



Comment sélectionner les zones prioritaires pour la conservation et la restauration des communautés de poissons de rivière ?

Anthony Maire

► To cite this version:

Anthony Maire. Comment sélectionner les zones prioritaires pour la conservation et la restauration des communautés de poissons de rivière ? : Applications aux échelles de la France et du Pas-de-Calais. Sciences de l'environnement. Institut national polytechnique de Toulouse (INPT), 2014. Français. NNT : 2014INPT0122 . tel-01096359v1

HAL Id: tel-01096359

<https://theses.hal.science/tel-01096359v1>

Submitted on 17 Dec 2014 (v1), last revised 26 Oct 2023 (v2)

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

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



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP-T)

Présentée et soutenue par **Anthony MAIRE**

Le jeudi 20 Novembre 2014

Titre :

**Comment sélectionner les zones prioritaires pour la conservation et la
restauration des communautés de poissons de rivière ?
*Applications aux échelles de la France et du Pas-de-Calais***

Jury :

Philippe KEITH	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	Président du jury
Hervé CAPRA	Chargé de Recherche, IRSTEA Lyon, Villeurbanne	Rapporteur
Romain JULLIARD	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	Rapporteur
Philippe BOËT	Directeur de Recherche, IRSTEA Bordeaux, Cestas	Examineur
Nicolas POULET	Chargé de Mission, ONEMA, Toulouse	Examineur
Laëtitia BUISSON	Maître de Conférences, Université Paul Sabatier, Toulouse	Directrice de thèse
Pascal LAFFAILLE	Professeur, INP-ENSAT, Toulouse	Directeur de thèse

Ecole doctorale et discipline ou spécialité :

ED SDU2E - Ecologie fonctionnelle

Unité de recherche :

Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement - EcoLab UMR 5245

Directeurs de Thèse :

Pascal LAFFAILLE et Laëtitia BUISSON

À Agnès Maire

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier Hervé Capra et Romain Julliard d'avoir accepté d'être rapporteurs de mon travail de thèse. Je tiens également à remercier Philippe Keith pour avoir présidé mon jury de thèse, ainsi que les autres membres de ce jury, Philippe Boët et Nicolas Poulet, pour avoir pris part à l'évaluation de mon travail. *Merci pour l'ensemble de vos remarques et pour la discussion très enrichissante qui a suivi ma présentation lors de la soutenance.*

Mille mercis à mes deux directeurs de thèse, Laëtitia Buisson et Pascal Laffaille, pour m'avoir donné la chance de réaliser cette thèse avec eux, alors qu'ils ne me connaissaient quasiment pas. *Votre encadrement très complet et complémentaire a su insuffler rigueur et dynamisme dans mon travail, et ce tout au long de ces trois années de thèse, ce que j'ai trouvé très appréciable et qui m'a permis de me remettre en selle lorsque le doute pointait le bout de son nez. Je vous suis aussi très reconnaissant de m'avoir permis d'évoluer dans les meilleures conditions possibles, j'ai ainsi pu réaliser la grande majorité de mes souhaits, qu'ils concernent mes recherches, les conférences, les formations, le terrain, le matériel, ... Un doctorant gâté et un docteur accompli !*

Je remercie Jean-Luc Probst, directeur du laboratoire EcoLab, pour m'avoir accueilli au sein de cette unité de recherche. Merci également à Magali Gerino et à l'ensemble de l'équipe Bioref pour leur accueil et leur convivialité. Une pensée particulière pour ceux avec qui j'ai partagé de très bons moments et de nombreux fous rires lors des déjeuners au restaurant du CNRS (Cécile, Sylvain, Didier, Eric et tous les autres).

Un grand merci à Franck Gilbert pour son soutien, son amitié et son accueil dans son bureau (même si je répète souvent que c'est moi qui ai eu la gentillesse de l'héberger dans « mon » bureau !) pour les derniers mois de rédaction et de finalisation de ma thèse. *Tu as été un mentor et un coach de très haut niveau, en atteste notre titre de champion du monde 2013 de pétanque inter-laboratoires de l'OMP (pas peu fière la fine équipe !). Je te souhaite beaucoup de réussite dans les nombreux défis qui t'attendent en tant que futur directeur du laboratoire.*

Je tiens à remercier chaleureusement mes deux « mamans » du labo, Régine et Annick, qui, à la moindre occasion, m'ont apporté leur aide et leur soutien. Merci aussi aux autres membres des services d'appui à la recherche qui ont tous contribué au bon déroulement de cette thèse.

