authors wish to express their gratitude to the Cooperation and Cultural Action Services of the French Embassy in Tunisia, which funded this research by a PhD grant. This project was also supported by the Total Foundation.

Appendix

Table 1 Lessepsian fish species in the Mediterranean Sea

Species	FMR	Reference	CIESM
<i>Atherinomorus lacunosus</i>	1902	Tillier (1902)	Y
<i>Alepes djedaba</i>	1927	Steinitz (1926)	Y
<i>Hemiramphus far</i>	1927	Steinitz (1927)	Y
<i>Coryogalops ochetica</i>	1927	Norman (1928)	Y
<i>Siganus rivulatus</i>	1927	Steinitz (1927)	Y
<i>Stephanolepis diaspros</i>	1927	Steinitz (1927)	Y
<i>Liza carinata</i>	1929	Norman (1928)	Y
<i>Lagocephalus spadiceus</i>	1930	Sanzo (1930)	Y
<i>Leiognathus klunzingeri</i>	1931	Spicer (1931)	Y

Table 1 continued

Species	FMR	Reference	CIESM
<i>Sphyraena chrysotaenia</i>	1931	Spicer (1931)	Y
<i>Parexocoetus mento</i>	1935	Bruun (1935)	Y
<i>Scomberomorus commerson</i>	1935	Hornell (1935)	Y
<i>Herklotsichthys punctatus</i>	1943	Bertin (1944)	Y
<i>Apogon pharaonis</i>	1947	Haas and Steinitz (1948)	Y
<i>Sargocentrum rubrum</i>	1947	Haas and Steinitz (1947)	Y
<i>Upeneus moluccensis</i>	1947	Haas and Steinitz (1947)	Y
<i>Sorsogona prionota</i>	1947	Golani and Ben Tuvia (1990)	Y
<i>Dussumieria elopsoides</i>	1949	Lissner (1949)	Y
<i>Upeneus pori</i>	1950	Kosswig (1951)	Y
<i>Callionymus filamentosus</i>	1953	Ben Tuvia (1954)	Y
<i>Cynoglossus sinusarabici</i>	1953	Ben Tuvia (1954)	Y
<i>Platycephalus indicus</i>	1953	Ben Tuvia (1953)	Y
<i>Saurida undosquamis</i>	1953	Ben Tuvia (1953)	Y
<i>Himantura uarnak</i>	1955	Ben Tuvia (1956)	Y
<i>Siganus luridus</i>	1955	Ben Tuvia (1963)	Y
<i>Abudefduf vaigiensis</i>	1959	Tardent (1959)	Y
<i>Etrumeus teres</i>	1963	Whitehead (1962)	Y
<i>Hyporhamphus affinis</i>	1964	George et al. (1964)	Y
<i>Tylosorus choram</i>	1967	Parin (1967)	Y
<i>Epinephelus coioides</i>	1969	Ben Tuvia and Lourie (1969)	Y
<i>Epinephelus malabaricus</i>	1969	Ben Tuvia and Lourie (1969)	Y
<i>Pomadasys stridens</i>	1969	Torchio (1969)	Y
<i>Crenidens crenidens</i>	1970	Lourie and Ben Tuvia (1970)	Y
<i>Rastrelliger kanagurta</i>	1970	Collette (1970)	Y
<i>Terapon puta</i>	1976	Ben Tuvia (1975)	Y
<i>Lagocephalus suezensis</i>	1977	Mouneimne (1977)	Y
<i>Pelates quadrilineatus</i>	1977	Ben Tuvia (1977)	Y
<i>Sillago sihama</i>	1977	Mouneimne (1976)	Y
<i>Spratelloides delicatulus</i>	1978	Ben Tuvia (1979)	Y
<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	1979	Mouneimne (1980)	Y

