

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2016

N°attribué par la bibliothèque

|||||

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Ecologie (Macroécologie)

Présentée et soutenue publiquement par

Anais Chalant

Le 16 décembre 2016

Etude macroécologique de la distribution, diversité et vulnérabilité des poissons diadromes

Sous la direction de : **M. Bernard Hugueny, M. Benoit Clavel et M. Philippe Keith**

JURY :

M. Hugueny Bernard	Directeur de Recherche, IRD, Paris	Directeur de Thèse
M. Clavel Benoit	Chargé de Recherche, CNRS, Paris	Co-directeur de Thèse
M. Keith Philippe	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	Co-directeur de Thèse
M. Brosse Sébastien	Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse	Rapporteur
M. Van Neer Wim	Senior Researcher, Institut Royal des Sciences Naturelles, Belgique	Rapporteur
M. Dray Stéphane	Directeur de Recherche, CNRS, Lyon	Examineur
M. Rochard Eric	Directeur de Recherche, ISTEA, Bordeaux	Président/Examineur

« L'hypothèse selon laquelle corrélation équivaut à cause est probablement l'une des deux ou trois erreurs les plus répandues et les plus graves du raisonnement humain. »

Stephen Jay Gould – La Mal-mesure de l'Homme

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier le LabEx BCDiv d'avoir financé cette thèse. Cette thèse a été réalisée au sein de l'UMR BOREA au Muséum National d'Histoire Naturelle dont je remercie la directrice Sylvie Dufour.

Je souhaite ensuite remercier les membres de mon jury de thèse, M. Sébastien Brosse et M. Wim Van Neer d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail et pour leurs remarques pertinentes. Je remercie également M. Stéphane Dray d'avoir accepté de juger mon travail en tant qu'examineur, et M. Eric Rochard en tant qu'examineur/président du jury et pour ses conseils avisés, dispensés lors de mon comité de thèse.

Merci ensuite à mes encadrants de thèse, M. Bernard Hugueny, M. Philippe Keith et M. Benoît Clavel de m'avoir permis de réaliser ce projet de recherche. Benoit, tu m'as fait découvrir l'archéozoologie, un domaine complètement nouveau pour moi et qui m'a vraiment intéressée.

Je remercie les membres de mon comité de thèse, M. Eric Rochard, M. François Guilhaumon et Mme Julie Josse pour m'avoir suivi pendant ces trois années et pour m'avoir fait avancer. Je souhaite remercier tout particulièrement Mme Julie Josse pour m'avoir suivie depuis le Master et pour m'avoir accordé beaucoup de son temps.

Mes remerciements vont ensuite aux membres et ex-membres de mon équipe pour leur aide, Murilo, Marine, Boris, Céline, Pablo, Thierry, Robin et Emilien.

Je n'oublie pas non plus les autres doc et post-doc que j'ai rencontré pendant ces 3 ans au MNHN : Sophie, Frank, Pierrick, Silvia, Carole, Charles et Jean-Philippe.

Enfin, je souhaite remercier mes proches, mes amis, ma famille pour leur soutien sans faille et leur amour.

Table des matières

Introduction générale.....	1
PARTIE I : Distribution et diversité des poissons diadromes.....	15
PARTIE I : Distribution et diversité des poissons diadromes.....	16
Chapitre I : Distribution géographique de la diadromie.....	16
I. Introduction.....	16
II. The geography of fish diadromy, the role of productivity and biodiversity gradients	17
I. Analyses et résultats supplémentaires.....	36
Chapitre II : Diversité des poissons diadromes et insularité	39
I. Introduction.....	40
II. Objectifs	46
III. Matériel et Méthodes	46
IV. Résultats	52
V. Eléments de discussion	55
Partie II : Vulnérabilité et déclin des poissons diadromes	60
Partie II : Vulnérabilité et déclin des poissons diadromes	61
Chapitre III : Extinctions	61
I. Introduction.....	61
II. Article	62
III. Analyses et résultats supplémentaires.....	79
Chapitre IV : Déclin	80
I. Introduction.....	80
II. Présentation de la base de données archéozoologiques.....	81
III. Etude de la distribution passée de l'esturgeon européen	92
Conclusion et perspectives.....	108
Références.....	115
Annexes	127

Table des figures

Figure 1: Cycles biologiques des poissons diadromes pour issus de Potter et al. (2015)	2
Figure 2: Evolution de la diadromie selon l'hypothèse de productivité (A) et l'hypothèse « site-refuge » (B), d'après Dodson et al. (2009)	7
Figure 3: Théorie de la biogéographie des îles selon MacArthur & Wilson (1963).....	9
Figure 4: Diadromous fish occurrences in marine habitat according to GBIF.....	24
Figure 5: Multiple factorial analyses realized on migratory groups, in which each migratory mode is expressed as the proportion of the total number of species encountered per river basin, according to species richness, ice cover and productivity ratio with A) the map for the contingency table of migratory groups and B) the correlation circle	25
Figure 6: Predicted proportions of species per migratory group as a function of the percent of ice cover during the LGM, all the other variables being kept at constant values. Results are shown for the multinomial model in which marine NPP is restricted to the continental shelf.	26
Figure 7: Predicted proportions of species per migratory group as a function of marine/continental NPP ratio, all the other variables being kept at constant values. Results are shown for the multinomial model in which marine NPP is restricted to the continental shelf.	27
Figure 8: Predicted proportions of species per migratory group as a function of total species richness, all the other variables being kept at constant values. Results are shown for the multinomial model in which marine NPP is restricted to the continental shelf.....	28
Figure 9 : Anadromous and catadromous species distribution according to the average marine and continental NPP (in log) of their occurrences.	30
Figure 10: Premier plan de l'analyse en composantes principales des données environnementales disponibles pour les bassins versants à l'échelle globale.....	37
Figure 11: Cercle des corrélations issu de la régression multivariée sur composantes principales pour les variables ayant un coefficient de corrélation supérieur à 0.6 avec les composantes.....	38
Figure 12: Modèle général dynamique de la biogéographie des îles océaniques (modifié de Whittaker et al. 2008) avec I le taux d'immigration, E le taux d'extinction, K la capacité d'accueil de l'île et R la richesse spécifique.	41
Figure 13: Création d'une chaîne volcanique à l'origine d'îles océaniques (www.discoveringgalapagos.org.uk).....	42
Figure 14: Carte de l'océan Pacifique.....	44
Figure 15: Centre de biodiversité dans l'océan Indo-Pacifique (Briggs, 2005)	45
Figure 16: Carte des îles de Polynésie utilisées dans cette étude.....	47

Figure 17: Analyse factorielle des correspondances (AFC) entre les îles et les espèces de poissons...	52
Figure 18: Analyse des correspondances multiples (ACM) des différentes îles polynésiennes en fonction de l'âge, la superficie et le nombre d'espèces de poissons endémiques par île.	53
Figure 19: Effet de l'âge sur la richesse spécifique d'après les résultats du modèle ATT ²	54
Figure 20: Proportion of extinct species according to geographic range size (log)	79
Figure 21: Freshwater fish families with a positive random effect estimated from a logistic hierarchical model with geographic range size, diadromy and regions as fixed effects (see text). Families with high random effect have an unexpectedly high number of extinct species considering the model.....	79
Figure 22: Sites archéologiques européens utilisés pour la construction de la base de données.....	82
Figure 23: Plaque dermique d' <i>Acipenser sturio</i> . Desse-Berset & Williot 2011.....	83
Figure 24: Cartes représentant les sites archéologiques de la base pour chaque période	85
Figure 26: Analyse des correspondances multiples entre les différentes espèces diadromes et les périodes de datation.	90
Figure 27: Proportion d'occurrences des espèces diadromes en fonction des différentes périodes. .	91
Figure 28: Anomalies de température en Europe entre l'an 0 et 2003.	98
Figure 29: Proportion d'esturgeon observé pour chaque région marine avec en rouge la Baltique, en gris la Méditerranée, en noir l'Atlantique et en bleu la mer du Nord	99
Figure 30: Courbe de prédiction du modèle (1) visant à expliquer la présence d'esturgeon en fonction de la datation moyenne des sites et des régions marines. Chaque courbe correspond à la prédiction du modèle par région marine avec en orange l'Atlantique, en vert la Baltique, en bleu la Méditerranée et en violet la mer du Nord.....	100
Figure 31: Courbe de prédiction du modèle (2) visant à expliquer la présence d'esturgeon en fonction de la température reconstituée et des régions marines. Chaque courbe correspond à la prédiction du modèle par région marine avec en orange l'Atlantique, en vert la Baltique, en bleu la Méditerranée et en violet la mer du Nord.	101
Figure 32: Prédictions moyennes du modèle (2) en fonction du temps toutes régions marines confondues. La courbe grise représente les observations. La courbe bleue représente les prédictions du modèle. Les points bleus et rouges représentent respectivement les observations et les prédictions moyennes par périodes.....	102

Table des tableaux

Tableau 1: Permutation results for oceanic and coastal models. The table gives the proportion of simulations that ended with a multinomial coefficient greater than or equal to the observed one, in absolute value.	28
Tableau 2: Proportion of anadromous over diadromous species fitted by a multiple logistic model. The NPP ratio is for the coastal model. P-values are given by a permutation test (see table 1).....	28
Tableau 3: Results from the logistic regression explaining the probability of being anadromous as a function of the marine/continental NPP ratio of the occurrences of the species.	29
Tableau 4: Tableau récapitulatif des informations collectées sur les îles de Polynésie.	48
Tableau 5: Proportions of extinct and non-extinct freshwater species among endemism (occurring in one river basin), diadromy and for each region. Median body size, geographic range size and number of occurrences was also calculated for extinct and non-extinct species.	77
Tableau 6: Results for the logistic hierarchical model with endemism: geographic range size, body size, diadromy and region to estimate probability of freshwater fish species extinction. Data in brackets represent coefficient results for the Firth logistic regression.	77
Tableau 7: Results for the logistic hierarchical model with the number of occurrences to estimate probability of freshwater fish species extinction.	78
Tableau 8: Nombre d'occurrence d'espèces diadromes du Néolithique au moderne sur des sites de fouilles archéologiques européens.	87
Tableau 9: Nombre d'occurrence de diadromes en fonction du contexte social en Europe de l'Antiquité à l'époque moderne.	89
Tableau 10: Résultats de la régression logistique pour le modèle (1) visant à expliquer la présence d'esturgeon en fonction de la datation moyenne des sites archéologiques et des régions marines...	99
Tableau 11: Résultats de la régression logistique pour le modèle (2) visant à expliquer la présence d'esturgeon en fonction de la température reconstituées et des régions marines.	101

AVANT PROPOS

Cette thèse a pour objet les poissons diadromes, qui migrent entre la mer et l'eau douce à divers stades de leur vie. Il s'agit d'un groupe très étudié car beaucoup d'espèces sont emblématiques, de par leur intérêt économique et des comportements souvent spectaculaires révélés lors des migrations. Pour ces raisons, les esturgeons, les saumons et les anguilles sont, par exemple, des espèces bien connues du grand public. Ces espèces ont également un rôle important dans les écosystèmes en servant de proies abondantes de façon saisonnière, et leur déclin peut avoir un impact sur différents prédateurs, aquatiques comme terrestres (Willson & Halupka, 1995). De plus, les poissons diadromes jouent un rôle important dans le transfert de nutriments et d'énergie entre la mer et les rivières (Wilcove & Wikelski, 2008). L'exemple des saumons du Pacifique qui meurent en grand nombre dans les rivières après leur migration de reproduction et contribuent ainsi à enrichir à la fois le cours d'eau mais également les écosystèmes terrestres avoisinants (Holtgrieve & Schindler, 2011). Dans ce travail nous avons suivi une approche macroécologique qui privilégie les études à larges échelles spatiales (ici à l'échelle du globe ou régionale) et temporelles (ici sur plusieurs milliers d'années). Notre travail s'articule autour du constat que la diadromie est une stratégie qui s'est maintenue sur le long terme dans un grand nombre de lignées évolutives mais que sur le court terme elle semble conduire les espèces à être plus vulnérables aux activités humaines. Notre travail vise donc à mieux comprendre la diversité et la vulnérabilité des espèces de poissons diadromes.

Cette thèse est structurée en deux parties comprenant chacune deux chapitres entourée d'une introduction générale qui situe le contexte de notre travail et d'une conclusion, suivis de 4 annexes.

Cette thèse étant principalement centrée sur l'analyse de jeux de données, une base de données unique sera attribuée à chaque chapitre avec une hypothèse à tester.

Elle inclut 2 articles rédigés en anglais (chapitre 1 et 3) dont un article soumis à *Diversity and Distribution* en cours de révision, ainsi que deux autres en préparations (chapitre 2 et 4) qui sont rédigés en français.

Introduction générale

I. La migration

1. Qu'est-ce que la migration ?

La migration est un ensemble de mouvements cycliques entre deux ou plusieurs habitats, le plus souvent entre l'habitat de reproduction et l'habitat de nutrition.

La migration est caractérisée, d'après Dingle (1996), par 5 grands critères :

- Un mouvement persistant. Pendant sa migration, l'individu ne s'arrêtera pas entre son point de départ et son point d'arrivée même si le trajet comporte des habitats tout aussi favorables que l'habitat d'arrivée.
- Un déplacement le plus direct possible. Cette caractéristique nécessite de bons mécanismes d'orientation et de navigation.
- Pas de réaction à d'autres stimuli qui pourraient interrompre la migration. Les réponses aux stimuli permettant la croissance ou le maintien de l'individu (nourriture, habitat) sont inhibés ou supprimés.
- Les migrants possèdent des comportements différents avant et après la migration. Les oiseaux migrateurs, par exemple, deviennent hyperphagiques avant la migration afin d'accumuler des réserves. Les migrations à visée reproductive sont caractérisées par une reproduction à l'arrivée.
- L'énergie est redistribuée dans les activités de déplacement (vol, nage, etc) nécessaires à la migration.

Cette migration s'effectue entre différents habitats. Ils sont regroupés, selon Northcote (1978, cité dans Lucas *et al.*, 2001), en 3 types d'habitats fonctionnels : pour la reproduction, pour se nourrir et enfin un habitat refuge lorsque les conditions ne sont pas favorables.

2. La migration chez les poissons

Tout au long de ce manuscrit le terme « poisson » sera utilisé pour désigner le groupe paraphylétique comprenant les Agnathes (22 espèces de céphalocordés, 25 espèces de myxines et 35 espèces de lamproies), les Chondrichthyens (31 espèces d'holocéphales, 1200 élasmobranches), les Osteichthyens (plus de 25 000 espèces) (Helfman, 2007).

Au sein de ce groupe des poissons, il existe 3 types de migrations : l'océanodromie (les migrations ont lieu entièrement dans la mer), la potamodromie (les migrations ont lieu entièrement en eau douce), la diadromie (les migrations ont lieu entre la mer et l'eau douce) (Lucas et al., 2001).

3. La diadromie

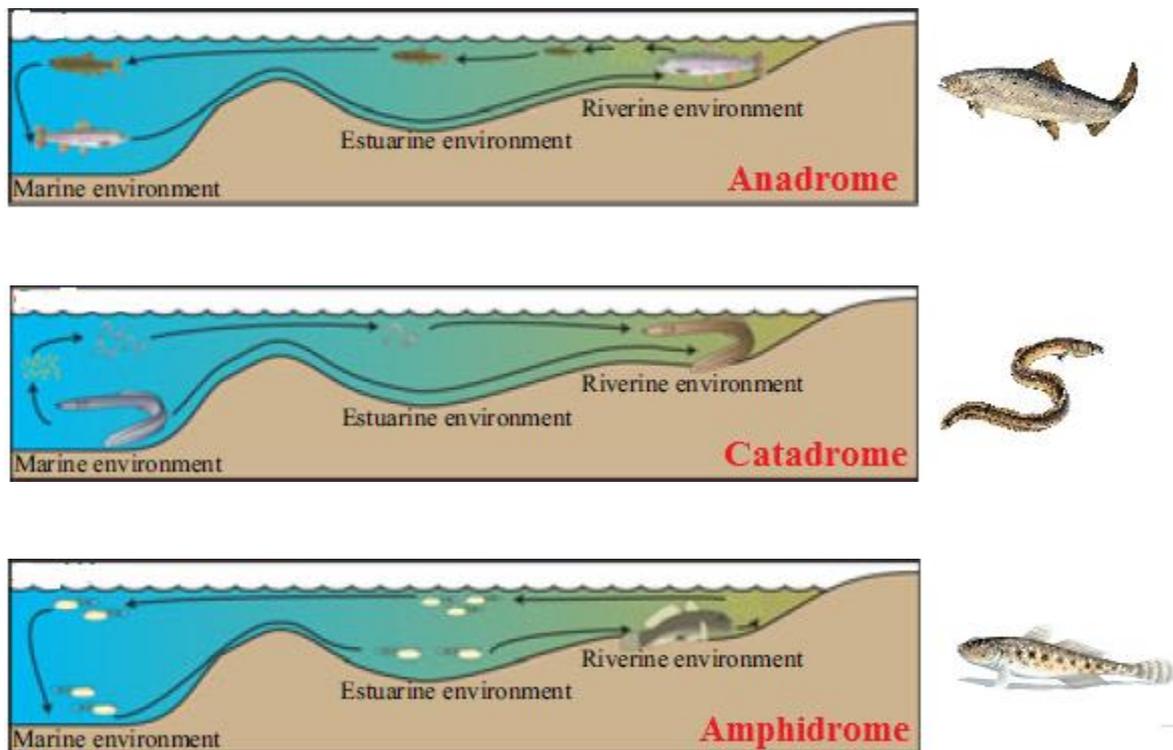


Figure 1: Cycles biologiques des poissons diadromes pour issus de Potter et al. (Potter et al., 2015)

Selon Myers (1949), les espèces diadromes sont « de vrais migrateurs qui migrent entre la mer et l'eau douce ». Cette définition a ensuite été complétée par McDowall (1988) en définissant les diadromes comme des espèces migrant entre la mer et l'eau douce, dont la migration s'effectue à des moments précis, dans des directions prévisibles, à certains moments de leurs cycles de vie, impliquant la majorité des individus d'une population et demeure nécessaire à la réalisation de cycle de vie/reproduction. Parmi les espèces diadromes, on distingue 3 catégories (figure 1) :

- Les **anadromes** : Ils se reproduisent en eau douce, puis migrent en mer où ils passent la plus grande partie de leur cycle, pour se nourrir et croître. Le saumon, *Salmo salar* est l'espèce la plus représentative de ce groupe.
- Les **catadromes** : Contrairement aux anadromes, ils se reproduisent en mer, puis effectuent la majeure partie de leur cycle en eau douce pour se nourrir et croître. L'espèce la plus représentative de ce groupe est certainement l'anguille européenne *Anguilla anguilla*.
- Les **amphidromes** : Ce groupe a un statut particulier car ils passent presque la totalité de leur cycle en eau douce, et migrent en mer au stade larvaire pour y effectuer une partie de leur croissance. Par la suite, ce sont les post-larves et les juvéniles qui retournent en eau douce pour achever leur croissance et se reproduire une fois à l'état adulte. Les amphidromes représentent le seul groupe pour lequel la croissance et la reproduction s'effectue dans le même environnement. Les gobies sont emblématiques de ce groupe.

Ces définitions sont celles qui seront utilisées tout au long de ce manuscrit. On notera en particulier que la définition de l'amphidromie utilisée par FishBase (la plus grande base de données écologiques et biologiques sur les poissons, Froese & Pauly, 2016) est basée sur d'autres critères et ne sera pas utilisée dans nos analyses.

On compte environ 227 espèces de poissons diadromes plus un certain nombre de crustacés et mollusques gastéropodes dont le nombre n'est pas clairement défini. Parmi les poissons, 110 sont anadromes, 56 sont catadromes et 62 sont amphidromes (McDowall, 1997). Dans FishBase, on compte 173 espèces définies comme anadromes, 482 amphidromes et 84 catadromes. On peut ainsi remarquer une différence importante concernant le nombre d'espèces amphidromes.

La plupart des espèces amphidromes se trouvant dans les îles tropicales, ce groupe a été moins étudié que les autres et sa richesse spécifique serait sous-estimée, sans parler des problèmes soulevés par l'existence de différentes définitions pour cette stratégie. Ainsi le nombre de poissons diadromes atteindrait plutôt les 250 espèces. Celles-ci sont réparties dans un grand nombre de lignées évolutives traduisant une évolution indépendante et fréquente de cette stratégie.

La diadromie n'est pas distribuée de façon aléatoire au sein des différentes familles de poissons et selon ce critère, McDowall (1988) classe les familles de poissons d'eau douce en 3 groupes. Le premier regroupe les familles pour lesquelles la diadromie est une caractéristique importante, avec un nombre d'espèces diadromes par famille élevé. Il s'agit par exemple des Petromyzontidae (lamproies), Acipenseridae (esturgeons), Anguillidae (anguilles) et Salmonidae (saumons). Le deuxième groupe comprend les familles pour lesquelles la diadromie est répandue et présente seulement dans certaines lignées phylogénétiques. On y retrouve entre autres, les Clupeidae (aloses), les Mugilidae (mulets) et les Gobidae (gobies). Le dernier groupe représente les familles dans lesquelles la diadromie est une caractéristique secondaire, voir occasionnelle. Les Pleuronectidae (flets) et les Ariidae (une famille de poissons chats) font partie de ce dernier groupe. On notera également qu'au sein d'une même famille on ne rencontre, à quelques exceptions près (Clupeidae, par exemple), qu'un seul type de diadromie.

Au sein d'une espèce classée comme diadrome, une partie des individus peut effectuer cette migration ou bien la totalité. Les formes diadrome et non-diadrome d'une même espèce peuvent être sympatriques (McDowall, 1988). Il existe donc une certaine variabilité intra-spécifique.

La plasticité du comportement migrateur est ainsi très présente chez les salmonidés. Une même population peut présenter deux types d'individus différents (polytypisme), des individus migrants et des individus résidents qui effectuent la totalité de leur cycle en eau douce. Ces deux formes coexistent et chaque individu peut théoriquement changer de comportement migrateur (Dodson et al., 2013; Kendall et al., 2014). C'est le cas par exemple de l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, dont certains individus adoptent un comportement anadrome. Dans d'autres espèces comme la truite arc-en-ciel, *Onchorhynchus mykiss*, il existe des populations sympatriques de résidents en eau douce et d'anadromes. On parle ainsi de diadromie facultative. Les conditions environnementales du

milieu semblent influencer sur l'expression du comportement car la fréquence des individus migrateurs n'est pas homogène géographiquement (Curry et al., 2010). Certaines espèces présentent par exemple un gradient latitudinal du pourcentage de migrateurs par populations. La truite commune, *Salmo trutta*, a tendance à être anadrome dans les eaux froides et à abandonner l'anadromie pour se restreindre éventuellement aux eaux douces plus au sud (McDowall, 1997).

Cette plasticité de la diadromie au sein d'une même espèce fait se poser la question sur les origines évolutives de cette diadromie. Quels sont les événements pouvant pousser les individus à changer de comportement et quels en sont les bénéfices ?

Les diadromes ne représentent que 0.6 % des poissons. Il s'agit manifestement d'un mode de vie sélectionné à plusieurs reprises et il est très intéressant de comprendre les avantages adaptatifs procurés par ce comportement (McDowall, 1993).

En effet pour que cette caractéristique rare persiste sur le long terme, il est nécessaire que le gain qu'elle apporte soit plus important que les coûts.

Même dans le cas où les distances de migration ne sont pas importantes, la diadromie reste un processus coûteux en énergie et induit une mortalité élevée pendant le trajet. La plupart des espèces ne se nourrissent pas pendant le trajet et doivent ainsi faire des réserves au préalable. De plus, elle nécessite des adaptations physiologiques pour assurer une osmorégulation permettant de tolérer les différents degrés de salinité rencontrés lors de la migration. Un certain nombre d'hypothèses ont été proposées pour expliquer l'évolution des différents types de diadromie qui se basent toutes sur une exploitation optimale de la variabilité spatio-temporelle de l'environnement, soit pour favoriser la croissance et/ou la survie des jeunes stades dans des milieux plus productifs et/ou avec une pression biotique plus faible soit pour favoriser la recolonisation de milieux instables où les extinctions de populations peuvent être fréquentes (par exemples îles océaniques) à partir d'un milieu plus stable.

II. Transitions évolutives menant à la diadromie

Si l'origine et l'évolution de la diadromie sont très étudiées et discutées, il n'en demeure pas moins que ces questions restent encore largement sans réponses claires et définitives. La

diadromie est un comportement complexe dont l'origine et l'évolution ont été très variables au sein d'une même famille ou entre familles.

Différentes hypothèses tentent d'expliquer l'origine de la diadromie. Certains auteurs ont essayé de considérer certains types de diadromie comme différentes étapes d'un processus évolutif.

McKeown (1984) considère la catadromie comme dérivant de migrations océanodromes (cycle migrateur entièrement en mer) et l'anadromie provenant de migrations potamodromes (cycle migrateur entièrement en eau douce). De son côté, Gross (1987) suggère que les espèces diadromes sont issues d'un stade intermédiaire qui est l'amphidromie. Les poissons se seraient d'abord aventurés de façon occasionnelle dans un autre milieu que leur milieu d'origine pour acquérir une source de nourriture plus importante. Par la suite, ces migrations se sont développées en amphidromie avec une migration plus régulière pour aboutir à l'anadromie ou la catadromie. Les anadromes seraient issus d'amphidromes se reproduisant en eau douce, eux même issus de poissons d'eau douce et les catadromes seraient issus d'amphidromes se reproduisant en mer, et ayant comme ancêtre des poissons marins (figure 2). Après la mise en place de la diadromie, les migrations seraient devenues nécessaires aux espèces diadromes pour effectuer leur cycle assurant la survie et la croissance de l'individu face à la migration très coûteuse en énergie. Cette hypothèse, basée sur la recherche de nourriture, est réfutée par McDowall dont la définition de l'amphidromie n'inclut que les espèces effectuant la majeure partie de leur cycle en eau douce. La catadromie ne pourrait donc pas être issue de l'amphidromie.

Seules des approches phylogénétiques peuvent permettre de tester le schéma de transition évolutif de Gross. Une étude phylogénétique récente (Bloom & Lovejoy, 2014) a testé cette hypothèse sur les Clupeiformes, groupe qui a l'avantage de comprendre à la fois des espèces d'eau douce, marines, anadromes et catadromes. La reconstruction des caractères ancestraux le long de la phylogénie ne permet pas d'identifier de manière systématique une origine marine pour la catadromie et une origine dulçaquicole pour l'anadromie. L'hypothèse de Gross ne permet pas non plus d'expliquer l'origine de la catadromie chez les Kuhlidae (Feutry et al., 2013). Elle est également remise en cause pour expliquer l'apparition de l'anadromie chez les Osmériformes mais est conforme avec une origine dulçaquicole des Salmonidés (Dodson et al., 2009).

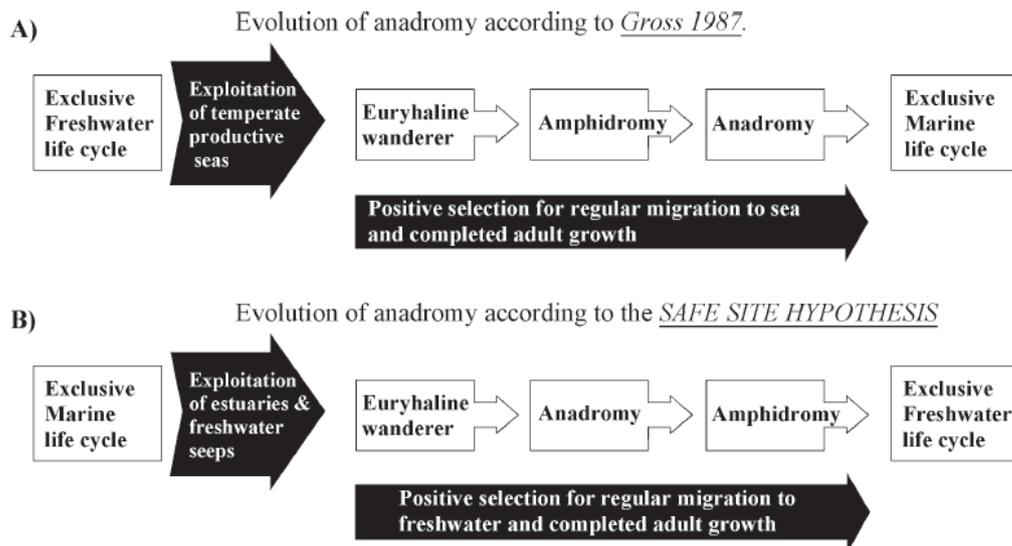


Figure 2: Evolution de la diadromie selon l'hypothèse de productivité (A) et l'hypothèse « site-refuge » (B), d'après Dodson et al. (2009)

A ce jour, à la lumière de ces quelques études, on peut conclure que l'hypothèse de Gross souffre de nombreuses exceptions. Des hypothèses alternatives ont donc été proposées pour pallier les insuffisances. Ainsi, pour expliquer l'origine marine de l'anadromie chez les Osmériformes l'hypothèse du site-refuge (« safe site ») a été proposée par Dodson et al. (2009). Cette hypothèse stipule que le milieu d'eau douce propose aux œufs et larves de poissons marins un refuge contre les prédateurs marins. Cet avantage offert à la migration vers un lieu plus sûr, aurait conduit certaines espèces marines vers l'anadromie. Il est en tout cas peu probable qu'une seule hypothèse permette d'expliquer toutes les transitions évolutives entre les différents types de diadromie et le statut marin ou dulçaquicole. De plus, au regard d'autres analyses phylogénétiques (Betancur-R. et al., 2012), la diadromie n'est pas une étape évolutive obligatoire pour coloniser les eaux douces à partir de la mer et vice-versa.

III. Facteurs favorisant l'apparition ou le maintien de la diadromie.

Les poissons diadromes ne sont pas distribués de façon uniforme géographiquement. Comme on a pu le voir précédemment, il existe une variabilité géographique intra-spécifique. De la même façon, il existe une importante variabilité inter-spécifique.

Les anadromes sont plutôt distribuées dans les régions tempérées et arctiques et les catadromes plutôt dans les régions tropicales (McDowall, 1988). Si les anadromes et les catadromes sont largement distribués sur dans les eaux douces continentales, les poissons amphidromes quant à eux, sont principalement distribués dans les îles océaniques dans la zone tropicale et subtropicale (McDowall, 2010).

D'après Gross (1987), la direction de migration des espèces diadromes est liée à la disponibilité de la ressource alimentaire afin d'optimiser la croissance avant la reproduction. Chez les espèces à croissance continue comme les poissons, les conditions de croissance durant les premières phases de la vie vont conditionner de nombreux paramètres liés à la capacité reproductrice une fois adulte (mortalité juvénile, âge/taille à première reproduction, fécondité, aptitude compétitrice, etc). Optimiser cette phase du cycle de vie est donc déterminante pour la fitness d'un individu. Pour expliquer la répartition géographique contrastée de l'anadromie et de la catadromie, Gross met en avant le fait que les pics de productivité primaire aquatique ne se trouvent pas aux mêmes latitudes pour les milieux d'eau douce et océaniques. En mer, la productivité est maximale à des latitudes intermédiaires tandis qu'en rivière ou en lac le pic de productivité est observé aux latitudes basses. Pour une espèce diadrome il est par conséquent optimum de passer la phase pré-reproductrice en mer dans les zones tempérées et d'être juvénile en eau douce en zone tropicale. Ainsi, il explique que les anadromes, qui effectuent leur croissance en mer, se trouvent aux latitudes élevées (régions tempérées et arctiques) ou la productivité océanique est plus importante que la productivité en eau douce. A l'inverse, les catadromes, qui croissent en eau douce, se trouvent aux latitudes basses (zone tropicale) ou le ratio de productivité eau douce/mer est supérieur à 1.

Seules deux études ont tenté de tester cette hypothèse, l'une par comparaison interspécifique à l'échelle du globe, la seconde en comparant le statut anadrome ou résident de populations de *Salvelinus alpinus* en Scandinavie (Gross et al., 1988; Finstad & Hein, 2012). Dans les deux cas, la variabilité géographique de la productivité primaire marine et/ou dulçaquicole permet d'expliquer favorablement la fréquence de l'anadromie.

Une autre hypothèse, proposée par Griffiths (2006, 2010) explique la présence d'espèces diadromes en Europe et Amérique du Nord dans des régions qui étaient recouvertes de glace lors du dernier maximum glaciaire (LGM) il y a environ 20000 ans. Après la fonte des glaces, de nouvelles rivières et lacs apparaissent formant de nouveaux habitats. La capacité

des espèces diadromes à pouvoir disperser en mer et maintenir des populations en eau douce leur aurait permis de coloniser ces nouveaux habitats plus facilement que les poissons strictement marins ou d'eau douce. La même hypothèse est applicable aux îles océaniques qui apparaissent *de novo* au milieu de l'océan. De plus le maintien d'une stratégie diadrome serait adapté à ce type de milieu. En effet les rivières des îles océaniques sont souvent de petite taille avec des pentes élevées et pouvant de ce fait être soumises à des crues violentes, en particulier lors de l'occurrence d'ouragans, phénomène fréquent en zone intertropicale où de nombreuses espèces amphidromes se rencontrent. La présence d'une phase marine permettrait la recolonisation de rivières dépeuplées après un événement hydrologique extrême. Il est d'autant plus avantageux de coloniser ces nouveaux milieux quels qu'ils soient (ancien glacier, île océanique) que peu d'autres espèces de poisson s'y rencontrent et les pressions biotiques (compétition, prédation) y sont faibles.

IV. La colonisation des îles

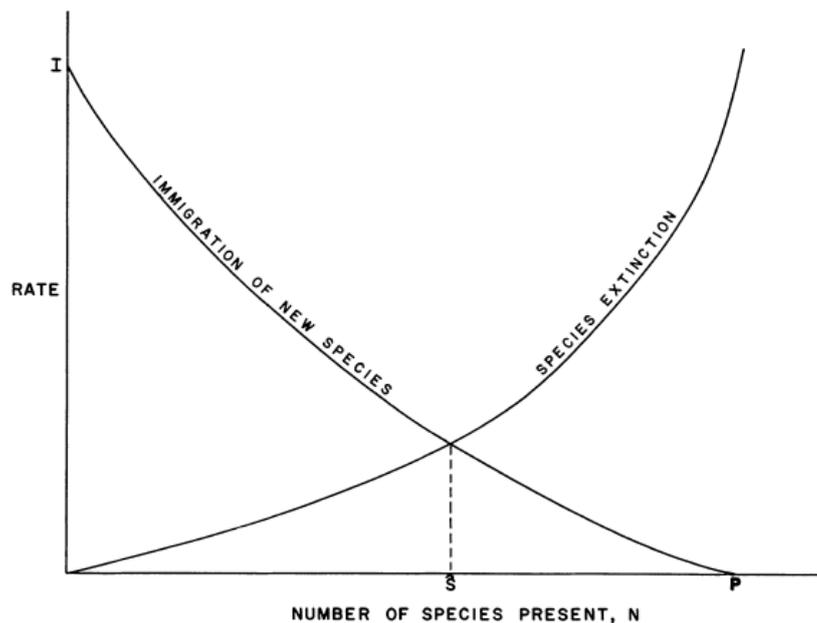


Figure 3: Théorie de la biogéographie des îles selon MacArthur & Wilson (1963)

Les poissons amphidromes très abondants dans les rivières insulaires sont de bons modèles pour évaluer les hypothèses de biogéographie insulaires qui sont la plupart du temps élaborées et testées sur des organismes terrestres.

On distingue en biogéographie deux sortes d'îles. Tout d'abord celles qui ont fait partie d'une masse continentale puis s'en sont séparées à la suite de mouvements tectoniques ou par élévation du niveau de la mer. Et enfin les îles qui sont apparues *de novo*, généralement à la suite d'une éruption volcanique. Ces dernières (« îles océaniques ») ne peuvent pas être colonisées par des espèces de poissons strictement d'eau douce, incapables de franchir de grandes distances en mer, et sont de fait essentiellement peuplées d'espèces diadromes ou euryhalines. Certaines espèces peuvent évoluer secondairement vers un mode de vie strictement d'eau douce, rarement cependant. A priori, le célèbre modèle de l'équilibre dynamique insulaire proposé par MacArthur & Wilson (1963, 1967) devrait fournir un cadre conceptuel pertinent pour étudier la biodiversité de ces îles. Dans ce modèle le nombre d'espèces qui colonisent par unité de temps est fort quand l'île émerge et diminue au fur et à mesure que le nombre d'espèces déjà présentes augmente. Dans le cas hypothétique où toutes les espèces susceptibles de coloniser l'île sont présentes, aucune autre espèce ne peut coloniser. Le nombre d'espèces colonisant l'île par unité de temps est donc une fonction inverse de la richesse spécifique de l'île. Une fois installée, une espèce peut s'éteindre, et le nombre d'espèces qui s'éteignent par unité de temps augmente avec la richesse spécifique de l'île (figure 3). Quand le nombre d'extinctions et de colonisations sont égaux, la richesse de l'île est à l'équilibre. Cette valeur à l'équilibre va donc augmenter si le taux d'immigration augmente, par exemple une île proche d'une source de colonisation aura une richesse plus élevée qu'une île éloignée de cette source. A l'inverse la richesse diminue si le taux d'extinction augmente. On considère généralement que les taux d'extinction sont inversement liés à la superficie de l'île et donc la richesse doit augmenter avec la superficie de l'île. Au sein des différents concepts et théories qui sont issus de la théorie des îles proposée par MacArthur et Wilson (1963), l'approche proposée par Whittaker et al. (2008) semble la plus pertinente pour expliquer la richesse des poissons d'eau douce dans les îles océaniques. En effet, au contraire de théorie insulaire classique, elle intègre explicitement la dynamique géologique des îles océaniques.

V. Vulnérabilité et déclin des poissons diadromes

Le taux actuel d'extinctions est 100 à 1000 fois plus important qu'avant l'apparition de l'humanité pour beaucoup de taxons et pourrait encore être multiplié par 10 dans l'avenir (Pimm et al., 1995).

Les poissons représentent le deuxième groupe de vertébrés après les amphibiens à être menacé d'extinction et plus particulièrement les poissons d'eau douce avec plus de 20% d'espèces identifiées comme à risque d'extinction (Helfman, 2007).

De nombreuses espèces de poissons diadromes voient leurs populations décliner et sont de ce fait classées en liste rouge des espèces menacées par l'IUCN. L'esturgeon européen, autrefois largement répandu en Europe et désormais restreint au seul bassin versant de la Garonne en est un bon exemple. Les facteurs qui rendent les poissons diadromes vulnérables aux activités humaines sont nombreux. Tout d'abord beaucoup d'espèces sont pêchées et possèdent un fort intérêt commercial, et cela depuis des temps très anciens. Les restes récoltés lors de diverses fouilles archéozoologiques montrent la présence d'espèces diadromes depuis le Paléolithique, comme l'anguille (Kettle et al., 2008). Au Moyen-Age, l'esturgeon était très consommé dans les milieux aisés et le début du commerce à cette époque n'a fait que renforcer cette consommation (voir Chapitre 4). Les lamproies étaient également très consommées en Scandinavie au XV^{ème} siècle (Sjöberg, 1980), pour citer quelques exemples. De plus, même si elles sont exposées de la même façon que les autres espèces aux activités humaines, les espèces diadromes y sont plus sensibles de par leur cycle de migration et la distance qu'elles parcourent. Enfin les barrages empêchent les diadromes de rejoindre leur lieu de ponte et la pollution souvent élevée au niveau des estuaires rend la transition eau douce-mer compliquée (Parent & Schriml, 1995; McDowall, 1999; Helfman, 2007; Limburg & Waldman, 2009).

Certaines caractéristiques biologiques et écologiques rendent les espèces qui les possèdent plus vulnérables à l'extinction : une faible aire géographique de distribution, une croissance lente, une grande taille, un niveau trophique élevé (Jonsson et al., 1999; Owens & Bennett, 2000; Purvis, 2008). Les espèces migratrices diffèrent souvent des autres pour certaines de ces caractéristiques.

Les espèces de poissons migratrices (incluant donc les diadromes) sont ainsi en général de plus grande taille corporelle, ce que Roff (1988) attribue au fait que les espèces de grande

taille peuvent se déplacer plus loin sans s'alimenter que les espèces de petite taille. La taille corporelle étant corrélée à de nombreux autres traits liés à l'histoire de vie (longévité, croissance, taux de renouvellement des populations) les espèces diadromes peuvent différer des espèces non migratrices sur de nombreux points. En particulier, leur taille plus grande que la moyenne rend les diadromes *a priori* en plus sensibles à l'exploitation par la pêche de par un faible taux d'accroissement des populations. A l'inverse les espèces diadromes ont souvent des aires de distribution plus vastes que les non-diadromes (l'amplitude de l'aire de distribution est positivement corrélée à la taille corporelle) ce qui réduit leur risque d'extinction. En effet une aire de distribution restreinte est connue pour augmenter la probabilité d'extinction, que la cause soit naturelle ou d'origine humaine. De plus, pour les espèces anadromes et amphidromes, l'existence d'une phase marine permet la recolonisation éventuelle d'une rivière après extinction locale, ce qui *a priori* confère à ces espèces une certaine robustesse face à diverses perturbations naturelles ou humaines.

Avant l'extinction d'une espèce on observe généralement une phase de déclin plus ou moins longue, sauf si l'extinction résulte d'une catastrophe (assèchement d'un lac par exemple). Il est alors important d'identifier les espèces en déclin et d'en identifier les causes afin de mettre en place des actions de conservation et de protection avant leur extinction définitive. En Europe occidentale, en comparant les aires de distributions entre 1750 et 1850, reconstituées à partir de données historiques, et les aires actuelles il apparaît une régression notable de certaines espèces. Pour observer le déclin d'une espèce avant la période dite « historique » (1800 à nos jours), il est nécessaire d'avoir recours aux données archéozoologiques, représentées par des restes osseux retrouvés sur des sites de fouilles archéologiques. Pour les poissons, cette information est disponible seulement pour les espèces consommées par l'Homme. A l'aide de telles données il a par exemple été montré que le poisson chat européen ou silure (*Silurus glanis*) avait au Moyen âge une distribution plus étendue que de nos jours. Le silure est une espèce d'eau douce dont la période de ponte se fait à des températures chaudes, entre 18 et 22°C. Sa disparition des rivières Belges pourrait être expliquée par les impacts anthropiques mais également par la baisse des températures lors du Petit Age Glaciaire (Van Neer & Ervynck, 2009). Le Petit âge glaciaire a eu lieu entre 1430 et 1850 et les températures étaient en moyenne plus basses de 1 à 2°C qu'aujourd'hui. En biologie de la conservation il est important de savoir si une espèce s'est éteinte localement suite à des causes naturelles telles qu'un changement climatique ou bien

suite à des impacts humains comme la surexploitation. Cette information est en particulier centrale pour piloter des actions de réintroduction. On prendra pour exemple l'utilisation des données archéologiques pour savoir si le Saumon Atlantique était abondant dans les rivières de Nouvelle-Angleterre, si le petit Age Glaciaire a contribué à sa rareté et si au final il est recommandé de le réintroduire dans ces rivières (Jane et al., 2014).

VI. Objectifs et organisation du manuscrit

L'objectif de cette thèse est d'établir les patrons de diversité des poissons diadromes et leur structuration géographique à large échelle pour les zones continentales et insulaires. Associé à cela, des modèles de risques d'extinction permettront d'évaluer les espèces menacées et les zones géographiques d'intérêt pour la conservation de ces espèces.

Pour répondre à ces problématiques, différentes hypothèses ont été testées, représentant chacune un chapitre.

La première série d'hypothèses porte sur la distribution géographique des espèces diadromes et plus particulièrement sur les différences de direction de migration des diadromes. La distribution des diadromes et des poissons non-migrateurs sera évaluée au regard de 3 facteurs issus de différentes hypothèses qui sont : la productivité, la compétition et les événements géologiques. Cette étude se fera à deux niveaux, à l'échelle des communautés dans un premier temps, puis à l'échelle des espèces. Cette problématique sera développée dans le chapitre 1.

La deuxième hypothèse traite de la richesse spécifique des poissons diadromes en milieu insulaire. L'objectif de ce chapitre 2 est de tester le modèle de biogéographie insulaire développée par Whittaker et al. (2008) sur les poissons d'eau douce de Polynésie.

Le troisième chapitre concerne la modélisation de l'extinction des poissons d'eau douce à l'échelle mondiale. Dans ce chapitre 3, on cherche à savoir quels sont les facteurs biologiques augmentant la probabilité d'extinction des espèces et si la diadromie fait partie de ces facteurs à risque.

Et enfin, dans le dernier chapitre, l'attention sera focalisée sur l'esturgeon, *Acipenser sturio*, dont le déclin a été très important ces derniers siècles. L'objectif de cette partie sera

d'observer la distribution de cette espèce avant 1850, à l'aide de données archéozoologiques, afin d'observer un déclin potentiel avant la période historique et le rôle éventuel du climat.

PARTIE I : Distribution et diversité des poissons diadromes

PARTIE I : Distribution et diversité des poissons diadromes

Chapitre I : Distribution géographique de la diadromie

I. Introduction

Pourquoi certains poissons migrateurs sont plutôt anadromes et d'autres plutôt catadromes ?

Peu d'études réalisées à l'échelle globale ont essayé d'analyser le sens de migration des poissons diadromes. Différentes hypothèses existent afin d'expliquer la distribution des diadromes : Gross et al. (1988) supposent que le sens de migration est lié à la disponibilité en ressource de l'habitat où s'effectue la migration de l'espèce. Selon Griffith, la probabilité de trouver des poissons diadromes est plus élevée dans les zones sous glaces au LGM. Enfin, les espèces diadromes se trouvent dans les régions où la richesse spécifique est faible afin d'éviter toute compétition (McDowall, 2010).