Table 1 continued

Species	FMR	Reference	CIESM
<i>Pempehris vanicolensis</i>	1979	Mouneimne (1979)	Y
<i>Priacanthus hamrur</i>	1981	Abdelmouleh (1981)	N
<i>Muraenesox cinereus</i>	1982	Golani and Ben Tuvia (1982)	Y
<i>Oxyurichthys petersi</i>	1983	Ben Tuvia (1985)	Y
<i>Rachycentron canadum</i>	1986	Golani and Ben Tuvia (1986)	Y
<i>Silhouettea aegyptica</i>	1986	Miller and Fouda (1986)	Y
<i>Torquigener flavimaculosus</i>	1987	Golani (1988)	Y
<i>Tetrosomus gibbosus</i>	1988	Spanier and Goren (1988)	Y
<i>Pteroscirtes ancyloдон</i>	1989	Goren and Galil (1989)	Y
<i>Papilloculiceps longiceps</i>	1990	Golani and Ben Tuvia (1991)	Y
<i>Pteragogus pelycus</i>	1992	Golani and Sonin (1992)	Y
<i>Pterois miles</i>	1992	Golani and Sonin (1991)	Y
<i>Rhabdosargus haffara</i>	1992	Golani (1992)	Y
<i>Sphyraena flavicauda</i>	1992	Golani (1992)	Y
<i>Rhynchoconger trewasasae</i>	1993	Ben Tuvia (1994)	Y
<i>Chilomycterus spilostylus</i>	1993	Golani (1994)	Y
<i>Fistularia commersonii</i>	2000	Golani (2000)	Y
<i>Hippocampus fuscus</i>	2001	Golani and Fine (2002)	Y
<i>Plotosus lineatus</i>	2001	Golani (2002)	Y
<i>Heniochus intermedius</i>	2002	Gökoglu et al. (2003)	Y
<i>Scarus ghobban</i>	2002	Goren and Aronov (2002)	Y
<i>Lagocephalus sceleratus</i>	2004	Filiz and Er (2004)	Y
<i>Omobranchus punctatus</i>	2004	Golani (2004)	Y
<i>Nemipterus japonicus</i>	2005	Golani and Sonin (2006)	N
<i>Tylerius spinosissimus</i>	2005	Corsini et al. (2005)	N

FMR: first Mediterranean record; CIESM: included in the Ciesm Atlas (Y: Yes; N: No)

Table 2 Atlantic fish species in the Mediterranean Sea

Species	FMR	ML	Reference	CIESM
<i>Entelurus aequoraesus</i>	1810	71.18	Risso (1810)	N
<i>Pristis pectinata</i>	1810	35.85	Risso (1810)	N
<i>Solea senegalensis</i>	1920	46.50	Borja (1920)	Y
<i>Nerophis lumbriciformis</i>	1940	62.64	Lozano Rey (1947)	N
<i>Psenes pellucidus</i>	1950	32.25	Dieuzeide and Roland (1955)	Y
<i>Pisodonophis semicinctus</i>	1950	34.64	Dieuzeide and Roland (1958)	Y
<i>Pagellus bellottii</i>	1960	35.73	Dieuzeide (1960)	Y
<i>Synaptura lusitanica</i>	1960	36.44	Lozano Rey (1960)	Y
<i>Trachyscorpia cristulata echinata</i>	1960	51.26	Maurin (1962)	Y
<i>Diodon hystrix</i>	1960	38.94	Torchio (1963)	Y
<i>Gephyroberyx darwini</i>	1960	32.75	Dieuzeide (1963a)	Y
<i>Halosaurus ovenii</i>	1960	35.20	Dieuzeide (1963b)	Y
<i>Sphyrna mokarran</i>	1970	43.93	Boero and Carl (1977)	Y
<i>Ephippion guttiferum</i>	1980	43.67	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Galeoides decadactylus</i>	1980	27.19	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Lesueurigobius sanzoi</i>	1980	37.21	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Lipophrys pholis</i>	1980	62.26	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Parablennius pilicornis</i>	1980	44.14	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Parapristipoma octolineatum</i>	1980	40.75	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Pontinus kuhli</i>	1980	42.09	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Serranus atricauda</i>	1980	43.99	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Tetrapturus georgei</i>	1980	43.07	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Umbrina canariensis</i>	1980	47.40	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Centrolabrus exoletus</i>	1980	67.22	Núñez and Piote (1981)	Y
<i>Diplodus bellottii</i>	1980	35.82	Reina Hervás et al. (1981)	Y