Il est évident que la distribution des espèces en général n'est pas régit par un unique facteur mais dépend de l'interaction de plusieurs d'entre eux. Ainsi, notre étude propose de comprendre la distribution des poissons diadromes, à l'échelle globale, en fonction de la productivité primaire des habitats d'eau douce et marins, de la proportion des bassins sous glacier au dernier LGM ainsi que de la compétition représentée par la richesse spécifique. L'article suivant est en cours de préparation en vue d'une soumission dans *Journal of Biogeography*.

II. The geography of fish diadromy, the role of productivity and biodiversity gradients

Authors: Anais Chalant^{1, 2}, Céline Jézéquel¹, Bernard Hugueny^{1, 3}

Postal addresses and email addresses of the authors:

1 Sorbonne Universités, Biologie des Organismes et des Ecosystèmes Aquatiques (BOREA),
UMR MNHN/CNRS 7208/UPMC/UCN/UA/IRD 207, UMR BOREA, IRD 207, CNRS 7208, UPMC,
Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 Rue Cuvier, 75231 Paris, FRANCE; Caen

2 achalant@edu.mnhn.fr

3 hugueny@mnhn.fr

Keywords:

Short running title:

Name of corresponding author: Anais Chalant

Word count:

INTRODUCTION

To cope with the spatio-temporal variability of their environment many organisms disperse, are vagrant or migrate, behaviours that imply energetic and physiological costs and increased risk of predation or starvation. Such costs are likely to be high when long distances are involved, physiological or behavioural adaptations are required and movements occur several times during a lifetime, as it is the case in most migrations. Despite such costs, migrations occur in many taxonomic groups and habitats and many works have been devoted to understand the ultimate and proximal causes underlying this life history strategy (Baker & others, 1978; Dingle, 1996). Among the most conspicuous migrations are those undertaken by diadromous fish species, those that migrate between oceans and freshwater, sometimes over very long distances as exemplified by the European eel (Righton et al., 2016).

In fishes, three types of diadromy have been described (McDowall, 1988, 2007). Anadromous fishes migrate from freshwater, their spawning habitat, to the ocean for growth and development. In contrast, catadromous species are born in the ocean and migrate to freshwater. The last category is amphidromy, which include fishes for which migration is not linked to reproduction. They complete their life cycle in freshwater with a brief migration in ocean at the larval stage just after hatching.

Diadromy is fascinating because it requires many adaptations to cope with osmoregulation, orientation and timing issues. Sometimes crossing the sea-freshwater boundary implies such drastic changes that a metamorphosis occurs (e. g. Keith et al., 2008). Moving from sea to freshwater, or the converse, is obviously costly, in terms of physiology, energy expenditure or starvation if feeding during the travel does not occur as it is generally the case. For being maintained by natural selection, diadromy should confer some benefits (ultimate factors) to counter-balance its costs. The first difficulty in finding the ultimate factors underlying diadromy in fishes is to explain the co-existence of apparently two opposed strategies, anadromy and catadromy. A simple and elegant hypothesis has been proposed by Gross et al. (1988) to account for the existence of these two types of diadromy based on the fact that marine and freshwater primary productivities do not peak at the same latitudes. They first hypothesized that diadromous fish migrate for optimizing pre-reproductive growth. In

organisms like fish that have an indeterminate growth, growth conditions during the juvenile and immature stages generally have profound consequences on many fitness-related traits such as the probability of reaching adulthood, age and/or size at maturity, fecundity and competitive ability. For a freshwater fish, it could be an efficient strategy to migrate at sea as young as possible if growth conditions are better there, a first step toward anadromy. Conversely migrations of young individuals from sea to river could be favoured if growth conditions in freshwaters are better, initiating a catadromous strategy. Gross et al. (1988) further assumed that a high primary productivity is a proxy for favourable growth conditions and, according to this framework, catadromy should be favoured when primary productivity is higher in freshwaters than in the nearby seawaters, and the converse should be true for anadromy. In accord to his hypothesis (hereafter, productivity hypothesis), anadromous species richness and ocean productivity both peak at high latitude, and catadromous species richness is higher at low latitude where freshwater productivity is higher. Amphidromy was not included in Gross et al's framework to explain changes in diadromy patterns along geographic gradients but as amphidromous fishes spend most of their pre-reproductive life in freshwaters it can be assumed that they should match the pattern predicted for catadromous fishes. Other studies stressed the role of spatio-temporal changes in primary productivity in explaining migration patterns (e. g. Saino *et al.*, 2004; Boone *et al.*, 2006; Boyle, 2011), however to our knowledge Gross et al's hypothesis is unique by its global extent and its biogeographical implications.

In addition to productivity, a second factor that should be considered to account for latitudinal changes in diadromous fish diversity is the extent of the ice cover during the last glacial maximum (Griffiths, 2006, 2010). When glaciers shrunk, new freshwater habitats became available for colonization and diadromous fish, by their ability to travel through seawater, are likely to have been among the first colonizers, and as a result, to be overrepresented in high latitude rivers (hereafter the LGM hypothesis). If the productivity hypothesis holds true, the overrepresentation of diadromous species in rivers that have been formerly glaciated should concern principally the anadromous fishes, supposed to be the dominant group of diadromous fishes at high latitude.

Finally, it has been suggested that the competitive advantage of incumbent lineages already established in freshwaters will restrict their colonization by diadromous or marine fishes (Betancur-R. *et al.*, 2012). Therefore, the incumbent hypothesis states that a higher

proportion of diadromous fishes will be observed in species poor river catchments than in richer ones (McDowall, 2008).

In the present study, we expand on the work by Gross et al (1988) by using more comprehensive datasets of freshwater fish distributions, terrestrial and oceanic primary productivities; by using a finer grain of spatial resolution (1765 river catchments vs. 14 latitudinal bands); by including amphidromous species and by testing jointly the productivity, the LGM and the incumbent hypotheses. More specifically, we tested whether the proportions of catadromous, anadromous, and amphidromous species in a set of river catchments distributed all over the globe were statistically related to the terrestrial primary productivity over the catchment, to the nearby marine productivity, to the extent of ice during the LGM and to the fish species richness of the catchment. In this study, like in Gross et al. (1988), continental and marine productivities were compared at the same latitude, but for species that travel long distances at sea, the average latitude of the marine distribution may differ substantially from the continental one. To cope with this potential limit of the study, the productivity hypothesis was further tested on a set of diadromous species for which information exists about both their continental and marine distribution. If the productivity hypothesis holds true then anadromous species should occur in waters that are more productive during the marine phase than during the freshwater one, the converse being expected for catadromous species.

METHODS

Community scale

Data

We used a database reporting the occurrence of freshwater fish species (including diadromous species) in river basins distributed all over the globe. The term “river basin” refers to the drainage area of a river system flowing into the sea. A tributary (a river flowing into another river) is therefore not considered as an independent geographic unit in this database. The rationale is to deal with island-like freshwater systems separated from each other by non-freshwater habitats (sea or land). This database is an updated and extended

version of the SPrich database (Brosse et al., 2012). For the purpose of the present study, occurrences of species outside of their native range have not been considered when coded as such in the database, and endorheic basins have been discarded. Deleting river basins with no information about the environmental descriptors used in this study resulted in the presence of 12598 fish species in 1765 river basins. These basins are distributed as follow in ecoregions: 494 in Palearctic, 496 in Australasian, 276 in Neotropic, 165 in Nearctic, 175 in Afrotropical, 158 in Indomalaysian and 1 in Oceania. 1042 in northern hemisphere and 723 in southern hemisphere

Migration status of the species was obtained from FishBase (available at <http://www.fishbase.org> accessed on July 2013) and coded as “anadromous”, “catadromous”, “amphidromous”. Species not listed into one of these categories were considered as not being diadromous. Because the definition of amphidromy used by FishBase is less inclusive than the one used in this article, we deleted from the list of amphidromous species those that do not reproduce in freshwater. Intraspecific variability in the geographical occurrence of diadromy, known to exist in several species, has not been accounted for in this analysis for lack of appropriate data at the global scale of this study.

Given a list of species per basin, species richness per migratory mode can be computed.

For each river basin, the percentage area under glacier during the Last Glacial Maximum (21,000 years ago) was computed from Peltier 1994 (available at http://www.umb.edu/spectralmass/terra_aqua_modis/modis_data). Among the 1765 basins, 1503 were not under glacier during the last glacial maximum (Peltier, 1994).

Because for most diadromous species their exact distribution at sea is unknown (but see below the species scale section), there is no entirely satisfying way of computing the corresponding marine primary productivity. As in Gross et al. (1988) we opted for values averaged along latitudinal bands. More precisely, a latitudinal band of 10 km wide was drawn from the mouth of each river to the opposing coast. Along this latitudinal band, the average Net Primary Productivity (NPP), expressed in $\text{mC}/\text{m}^2/\text{day}$, has been computed in two parts: one (“coastal”) for the continental shelf (depth less than 200 m), a second (“oceanic”) for the remaining, oceanic, area. Depths were obtained from the General Bathymetric Chart of the Oceans (<http://www.gebco.net>) and NNP from modelled values (Behrenfeld & Falkowski, 1997) given per 10 km wide pixels in the “Ocean productivity Site” (<http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/index.php>). Instead of dealing

with one value for marine productivity, we run the models twice, one time using the coastal estimation and a second time using the oceanic one, to assess the robustness of the models with regard to uncertainty about where diadromous species are during the marine phase. There are no data allowing for a global scale treatment of freshwater NPP. Because a large part of freshwater productivity depends on allochthonous inputs, particularly in rivers, terrestrial NPP has been used as a surrogate. As for marine NPP, the information has been extracted from the “Ocean Productivity Site” which provides modelled values (Zhao et al., 2005) for 10 km wide quadrats. For each river basin, an average value has been obtained from the overlapping quadrats. For both terrestrial and marine quadrats, values have been averaged per year (the 2000-2006 time series is available) before being processed.

Analyses

All statistical analyses were done using R.

To have a preliminary and synthetic view of the data, a multiple factorial analysis was performed to explore global distribution of migratory modes and their relationship with environmental variables. This was done using the MFA function from the FactoMineR package (Lê et al., 2008).

We tested the productivity hypothesis with a logistic multiple regression model. First, for each river basin, we computed the fraction of anadromous species among the total number of diadromous species. Then we modelled this value as a function of the marine (coastal or oceanic)/continental NPP ratio, the percentage of ice during the LGM and the total species richness of the river.

To explain the proportion of each migratory category per river basin while accounting for their mutual dependence (they sum to unity), the `vglm` function of the VGAM package (Yee, 2015) was used to perform multinomial modelling. The proportion of species in diadromous categories was compared to the proportion of non-migratory species as a function marine (coastal or oceanic)/continental NPP ratio, LGM ice cover and total species richness.

River basins cannot be considered as independent statistical units because of shared species. For this reason, the statistical significance of the logistic and multinomial regression coefficients has been assessed by a Monte Carlo test in which the vector giving the migration status of species (anadromous, catadromous, amphidromous, non-diadromous) has been

randomly permuted 999 times. For each permutation, a new logistic or multinomial regression is fitted to the data and the resulting coefficients are compared to the observed, original, ones to assess statistical significance. For each permutation the species-river basin presence-absence matrix is kept constant and so is the dependency among rivers due to their faunal similarity.

Species scale

Data

The Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.fr>) provides access to georeferenced records on species from surveys and other data sources and was searched for diadromous species with both freshwater and marine occurrences.

Only species with more than 5 occurrences in each environment were retained for further analysis. Finally, information was available for 117 species (70 anadromous and 47 catadromous) distributed among 63 families. Amphidromous species have not been considered in this analysis because they occur at sea as larvae that are rarely sampled. Using the “Ocean Productivity Site” database (for both terrestrial and marine localities, see above), a NPP value was obtained for each occurrence from the 10x10 km quadrat the georeferenced record belongs to. As above, values have been averaged over the available years. Then for each species, NPP values were averaged for marine and terrestrial occurrences to compute the marine/terrestrial productivity ratio.

Analyses

All statistical analyses were done using R.

We tested the productivity hypothesis by performing a logistic regression in which the probability of being an anadromous species is modelled as a function of the marine/terrestrial NPP. We also used a logistic hierarchical model with family coded as a random effect to account for taxonomic dependence among species. In this aim the lme4 package was used (Bates et al., 2014).

RESULTS

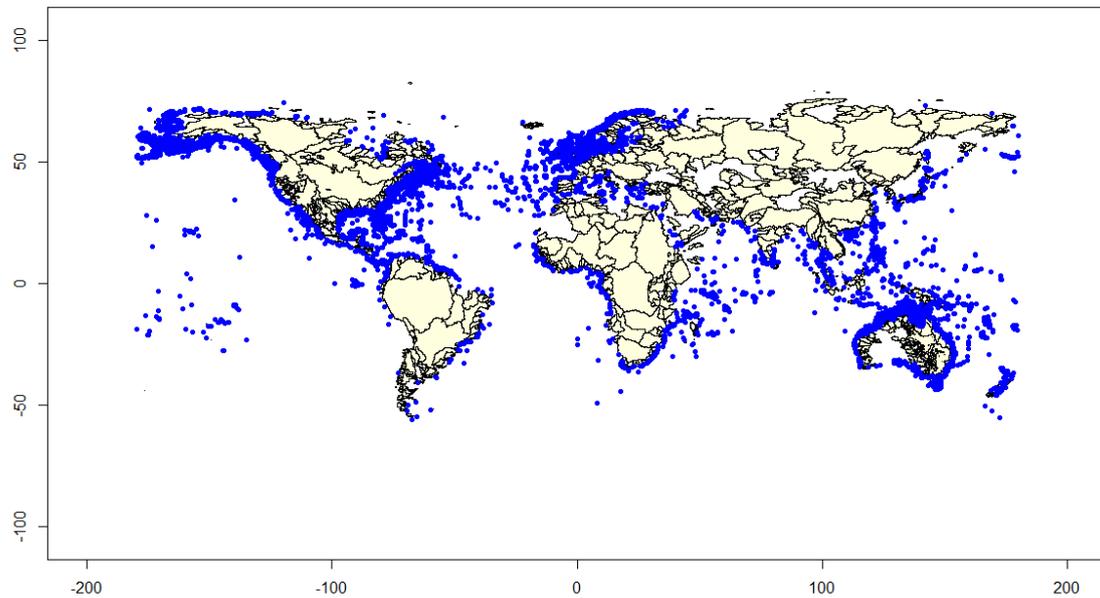


Figure 4: Diadromous fish occurrences in marine habitat according to GBIF

According to the GBIF database, it seems that diadromous fish occurrences in oceans are mostly over the continental shelf (figure 4) In consequence in the presentation of the results we will give more emphasis to analysis in which the oceanic productivity is assessed over the continental shelf rather than in oceanic areas.

Community scale

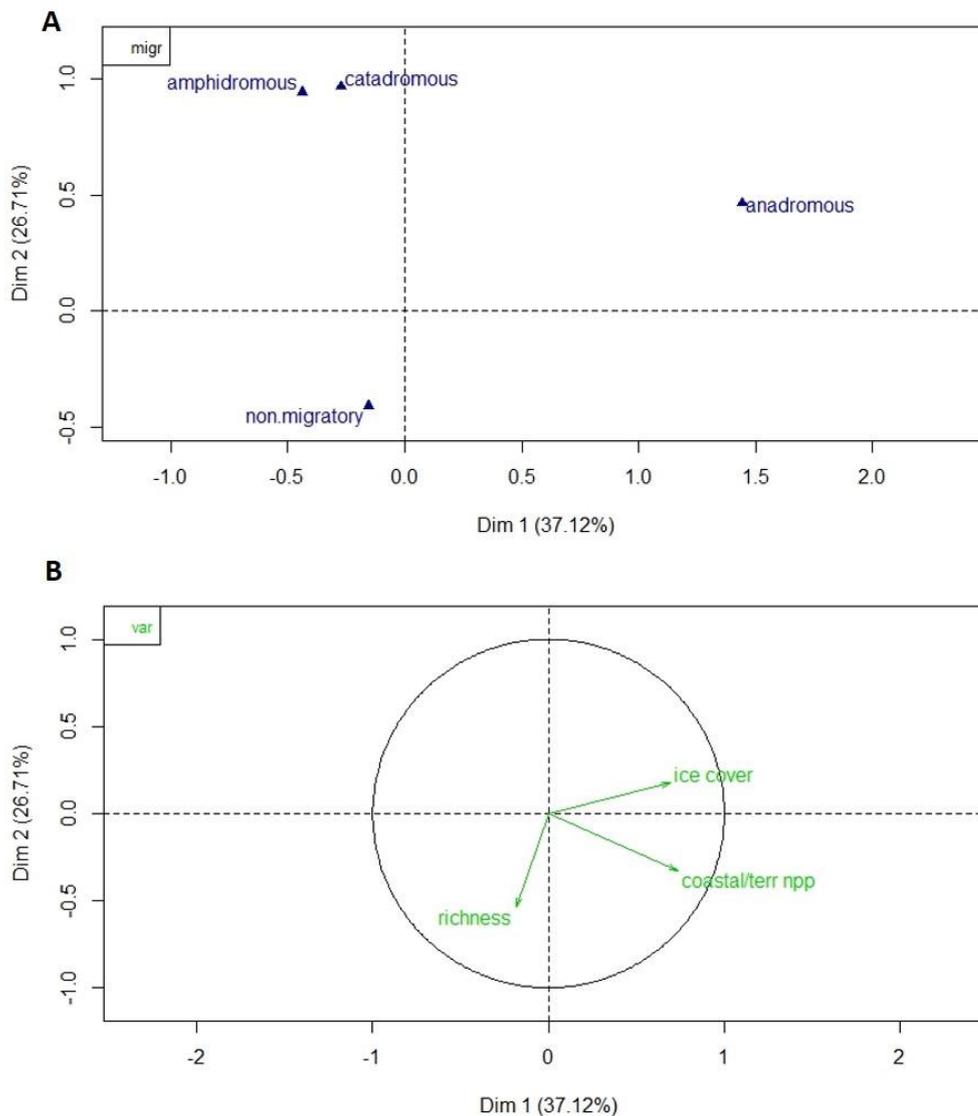


Figure 5: Multiple factorial analyses realized on migratory groups, in which each migratory mode is expressed as the proportion of the total number of species encountered per river basin, according to species richness, ice cover and productivity ratio with A) the map for the contingency table of migratory groups and B) the correlation circle

A Multiple factor analysis allowed us to have a synthetic and graphic description of the relationships among the variables of interest. The first axis is positively correlated with the marine/continental NPP ratio and the percent of ice cover during the LGM. The second axis is negatively correlated with total species richness (figure 5).

Amphidromous and catadromous modes are very close to each other in the factorial map suggesting that they tend to co-vary among river basins in term of species proportion.

Anadromous species are associated with a high marine/continental NPP ratio and ice cover during the LGM, in contrast with catadromous, amphidromous, and non-diadromous species. The position of diadromous species along axis 2 suggests that their proportion decreases as the total species richness of the river basin increases.

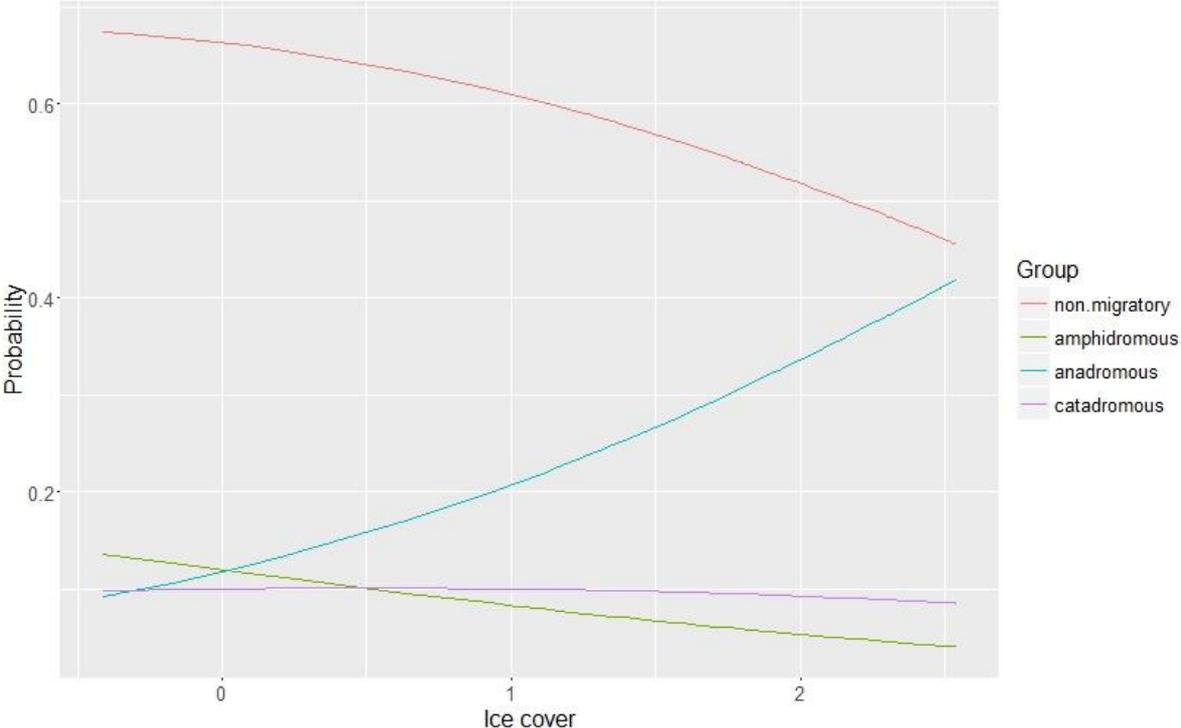


Figure 6: Predicted proportions of species per migratory group as a function of the percent of ice cover during the LGM, all the other variables being kept at constant values. Results are shown for the multinomial model in which marine NPP is restricted to the continental shelf.

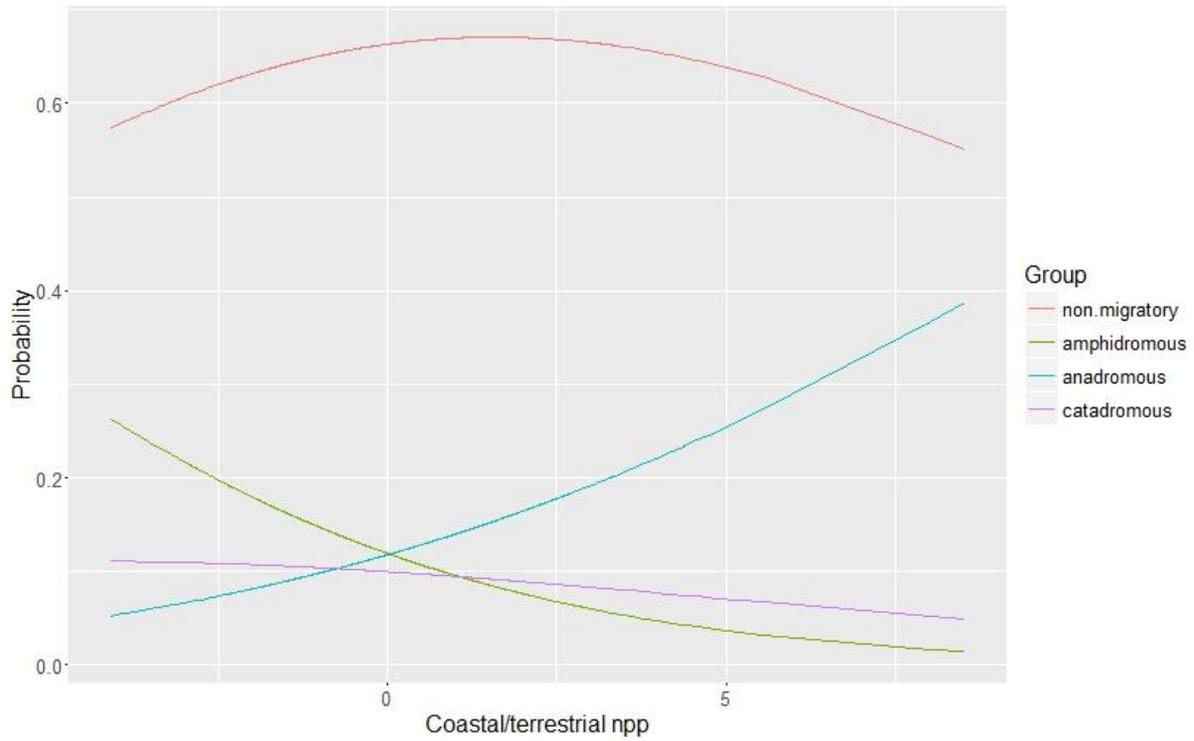


Figure 7: Predicted proportions of species per migratory group as a function of marine/continental NPP ratio, all the other variables being kept at constant values. Results are shown for the multinomial model in which marine NPP is restricted to the continental shelf.

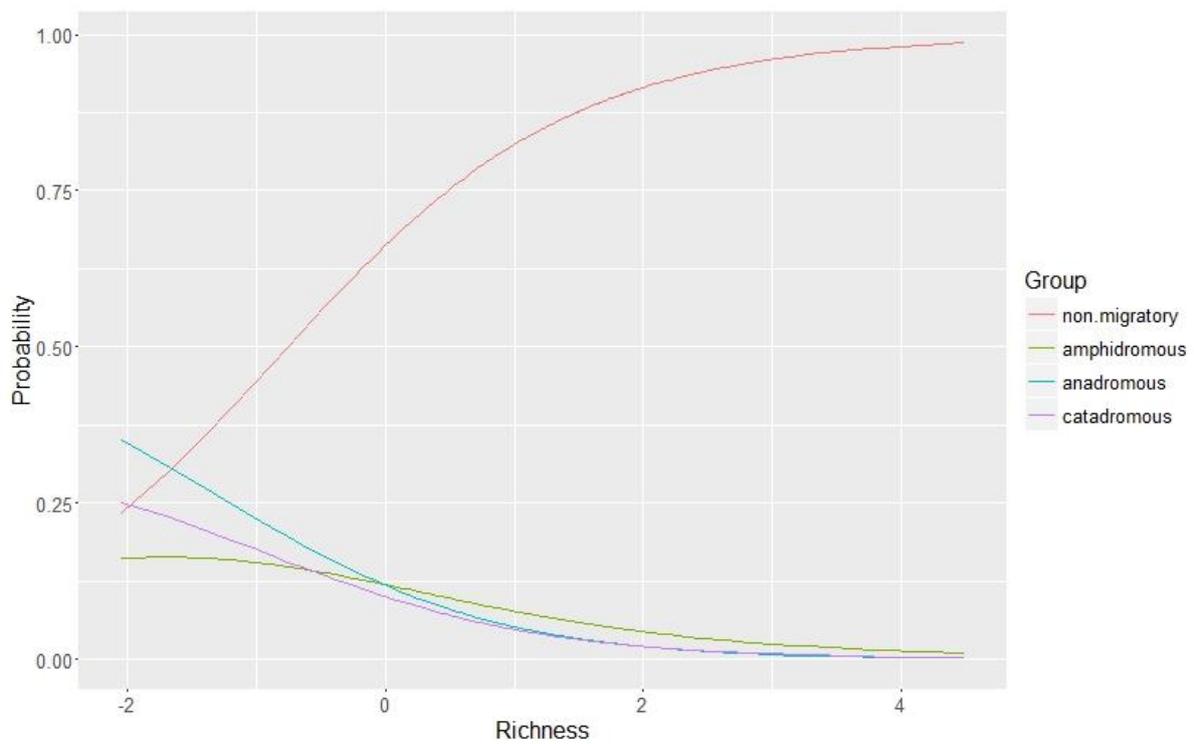


Figure 8: Predicted proportions of species per migratory group as a function of total species richness, all the other variables being kept at constant values. Results are shown for the multinomial model in which marine NPP is restricted to the continental shelf.

Two multinomial models have been fitted to the data. One with marine NPP restricted to continental shelf (the coastal model), the second with marine NPP restricted to oceanic areas (the oceanic model). According to the permutation tests, the multinomial coefficient for ice cover is never statistically significant, whatever the migratory mode or the model (coastal or oceanic) (tableau 1). The multinomial coefficient for total species richness is significant for amphidromous and anadromous whatever the model. The coefficient for the marine/continental NPP ratio reaches significance only for anadromous in the oceanic model and is nearly significant for catadromous in the coastal model. Predictions of the coastal model are shown in figures 6 to 8. The proportion of anadromous species increases with the percent of ice cover during the LGM and the marine/continental NPP ratio, the other diadromous species having the inverse relationship (tableau 2). The proportion of all diadromous species decreases when total species richness increases. The same tendencies are observed for the oceanic model. Plots for oceanic model can be seen in supplementary data (annexe A1).

Tableau 1: Permutation results for oceanic and coastal models. The table gives the proportion of simulations that ended with a multinomial coefficient greater than or equal to the observed one, in absolute value.

	Ice cover	Ocea/terr npp	Sp richness		Ice cover	Coastal/terr npp	Sp richness
Amphidromous	0.79	0.59	0.001	Amphidromous	0.84	0.51	0.001
Anadromous	0.50	0.18	0.04	Anadromous	0.42	0.12	0.03
catadromous	0.47	0.01	0.80	catadromous	0.32	0.06	0.57

Tableau 2: Proportion of anadromous over diadromous species fitted by a multiple logistic model. The NPP ratio is for the coastal model. P-values are given by a permutation test (see table 1).

	Estimate	Std.error	Z value	P-value
Intercept	-1.19	4.74e-03	-249.78	
Ice cover	0.35	2.55 ^e -03	121.05	0.16

Log NPP ratio	0.21	2.10e-03	98.74	0.001
Richness	-0.18	2.34e-03	-78.63	0.01

For the coastal model, marine /continental NPP ratio and species richness explain a statistically significant part of the variability in the proportion of anadromous over diadromous species. The proportion of anadromous species increases as the marine/continental NPP ratio increases (figures 7 et 8) and decreases when total species richness increases.

Species scale

According to the logistic regression model the probability of being anadromous increases with the marine/continental NPP ratio of species occurrences (table 3), but as shown in figure 9 there is a great overlap between anadromous and catadromous species.

Tableau 3: Results from the logistic regression explaining the probability of being anadromous as a function of the marine/continental NPP ratio of the occurrences of the species.

	Estimate	Std.error	Z value	P-value
Intercept	-1.52	0.003	-529.6	<.001
Log NPP ratio	0.23	0.002	115.2	<.001

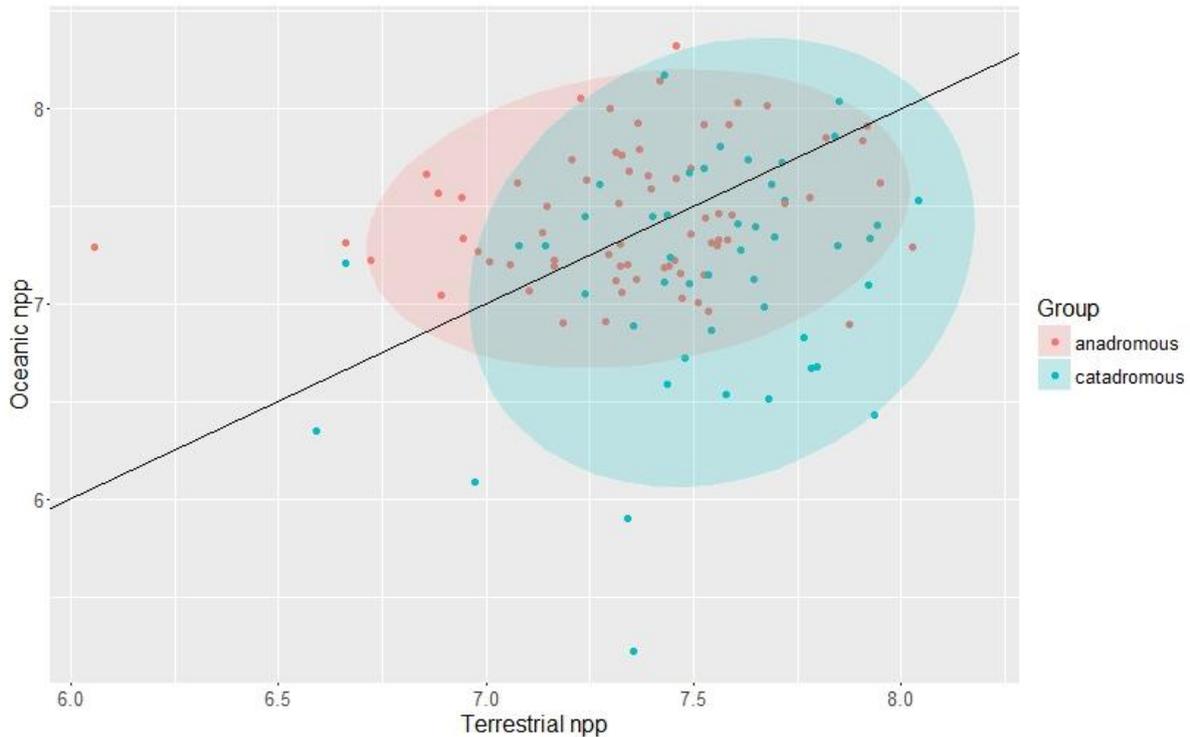


Figure 9 : Anadromous and catadromous species distribution according to the average marine and continental NPP (in log) of their occurrences.

DISCUSSION

The productivity hypothesis

The productivity hypothesis formulated almost 30 years ago by Gross et al. (1988) is, by its geographical extent and the inclusion of two types of diadromy, the more general framework available to study how diadromy patterns change along spatial gradients. Surprisingly, to our knowledge, our study is the first to re-assess this hypothesis at the global scale in light of more comprehensive datasets. As a whole, our study provided support to this hypothesis while circumventing some limits of the original work.

Gross et al. (1988) postulated that if diadromous fishes migrate to optimize pre-reproductive growth then, in this aim, they should choose the most productive biome between sea and freshwater. Anadromous fishes reproduce in freshwater, young individuals migrate to sea after hatching, pre-reproductive growth takes place in the marine environment and eventually individuals go back to freshwaters. Catadromous fishes exhibit the converse strategy, reproducing at sea, migrating as young stages to freshwaters, growing there to adulthood and migrating back to sea. Gross et al. hypothesized and provided supporting

evidences, based on latitudinal species distributions, that anadromy should be favoured in regions where marine productivity is higher than in freshwater, the converse being true for catadromy. As predicted, we observed that the proportion of anadromous species among diadromous species is positively correlated to the ratio of the marine/continental primary productivity, even if the effects of other potential drivers (colonization ability, biotic resistance) and the spatial autocorrelation resulting from species shared between communities have been accounted for, reinforcing the robustness of this result. The major weakness of the study by Gross et al. (1988) was that by comparing aquatic and marine productivity along latitudinal bands, it was assumed that diadromous fishes occur, in average, at the same latitude during their marine and freshwater phases and there is no great variability in marine or continental primary productivity along a latitudinal band. They are necessary assumptions to work with a large number of diadromous species because for most of them the distribution at sea is unknown while their occurrence in rivers and lakes is relatively well documented. Some species of diadromous fishes are known to stay over the continental shelf (e. g. *Acipenser oxyrinchus*, Breece et al., 2016), others to travel much deeper into the oceanic zone (e. g. *Anguilla Anguilla*, Miller et al., 2015), some to move southward (e. g. Nordic populations of the European eel, Righton et al. 2016) or northward (examples quoted in Gross et al., 1988) after leaving freshwater, but for most of them nothing is known. We accounted for the uncertainty about the position of diadromous fishes along a marine latitudinal band by computing primary productivity separately over the continental shelf and in oceanic areas and results were in accord with the productivity hypothesis in both cases. We also confirmed the productivity hypothesis by comparing anadromous and catadromous species for which information exist about their geographic distribution in both marine and freshwater biomes. As expected the marine/continental productivity ratio of the occurrences was higher for anadromous species.

When the diversity of anadromous and catadromous species is expressed as a proportion of the whole river fish community instead of the diadromous species richness, the support for the productivity hypothesis is not so great. The proportion of anadromous and catadromous species increases and decreases respectively with the marine/continental productivity ratio as expected but the tendency is only statistically significant for catadromous species. The fact that the number of freshwater fish species occurring in a river basin is positively related to terrestrial primary productivity (Oberdorff et al., 1995) may explain why the productivity

signal is sometimes blurred when proportion of diadromous categories are expressed as a function of the total species richness of the river.

We hypothesized that amphidromous species because they spend most of their lifetime in freshwater environments should display, with respect to the marine/terrestrial ratio, the same tendency than catadromous species. We observed that the proportion of amphidromous and catadromous species tend to co-vary among river communities and that both decrease as the marine/terrestrial productivity ratio increases but the latter tendency is not statistically significant for amphidromous species.

For some species, diadromy is facultative and is not expressed in all populations offering the opportunity to test the productivity hypothesis at the intraspecific level. Finstad and Hein (Finstad & Hein, 2012) demonstrated that terrestrial primary productivity was a good predictor of the occurrence of anadromy in Arctic Char populations along the Norwegian coast. In accord with the productivity hypothesis migration occurs when terrestrial productivity is low and, in contrast, populations are resident in productive rivers. This study, in addition to our work, suggests that the productivity hypothesis may account for both intraspecific and interspecific variability in diadromy patterns.

Other drivers

Another important result of our analyses is that the frequency of diadromous fish species is an inverse function of the richness of the river assemblage, the tendency is the same if each diadromous category is considered separately but is only statistically significant for anadromous and amphidromous fishes. So, according to our data, it seems that diadromous fishes took advantage of the ecological opportunity offered by species poor freshwater environments to invade them. In the same vein, Betancur-R et al. (2012) observed that within the Ariidae, a family of marine catfishes, lineages that colonized freshwaters, including diadromous species, diversified at a rate inversely related to the diversity of other freshwater fish lineages. Dodson et al. (2009) introduced the safe-site hypothesis to account for the possibly marine origin of anadromy in Osmeroidei. This hypothesis states that for marine fishes it could be advantageous to reproduce in freshwaters to provide to embryos and early larvae safe sites with regard to predation. Feutry et al. (2013) also emphasized that reduced biotic interactions in oceanic islands could have been an important factor in the

evolution of catadromy in the *Kuhlia* genus. However, the pattern observed in our study could also be explained by a better dispersal ability of diadromous fishes compared to those that are restricted to freshwaters. For instance, the low freshwater fish diversity observed in small coastal rivers is due partly to high area-dependent population extinction rates (Hugueny et al., 2011) But fish species able to cross seawater like diadromous fishes have not been so much affected because extinction within a coastal basin could be balanced by immigration from neighboring rivers. Therefore, diadromous fishes may constitute a large proportion of the fish assemblage in small coastal basins and more generally in basins where extinction rates of strictly freshwater fishes have been high. Extreme cases are rivers that suffered from total extinction during the last glaciations because they were entirely covered by ice. It is likely that diadromous species have been favored in the post-glacial recolonization of those rivers by their ability to disperse using marine pathways. Some studies provided support to this hypothesis by reporting that formerly glaciated rivers are now inhabited by a larger proportion of diadromous fishes than unglaciated rivers (Griffiths, 2006, 2010). We observed a similar pattern but mostly restricted to anadromous fishes, which is not entirely surprising considering that, under the productivity hypothesis, anadromous fishes are supposed to be the dominant mode of diadromy at high latitudes. However, according to the permutation test, this pattern is not statistically significant whether considering the entire assemblage or only the diadromous species. An explanation could be that only a few and widespread anadromous species generated this pattern resulting in both high spatial pseudoreplication (e. g. the same species shared by several formerly glaciated rivers) and low statistical power (few species permutations allowed). In support to this explanation, it is worth noting that considering the p-values based on Z-scores which considered each river assemblage as an independent repetition of the same random process would have led us to conclude to a statistically significant association between proportion of anadromous species and former glaciation. In addition, the effect of glaciation may have been confounded by the action of co-varying factors such as total species richness and terrestrial productivity. Anyway, it seems that if there is any effect of glaciation on diadromy patterns it is probably not strong enough to be identified by our tests as a major contributor to the observed pattern.

Caveats

It is noteworthy that a large variability in the geographic distribution of diadromy and its modalities (amphidromy, catadromy, anadromy) remains unexplained by our models. A part of the unexplained variability in the species-based analysis could be attributed to biased knowledge about the geographical distribution of species during their marine phase because the surveys that provided GBIF occurrence records do not cover the ocean surface uniformly (Coro et al., 2016). For the community-based analysis, in addition to a non-explicit treatment of the marine occurrences, uncertainties in model outputs may result from the use of proxies for aquatic productivity, itself being a proxy for the availability of resources. First, pelagic marine primary productivity could be partly decoupled from secondary marine benthic productivity which matters, for instance, for bottom-feeders diadromous species like sturgeons. Second, we used terrestrial primary productivity as a proxy for freshwater productivity on the basis that allochthonous organic matter contributes much to river food webs. The total fish species richness occurring in a river is a rough estimate of the strength of biotic interactions by neglecting other important taxonomic groups and ignoring the role of competition and predation during the marine phase (important for instance in the safe site hypothesis). Finally, the relative favourableness of marine and freshwater environments in terms of growth rate and/or survival is dependent upon complex interactions among several factors that could vary with local environmental conditions and life history of the focal species such as resources production and availability, competition for their access, their conversion into somatic tissue and predation regime. The differential favourableness between biomes sets the gain that could be expected by opting for one type of diadromy and it is one face of the medal, the other one is the cost of migration. For instance, even if the marine/freshwater productivity ratio is above unity it could be advantageous to be resident rather than anadromous if the migration costs are too high. This is well exemplified by the arctic char populations studied by Finstad and Hein (2012). They showed that anadromy is more likely to occur in lakes with low productivity but also if the distance to the sea is short. As migration costs have not been accounted for in our models they could have contributed to a part of the unexplained variability.

Conclusion

According to our results the geography of diadromy is partly constrained by the spatial variability of terrestrial and marine primary productivity, possibly modulated by biotic resistance and differential colonization, confirming that the productivity hypothesis provides an insightful framework for studying fish migration over large geographic gradients. Similarly, for other taxonomic groups, productivity-related hypotheses or models have been put forward to explain migration patterns along elevational gradients (e. g. Boyle, 2011), at regional scale (e. g. Boone et al. 2006) and between continents (Saino et al. 2004), to quote a few.

Interpreting biodiversity gradients in terms of available energy or primary productivity is a recurrent approach in biogeography and macro-ecology, particularly to account for the latitudinal increase in diversity, including freshwater fishes (Oberdorff et al., 1995). However, in this latter example testing energy-based hypotheses proved difficult because other potential important factors (temperature, long term climatic stability to quote a few) also display a latitudinal gradient. The diversity of anadromous fish is not at his maximum in the tropics but peaks at higher latitudes and is therefore a notable exception to the latitudinal gradient of diversity. This atypical latitudinal distribution is quite well explained by the marine/freshwater primary productivity ratio and therefore provides a more convincing case for the species-energy theory because the underlying energy-based factor is decoupled from latitude.

Kelly & Horton (2016) recently called for a macrosystems framework for migration ecology. They argued that we need more than organism-centered approaches to fully capture the contribution of migration to spatial and temporal dynamics of ecosystems and communities. In this aim they emphasized the use of productivity-based hypotheses to predict biogeographic gradients and impacts from climate and landcover changes. In our study, we made one step to this direction by revealing the relationships between diadromy types and productivity and biodiversity gradients and the biogeographical consequences of migration ecology at the community scale. Because aquatic primary productivity depends for a great part on climate, ongoing global climate change may affect the future persistence of some diadromous populations by limiting their capacity to migrate successfully. Many diadromous

species are already declining because of habitat fragmentation by dams, overexploitation, and pollution, and assessing whether or not climate-driven change in migratory patterns is a source for concern deserves further investigation.

I. Analyses et résultats supplémentaires

De nombreuses variables environnementales sont connues pour être susceptibles d'affecter la richesse spécifique des espèces d'eau douce (Oberdoff et al., 1995). Ainsi, en plus des hypothèses spécifiques aux diadromes testées précédemment, de nouvelles variables environnementales méritent d'être considérées afin d'expliquer au mieux la richesse spécifique des espèces diadromes au sein des bassins versants. Comme pour de précédentes études (Oberdoff et al., 1995; Béguer et al., 2007), les variables environnementales utilisées seront la superficie du bassin (km²), le ruissellement de surface moyen annuel (mm/an), la température moyenne annuelle (°C), la température moyenne reconstituée au dernier LGM (°C), la précipitation moyenne annuelle (mm), l'altitude moyenne et maximale du bassin versant (m), l'écart moyen annuel de température (°C), la latitude moyenne de bassins versant représenté par le centroïde de celui-ci (Oberdoff et al., 1995). L'ensemble de ces variables sont disponibles pour 957 bassins.

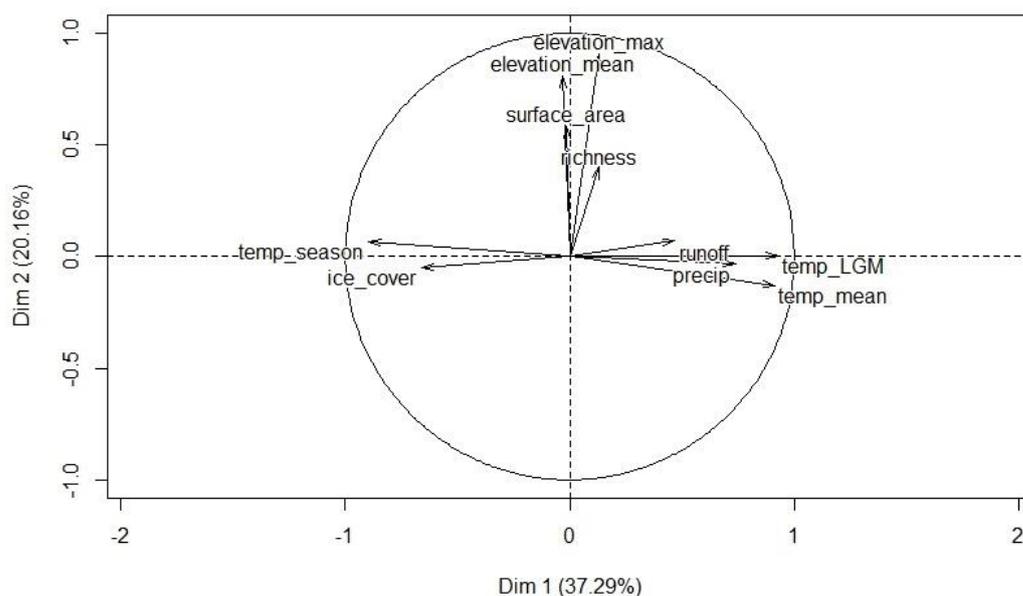


Figure 10: Premier plan de l'analyse en composantes principales des données environnementales disponibles pour les bassins versants à l'échelle globale.

Afin d'expliquer la distribution des différents types de migration en fonction des variables environnementales, un modèle généralisé multivarié sur composantes sera utilisé. L'approche PLS (régression par les moindres carrés partiels) de ce modèle permet de prendre en compte des variables très corrélées entre elles, contrairement aux modèles linéaires généralisés (figure 10) (Bry et al., 2013). Avec ce modèle, l'information issue des variables sera synthétisée par les composantes principales qui prédisent le mieux la structuration des différentes catégories de poissons d'eau douce. Ainsi les variables Y à prédire sont le nombre d'espèces de chaque catégorie « anadrome », « catadrome », « amphidrome » et « non-diadrome ». On suppose que ces variables suivent une distribution de poisson. La richesse totale des bassins a été insérée en offset dans le modèle. Cette analyse a été effectuée sous R à l'aide package SCGLR (Mortier et al., 2016).

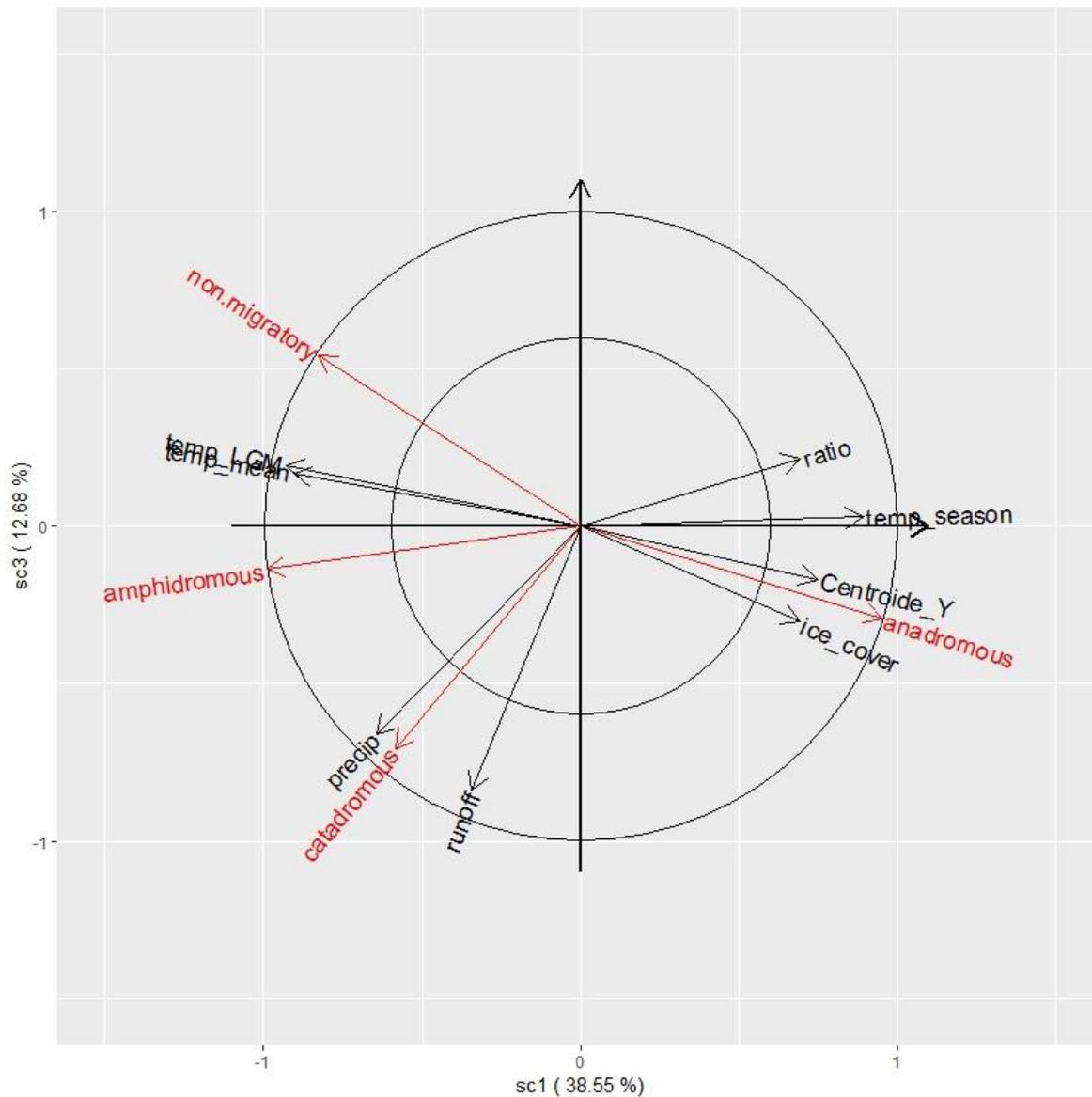


Figure 11: Cercle des corrélations issu de la régression multivariée sur composantes principales pour les variables ayant un coefficient de corrélation supérieur à 0.6 avec les composantes

Seuls les axes 1 et 3 du modèle ont été représentés, car ce sont les seuls axes pour lesquels on trouve les catégories de poissons d'eau douce très corrélées aux axes (figure 11).

Le premier axe est défini par les variables de température, la latitude, le log ratio de la productivité terrestre sur la productivité marine côtière et la couverture glaciaire. Compte-tenu du gradient latitudinal de ces différentes variables, on peut résumer ce premier axe comme étant l'axe des latitudes.

Les amphidromes, les anadromes et les non-diadromes sont bien expliqués par cet axe. Le comportement des amphidromes est le même que celui des non-diadromes. On retrouve ces deux catégories de poissons dans des bassins où la température est élevée, qui n'ont pas

été recouverts par la glace au dernier LGM et à des latitudes faibles, au niveau des zones tropicales et inter-tropicales. Ces résultats sont en adéquation avec le gradient de diversité latitudinal des espèces observés pour de nombreux taxons dont les poissons d'eau douce.

Par opposition, les anadromes, se retrouvent dans les bassins situés aux latitudes plus élevées. Si on regarde de plus près cet axe latitudinal, on peut remarquer que ce sont principalement les variables de températures qui sont corrélées à cet axe, suggérant que la richesse spécifique des espèces anadromes, amphidromes et non-diadromes peut être expliquée principalement par les températures, compte tenu des autres variables du modèle. La distribution des catadromes ne semble pas être influencée par la température ni par la productivité comme supposée dans l'hypothèse de Gross.

Le troisième axe est caractérisé par les précipitations et le ruissellement de surface. La richesse spécifique des espèces catadromes est plus importante dans les bassins pour lesquels les précipitations moyennes annuelles et le ruissellement moyen annuel sont élevés.

Chapitre II : Diversité des poissons diadromes et insularité

Dans le chapitre précédent, il a été montré, à l'échelle des communautés, que les amphidromes ont plutôt tendance à se retrouver dans les mêmes bassins que les catadromes, à savoir dans les zones où la productivité terrestre est plus importante que la productivité océanique avec une faible richesse spécifique pour éviter la compétition.

Un cas particulier est celui des îles océaniques, pas ou peu représentées dans cette analyse (2 bassins), colonisées essentiellement par des espèces diadromes, majoritairement amphidromes ou catadromes dans la zone inter-tropicale. Dans ce chapitre on va s'intéresser plus particulièrement à la diversité des poissons d'eau douce dans les îles de Polynésie et comment celle-ci est dépendante des modifications subies par les îles océaniques depuis leur apparition par activité volcanique jusqu'à leur disparition par érosion. Pour ce faire on se placera dans le cadre conceptuel du « general dynamic model of island biogeography » (Whittaker et al., 2008) élaboré pour les faunes et flores terrestres mais pas encore appliqué aux milieux d'eau douce.

I. Introduction

Pendant longtemps la diversité insulaire a été interprétée à la lumière de la théorie de la biogéographie insulaire proposée par McArthur et Wilson (1963). Selon cette approche, la richesse spécifique d'une île dépend du taux de colonisation à partir d'une source « continentale » et du taux d'extinction des espèces qui y vivent. Une fois l'équilibre entre les deux processus atteint, les îles les plus proches de la zone source de la colonisation seront plus riches en espèces que celles plus éloignées et les îles les plus grandes seront également plus riches sous l'hypothèse que le taux d'extinction est plus faible sur une grande île que sur une petite. L'application de ce modèle aux îles océaniques (qui n'ont jamais été connectées à une masse continentale) pose néanmoins deux problèmes. Premièrement il néglige les processus de spéciation qui sont à l'œuvre dans les îles océaniques éloignées qui reçoivent très peu de colonisateurs. Deuxièmement il suppose que les caractéristiques d'une île sont constantes alors que les îles océaniques issues d'activités volcaniques vont évoluer au cours du temps sous l'action des éruptions volcaniques et de l'érosion. C'est pour prendre ces deux paramètres (spéciation *in situ* et ontogénèse des îles) que Whittaker et al. (2008) ont proposé un nouveau modèle (GDM, general dynamic model of island biogeography) (figure 12).

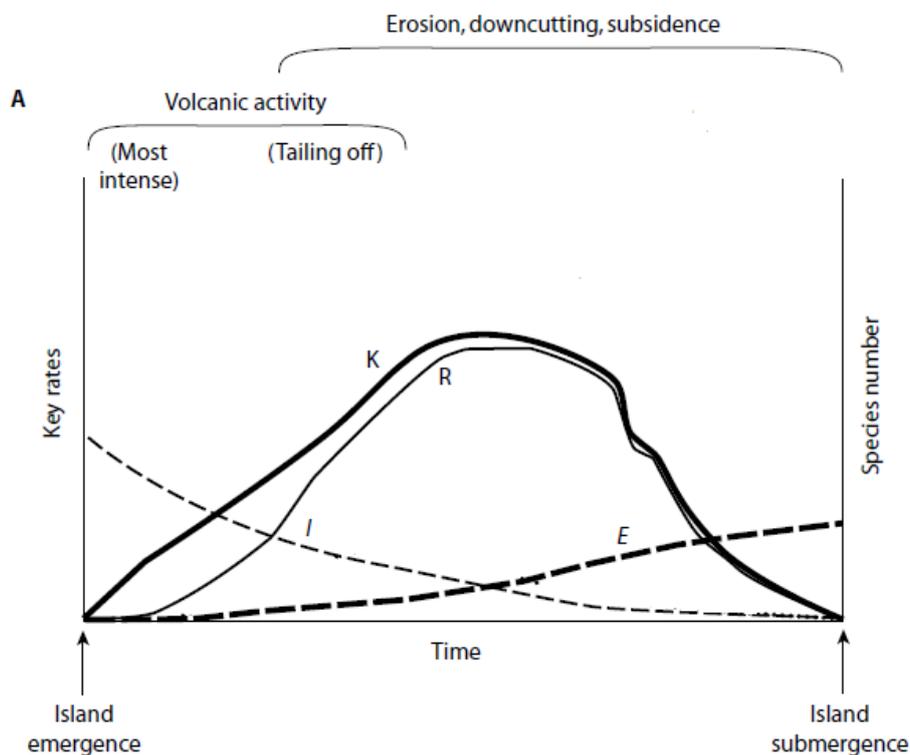


Figure 12: Modèle général dynamique de la biogéographie des îles océaniques (modifié de Whittaker et al. 2008) avec I le taux d'immigration, E le taux d'extinction, K la capacité d'accueil de l'île et R la richesse spécifique.

Les îles océaniques d'origine volcanique se forment dans des zones de convergence entre deux plaques, dans des zones de divergence, ou dans des zones intra-plaques où se trouve un point chaud. Au fur et à mesure que la plaque se déplace, une succession d'îles peut apparaître constituant un archipel d'îles alignées selon l'axe de déplacement de la plaque, les plus récentes étant les plus proches du point chaud (figure 13). Ces îles océaniques ont une durée de vie limitée. Après leur naissance, elles subissent différents processus d'érosion et d'affaissement avant de disparaître ou de subsister plus ou moins longtemps sous forme d'atolls.

En fonction de l'âge d'une île océanique, Whittaker et al. distinguent quatre phases importantes pour expliquer le maintien et l'origine de la diversité sur ces îles. Dans la première phase l'île se met en place jusqu'à atteindre son altitude maximale. Dans la phase deux, les processus d'érosion augmentent la diversité topographique. Dans la phase trois les processus d'érosion font diminuer l'altitude et la superficie de l'île jusqu'à la phase quatre où l'île disparaît. Si l'on admet que la richesse spécifique maximale (« carrying capacity » selon Whittaker et al. dépend de la diversité en habitats d'une île alors la richesse spécifique

doit atteindre un pic à un âge intermédiaire. Si l'on considère les processus de cladogénèse in situ, ceux-ci sont plus probables sur une île de grande taille au relief diversifié plus à même de créer des barrières isolant les populations, et donc une fois encore sur une île d'âge intermédiaire.

Whittaker et al. proposent donc un modèle visant à expliquer la richesse spécifique d'une île océanique en fonction de la superficie et de l'âge de l'île, le ATT^2 pour area, time and time², le polynôme d'ordre deux permettant de modéliser une richesse spécifique qui atteint un pic pour un âge intermédiaire.

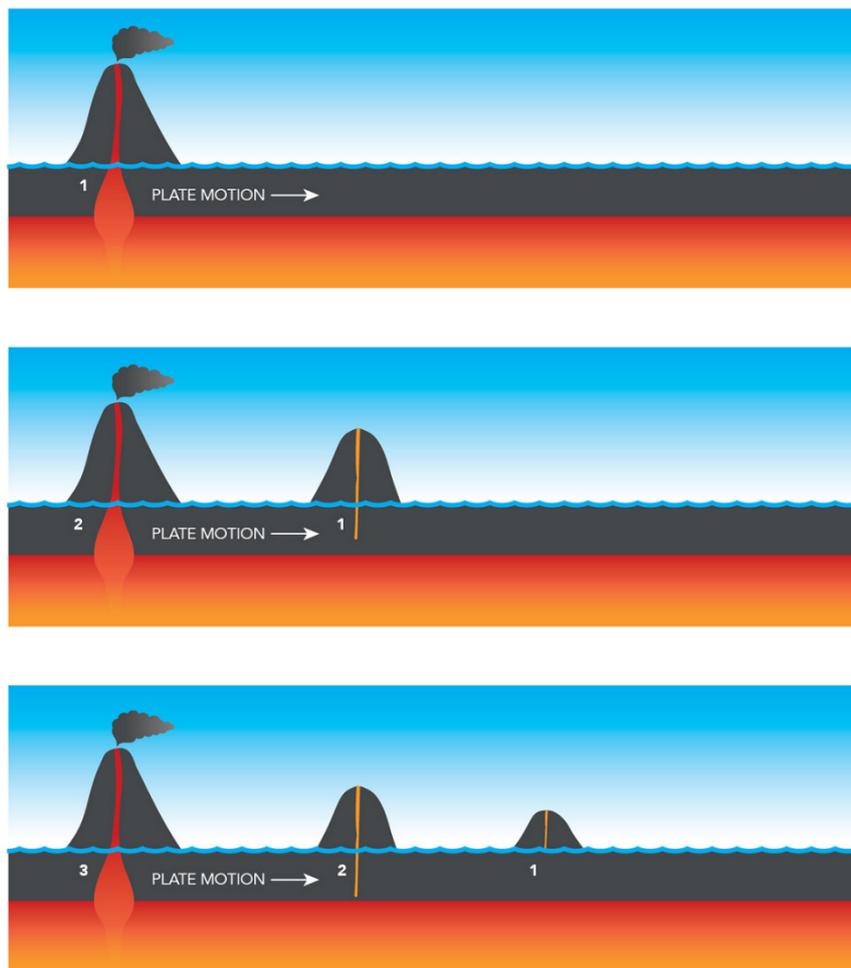


Figure 13: Création d'une chaîne volcanique à l'origine d'îles océaniques (www.discoveringgalapagos.org.uk)

Dans le cadre du GDM, d'autres hypothèses peuvent être posées concernant l'endémicité des espèces. A sa naissance l'île est d'abord colonisée par des espèces provenant d'autres îles, éventuellement du même archipel. Ces espèces ne sont donc pas endémiques de l'île mais peuvent être déjà endémiques de l'archipel. Avec le temps, par

radiation évolutive, de nouvelles espèces vont apparaître au sein d'un même genre. On peut ainsi définir, comme indice de diversification, le ratio entre le nombre d'espèce endémique de l'île et le nombre de genre possédant ces espèces endémiques. Cet indice ainsi que le nombre d'espèces endémiques vont augmenter jusqu'au point où le taux d'extinctions va surpasser le taux d'immigration et de spéciation. A ce moment-là, le nombre d'espèces endémiques et l'indice de diversification vont diminuer (Whittaker et al., 2008).

On peut donc s'attendre à trouver, comme pour la richesse spécifique, une relation en dôme entre le nombre d'espèce endémique (et l'indice de diversification) et l'âge de l'île et une relation positive avec la superficie de l'île.

Le GDM a déjà été testé sur différents groupes d'animaux terrestres et de plantes dans plusieurs archipels et semble bien prédire la relation entre l'âge d'une île et sa richesse spécifique. Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a appliqué ce modèle à des organismes d'eau douce. Borregaard et al. (2016) ont constaté que les taxons qui tendent à ne pas se conformer au GDM ont de fortes capacités de dispersion. Les poissons qui ont colonisé les eaux douces des îles océaniques l'ont fait par la mer et certains d'entre eux en étant diadromes ou euryhalins ont pu le faire en un court laps de temps. Les peuplements de poissons d'eau douce des îles océaniques permettent donc de tester le GDM dans un contexte de forte dispersion.

Dans ce chapitre nous allons tester le GDM dans le cas des poissons d'eau douce des îles de Polynésie qui ont fait l'objet d'une synthèse récente (Keith et al., 2013), se rencontrent sur des îles d'un âge allant jusqu'à 20 Ma et sur divers archipels ayant un fond de faune relativement homogène (figure 14).

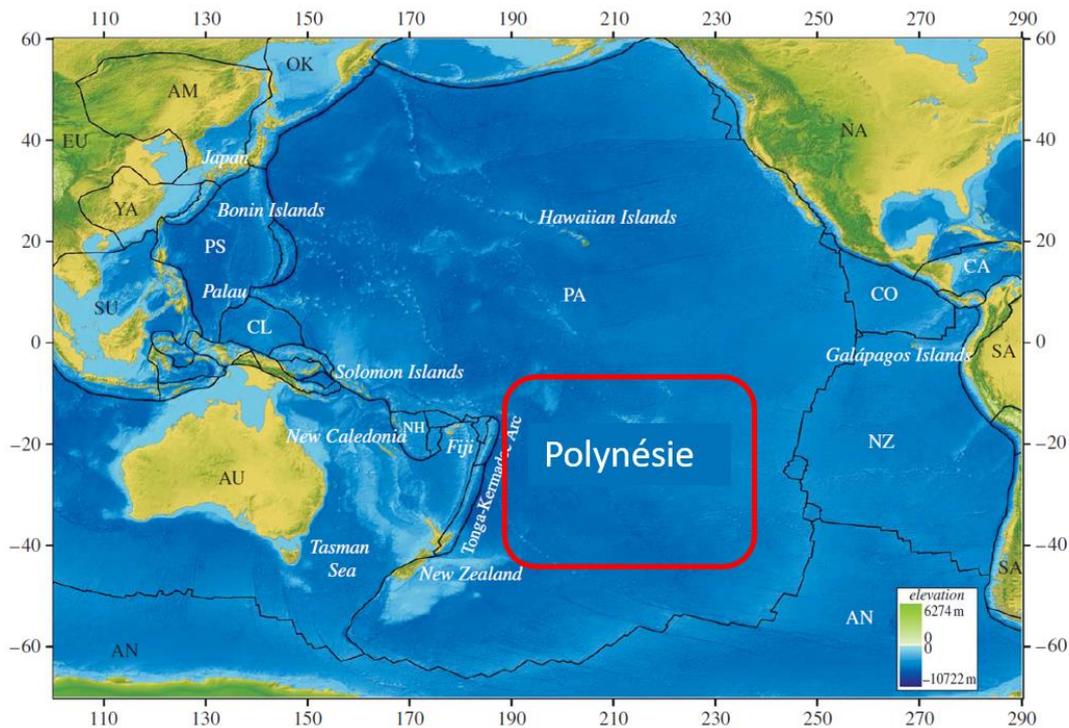


Figure 14: Carte de l'océan Pacifique

Les poissons amphidromes se trouvent principalement en milieu tropical (McDowall, 2010). C'est d'ailleurs le type de migration le plus répandu en Polynésie (Keith et al., 2013).

Ils sont répartis pour la plupart dans deux familles, les Gobiidae (gobies) et les Eleotridae. Ils sont répartis, sur les îles en fonction de l'altitude et la force du courant. Ils représentent la biodiversité la plus importante de Polynésie. Certains sont endémiques d'un archipel ou d'une île. Ils sont distribués des estuaires jusqu'au cours supérieurs des rivières. Les Eleotridae se trouvent le plus souvent dans les estuaires, les cours inférieurs des rivières, ou encore dans les eaux stagnantes. D'autres espèces, au contraire, vont se retrouver aux altitudes élevées comme les gobies du genre *Lentipes*, *Sicyopterus* et *Smilosicyopus*.

La colonisation d'une nouvelle île émergente se fait à partir des autres îles plus anciennes de la même chaîne volcanique. Les diadromes déjà présents sur une île colonisent une nouvelle île à l'état de larve ou post-larve pendant la phase marine, comme c'est le cas pour Hawaii et les îles adjacentes (McDowall, 2001). La capacité de dispersion des poissons diadromes permet d'obtenir des ensembles d'îles assez homogènes en termes de richesse spécifique.

Dans le cas où une île émergente ne possède pas autour d'elle d'îles plus anciennes issues du même point chaud, les poissons qui vont s'y établir peuvent provenir d'autres îles plus éloignées ou encore de centre de biodiversité. Dans l'océan Indo-Pacifique, le centre de biodiversité d'organismes marins le plus proche des îles polynésiennes forme un triangle

autour des archipels indonésiens, malaisiens et philippins (centre IMPA) (figure 15; Carpenter & Springer, 2005; Briggs & Bowen, 2013). Au sein de ce triangle, on retrouve une forte densité spécifique parmi les poissons, les coraux, les échinodermes et les mollusques (Briggs, 2005). Dans son étude, Briggs (2005) montre que ce triangle représente la source principale de poissons coralliens. Les 2/3 des poissons coralliens vivant dans l'océan Indo-Pacifique sont issus de ce centre de biodiversité. La diversité taxonomique diminue de façon longitudinale et latitudinale à mesure qu'on s'éloigne de ce centre de biodiversité (Gaither & Rocha, 2013).



Figure 15: Centre de biodiversité dans l'océan Indo-Pacifique (Briggs, 2005)

On peut ainsi penser que les poissons vivant sur les îles polynésiennes proviennent de ce centre et que les îles qui sont les plus éloignées possèdent une diversité taxonomique plus faible que les îles qui en sont proches.

II. Objectifs

L'objectif de ce chapitre est de tester l'hypothèse du modèle ATT² de Whittaker et al. en l'appliquant aux peuplements de poissons d'eau douce des îles de Polynésie pour en expliquer la richesse et l'endémisme tout en prenant en compte le contexte biogéographique particulier de cette zone où la distance au centre de diversité indo-pacifique est probablement déterminante ainsi que l'écologie particulière des espèces, distribuées selon un gradient altitudinal dans les rivières.

III. Matériel et Méthodes

1. Données

La plaque Pacifique contient 14 points chauds volcaniques dont 7 sont à l'origine des îles océaniques de Polynésie. Les îles polynésiennes sont donc apparues à différents moments dans le temps, de façon indépendante. Les îles d'un même archipel n'ont pas forcément été créées par le même point chaud comme le point chaud « MacDonal d » à l'origine des îles Australes et de l'île Mangaia de l'archipel Cook (Clouard & Bonneville, 2001; Neall & Trewick, 2008).

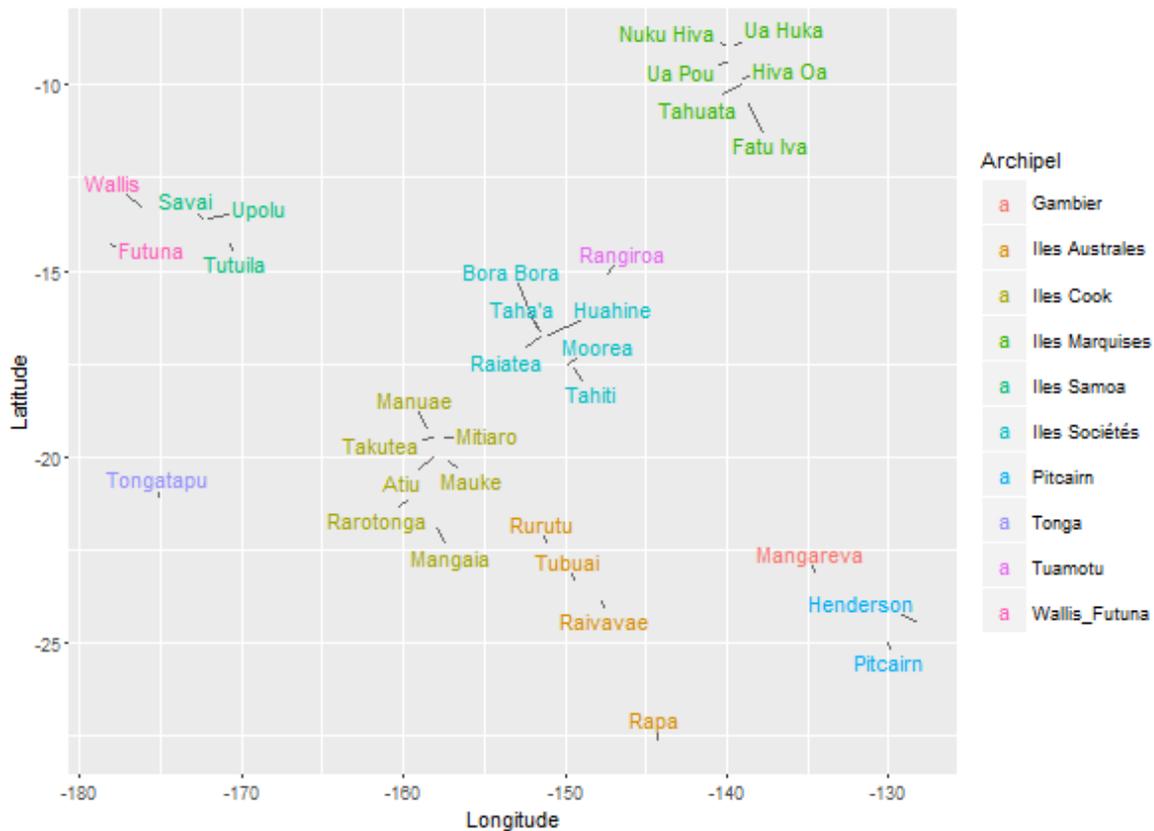


Figure 16: Carte des îles de Polynésie utilisées dans cette étude.

Dans cette étude, deux jeux de données sont pris en compte, un jeu de données présentant la présence/absence d'espèces de poissons d'eau douce dans les rivières des îles de Polynésie et un jeu de données présentant des variables relatives aux îles (âge, superficie, coordonnées spatiales, altitude). Le premier jeu de données est issu de « Poissons et crustacés d'eau douce de Polynésie: taxonomie, écologie, biologie et gestion » (Keith et al., 2013) et le second est issu de plusieurs sources bibliographiques (tableau 4).

Dans ces bases, 10 archipels sont renseignés (Figure 16) : archipel Cook (7 îles), îles Australes (4), îles Marquises (6), îles Sociétés (6), îles Pitcairn (2), îles Samoa (3), Wallis et Futuna (2), îles Tuamotu (1), îles Gambier (1) et île Tonga (1). Les îles ne mentionnant aucune des espèces d'intérêt n'ont pas été retenues dans la base de données. Chaque espèce est notée 1 lorsque qu'elle a été retrouvée sur l'île en question et 0 lorsqu'elle n'a pas été observée.

L'endémisme et le statut migrateur des espèces sont également issus de Keith et al. (2013). L'endémisme, a été décliné en trois statuts : « île » si l'espèce est endémique d'une île de Polynésie, « archipel » si elle est endémique d'un archipel et « non-endémique » dans le cas

contraire. Une espèce endémique d'une île sera nécessairement endémique d'un archipel. Le statut migrateur a également été pris en compte. Il se divise selon les 4 catégories : « anadrome », « catadrome », « amphidrome » et « non-diadrome ». Les espèces pour lesquelles le statut n'est pas fiable ont été placées dans la catégorie « non-diadrome ».

a. Données espèces

Le jeu de données comporte des données pour 50 espèces de poissons répartis parmi 3 ordres (Anguilliformes, Gasterosteiformes et Perciformes), 9 familles et 22 genres. 9 espèces sont endémiques d'un archipel et 10 d'une île. Sur les 50 espèces, on compte 28 amphidromes, 3 sont catadromes. Parmi les 19 espèces restantes, 14 sont non-diadromes et le comportement migrateur des 5 dernières n'est pas certain. Dans ce cas-là, elles sont classées comme non-diadromes.

b. Variables

Pour les 33 îles, différentes variables ont été collectées. Tout d'abord, l'âge des îles (en Ma) a été renseigné pour 28 d'entre elles. Ensuite, la superficie des îles (km²) est disponible pour toutes les îles. Enfin, l'altitude maximale de l'île est disponible pour 26 îles. Les coordonnées géographiques des îles ont également été considérées.

Pour chaque île, la richesse spécifique en poissons a été calculée ainsi que le nombre d'endémique de chaque catégorie et l'indice de diversification

Ces informations sont synthétisées dans le tableau 4.

Tableau 4: Tableau récapitulatif des informations collectées sur les îles de Polynésie.

Archipel	Ile	Age (Ma)	Superficie (km ²)	Altitude (m)	Richesse spécifique	Espèces endémique de l'île	Références
Iles Cook	Rarotonga	1.4	67	650	13	0	(Clouard & Bonneville, 2005; Gillespie & Clague, 2009)

Iles Cook	Mangaia	19	71	169	3	0	(Neill & Trewick, 2008; Gillespie & Clague, 2009)
Iles Cook	Atiu	8.1	27	72	3	0	(Page et al., 2000; Clouard & Bonneville, 2005; Gillespie & Clague, 2009)
Iles Cook	Mauke	5.4	18.4	30	3	0	
Iles Cook	Mitiaro	12.3	22.3	9	3	0	
Iles Cook	Takutea	NA	1.3	5	3	0	(Gillespie & Clague, 2009)
Iles Cook	Manuae	NA	22	5	2	0	
Iles Australes	Rurutu	10.5	32.3	390	11	0	(Dupon & Sodter, 1993; Clouard & Bonneville, 2005)
Iles Australes	Tubuai	9.1	45	422	11	0	(Dupon & Sodter, 1993; Page et al., 2000; Clouard & Bonneville, 2005)
Iles Australes	Raivavae	6.5	17.9	437	11	0	(Dupon & Sodter, 1993; Page et al., 2000; Neall & Trewick, 2008)
Iles Australes	Rapa	4.6	40.57	635	13	2	
Iles Marquises	Nuku Hiva	3.7	340	1227	9	1	(Clouard & Bonneville, 2005; Hamilton et al., 2012)
Iles Marquises	Ua Huka	1.9	77	886	8	0	(Clouard & Bonneville, 2005; Gillespie & Clague, 2009)
Iles Marquises	Ua Pou	3.3	106	1203	9	1	(Brousse et al., 1990; Clouard & Bonneville, 2005; Hamilton et al., 2012)
Iles Marquises	Hiva Oa	2.4	315	NA	9	1	(Brousse et al., 1990; Clouard & Bonneville, 2005)

Iles Marquises	Tahuata	1.9	50	1050	9	0	(Brousse et al., 1990; Clouard & Bonneville, 2005; Autai et al., 2012)
Iles Marquises	Fatu Iva	1.8	85	1125	6	0	(Clouard & Bonneville, 2005; Hamilton et al., 2012)
Iles Sociétés	Bora Bora	3.3	22	727	16	0	(Blais et al., 2000; Clouard & Bonneville, 2005; Neall & Trewick, 2008)
Iles Sociétés	Taha'a	2.9	91	590	16	0	(Clouard & Bonneville, 2005; Neall & Trewick, 2008; Hamilton et al., 2012)
Iles Sociétés	Raiatea	2.9	238	1017	16	0	
Iles Sociétés	Huahine	2.2	74	669	16	0	
Iles Sociétés	Moorea	1.5	132	1207	16	0	
Iles Sociétés	Tahiti	0.8	1042	2241	16	0	
Pitcairn	Pitcairn	0.6	4.6	335	1	0	(Clouard & Bonneville, 2005; Keith et al., 2013)
Pitcairn	Henderson	0.0001	37	33	2	0	
Iles Samoa	Savai	5	1820	1860	28	1	(Neall & Trewick, 2008; Quinn & Woodward, 2015)
Iles Samoa	Upolu	2.3	1110	1100	28	1	(Clouard & Bonneville, 2005; Quinn & Woodward, 2015)
Iles Samoa	Tutuila	1.2	124	652	20	0	
Wallis et Futuna	Wallis	0.8	96	151	1	0	(Clouard & Bonneville, 2005; Keith et al., 2013)

Wallis et Futuna	Futuna	NA	84	524	17	4	(Keith et al., 2013)
Tuamotu	Rangiroa	NA	1717	NA	3	0	(Gillespie & Clague, 2009)
Gambier	Mangareva	5.8	15.4	441	5	0	(Dupon & Sodter, 1993; Clouard & Bonneville, 2005)

2. Statistiques

La superficie et l'altitude ont subies une transformation log avant d'être ajoutées aux modèles. Les analyses de ce chapitre vont se dérouler en 4 étapes :

(1) Dans un cadre descriptif, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée afin d'observer la structuration des îles en fonction des peuplements de poissons. Ensuite, une analyse des correspondances multiples (ACM) a été réalisée sur les données poissons pour observer, de façon multivariée, les ressemblances entre îles du point de vue de l'ensemble des variables et les liaisons entre les variables. Une ACM a été préférée à une analyse en composantes principales (ACP) afin d'observer des relations non-linéaires qui ne sont pas observables avec une ACP. En effet, la relation entre la richesse spécifique (et le nombre d'espèce endémique par île et l'indice de diversification) et l'âge des îles est supposée être d'ordre polynomiale.

Pour la partie modélisation, des régressions de Poisson ont été utilisées

(2) Pour expliquer la richesse spécifique, le modèle ATT^2 a été testé dans un premier temps afin qu'il puisse être comparable au reste de la littérature.

(3) Ensuite, un modèle complet incluant les variables du modèle ATT^2 , ainsi que l'altitude et les coordonnées spatiales des îles a été testé

Les variables non significatives ont systématiquement été enlevées.

(4) Enfin, le modèle ATT^2 a été testé sur sa capacité à expliquer le nombre d'espèces endémiques par île (nSIE) ainsi que l'indice de diversification (DI).

Futuna et Samoa possèdent une espèce en commun. Wallis qui est également très proche géographiquement de Futuna et des îles Samoa (figure 17) ne partage pas autant d'espèces avec les autres îles que Tongatapu, ce qui explique qu'elle ne fasse pas partie de ce groupe. Le dernier groupe est caractérisé par des îles et des archipels partageant un grand nombre d'espèces en commun.

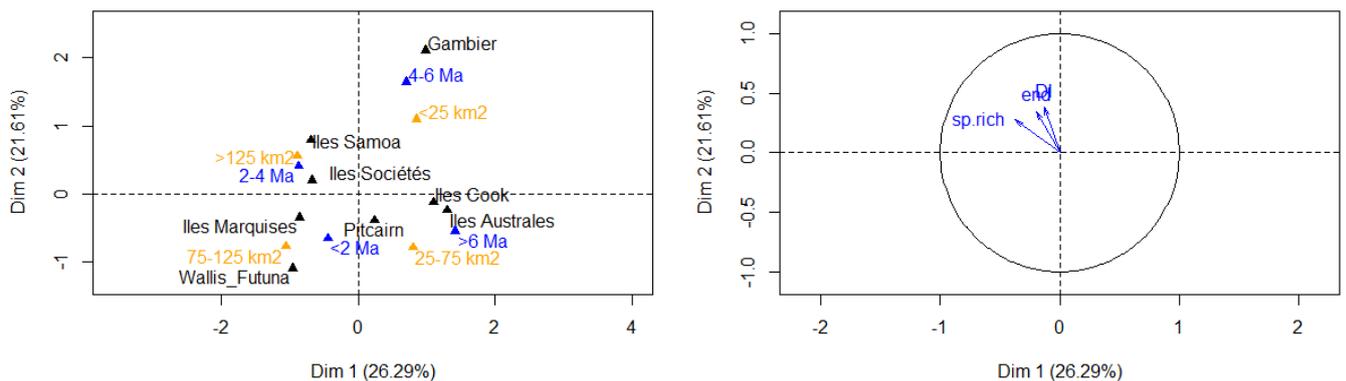


Figure 18: Analyse des correspondances multiples (ACM) des différentes îles polynésiennes en fonction de l'âge, la superficie et le nombre d'espèces de poissons endémiques par île.

L'ACM réalisée sur les 28 îles comprenant des données pour chaque variable. La lecture de l'ACM se fait comme suit : deux modalités sont proches si elles sont possédées par les mêmes individus.

Les archipels, ainsi que la richesse spécifique et l'indice de diversification ont été ajoutés comme variables supplémentaires (figure 18, à droite). La variable contenant les noms des archipels a pour but d'aider à l'interprétation. Les résultats de l'ACM (figure 18, à gauche) nous montrent dans un premier temps qu'il existe une forte relation entre l'âge et la superficie des îles mais que cette relation n'est pas linéaire. En effet, lorsqu'on regarde les modalités de ces deux variables, on peut remarquer qu'elles sont proches, le plus souvent deux à deux. Globalement, les îles « vieilles » ont des superficies petites à moyennes et les îles « jeunes » ont des superficies moyennes à élevées.

Lorsqu'on regarde les variables illustratives (richesse, nombre d'endémisme, indice de diversification), on peut remarquer qu'elles sont très corrélées entre elles. Lorsqu'on regarde maintenant ces variables illustratives avec le graphique des modalités, on peut voir que les futures variables à expliquer ont des valeurs élevées pour les îles dont la superficie

est également forte. On s'attend donc à retrouver une relation linéaire et positive entre les variables à expliquer et la superficie. Les valeurs pour la richesse spécifique, nSIE et DI sont également maximales pour les îles d'âge moyen, entre 2 et 4 Ma et minimales pour les îles âgées de plus de 6 Ma. On s'attend donc bien à voir une relation positive entre les variables et l'âge jusqu'à un certain seuil puis voir ensuite une relation négative. Au regard des données, les hypothèses proposées par la théorie de biogéographie des îles semblent pouvoir être validées chez les poissons d'eau douce de Polynésie.

2. Modèle ATT²

Les résultats du modèle ATT² proposé par Whittaker et al., montrent un effet significatif de l'âge (ordre 1 et 2) (Coef=0.13, std.error=0.05, Z value=2.56, P value= 0.01 ; Coef= -0.01, std.error=0.004, Z value= 2.89, P value= 0.004) et de la superficie (Coef= 0.29, std.error=0.04, Z value= 7.26, P value= <.001). On obtient un AIC de 187.95 pour ce modèle. Dans ce modèle, la richesse spécifique augmente avec l'âge avant de diminuer drastiquement (figure 19). La richesse maximale est obtenue pour les îles âgées de 6 Ma environ. La richesse spécifique augmente avec la superficie.

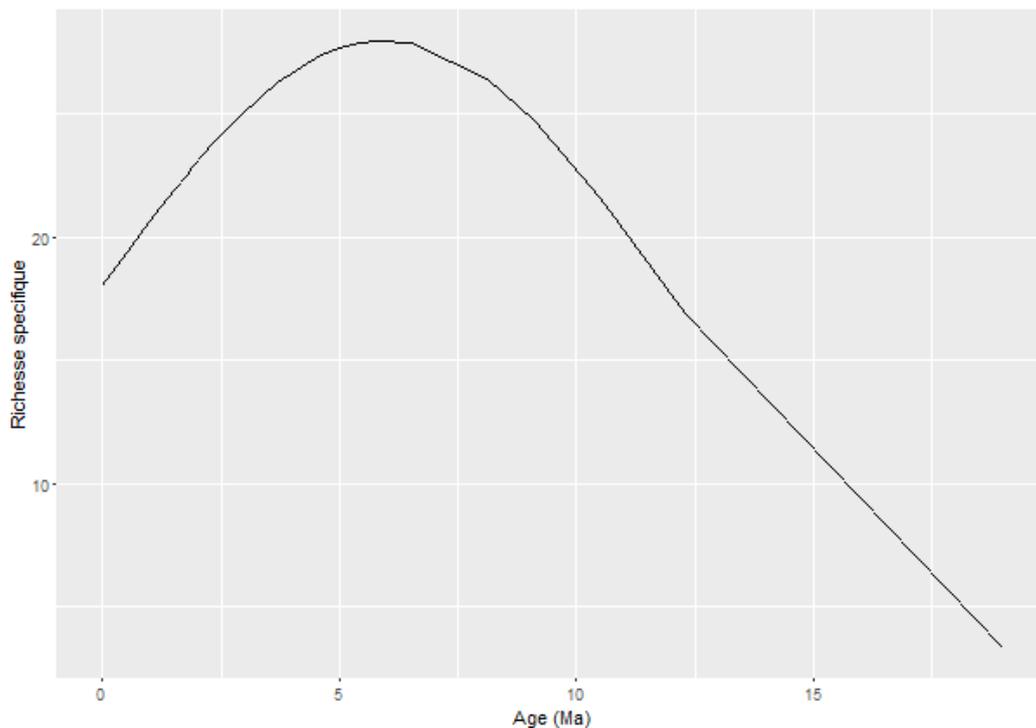


Figure 19: Effet de l'âge sur la richesse spécifique d'après les résultats du modèle ATT²

3. Modèle complet

Dans un second temps, les coordonnées spatiales et l'altitude ont été ajoutées aux modèles précédents. Quatre variables, l'altitude, l'âge (ordre 1 et 2), la longitude ont un effet significatif sur la richesse spécifique compte tenu des autres variables intégrées dans le modèle (Coef= 0.45, std.error= 0.07, Z value= 6.67, P <.001 ; Coef=0.13, std.error= 0.05, Z value= 2.68, P = 0.007 ; Coef= -0.008, std.error= 0.003, Z value= -2.52, P=0.01; Coef= -0.02, std.error= 0.005, Z value = -4.55, P <.001). La richesse maximale est obtenue pour des îles âgées entre 7 et 9Ma.

L'AIC de ce modèle est de 142.19.

4. Autres indices

Nombre d'endémiques par île nSIE

Le meilleur modèle, issu d'ATT² est celui pour lequel on a un effet légèrement significatif, curvilinéaire et convexe de l'âge (Coef=4.93, std.error=2.48, Z value= 1.98, P= 0.047, Coef= -0.61, std.error= 0.32, Z value = -1.92, P = 0.055). Le pic de richesse maximale en endémiques, s'observe pour les îles âgées de 4 Ma.

DI

Aucune des variables du modèle ATT² ne semble expliquer l'indice de diversification.

V. Éléments de discussion

Si l'ensemble des îles polynésiennes semble homogène de par la proximité des îles, l'histoire géologique de ces îles, créées à différentes périodes géologiques et issues de différents hotspots volcaniques, nous montre la particularité de certains archipels. En effet, cet ensemble peut être divisé en 3 groupes de par sa structuration en espèces de poissons. Les Marquises notamment forment un groupe d'îles très différent des autres archipels en raison du nombre élevé d'espèces endémiques qu'on y trouve. Un autre groupement d'îles

représenté par Futuna, Tongatapu et les îles Samoa forment un ensemble homogène partageant de nombreuses espèces de poissons en commun. Ces îles ne se trouvent pas sur le même arc volcanique mais on peut penser que les espèces ont fortement migrées entre ces îles. Le fait que Wallis, pourtant proches de Futuna et des îles Samoa, ne se trouve pas dans ce groupe s'explique par le fait qu'elle partage peu d'espèces avec Tongatapu et moins d'espèces que Futuna avec les îles Samoa. Comparé à Futuna, Wallis est une île peu élevée ne possédant pas de cours d'eau de façon permanente, ce qui explique le faible nombre d'espèces qui y vivent et pourquoi elle ne possède pas la même structure en espèces de poissons que Futuna, les îles Samoa ou Tongatapu (Keith et al., 2013).

Le dernier groupement d'île comprend les îles Australes, Sociétés, Cook, Pitcairn, Rangiroa et Mangareva. Ces îles partagent de nombreuses espèces. Cette structuration biogéographique ne semble pas être liée aux variables de diversité considérées dans cette étude. Par exemple les îles de l'archipel des Marquises ne se positionnent pas de manière particulière dans la figure 18.