Table 2 continued

Species	FMR	ML	Reference	CIESM
<i>Scorpaena stephanica</i>	1980	14.99	Allué R et al. (1981)	Y
<i>Sphoeroides pachygaster</i>	1980	15.13	Oliver (1981)	Y
<i>Syngnathus rostellatus</i>	1980	62.22	Reina Hervás et al. (1981)	Y
<i>Torpedo fuscomaculata</i>	1980	-10.76	Mazhar (1982)	N
<i>Carcharhinus altimus</i>	1980	15.13	Moreno and Hoyos (1983)	Y
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	1980	43.22	Moreno and Hoyos (1983)	N
<i>Coelorhynchus occa</i>	1980	61.45	Allue (1983)	N
<i>Enchelycore anatina</i>	1980	39.23	Ben Tuvia and Golani (1984)	Y
<i>Microchirus hexophthalmus</i>	1980	41.70	Matallanas (1984)	Y
<i>Squalus megalops</i>	1980	-18.30	Munoz Chapuli et al. (1984)	N
<i>Lampanyctus intricarius</i>	1980	62.51	Allue and Rubies (1984)	N
<i>Galeocerdo cuvier</i>	1980	64.47	Pinto de la Rosa (1994)	Y
<i>Galeus atlanticus</i>	1980	46.46	Munoz Chapuli and Perz Orteg (1985)	N
<i>Laemonema latifrons</i>	1980	63.57	Matallanas (1985)	N
<i>Lepidion guentheri</i>	1980	44.49	Allue et al. (1981)	N
<i>Rhizoprionodon acutus</i>	1980	30.52	Pastore and Tortonese (1985)	Y
<i>Arius parki</i>	1980	21.31	Golani and Ben Tuvia (1986)	Y
<i>Makaira indica</i>	1980	35.50	Orsi Relini and Costa (1986)	N
<i>Acanthurus monroviae</i>	1980	34.08	Crespo et al. (1987)	Y
<i>Carcharhinus falciformis</i>	1980	43.37	Moreno (1987)	Y
<i>Pseudupeneus prayensis</i>	1980	31.71	Reina Hervás (1987)	Y
<i>Serrivomer brevidentatus</i>	1980	39.20	Fredj and Maurin (1987)	N
<i>Solea azevia</i>	1980	35.64	Fredj and Maurin (1987)	N

Table 2 continued

Species	FMR	ML	Reference	CIESM
<i>Seriola fasciata</i>	1980	33.18	Massutí and Stefanescu (1993)	Y
<i>Hyperoglyphe perciformis</i>	1980	51.71	Karrer (1986)	N
<i>Gymnammodytes semisquamatus</i>	1990	62.84	Sabatés et al. (1990)	Y
<i>Beryx splendens</i>	1990	44.73	Orsi Relini et al. (1995)	Y
<i>Chaunax pictus</i>	1990	48.77	Ragonese and Giusto (1997)	Y
<i>Fistularia petimba</i>	1990	14.71	Cárdenas and Ortiz (1997)	Y
<i>Microchirus boscanion</i>	1990	36.89	Massutí et al. (2002)	Y
<i>Gaidropsarus granti</i>	1990	37.18	Zachariou Mamaligua (1999)	N
<i>Gobius couchi</i>	1990	51.34	Stefanni and Mazzoldi (1999)	N
<i>Seriola carpenteri</i>	2000	44.88	Pizzicori et al. (2000)	Y
<i>Seriola rivoliana</i>	2000	42.09	Castriota et al. (2002)	Y
<i>Pinguipes brasilianus</i>	2000	-23.22	Orsi Relini (2002)	Y
<i>Cheilopogon furcatus</i>	2000	21.59	Ben Souissi et al. (2005)	Y
<i>Sphoeroides spengleri</i>	2000	35.81	Reina Hervas et al. (2004)	N

FMR: first Mediterranean record (decade); ML: maximum latitude; CIESM: included in the Ciesm Atlas (Y: Yes; N: No)