L'ACM réalisée sur les données permet de montrer que les îles d'âge intermédiaire sont associées avec une richesse spécifique, un endémisme (nSIE) et un indice de diversification (D) élevés comme attendu par le GDM. A l'inverse la relation avec la superficie n'apparaît pas, suggérant que l'âge est le facteur dominant du modèle GDM pour le système étudié.

Un effet en dôme sur la richesse spécifique est validé par les régressions multiples, que ce soit avec le modèle ATT² seul, ou bien lorsque l'altitude et les coordonnées géographiques sont prises en compte. Dans notre cas l'âge maximum des îles étudiées (environ 20 Ma) fait partie de la gamme haute pour ce genre d'études et rend nos résultats comparables aux autres travaux qui ont signalé une relation en dôme (Borregard *et al.*, 2016). Peu d'études montrent, ou mentionnent, à quel âge le pic de richesse est atteint. Pour les escargots terrestres (Cameron et al., 2013), le pic survient en général vers 10 Ma pour divers archipels, une valeur plus élevée que celle observée pour les poissons d'eau douce (6 Ma). Une explication possible est que si des processus de diversification *in situ* sont à l'œuvre, ils doivent conduire à un pic de diversité décalé par rapport au pic de diversité d'habitat ou de superficie de l'île, le temps que les barrières à la dispersion se traduisent par des spéciations effectives. Dans ce scénario, le pic précoce des poissons d'eau douce serait interprétable par une faible contribution des processus de diversification *in situ*. Les valeurs faibles de l'indice de diversification iraient dans ce sens. Compte tenu du fait que toutes les espèces

considérées dans cette étude ont une phase larvaire marine (espèces catadromes ou amphidromes) ou sont euryhalines (espèces des bas cours estuariens), un brassage des populations au sein d'une même île est assez probable et s'oppose à une diversification in situ. Il est probable que l'existence d'une phase larvaire permette de coloniser mais également de se maintenir sur les îles océaniques. En effet les cours d'eau y sont de petite surface et très pentus et par conséquent sujets à des crues violentes susceptibles de conduire à des extinctions de populations, en particulier dans les zones où surviennent des ouragans. Une phase larvaire marine permet de re-coloniser ces rivières après extinction locale. On peut ainsi expliquer l'absence, dans les îles étudiées ici, d'espèces strictement d'eau douce qui auraient pu évoluer à partir d'un ancêtre diadrome.

Le brassage des populations mis à part, la superficie des îles ne semble pas suffisante pour que des spéciations allopatriques y surviennent. Chez les poissons d'eau douce de tels processus sont identifiables à l'aide d'un indice de diversification à partir de superficie de l'ordre de 4500 km² (Tedesco et al., 2012) alors que la superficie maximale observée pour les îles polynésiennes est d'environ 1500 km².

Il a été suggéré que l'absence d'une relation en dôme pouvait être due à des capacités de dispersion élevées (Borregard *et al.*, 2016). Le cas des bryophytes dont les spores dispersent par voie aérienne a été cité comme exemple (Patiño et al., 2013). Les espèces de poisson que l'on rencontre dans les îles polynésiennes sont soit des espèces diadromes, soit des espèces euryhalines d'origine marine mais pouvant coloniser les bas cours des rivières. Dans les deux cas leur capacités de colonisation des îles océaniques sont certainement meilleures que la plupart des organismes terrestres et néanmoins une relation en dôme est observée laissant penser qu'une autre hypothèse doit être trouvée pour expliquer les exceptions au GDM.

Comme dans d'autres applications du modèle GDM, nous observons un effet positif de l'altitude maximale de l'île sur la richesse spécifique. L'altitude d'une île est généralement interprétée comme un indicateur de la diversité de l'habitat, et cette interprétation vaut aussi pour les poissons d'eau douce des îles océaniques car certaines espèces, en particulier les gobies amphidromes, se succèdent selon l'altitude du cours d'eau (Keith & Sasal, 2016).

Après leur séjour en mer, les larves de poissons amphidromes retournent en eau douce et remontent les rivières afin de rejoindre leur futur habitat de poisson adulte. Afin d'en être capable, les gobies, très présents en Polynésie, voient leur nageoire pectorale et caudale

ainsi que leur disque pelvien grossir afin de pouvoir effectuer cette migration et leur permettre de franchir les seuils rocheux (Keith, 2003). Chez les gobies présents en Polynésie, les espèces du genre *Lentipes* montent très haut en altitude, entre 200 et 300m et jusqu'à 350m pour *Lentipes rubrofasciatus* dans les Marquises (Keith *et al.*, 2013; Keith & Sasal, 2016). A l'inverse, d'autres espèces de gobies comme celles du genre *Stiphodon* se cantonnent dans la partie basse des cours d'eau. La plupart des espèces euryhalines ou catadromes (sauf *Anguilla megastoma*) sont réparties principalement dans les estuaires et les eaux saumâtres des cours inférieurs des rivières.

Tout comme pour les poissons des récifs coralliens (Briggs, 2005), on observe que la richesse spécifique diminue si l'on s'éloigne du centre de diversification Indo-Pacifique le long d'un gradient longitudinal, soulignant l'importance des processus de colonisation dans la mise en place des peuplements insulaires et en particulier que ceux-ci prennent le pas sur les processus de diversification *in situ*, suggérant que ces derniers sont faibles ou inexistant. L'éloignement de la source de colonisation devrait également s'accompagner d'une augmentation de l'endémisme, mais les résultats ne concordent pas vraiment avec cette hypothèse. Les Marquises, l'archipel avec le plus d'endémiques (la quasi-totalité des espèces de gobies des Marquises ne se rencontrent que dans cet archipel) sont nettement moins éloignées du centre Indo-Pacifique que les îles Hawaii et celles de Micronésie, les deux autres archipels à forte proportion de poissons d'eau douce endémiques (Keith & Sasal, 2016). L'existence d'anciens courants marins qui auraient empêché la dispersion des larves hors de l'archipel des Marquises a été invoquée mais reste à prouver (Keith & Sasal, 2016). Si l'on considère les endémiques rencontrés sur une seule île, quatre sont dans les Marquises, deux sur l'île de Rapa (îles Australes), et quatre sur Futuna ; bref à la fois sur des îles proches (Futuna) ou relativement éloignées (Rapa) du centre Indo-Pacifique et au final aucune tendance claire ne se dessine. L'île la plus jeune sur laquelle on observe une espèce endémique (Tahuata, Marquises) est âgée de 2 Ma environ, ce qui dans l'hypothèse que l'espèce se soit différenciée sur place nous donne une estimation du temps écoulé avant spéciation, valeur plausible compte tenu des estimations existantes pour d'autres espèces de poissons d'eau douce, en excluant les radiations lacustres (McCune & Lovejoy, 1998). Nos analyses suggèrent qu'une relation en dôme existe entre le nombre d'espèces endémique et l'âge de l'île, la partie montante serait expliquée par le temps pris par la spéciation, la partie descendante par la perte d'habitat consécutive à l'érosion comme prédit par le GDM. Ce

résultat doit être considéré avec prudence néanmoins compte tenu des incertitudes qui demeurent concernant la systématique des espèces, le faible nombre d'endémiques et le fait que Futuna n'ait pas été considérée faute d'information sur son âge.

Une fois la prise en compte d'autres variables, la superficie de l'île n'a plus d'effet significatif sur la richesse spécifique. Ce résultat peut résulter de la corrélation positive de la taille de l'île avec l'altitude et du fait que les deux plus grandes îles soient proches du centre Indo-Pacifique, de telle sorte que l'effet propre de la superficie de l'île, s'il existe, peut être dilué et rendu imperceptible. De plus la superficie d'une île n'est qu'un indicateur assez grossier de la surface en habitat aquatique disponible et de comment celui-ci est fragmenté en différentes rivières. Par exemple Wallis (96 km²) possède un réseau hydrographique quasi-inexistant tandis que Futuna (80 km²) est drainée par 15 rivières. Par ailleurs même les îles les plus grandes n'ont-elles pas la superficie nécessaire pour favoriser des spéciations allopatriques *in situ* et contribuer de ce fait à une relation aire-espèces.

Pour conclure, le modèle GDM s'applique avec succès aux poissons d'eau douce des îles polynésiennes en ce sens que l'effet en dôme entre l'âge de l'île et la richesse spécifique est observé comme prédit. Cependant le mode de dispersion particulier des poissons amphidromes ainsi que la superficie réduite des îles ont probablement limité les possibilités de diversification *in situ* de telle sorte que la relation en dôme semble être soutenue par le simple fait que la diversité de l'habitat est maximale à des âges intermédiaires. La généralité de ce scénario pourrait être testée sur d'autres espèces amphidromes, tels que les crustacés. Une conséquence possible de l'absence de diversification *in situ* suggérée par nos analyses est que le pic de richesse surviendrait plus tôt dans l'histoire de l'île, hypothèse qu'il faudrait tester plus en profondeur par d'autres études comparatives.

Partie II : Vulnérabilité et déclin des poissons diadromes

Partie II : Vulnérabilité et déclin des poissons diadromes

Chapitre III : Extinctions

I. Introduction

Malgré leur forte capacité de dispersion et de colonisation, les poissons diadromes sont nettement plus sensibles que le reste des poissons d'eau douce aux activités anthropiques. Ainsi, il a été montré dans différentes études, que la stratégie de diadromie augmente le risque d'extinction des espèces (Angermeier, 1995; Froese & Torres, 1999). Si de nombreuses études ont modélisées le risque d'extinction des espèces de poissons d'eau douce, la plupart d'entre elles utilisent des critères de vulnérabilité et non des extinctions avérées. L'étude suivante portera donc sur la modélisation de l'extinction des espèces de poissons d'eau douce en fonctions de différents caractères biologiques.

L'article qui suit a été soumis à *Diversity and Disribution*.

II. Article

Title : Endemism is the major correlate of recent global extinctions in freshwater fish.

Authors: Anais Chalant^{1, 2}, Céline Jézéquel¹, Bernard Hugueny^{1, 3}

Postal addresses and email addresses of the authors:

1 Sorbonne Universités, Biologie des Organismes et des Ecosystèmes Aquatiques (BOREA), UMR MNHN/CNRS 7208/UPMC/UCN/UA/IRD 207, UMR BOREA, IRD 207, CNRS 7208, UPMC, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 Rue Cuvier, 75231 Paris, FRANCE; Caen

2 achalant@edu.mnhn.fr

3 hugueny@mnhn.fr

Keywords: biogeographical island, body size, conservation biogeography, data deficient, diadromy, extinction proneness, geographical range size, macroecology

Short running title: Extinction proneness in freshwater fish

Name of corresponding author: Anais Chalant

ABSTRACT

Aim

Freshwater fish are undergoing human driven species extinctions at an unprecedented rate. Yet, little is known whether one can learn from already extinct species in order to identify those that might be jeopardized in the near future. In the present study we provide the first test of the non-randomness of global and recent extinctions within freshwater fish with regard to biological, ecological and taxonomic traits.

Location

Global.

Methods

We compiled information about global extinction status for 3675 freshwater fish species. Using logistic regressions, we then tested whether extinct species differed from extant ones with regard to geographic range size, endemism, body length, diadromy, geography and taxonomy. A model using the number of inhabited rivers as a surrogate for geographic range size has been used to predict the extinction proneness of 4321 non-evaluated and data deficient species (NE-DD).

Results

Species with a small geographical range size, and particularly single river endemic species, suffer from the highest extinction rates. Extinctions occur principally in Europe and in the Nearctic. Being diadromous increases the likelihood of extinction. Species within families that are over-represented in isolated and species poor water bodies (e. g. alpine lakes, desert springs) are among the most prone to extinction. Models applied to the NE-DD species suggest that up to 30 % of recent extinctions might have been unnoticed.

Main conclusions

The high extinction rate observed for fish species restricted to one river basin, mirrors the pattern observed for insular terrestrial vertebrates and confirms the high vulnerability of endemic species when exposed to human impacts. Most freshwater fish species are single-

river endemics and without conservation actions, a reduction in extinction rate is therefore not anticipated. To support more efficient conservation actions, efforts for improving our knowledge about the geographical distribution of species should focus on areas of endemism exposed to human threats.

INTRODUCTION

Extinction could occur at several spatial scales, but the most important is the global one, when all the populations of a species have been eliminated. The majority of conservation biologists agree that for many taxonomic groups, current global extinction rates are substantially higher than for pre-human periods (Pimm et al., 1995; Ceballos et al., 2015). In this context, and as Raup (1981) put it concisely, the point is to know whether species extinction is a matter of bad luck or bad genes. If species that have gone into extinction recently share some biological or ecological traits (“bad genes”), extant species with the same traits are likely to be washed away by the next waves of human-driven extinctions. Such extinction-prone species obviously deserve special attention from conservation biologists and identifying them is a critical step towards efficient proactive actions (Purvis et al., 2000). Because they are faced with a large array of detrimental anthropogenic activities resulting in habitat fragmentation (e.g. dams), habitat degradation (e.g. pollution), overexploitation (e.g. fishing), and increased exposure to competition, predation and diseases due to the introduction of alien species (Dudgeon et al., 2006), freshwater fish are undergoing species extinction rates that are almost 1000 times higher than those observed in the fossil record (Burkhead, 2012) . Surprisingly, there have been no studies to discover whether one can learn from already extinct freshwater fish species in order to identify those that might be jeopardized in the near future because of human activities. As a result, in contrast with terrestrial vertebrates (Richman et al., 1988; Loehle & Eschenbach, 2012; Szabo et al., 2012) , little is known about the biology or ecology of freshwater fish species that have become extinct recently at a global scale. In the present study we provide the first test of the non-randomness of global and recent extinctions within freshwater fish with regard to biological, ecological and taxonomic traits.

Looking for biological traits correlated with extinction proneness has been an active research

area (Purvis et al., 2000; Reynolds, 2003; Olden et al., 2010), with emphasis given to traits related to different forms of rarity (e.g. low abundance, small geographic range and habitat specialization) and to slow life history (e. g. slow growth rate and late sexual maturity). The rationale is that a rare species is more easily eliminated than a common one and a species with a slow life history recovers more slowly from disturbance and is thus more vulnerable to excess mortality (Reynolds, 2003). For the majority of freshwater fish species, no reliable data exist to assess their rarity by using knowledge about their population size and habitat use. Fortunately, a rough estimate of their geographic rarity can be estimated by using the number of river basins inhabited; this information is known for a large number of species at the global scale (Tedesco et al., 2012). Moreover for a substantial proportion of these species, distribution maps exist (IUCN Red List Spatial Data). Large vertebrate species tend to display slow life history features (Reynolds, 2003) and for this reason body size is frequently used as a candidate to correlate extinction proneness (e. g. Monte-Luna & Lluch-Belda, 2003), particularly when information about more reliable variables (e.g. age at maturity) is lacking. This is the rationale that has been followed in this study. To these variables we added migratory status because diadromy, a trait specific to some fish that can migrate between freshwater and the sea, has been linked to extinction risk in regional and global studies (Angermeier, 1995; Froese & Torres, 1999; Reynolds et al., 2005; Giam et al., 2011).

In general, two species closely related in a phylogeny tend to share similar biological traits. So, if one is extinction-prone, the other is also likely to be extinction-prone. This means that extinction risk is unlikely to be randomly distributed among clades or taxonomic groups, at least for higher taxa (Purvis et al., 2000), as demonstrated by Duncan & Lockwood (2001) for fish. For this reason, and in the absence of a complete phylogeny, taxonomic information has been added to our analysis along with species traits, partly to control the phylogenetic relatedness in the statistical analyses. Moreover taxonomy may act as a surrogate for unknown or unavailable variables shared by related species, which is interesting within a context of a paucity of biological or ecological information, as in our study.

Besides identifying traits predisposing species to become extinct, we also used our models to compare the level of extinction risk between species assessed for extinction status (the sample used to fit the models) and species with unknown status (species excluded from the analyses). As for many other groups, the extinction status of many freshwater fish species is

unknown because they occur in parts of the world that have not been comprehensively assessed or surveyed for red listing, or because they have not been the target of recent field investigations. Thus, models of extinction proneness have been fitted to a sub-sample of the total species of interest and could therefore provide a biased picture of the overall vulnerability of the group (e.g. Webb & Mindel, 2015). To estimate how strong this bias might be for freshwater fish, we used outputs of our statistical model of extinction proneness to compare assessed and non-assessed species.

METHODS

Global extinctions

A list of freshwater fish species, globally extinct in the wild, has been compiled from three databases, the “Committee of Recently Extinct Organisms (CREO) list of fish extinctions” (Harrison & Stiassny, 1999; Stiassny, 2002), the “American Fisheries Society’s Endangered Species Committee list” (Jelks et al., 2008) and the IUCN’s Red List (IUCN, 2015), as detailed in the supporting information (annexe A2).

Here, we opted for a liberal assessment of extinction by coding as extinct, a species considered as such in at least one of the sources used in this study (CREO, IUCN, AFS). This choice is likely to overestimate the actual number of extinctions, but has the advantage of mitigating as far as possible, the statistical issue raised by performing logistic regressions with a very low number of positive cases (extinct species, see below). For the same reason, when a sub-species is listed as extinct in one of the database, it has been treated like a species.

The aim of this study is to compare extinct and extant species with regard to some biological and ecological features. One problem is that a species not listed as extinct, cannot be automatically listed as extant for two reasons. First, the status of some species has not been recently evaluated by experts (non-evaluated species, NE). Second, the status of a species may have been assessed, but because of a gap in knowledge, no firm conclusion can be reached about its status (data deficient species, DD). So, in addition to the list of extinct

species obtained in the previous step, we added extant species that have been evaluated and are not data deficient.

Geographic distribution

We used a database reporting the geographic occurrence of 8472 fish species, inhabiting 1058 drainage basins distributed all over the globe, as described in Tedesco *et al.* (2012) and (Brosse *et al.*, 2012), and for a subset of 3675 species, distribution maps from the IUCN Red List Spatial Data were used. A drainage basin corresponds to a river basin draining into the ocean or into an endorheic lake. If an extinct species does not appear in the occurrence database, its geographic occurrence has been assessed from the information given in the extinction databases or in FishBase (available at <http://www.fishbase.org> accessed on July 2013). The number of drainage basins inhabited per species, as a surrogate for geographical range size, was extracted from this database. A species occurring in only one river basin is considered endemic as in Tedesco *et al.* (2012). From the IUCN Red List Spatial Data, geographical range sizes (in km²) were calculated as the total area of all constituent polygons in each species distribution map. Only the historical, native area has been considered. The geographic range size of extinct species or sub-species not listed in the Red List Spatial Data has been estimated by combining several methods and sources (see annexe A3). The number of river basins inhabited by a freshwater fish species provides only a rough estimate of its geographic range size because basins may differ greatly in their size and percentage of occupation. However, this value has the merit of being available for a large number of species without major geographic bias. In contrast species for which distribution maps are available are not a random subset of the global fauna with regard to geography and IUCN status. Asia and South America are under-sampled as well as data deficient species. European and Nearctic freshwater fish faunas have been extensively studied compared to other faunas and it is likely that knowledge about the extinction status of their species is more reliable there than anywhere else, as exemplified by recent and comprehensive syntheses (Kottelat & Freyhof, 2007; Jelks *et al.*, 2008; Burkhead, 2012), using AFS or IUCN criteria. Moreover, exposure to human activities has been higher and longer in these regions. To test for this geographic bias in biological knowledge and exposure, we included spatial information in the analyses by assessing whether a species is present in Europe, in

Nearctic, or none. We coded Europe and the Nearctic separately because European fish have been exposed to human activities for longer than in North America, and this could result in higher extinction rates there.

Life-history traits and taxonomy

Body size (maximum standard length, SL_{max}) is already available in the occurrence data base. When the maximal length for species added to this database was not found in FishBase, the average SL_{max} of congeneric species was used as a surrogate.

The species migratory status, diadromous or not, was found in FishBase. Taxonomy and species binomial names follow FishBase.

Statistical analysis

To explain the probability of global extinction using several ecological or life-history traits (geographic range size, endemism, body size, diadromy and region), we used a multiple logistic regression. Because taxonomy is likely to account for hidden variables that can improve extinction modelling and also because we estimated missing values of body size for some species from congeneric information, we coded it as a hierarchical effect. Here, taxonomy is described at the family-level, a level which has proven useful in previous works (Duncan & Lockwood, 2001). A genus-level was also considered, but not retained because preliminary analyses suggested that its predictive power, assessed by cross-validation, was lower than that using the family effect, and the great number of monospecific genera produced intractable nested models (with both genus and family information included). We chose a hierarchical effect because it allows one to account for the variability among a large number of families, while estimating a reduced set of parameters. The lme4 package was used to perform hierarchical model (Bates et al., 2014).

It is well known that for logistic regression, the Maximum Likelihood Estimation (MLE) suffers from small-sample bias (Firth, 1993) when the number of positive observations (here extinct species) is low, particularly if the data are highly unbalanced like ours, with 98 extinct species which represent 2.67% of the total. With highly unbalanced data, the variance of the

Maximum Likelihood Estimate increases, possibly resulting in biased estimates, especially for the intercept. Unfortunately, to our knowledge, no bias correction methods for hierarchical models are available in the R environment. To address this problem, we also performed a non-hierarchical multiple logistic regression using the Firth correction which reduces the bias due to small sample size (Firth, 1993) by penalizing the likelihood function, the penalty shift toward 0 as sample size increases. To achieve this, the `firthglm.fit` function of the `mbest` package (Perry, 2015) of R software was used. We also performed a non-hierarchical multiple logistic regression model without bias correction (MLE). These two additional models allowed us, by comparison, to assess how much regression estimates of the hierarchical models are affected by small sample size bias and taxonomic effect.

The regression models were fitted to the set of species with known extinction status (by excluding DD and NE species) and geographic range size. Because for most DD and NE species, geographic range size is not known, models based on geographic range size are of little help to predict the extinction proneness of these species. Instead we fitted a hierarchical logistic model using the number of river basins occupied as a surrogate of geographic range size (3675 species) and then used predictions of this model to assess the status of NE and DD species (4321 species). It is also worth noting that endemism cannot be used in this model because it is partly confounded with the number of river basins occupied. After removing the non-significant variables (according to approximate Z-scores, $\alpha < 0.05$), a 3-fold cross validation was performed 1000 times to test prediction accuracy. As our dataset is unbalanced with a majority of non-extinct species, the positive predictive value of the model (proportion of true positive among those classified as positive) after cross validation was calculated for model comparison as the Area Under Curve (AUC).

In a second step, efficient models were used to predict extinction probabilities among species with unknown extinction status (DD and NE species).

RESULTS

The raw data analysed are given in the supporting information (annexe A3).

There were no differences between Europe and the Nearctic concerning extinctions date ($t = -1.99$, $df = 17.45$, $P = 0.063$).

Relationships between the proportion of extinct species and the life history and ecological features considered in this study are synthesized in Table 5. Compared to extant ones

($n=3577$), extinct species and sub-species ($n=98$) inhabited a lower number of river basins ($t = 13.49$, $df = 131.12$, $P < .0001$) and had a smaller geographic range size ($t = 13.299$, $df = 98.684$, $P < .0001$), the majority of extinct species being endemic, and restricted to one river basin (Chi-squared = 52.814, $df = 1$, p -value < 0.0001) (Figure 20). Extinct species were the same size as non-extinct ones ($t = 1.85$, $df = 3673$, $P = 0.06$). No statistically significant relationships have been observed with diadromy (Chi-squared = $1.92e-29$, $df = 1$, $P = 1$). Extinction was not random with regard to taxonomy (Chi-squared = 809.63, $df = 124$, $P < .0001$). Extinct species were more likely to occur in Europe and in the Nearctic than in other parts of the world (Chi-squared = 158.75, $df = 2$, $P < .0001$)

Results from the multiple hierarchical logistic regression model including, geographic range size (in log), body length (in log), diadromy (binary), endemism (binary), presence in the Nearctic region (binary) and presence in Europe (binary) as explanatory variables, showed that all variables except body length and Europe had a statistically significant partial correlation with extinction probability. There was a strong effect of inter-familial variability on extinction rate. Once non-significant variables had been removed, 15 families out of 125 had higher extinction rates than expected (family positive effect from 0.27 to 2.56) as shown in Figure 21. For most variables, the partial correlation coefficient was quite stable with regard to the way it had been estimated (with or without bias correction, and with or without a random effect). One exception was the coefficient for presence in Europe which changed its sign when taxonomy was accounted for (Table 6).

According to the hierarchical model fitted with the number of rivers inhabited (in log), body length (in log), diadromy (binary), presence in the Nearctic region (binary) and presence in Europe (binary) all variables but diadromy and body length contributed significantly in explaining extinction probability (Table 7). Compared to the model where geographic distribution was described by geographic range size and endemism instead of number of rivers inhabited, partial correlation coefficients were unstable (sign changed) for body length and Europe. In both models, species with restricted geographic distributions (endemic, small geographic range size, small number of inhabited rivers) were the most prone to extinction. The positive predicted value for the hierarchical model with geographical occurrences after 3-fold cross validation was 0.72, indicating that among those classified positive, there was a 72% chance of finding a true positive. The value of AUC was 0.90.

When applying the hierarchical model with geographical occurrences and regions as fixed effects and family as a random effect to DD-NE species, the predicted probabilities of extinction were significantly lower on average than in the training data set (0.015 vs. 0.025; $t=6.51$, $df=5627$, $P < 0.001$) and the predicted number of unnoticed extinctions was 63.

DISCUSSION

Extinction proneness

A small sized geographic range has regularly been identified as a feature increasing the extinction probability of a species through natural or anthropogenic causes (Purvis et al., 2000; Reynolds, 2003). Two main factors may explain such vulnerability. First, species with restricted range size are likely to have small population size and the relationship between population size and extinction probability is among one of the most robust in ecology (Lande, 1993). Secondly, species with restricted distribution are more likely to be eradicated by a localized catastrophe than more widespread species (Raup, 1981). Our results confirm that a restricted range size leads to higher extinction probability when range size is expressed as the surface area of the occupied range as well as the number of river basins inhabited. In a study of recent freshwater fish extinctions in Singapore, Giam *et al.* (2011) reported that species restricted to one river basin became extinct at the highest rate. Our study demonstrates that this result holds true when scaling up to the global scale. A great majority of recently extinct species of terrestrial vertebrates were insular endemics (Richman et al., 1988; Loehle & Eschenbach, 2012; Szabo et al., 2012), a result coherent with the pattern observed in freshwater fish if we consider a river basin as a biogeographical island. Interestingly, when geographic range size is expressed as surface area, endemism contributes positively to extinction probability, suggesting that endemic freshwater fish species have a higher likelihood of extinction for reasons other than their restricted geographic range size. In terrestrial vertebrate groups it has been observed that because many island endemic species evolved within species poor and/or isolated communities, they frequently display high vulnerability to introduced competitors, predators or pathogens due to a lack of adaptive traits facilitating coexistence with these new species (Berglund et al., 2009). In this regard it is worth noting that four families, Atherinopsidae, Salmonidae,

Goodeidae, and Cyprinodontidae, that score high in extinction proneness, tend to be over-represented in species-poor, isolated small water bodies, such as Alpine or highland lakes (e. g. Salmonidae) and springs or ponds within arid landscapes (e. g. Cyprinodontidae).

Species with slow life histories, characterized by large body size, are supposed to be more vulnerable to extinction because they recover more slowly from low abundance and/or because they are more likely to decline in the face of increased mortality (Reynolds, 2003). Moreover, large species tend to have lower densities or larger home ranges (Minns, 1995). When body size is considered alone, it is negatively correlated with the likelihood of extinction. This result is probably driven by the confounding effect of geographic range size which is positively correlated with body size in freshwater fish (Pyron, 1999; Rosenfield, 2002; Strona *et al.*, 2012; Le Feuvre *et al.*, 2016, present study). Therefore, when geographical range size has been accounted for, the partial correlation between body size and the likelihood of extinction should be positive; an expectation confirmed by our analyses. However, the partial positive correlation between body size and extinction probability is not significant any more, hence taxonomy has been accounted for, which is not surprising because body size displays a high intra-familial correlation. The relationship between population decline and slow life-history is well established for marine fish and suggests that our failure to find a significant taxonomy-free effect of body size for freshwater fish is probably a problem of statistical power (i.e. not enough extinct species, especially large ones)..

Diadromous species may be more sensitive than others to human activities such as dams or pollution, because of their life cycles and the long distances they have to travel (Parent & Schriml, 1995; McDowall, 1999; Limburg & Waldman, 2009). Our results provide some evidence that diadromy has contributed to recent global extinctions, but not to a great extent. In addition to amphibians, diadromous fish are a good example of diversity loss resulting from habitat splits, namely the human-induced disconnection between habitats used by different life history stages of a species. One reason why so few extinct diadromous species have been recorded, is their geographic range size, which tends to be large (this study, Blanchet *et al.*, 2013) and even if some species are negatively affected by human activities and are declining (Limburg & Waldman, 2009), it takes time to extirpate all the populations.

As expected from previous studies (Froese & Torres, 1999; Duncan & Lockwood, 2001), extinction does not occur at random with regard to taxonomy, some families are threatened with extinction more than expected, suggesting that confamilial species tend to share biological or ecological traits conferring a higher extinction probability. A spurious taxonomic effect is expected because for some species, body size has been estimated using congeneric information, but body size makes a low contribution to our models whether taxonomy has been accounted for or not. Family effects are probably mostly idiosyncratic, but nevertheless, some recurrent patterns could be identified with regard to their occurrence in isolated and species-poor habitats, as noted above. It is worth noting that because extinction risk has not been assessed in the same way, our ranking of families differs from the one established by Duncan and Lockwood (2001). For instance, the family Acipenseridae (sturgeons) scores high in Duncan and Lockwood's ranking because all species are threatened with extinction according to the IUCN criteria, but scores low in our study because no species has become extinct yet.

Exposure to threat

Species encountered in industrialized countries are those that have probably been the most exposed to detrimental human impacts. This is probably the reason why species encountered in the Nearctic and in Europe have gone into extinction at a higher rate than in other parts of the world. Another explanation is that because of a better ichthyological knowledge in these regions, the extinction of a species is more likely to be noticed than in regions that are surveyed less regularly (Harrison & Stiassny, 1999). Compared to Europe, the Nearctic region has suffered from higher extinction rates despite a shorter exposure to human activities. It is generally assumed that the consequences of the Pleistocene glaciations on fish biodiversity were more severe in Europe than in the Nearctic, a situation that could have resulted in a higher proportion of extinction resistant species in Europe. In fish, large body size tends to be correlated to a slow life history which leads to a greater vulnerability to overfishing, but it is also correlated with geographic range size which results in a higher resistance to localized habitat destruction or degradation. Because we did not observe a significant correlation between body size and extinction probability, it is tempting to conclude that overexploitation has not been involved in recent extinctions. In support of

this hypothesis, in the AFS database (Jelks et al., 2008) the most frequently listed contributing factor to extinction is habitat destruction (95% of the species) in comparison with the low value for over-exploitation (14%). Of course, this observation does not imply that overfishing is not a source for concern for freshwater fish; it is, and many exploited populations are declining, particularly the large-sized species (Allan et al., 2005).

Data deficient and non-evaluated species

For many freshwater fish species, there is not enough information to decide whether they are still extant or have gone into extinction recently, and some others have not yet been evaluated by experts (DD-NE species). According to our models, if DD-NE species have been exposed to anthropogenic threats of the same nature and strength as species included in the training data set, then it can be predicted that about 35-40 species have gone into extinction unnoticed. This is probably an overestimate, because DD-NE species are likely to occur in habitats that are not under great human pressure yet, because of their remoteness or poor accessibility. In contrast with the study of Bland *et al.*, (2015) on mammals, the average vulnerability of DD-NE freshwater fish species is lower than in the training data set. The most likely explanation is that few DD-NE species occurred in the Nearctic and in Europe where the models predicted the highest extinction probabilities. However if the high extinction rate observed in Europe and Nearctic is due to a lower proportion of unnoticed extinctions because of a better ichthyological knowledge then our model is likely to underestimate extinction rate within DD-NE species in other parts of the world. Note also that we predicted species status using geographic range size as an estimate of the number of occupied river basins, which while being a good proxy for the area of the occupied range, certainly introduces more uncertainty in model outputs.

CONCLUSIONS

Regions with high levels of endemism are of special conservation concern because they harbour a large proportion of species that could be or are already threatened (Collen et al., 2014). Moreover, those species could be driven into extinction within a short time scale, leaving few opportunities for implementing conservation actions. A comparison of the

geography of freshwater fish endemism (Tedesco et al., 2012) with the map of riverine biodiversity threat established by (Vörösmarty et al., 2010) suggests that Southern Asia, in addition to Europe and North America, could be the major areas of future global fish extinctions (Dudgeon, 2011; Xing et al., 2015). However, updating species occurrences within large river basins, by implementing geo-referenced databases and dedicated field inventories, should be prioritized to identify range restricted species (e. g. Nogueira *et al.*, 2010). A large proportion of freshwater fish species are endemic to one river basin (40% in our data base) and are intrinsically vulnerable to extinction. Therefore, it is worth noting that without effective conservation actions for mitigating detrimental impacts of human activities, the current extremely high global extinction rate observed for freshwater fish is unlikely to slow down in the near future, considering that there is no shortage of candidates for future extinctions. Another important research area suggested by our study, in line with similar questions stemming from the study of reef fish (Hobbs et al., 2011), is to identify which ecological, biological or genetic traits, in addition to a restricted range size, increase the probability of extinction in endemic freshwater fish.

ACKNOWLEDGEMENTS

Joel Carlu is acknowledged for his preliminary work during his internship. We also thank Pablo Tedesco for providing the occurrence database and Julie Josse for her help with statistical analyses. This work is a contribution to the LabEx BCDiv and was supported by French state funds managed by the ANR within the Investissements d’Avenir program under reference ANR-11-IDEX-0004-02.

List of brief titles of items in the supplementary material:

Annexe A2: Sources and criteria used for listing extinct species.

Annexe A3: Extinct species data used in the analyses.

BIOSKETCHES

Anais Chalant is a PhD student in macroecology. Her research is centred on diadromous fish biodiversity and vulnerability.

Bernard Hugueny is a senior scientist at the IRD, the French Institute for overseas research. He has been mainly involved in studies dealing with biogeography and large-scale ecology with a focus on tropical and temperate freshwater fish communities.

Tableau 5: Proportions of extinct and non-extinct freshwater species among endemism (occurring in one river basin), diadromy and for each region. Median body size, geographic range size and number of occurrences was also calculated for extinct and non-extinct species.

Variables	Extinct	Non-extinct
Endemism	92.9	55.4
Geographic		
Range size (km ²)	1187.1	90843
Occurrence	1	1
Diadromy	3.06	2.6
Region-Europe	14.3	4.8
Region-Nearctic	55.1	13.6
Region-Other	30.6	81.5
Body size (cm)	10	12

Tableau 6: Results for the logistic hierarchical model with endemism: geographic range size, body size, diadromy and region to estimate probability of freshwater fish species extinction. Data in brackets represent coefficient results for the Firth logistic regression.

Variable	Coefficient	Std.error	Z value	P value	Random	effect
variance						
Intercept	(2.0) 1.44	1.08	1.33	0.18	1.22	
Body size	(0.4) 0.23	0.20	1.13	0.26		
Geographic						
Range size	(-0.8) -0.81	0.08	-9.56	<.0001		
Endemism	(2.5) 2.56	0.60	4.23	<.0001		
Biogeographic region						
[Nearctic]	(0.01) 1.70	0.29	5.90	<.0001		
Biogeographic region						
[Europe]	(1.6) -0.37	0.39	-0.95	0.34		
Diadromy	(2.7) 2.84	0.98	2.90	<.0001		

Tableau 7: Results for the logistic hierarchical model with the number of occurrences to estimate probability of freshwater fish species extinction.

Variable	Coefficient	Std.error	Z value	P value	Random effect variance
Intercept	-3.30	0.86	-3.85	<.0001	2.32
Body size	-0.11	0.19	-0.56	0.58	
Occurrence	-2.48	0.42	-5.90	<.0001	
Biogeographic region					
[Nearctic]	0.99	0.22	4.45	<.0001	
Biogeographic region					
[Europe]	0.59	0.30	1.96	0.05	
Diadromy	1.52	0.99	1.54	0.12	

Figure legends:

Fig 20: Proportion of extinct species according to geographic range size (log)

Fig 21: Freshwater fish families with a positive random effect estimated from a logistic hierarchical model with, geographic range size, diadromy and regions as fixed effects (see text). Families with high random effect have an unexpectedly high number of extinct species considering the model.

Figures:

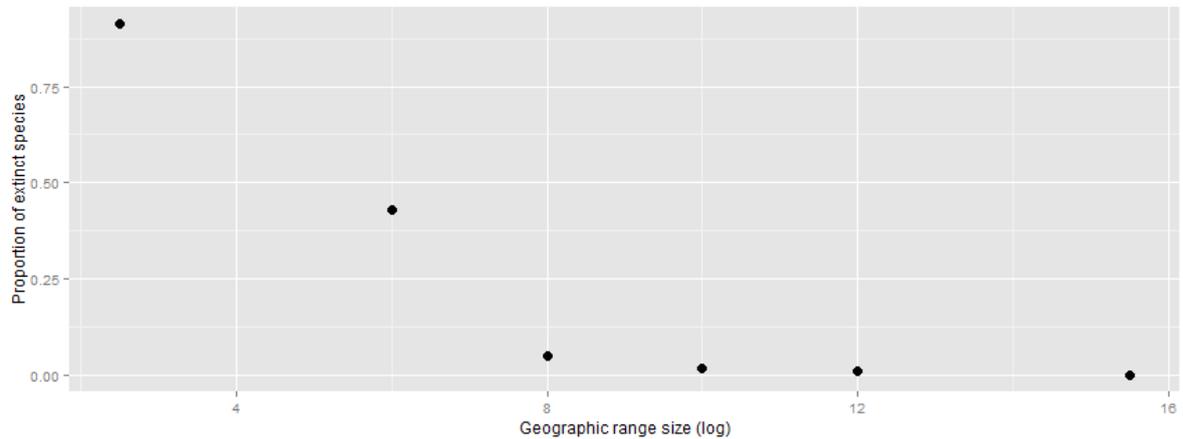


Figure 20: Proportion of extinct species according to geographic range size (log)

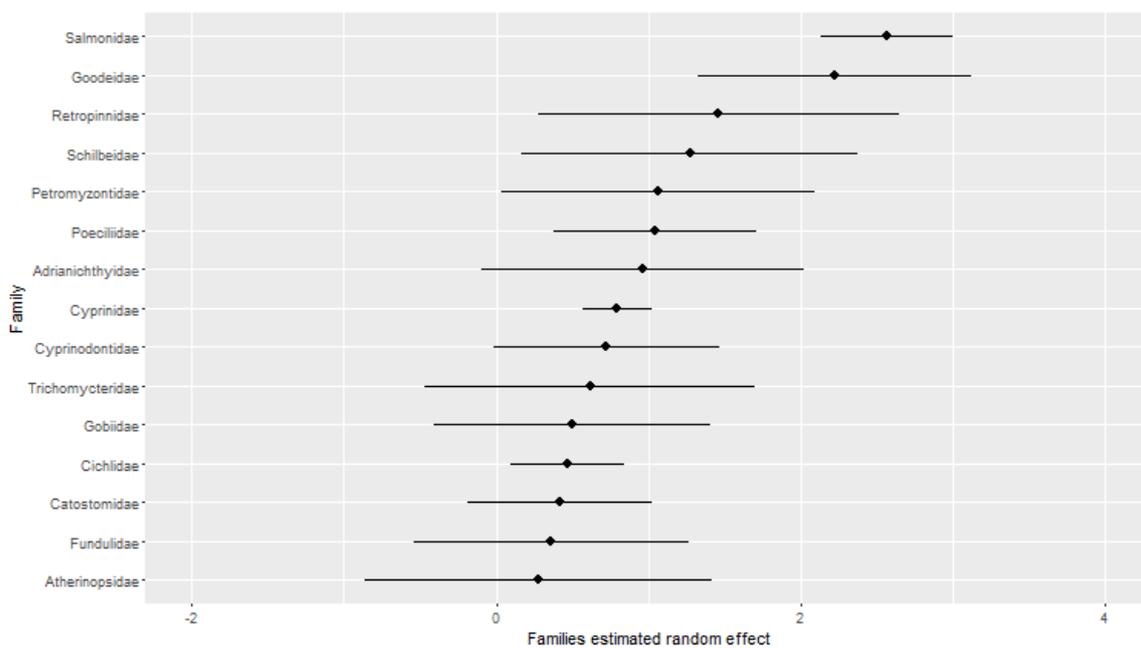


Figure 21: Freshwater fish families with a positive random effect estimated from a logistic hierarchical model with geographic range size, diadromy and regions as fixed effects (see text). Families with high random effect have an unexpectedly high number of extinct species considering the model

III. Analyses et résultats supplémentaires

L'étude précédente a permis de montrer l'impact de l'endémisme sur la probabilité d'extinction des espèces de poissons d'eau douce. Lorsqu'on ne regarde que les espèces évaluées par l'IUCN indiquées comme vulnérables, on peut remarquer que le modèle calibré sur les extinctions avérées prédit un risque d'extinction 4 fois plus important chez les espèces vulnérables (critères « VU », « EN », « CR ») que chez les autres espèces ($t=6.08$, $df=663.12$, $P < .001$). En choisissant un seuil à 0.5, le modèle prédit l'extinction de 2.4% des

espèces évaluées comme vulnérables par l'IUCN et 0.08% pour les espèces non vulnérables. Les familles des espèces prédites comme éteintes par le modèle sont les Salmonidae, les Atherinopsidae, les Goodeidae, les Cyprinodontidae et les Poeciliidae. Ainsi, une attention toute particulière devrait être portée sur ces 15 espèces vulnérables.

Chapitre IV : Déclin

I. Introduction

Initialement, la base de données archéozoologique devait permettre de compléter la base de données Eurodiad 3.2 qui synthétise la distribution historique et actuelle de 28 espèces de poissons diadromes européens en Europe, Moyen-Orient et Afrique du Nord de 1750 à nos jours pour 196 bassins (Lassalle et al., 2010). Le but étant de préciser la répartition géographique des espèces avant 1850 afin de mieux évaluer le déclin de certaines espèces. Ces observations devaient, par la suite, permettre de modéliser le degré de contraction des aires géographiques en fonction de caractéristiques biologiques des espèces et de compléter l'étude des extinctions récentes (Chapitre 3) par l'analyse d'un autre facteur important pour quantifier les risques d'extinction, le taux de déclin des populations, mais restreinte aux espèces diadromes européennes. Il s'est avéré que la base de données archéozoologique contient trop de discontinuités temporelles pour la plupart des espèces pour être vue comme un complément utile de EuroDiad.

Malheureusement, la diminution de l'aire géographique, n'est observable que pour l'esturgeon d'après les données archéozoologiques.

De plus, la base de données sur les espèces éteintes (chapitre 3) montre que la famille des Acipenseridae (esturgeons) possède, d'après l'évaluation de l'IUCN, 15 espèces vulnérables sur 17.

Au sein de cette famille, le déclin d'*Acipenser sturio* classé comme « Critically Endangered » par l'IUCN et considéré comme l'espèce la plus menacée d'Europe, a été très étudié. En effet, cette espèce a vu ses populations décliner à partir de 1850 en réactions à différentes pressions anthropiques. Ce déclin a été observé grâce à des statistiques de pêches et de mentions historiques. Chassaing (2010) s'est déjà intéressé à la distribution passée de

l'esturgeon européen en se basant sur les données archéozoologiques de quelques sites de fouilles archéologiques. Cependant, encore aucune étude ne s'est intéressée à la distribution passée de cette espèce à une échelle plus globale, en regroupant l'information issue d'un maximum de sites archéologiques. L'objectif de ce chapitre va donc être d'étudier la distribution passée de l'esturgeon européen à l'aide de données archéozoologiques.

II. Présentation de la base de données archéozoologiques

1. Introduction

Afin de produire une base de données archéozoologiques, sur la présence/absence de différents poissons diadromes en Europe depuis le Néolithique, un grand nombre de supports bibliographiques ont été consultés. Ici, le terme « présence » fait référence à la mention d'une espèce sur un site de fouille cité dans la littérature consultée. La quantité de restes retrouvés n'a pas été prise en compte.

Cette base ne s'intéresse qu'aux espèces suivantes : l'alose (*Alosa alosa* ou *Alosa sp.*), l'anguille (*Anguilla anguilla*), l'esturgeon (*Acipenser sturio* ou *Acipenser sp.*), le saumon (*Salmo salar*) et le flet (*Platichthys flesus*). Ces dernières ont été choisies *a priori* car elles représentent les espèces diadromes les plus souvent mentionnées dans la littérature archéologique et pour lesquelles il a été observé une certaine continuité temporelle permettant de les comparer entre elles. D'autres espèces diadromes sont également mentionnées dans la littérature archéozoologique, comme le carrelet (*Pleuronectes platessa*), mais cette espèce est surtout pêchée en mer, ce qui ne nous permet pas d'évaluer sa distribution en eau douce.

Tout comme Kettle et al. (2008), les études réalisées sur les assemblages de poissons mais ne mentionnant pas de poissons diadromes n'ont pas été prises en compte.

Pour collecter ces données, différents supports ont été consultés dont la liste se trouve en annexe A4.

Principaux biais

Cette base de données présente différents biais qui doivent être pris en compte pour interpréter les résultats et connaître les questionnements auxquels cette base peut répondre.

Les principaux biais se trouvent dans l'accès aux sources, la qualité de la donnée, la technique de collecte et l'identification de l'espèce.

La majorité des sources documentaires a été récupérée dans la bibliothèque d'anatomie comparée au MNHN. La grande difficulté rencontrée lors de la collecte de données a été l'accès aux œuvres qui sont soit non informatisées, soit rédigées dans une langue non maîtrisée par l'auteur de ce manuscrit. Il y a donc une hétérogénéité dans la répartition géographique des sites. Cela représente un premier biais dans cette base de données car elle est uniquement représentative des données accessibles. Ainsi, la plupart des sites de fouilles répertoriés se situent en France ou en Grande-Bretagne (figure 22).

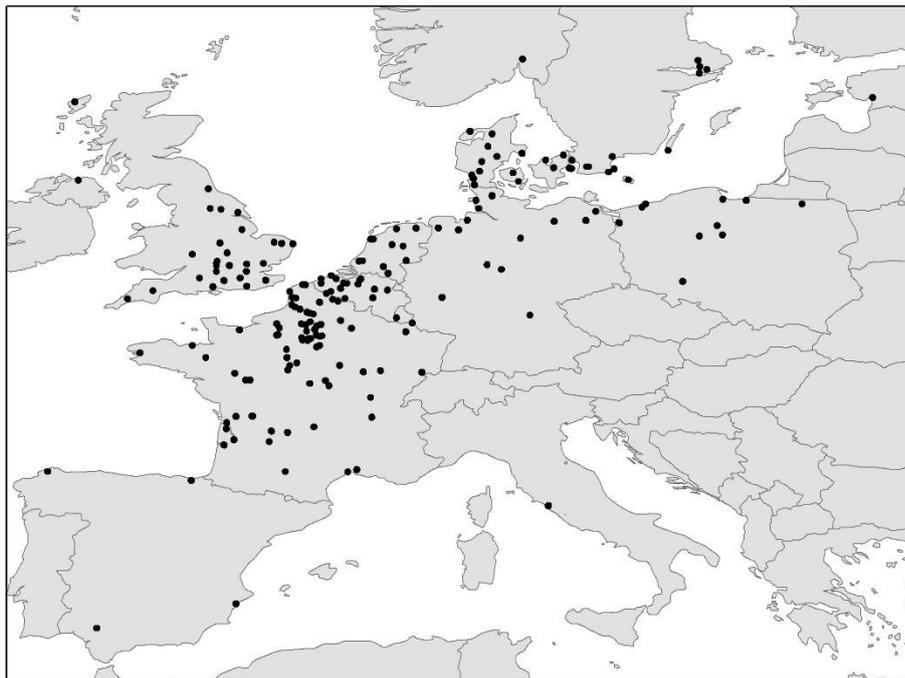


Figure 22: Sites archéologiques européens utilisés pour la construction de la base de données

La collecte des restes osseux dépend de deux critères majeurs :

- La conservation des restes
- La technique de collecte

Ces deux caractéristiques rajoutent un biais à la création d'une base de données archéozoologiques. Ainsi, certaines espèces présentent des pièces osseuses qui se conservent mal dans le temps. D'autres spécimens, trop petits, doivent, pour être détectés, être recueillis par la pratique du tamisage. Le recours à cette technique s'avère indispensable, en général, pour la collecte des petits os de poissons.

Ainsi la plupart des éléments d'espèces cartilagineuses (excepté les écailles placoïdes) ne se retrouveront pas dans la matrice sédimentaire (ou très rarement). Quant aux restes de certaines petites espèces de poissons osseux, ils passeront inaperçus sans la pratique du tamisage.

Les os d'anguilles par exemple, sont très petits, leur collecte nécessite un tamisage des sédiments surtout lorsque les os sont peu nombreux. En revanche Le repérage des poissons de grande taille comme l'esturgeon (les plaques dermiques, voir figure 23) ou le silure est souvent effectué dès la fouille (Van Neer & Ervynck, 2009). Le ramassage est alors manuel. L'abondance et la densité des restes sont également importantes. En effet, si des restes de petites dimensions mais présents en abondance sont retrouvés, ils seront plus facilement visibles à l'œil nu et l'absence de tamisage sera moins problématique (pour une étude qualitative). Le tamisage représente donc un critère essentiel pour évaluer la qualité de la donnée. Sa pratique ajoute non seulement à l'inventaire d'une analyse de nouvelles espèces mais augmente considérablement les proportions des petites espèces.

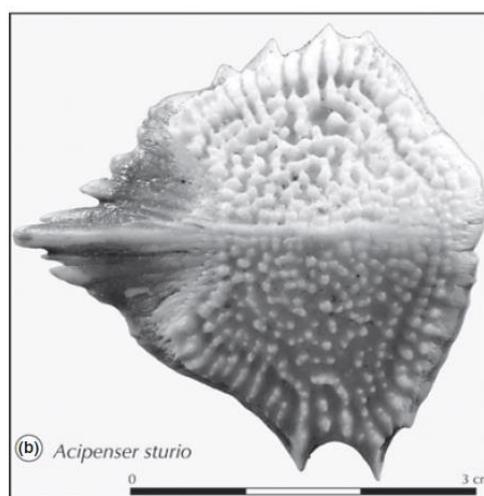


Figure 23: Plaque dermique d'*Acipenser sturio*. Desse-Berset & Williot 2011

En conséquence certaines espèces pourront difficilement être retrouvées sur un site bien que présentes. Outre les caractéristiques et l'abondance des restes osseux, l'environnement joue un rôle important dans la conservation des restes. En effet, les structures dans lesquelles se trouvent les restes participent à leur conservation. Ainsi, les structures closes comme les silos, les fosses ou encore les tonneaux aident à préserver les restes en empêchant leur destruction contrairement aux structures ouvertes comme les sols d'occupation sur lesquels les restes sont éparpillés et vulnérables au piétinement par exemple. Enfin, les restes trouvés en milieu urbain sont mieux conservés que ceux retrouvés en milieu rural (Lepetz, 1996).

L'identification des espèces représente un défi supplémentaire. En effet, dans certaines études, le doute subsiste quant à la véracité de la diagnose. Ainsi, il arrive que le flet ne soit pas différencié du carrelet. De même, pour le genre *Salmo*, il est parfois difficile de faire la différence entre *Salmo salar* et *Salmo trutta* (Guillaud et al., 2016). Dans cette base, ont été conservées uniquement les références bibliographiques où l'auteur a clairement indiqué le nom de l'espèce. Cependant des erreurs d'identification restent possibles mais ne peuvent être vérifiées car il n'y a pas eu au cours de cette thèse de réexamen des restes.

Le cas de l'esturgeon est plus complexe. En effet, avec la découverte récente dans des sites archéozoologiques européens d'une espèce actuellement connue uniquement en Amérique du Nord (*Acipenser oxyrinchus*), il est possible que certaines études soient erronées et que les mentions d'*Acipenser sturio* correspondent en réalité à *Acipenser oxyrinchus*. Même si certains restes ont été réexaminés depuis (Desse-Berset, 2009, 2011; Chassaing et al., 2013; Popović et al., 2014), ce n'est pas le cas pour tous et nous avons choisis de conserver toutes les données mentionnant *Acipenser sturio* et de les traiter comme *Acipenser sp.*

Enfin, le dernier biais concerne l'hétérogénéité chronologique des sites de fouilles. Comme on peut le voir sur la figure 24, le nombre de sites diffère grandement en fonction de la période chronologique. Moins de sites sont mentionnés pour les périodes les plus anciennes, du Néolithique à l'Age de Fer, ce qui s'explique par une densité de population moindre aux périodes les plus reculées. Les sites anciens sont probablement moins bien conservés que leurs homologues médiévaux. Pour exemple, les sites du Néolithique ancien ayant livré du poisson sont peu nombreux en France du Nord car on n'en recense que 3 (Clavel & Arbogast, 2007). De surcroît, contrairement aux os de mammifères, les restes de poissons sont fragiles et se conservent moins bien.

A cela on peut rajouter que la consommation de poisson était plus faible avant l'Antiquité dans les zones continentales, éloignées des côtes. En effet, il n'y avait pas encore de commerce de poissons à ces périodes reculées. La consommation de poisson est un phénomène culturel et culturel. En effet, si le commerce du poisson commence à l'Antiquité, c'est au Moyen-Age que les poissons marins sont très consommés notamment pour des questions religieuses.

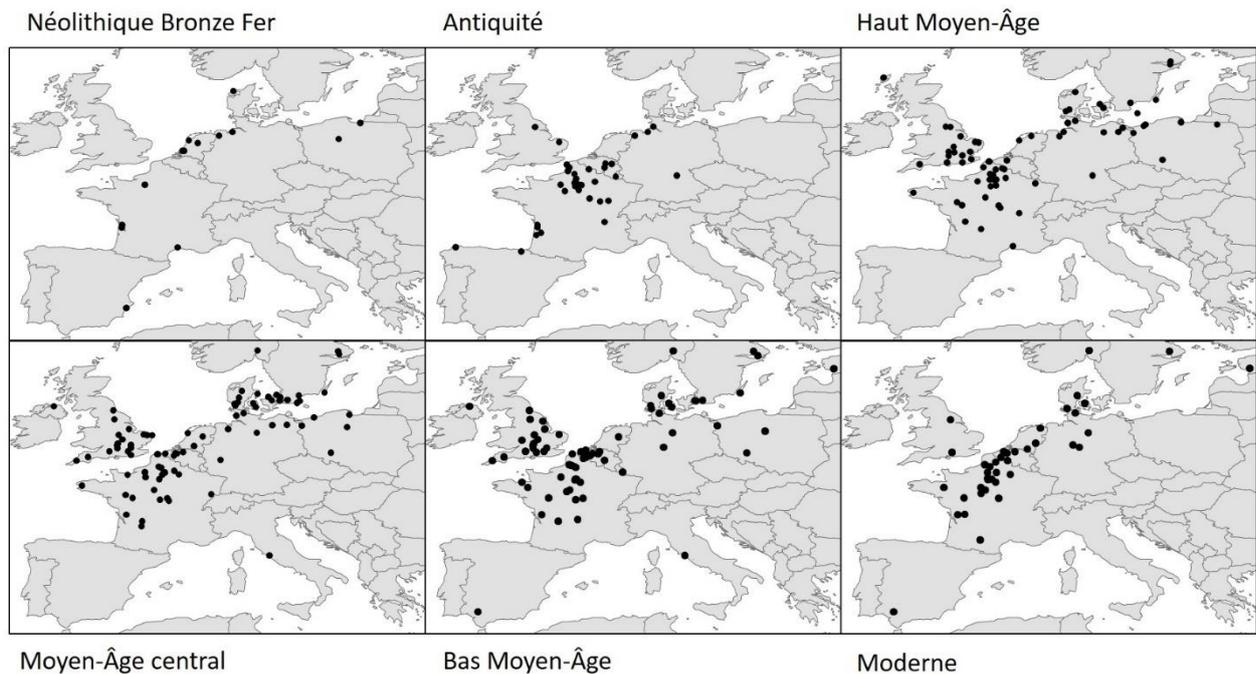


Figure 24: Cartes représentant les sites archéologiques de la base pour chaque période

Le rôle alimentaire du poisson a donc été accru, on le sait, tout au long du Moyen Age puis sous l'Ancien Régime par des interdits à caractères religieux. Sa consommation était devenue importante en raison de ces longues périodes d'abstinence imposées par le calendrier liturgique aux fidèles et au clergé et également à la faveur des quantités de monastères dont les règles aggravaient les obligations d'abstinence et prescrivaient l'usage du poisson de préférence à la viande.

Le poisson est donc devenu la nourriture emblématique des périodes de carême des seigneurs, des religieux, des citadins comme des manants. L'Église primitive l'avait d'ailleurs adoptée déjà comme emblème, l'idéogramme du poisson (IKTUS en grec) désignant le sauveur : *Iésus Kristus Theou Uios Sôter* (Jésus-Christ, Fils de Dieu, Sauveur).

Les jours d'abstinence en viande d'animaux terrestres dans les pays chrétiens durent environ 135 jours en incluant les vendredis, soit 37% de l'année. La période du X^e au XVI^e siècle est marquée par une augmentation constante des restes poissons de mer qui prennent petit à petit le pas sur les productions d'eau douce sur les sites du quart Nord-Ouest de la France (Clavel, 2001). Le recours aux poissons marins s'impose de façon naturelle aux cités de l'intérieur, dans la mesure où elles ne sont pas trop éloignées du littoral. Ce phénomène, mis en évidence sur de nombreux sites, suggère l'existence d'un commerce relativement bien organisé (conserve, transport) et fructueux, dès la fin du haut Moyen Age (Hoffmann, 2001).

Au contraire, le poisson est peu consommé à l'époque gauloise avec quelques découvertes ponctuelles de consommation de poissons d'eau douce sur les sites continentaux.

De plus, la consommation de poissons et l'espèce consommée est fortement liée à la structure sociale (Ervynck et al., 2003; Clavel & Lepetz, 2014). Les castes les plus élevées à l'époque médiévale sont friandes de gros poissons tels que le saumon, le brochet ou encore l'esturgeon. Les plus riches consommaient un plus grand nombre d'espèces différentes de poissons marins provenant des côtes que les castes sociales les plus pauvres.

Les individus les plus pauvres vivant dans les terres devaient se contenter de poissons d'eau douce ou de poissons conservés dans de la saumure ou séchés (Hoffmann, 2001).

2. Base de données

La base archéozoologique européenne contient 742 données de présence/absence d'espèces de poissons diadromes sur 260 sites archéologiques datés entre le Bronze (2200 ans av JC) et le XVIII^e siècle (annexe A4 pour les références des 260 sites). Les 260 sites archéologiques sont répliqués n fois. n représente le nombre de siècles compris dans la datation des restes de poissons diadromes retrouvés sur ce site. Ainsi, pour des restes de saumon retrouvé sur un site A et datés entre le XII^e et le XIII^e, le site A sera dupliqué deux fois pour chaque siècle de la datation. De ce fait, le site A au XIII^e siècle est vu comme un site différent du site A au XII^e siècle.

Seuls les sites dans lesquels des restes de poissons diadromes ont été retrouvés sont conservés dans cette base.

Parmi ces 742 données, nous avons 155 occurrences d'esturgeons (*Acipenser sturio* et *Acipenser sp.*), 41 d'aloses (*Alosa alosa* et *Alosa sp.*), 601 d'anguilles européennes (*Anguilla anguilla*), 61 de flets (*Platichthys flesus*) et 157 de saumons atlantique (*Salmo salar*) (tableau 8). Ces données couvrent 43 bassins européens répartis sur 3 provinces marines définies par la classification mondiale des écorégions : Lusitanienne (qui sera nommée Atlantique dans la suite du manuscrit), la mer Méditerranée et les mers d'Europe du Nord. Seules les deux écorégions de la mer Baltique et de la mer du Nord seront utilisées pour la dernière province (Spalding et al., 2007).

La datation des données est scindée en 8 périodes : l'âge du Bronze du 2200 av JC- 800 av JC), l'âge du Fer (800 av JC- 50 av JC), l'Antiquité (50 av JC- IVème siècle), Haut Moyen-Age (noté HMA ; du Vème au Xème siècle), Moyen-Age central (noté MAc ; du XIème au XIIIème siècle), Bas Moyen-Age (noté BMA ; du XIVème au XVème siècle) et le moderne (du XVIIème au XVIIIème siècle). Les occurrences de poissons diadrome ne sont pas réparties de façon homogène parmi les différentes périodes (tableau 8). Ainsi, les périodes allant de l'Antiquité au moderne sont les périodes les plus riches en mentions d'espèces. L'anguille est de loin, l'espèce la plus mentionnée, avec 601 mentions.

Tableau 8: Nombre d'occurrence d'espèces diadromes du Néolithique au moderne sur des sites de fouilles archéologiques européens.

	Bronze	Fer	Antiquité	HMA	MAc	BMA	moderne	Total
Esturgeon	0	32	28	41	32	13	9	155
Alose	0	4	7	9	6	7	8	41
Anguille	4	21	37	201	172	100	66	601
Flet	0	0	4	7	10	26	14	61
Saumon	0	0	17	59	49	18	14	157
Total	4	57	93	317	269	164	111	1015

Cette hétérogénéité provient également des différences entre périodes par rapport aux nombres de sites comme on peut le voir sur la figure 24. Ainsi, toutes les périodes avant l'Antiquité sont pauvres en nombre de sites fouillés. De plus, ce sont les sites pour lesquels la

datation est la moins précise et le nombre de répliqués par site est très certainement trop important.

Ces périodes étant très différentes des autres du point de vue de la structure sociale et de la consommation de poissons, elles seront regroupées en une seule période « Bronze-fer » pour les analyses futures.

Tamisage

Les fragments osseux retrouvés sont de tailles diverses. Ces tailles dépendent de la structure osseuse retrouvée mais également de l'espèce. En effet, le sédiment de la couche nécessite d'être tamisé afin de retrouver des restes osseux de la plupart des espèces, en particulier lorsque ceux-ci sont de petite taille et peu abondants (Van Neer & Ervynck, 2009).

Dans la base de données, 41% des observations ont été tamisés. La taille de la maille utilisée n'est pas toujours mentionnée par l'auteur. Parmi les 59% restant, 15.6% ont été récoltés à la main et l'information n'est pas mentionnée pour les 84.4% restant. Ainsi, l'effort d'échantillonnage n'est pas le même pour tous les sites.

Contexte

Les différents sites de par la période associée d'une part et leur nature d'autre part, se trouvent des contextes économiques et sociaux différents.

Les sites les plus anciens, de l'Age de Bronze à l'Age de Fer ne présentent pas de structure sociale similaire aux autres époques. Ainsi, il est difficile de parler de contexte pour ces périodes-là. En revanche, la structure sociale et économique entre le Moyen-Age et la période moderne sont relativement similaires. On distingue une élite laïque, une élite religieuse et le reste de la population. Le Moyen-Age et la période moderne peuvent donc être mélangés si l'on souhaite observer le lien entre la consommation de poissons migrateurs et les classes sociales.

Le contexte dans l'Antiquité n'est pas le même qu'au Moyen-Age mais les hiérarchies sociales sont marquées. On parlera donc de milieu privilégié pour les restes osseux retrouvés dans des villas (urbaines ou rurales) qu'on opposera autres sites (excepté les sites religieux).

Chaque site a été classé selon le contexte de l'époque : milieu privilégié ou milieu non-privilégié afin de mettre en lien la consommation de poissons migrateurs et les classes sociales (tableau 9).

Tableau 9: Nombre d'occurrence de diadromes en fonction du contexte social en Europe de l'Antiquité à l'époque moderne.

Espèce	Nombre d'occurrences	Contexte privilégié	Contexte non-privilégié	Contexte inconnu
Esturgeon	123	93	10	20
Alose	37	32	5	0
Anguille	576	427	85	64
Flet	61	49	7	5
Saumon	157	128	23	6

Pour certains sites, le contexte n'a pas été mentionné. Pour le saumon, l'anguille et l'esturgeon, la majorité des occurrences ont été retrouvées sur les sites dont le milieu n'était pas privilégié comme des villes, des villages. Pour l'alose et le flet, environ la moitié des mentions se trouve dans un milieu privilégié et l'autre moitié dans des milieux non privilégiés. Il ne semble pas, au regard de ces données brutes que le contexte, tel que grossièrement décrit ici, soit capable d'expliquer de grandes différences d'occurrence entre espèces de poissons diadromes.

3. Analyses et résultats préliminaires

Des tests de Chi2 ont été réalisés afin d'observer la relation entre la présence des différentes espèces diadromes et le contexte pour les périodes allant de l'Antiquité à l'époque moderne. Aucune relation entre la présence d'espèces diadromes et le contexte n'a été observée.

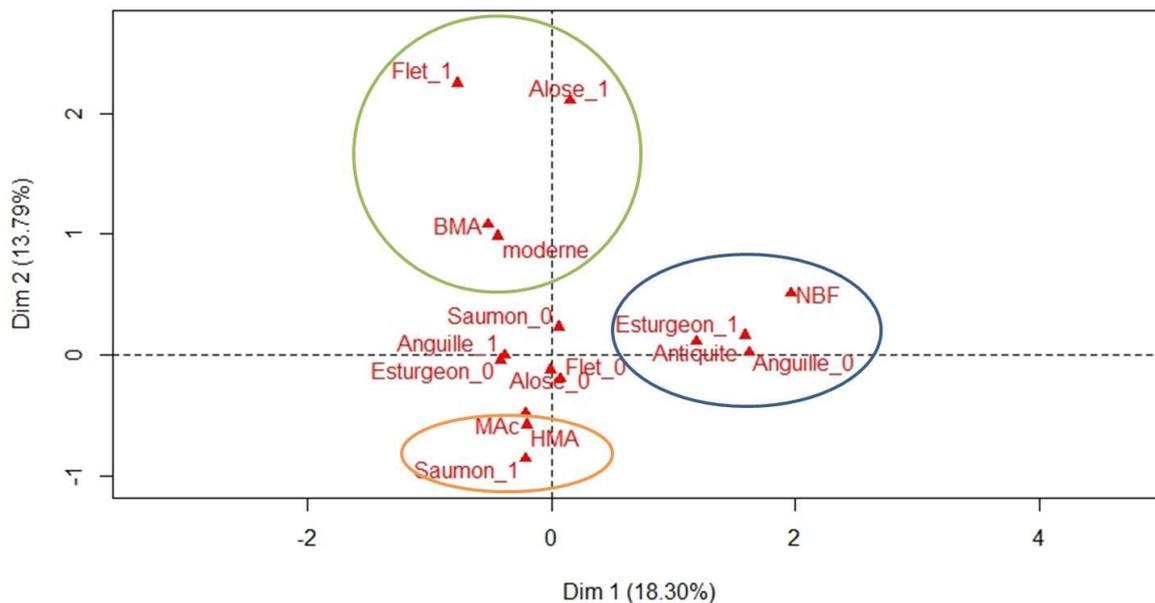


Figure 25: Analyse des correspondances multiples entre les différentes espèces diadromes et les périodes de datation.

Dans un second temps, une analyse des correspondances multiples (ACM) a été réalisée afin d'observer la répartition des espèces en fonction des périodes chronologiques (figure 26).

D'après les résultats de l'ACM, l'esturgeon est caractéristique des époques anciennes (Age du Bronze et du Fer) où elle était très présente ainsi que pendant l'Antiquité. La présence d'esturgeon est associée à l'absence d'anguille. Cela peut s'expliquer par le fait que les restes d'anguilles nécessitent d'être tamisés contrairement aux restes d'esturgeon

Le premier axe est caractérisé par l'anguille et l'esturgeon.

Le flet et l'aloise ont des profils similaires au regard des périodes car ces deux espèces sont particulièrement présentes au Bas Moyen-Age et au moderne. Le saumon quant à lui est caractérisé par le Haut Moyen Age et le Moyen Age central. Un test de Chi2 a été réalisé sur ces deux variables et confirme qu'il y a plus d'esturgeon qu'attendu au NBF si la distribution des espèces avait été aléatoire ($\text{Chi}^2=87.94$, $\text{df}=5$, $P<.001$).

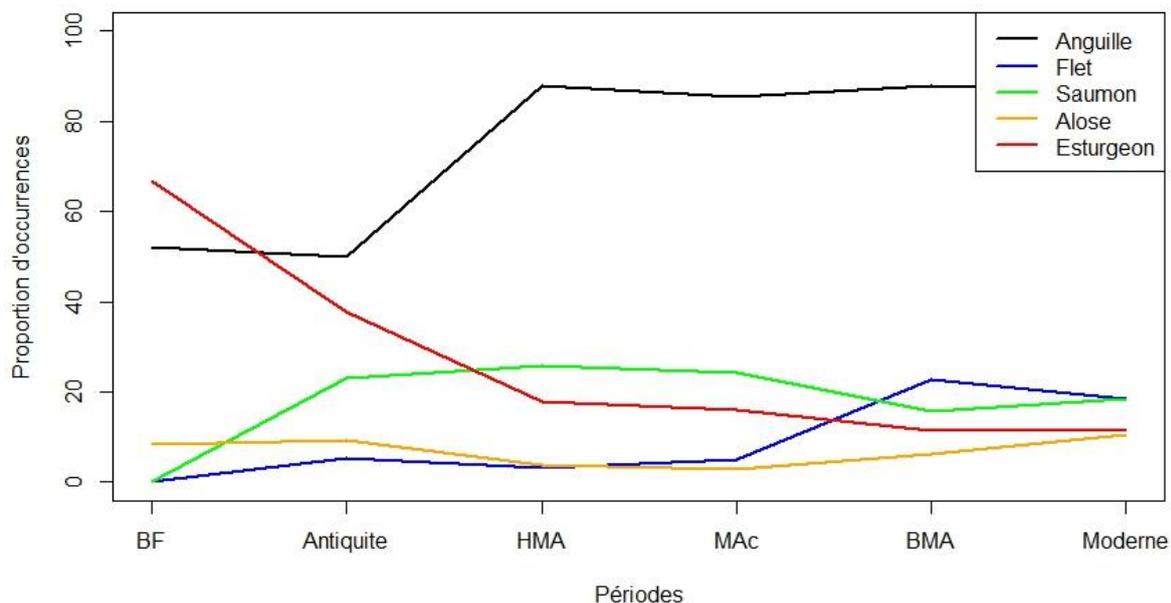


Figure 26: Proportion d’occurrences des espèces diadromes en fonction des différentes périodes.

Si on regarde maintenant la proportion d’occurrences des espèces dans le temps, on remarque que la proportion d’occurrence de l’anguille augmente entre l’Antiquité et le Haut Moyen-Age avant de se stabiliser. La proportion d’occurrences de saumon augmente avant celle de l’anguille avant de se stabiliser également. La proportion de flet et d’alose sont constantes jusqu’au Moyen-Age central, où l’on observe une augmentation de proportion d’occurrence de flet. En ce qui concerne l’esturgeon, c’est la seule espèce pour laquelle on observe une diminution régulière de la fréquence des occurrences (figure 27).

4. Objectifs

La diminution de l’aire géographique, n’est observable que pour l’esturgeon comme le démontre la figure 27. Il est toutefois possible d’observer des changements de distribution des autres diadromes dans le temps même si leur aire de distribution n’a pas diminué, comme pour l’anguille. Dans le cadre de cette thèse, pour des raisons de temps, l’évolution de la distribution des espèces diadromes ne sera pas étudiée. En revanche, cette base sera utilisée pour les données concernant l’esturgeon afin d’étudier la diminution d’occurrences d’esturgeon en lien avec d’autres variables. Le contexte n’étant pas apparu comme ayant un effet significatif sur la présence d’esturgeon, il ne sera pas utilisé dans la suite de ce chapitre.

III. Etude de la distribution passée de l'esturgeon européen

1. Introduction

Le risque d'extinction d'une espèce dépend de facteurs anthropiques (surpêche, dégradation de l'habitat...), de facteurs biologiques (endémisme, taille corporelle, maturité tardive...) mais également de facteurs environnementaux physico-chimiques. En lien avec les préoccupations liées au changement climatique global en cours, l'attention s'est portée sur la niche climatique des espèces et en particulier sur sa composante thermique afin de prédire quelles espèces pourraient être menacées d'extinction dans le futur. Chaque espèce est capable de vivre et de se reproduire dans une gamme limitée de température définissant sa niche thermique (Hutchinson, 1978; Wood & McDonald, 1997). Face à un changement de température et selon leurs capacités d'adaptation et de dispersion, certaines espèces pourront survivre en modifiant leur aire de distribution afin de rester dans des conditions favorables ou en s'adaptant localement tandis que les autres s'éteindront.

Afin de mieux connaître la niche thermique d'une espèce, on peut tirer profit de modifications passées du climat et étudier comment les espèces y ont réagi. Dans cette optique les données paléontologiques, archéozoologiques et historiques sont particulièrement précieuses.

Pour les poissons d'eau douce en Europe, l'évènement climatique majeur a bien évidemment été la dernière période glaciaire. Ainsi, l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) s'est réfugiée dans le sud de l'Europe, dans le bassin de la Gironde pour éviter les températures trop froides de l'Europe du Nord lors de la dernière glaciation (il y a 11000 ans) (Kettle, 2008).

Cependant, plus récemment, deux importants évènements climatiques ont marqué ces deux derniers millénaires dans l'hémisphère Nord. Il s'agit de l'Optimum Climatique Médiéval (900-1300), période plus chaude que la moyenne actuelle, et du Petit Age Glaciaire (1430-1850) qui comme son nom l'indique a correspondu à une période plus froide. Un certain nombre de travaux historiques et archéozoologiques suggèrent que ces modifications climatiques ont affecté la distribution des poissons d'eau douce en Europe et en Amérique

du Nord. Pendant le Petit Age Glaciaire, le saumon (*Salmo salar*) aurait colonisé les rivières de la région de la Nouvelle Angleterre aux Etats-Unis car les températures à cette période lui étaient plutôt favorables (Robinson et al., 2009). Autre exemple, le silure (*Silurus glanis*) qui affectionne les températures chaudes entre 18 et 22°C, aurait disparu des rivières belges lors du Petit Age glaciaire (Van Neer & Ervynck, 2009).

Cependant, à notre connaissance, il n'existe à ce jour aucune étude quantitative conduite dans le but d'évaluer le lien entre température passée et distribution géographique de poissons d'eau douce en se basant sur des données archéozoologiques. La disponibilité récente de températures reconstituées en Europe sur les deux derniers millénaires rend cette approche désormais envisageable, l'incertitude étant de savoir si les données archéozoologiques sont qualitativement et quantitativement pertinentes pour cette approche. En effet les restes de poissons trouvés dans les fouilles archéologiques sont liés à la consommation humaine et leur présence est susceptible d'être surtout dépendante des habitudes alimentaires, des modes de pêche et de transport et au final d'être peu informatifs sur leur abondance en milieu naturel. A l'inverse, c'est grâce aux restes osseux de poissons issus des sites de fouilles archéologiques que l'on peut espérer reconstruire les faunes ichtyologiques anciennes ainsi que la distribution des espèces avant l'impact intensif de l'homme sur les stocks de poissons et leurs habitats (Van Neer & Ervynck, 2009).

Pour conduire une étude préliminaire d'évaluation quantitative du rôle du climat sur l'occurrence passée à l'aide de l'archéozoologie, notre choix s'est porté sur les esturgeons (*Acipenser sp.*) pour plusieurs raisons : les restes sont facilement indentifiables et sans besoin d'être tamisés, on trouve de l'esturgeon dans les fouilles archéologiques en Europe dès le paléolithique (Ludwig et al., 2011), le nombre d'occurrences bien que faible est dans la gamme de ce qui est jugé informatif dans ce type d'étude (Proosdij et al., 2015), un modèle de niche climatique (établi sur des données historiques) existe déjà pour comparaison (Lasalle et al. 2010), la régression des populations est telle que les données d'occurrence actuelles ne permettent pas de modéliser la niche climatique (Lasalle et al. 2010) rendant les données anciennes particulièrement précieuses. A l'inverse l'existence de deux espèces en Europe jusqu'au XXème siècle et dont les restes n'ont pas toujours été identifiés à l'espèce peut être une source de variabilité non contrôlée (Chassaing et al., 2013).

Les esturgeons (Acipenseridae) sont une famille pour laquelle le risque d'extinction est plus élevé que pour les autres familles (voir article 1) et la plupart des espèces sont dans la liste rouge de l'IUCN.

Dans cette famille, l'esturgeon européen, *Acipenser sturio*, espèce diadrome anadrome est classée comme l'espèce de poisson la plus menacée d'extinction en Europe (Lassalle et al., 2010). Ses populations ont subi un déclin dramatique depuis au moins 1850. Son aire de répartition s'étendait de la mer Baltique jusqu'à la mer Noire en passant par la Méditerranée et la côte Atlantique, dont 24 bassins de reproduction, entre 1750 et 1850 d'après les données historiques recueillies par Lassalle et al. (Holcik, 1989; Lassalle et al., 2010). Actuellement, l'aire de répartition de l'esturgeon européen se limite au seul bassin Gironde-Garonne-Dordogne et ne présente plus que quelques individus. La dernière reproduction naturelle date de 1994 (Lepage & Rochard, 1995). Le déclin des populations d'esturgeon européen depuis 1850 est principalement dû aux activités humaines comme les barrages ou encore la dégradation des zones de reproduction. Par exemple, le barrage de Beauregard empêche les adultes de remonter la Garonne jusqu'à Toulouse comme ils avaient coutume de le faire (Roule, 1922). La dégradation des habitats servant de frayère a conduit à une réduction respective de 33 et 88% des sites utilisables par l'esturgeon en Dordogne et en Garonne (Williot & Castelnaud, 2011).

De plus, l'esturgeon européen est un poisson très prisé pour son caviar et sa chair. Il a longtemps été pêché intensément jusqu'à l'interdiction totale de pêche en mer en 1981, puis en rivière en 1982 (Williot et al., 2011). Sa croissance lente et son âge tardif à maturité (« slow life history » syndrome) font que cette espèce est très sensible à la pêche.

Avant ce déclin observé en 1850, l'esturgeon était déjà très consommé au Moyen-Age, notamment par les nobles et le clergé avec le début du commerce du poisson. Il représente près de 70% des poissons consommés observés sur des sites archéologiques de la Baltique entre le XVIIème et le XIXème siècle (Hoffmann, 2004). L'impact humain via la pêche et la dégradation du milieu estuarien affectaient déjà probablement les populations d'esturgeon au XIIème siècle de l'Italie jusqu'à la Baltique. Ce phénomène n'est donc pas nouveau mais a été renforcé avec l'essor industriel.

Jusqu'à récemment on pensait qu'*Acipenser sturio* était la seule espèce du genre présente en Europe occidentale sur la façade Atlantique, en Mer du Nord et Baltique. Mais une ré-analyse de restes archéozoologiques a montré l'existence jusqu'au XXème siècle de

l'esturgeon atlantique (*Acipenser oxyrinchus*), résultat qui a motivé de nombreuses études (essentiellement sur ADN ancien) pour préciser la date de colonisation des eaux européennes par *A. oxyrinchus*, la répartition des deux espèces au cours du temps et l'existence éventuelle d'hybrides.

A partir de ces études il semblerait que *A. oxyrinchus* était l'espèce dominante en Europe après avoir migré des côtes américaines il y a 11000 ans. Puis, pour des raisons encore peu connues (compétition inter-spécifique, changement climatique) il a été peu à peu remplacé par *A. sturio* à partir de l'an 1000 avant de disparaître (Nikulina & Schmölcke, 2016).

Si on sait que le déclin des populations d'esturgeon depuis 1850 est principalement dû aux activités anthropiques, pêche puis altération de l'habitat, il ne nous est pas possible de savoir, avec des données archéozoologiques si cette surexploitation existait déjà avant. Il est très possible, d'après ce que l'on sait des habitudes de consommation au Moyen-Age et à l'époque moderne que la consommation d'esturgeon affectait déjà les populations.

Les esturgeons sont des espèces qui se reproduisent en rivière à des températures généralement élevées entre 8° et 22°C et 13° et 19°C pour *A. sturio* et *A. oxyrinchus* respectivement (Billard & Lecointre, 2000). Lasalle et al. (2010) ont modélisé la niche thermique de *A. sturio* à partir de la répartition des aires de reproduction connues historiquement en Europe. Les résultats montrent une relation en dôme entre la probabilité de présence de l'espèce et la température avec un optimum autour de 12°C (moyenne annuelle) mais avec une très forte variabilité.

L'objectif de cette étude est donc d'établir la distribution passée des esturgeons en Europe occidentale à l'aide de données archéozoologiques, de tester l'influence de la température sur cette distribution et, plus généralement, de documenter si un déclin des populations est survenu avant 1850.

2. Matériel et Méthodes

Base de données espèces

La base archéozoologique européenne contient 742 données de présence/absence d'espèces d'esturgeons sur 260 sites archéologiques (figure 22) datés entre le Bronze (2200 ans av JC) et le XVIIIème siècle (annexe A4). Chaque individu statistique représente des espèces diadromes retrouvées sur un site pour un siècle donné.

A cette datation, a été associée la période chronologique correspondante. 155 occurrences d'esturgeon ont été retrouvées en Europe.

Le nombre d'occurrences d'esturgeon retrouvées par site est de : 0 à l'âge du Bronze du 2200 av JC- 800 av JC), 32 à l'âge du Fer (800 av JC- 50 av JC), 28 pendant l'Antiquité (50 av JC- IVème siècle), 41 au Haut Moyen-Age (noté HMA ; du Vème au Xème siècle), 32 au Moyen-Age central (noté MAc ; du XIème au XIIIème siècle), 13 au Bas Moyen-Age (noté BMA ; du XIVème au XVème siècle) et 9v à l'époque moderne (du XVIIème au XVIIIème siècle). La structuration sociale ainsi que la consommation de poissons sont similaires entre l'Antiquité, le Moyen-Age et le Moderne. Avant cela, peu de choses sont connues sur les préférences alimentaires des populations humaines. Ainsi les sites de l'âge de Bronze et l'âge de Fer seront regroupés en une même catégorie « BF ».

Avec la récente découverte de l'esturgeon d'Atlantique en Europe (*Acipenser oxyrinchus*), se posent rétrospectivement des problèmes d'identification. En effet avant cette découverte, les différentes sources documentaires utilisées pour la création de cette base ont automatiquement attribué les restes d'esturgeon à *Acipenser sturio*. Si certains restes ont depuis été ré-analysés (Desse-Berset, 2009, 2011; Desse-Berset & Williot, 2011; Chassaing et al., 2013; Popović et al., 2014), ce n'est pas le cas pour tous les restes d'esturgeons retrouvés en Europe et de plus un simple examen morphologique ne permet pas une identification certaine. Dans cette étude, nous considérerons donc que l'ensemble des restes d'esturgeon appartiennent à *Acipenser sturio* ou à *A. oxyrinchus* sans distinction. Ce problème de variabilité inter-spécifique mis à part, les restes d'esturgeon ne peuvent être confondus avec d'autres espèces.

19.4 % des données sur l'esturgeon ont été tamisées. Le restant ne l'a pas été ou cette information n'a pas été mentionnée. Les restes d'esturgeon les plus couramment récoltés sont des plaques dermiques d'environ quelques centimètres de longueur et qui ne nécessitent pas de tamisage. Ainsi le biais lié au tamisage peut être écarté et la totalité des données conservées pour les analyses.

Données environnementales

A cette base de données, ont été associées différentes variables qui peuvent expliquer la présence d'esturgeon. Comme on l'a dit précédemment, le contexte n'a pas d'effet sur la présence d'esturgeon d'après les analyses préliminaires et sera donc exclu.

Régions

Les 4 régions marines décrites précédemment ont été prise en compte car la distribution de l'esturgeon n'est pas aléatoire. En effet, pendant les périodes de glaciation, l'esturgeon est resté dans le pourtour méditerranéen ainsi que dans le sud de l'Atlantique où les températures lui étaient plus favorables. Il y a 9 occurrences d'esturgeon en Méditerranée, 29 en Atlantique, 62 en mer du Nord et enfin 55 en mer Baltique.

Température

Pour chaque commune dans laquelle se trouvent les observations archéologiques, la température correspondant à la datation archéologique a été reconstituée de la manière suivante. A l'échelle de l'Europe on dispose d'anomalies de températures allant de l'an 0 à 2003 (Ahmed et al., 2013). Ces températures ont été reconstituées à l'aide de données dendrochronologiques. Ainsi pour chaque observation archéologique postérieure à l'an 0, une anomalie de température peut lui être associée. Ces anomalies étant calculées en prenant comme référence la période 1961-1990, on y ajoute la température moyenne observée sur la commune correspondante pour cette période. Ainsi à chaque couple commune-date une température peut être associée ce qui permet de reconstituer la variabilité spatio-temporelle des températures du mieux possible compte tenu des données à disposition. Les anomalies de température observées en Europe (figure 28) montrent clairement une période de réchauffement autour du X^{ème} siècle, pendant laquelle les températures étaient plus élevées qu'à la fin du XX^{ème} siècle (moyenne entre 1961 et 1990) suivie d'une période de refroidissement autour du XV^{ème} siècle puis une remontée des températures.

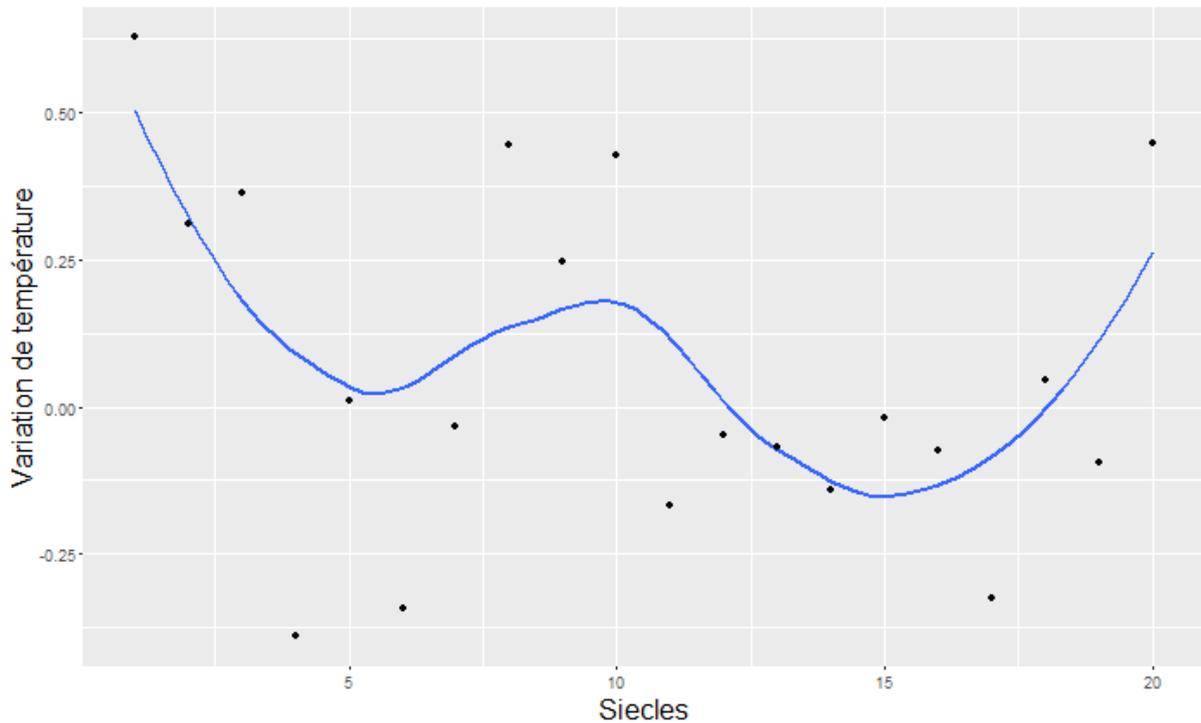


Figure 27: Anomalies de température en Europe entre l'an 0 et 2003.

Analyse statistiques

L'ensemble des études statistiques a été réalisée sous R.

Afin d'expliquer la distribution passée de l'esturgeon avant 1850, un premier modèle de régression logistique a été utilisé avec comme variables explicatives la datation moyenne (en polynôme d'ordre deux) et les régions marines (en variable catégorielle), la variable à expliquer étant la probabilité de présence de l'esturgeon.

Ce modèle (1) a ensuite été modifié pour y ajouter la température reconstituée avec un polynôme d'ordre 2. Le seuil de significativité a été fixé à $\alpha=0.05$ pour l'ensemble des modèles.

3. Résultats

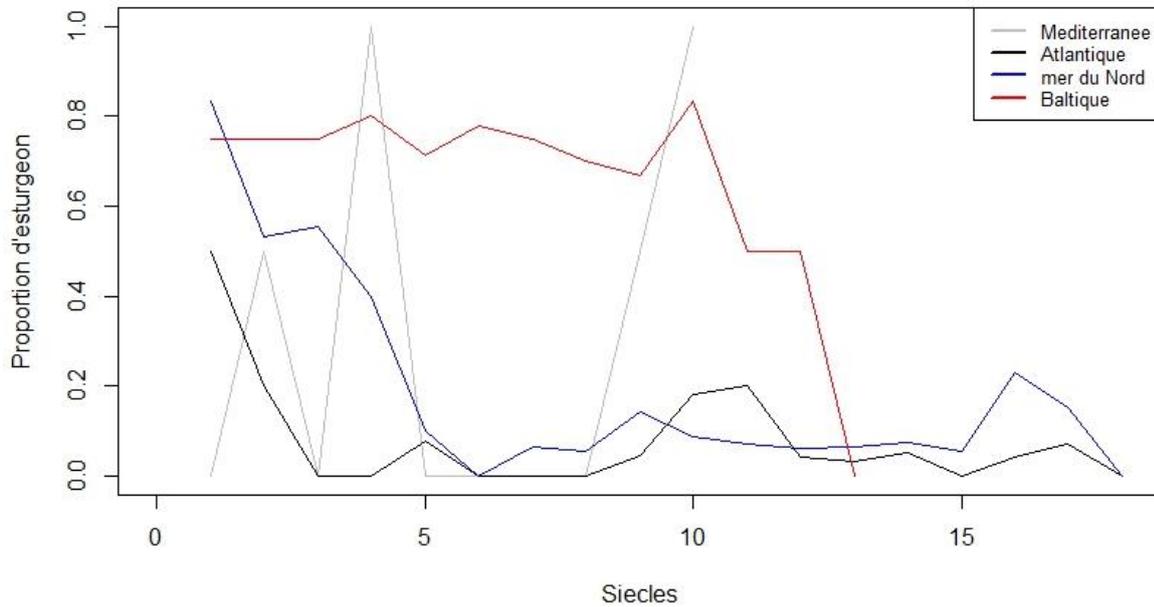


Figure 28: Proportion d'esturgeon observé pour chaque région marine avec en rouge la Baltique, en gris la Méditerranée, en noir l'Atlantique et en bleue la mer du Nord

Les observations pour la Méditerranée et la mer Baltique présentent une grande discontinuité temporelle (figure 29). En effet, il n'y a plus de données observées après le XIème siècle. Les proportions d'esturgeons sont très élevées pour ces deux régions. On distingue une proportion d'esturgeons importante avant le Vème siècle suivie d'une diminution drastique pour l'ensemble des régions à l'exception de la Baltique dont la proportion d'esturgeon reste importante jusqu'au Xème siècle. C'est à cette période là qu'on retrouve un second pic en Méditerranée.