References

- Akyol O, Unal V, Ceyhan T, Bilecenoglu M (2005) First confirmed record of *Lagocephalus sceleratus* (Gmelin, 1789) in the Mediterranean Sea. *J Fish Biol* 66:1183–1186
- Azzurro E, Andaloro F (2004) A new settled population of the lessepsian migrant *Siganus luridus* (Pisces: Siganidae) in Linosa Island—Sicily Strait. *J Mar Biol Assoc UK* 4:819–821. doi:10.1017/S0025315404009993h
- Azzurro E, Pizzicori P, Andaloro F (2004) First record of *Fistularia commersonii* (Fistularidae) from the central Mediterranean. *Cybium* 1:72–74
- Ben Souissi J, Zaouali J, Bradai MN, Quignard JP (2004) Lessepsian migrant fishes off the coast of Tunisia. First record of *Fistularia commersonii* (Osteichthyes, Fistularidae) and *Parexocoetus mento* (Osteichthyes, Exocoetidae). *Vie Milieu Life Environ* 4:247–248
- Ben Souissi J, Golani D, Mejri H, Capape C (2005) On the occurrence of *Cheilopogon furcatus* in the Mediterranean Sea. *J Fish Biol* 4:1144–1149. doi:10.1111/j.0022-1112.2005.00790.x
- Ben Tuvia A (1953) Mediterranean fishes of Israel. *Bull Sea Fish Res Stn Isr* 8:1–40
- Bethoux JP, Gentili B, Raunet J, Tailliez D (1990) Warming trend in the western Mediterranean deep-water. *Nature* 6294:660–662. doi:10.1038/347660a0
- Blackburn TM, Duncan RP (2001) Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. *J Biogeogr* 28:927–939. doi:10.1046/j.1365-2699.2001.00597.x
- Briggs JC (2007) Marine biogeography and ecology: invasions and introductions. *J Biogeogr* 34:193–198. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01632.x
- Castriota L, Andaloro F (2004) First record of the lessepsian fish *Siganus luridus* (Osteichthyes: Siganidae) in the Tyrrhenian Sea. *JMBA2-Biodiversity records*. <http://www.mba.ac.uk/jmba/pdf/5122.pdf>
- Castriota L, Greco S, Marino G, Andaloro F (2002) First record of *Seriola rivoliana* Cuvier, 1833 in the Mediterranean. *J Fish Biol* 2:486–488
- Catalano E, Zava B (1993) Sulla presenza di *Stephanolepis diaspros* fr. Brunn. Nelle acque italiane (Osteichthyes, Monacanthidae). *Supp Ric Biolo Selvaggina* 21:379–382
- Chakroun F (1966) Captures d'animaux rares en Tunisie. *Bull Inst Nat Sci Tech Oceanogr Pech Salammbu* 2:75–79
- Corsini M, Margies P, Kondilatos G, Economidis PS (2005) Lessepsian migration of fishes to the Aegean Sea: first record of *Tylerius spinosissimus* (Tetraodontidae) from the Mediterranean, and six more fish records from Rhodes. *Cybium* 4:347–354
- Davis MA (2003) Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? *Bioscience* 53:481–489. doi:10.1641/0006-3568(2003)053[0481:BGDCFJ]2.0.CO;2
- Diaz Almela E, Marba N, Duarte C (2007) Consequences of Mediterranean warming events in seagrass (*Posidonia oceanica*) flowering records. *Glob Change Biol* 13:224–235. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01260.x
- Dulčić J, Pallaoro A (2004) First record of the marbled spinefoot *Siganus rivulatus* (Pisces: Siganidae) in the Adriatic Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 5:1087–1088
- Dulčić J, Pallaoro A (2006) First record of the oceanic puffer (*Lagocephalus lagocephalus lagocephalus* Linnaeus, 1758), for the Adriatic Sea. *J Appl Ecol* 1:94–95
- Duncan RP, Blackburn TM, Daniel S (2003) The ecology of bird introduction. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:71–98
- Faouzi H (1951) Le Canal de Suez, voie d'échanges biologiques entre la Méditerranée et la Mer Rouge. *Annu Centre Univ Medit Nice* 5:23–30
- Filiz H, Er M (2004) Akdeniz'in Yeni Misafiri (New guests in the Mediterranean). *Deniz Magazin (Istanbul)* 52–54
- Galil BS (2007) Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Mar Pollut Bull* 55:314–322. doi:10.1016/j.marpolbul.2006.11.008
- Gökoglu M, Bodur T, Kaya Y (2003) First record of the Red Sea bannerfish (*Heniochus intermedius* Steindachner, 1893) from the Mediterranean Sea. *Isr J Zool* 49:324–325