Tableau 10: Résultats de la régression logistique pour le modèle (1) visant à expliquer la présence d'esturgeon en fonction de la datation moyenne des sites archéologiques et des régions marines.

Variable	Coefficient	Std.error	Z value	P value
Origine	-0.97	0.16	-6.07	<.001
Datation df=1	-18.84	2.92	-6.45	<.001
Datation df=2	-3.22	3.15	-1.02	0.31
Atlantique	-1.35	0.21	-6.34	<.001
Baltique	1.52	0.23	6.54	<.001
Méditerranée	0.52	0.40	1.29	0.20

Les résultats du modèle (1) (tableau 10) montrent un effet significatif des régions marines et de la datation moyenne. La probabilité de présence d'esturgeon diminue dans le temps. Elle est plus élevée en mer Baltique et plus faible dans l'Atlantique. Les interactions entre la datation moyenne et les régions marines ont été testées mais ne sont pas significatives. La datation a été rentrée sous la forme d'un polynôme du second degré mais la relation entre la probabilité de présence de l'esturgeon et la datation est strictement monotone.

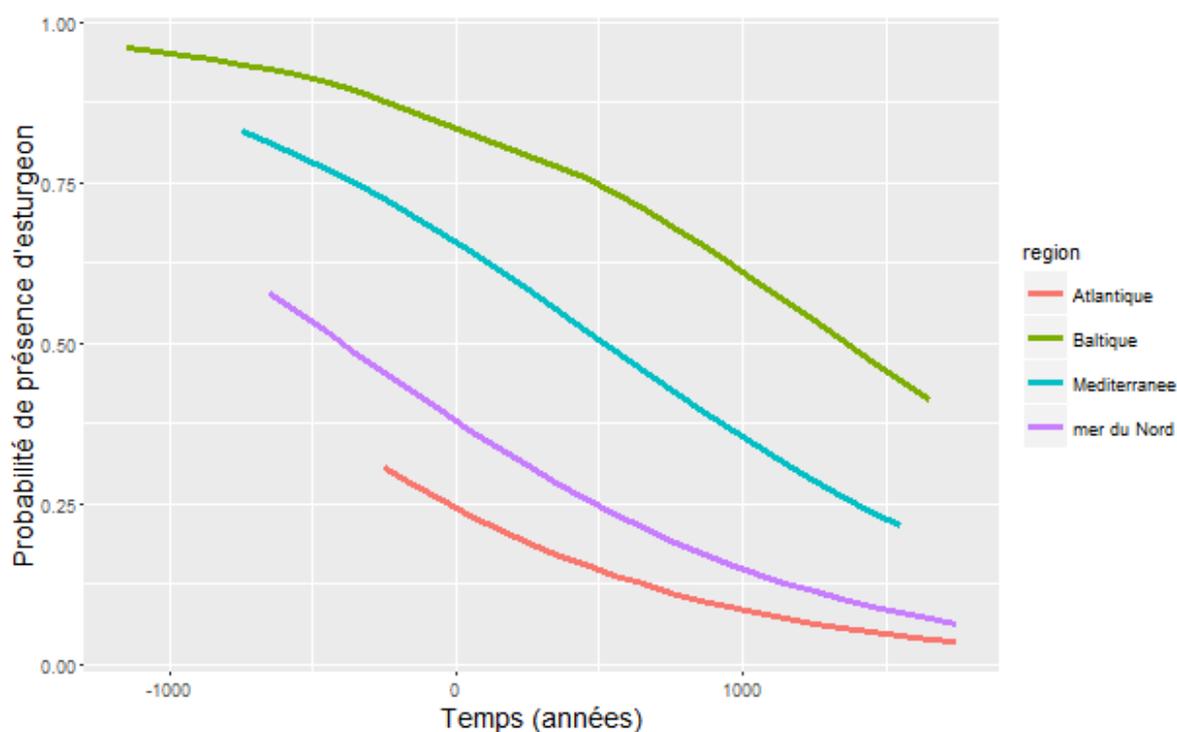


Figure 29: Courbe de prédiction du modèle (1) visant à expliquer la présence d'esturgeon en fonction de la datation moyenne des sites et des régions marines. Chaque courbe correspond à la prédiction du modèle par région marine avec en orange l'Atlantique, en vert la Baltique, en bleu la Méditerranée et en violet la mer du Nord

Les sites les plus anciens se situent en Baltique. On peut remarquer que pour chaque région (figure 30), on observe une diminution des mentions d'occurrences un peu avant l'Antiquité, à l'âge du Fer, autour de -500 av JC. Cependant, cette diminution semble être apparue avant en mer Baltique et en Méditerranée, mais le manque de données ne permet pas d'extrapoler.

La Baltique et la Méditerranée sont les deux régions dont les prédictions sont supérieures aux autres Régions. Les prédictions pour la mer du Nord et l'Atlantique sont très similaires.

Tableau 11: Résultats de la régression logistique pour le modèle (2) visant à expliquer la présence d'esturgeon en fonction de la température reconstituées et des régions marines.

Variable	Coefficient	Std.error	Z value	P value
Origine	-1.52	0.29	-5.16	<.001
Température df=1	28.80	5.31	5.43	<.001
Température df=2	-2.34	3.87	-0.61	0.55
Atlantique	-1.77	0.33	-5.39	<.001
Baltique	4.04	0.51	7.89	<.001
Méditerranée	-2.21	0.85	-2.61	<.001

On observe pour le modèle (2) (Tableau 11) un effet significatif de la température et des régions marines sur la probabilité de présence d'esturgeon. Plus la température est élevée et plus la probabilité de présence d'esturgeons est forte.

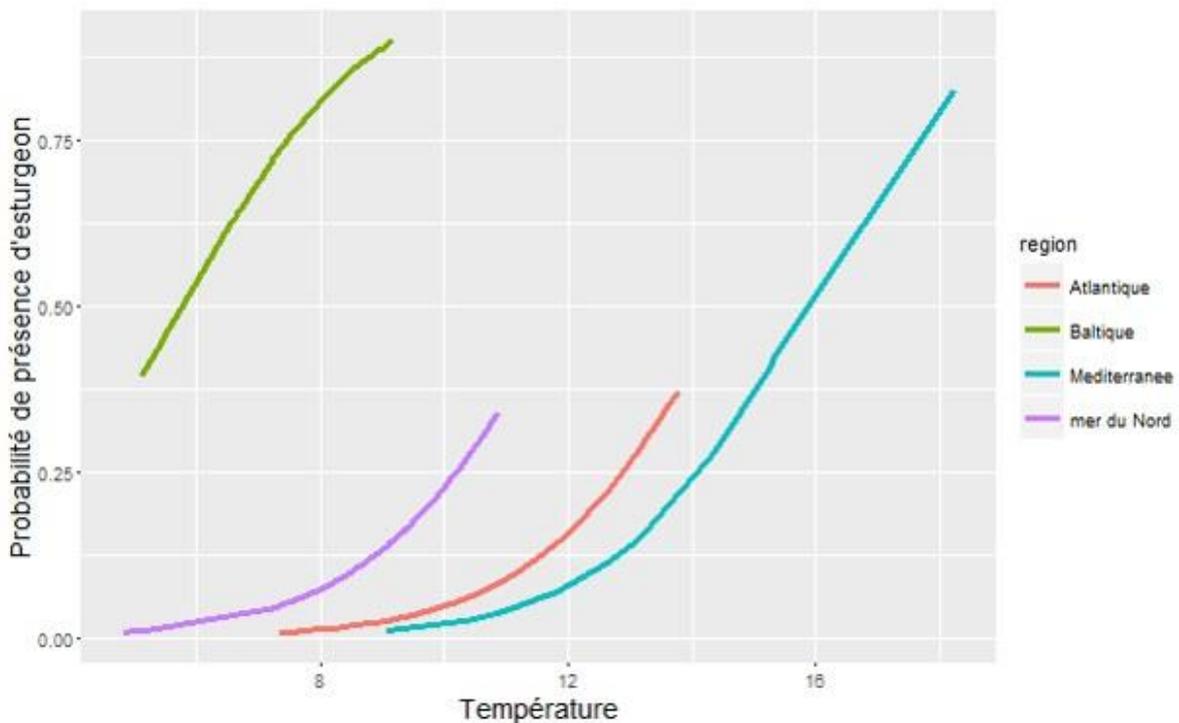


Figure 30: Courbe de prédiction du modèle (2) visant à expliquer la présence d'esturgeon en fonction de la température reconstituée et des régions marines. Chaque courbe correspond à la prédiction du modèle par région marine avec en orange l'Atlantique, en vert la Baltique, en bleu la Méditerranée et en violet la mer du Nord.

La figure 31 nous montre que la probabilité de présence de d'esturgeon augmente avec la température. Compte tenu des données disponibles, les courbes n'atteignent pas de plateau et la température optimale à laquelle la probabilité de présence d'esturgeon est maximale n'a pas été atteinte. En conséquence l'optimum de 12°C donné dans Lasalle et al. (2010) n'est pas retrouvé. La Baltique se distingue clairement des trois autres régions en ayant des probabilités de présence plus fortes aux faibles températures.

Sur la figure 32, on remarque que les données observées (en gris) dans la base de données montrent 4 pics principaux : une augmentation de la présence d'esturgeon autour du Vème siècle et du Xème siècle ainsi qu'une diminution au VIème siècle et après le XIIème siècle. La prédiction moyenne du modèle (2) (en bleue) issue des 1000 validations croisées prédit une légère diminution après le Haut Moyen-Age.

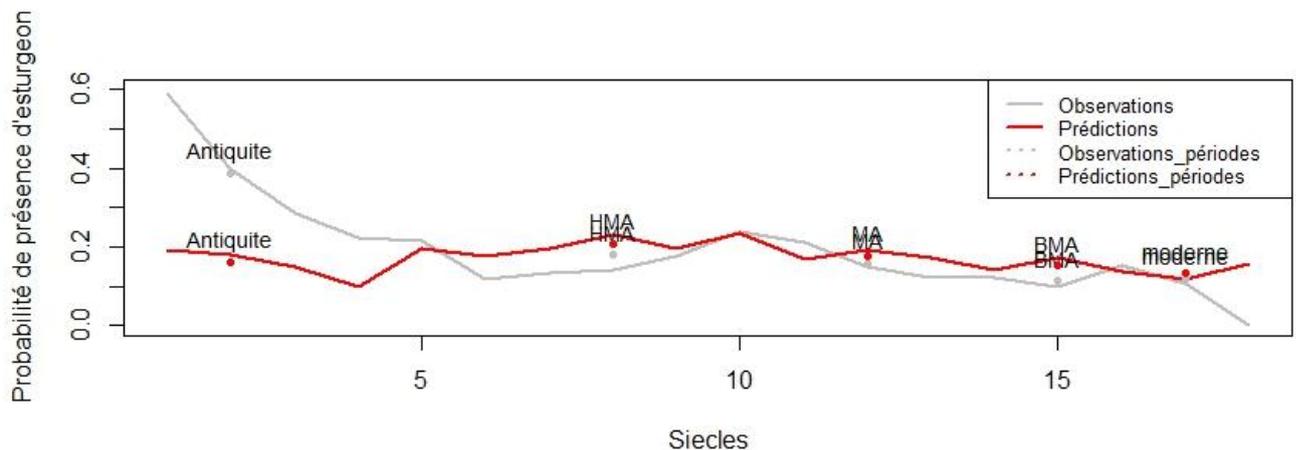


Figure 31: Prédictions moyennes du modèle (2) en fonction du temps toutes régions marines confondues. La courbe grise représente les observations. La courbe bleue représente les prédictions du modèle. Les points bleus et rouges représentent respectivement les observations et les prédictions moyennes par périodes.

4. Discussion

Les populations d'esturgeons ont fortement décliné en Europe occidentale puisque *A. oxyrinchus* est désormais éteint et *A. sturio* ne se reproduit plus que dans la Garonne. Ce déclin est bien documenté depuis 1850 à partir de données historiques (Lasalle et al. 2010) mais seules des données archéozoologiques permettent de savoir si ce déclin s'est amorcé à une date plus ancienne. D'après nos analyses l'occurrence des esturgeons a régulièrement

diminué depuis plus de 2000 ans en Europe occidentale. Cette diminution pourrait refléter un changement des habitudes alimentaires. Cependant la littérature fait plusieurs fois mention d'une forte consommation d'esturgeon dès l'Antiquité, espèce demeurée très recherchée jusqu'à l'époque moderne. Un autre facteur pourrait être une limitation de la pêche, donc des individus capturés. En effet à l'époque médiévale et dans plusieurs pays européens, l'esturgeon faisait l'objet de droits de pêche, ce qui pourrait expliquer une baisse des occurrences à cette époque. Enfin la diminution observée de la fréquence des observations peut résulter d'une augmentation de l'abondance des autres espèces diadromes alors que l'abondance des esturgeons reste constante. Des analyses préliminaires conduites sur les données de la base IZAF « Inventaire archéozoologique et archéobotanique de France » montrent que les tendances sont indépendantes du fait que la fréquence est calculée sur l'ensemble des diadromes ou bien sur l'ensemble des poissons d'eau douce (Lassalle et al., 2010). Il est donc possible que la tendance observée reflète en partie un déclin de l'abondance des esturgeons en milieu naturel suite à des pressions anthropiques précoces ou à un changement des conditions environnementales. Une baisse de l'abondance des esturgeons de la Baltique interprétée comme un effet de la surpêche est notée entre le X^{ème} et le XV^{ème} siècle (Kolman et al., 2011). Pour tester l'hypothèse de surpêche, il aurait fallu avoir accès aux mesures réalisées sur les plaques dermiques ou alors réaliser ces mesures directement sur les restes osseux des différents sites. Cela n'a pas pu être réalisé dans le cadre de cette thèse. Un travail de ce type a été réalisé par Thieren et al (2016). Ces auteurs ne trouvent pas trace d'un effet éventuel de la surpêche sur la taille des individus (reconstruite à partir d'éléments osseux) en Mer du Nord du Néolithique à la période moderne. L'action de l'homme a probablement d'abord joué via des modifications de l'habitat plutôt que directement par la pêche. Ainsi, d'après Thieren et al. (2016) les conditions hydrologiques (qualité de l'eau, accessibilité et qualité des frayères) des rivières se jetant dans la Mer du Nord étaient plus favorables aux esturgeons durant le Néolithique que lors des périodes suivantes.

Les esturgeons étant des espèces plutôt thermophiles, il est possible qu'une partie de la tendance temporelle observée soit due à une décroissance globale des températures entre la période romaine et le XV^{ème} siècle visible sur la figure 28. Nos analyses semblent aller dans ce sens puisqu'un effet significatif de la température sur la probabilité d'occurrence a été observé. Une fois l'effet régional pris en compte, la tendance temporelle prédite par ce

modèle ne révèle pas de déclin très prononcé, sous-estime l'occurrence des esturgeons à la période antique et la surestime au Bas Moyen-Age et à la période moderne. Les variations de température ne semblent donc pas expliquer le déclin observé.

Schonewald-Cox & Buechner (1991, cité dans Gaston, 1994) ont souligné que le déclin d'une espèce pouvait survenir de différentes manières. Ils ont proposé de distinguer quatre catégories : (1) diminution de la taille la population sans que l'aire de distribution géographique soit affectée ; (2) diminution au même taux de la taille de la population et de l'aire géographique ; (3) diminution de la taille de la population plus rapide que celle de l'aire géographique ; (4) diminution de l'aire géographique plus rapide que la taille de la population. L'aire géographique de *A. sturio* a été préservée jusqu'en 1850 environ puis a fortement régressé pour passer de 24 bassins avec des populations reproductrices à un seul actuellement. Les données archéozoologiques suggèrent que l'abondance de l'espèce s'est mise à diminuer bien avant (catégorie 3). Il est possible que, jusqu'à un certain point, l'intégrité de l'aire géographique ait été préservée grâce au statut diadrome de l'espèce lui permettant de reconstituer des populations éteintes par recolonisation par voie de mer. Si ce type de dynamique est représentatif des autres espèces diadromes, une baisse notable et continue de l'abondance sans réduction évidente de l'aire de distribution peut être le signe précurseur d'un déclin brusque. On peut penser à l'anguille européenne dont on observe actuellement une régression des stocks à l'échelle continentale (Miller et al., 2016).

A notre connaissance notre étude est la première à avoir tenté de modéliser la niche thermique d'une espèce de poisson d'eau douce à l'aide de données archéozoologiques, probablement par manque de données climatiques adéquates jusqu'à récemment. Les résultats sont encourageants puisque la température contribue significativement au modèle. Une première limite cependant est qu'un optimum n'est pas observé dans nos données indiquant une défaillance du modèle ou bien une gamme de conditions thermiques pas assez large dans le jeu de données pour encadrer l'optimum. D'après les travaux de Lasalle et al. (2010), un optimum existe à environ 12°C, valeur comprise dans notre jeu de données. La différence entre les deux modèles peut provenir du fait que les présences ne sont pas définies de la même manière. Lasalle et al. (2010) ont modélisé la présence de populations reproductrice alors que dans notre cas il s'agit de la présence d'individus dans des sites archéologiques qui ont pu être capturés en tant qu'immatures ou d'adultes en dehors de leur zone ou de période de reproduction. Dans le deuxième cas la niche thermique n'est pas

seulement déterminée par les températures favorables à la reproduction, mais aussi celles favorables à la croissance, et à l'alimentation, par exemple, qui peuvent différer entre elles. Par ailleurs, l'absence d'un optimum thermique dans des modèles de niche conduits à l'échelle de l'Europe sur la présence d'individus n'est pas rare pour des espèces se reproduisant à des températures élevées similaires à celles de l'esturgeon. Par exemple Logez et al. (2012) n'observent pas en Europe d'optimum thermique pour l'ablette et la bouvière, seule la partie montante est modélisée comme dans notre cas. Les températures de reproduction sont de 12 à 28°C et de 15 à 21°C respectivement pour l'ablette et la bouvière (Galzin et al., 2016). Pour *A. sturio* ces valeurs sont de 8-22 qui, au moins pour la valeur haute, sont comparables. Même si au regard de ces comparaisons, l'absence de pic n'est pas *a priori* biologiquement aberrante elle doit être néanmoins considérée avec prudence dans nos données car les valeurs extrêmes (16-18°C) de température de présence d'esturgeon correspondent à quelques sites en Espagne, pays très mal représenté dans notre jeu de données avec pour conséquence potentielle un ratio présence/absence peu représentatif ou biaisé. L'absence de pic entre 6 et 14°C est plus difficile à contester car basée sur trois ou deux régions différentes. En plus d'un effet de la température, notre modèle met en évidence un fort effet régional opposant la Baltique aux autres régions.

Il est à noter que cet effet est moins prononcé que celui mis en évidence dans l'analyse des tendances temporelles puisque la Méditerranée se regroupe désormais avec l'Atlantique et la Mer du Nord. Cela suggère qu'une partie des effets régionaux mis en évidence dans l'analyse temporelle résulte en partie de différences climatiques entre régions. Dans le cadre de la modélisation des effets de la température, il nous faut expliquer pourquoi la Baltique diffère des autres régions. Une première interprétation fait appel à l'existence probable de deux espèces dans notre jeu de données. Depuis l'étude de Ludwig et al. (Ludwig et al., 2002) on sait qu'*A. oxyrinchus* était présent en Europe et les travaux de réexamen morphologiques et génétiques des restes archéologiques qui ont suivi (Desse-Berset & Williot, 2011; Chassaing et al., 2013; Popović et al., 2014; Nikulina & Schmölcke, 2016; Thieren et al., 2016) ont permis de mieux connaître la date de colonisation de cette espèce à partir de l'Amérique du Nord et sa répartition géographique. Il semblerait que la colonisation des eaux européennes date d'au moins 5000 ans et que durant la période qui nous intéresse (0-2000 après J-C), la présence d'*A. oxyrinchus* a été attestée le long de la façade atlantique, en Mer du Nord et dans la Baltique. D'après la synthèse réalisée par

Thieren et al. (2016), la Mer Baltique a quasi exclusivement été occupée par *A. oxyrinchus*, tandis que seul *A. sturio* était présent en Méditerranée et dans le sud de l'Espagne. A la lumière de ces observations, la Baltique différerait de la Méditerranée dans nos analyses car chaque région a été peuplée par une espèce différente d'esturgeon. De plus nos analyses suggèrent qu'*A. oxyrinchus* serait plus tolérant aux eaux froides qu'*A. sturio*, ce qui est cohérent avec ce que l'on sait de la biologie de ces deux espèces. En effet *A. oxyrinchus* se reproduit entre 13 et 18°C, et tolérerait donc moins les températures élevées que *A. sturio* d'autant plus que dans la littérature (sources cités dans Ludwig et al. 2002) on trouve mention que cette dernière espèce ne se reproduit pas en dessous de 20°C (en contradiction avec Billard & Lecointre, 2001, ce qui souligne au passage les connaissances limitées de la biologie de cette espèce). Une limite majeure à cette explication est que les populations de Mer du Nord et de l'Atlantique où les deux espèces ont pu se rencontrer devraient être intermédiaires entre celles de la Baltique et celles de Méditerranée, ce qui n'est pas le cas puisque ces populations ont grosso-modo la même réponse thermique que celles de Méditerranée. Une explication purement climatique n'est pas suffisante pour expliquer l'occurrence élevée d'esturgeons dans la Baltique. Nos résultats sont en accord avec d'autres sources signalant une forte abondance d'esturgeons dans la Baltique, comme en Pologne par exemple du X^{ème} au XIV^{ème} siècle avec des valeurs de 80% des restes de poissons (Mamcarz, 2000), mais aucune explication simple ne vient à l'esprit pour interpréter cette tendance. La température reconstituée est elle-même très variable et reflète certainement de manière très imparfaite les fluctuations temporelles de la température au cours des derniers siècles. Il est donc vraisemblable que la relation avec la température mise en évidence dans nos modèles soit surtout déterminée par les variations spatiales de celle-ci. Les tendances temporelles prédites par le modèle telles que présentées dans la figure 32 doivent être considérées avec prudence. Il semblerait néanmoins qu'une fois les effets régionaux pris en compte, l'effet prédit de la température sur l'évolution temporelle de l'occurrence d'esturgeons à l'échelle européenne soit négligeable, en particulier il est difficile d'identifier l'effet de l'optimum médiéval et celui du petit âge glaciaire. Une grande part de cette variabilité résulte d'effets régionaux n'agissant pas au même moment. Les observations montrent clairement une augmentation moyenne d'esturgeon autour du X^{ème} siècle, qui semble correspondre à l'augmentation de la température lors de l'Optimum Médiéval (figure 32). Lorsqu'on regarde la proportion d'esturgeon à cette période pour les

différentes régions, on remarque que cet effet est en réalité dû exclusivement aux données des sites sur la façade Atlantique. Aucune augmentation n'est visible pour les autres périodes.

On distingue également une diminution globale de la proportion d'esturgeon après l'optimum Médiéval, qui pourrait être en lien avec le début du Petit Age Glaciaire suivi d'un pic de présence éphémère autour du XVème siècle. Ce dernier pic est dû aux données de la mer du Nord pour lesquelles on observe une augmentation à cette période. Ce pic d'abondance n'est pas cohérent du point de vue des températures.

En conclusion nos données semblent indiquer une diminution régulière de l'abondance des esturgeons en Europe de l'ouest depuis deux voire trois mille ans, déclin qu'il n'est pas possible de lier à des changements de température bien qu'il ait été aussi possible de mettre en évidence un effet de la température sur la probabilité d'occurrence. Il semblerait que, en dépit des différents facteurs liés à la pêche, le transport et la consommation susceptibles de le brouiller, le signal entre la présence de l'espèce et le climat persiste malgré tout dans les données archéologiques.

Conclusion et perspectives

La diadromie est une stratégie à double tranchant pour les espèces de poissons. D'un côté leur capacité de dispersion leur donne un avantage certains sur les autres espèces pour coloniser des milieux vierges (île émergente par exemple) ou instables (petites îles océaniques par exemple) et étendre leur aire de distribution mais comporte comme inconvénient de rendre les espèces plus vulnérables aux activités humaines.

Les objectifs de ce travail de thèse étaient d'étudier ces deux facettes avec, dans un premier temps une étude des patrons de biodiversité continentale et insulaire à des échelles mondiales et régionales et, dans un second temps, explorer la vulnérabilité de ces espèces à des échelles de temps anciennes et actuelles.

Contrairement aux poissons strictement d'eau douce, les espèces diadromes doivent faire face au coût énergétique et à la mortalité liés directement à la migration et aux changements physiologiques nécessaires pour affronter les variations de salinité. En dépit du fait qu'elles partagent les mêmes contraintes, les stratégies employées par les trois catégories de diadromes sont différentes. Les espèces anadromes et catadromes sont largement distribuées dans les eaux douces continentales avec une distribution plutôt tempérée et arctique pour les anadromes et tropicale pour les catadromes. Les amphidromes ont une distribution également majoritairement tropicale et sont particulièrement bien représentés dans les milieux insulaires. Les amphidromes n'effectuent pas de migration pour la reproduction et à part une phase larvaire marine sont rencontrés en eau douce toute leur vie. D'un certain point de vue les anadromes et les catadromes possèdent des stratégies de migration inversées. Les anadromes croissent en mer, migrent pour se reproduire en rivière et les jeunes stades font la migration inverse. Les catadromes se reproduisent en mer, les jeunes stades migrent vers les rivières pour y croître avant de retourner en mer à l'âge adulte.

Ainsi, la première question que l'on peut se poser est : Qu'est ce qui explique le sens opposé de la direction de migration chez les anadromes et les catadromes ? Différentes hypothèses se sont déjà intéressées à cette question mais encore aucune étude n'a été réalisée à large échelle, en prenant en considération l'ensemble des facteurs susceptibles

d'expliquer ces différences entre les anadromes et les catadromes ainsi que ceux pouvant expliquer la distribution géographique de la diadromie en général. Le chapitre 1 s'est intéressé à 3 facteurs pour expliquer la variabilité géographique de la diadromie: la productivité primaire nette, la richesse spécifique et la couverture glaciaire au LGM.

Les résultats de notre étude confirment l'hypothèse de Gross et al. selon laquelle la distribution des poissons anadromes et catadromes est induite par le rapport entre la productivité primaire terrestre et marine. Les espèces anadromes sont réparties préférentiellement aux latitudes où la productivité marine est plus importante que la productivité terrestre ce qui optimise la croissance avant la reproduction, l'inverse est vrai pour les catadromes. . De plus, la richesse spécifique joue un rôle important concernant la distribution des diadromes qui préfèrent les milieux ayant une richesse spécifique faible, afin probablement de réduire la compétition et la prédation. La couverture glaciaire au dernier LGM ne semble pas influencer la distribution des diadromes, après avoir pris en compte dans le modèle, le ratio de productivité entre biomes et la richesse spécifique dans le modèle.

Cette étude montre aussi qu'une grande part de la variabilité reste inexpliquée et que la distribution géographique des espèces diadromes dépend certainement de nombreux autres facteurs que ceux considérés. Les variables environnementales connues pour jouer sur la richesse des poissons d'eau douce en général comme la température moyenne, les précipitations, l'altitude du bassin, le débit moyen à l'embouchure du bassin et la surface du bassin (Oberdorff, 1995) sont susceptibles de jouer aussi sur la richesse des différentes catégories de diadromes ou sur l'occurrence des espèces prises une à une (Béguer et al., 2007). Des résultats complémentaires issus d'analyses faites non pas sur la fréquence des espèces des différentes catégories de diadromie au sein des peuplements mais sur les richesses spécifiques brutes montrent que les anadromes et amphidromes répondent au gradient différentiel de productivité entre mer et terre comme attendu et que la réponse est moins claire pour les catadromes. La richesse de ces derniers semble dépendre plutôt de variables liées aux précipitations et au débit, résultat qui reste à interpréter pleinement, mais généralement les zones à forte précipitations sont aussi des zones de forte productivité.

Les amphidromes n'étaient pas pris en compte dans l'hypothèse de Gross et al., mais puisque la croissance se fait essentiellement en rivière, on peut faire l'hypothèse qu'ils

doivent réagir aux gradients de productivité comme les catadromes, une hypothèse validée en partie par nos résultats. Cependant aucune île océanique inter-tropicale n'était présente dans notre jeu de données et les amphidromes y sont particulièrement représentés. Les rivières de ces îles sont souvent oligotrophes (Feutry et al., 2013) et l'hypothèse de Gross et al ne s'applique alors pas. Néanmoins il s'agit de milieux où très peu d'autres espèces de poissons sont présentes, en particulier dans les hauts cours, et il est possible que pour cette raison les conditions de croissance y soient meilleures qu'en mer ou en estuaire.

Les poissons amphidromes sont ainsi de bons modèles pour évaluer les hypothèses de biogéographie insulaires qui sont la plupart du temps élaborées et testées avec des organismes terrestres en ligne de mire. Au sein des différents concepts et théories qui sont issus de la théorie des îles proposée par MacArthur et Wilson (1963, 1967), le modèle ATT^2 (Whittaker et al., 2008) semble pertinent pour expliquer la richesse des poissons d'eau douce dans les îles océaniques.

Contrairement aux continents, les îles océaniques ont une durée de vie courte à l'échelle des temps géologiques de l'ordre de 20-40 Ma. Après leur naissance, elles sont rapidement érodées avant de disparaître ou de subsister sous forme d'atoll. Cette caractéristique particulière a induit la création du modèle ATT^2 , expliquant la richesse spécifique d'une île en fonction de sa superficie (A pour Area) et de son âge (T pour time) avec un effet curvilinéaire (terme T^2) pour que la richesse soit maximale à un âge intermédiaire.

Dans notre étude, chapitre 2, les résultats montrent que ce modèle semble bien adapté aux poissons avec une relation en dôme entre la richesse spécifique et une relation positive entre cette dernière et la superficie de l'île. Cependant, ce modèle ne prend pas en compte la distance au centre de biodiversité le plus proche (Indo-Pacifique), ni l'altitude de l'île pour intégrer la zonation altitudinale des poissons amphidromes. Un meilleur modèle, dérivé du modèle ATT^2 , inclut la distance au centre de biodiversité Indo-Pacifique la hauteur maximale de l'île, l'âge de l'île et son terme d'ordre deux. Les hypothèses annexes concernant le nombre d'espèce endémique par île et l'indice de diversification n'ont pas pu être testée correctement mais les résultats suggèrent qu'il n'y a pas ou très peu de diversification des espèces *in situ* après colonisation. Une étude à plus large échelle sur la richesse spécifique des poissons d'eau douce dans les îles océaniques pourrait nous permettre de mieux séparer la contribution de la diversité de l'habitat et de la cladogénèse.

La seconde facette de la diadromie a trait à la vulnérabilité conférée par cette stratégie face aux activités humaines. De nombreuses études ont été réalisées à différentes échelles géographiques afin d'identifier les caractéristiques biologiques des poissons d'eau douce associées à un fort risque d'extinction (Angermeier, 1995; Parent & Schriml, 1995; Froese & Torres, 1999; Rochet, 2000; Duncan & Lockwood, 2001; Reynolds et al., 2005; Olden et al., 2007; Giam et al., 2011; Hutchings et al., 2012) . D'après ces études, la diadromie, la taille moyenne de l'espèce et l'aire géographique de distribution sont les facteurs principaux de risque d'extinction. Ces résultats proviennent pour la plupart d'études qui ont comparé, sur la base de leurs caractéristiques biologiques et écologiques, des espèces classées comme vulnérables (le plus souvent par l'UICN) avec des espèces non menacées. Cependant, à ce jour, aucune étude à large échelle portant sur les poissons d'eau douce n'a utilisé les extinctions d'espèces déjà observées sur la période récente (post 1800) pour quantifier les risques d'extinction. Dans le chapitre 3 nous avons comparé les espèces éteintes avec celles toujours présentes pour identifier les caractéristiques biologiques des poissons d'eau douce susceptibles d'augmenter le risque d'extinction. Les résultats montrent que la probabilité d'extinction est plus importante pour les espèces endémiques (présentes dans un seul bassin versant) et/ou ayant une étroite aire de distribution, la diadromie n'ayant qu'un effet marginal mais positif. Si notre modèle identifie effectivement la diadromie comme facteur de risque ce résultat n'est pas très solide car basé sur très peu d'espèces éteintes dans cette catégorie. Dans la mesure où une espèce ayant une aire de distribution étendue est manifestement plus difficile à éliminer il n'est pas surprenant que les espèces diadromes aient été jusqu'à présent peu affectées par des extinctions car elles ont une aire de distribution plus étendue que la moyenne des poissons d'eau douce. Deux raisons peuvent expliquer que les espèces diadromes ont des aires de distribution étendues. La première est qu'une grande taille corporelle est associée chez les poissons d'eau douce à une vaste aire de distribution et les espèces diadromes sont plus grandes que la moyenne, ce que Roff (1988) explique par le fait qu'une grande taille corporelle rend les contraintes énergétiques liées à la migration moins importantes. Deuxièmement la capacité des espèces diadromes à franchir l'eau de mer leur permet probablement d'avoir de meilleures aptitudes à la dispersion et de ce fait d'avoir des aires de distribution plus étendues. Beaucoup d'espèces diadromes sont indiscutablement négativement affectées par les activités humaines car un déclin leurs populations est souvent observé, néanmoins sans avoir entraîné d'extinctions

jusqu'à présent pour la plupart des espèces. La famille des Acipenseridae (Esturgeons) est un bon exemple de cette situation. D'un côté elle est classée par Duncan & Lockwood (2001) comme une des familles les plus menacées par les activités humaines car presque toutes les espèces de la famille sont considérées comme vulnérables par l'UICN, et de l'autre côté, notre modèle la classe comme n'étant pas à fort risque car aucune espèce ne s'est éteinte durant la période industrielle. Il est clair que, pour les membres de cette famille comme pour d'autres diadromes, une aire de distribution importante leur a accordé un sursis qu'il faut mettre à profit si l'on veut les préserver. Il est à noter également que si, au lieu d'évaluer le risque d'extinction des espèces sur la base de leur distribution historique, la distribution actuelle était prise en compte notre modèle classerait une espèce comme *Acipenser sturio* qui désormais n'est plus présent que dans un seul bassin versant comme étant très vulnérable.

La présence relictuelle d'une population d'esturgeon dans un unique bassin fait suite au déclin drastique d'*Acipenser sturio* depuis 1850 et de l'extinction au cours du XXème siècle d'*A. oxyrhincus* présent en Europe occidentale après une colonisation il ya au moins 5000 ans à partir de l'Amérique du Nord. L'étude menée dans le chapitre 4 avait pour objectif d'étudier la distribution passée, antérieure à 1850, de ces deux espèces à l'aide de données archéozoologiques. Les données ont permis de mettre en évidence le déclin de ces espèces (regroupées dans la même catégorie, *A. sp.*, faute d'information suffisante dans la plupart des sources) depuis l'Antiquité. Deux hypothèses s'offrent alors à nous pour expliquer ce déclin précoce, une exploitation précoce de l'esturgeon ou les changements climatiques passés. La première hypothèse n'est pas improbable compte tenu de l'attrait de ce poisson par certaines castes sociales dès l'Antiquité. Cependant, ne pouvant pas tester cette hypothèse avec nos données, le déclin de l'esturgeon européen a été étudié en lien avec les variations de températures passées représentées par l'Optimum climatique médiéval et le Petit Age Glaciaire. Les résultats montrent un effet significatif et positif de la température sur la probabilité de présence de l'esturgeon ainsi qu'un fort effet régional. Le déclin des populations d'esturgeon observé précédemment n'est cependant pas très bien reconstitué par ce modèle (figure 32) laissant penser que les variations de température passées expliquent assez peu la variabilité temporelle des occurrences. L'effet régional du modèle sépare très clairement la Baltique des autres écorégions suggérant, en plus des différences de températures entre régions, un effet lié au regroupement de deux espèces

dans les données. En effet, la Baltique a été presque exclusivement occupée par *A. oxirynchus*. après la colonisation de l'Europe par ce dernier, et cette espèce est décrite par quelques auteurs comme préférant des eaux plus froides qu'*A. sturio*. Différentes hypothèses peuvent expliquer que la présence d'esturgeon n'est pas liée aux événements climatiques majeurs qui ont marqué ces deux derniers millénaires. Tout d'abord, l'effet de la température peut être masqué par d'autres facteurs plus importants comme une pression anthropique précoce. Ensuite, cette base de données comporte de nombreux biais comme l'incertitude sur la température reconstituée dans le passé.

Bien que préliminaires et encore exploratoires, nos résultats suggèrent que les données archéozoologiques sur les poissons d'eau douce sont compatibles avec des traitements quantitatifs visant à décrire des trajectoires temporelles ou les exigences climatiques des espèces. Pour ce faire il est indispensable de mettre en place des bases de données synthétisant du mieux possible l'information existante sur l'occurrence des espèces dans les différents sites de fouille. La base de données «Inventaire archéozoologique et archéobotanique de France » regroupe déjà de nombreuses données archéozoologiques sur les poissons en France, et la base de données créée au cours de cette thèse, bien qu'encore imparfaite, souligne l'intérêt qu'il y aurait à la constitution d'une base de données archéozoologiques plus grande, à l'échelle de l'Europe afin de pouvoir envisager des analyses quantitatives à large échelle. On pourrait ainsi répondre à différents questionnements jusque-là impossibles à résoudre. L'étude de la distribution passée d'une espèce, par exemple, ne peut se faire sans avoir recours à ce type de données. Les difficultés d'identification des restes de poissons fait que l'on ne peut en attendre autant que de l'analyse des micro-mammifères par exemple, mais il n'en demeure pas moins qu'il existe une quantité d'information encore sous utilisée. Bien que la base de données I2AF regroupe de nombreuses données, elle manque d'informations essentielles et facilement accessibles concernant la qualité de la donnée (tamisage) et le site (contexte). Ces informations sont impératives afin de pouvoir évaluer la qualité de la donnée et de pouvoir poursuivre avec différentes analyses statistiques. Cela pourrait également mettre en valeur ce type de donnée qui pourrait par la suite être utilisé pour répondre à différents questionnements jusque-là impossibles à résoudre. L'étude de la distribution passée d'une espèce, par exemple, ne peut se faire sans avoir recours à ce type de données. Ce genre d'étude est souvent réalisée à grande échelle et nécessite donc d'avoir accès à des données

archéozoologiques à large échelle. Mais malgré l'information apportée par ce type de donnée, le nombre d'espèces pour lesquelles des restes osseux sont retrouvés restera limité compte tenu du fait que très peu d'espèces sont consommées par l'Homme.

Références

- Ahmed M., Anchukaitis K.J., Asrat A., Borgaonkar H., Braida M., Buckley B.M., Büntgen U., Chase B.M., Christie D.A., Cook E.R., & others (2013) Continental-scale temperature variability during the past two millennia. *Nature Geoscience*, **6**, 339–346.
- Allan J.D., Abell R., Hogan Z., Revenga C., Taylor B.W., Welcomme R.L., & Winemiller K. (2005) Overfishing of inland waters. *BioScience*, **55**, 1041–1051.
- Angermeier P.L. (1995) Ecological Attributes of Extinction-Prone Species: Loss of Freshwater Fishes of Virginia. *Conservation Biology*, **9**, 143–158.
- Autai T., Withers A.T., & Ghestemme T. (2012) Meet the Last Population of Marquesan Kingfisher in French Polynesia. .
- Baker R. & others (1978) *Evolutionary ecology of animal migration*. Holmes & Meier Publishers,
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S., & others (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. *R package version*, **1**, .
- Béguer M., Beaulaton L., & Rochard E. (2007) Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large-scale explanatory factors. *Ecology of Freshwater Fish*, **16**, 221–237.
- Behrenfeld M.J. & Falkowski P.G. (1997) Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and oceanography*, **42**, 1–20.
- Berglund H., Järemo J., & Bengtsson G. (2009) Endemism predicts intrinsic vulnerability to nonindigenous species on islands. *The American Naturalist*, **174**, 94–101.
- Betancur-R. R., Ortí G., Stein A.M., Marceniuk A.P., & Alexander Pyron R. (2012) Apparent signal of competition limiting diversification after ecological transitions from marine to freshwater habitats. *Ecology Letters*, **15**, 822–830.
- Billard R. & Lecointre G. (2000) Biology and conservation of sturgeon and paddlefish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **10**, 355–392.
- Blais S., Guille G., Guillou H., Chauvel C., Maury R.C., & Caroff M. (2000) Géologie, géochimie et géochronologie de l'île de Bora Bora (Société, Polynésie française). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*, **331**, 579–585.
- Blanchet S., Reyjol Y., April J., Mandrak N.E., Rodríguez M.A., Bernatchez L., & Magnan P. (2013) Phenotypic and phylogenetic correlates of geographic range size in Canadian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 1083–1094.

- Bland L.M., Collen B., Orme C.D.L., & Bielby J. (2015) Predicting the conservation status of data-deficient species. *Conservation Biology*, **29**, 250–259.
- Bloom D.D. & Lovejoy N.R. (2014) The evolutionary origins of diadromy inferred from a time-calibrated phylogeny for Clupeiformes (herring and allies). 281, 20132081.
- Boone R.B., Thirgood S.J., & Hopcraft J.G.C. (2006) Serengeti wildebeest migratory patterns modeled from rainfall and new vegetation growth. *Ecology*, **87**, 1987–1994.
- Borregaard M.K., Amorim I.R., Borges P.A., Cabral J.S., Fernández-Palacios J.M., Field R., Heaney L.R., Kreft H., Matthews T.J., Olesen J.M., & others (2016) Oceanic island biogeography through the lens of the general dynamic model: assessment and prospect. *Biological Reviews*, .
- Boyle W.A. (2011) Short-distance partial migration of Neotropical birds: a community-level test of the foraging limitation hypothesis. *Oikos*, **120**, 1803–1816.
- Breece M.W., Fox D.A., Dunton K.J., Frisk M.G., Jordaan A., & Oliver M.J. (2016) Dynamic seascapes predict the marine occurrence of an endangered species: Atlantic Sturgeon *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*. *Methods in Ecology and Evolution*, .
- Briggs J.C. (2005) The marine East Indies: diversity and speciation. *Journal of Biogeography*, **32**, 1517–1522.
- Briggs J.C. & Bowen B.W. (2013) Marine shelf habitat: biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, **40**, 1023–1035.
- Brosse S., Beauchard O., Blanchet S., Dürr H.H., Grenouillet G., Hugueny B., Lauzeral C., Leprieur F., Tedesco P.A., Villéger S., & Oberdorff T. (2012) Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia*, **700**, 343–349.
- Brousse R., Barszczus H.G., Bellon H., Cantagrel J., Diraison C., Guillou H., & Leotot C. (1990) Les Marquises (Polynésie française): volcanologie, géochronologie, discussion d'un modèle de point chaud. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **6**, 933–949.
- Bry X., Trottier C., Verron T., & Mortier F. (2013) Supervised component generalized linear regression using a pls-extension of the fisher scoring algorithm. *Journal of Multivariate Analysis*, **119**, 47–60.
- Burkhead N.M. (2012) Extinction Rates in North American Freshwater Fishes, 1900–2010. *BioScience*, **62**, 798–808.
- Cameron R.A., Triantis K.A., Parent C.E., Guilhaumon F., Alonso M.R., Ibáñez M., Frias Martins A.M., Ladle R.J., & Whittaker R.J. (2013) Snails on oceanic islands: testing the general dynamic model of oceanic island biogeography using linear mixed effect models. *Journal of Biogeography*, **40**, 117–130.

- Carpenter K.E. & Springer V.G. (2005) The center of the center of marine shore fish biodiversity: the Philippine Islands. *Environmental biology of fishes*, **72**, 467–480.
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., García A., Pringle R.M., & Palmer T.M. (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, **1**, e1400253.
- Chassaing O. (2010) *Organisation génétique des populations d'esturgeon européen Acipenser sturio: passé, présent, futur*. Montpellier 2,
- Chassaing O., Desse-Berset N., Duffraisie M., Hughes S., Hänni C., & Berrebi P. (2013) Palaeogenetics of western French sturgeons spotlights the relationships between *Acipenser sturio* and *Acipenser oxyrinchus*. *Journal of Biogeography*, **40**, 382–393.
- Clavel B. (2001) L'animal dans l'alimentation médiévale et moderne en France du Nord (XIIIe-XVIIe siècles). *Revue archéologique de Picardie. Numéro spécial*, **19**, 9–204.
- Clavel B. & Arbogast R.-M. (2007) Fish exploitation from early Neolithic sites in northern France: the first data. 4–9.
- Clavel B. & Lepetz S. (2014) La consommation des poissons en France du nord à la période romaine. Marqueur socio-culturel et artefacts taphonomiques. *Consommer dans les campagnes de la Gaule romaine Actes du X e congrès AGER (Lille, 2012)*, Rev. du Nord, hs, coll. Art et Arch,
- Clouard V. & Bonneville A. (2001) How many Pacific hotspots are fed by deep-mantle plumes? *Geology*, **29**, 695–698.
- Clouard V. & Bonneville A. (2005) Ages of seamounts, islands, and plateaus on the Pacific plate. *Geological Society of America Special Papers*, **388**, 71–90.
- Collen B., Whitton F., Dyer E.E., Baillie J.E., Cumberlidge N., Darwall W.R., Pollock C., Richman N.I., Soulsby A.-M., & Böhm M. (2014) Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 40–51.
- Coro G., Magliozzi C., Berghe E.V., Bailly N., Ellenbroek A., & Pagano P. (2016) Estimating absence locations of marine species from data of scientific surveys in OBIS. *Ecological Modelling*, **323**, 61–76.
- Curry R.A., Bernatchez L., Whoriskey Jr F., & Audet C. (2010) The origins and persistence of anadromy in brook charr. *Reviews in fish biology and fisheries*, **20**, 557–570.
- Desse-Berset N. (2009) First archaeozoological identification of Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus* Mitchill 1815) in France. *Comptes Rendus Palevol*, **8**, 717–724.
- Desse-Berset N. (2011) Ancient sturgeon populations in France through archaeozoological remains, from prehistoric time until the eighteenth century.

- Biology and Conservation of the European Sturgeon* *Acipenser sturio* L. 1758 pp. 91–115. Springer,
- Desse-Berset N. & Williot P. (2011) Emerging questions from the discovery of the long term presence of *Acipenser oxyrinchus* in France. *Journal of Applied Ichthyology*, **27**, 263–268.
- Dingle H. (1996) *Migration : The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press, USA,
- Dodson J.J., Aubin-Horth N., Thériault V., & Páez D.J. (2013) The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes. *Biological Reviews*, **88**, 602–625.
- Dodson J.J., Laroche J., & Lecomte F. (2009) Contrasting evolutionary pathways of anadromy in euteleostean fishes. 69, 63–77.
- Dudgeon D. (2011) Asian river fishes in the Anthropocene: threats and conservation challenges in an era of rapid environmental change. *Journal of Fish Biology*, **79**, 1487–1524.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.-I., Knowler D.J., Lévêque C., Naiman R.J., Prieur-Richard A.-H., Soto D., Stiassny M.L., & others (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, **81**, 163–182.
- Duncan J.R. & Lockwood J.L. (2001) Extinction in a field of bullets: a search for causes in the decline of the world's freshwater fishes. *Biological Conservation*, **102**, 97–105.
- Dupon J.-F. & Sodter F. (1993) Les îles Gambier et les îles Australes: les petites îles hautes de la périphérie: planches 15-16-17. .
- Ervynck A., Van Neer W., Hüster-Plogmann H., & Schibler J. (2003) Beyond affluence: the zooarchaeology of luxury. *World Archaeology*, **34**, 428–441.
- Feutry P., Castelin M., Ovenden J.R., Dettai A., Robinet T., Cruaud C., & Keith P. (2013) Evolution of diadromy in fish: insights from a tropical genus (*Kuhlia* species). *The American Naturalist*, **181**, 52–63.
- Finstad A.G. & Hein C.L. (2012) Migrate or stay: terrestrial primary productivity and climate drive anadromy in Arctic char. *Global Change Biology*, **18**, 2487–2497.
- Firth D. (1993) Bias reduction of maximum likelihood estimates. *Biometrika*, **80**, 27–38.
- Froese R. & Pauly D. (2016)
- Froese R. & Torres A. (1999) Froese, R., & Torres, A. (1999). Fishes under threat: An analysis of the fishes in the 1996 IUCN red list. In ICLARM Conf. Proc. (Vol. 59, pp. 131-144). *ICLARM Conference Proceedings*, **59**, 131–144.

- Gaither M.R. & Rocha L.A. (2013) Origins of species richness in the Indo-Malay-Philippine biodiversity hotspot: evidence for the centre of overlap hypothesis. *Journal of Biogeography*, **40**, 1638–1648.
- Galzin R., Duron S., & Meyer J. (2016) *Biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, Polynésie française*. Paris: Société française d'Ichtyologie,
- Gaston K. (1994) *Rarity*. Springer Netherlands,
- Giam X., Ng T.H., Lok A.F.S.L., & Ng H.H. (2011) Local geographic range predicts freshwater fish extinctions in Singapore. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 356–363.
- Gillespie R.G. & Clague D.A. (2009) *Encyclopedia of islands*. Univ of California Press,
- Griffiths D. (2006) Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 734–751.
- Griffiths D. (2010) Pattern and process in the distribution of North American freshwater fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, **100**, 46–61.
- Gross M.R. (1987) Evolution of diadromy in fishes. 1, 14–25.
- Gross M.R., Coleman R.M., & McDowall R.M. (1988a) Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science(Washington)*, **239**, 1291–1293.
- Gross M.R., Coleman R.M., & McDowall R.M. (1988b) Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science(Washington)*, **239**, 1291–1293.
- Guillaud E., Cornette R., & Béarez P. (2016) Is vertebral form a valid species-specific indicator for salmonids? The discrimination rate of trout and Atlantic salmon from archaeological to modern times. *Journal of Archaeological Science*, **65**, 84–92.
- Hamilton L.S., Juvik J.O., & Scatena F.N. (2012) *Tropical montane cloud forests*. Springer Science & Business Media,
- Harrison I.J. & Stiassny M.L.J. (1999) The Quiet Crisis. *Extinctions in Near Time* (ed. by R.D.E. MacPhee), pp. 271–331. Springer US,
- Helfman G.S. (2007) *Fish Conservation: A Guide to Understanding and Restoring Global Aquatic Biodiversity and Fishery Resources*. Island Press,
- Hobbs J., Jones G., & Munday P. (2011) Extinction risk in endemic marine fishes. *Conservation biology*, **25**, 1053.
- Hoffmann R.C. (2001) Frontier foods for late medieval consumers: culture, economy, ecology. *Environment and History*, 131–167.
- Hoffmann R.C. (2004) A brief history of aquatic resource use in medieval Europe. *Helgoland Marine Research*, **59**, 22.

- Holcik J. (1989) The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1, Part II. General Introduction to Fishes. Acipenseriformes. *AULA-Verlag, Wiesbaden*, .
- Holtgrieve G.W. & Schindler D.E. (2011) Marine-derived nutrients, bioturbation, and ecosystem metabolism: reconsidering the role of salmon in streams. *Ecology*, **92**, 373–385.
- Hugueny B., Movellan A., & Belliard J. (2011) Habitat fragmentation and extinction rates within freshwater fish communities: a faunal relaxation approach. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 449–463.
- Hutchings J.A., Myers R.A., García V.B., Lucifora L.O., & Kuparinen A. (2012) Life-history correlates of extinction risk and recovery potential. *Ecological Applications*, **22**, 1061–1067.
- Hutchinson G.E. (1978) An introduction to population ecology. .
- IUCN (2015) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 12 November 2015. .
- Jane S.F., Nislow K.H., & Whiteley A.R. (2014) The use (and misuse) of archaeological salmon data to infer historical abundance in North America with a focus on New England. *Reviews in fish biology and fisheries*, **24**, 943–954.
- J. E. Deacon G.K. (1979) Fishes of North America endangered, threatened, or of special concern: 1979. Fish 4:29-44. *Fisheries; (United States)*, **4:2**, .
- Jelks H.L., Walsh S.J., Burkhead N.M., Contreras-Balderas S., Diaz-Pardo E., Hendrickson D.A., Lyons J., Mandrak N.E., McCormick F., Nelson J.S., Platania S.P., Porter B.A., Renaud C.B., Schmitter-Soto J.J., Taylor E.B., & Jr M.L.W. (2008) Conservation Status of Imperiled North American Freshwater and Diadromous Fishes. *Fisheries*, **33**, 372–407.
- Jonsson B., Waples R.S., & Friedland K.D. (1999) Extinction considerations for diadromous fishes. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **56**, 405–409.
- Keith P. (2003) Biology and ecology of amphidromous Gobiidae of the Indo-Pacific and the Caribbean regions. *Journal of fish biology*, **63**, 831–847.
- Keith P., Hoareau T.B., Lord C., Ah-Yane O., Gimonneau G., Robinet T., & Valade P. (2008) Characterisation of post-larval to juvenile stages, metamorphosis and recruitment of an amphidromous goby, *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas)(Teleostei: Gobiidae: Sicydiinae). *Marine and Freshwater Research*, **59**, 876–889.
- Keith P., Marquet G., Gerbeaux P., Vigneux E., & Lord C. (2013) *Poissons et crustacés d'eau douce de Polynésie: taxonomie, écologie, biologie et gestion*. Société française d'ichtyologie,
- Keith P. & Sasal P. (2016) *Poissons et crustacés d'eau douce des îles Marquises*. .

- Kelly J.F. & Horton K.G. (2016) Toward a predictive macrosystems framework for migration ecology. *Global Ecology and Biogeography*, .
- Kendall N.W., McMillan J.R., Sloat M.R., Buehrens T.W., Quinn T.P., Pess G.R., Kuzishchin K.V., McClure M.M., & Zabel R.W. (2014) Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a review of the processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **72**, 319–342.
- Kettle A., Heinrich D., Barrett J., Benecke N., & Locker A. (2008) Past distributions of the European freshwater eel from archaeological and palaeontological evidence. *Quaternary Science Reviews*, **27**, 1309–1334.
- Kolman R., Kapusta A., & Morzuch J. (2011) History of the sturgeon in the Baltic Sea and Lake Ladoga. *Biology and Conservation of the European Sturgeon *Acipenser sturio* L. 1758* pp. 221–226. Springer,
- Kottelat M. & Freyhof J. (2007) *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat,
- Lande R. (1993) Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. *The American Naturalist*, **142**, 911–927.
- Lassalle G., Crouzet P., Gessner J., & Rochard E. (2010) Global warming impacts and conservation responses for the critically endangered European Atlantic sturgeon. *Biological Conservation*, **143**, 2441–2452.
- Le Feuvre M.C., Dempster T., Shelley J.J., & Swearer S.E. (2016) Macroecological relationships reveal conservation hotspots and extinction-prone species in Australia's freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, .
- Lepage M. & Rochard E. (1995) Threatened fishes of the world: *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 (*Acipenseridae*). *Environmental Biology of Fishes*, **43**, 28–28.
- Lepetz S. (1996) L'animal dans l'économie gallo-romaine. *Revue archéologique de Picardie. Numéro spécial*, **12**, 81–147.
- Lê S., Josse J., Husson F., & others (2008) FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of statistical software*, **25**, 1–18.
- Limburg K.E. & Waldman J.R. (2009) Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience*, **59**, 955–965.
- Loehle C. & Eschenbach W. (2012) Historical bird and terrestrial mammal extinction rates and causes. *Diversity and Distributions*, **18**, 84–91.
- Logez M., Bady P., & Pont D. (2012) Modelling the habitat requirement of riverine fish species at the European scale: sensitivity to temperature and precipitation and associated uncertainty. *Ecology of Freshwater Fish*, **21**, 266–282.
- Lucas M.C., Baras E., Thom T.J., Duncan A., & Slavík O. (2001) *Migration of freshwater fishes*. Wiley Online Library,

- Ludwig A., Debus L., Lieckfeldt D., Wirgin I., Benecke N., Jenneckens I., Williot P., Waldman J.R., & Pitra C. (2002) Fish populations: When the American sea sturgeon swam east. *Nature*, **419**, 447–448.
- Ludwig A., Morales-Muniz A., & Rosello-Izquierdo E. (2011) Sturgeon in Iberia from Past to Present. *Biology and Conservation of the European Sturgeon *Acipenser sturio* L. 1758* pp. 91–115. Springer,
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 373–387.
- Mamcarz A. (2000) Decline of the Atlantic sturgeon *Acipenser sturio* L., 1758 in Poland: an outline of problems and prospects. *BOLETIN-INSTITUTO ESPANOL DE OCEANOGRAFIA*, **16**, 191–202.
- McCune A. & Lovejoy N. (1998) The relative rate of sympatric and allopatric speciation in fishes: tests using DNA sequence divergence between sister species and among clades. *Endless forms: species and speciation*, 172–185.
- McDowall R. (2007) On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and fisheries*, **8**, 1–13.
- McDowall R. (2010) Why be amphidromous: expatrial dispersal and the place of source and sink population dynamics? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **20**, 87–100.
- McDowall R.M. (1988) *Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments*. Croom Helm,
- McDowall R.M. (1993) A recent marine ancestry for diadromous fishes? Sometimes yes, but mostly no! *Environmental Biology of Fishes*, **37**, 329–335.
- McDowall R.M. (1997) The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **7**, 443–462.
- McDowall R.M. (1999) Different kinds of diadromy: Different kinds of conservation problems. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **56**, 410–413.
- McDowall R.M. (2001) Diadromy, diversity and divergence: implications for speciation processes in fishes. *Fish and Fisheries*, **2**, 278–285.
- McDowall R.M. (2008) Why are so many boreal freshwater fishes anadromous? Confronting “conventional wisdom.” *Fish and Fisheries*, **9**, 208–213.
- McKeown B.A. (1984) *Fish migration*. Routledge,
- Miller M.J., Bonhommeau S., Munk P., Castonguay M., Hanel R., & McCleave J.D. (2015) A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels: a re-examination of the data. *Biological Reviews*, **90**, 1035–1064.
- Miller M.J., Feunteun E., & Tsukamoto K. (2016) Did a “perfect storm” of oceanic changes and continental anthropogenic impacts cause northern hemisphere anguillid

- recruitment reductions? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **73**, 43–56.
- Minns C.K. (1995) Allometry of home range size in lake and river fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 1499–1508.
- Monte-Luna P. del & Lluch-Belda D. (2003) Vulnerability and body size: tetrapods versus fish. *Population Ecology*, **45**, 257–262.
- Mortier F., Trottier C., Cornu G., & Bry X. (2016) SCGLR-An R Package for Supervised Component Generalized Linear Regression. .
- Myers G.S. (1949) Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia*, **1949**, 89–97.
- Neall V.E. & Trewick S.A. (2008) The age and origin of the Pacific islands: a geological overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 3293–3308.
- Nikulina E.A. & Schmöelcke U. (2016) Reconstruction of the historical distribution of sturgeons (Acipenseridae) in the eastern North Atlantic based on ancient DNA and bone morphology of archaeological remains: implications for conservation and restoration programmes. *Diversity and Distributions*, **22**, 1036–1044.
- Nogueira C., Buckup P.A., Menezes N.A., Oyakawa O.T., Kasecker T.P., Ramos Neto M.B., & da Silva J.M.C. (2010) Restricted-Range Fishes and the Conservation of Brazilian Freshwaters. *PLoS ONE*, **5**, e11390.
- Oberdorff T., Guégan J.-F., & Hugueny B. (1995) Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography*, **18**, 345–352.
- Olden J.D., Hogan Z.S., & Vander Zanden M.J. (2007) Small fish, big fish, red fish, blue fish: size-biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 694–701.
- Olden J.D., Kennard M.J., Leprieur F., Tedesco P.A., Winemiller K.O., & García-Berthou E. (2010) Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, **16**, 496–513.
- Owens I.P.F. & Bennett P.M. (2000) Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**, 12144–12148.
- Page B.M., Ernst W.G., & Coleman R.G. (2000) *Tectonic Studies of Asia and the Pacific Rim: A Tribute to Benjamin M. Page (1911-1997)*. Bellwether for the Geological Society of America,
- Parent S. & Schriml L.M. (1995) A model for the determination of fish species at risk based upon life-history traits and ecological data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 1768–1781.

- Patiño J., Guilhaumon F., Whittaker R.J., Triantis K.A., Gradstein S.R., Hedenäs L., González-Mancebo J.M., & Vanderpoorten A. (2013) Accounting for data heterogeneity in patterns of biodiversity: an application of linear mixed effect models to the oceanic island biogeography of spore-producing plants. *Ecography*, **36**, 904–913.
- Peltier W.R. (1994) Ice age paleotopography. *SCIENCE-NEW YORK THEN WASHINGTON*-, 195–195.
- Perry P.O. (2015) Fast Moment-Based Estimation for Hierarchical Models. *arXiv preprint arXiv:1504.04941*, .
- Pimm S.L., Russell G.J., Gittleman J.L., & Brooks T.M. (1995) The Future of Biodiversity. *Science*, **269**, 347–350.
- Popović D., Panagiotopoulou H., Baca M., Stefaniak K., Mackiewicz P., Makowiecki D., King T.L., Gruchota J., Weglenski P., & Stankovic A. (2014) The history of sturgeon in the Baltic Sea. *Journal of Biogeography*, **41**, 1590–1602.
- Potter I.C., Tweedley J.R., Elliott M., & Whitfield A.K. (2015) The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. *Fish and Fisheries*, **16**, 230–239.
- Proosdij A.S., Sosef M.S., Wieringa J.J., & Raes N. (2015) Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, .
- Purvis A. (2008) Phylogenetic approaches to the study of extinction. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 301–319.
- Purvis A., Jones K.E., & Mace G.M. (2000) Extinction. *BioEssays*, **22**, 1123–1133.
- Pyron M. (1999) Relationships between geographical range size, body size, local abundance, and habitat breadth in North American suckers and sunfishes. *Journal of Biogeography*, **26**, 549–558.
- Quinn J.A. & Woodward S.L. (2015) *Earth's Landscape: An Encyclopedia of the World's Geographic Features*. ABC-CLIO,
- Raup D.M. (1981) Extinction: Bad genes or bad luck ? *Acta Geologica Hispanica*, **16**, 25–33.
- Reynolds J.D. (2003) Life histories and extinction risk. *Macroecology: concepts and consequences* (ed. by T.M. Blackburn and K.J. Gaston), pp. 195–217.
- Reynolds J.D., Webb T.J., & Hawkins L.A. (2005) Life history and ecological correlates of extinction risk in European freshwater fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 854–862.
- Richman A.D., Case T.J., & Schwaner T.D. (1988) Natural and Unnatural Extinction Rates of Reptiles on Islands. *The American Naturalist*, **131**, 611–630.

- Righton D., Westerberg H. akan, Feunteun E., Økland F., Gargan P., Amilhat E., Metcalfe J., Lobon-Cervia J., Sjöberg N., Simon J., & others (2016) Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. *Science Advances*, **2**, e1501694.
- Robinson B.S., Jacobson G.L., Yates M.G., Spiess A.E., & Cowie E.R. (2009) Atlantic salmon, archaeology and climate change in New England. *Journal of Archaeological Science*, **36**, 2184–2191.
- Rochet M.-J. (2000) May life history traits be used as indices of population viability? *Journal of Sea Research*, **44**, 145–157.
- Roff D.A. (1988) The evolution of migration and some life history parameters in marine fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **22**, 133–146.
- Rosenfield J.A. (2002) Pattern and process in the geographical ranges of freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 323–332.
- Roule L. (1922) Etude sur l'esturgeon du Golfe de Gascogne et du bassin girondin. *Notes et mémoires*, **20**, .
- Saino N., Szep T., Romano M., Rubolini D., Spina F., & Møller A.P. (2004) Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology letters*, **7**, 21–25.
- Sjöberg K. (1980) Ecology of the European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) in northern Sweden. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 1974–1980.
- Spalding M.D., Fox H.E., Allen G.R., Davidson N., Ferdaña Z.A., Finlayson M., Halpern B.S., Jorge M.A., Lombana A., Lourie S.A., & others (2007) Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, **57**, 573–583.
- Stiassny M.L.J. (2002) Conservation of freshwater fish biodiversity: the knowledge impediment. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ichthyologie*, **3**, 7–18.
- Strona G., Galli P., Montano S., Seveso D., & Fattorini S. (2012) Global-Scale Relationships between Colonization Ability and Range Size in Marine and Freshwater Fish. *PLoS ONE*, **7**, e49465.
- Szabo J.K., Khwaja N., Garnett S.T., & Butchart S.H.M. (2012) Global Patterns and Drivers of Avian Extinctions at the Species and Subspecies Level. *PLoS ONE*, **7**, e47080.
- Tedesco P.A., Leprieur F., Hugueny B., Brosse S., Dürr H.H., Beauchard O., Busson F., & Oberdorff T. (2012) Patterns and processes of global riverine fish endemism. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 977–987.
- Thieren E., Eryvnc A., Brinkhuizen D., Locker A., & Van Neer W. (2016) The Holocene occurrence of *Acipenser* spp. in the southern North Sea: the archaeological record. *Journal of Fish Biology*, **89**, 1958–1973.

- Van Neer W. & Eryvynck A. (2009) The Holocene occurrence of the European catfish (*Silurus glanis*) in Belgium: The archaeozoological evidence. *Belgian Journal of Zoology*, .
- Vörösmarty C.J., McIntyre P.B., Gessner M.O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., Glidden S., Bunn S.E., Sullivan C.A., Liermann C.R., & Davies P.M. (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, **467**, 555–561.
- Webb T.J. & Mindel B.L. (2015) Global Patterns of Extinction Risk in Marine and Non-marine Systems. *Current Biology*, **25**, 506–511.
- Whittaker R.J., Triantis K.A., & Ladle R.J. (2008a) A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, **35**, 977–994.
- Whittaker R.J., Triantis K.A., & Ladle R.J. (2008b) A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, **35**, 977–994.
- Wilcove D.S. & Wikelski M. (2008) Going, going, gone: is animal migration disappearing. *PLoS Biol*, **6**, e188.
- Williams J.E., Johnson J.E., Hendrickson D.A., Contreras-Balderas S., Williams J.D., Navarro-Mendoza M., McAllister D.E., & Deacon J.E. (1989) Fishes of North America Endangered, Threatened, or of Special Concern: 1989. *Fisheries*, **14**, 2–20.
- Williot P. & Castelnaud G. (2011) Historic overview of the European sturgeon *Acipenser sturio* in France: surveys, regulations, reasons for the decline, conservation, and analysis. *Biology and Conservation of the European Sturgeon Acipenser sturio L. 1758* pp. 285–307. Springer,
- Williot P., Rochard E., Desse-Berset N., Kirschbaum F., & Gessner J. (2011) *Biology and conservation of the European sturgeon Acipenser sturio L. 1758: the reunion of the European and Atlantic sturgeons*. Springer Science & Business Media,
- Willson M.F. & Halupka K.C. (1995) Anadromous fish as keystone species in vertebrate communities. *Conservation Biology*, **9**, 489–497.
- Wilson E.O. & MacArthur R.H. (1967) The theory of island biogeography. *Princeton, NJ*, .
- Wood C.M. & McDonald D.G. (1997) *Global warming: implications for freshwater and marine fish*. Cambridge University Press,
- Xing Y., Zhang C., Fan E., & Zhao Y. (2015) Freshwater fishes of China: species richness, endemism, threatened species and conservation. *Diversity and Distributions*, .
- Yee T.W. (2015) *Vector Generalized Linear and Additive Models: With an Implementation in R*. Springer, New York, USA.
- Zhao M., Heinsch F.A., Nemani R.R., & Running S.W. (2005) Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote sensing of Environment*, **95**, 164–176.

Annexes

Annexe A1 : Proportions prédites des différentes catégories d'espèces de poissons d'eau douce par le modèle multinomial comprenant la richesse spécifique totale, la couverture glaciaire et le log ratio de la productivité océanique sur la productivité terrestre. Chacune des figures suivantes montre les proportions prédites en fonction de chaque variable du modèle, les autres étant fixées par ailleurs.

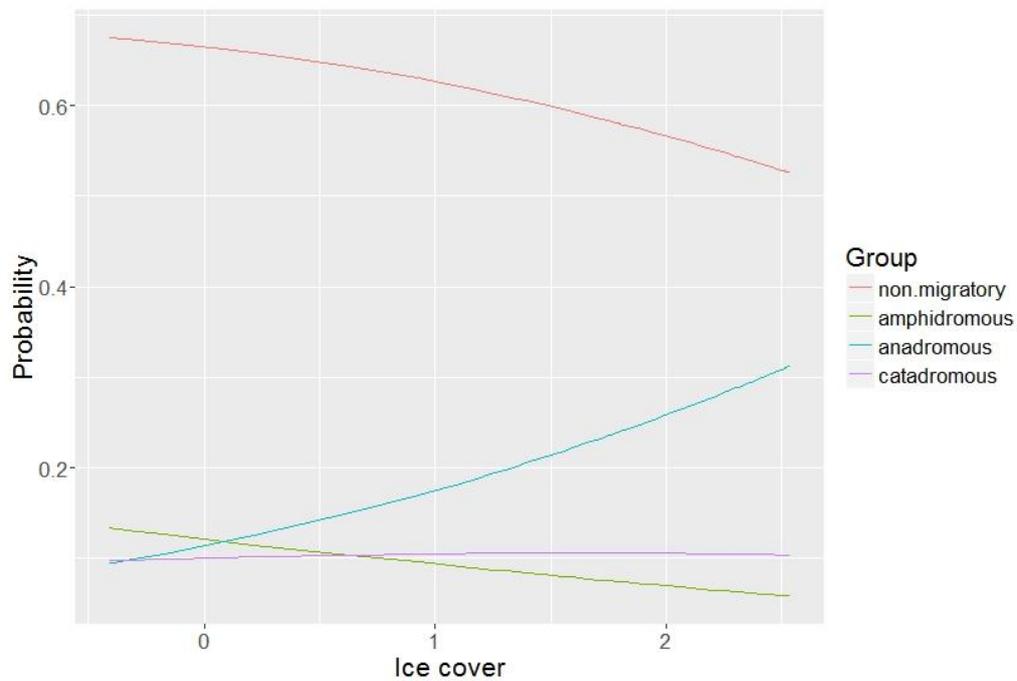


Fig A : Proportions prédites par le modèle multinomial océanique en fonction de la couverture glaciaire.

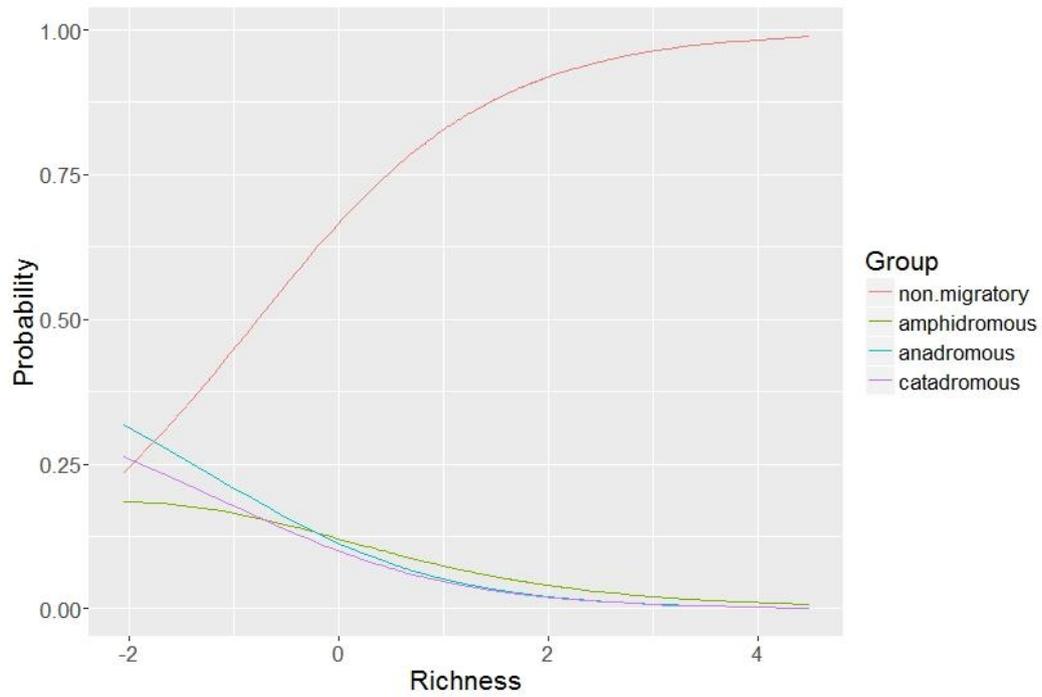


Fig B : Proportions prédites par le modèle multinomial océanique en fonction de la richesse spécifique.

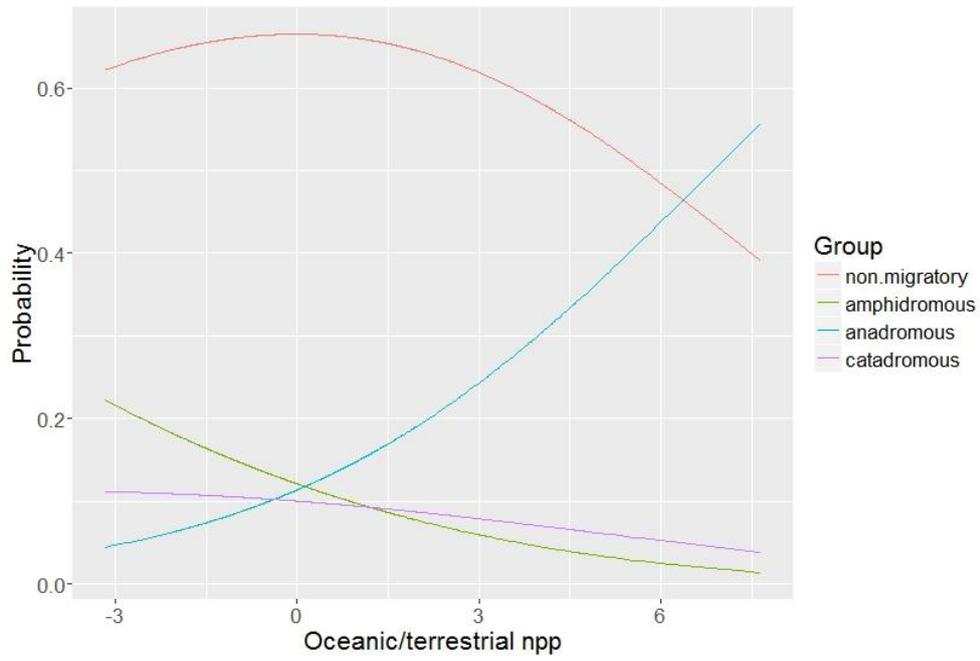


Fig C : Proportions prédites par le modèle multinomial océanique en fonction de la couverture glaciaire.

Annexe A2 : Sources et critères utilisés pour lister les espèces éteintes estimer leur aire géographique de distribution

Our study deals with all taxa described as fish in the broadest sense, namely Agnatha, Chondrichthyes, non-tetrapod Sarcopterygii, and Actinopterygii, provided that they occur in freshwater as adults, juveniles or both. We considered only “recent” extinctions, likely to result from contact with humans, and more precisely those that have occurred since disturbance due to the industrial revolution (~1850).

Listing extinct species and sub-species.

A list of freshwater fish species that are globally extinct in the wild has been compiled from three databases, the “CREO list of fish extinctions”, the “American Fisheries Society’s Endangered Species Committee list” and the IUCN’s Red List. Each list has its own criteria for assessing extinction as detailed below.

The IUCN database is the most comprehensive; it extends globally and is regularly updated. Eight categories are used to describe the globally threatened status of evaluated species: Extinct (EX), Extinct in the wild (EW), Critically Endangered (CR), Endangered (EN), Vulnerable (VU), Near Threatened (NR), Least Concern (LC) and Data Deficient (DD). According to the IUCN, a taxon is presumed extinct (EX and EW) when “exhaustive surveys in known and/or expected habitats, at appropriate times (diurnal, seasonal, annual), throughout its historic range have failed to record an individual”. If in addition, no individuals are maintained in captivity, then the species is listed as EX. As all other categories refer to species that are supposed extant in the wild at the time of assessment, we considered a species listed as EX or EW to be extinct.

The CREO list was established in 1999 and has not been updated since (Harrison & Stiassny, 1999; Stiassny, 2002). It aimed to critically evaluate the status of species thought to have become globally extinct in recent history. In the CREO list, a species is classified as “resolved” if its estimated extinction date (EED) is before 1948, there is no ambiguity about its taxonomic status, unsuccessful surveys have been conducted to find it after its EED and there is direct or indirect evidence that it has been exposed to anthropogenetic threats prior to the EED. Otherwise, species are classified as “unresolved”. Note that species that have

never been reported as extinct on the basis of expert authorities are not considered, even if they are supposedly vulnerable to human impacts. Here, we considered species from the “resolved” class as extinct.

Unlike the CREO and IUCN databases, the AFS database is not global in extent, but focuses on the Nearctic Province, namely Canada, United States and Mexico. Including this geographically biased database is justified by the fact that the Nearctic Province has contributed disproportionately to recent freshwater fish extinctions. Three successive assessments have been made by the AFS (J. E. Deacon, 1979; Williams et al., 1989; Jelks et al., 2008), and the most recent has been used here. In the AFS database, extinction status is divided into three groups. The first is, “Extirpated in Nature” (Xn), where species have disappeared from their natural habitat, but individuals are kept in captivity. The “Possibly extinct” (Xp) status is given to species that have not been seen in nature for more than 20 years. Finally, “Extinct” (X) is for species not reported in nature for more than 50 years. A species belonging to any one of these classes (Xn, Xp, X) has been considered extinct in our study if the species is endemic to the Nearctic region (otherwise it is not a global extinction) which is actually the case for all the species. Undescribed species and subspecies have not been included in the final list.

In our study we coded as extinct a species considered as such in at least one of the sources used in this study (CREO: “Resolved”, IUCN: EX or EW, AFS: X, Xn or Xp).

To constitute the training data set, we added to this list the extant species that have been evaluated by the IUCN and are not data deficient, namely the CR, EN, VU, NR and LC categories.

Geographic range size.

Below is detailed how geographic range size has been estimated for 98 extinct species and sub-species. Note that for two species there is not enough information to estimate, even roughly, the size of their geographic range. For almost half of the extinct species (45) distribution area has been computed using the same source as for the extant ones, namely the IUCN Red List Spatial Data. Each method described below is identified by a numeric code (from 0 to 9) permitting one to know how the range size of each species has been estimated.

0 (2 species):

no information.

1 (45 species):

Geographic range size has been estimated from the IUCN Red List Spatial Data. Only the native area is considered (ORIGIN=1).

2 (19 species or sub-species):

Lacustrine species or sub-species. Geographic range size has been estimated by summing the areas of the lakes in which the species has been reported (from CREO, FishBase or the IUCN Redlist).

3 (27 species or sub-species):

Species or sub-species known from only one locality. The minimum geographic range size observed in the Red List Spatial Data for freshwater fishes (12.9 km²) has been used as a surrogate.

4 (1 species):

From its distribution map in Miller (2005), this species occurred in several localities within the Rio Salado (Mexico), a tributary of the Rio Grande. Geographic range size has been estimated by the area of this basin.

5 (1 sub-species):

This sub-species occurred in about half of the distribution range of the species; geographic range size given by the IUCN Red List Spatial Data has been halved.

6 (2 species):

From their distribution map in Miller (2005), these species occurred in several localities within the upper Rio Ameca (Mexico). Geographic range size has been estimated by the area of this basin divided by two.

7 (1 sub-species):

This sub-species occurred in the Pena Colorado Creek (tributary of the Maravillas Creek, Texas, USA) which is about 35 km long (from a map in Van Tyne and Sutton, 1937). Geographic range size has been estimated by squaring river length.

8 (1 species):

According to Miller (2005), this species occurred in Rio Lerma and Rio Grande de Morelia (Mexico). Geographic range size has been estimated by summing the areas of the two basins.

9 (1 species):

This sub-species occurred in several localities within the Alvord Drainage (Oregon and Nevada, USA). Geographic range size has been estimated by the area of this basin.

References

Miler RR 2005. Freshwater Fishes of México. The University of Chicago Press.

Van Tyne J Sutton G M 1937. The Birds of Brewster County, Texas. Miscellaneous Publications no. 37, Museum of Zoology, University of Michigan.

Annexe A3 : Liste des espèces éteintes utilisées dans les analyses du chapitre 4 comprenant les informations sur l'endémisme, le nombre de bassins occupés, la taille, le statut extinction, la zone biogéographique, le statut donné par l'IUCN, le statut migrateur, la superficie total occupée par l'espèce et la méthode utilisée pour déterminer l'aire de distribution géographique (voir annexe A2).

name	endemism	occurrence_basin	SLmax	extinct	biogeography_zone	Red.List.status	Migration	area_km	code_area
Acanthobrama telavivensis	1	1	9	1	other	VU	0	9586.8	1
Adrianichthys kruyti	1	1	14	1	other	CR	0	323	2
Alburnus akili	1	1	6	1	other	EX	0	684.3	1
Ameca splendens	1	1	10	1	other	EW	0	5540	6
Anabarilius macrolepis	1	1	15	1	other	EX	0	32	2
Aplocheilichthys sp. nov. 'Naivasha'	1	1	4	1	other	EX	0	111.1	1
Atherinella callida	1	1	6	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Barbus microbarbis	1	1	23	1	other	EX	0	1866.6	1
Characodon garmani	1	1	3	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Chasmistes liorus	1	1	51	1	Nearctic	EX	0	9960	2
Chasmistes muriei	1	1	37	1	Nearctic	EX	0	4437	1
Chirostoma bartoni	1	1	7	1	Nearctic	VU	0	12.9	3
Chirostoma charari	0	2	16	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Chondrostoma scodrense	1	1	14	1	Europe	EX	0	1034.9	1
Cichlasoma conchitae	1	1	6	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Cichlasoma ericymba	1	1	12	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Coregonus alpenae	1	1	39	1	Nearctic	EX	0	143300	2
Coregonus bezola	1	1	32	1	Europe	EX	0	38.2	1
Coregonus fera	0	2	55	1	Europe	EX	0	558	1
Coregonus gutturosus	1	1	29	1	Europe	EX	0	516.4	1
Coregonus hiemalis	1	1	40	1	Europe	EX	0	558	1
Coregonus johanna	1	1	27	1	Nearctic	EX	0	122760.6	1
Coregonus kiyi orientalis	1	1	30	1	Nearctic	VU	0	18960	2
Coregonus nigripinnis nigripinnis	1	1	33	1	Nearctic	EX	0	218600	2
Coregonus oxyrinchus	0	7	43	1	Europe	EX	1	42113.2	1

Coregonus reighardi reighardi	1	1	31	1	Nearctic	CR	0	136500	2
Coregonus restrictus	1	1	25	1	Europe	EX	0	21.2	1
Cottus echinatus	1	1	9	1	Nearctic	EX	0	16113.2	1
Ctenochromis pectoralis	1	1	7	1	other	EX	0	180000	2
Cyprinella lutrensis blairi	1	1	4	1	Nearctic	LC	0	417	7
Cyprinodon alvarezi	1	1	4	1	Nearctic	EW	0	12.9	3
Cyprinodon arcuatus	1	1	5	1	Nearctic	EX	0	6875.3	1
Cyprinodon ceciliae	1	1	6	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Cyprinodon inmemoriam	1	1	6	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Cyprinodon latifasciatus	1	1	5	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Cyprinodon longidorsalis	1	1	5	1	Nearctic	EW	0	12.9	3
Cyprinodon nevadensis calidae	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Cyprinodon veronicae	1	1	5	1	Nearctic	CR	0	12.9	3
Cyprinus yilongensis	1	1	13	1	other	EX	0	32	2
Empetrichthys latos concavus	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Empetrichthys latos pahrump	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Empetrichthys merriami	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	8892.2	1
Etheostoma sellare	1	1	7	1	Nearctic	EX	0	11270.1	1
Eudontomyzon sp.nov.'migratory'	0	3	24	1	Europe	EX	1	96535.4	1
Evarra bustamantei	1	1	7	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Evarra eigenmanni	1	1	8	1	Nearctic	EX	0	12.9	3

Evarra tlahuacensis	1	1	5	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Fundulus albolineatus	1	1	8	1	Nearctic	EX	0	7995.1	1
Gambusia amistadensis	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	11313.8	1
Gambusia georgei	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	3537.7	1
Gasterosteus crenobiontus	1	1	7	1	Europe	EX	0	12.9	3
Gila crassicauda	1	1	25	1	Nearctic	EX	0	132687.3	1
Haplochromis argens	1	1	12	1	other	VU	0	180000	2
Haplochromis niloticus	1	1	10	1	other	DD	0	69685.7	1
Hubbsina turneri	0	2	4	1	Nearctic	CR	0	35080	8
Lepidomeda altivelis	1	1	7	1	Nearctic	EX	0	8027.4	1
Megapsilon aporus	1	1	3	1	Nearctic	EW	0	12.9	3
Mirogrex hulensis	1	1	20	1	other	EX	0	1339.3	1
Moxostoma lacerum	1	2	31	1	Nearctic	EX	0	34259.2	1
Mugilogobius amadi	1	1	12	1	other	EX	0	323	2
Notropis amecae	1	1	4	1	other	EX	0	5540	6
Notropis aulidion	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Notropis orca	1	1	8	1	Nearctic	EX	0	61614.4	1
Notropis saladonis	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	60400	4
Notropis simus	1	1	9	1	Nearctic	EN	0	49297.3	5
Noturus trautmani	1	1	5	1	Nearctic	EX	0	8454	1
Oncorhynchus clarki alvodensis	1	1	85	1	Nearctic	EX	0	5600	9
Oncorhynchus clarki macdonaldi	1	1	85	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
Orestias cuvieri	1	1	22	1	other	DD	0	58000	2
Ospatulus palaemophagus	1	1	11	1	other	EN	0	340	2
Ospatulus truncatulus	1	1	11	1	other	EX	0	340	2
Pantanodon	1	1	3	1	other	EX	0	1821.4	1

madagascariensis

Platytrapius	1	1	17	1	other	EX	0	49470.8	1
---------------------	---	---	----	---	-------	----	---	---------	---

siamensis

Pogonichthys	1	1	31	1	Nearctic	EX	0	10604.5	1
---------------------	---	---	----	---	----------	----	---	---------	---

ciscoides

Priapella bonita	1	1	5	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
-------------------------	---	---	---	---	----------	----	---	------	---

Prototroctes	1	1	20	1	other	EX	0	127339.7	1
---------------------	---	---	----	---	-------	----	---	----------	---

oxyrhynchus

Pseudophoxinus	0	2	10	1	other	EX	0	476.2	1
-----------------------	---	---	----	---	-------	----	---	-------	---

handlirschi

Ptychochromis sp.	1	1	15	1	other	EX	0	4058.5	1
--------------------------	---	---	----	---	-------	----	---	--------	---

nov. 'Kotro'

Ptychochromoides	1	1	12	1	other	EX	0	19303.1	1
-------------------------	---	---	----	---	-------	----	---	---------	---

itasy

Puntius	1	1	11	1	other	EX	0	340	2
----------------	---	---	----	---	-------	----	---	-----	---

pachycheilus

Puntius resinus	1	1	2	1	other	EX	0	340	2
------------------------	---	---	---	---	-------	----	---	-----	---

Rhinichthys	1	1	4	1	Nearctic	LC	0	6641	3
--------------------	---	---	---	---	----------	----	---	------	---

cataractae smithi

Rhinichthys	1	1	6	1	Nearctic	EX	0	10804.1	1
--------------------	---	---	---	---	----------	----	---	---------	---

deaconi

Rhinichthys	1	1	8	1	Nearctic	LC	0	14294	3
--------------------	---	---	---	---	----------	----	---	-------	---

osculus reliquus

Rhizosomichthys	1	1	12	1	other	EX	0	55	2
------------------------	---	---	----	---	-------	----	---	----	---

totae

Romanogobio	1	1	7	1	Europe	EX	0	45836.5	1
--------------------	---	---	---	---	--------	----	---	---------	---

antipai

Salmo pallaryi	1	1	28	1	other	EX	0	1549.1	1
-----------------------	---	---	----	---	-------	----	---	--------	---

Salvelinus agassizi	1	1	44	1	Nearctic	EX	0	2544.1	1
----------------------------	---	---	----	---	----------	----	---	--------	---

Salvelinus	1	1	15	1	Europe	EX	0	208.5	1
-------------------	---	---	----	---	--------	----	---	-------	---

neocomensis

Salvelinus	1	1	24	1	Europe	EX	0	516.4	1
-------------------	---	---	----	---	--------	----	---	-------	---

profundus

Sander vitreus	1	1	67	1	Nearctic	LC	0	104300	2
-----------------------	---	---	----	---	----------	----	---	--------	---

glaucus

Skiffia francesae	1	1	4	1	Nearctic	EW	0	12.9	3
--------------------------	---	---	---	---	----------	----	---	------	---

Spratellicypris	1	1	12	1	other	CR	0	340	2
------------------------	---	---	----	---	-------	----	---	-----	---

palata

Stenodus	0	36	128	1	Europe	EW	1	1883882.5	1
-----------------	---	----	-----	---	--------	----	---	-----------	---

leucichthys

Stypodon signifer	1	1	4	1	Nearctic	EX	0	12.9	3
--------------------------	---	---	---	---	----------	----	---	------	---

Telestes ukliva	1	1	21	1	Europe	EX	0	9844.1	1
------------------------	---	---	----	---	--------	----	---	--------	---

Tristramella intermedia	1	1	20	1	other	EX	0	628	1
Tristramella sacra	1	1	24	1	other	EX	0	155.9	1

Annexe A4 : Références pour les différents sites archéologiques utilisés

Pays	Commune	Site	Références
Allemagne	Bodenteich	Bodenteich	(Heinrich, 1994)
Allemagne	Bovenden	château de Plesse	(Heinrich, 1994)
Allemagne	Bremerhaven	Feddersen Wierde	(Prummel & Heinrich, 2005)
Allemagne	Dithmarschen	Suderbusenwurth	(Prummel & Heinrich, 2005)
Allemagne	Eggolsheim	Eggolsheim	(Breu, 1986)
Allemagne	Haithabu	Haithabu	(Enghoff, 1999)
Allemagne	Hoxter	Hoxter	(Heinrich, 1994)
Allemagne	Isenburg	Isenburg	(Reichstein, 1981)
Allemagne	Jestetten	Altenburg - Rheingau	(Moser, 1986)
Allemagne	Kiel	Kiel	(Enghoff, 1999)
Allemagne	Leer	Boomborg-Hatzum	(Prummel & Heinrich, 2005)
Allemagne	Leer	Jemgumkloster	(Prummel & Heinrich, 2005)
Allemagne	Leer	Bentumersiel	(Prummel & Heinrich, 2005)
Allemagne	Lieps	Lieps	(Enghoff, 1999)
Allemagne	Mecklenburg	Mecklenburg	
Allemagne	Menzlin	Menzlin	
Allemagne	Oldenburg	Oldenburg	
Allemagne	Ralswiek	Ralswiek	
Allemagne	Schleswig	Schleswig	
Allemagne	Tonning	Elisenhof	(Heinrich, 1985)
Angleterre	Alton	Alton	(Coy, 1981a)