- Golani D (2000) First record of the bluespotted cornetfish from the Mediterranean Sea. *J Fish Biol* 6:1545–1547. doi:[10.1111/j.1095-8649.2000.tb02163.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02163.x)
- Golani D (2002) The Indo-Pacific striped eel catfish, *Plotosus lineatus* (Thunberg, 1787), (Osteichthyes: Siluriformes) a new record from the Mediterranean. *Sci Mar* 3:321–323
- Golani D (2004) First record of the muzzled blenny (Osteichthyes: Blenniidae: *Omobranchus punctatus*) from the Mediterranean, with remarks on ship-mediated fish introduction. *J Mar Biol Assoc UK* 4:851–852. doi:[10.1017/S0025315404010057h](https://doi.org/10.1017/S0025315404010057h)
- Golani D, Fine M (2002) On the occurrence of *Hippocampus fuscus* in the eastern Mediterranean. *J Fish Biol* 3: 764–766. doi:[10.1111/j.1095-8649.2002.tb01700.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01700.x)
- Golani D, Sonin O (2006) The Japanese threadfin bream *Nemipterus japonicus*, a new Indo-Pacific fish in the Mediterranean Sea. *J Fish Biol* 3:940–943. doi:[10.1111/j.0022-1112.2006.00961.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00961.x)
- Golani D, Orsi Relini L, Massuti E, Quignard JP (eds) (2002) The CIEM atlas of exotic species in the Mediterranean, vol 1. Briand Edition, Monaco
- Goren M, Aronov A (2002) First record of the Indo-Pacific parrot fish *Scarus ghobban* in the eastern Mediterranean. *Cybium* 3:239–240
- Goren M, Galil BS (2005) A review of changes in the fish assemblages of Levantine inland and marine ecosystems following the introduction of non-native fishes. *J Appl Ecol* 4:364–370
- Gorgy S (1966) Les pêcheries et le milieu marin dans le secteur Méditerranéen de la République Arabe Unie. *Rev Trav Inst Pech Marit* 30:25–92
- Hickling R, Roy DB, Hill JK, Thomas CD (2005) A northward shift of range margins in British Odonata. *Glob Change Biol* 11:502–506. doi:[10.1111/j.1365-2486.2005.00904.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00904.x)
- Huntley B (1991) How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for the plant communities. *J Bot* 67:15–22
- Ktari F, Ktari MH (1974) Présence dans le Golfe de Gabès de *Siganus luridus* (Rüppell, 1829) et de *Siganus rivulatus* (Forsskal, 1775) (Poissons, Siganidae) parasités par *Pseudohaliotrematodides polymorphus*. *Bull Inst Nat Sci Tech Oceanogr Pech Salammbô* 1–4:95–98
- Ktari Chakroun F, Boualal M (1971) Capture de *Siganus luridus* (Rüppell) dans le Golfe de Tunis. *Bull Inst Nat Sci Tech Oceanogr Pech Salammbô* 1:49–52
- Lande R (1993) Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am Nat* 142:911–927. doi:[10.1086/285580](https://doi.org/10.1086/285580)
- Mac Kinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 4:450–453
- Menendez R, Gonzalez Megias A, Hill JK, Braschler B, Willis SG, Collingham Y, Fox R, Roy DB, Thomas CD (2006) Species richness changes lag behind climate change. *Proc R Soc Lond B* 273:1465–1470
- Mills MD, Rader RB, Belk MC (2004) Complex interactions between native and invasive fish: the simultaneous effects of multiple negative interactions. *Oecologia* 141:713–721. doi:[10.1007/s00442-004-1695-z](https://doi.org/10.1007/s00442-004-1695-z)
- Mouneimne N (1979) Poissons nouveaux pour les côtes Libanaises. *Cybium* 6:105–110