Angleterre	Berkshire	Wraysbury	(Coy, 1989)
Angleterre	Berkshire	Newbury	(Coy, 1997)
Angleterre	Beverley	Dominican Priory	(Harman, 1985a)
Angleterre	Buckinghamshire	Wolverton Turn	(Sykes, 2004)
Angleterre	Cornwall	Launceston castle	(Smith, 1995)
Angleterre	Devon	Exeter	(Maltby et al., 1979)
Angleterre	Devon	Bantham	(Coy, 1981b)
Angleterre	Durham	Thrislington Tofts	(Rackham, 1989)
Angleterre	Essex	Lake End Road	(Powell & Clark, 2002)
Angleterre	Great Yarmouth	Fulher's Hill	(Wheeler & Jones, 1976)
Angleterre	Hertfordshire	Abbaye de St Albans	(Crabtree, 1983)
Angleterre	Kent	Sandtun	(Murray & Hamilton-Dyer, 2001)
Angleterre	Leicester	Austin Friars	(Thawley, 1981)
Angleterre	Lincolnshire	Lincoln city	(Dobney, 1995)
Angleterre	Lincolnshire	Riby Cross Roads	(Scott, 1994)
Angleterre	Londres	Peabody Buildings	(Locker, 1993a)
Angleterre	Londres	Abbaye de Westminster	(Rackham, 1994)
Angleterre	Londres	Jubilee Hall	(Locker, 1993b)
Angleterre	Londres	St Mary's Clerkenwell	(Locker, 1996)
Angleterre	Londres	Maiden Lane	(Locker, 1993b)
Angleterre	Middleton Stoney	Middleton Stoney	(Levitan, 1984)
Angleterre	Norfolk	St Martins- at-Palace plain	(Locker, 1987)
Angleterre	Norfolk	Fishergate	(Locker, 1994)

Angleterre	Norfolk	Castle Mall	(Locker, 1997)
Angleterre	Norfolk	Castle Acre	(Lawrance, 1982)
Angleterre	Norfolk	Alms Lane	(Jones & Scott, 1985)
Angleterre	Norfolk	Thetford 1092	(Jones, 1984)
Angleterre	Norfolk	Redcastle Furze	(Nicholson, 1995)
Angleterre	Northamptonshire	Saxon Palaces	(Harman, 1985b)
Angleterre	Northamptonshire	West Cotton	(Albarella & Davis, 1994)
Angleterre	Norwich	Whitefriars Street Car Park	(Jones, 1983)
Angleterre	Norwich	St Johns cimetiere	(Bayliss et al., 2004)
Angleterre	Oxford	Stert Street	(Wheeler, 1979)
Angleterre	Oxfordshire	Witney	(Ayres & Serjeantson, 2002)
Angleterre	Oxfordshire	Abbaye Eynsham	(Ayres et al., 2003)
Angleterre	Oxfordshire	Yarnton	(Mulville et al., 2004)
Angleterre	Oxfordshire	Dean Court	(Jones, 1994)
Angleterre	Somerset	Abbaye de Cleeve	(Locker, 1989)
Angleterre	Southampton	Hamwith	(Bourdillon & Coy, 1980)
Angleterre	Surrey	Guildford Castle	(Sykes, 2005)
Angleterre	Surrey	Little Pickle	
Angleterre	Sussex	Abbaye Battle	(Locker, 1985)
Angleterre	Sussex	Lewes Priory	(Stevens, 1997)
Angleterre	Wiltshire	Trowbridge	(Bourdillon, 1994)
Angleterre	Worcester	Worcester	(Greig, 1981)
Angleterre	York	York	(Jones, 1988)
Angleterre	York	Skeldergate	(O'Connor, 1984)

Angleterre	York	Walmgate	(O'Connor, 1984)
Angleterre	Yorkshire	Fishergate	(O'Connor, 1991)
Angleterre	Yorkshire	General Accident	(O'Connor, 1988)
Angleterre	Yorkshire	Eastgate	(Scott, 1992)
Belgique	Anvers	Burchtgracht	(Van Neer & Ervynck, 1994)
Belgique	Anvers	Guldenberg I	
Belgique	Anvers	Episcopale Palace	
Belgique	Arlon	Arlon	(Pigière & Wouters, 2010)
Belgique	Boussu	Boussu	(Alen et al., 2013)
Belgique	Diksmuide	Grote Markt	(Van Neer & Ervynck, 1994)
Belgique	Ename	abbaye de St Salvator	
Belgique	Gent	Belforstraat	
Belgique	Gent	Schepenhuisstraat	
Belgique	Gent	Nieuwe Beestenmarkt	
Belgique	Heist	Heist	
Belgique	Laarne	Chateau de Laarne	
Belgique	Londerzeel	Chateau de Londerzeel	
Belgique	Maldegem	Middelburg	
Belgique	Namur	Place du marché aux légumes	(Van Neer & Ervynck, 1994)
Belgique	Namur	Saint-Gilles	
Belgique	Oudenaarde	Lalaing	(Ervynck & Van Neer, 1994)
Belgique	Raversijde	Raversijde	(Van Neer & Ervynck, 1994)
Belgique	Tienen	Zijdelingsestraate	(Van Neer et al., 2005)
Belgique	Tongeren	Veemarkt	(Van Neer & Ervynck, 1994)

Danemark	Bornholm	Sorte Muld	(Enghoff, 1999)
Danemark	Dragor	Dragor	
Danemark	Gammel Lejre	Gl.Lejree: Mysselhojgard	
Danemark	Holbaek	Holbaek	
Danemark	Kobbergard	Kobbergaard	
Danemark	Malt	Birkely	
Danemark	Mollebjerg	Mollebjerg	
Danemark	Munkerup	Munkerup	
Danemark	Odense Sortebrode	Odense Sortebrode	
Danemark	Om Kloster	Om Kloster	
Danemark	Ribe	Marché	(Prummel & Heinrich, 2005)
Danemark	Sebbersund	Marché	(Enghoff, 1999)
Danemark	Sejflod	Sejflod	
Danemark	Sjaelland	Selso-Vestby	
Danemark	Svendborg	Port	
Danemark	Tarnby Torv	Tarnby Torv	
Danemark	Tonder	Trojborg	(Prummel & Heinrich, 2005)
Danemark	Tved	Smedegard	(Enghoff, 1999)
Danemark	Viborg Sonderso	Viborg Sonderso	(Enghoff, 2005)
Ecosse	ile Great Bernera	plage de Bostadh	(Ceron Carrasco, 1999)
Espagne	Alicante	Fonteta-Rabita	(Sternberg, 2008)
Espagne	Cestona	Cestona	(Morales-Muniz & Rosello-Izquierdo, 2008)
Espagne	Coruna	Fort da Achadiza	
Espagne	Seville	La cartuja	(Rosello-Izquierdo & Morales-

			Muniz, 1991)
Estonie	Parnu	Parnu	(Enghoff, 1999)
France	Abbeville	Place de l'Hôtel de Ville	(Clavel, 1997)
France	Abbeville	La chaussée du bois	(Clavel, 2001)
France	Alise-Saint-Reine	Belvédère	(Cambou, 2016)
France	Amiens	Palais des sports	(Lepetz, 2010)
France	Amiens	Rank Xéros	(Clavel, 2001a)
France	Amiens	Saint-Germain	
France	Amiens	Restaurant universitaire	
France	Amiens	Grand Vidame	
France	Amiens	ZAC Cathédrale	
France	Amiens	rue Gaultier Rumilly	(Clavel & Lepetz, 2014)
France	Angers	Château d'Angers	(Yvinec, 2016)
France	Antignac	Le Chastellet	(Clavel, 1998)
France	Arras	Habitat-siège de collège	(Jacques et al., 2008a)
France	Arras	les Brigittines	(Clavel, 2001a)
France	Auxerre	Boulevard Vaulabelle	(Cambou, 2016)
France	Barzan	Barzan	(Ephrem, 2014)
France	Beaugency	Tour César	(Clavel, 2016)
France	Beaumont-sur-Oise	Beaumont-sur-Oise	(Lepetz, 1996)
France	Beauvais	Rue Villiers-de-l'Isle-Adam	(Clavel, 2001a)
France	Bigarnos	Bigarnos	(Ephrem, 2014)
France	Blandy-les-Tours	Blandy-les-Tours	(Coste, 2006)
France	Bordeaux	Bordeaux	(Ephrem, 2014)

France	Boulogne-sur-mer	le tribu	(Vadet, 1986)
France	Bourg-la-reine	Margottin (ilot)	(Clavel, 2001b)
France	Bourges	Grosse tour	(Piponnier, 1974)
France	Boves	Boves	(Clavel, 2001a, 2016)
France	Bresle	Bresle	(Clavel, 2013)
France	Brive-la-Gaillarde	Brive-la-Gaillarde	(Clavel, 2016)
France	Caen	Caen	(Clavel, 2015)
France	Chambord	Chambord	(Clavel, 2016)
France	Charité-sur-Loire	Charité-sur-Loire	(Audoin-Rouzeau, 1986; Clavel, 2013)
France	Chartres	Rue Daniel Boutet	(Rivière, 2016)
France	Chevrières	Chevrières	(Clavel, 2016)
France	Compans	Compans	(Clavel & Lepetz, Sébastien, 2014)
France	Compiègne	Solferino	(Clavel, 2016)
France	Compiègne	Les Halettes	(Clavel, 2001a)
France	Compiègne	Hôpital general	
France	Craywick	Craywick	(Clavel, 2016)
France	Demuin	Demuin	(Barme & Clavel, 2016)
France	Distre	Distre	(Yvinec, 2016)
France	Dolus-d'Oléron	La Perroche	(Desse-Berset, 2011)
France	Evreux	parking hotel de ville	(Clavel, 2016)
France	Famars	Technopole	(Clavel, 2016)
France	Famars	Rhonelle	(Clavel, 2016)
France	Fontduoue	Fontduoue	(Clavel, 2013)

France	Gravelines	ilot Carnot	(Clavel et al., 2014)
France	L'etoile	Moreaucourt	(Clavel, 2001a)
France	La Calotterie	la Calotterie	(Clavel, 2016)
France	Landevennec	Landevennec	(Clavel, 2004)
France	Laon	Laon	(Clavel, 2016)
France	Lattes	Saint-sauveur	(Sternberg, 1995)
France	Le Cailar	Le Cailar	(Desse-Berset, 2011)
France	Le change	Castrum Auberoche	(Caillat & Laborie, 1997)
France	Le guildo	Le guildo	(Beuchet & Clavel, 2014)
France	Lille	Courtrai	(Clavel, 2001a)
France	Loon-Plage	Loon-Plage	(Clavel, 2016)
France	Lyon	parc saint-georges	(Piquès et al., 2008)
France	Manderen	Manderen	(Clavel, 2016)
France	Marenla	Marenla	(Lepetz, 2006)
France	Martailly-les-Brancion	Martailly-les-Brancion	(Clavel, 2016)
France	Meaux	PME	(Clavel & Lepetz, Sébastien, 2014)
France	Melun	Melun	
France	Metz	Amphitheatre	(Clavel, 2013)
France	Montbeliard	Saint-Martin (bourg)	
France	Montsoreau	Montsoreau	(Borvon, 2012)
France	Nevers	rue saint-genest	(Clavel, 2016)
France	Nottonville	Bois (abbaye du)	(Racinet, 2006)
France	Noyelles-sur-mer	Noyelles-sur-mer	(Piton & Marchand, 1978)
France	Orleans	la charpenterie	(Clavel, 2016)

France	Paris	rue Pierre et Marie Curie	(Lepetz & Oueslati, 2003)
France	Paris	cours carree du Louvre	(Clavel, 2001a)
France	Paris	Jardin du carrousel	(Sternberg, 1992)
France	Paris	Saint-Michel	(Clavel, 2001a)
France	Paris	Saint-Martin-des-Champs	(Clavel, 2016)
France	Paris	rue Valette	
France	Paris	rue de la collegiale	(Clavel, 2001a)
France	Reims	Desteuque	(Clavel & Lepetz, 2014)
France	Reims	Contraï (20 rue de)	(Clavel, 2016)
France	Reims	rue rockfeller	(Clavel et al., 2009)
France	Rennes	Saint Anne	(Clavel, 2010)
France	Rennes	Les Jacobins	(Clavel, 2016)
France	Rouen	gare routiere	(Clavel, 2016)
France	Saint-Avit-Senieur	Saint-Avit-Senieur	(Gautier, 1972)
France	Saint-Georges sur l'Aa	Saint-Georges sur l'Aa	(Clavel, 2016)
France	Saint-Germain-d'Esteuil	Brion	(Desse-Berset, 2009)
France	Saint-Germain en Laye	Saint-Germain en Laye	(Clavel, 2016)
France	Saint-Just-En-Chaussée	Saint-Just-en-Chaussée	
France	Saint-Amant de Boixe	Saint Amant de Boixe	(Clavel, 2016)
France	Selongey	Les Tuillieres	(Cambou, 2016)
France	Senlis	Eveche de Senlis	(Clavel, 2001a)
France	Toulouse	Toulouse	(Audoin-Rouzeau, 1993)
France	Val de Reuil	Val de Reuil	(Clavel, 2016)
France	Versailles	chateau de Versailles	

France	Vignely	Vignely	(Bertin et al., 2003)
France	Villejoubert	Andone	(Bourgeois, 2009)
France	Vincennes	manoir capetien	(Clavel, 2001a)
France	Vincennes	Tour des Salves	
France	Wandignies-Hamage	Wandignies-Hamage	(Yvinec, 2016)
Italie	Torquinia	Palazzo Vitelleschi	(Clark et al., 1989)
Norvege	Oslo	Sondre Felt	(Enghoff, 1999)
Norvege	Oslo	Mindets Tomt	
Norvege	Oslo	Kanslergt.10	
Norvege	Oslo	Oslogt.4	
Pays-Bas	Eindhoven	Eindhoven	(Van Neer & Ervynck, 1994)
Pays-Bas	Friesland	Harlingen	(Prummel & Heinrich, 2005)
Pays-Bas	Groningen	Groningen-Katterdiep	
Pays-Bas	Kolhorn	Kolhorn	(Brinkhuizen, 2016)
Pays-Bas	Nijehove	Nijehove	(Prummel & Heinrich, 2005)
Pays-Bas	Rotterdam- Bergschenhork	Rotterdam-Bergschenhork	(Brinkhuizen, 2016)
Pays-Bas	s-Hertogenbosch	s-Hertogenbosch	(Prummel, 1982)
Pays-Bas	Schagen	Dorpen Terp	(Prummel, 1989)
Pays-Bas	Schagen	Waldervaart	(Clason & Prummel, 1982)
Pays-Bas	Swifterband	Swifterband	(Brinkhuizen, 2016)
Pays-Bas	Vlaardingen	Vlaardingen	
Pays-Bas	Voorst	Voorst	(Ijzereef, 1983)
Pologne	Gdansk	I	(Enghoff, 1999)

Pologne	Gdansk	II	
Pologne	Kal	Swieczajty lake	(Makowiecki et al., 2009)
Pologne	Kaldus	Kaldus	(Reitsema et al., 2013)
Pologne	Kedrzyno	Kedrzyno	(Enghoff, 1999)
Pologne	Kolobrzeg-Budzistowa	Kolobrzeg-Budzistowa	
Pologne	Lecze	Lecze	
Pologne	Lekno	Lekno	(Makowiecki et al., 2009)
Pologne	Sobiejuhy	Sobiejuhy	
Pologne	Sobiejuhy	Site 1	
Pologne	Szczecin	Rynek rzywny	(Enghoff, 1999)
Pologne	Szczecin	Msciecino	
Pologne	Tolkmicko	Tolkmicko	
Pologne	Wielka Nieszawka	Mala	
Pologne	Wroclaw	Wroclaw	
Suede	Ekerö	Birka	
Suede	Eketorp (Degerhamn)	III	
Suede	Eketorp (Degerhamn)	II	
Suede	Fjalkinge	Fjalkinge	
Suede	Hagestad	Hagestad	
Suede	Lund	Lund I	(Enghoff, 1999)
Suede	Sigtuna	Sigtuna	
Suede	Simrishamn	Simrishamn	
Suede	Staffanstorp	Kyrkheddinge	
Suede	Stockholm	Stockholm	

Suede	Uppsala	Uppsala	
Suede	Ven	Ven	

REFERENCES

- Albarella U. & Davis S. (1994) The Saxon and Medieval Animal Bones Excavated 1985–1989 from West Cotton. *Northamptonshire, " Ancient Monuments Labo, .*
- Alen A., Pigière F., Wouters W., & Van Neer W. (2013) Boussu-Boussu: la faune du château de Boussu. *Chronique de l'Archéologie Wallonne*, **20**, 108–110.
- Audoin-Rouzeau F. (1986) *Ossements animaux du Moyen-Age au monastère de La Charité-sur-Loire*. Publications de la Sorbonne,
- Audoin-Rouzeau F. (1993) *Hommes et animaux en Europe de l'époque antique aux temps modernes: corpus de données archéozoologiques et historiques*. CNRS éditions,
- Ayres K., Locker A., & Serjeantson D. (2003) Phases 2f-4a the medieval abbey: food consumption and production. In Hardy A., Dodd A. and Keevil G. (ed), *Aelfric(s) Abbey: Excavations at Eynsham Abbey, Oxfordshire 1989-92. Thames Valley Landscape*, **16**, 360–406.
- Ayres K. & Serjeantson D. (2002) The animal bone. In Allen T. & Hiller J. (ed), *The excavations of a Medieval Manor House of the Bishops of Winchester a Mount House, Withney, Oxfordshire. Thames Landscape Monograph*, 169–180.
- Barne M. & Clavel B. (2016) communication personnelle. .
- Bayliss A., Popescu E.S., Beavan-Athfield N., Ramsey C.B., Cook G., & Locker A. (2004) The potential significance of dietary offsets for the interpretation of radiocarbon dates: an archaeologically significant example from medieval Norwich. *Journal of Archaeological Science*, **31**, 563–575.
- Bertin P., Yvinec J.-H., Mahé N., Dalnoki O., & Clavel B. (2003) Une occupation mérovingienne précoce au bord de la Marne. le site de Vignely, La Noue Fenard (Seine-et-Marne). *L'époque romaine tardive en Ile-de-France*, **6**, 121–178.
- Beuchet L. & Clavel B. (2014) Les cuisines et l'alimentation dans un château breton au Moyen Âge et à l'époque moderne d'après l'archéologie : l'exemple du château du Guildo (Côtes-d'Armor) du XIe au XVIIe siècle. *Châteaux, cuisines et dépendances* pp. 107–126. Bordeaux.
- Borvon A. (2012) *Acquisition des ressources animales, alimentation carnée et distinction sociale en Anjou de la fin du Xe au début du XIIIe siècle. Etude archéozoologique du site de Montsoreau (Maine-et-Loire)*. Université Panthéon-Sorbonne-Paris I,

- Bourdillon J. (1994) The animal provisioning of Saxon Southampton. In Rackham J. (ed) Environment and Economy in Anglo-Saxon England. *CBA research Report*, 120–125.
- Bourdillon J. & Coy J. (1980) The animal bones. In Holdsworth Ph. (ed), Excavations in Melbourne Street, Southampton, 1971-76. 79–121.
- Bourgeois L. (2009) *Une résidence des comtes d'Angoulême autour de l'an mil: le castrum d'Andone (Villejoubert, Charente)*.
- Breu W. (1986) *Tierknochenfunde aus einer germanischen Siedlung bei Eggolsheim in Oberfranken:(2.-5. Jh. n. Chr.)*.
- Brinkhuizen D.C. (1979) Preliminary notes on fish remains from archaeological sites in the Netherlands. *Palaeohistoria*, **21**, 83–90.
- Caillat P. & Laborie Y. (1997) Approche de l'alimentation carnée des occupants du castrum d'Auberoche (Dordogne) d'après les données de l'archéozoologie. *Archéologie du midi médiéval*, **15**, 161–177.
- Cambou D. (2016) communication personnelle. .
- Ceron Carrasco R. (1999) The fish remains from Bostadh Beach, Great Bernera, Isle of Lewis, Scotland. *Proceedings of the 10th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group*,
- Clark G., Costantini L., Finetti A., Giorgi J., Jones A., Reese D., Sutherland S., & Whitehouse D. (1989) The food refuse of an affluent urban household in the late fourteenth century: faunal and botanical remains from the Palazzo Vitelleschi, Tarquinia (Viterbo). *Papers of the British School at Rome*, **57**, 200–321.
- Clason A. & Prummel W. (1982) Faunaresten uit een vroeg-middeleeuwse nederzetting bij Schagen: Waldervaart. *Westerheem*, **31**, 69–77.
- Clavel B. (1997) Les restes osseux animaux du Moyen Age découverts place de l'Hôtel de ville à Abbeville (Somme). *Revue archéologique de Picardie*, **3**, 193–205.
- Clavel B. (1998) Les restes osseux animaux du Chastellet (XIVe), Antignac (Cantal). *GRHAVS*, **59**, 1–39.
- Clavel B. (2001a) L'animal dans l'alimentation médiévale et moderne en France du Nord (XIIIe-XVIIe siècles). *Revue archéologique de Picardie. Numéro spécial*, **19**, 9–204.
- Clavel B. (2001b) Les restes animaux de latrines médiévales à Bourg-La-Reine (Hauts-de-Seine). *Archéopages*, 12–19.
- Clavel B. (2004) La pêche à Landévennec (Finistère) aux Xe et XIe siècles, premiers résultats de l'étude archéozoologique. *Histoire médiévale et archéologie*, 149–159.
- Clavel B. (2010) Données archéozoologiques et fouilles d'hôpitaux : l'exemple de l'hôpital sainte Anne (Rennes, Ille-et-Vilaine). *Les établissements hospitaliers en France du Moyen Âge au XIXe siècle , Actes du colloque de Tonnerre* pp. 365–388.

- Clavel B. (2013) Les restes archéo-ichtyologiques. Témoins de la dégradation du milieu dulçaquicole dans le nord de la France. *Eaux de la vie: pour un histoire de la biodiversité des cours d'eau* pp. 41–55.
- Clavel B. (2015) Chapitre 7 Ripaille au château : l'apport des vestiges osseux animaux à la connaissance de la diète carné (viande et poissons) en milieu aristocratique (l'exemple de l'US 688 issues de la fosse F386). *Forges médiévales et écurie de la renaissance au château de Caen*
- Clavel B. (2016) communication personnelle. .
- Clavel B., Cercy C., & Dreano Y. (2014) Activité halieutique et consommation de poissons au Moyen Âge et à la Renaissance dans une ville de la plaine maritime : l'exemple de Gravelines (Nord). *Histoire de l'alimentation humaine : entre choix et contraintes* pp. 70–87. Paris.
- Clavel B. & Lepetz S. (2014) La consommation des poissons en France du nord à la période romaine. Marqueur socio-culturel et artefacts taphonomiques. *Consommer dans les campagnes de la Gaule romaine Actes du X e congrès AGER (Lille, 2012)*, Rev. du Nord, hs, coll. Art et Arch,
- Clavel B. & Lepetz, Sébastien R.G. (2014) La consommation des poissons en France du nord à la période romaine. Marqueur socio-culturel et artefacts taphonomiques. *Consommer dans les campagnes de la Gaule romaine Actes du X e congrès AGER (Lille, 2012)*, Rev. du Nord, hs, coll. Art et Arch,
- Clavel B., Ravoire F., & Dietrich A. (2009) Alimentation urbaine au Moyen Âge: l'exemple d'un quartier rémois entre le IXe siècle et le XIVe siècle (Reims, Marne) in. *La cuisine et la table dans la France de la fin du Moyen Âge, contenus et contenants du XIVe au XVIe siècle.*, 107–124.
- Coste M.-C. (2006) Mode de vie et alimentation à la fin du Moyen Age au château de Blandy-les-Tours. Approche pluridisciplinaire des latrines de la salle de l'Auditoire. *Supplément à la Revue archéologique du centre de la France*, **28**, .
- Coy J. (1981a) Animal bones and shells. In Millett M. (ed), The history, architecture and archaeology of Johnson's Corner, Alton. *Proc Hampshire Field Club Archaeol Soc*, **39**, 105–106.
- Coy J. (1981b) The animal bones. In Silvester R. J. (ed), An excavation on the post-Roman site of Bantham, South Devon. *Devon Archaeological Society Proceedings*, **39**, 89–118.
- Coy J. (1989) Animal Bone. In G.G.Astill & S.J.Lobb (ed), Excavation of Prehistoric, Roman and Saxon Deposits at Wraysbury, Berkshire. *Archaeological Journal*, **146**, 111–124.
- Coy J. (1997) Animal bones. In Vince A G et al (ed), Excavations in Newbury 1979-1990, Berkshire. *Wessex Archaeology Report*, **13**, 75–79 and 134–141.
- Crabtree P. (1983) Report on the animal bones from the Chapter House at St. Alban's Abbey. *Unpublished report: St Albans Abbey*, .

- De Clercq W., Caluwé D., Cooremans B., De Buyser F., De Groot K., Deforce K., Eryvynck A., Lentacker A., Mortier S., Pye P., & others (2013) Living in times of war: waste of c. 1600 from two garderobe chutes in the castle of Middelburg-in-Flanders (Belgium). *Post-Medieval Archaeology*, .
- Desse-Berset N. (2009) First archaeozoological identification of Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus* Mitchill 1815) in France. *Comptes Rendus Palevol*, **8**, 717–724.
- Desse-Berset N. (2011) Ancient sturgeon populations in France through archaeozoological remains, from prehistoric time until the eighteenth century. *Biology and Conservation of the European Sturgeon* *Acipenser sturio* L. 1758 pp. 91–115. Springer,
- Dobney K.M. (1995) *Of Butchers and Breeds: Report on vertebrate remains from various sites in the city of Lincoln*. City of Lincoln Council,
- Enghoff I.B. (1999) Fishing in the Baltic region from the 5th century BC to the 16th century AD: evidence from fish bones. *Archaeofauna: International Journal of archaeozoology*, 41–85.
- Enghoff I.B. (2005) Viking age freshwater fishing at Viborg, Denmark. Results from an interdisciplinary research project with special focus on methods of excavation. *Proceedings of the 13th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group*,
- Ephrem B. (2014) *Piscatores Oceanici et Garumnae: pour une approche par l'archéo-ichtyologie de la pêche en Aquitaine romaine*. Ausonius: Aquitania,
- Eryvynck A. & Van Neer W. (1994) A preliminary survey of fish remains in medieval castles, abbeys and towns of Flanders (Belgium). *Offa*, **51**, 303–308.
- Gautier A. (1972) La faune d'un puits de l'abbaye de St-Avit-Sénieur (XIe à XIIIe s., Dordogne). *Archéologie médiévale*, 355–380.
- Greig J. (1981) The Investigation of a Medieval Barrel-Latrine from Worcester. *Journal of Archaeological Science*, **8**, 265–282.
- Harman M. (1985a) The Animal and Bird Bones. In Lambrick G. (ed), *Further Excavations on the Second Site of the Dominican Priory, Oxford*. *Oxoniensia*, .
- Harman M. (1985b) The other mammalian bones. *Middle Saxon Palaces at Northampton Northampton: Northampton Archaeology Monograph*, **4**, 75–79.
- Heinrich D. (1985) *Die Fischreste aus der frühgeschichtlichen Marschensiedlung beim Elisenhof in Eiderstedt*. Institut für Haustierkunde der Universität Kiel,
- Heinrich D. (1994) Fish remains of two medieval castles and of an urban context—a comparison. 274, 211–16.
- Ijzereef G.F. (1983) *Gegeten en verdronken: een onderzoek naar de dierlijke resten van de Voorst*. Rijksdienst voor het Oudheidkundig Bodemonderzoek,

- Jacques A., Lepetz S., Van Andringa W., Matterné V., & Tuffreau-Libre M. (2008b) Vestiges de repas et identification d'un siège de collège à Arras Nemetacum. *Archéologie du sacrifice animal en Gaule romaine: Rituels et pratiques alimentaires* M. Mergoïl,
- Jones A.K. (1983) Fish remains. In Ayers B. & Murphy P. (ed), A waterfront excavation at Whitefriars Street Car Park, Norwich, 1979. *East Anglian Archaeology*, 32–34.
- Jones A.K. (1984) Animal bones. In Rogerson A. & Dallas C. (ed), Excavations in Thetford 1948-59 and 1973-80. *Gressenhall: Norfolk Archaeological Unit. East Anglian Archaeology Report*, 187–192.
- Jones A.K. (1988) Provisional remarks on fish remains from archaeological deposits at York. *The exploitation of wetlands*, 113–27.
- Jones A.K. (1994) Fish remains. In Allen T. (ed), A medieval grange of Abingdon Abbey at Dean Court Farm, Cumnor. *Oxoniensia*, 219–447.
- Jones A.K. & Scott S.A. (1985) The fish bones. In Atkin M., Carter A. & Evans D. H. (ed), Excavations in Norwich 1971-1978, Part II. *Norwich: Norwich Museums Service, East Anglian Archaeology*, 223–228.
- Lawrance P. (1982) Animal bones. In Gode J. G. & Streeten A. D. S. (ed), Excavations at Castle Acre, Norfolk 1972-77: county house and castle of the Norman earls of Surrey. *Archaeological Journal*, 138–301.
- Lepetz S. (1996) L'animal dans l'économie gallo-romaine. *Revue archéologique de Picardie. Numéro spécial*, **12**, 81–147.
- Lepetz S. (2006) Les restes animaux du site de Marenla. *Nord-Ouest Archéologie*, 10–13.
- Lepetz S. (2010) Pratiques alimentaires dans un quartier d'Amiens au Ier s. Les restes osseux animaux du. *Revue archéologique de Picardie. Numéro spécial*, **27**, 409–422.
- Lepetz S. & Oueslati T. (2003) La consommation de viande dans les villes romaines d'Île-de-France au Ier siècle. Les cas de Meaux et de Paris (Seine-et-Marne et Seine)/Meat consumption in the roman cities of Ile-de-France during the 1st century AD. The cases of meaux and paris (seine-et-marne and seine). *Revue archéologique du Centre de la France*, **42**, 41–59.
- Lepiksaar J. (1975) Über die Tierknochenfunde aus den mittelalterlichen Siedlungen Südschwedens. *Archaeozoological Studies*, 230–239.
- Levitan B. (1984) The vertebrate remains. In Rahtz S. & Rowley T. (ed), Middleton Stoney Excavation and survey in a north Oxfordshire parish 1970-1982. *Oxford: OUCS*, 108–148.
- Locker A. (1985) Animal and plant remains. In Hare J. N. (ed), Battle Abbey. The eastern range and the excavations 1978-1980. *Historic Buildings and Monuments Commission for England Archaeological Report*, 183–89.

- Locker A. (1987) The fish remains. In Ayers B. & Murphy P. (ed), Excavations at St. Martin-at-Palace Plain, Norwich, 1981. *Norwich: Norwich Museums Service, East Anglian Archaeology*, 114–117.
- Locker A. (1989) The fish bones from a 13th/14th century deposit from Cleeve Abbey, Somerset. *Ancient Monuments Laboratory Report*, .
- Locker A. (1993a) The fish remains. In Cowie R. (ed), Excavations at the Peabody Site, Chandos Place and the National Gallery. *London and Middlesex Archaeological Society Transactions*, 35–176.
- Locker A. (1993b) The fish remains. In Cowie R. & Whitehead R. (ed), Two Middle Saxon Occupation Sites: Excavations at Jubilee Hall and 21-22 Maiden Lane. *London and Middlesex Archaeological Society Transactions*, 47–163.
- Locker A. (1994) Fish bones. In Ayers B. S. (ed), Excavations at Fishergate, Norwich, 1985. *Norwich: Norwich Museums Service, East Anglian Archaeology*, .
- Locker A. (1996) The Fish Remains from St Marys, Clerkenwell. *unpublished report for Museum of London Archaeological Services*, .
- Locker A. (1997) The Saxon, Medieval and Post Medieval Fish Bones from Excavations at Castle Mall, Norwich, Norfolk. *London: English Heritage, AML Report*, **85**, 97.
- Makowiecki D., Hamilton-Dyer S., Riddler I., Trzaska-Nartowski N., & Makohonienko M. (2009) *Fishes – Culture – Environment. Through Archaeoichthyology, Ethnography & History. Proceedings of the 15th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group.*
- Maltby M., Archaeology U. of S.D. of, Prehistory, & Wilkinson M. (1979) *Faunal studies on urban sites: the animal bones from Exeter: 1971-1975.* Department of Prehistory and Archaeology University of Sheffield,
- Morales-Muniz A. & Rosello-Izquierdo E. (2008) Iruña-Veleia (Alvala, Spain): an overview of the fish remains from the domus at pompeia Valentina. *ARCHEOLOGIE DU POISSON - 30 ans d'archéo-ichtyologie au CNRS: Hommage aux travaux de Jean Desse et Nathalie Desse-Berset* (ed. by P. Béarez, S. Grouard, and B. Clavel),
- Moser B. (1986) *Die Tierknochenfunde aus dem Latenezeitlichen Oppidum von Altenburg-Rheinau: Charakterisierung des Fundgutes Pferd, Hund, Hausgeflügel und Wildtiere.*
- Mulville J., Ayres K., & Clark K. (2004) Animal bone. In Hey G. (ed), Yarnton: Saxon and Medieval Settlement and Landscape. *Thames Valley Monograph*, 325–350.
- Murray E. & Hamilton-Dyer S. (2001) Bird and fish remains. In Gardiner M. and al. (ed), Continental Trade and Non-Urban Ports in Mid-Saxon England: Excavations at Sandtun, West Hythe, Kent. *Archaeological Journal*, 161–290.
- Nicholson R. (1995) Fish remains. In Andrews P. (ed), Excavations at Redcastle Furze, Thetford. *East Anglian Report*, .
- O'Connor T.P. (1984) Selected Groups of Bones from Skeldergate and Walmgate. *The Archaeology of York: the Animal Bones 15/1*, .

- O'Connor T.P. (1988) Bones from the General Accident Site, Tanner Row. *The Archaeology of York: the Animal Bones 15/2*, .
- O'Connor T.P. (1991) Bones from 46-54 Fishergate. *The Archaeology of York: the Animal Bones 15/4*, .
- Pigière F. & Wouters W. (2010) Arlon: étude archéozoologique du site des anciens établissements Neu. *Chronique de l'Archéologie Wallonne*, 159–160.
- Piponnier F. (1974) Recherches sur la consommation alimentaire en Bourgogne au XIVe siècle. *Annales de Bourgogne*, 65–111.
- Piquès G., Hänni C., & Silvino T. (2008) L'approvisionnement de Lugdunum en poissons au IIIe siècle: les données de la fouille du Parc Saint-Georges (Lyon, France). *ARCHEOLOGIE DU POISSON - 30 ans d'archéo-ichtyologie au CNRS: Hommage aux travaux de Jean Desse et Nathalie Desse-Berset* (ed. by P. Béarez, S. Grouard, and B. Clavel),
- Piton D. & Marchand H. (1978) Une nécropole du IVe siècle à Noyelles-sur-Mer. *Cahiers archéologiques de Picardie*, **5**, 199–229.
- Powell A. & Clark K. (2002) Animal bone. *Gathering the People, Settling the Land*, 44e49.
- Prummel W. (1982) The archaeozoological study of urban medieval sites in the Netherlands. *Environmental archaeology in the urban context*, 117–22.
- Prummel W. (1989) *Resten van vee, vis en weekdieren uit een 12e-13e-eeuwse terp aan de Dorpen te Schagen*. Franz Deuticke,
- Prummel W. & Heinrich D. (2005) Archaeological evidence of former occurrence and changes in fishes, amphibians, birds, mammals and molluscs in the Wadden Sea area. *Helgoland Marine Research*, **59**, 55.
- Racinet P. (2006) *Archéologie et histoire d'un prieuré bénédictin en Beauce: Nottonville (Eure-et-Loire): Xe-XVIIe siècles*. Ed. du CTHS Comité des travaux historiques et scientifiques,
- Rackham D.J. (1989) Animal remains. In Austin D. (ed), The deserted medieval village of Thrislington, County Durham, Excavations 1973-1974. *Soc Medieval Archaeol Monogr Ser*, **12**, 146–158.
- Rackham D.J. (1994) Economy and environment in Saxon London. *Environment and Economy in Anglo-Saxon England: A Review of Recent Work on the Environmental Archaeology of Rural and Urban Anglo-Saxon England*. York: Council for British Archaeology, 126–35.
- Reichstein H. (1981) Untersuchungen an Tierknochen von der Isenburg bei Hattingen/Ruhr. *Ein Beitrag zur Nahrungswirtschaft auf hochmittelalterlichen Burgen (Hattingen 1981)*, .

- Reitsema L.J., Kozłowski T., & Makowiecki D. (2013) Human–environment interactions in medieval Poland: a perspective from the analysis of faunal stable isotope ratios. *Journal of Archaeological Science*, **40**, 3636–3646.
- Rivière J. (2016) communication personnelle. .
- Rosello-Izquierdo E. & Morales-Muniz A. (1991) Cartuja: Fish remains from a late medieval monastery in Seville (Spain). *Proceedings of the 6th Meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group, APDCA*,
- Scott (1994) The animal bone. In Steedman K. (ed), Excavation of a Saxon site at Riby Cross Roads, Lincolnshire. *Archaeological Journal*, **151**, 212–306.
- Scott S. (1992) The animal bones. In Evans D. H. & Tomlinson D. G. (ed), Excavations at 33-35 Eastgate, Beverley 1983-86. *Sheffield Excavations Report*, 236–251.
- Smith P. (1995) The fish bone from Launceston Castle, Cornwall. *Ancient Monuments Laboratory Report*, .
- Sternberg M. (1992) L’approvisionnement de Paris en poisson au XVI^e siècle : que disent les sources bibliographiques ? Que peut-on espérer des données ichtyofauniques des jardins du Carrousel ? *Anthropozoologica*, 120–127.
- Sternberg M. (1995) *La pêche à Lattes dans l’Antiquité à travers l’analyse de l’ichtyofaune*. Association pour la recherche archéologique en Languedoc Oriental,
- Sternberg M. (2008) La pêche dans l’économie des sociétés méditerranéennes du VIII^e s. av. n.-è. au III^e S. de n.-è. : apports de l’archéo-ichtyologie. *ARCHEOLOGIE DU POISSON - 30 ans d’archéo-ichtyologie au CNRS: Hommage aux travaux de Jean Desse et Nathalie Desse-Berset* (ed. by P. Béarez, S. Grouard, and B. Clavel),
- Stevens P. (1997) The animal bones. In Lyne M. (ed), Lewes Priory: excavations by Richard Lewis 1969-82. *Lewes Priory Trust: Lewes*, 150–162.
- Sykes N. (2005) Zooarchaeology of the Norman Conquest. *Anglo-Norman Studies*, **27**, 185–197.
- Sykes N. (2004) Neolithic and Saxon animal bone. In Ellis C. J. (ed), A Prehistoric Ritual Complex at Eynesbury, Cambridgeshire. (*East Anglian Archaeology*). *Salisbury: Trust for Wessex*, 87–91.
- Thawley C. (1981) The mammal, bird and fish bones. *JE Mellor and T. Pearce (eds)*, 173–5.
- Vadet A. (1986) Étude des ossements animaux trouvés lors des fouilles du tribunal de Boulogne. *Bulletin de la Société Académique du Boulonnais*, **1**, 100–114.
- Van Neer W. & Ervynck A. (1994) New data on fish remains from Belgian archaeological sites. 217–229.
- Van Neer W., Wouters W., Ervynck A., & Maes J. (2005) New evidence from a Roman context in Belgium for fish sauce locally produced in northern Gaul. *Archaeofauna*, **14**, 171–182.

Wheeler A. (1979) Fish Remains. In Parrigton M. (ed), Excavations at Stert Street, Abington, Oxon. *Oxoniensia*, 1–25.

Wheeler A. & Jones A. (1976) Fish remains. In Rogerson A. (ed), Excavations on Fuller's Hill, Great Yarmouth. *East Anglian Archaeology report*, 208–24.

Yvinec J.-H. (2016) communication personnelle. .

Résumé

La diadromie représente un cycle de vie qui implique obligatoirement des migrations entre la mer et l'eau douce. La diadromie s'est maintenue dans différentes lignées évolutives de poissons, mettant ainsi en évidence l'existence d'avantages adaptatifs comme la capacité à coloniser des milieux vierges ou de mieux exploiter la variabilité spatio-temporelle de l'environnement.

Une hypothèse pour expliquer l'origine et le maintien de la diadromie postule que les migrations entre mer et rivière ont pour but de placer les individus dans le milieu qui favorisera la croissance avant la première reproduction. Une croissance en mer et une reproduction en rivière (anadromie) serait favorisée si la productivité primaire en eau douce est inférieure à celle des milieux marins environnants tandis que la situation inverse (catadromie ; reproduction en mer, croissance en rivière) est attendue quand le différentiel de productivité est en faveur des eaux douces. Les résultats de notre étude réalisée à l'échelle du globe confirment cette hypothèse et montrent également que les poissons diadromes se trouvent majoritairement dans des rivières à faible richesse spécifique et/ou ouvertes à la colonisation après le retrait des glaciers au Quaternaire.

Leur capacité à coloniser de nouveaux milieux permet aux diadromes d'être très présents sur les îles océaniques. Si la biodiversité sur les îles océaniques a été largement étudiée, très peu d'études ont porté sur les poissons d'eau douce qui s'y trouvent. Notre étude des peuplements de poissons des îles polynésiennes confirme la généralité d'un modèle proposé pour les faunes terrestres prédisant une relation en dôme entre richesse spécifique et âge de l'île. Nos résultats montrent également que la richesse diminue avec la distance au centre de biodiversité le plus proche et augmente avec l'altitude maximale de l'île.

Malgré leur succès évolutif, les poissons diadromes se révèlent très vulnérables face aux activités humaines (surexploitation, pollution de l'eau, barrages...). De ce fait, de nombreuses espèces sont classées comme vulnérables par l'IUCN. Paradoxalement, notre étude sur les caractéristiques biologiques et écologiques des espèces qui se sont éteintes récemment à l'échelle du globe n'identifie pas la diadromie comme un facteur aggravant. Cette étude montre que le critère biologique principal menant à l'extinction est l'endémisme et une aire de distribution géographique restreinte. Bien que souvent en déclin, beaucoup d'espèces diadromes ont jusqu'ici échappé à l'extinction du fait de leur aire de distribution initiale de grande taille, résultat probable de leur grande capacité de dispersion. Un très bon exemple est l'esturgeon européen, *Acipenser sturio*, initialement largement distribué en Europe mais qui après un fort déclin à partir de 1850 ne se reproduit plus que dans le seul bassin de la Garonne. Pour mieux suivre le déclin de cette espèce au cours du temps, nous avons étudié sa distribution avant 1850 à l'aide de données archéozoologiques. L'analyse de ces données suggère une diminution des populations très ancienne, initiée il y a 2500 ans. A l'aide de températures passées reconstituées, nous avons montré que des températures élevées expliquent en partie l'occurrence d'esturgeons dans les sites archéologiques mais sans contribuer à expliquer son déclin. Ces résultats suggèrent un impact de l'homme précoce sur les populations d'esturgeons.

Cette thèse a permis de synthétiser les connaissances sur les poissons diadromes concernant leur distribution géographique à diverses échelles de temps et d'espace, et de contribuer à une meilleure compréhension de leur diversité et de leur vulnérabilité.

Mots-clés : Macroécologie, diadromie, extinction, archéozoologie, îles océaniques, poissons

Summary

Diadromous species exhibit a life-cycle implying migrations between freshwater and ocean. Diadromy is observed in many fish lineages suggesting that adaptive traits are associated with this strategy such as better dispersal ability and more efficient tracking of the spatio-temporal variability of the environment. One of the hypotheses that have been put forward to explain the evolution and persistence of diadromy states that the purpose of migrations is to select environmental conditions that will optimize pre-reproductive growth. Growing at sea and reproducing in river (anadromy) is supposed to be favored when freshwater primary productivity is lower in freshwater than in the nearby sea. The reverse (growing in freshwater, reproducing in ocean; catadromy) is expected when productivity is higher in sea than in freshwater. According to our study, conducted at a global scale, this hypothesis holds true. In addition it is shown that diadromous species are overrepresented in species poor rivers and/or in those that have been open to colonization after the retreat of glaciers after the last glacial maximum. Because of their dispersal ability, diadromous species are also over-represented on oceanic islands. Biodiversity on islands is classical topic of biogeography but yet few studies have dealt with freshwater fishes. In our study of fish communities from the Polynesian islands, we demonstrate the generality of a model initially built to explain terrestrial biodiversity on oceanic islands. As predicted by this model, species richness peaks at peaks at intermediate island age. Also revealed by our results are a positive relationship between island elevation and species richness and a decrease in species richness as the distance from the nearest biodiversity hotspot increases. Diadromy has been a successful strategy over geologic times but in face to human activities it seems to contribute to extinction proneness, as exemplified by the numerous diadromous species red listed by IUCN. Paradoxically, our study about the biological and ecological traits shared by the freshwater fishes that have been recently globally extinct does not suggest that diadromy has been a major factor. This study points to endemism and restricted geographic range size as the major determinants of extinction. It seems that because of their dispersal abilities, diadromous species tend to have widespread historical distributions and, even if many species are declining, this prevented most of them from being entirely extirpated. This is well exemplified by the European sturgeon (*Asipenser sturio*), formerly widely distributed over Europe and now restricted to one reproducing population in the Garonne River, because of dramatic population collapses after 1850. To have a better idea of the fate of this species before 1850, we analyzed archaeozoological records. According to our analyses, sturgeons started to decline a long time ago, about 2500 years ago. Using reconstructed past temperatures, our analyses show that a high temperature increases the probability of finding this species in archeological remains but cannot explain entirely the observed decline. This suggests that human activities impacted sturgeon populations well before the industrial revolution. This thesis by synthesizing species occurrence data over different spatial and temporal scales contributed to a better knowledge about the diversity and vulnerability of diadromous fishes.

Key words: Macroecology, diadromy, extinction, archaeozoology, oceanic island, fish