- Olden JD, Poff NL, Bestgen KRL (2006) Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River basin. *Ecol Monogr* 76:25–40. doi:[10.1890/05-0330](https://doi.org/10.1890/05-0330)
- Orsi Relini L (2002) Occurrence of the South American fish *Pinguipes brasilianus* in the Mediterranean. *Cybium* 26:147–149
- Orsi Relini L, Costa MR (1986) Cattura di un Marlin a Camogli: segnalazione di *Makaira indica* (Civier, 1832) (Osteichthyes, Istiophoridae) nel Mediterraneo. *Doriana* 6:1–4
- Orsi Relini L, Palandri G, Garibaldi F, Gavagnin PF (1995) First record of *Beryx splendens* (Osteichthyes, Berycidae) in the Mediterranean. *Cybium* 19:317–319
- Parenti P, Bressi N (2001) First record of the orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides* (Perciformes: Serranidae) in the northern Adriatic Sea. *Cybium* 3:281–284
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hillk JK, Thomas CD, Descimon H et al (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579–583. doi:[10.1038/21181](https://doi.org/10.1038/21181)
- Perlmutter A (1956) Sea fisheries. Report to the government of Israel, Technical Assistance Program USOM Agricultural Report: 58
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912–1915. doi:[10.1126/science.1111322](https://doi.org/10.1126/science.1111322)
- Pizzicori P, Castriota L, Marino G, Andaloro F (2000) *Seriola carpenteri*: a new immigrant in the Mediterranean from the Atlantic Ocean. *J Fish Biol* 5:1335–1338. doi:[10.1111/j.1095-8649.2000.tb00491.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00491.x)
- Quignard JP, Tomasini JA (2000) Mediterranean fish biodiversity. *Biol Mar Medit* 3:1–66
- Ragonese S, Giusto GB (1997) *Chaunax pictus* Lowe 1846—first record of the family Chaunacidae in the Mediterranean Sea. *J Fish Biol* 5:1063–1065
- Reina Hervas JA, Raso JEG, Manjon-Cabeza ME (2004) First record of *Sphoeroides spengleri* (Osteichthyes: Tetraodontidae) in the Mediterranean Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 5:1089–1090. doi:[10.1017/S0025315404010495h](https://doi.org/10.1017/S0025315404010495h)
- Reynolds RW, Rayner NA, Smith TM, Stokes DC, Wang W (2002) An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *J Clim* 15:1609–1625. doi:[10.1175/1520-0442\(2002\)015<1609:AIASAS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2002)015<1609:AIASAS>2.0.CO;2)
- Risso A (ed) (1810) *Ichthyologie de Nice ou histoire naturelle des poissons du département des Alpes-Maritimes*. Schoell, Paris
- Roemer GW, Donlan CJ, Courchamp F (2002) Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:791–796. doi:[10.1073/pnas.012422499](https://doi.org/10.1073/pnas.012422499)
- Smith MD, Knapp AK (2001) Size of the local species pool determines invisibility of a C-4 dominated grassland. *OIKOS* 92:55–61. doi:[10.1034/j.1600-0706.2001.920107.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920107.x)
- Somot S, Sevault F, Deque M (2006) Transient climate change scenario simulation of the Mediterranean Sea of the twenty-first century using a high resolution ocean circulation model. *Clim Dyn* 27:851–879. doi:[10.1007/s00382-006-0167-z](https://doi.org/10.1007/s00382-006-0167-z)
- Streftaris N, Zenetos A, Papatthanassiou E (2005) Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas. *Oceanogr Mar Biol-an Annual Review* 43:419–453

- Thomas CD, Lennon JJ (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399:213. doi:[10.1038/20335](https://doi.org/10.1038/20335)
- Tillier JE (1902) Le Canal de Suez et sa faune ichthyologique. *Mem Soc Zool Fr* 15:279–318
- Vacchi M, Chiantore MC (2000) *Abudefduf vaigiensis* (Quoy & Gaimard, 1825): a tropical damselfish in Mediterranean Sea. *Biol Mar Medit* 7:841–843
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494–499. doi:[10.1126/science.277.5325.494](https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494)
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC et al (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395. doi:[10.1038/416389a](https://doi.org/10.1038/416389a)
- Whitehead PJP, Bauchot L, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (eds) (1986) *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris
- Wilson RJ, Thomas CD, Fox R, Roy DB, Kunin WE (2004) Spatial patterns in species distributions reveal biodiversity change. *Nature* 432:393–396. doi:[10.1038/nature03031](https://doi.org/10.1038/nature03031)
- Zibrowius H (2002) Assessing scale and impact of ship-transported alien fauna in the Mediterranean? In CIESM (2002) *Alien marine organisms introduced by ships in the Mediterranean and Black seas*. CIESM Workshop, Monographs 63–68

Annexe E

Liste des espèces endémiques considérées dans le chapitre III

Liste des espèces endémiques considérées dans le chapitre III

<i>Acipenser naccarii</i>	Bonaparte, 1836
<i>Acipenser stellatus</i>	Pallas, 1771
<i>Aphanius fasciatus</i>	Valenciennes, 1821
<i>Aphanius iberus</i>	Valenciennes, 1846
<i>Arnoglossus kessleri</i>	Schmidt, 1915
<i>Bathypterois mediterraneus</i>	Vaillant, 1888
<i>Buenia affinis</i>	Ijlin, 1930
<i>Chromogobius quadrivittatus</i>	Steindachner, 1863
<i>Chromogobius zebratus</i>	Kolombatovic, 1891
<i>Corcyrogobius liechtensteini</i>	Kolombatovic, 1891
<i>Cyclothone pygmaea</i>	Jespersen & Taning, 1926
<i>Dasyatis tortonesei</i>	Capapé, 1975
<i>Didogobius bentuvii</i>	Miller, 1966
<i>Didogobius schlieweni</i>	Miller, 1993
<i>Didogobius splechnai</i>	Ahnelt & Patzner, 1995
<i>Diplodus sargus</i>	Linnaeus, 1758
<i>Eutrigla gurnardus</i>	Linnaeus, 1758
<i>Gammogobius steinitzi</i>	Bath, 1971
<i>Gobius ater</i>	Bellotti, 1888
<i>Gobius fallax</i>	Sarato, 1889
<i>Gobius geniporus</i>	Valenciennes, 1837
<i>Gobius vittatus</i>	Vinciguerra, 1883
<i>Gobius xanthophalus</i>	Heymer & Zander, 1992
<i>Gouania wildenowi</i>	Risso, 1810
<i>Gymnamodytes cicereus</i>	Rafinesque, 1810
<i>Huso huso</i>	Linnaeus, 1758
<i>Knipowitschia panizzae</i>	Verga, 1841
<i>Lepadogaster lepadogaster</i>	Bonnaterre, 1788
<i>Lepidion lepidion</i>	Risso, 1810
<i>Lesueurigobius suerii</i>	Risso, 1810
<i>Lipophrys adriaticus</i>	Steindachner & Kolombatovic, 1883
<i>Lipophrys basiliscus</i>	Valenciennes, 1836
<i>Lipophrys nigriceps</i>	Vinciguerra, 1883
<i>Microichthys coccoi</i>	Rüppell, 1852
<i>Millerigobius macrocephalus</i>	Kolombatovic, 1891
<i>Notoscopelus elongatus</i>	Costa, 1844
<i>Odondebuenia balearica</i>	Pellegrin & Fage, 1907
<i>Oligopus ater</i>	Risso, 1810
<i>Opeatogenys gracilis</i>	Canestrini, 1864
<i>Ophichthus rufus</i>	Rafinesque, 1810
<i>Ophidion rochei</i>	Müller, 1845
<i>Panturichthys fowleri</i>	Ben Tuvia, 1953
<i>Parablennius zvonimiri</i>	Kolombatovic, 1892
<i>Paralepis coregonoides</i>	Risso, 1820
<i>Paralepis speciosa</i>	Bellotti, 1878
<i>Paraliparis leptochirus</i>	Tortonese, 1959
<i>Paraliparis murieli</i>	Matallanas, 1984
<i>Parophidion vassali</i>	Risso, 1810
<i>Platichthys luscus</i>	Linnaeus, 1758
<i>Pomatoschistus bathi</i>	Miller, 1982
<i>Pomatoschistus canestrinii</i>	Ninni, 1883

<i>Pomatoschistus knerii</i>	Steindachner, 1861
<i>Pomatoschistus pictus</i>	Malm, 1865
<i>Pomatoschistus quagga</i>	Heckel, 1837
<i>Pomatoschistus tortonesei</i>	Miller, 1969
<i>Psetta maxima</i>	Linnaeus, 1758
<i>Pseudaphya ferreri</i>	De Buen & Fage, 1908
<i>Raja melitensis</i>	Clark, 1926
<i>Raja polystigma</i>	Regan, 1923
<i>Raja rondeleti</i>	Bougis, 1959
<i>Scorpaenodes arenai</i>	Torchio, 1962
<i>Solea aegyptiaca</i>	Chabanaud, 1927
<i>Speleogobius trigloides</i>	Zander & Jelinek, 1976
<i>Sphyaena viridensis</i>	Cuvier, 1829
<i>Symphodus cinereus</i>	Bonnaterre, 1788
<i>Symphodus doderleini</i>	Jordan, 1890
<i>Symphodus melanocercus</i>	Risso, 1810
<i>Syngnathus taenionotus</i>	Canestrini, 1871
<i>Syngnathus tenuirostris</i>	Rathke, 1837
<i>Thorogobius macrolepis</i>	Kolombatovic, 1891
<i>Tripterygion delaisi</i>	Cadenat & Blache, 1970
<i>Tripterygion melanurus</i>	Guichenot, 1850
<i>Tripterygion tripteronotus</i>	Risso, 1810
<i>Trisopterus luscus</i>	Linnaeus, 1758
<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>	Pallas, 1814

Résumé

La mer Méditerranée est un écosystème particulier de par son isolement, sa grande richesse spécifique, son fort taux d'endémisme et les invasions exotiques qui y surviennent. Malgré l'intérêt qui a été porté à la Méditerranée depuis l'antiquité, aucune étude des patrons de diversité ichthyologique n'a été menée à grande échelle et sur l'ensemble des espèces et n'a proposé de simulations de scénarii face au changement global.

Dans ce travail nous avons donc, dans un premier temps, étudié les patrons de la diversité ichthyologique en Méditerranée et leurs déterminants. A cet effet, nous avons construit la première base de données exhaustive concernant les distributions géographiques des 619 espèces de poissons en Méditerranée. Nous avons mené des analyses spatiales afin de déterminer la part relative des contingences historiques, géométriques et environnementales dans l'explication des patrons de diversité. Nous nous sommes intéressés, dans un second temps, aux déterminants du succès de dispersion des espèces exotiques et nous avons évalué la congruence spatiale avec l'ichtyofaune endémique dans un contexte de réchauffement global. Enfin, nous avons modélisé les enveloppes climatiques actuelles des espèces méditerranéennes les plus vulnérables, à savoir les espèces endémiques, et nous les avons projetées selon un scénario de réchauffement global afin d'identifier les espèces gagnantes et perdantes ainsi que les régions qui connaîtront un changement dans les assemblages d'espèces.

Nous avons ainsi mis en évidence le rôle des contraintes géométriques ainsi qu'une influence positive de la production primaire et de la température sur la richesse spécifique. Il est aussi apparu que le climat et l'année d'introduction sont les déterminants clés du succès de dispersion des espèces Lessepsiennes. Dans un contexte de réchauffement, nos résultats ont révélé une congruence spatiale croissante entre espèces exotiques et endémiques, et pour ces dernières une modification profonde de leurs assemblages aux horizons 2041-2060 et 2070-2099. Il est apparu que les espèces endémiques sont soumises à une pression biotique exercée par les espèces exotiques et à une pression abiotique exercée par le réchauffement des eaux. Les deux pressions peuvent s'additionner voire entrer en synergie pour augmenter la vulnérabilité des espèces endémiques.

Mots clés : Mer Méditerranée, invasions exotiques, endémisme, contraintes géométriques, enveloppes climatiques, réchauffement global, modélisation des niches