Je tiens également à remercier l'ensemble des personnes qui nous ont fourni les données ayant rendu possible cette thèse : l'ONEMA et tous ses agents de terrain pour les données de suivis de

l'ichtyofaune, l'Agence de l'Eau Artois-Picardie pour une partie du financement du projet PrioFish et donc de ma thèse, ainsi que pour les nombreuses données cartographiques mises à notre disposition (merci notamment à Jean Prygiel et à William Guerin), la Région Nord-Pas-de-Calais pour l'autre partie du financement, Météo France pour les données climatiques (merci tout particulièrement à Gaëlle Ouzeau), Hervé Pella pour les données du RHT, et toutes les personnes ayant participé aux réunions d'avancement du projet PrioFish dont l'apport a été considérable.

Un grand merci au personnel de la Fédération Départementale pour la Pêche et la Protection des Milieux Aquatiques du Pas-de-Calais (Pascal Saillot, Julien Boucault, Benoît Rigault, Benoît Blazejewski, Frédéric Terrier, Dominique Presse, Benjamin Dufour, Géraldine Pinson) pour l'organisation et la réalisation des campagnes de pêche et des réunions annuelles d'avancement, ainsi que du séminaire de restitution du projet. *Vous nous avez toujours parfaitement accueillis, et je vous dois beaucoup notamment vis-à-vis de mes connaissances gastronomiques locales.*

Un immense merci à Julie Canal, miss Ariège et reine de l'épuisette, notamment pour m'avoir accompagné sur le terrain plusieurs semaines durant, sans rechigner à l'idée d'affronter le climat hostile du Pas-de-Calais, et pour avoir été là du début à la fin, dans les moments difficiles comme dans les plus heureux. *Je suis sûr que tu trouveras bientôt ta voie, et peut-être aurons-nous même la chance de nous retrouver prochainement dans le sud-est de la France !*

Ensuite, comment ne pas remercier Eve ? *Merci beaucoup pour tous tes encouragements, ta présence, ta bienveillance, la découverte de la Montagne Noire, et tes gâteaux pardi ! Une fois passé le premier contact qui fut des plus étranges, tu as toujours été la première à me soutenir, et je t'en suis très reconnaissant.* Merci également aux autres loustics de la bande : Monsieur Anatole, Nabil, Ingrid (encore félicitations !) et Damien. *Ne changez rien, vous êtes parfaits !*

Une pensée amicale pleine d'encouragements pour celles et ceux qui ont été amenés à partager un bout de chemin avec moi et pour qui il reste encore quelques défis à relever avant la fin de leur aventure doctorale ou post-doctorale : Anais C., Anne-Cécile, Marjorie, Magali, Allison, Maïwen, Fanny, Sophie, Mei, Yang, Xiaoling, Léo, Simon, Adrien, Pierre-Alexis, Mélodie, Samuel, ... *Que la force soit avec vous, j'espère fortement que nos routes se recroiseront à l'avenir.*

Merci également à tous les copains Toulousains (Anaïs V., Toinou, Tom, Sylvain, Claire, Marie B., Floriane, Pierre-Luc, Olivier, Kevin, ...), Parisiens (Basile, Aymeric, Clément, ...) et (ex-)Lyonnais (Elise, Lucie, Marie L., Marina, Violaine, Olivier, Damien, Ugo, Antoine, Julien, Adrien, ...), qui n'ont pas hésité à me rendre visite et à venir découvrir Toulouse et le Sud-ouest, tout en me donnant

l'occasion de poursuivre ma découverte de notre beau pays et, de temps en temps, de quitter la vie toulousaine l'espace d'un week-end.

J'ai en particulier une pensée amicale pour toute l'équipe du Clos de François (Anaïs G., Marion P., Maëva, Gaëlle, Charley, Denis, Chuck, Micho, Karim, Fab, Pierre & Marion H. et tous les autres passionnés que j'ai eu la chance de rencontrer), avec bien sûr en première ligne notre François national. Je tiens aussi à remercier tout particulièrement Julien Avignon, notamment pour m'avoir fait découvrir le Street-Art toulousain et pour avoir réalisé un magnifique dessin sur mesure qui a considérablement embelli ma soutenance. *Merci pour votre gentillesse, votre soutien et votre joie de vivre les copains, tout ça va beaucoup me manquer..!*

Enfin, j'aimerais remercier de tout mon cœur mes parents, Gisèle et Jean-François, qui, peu importe la hauteur de la montagne se dressant devant moi, sont toujours là pour m'encourager à la gravir, et ce avec la plus grande bienveillance, ma petite sœur Juliette, qui s'apprête elle-aussi à se lancer dans l'aventure doctorale et à qui je souhaite tout le bonheur et la réussite qu'elle mérite, et tout l'ensemble de ma (petite) famille, en particulier la mamie Marie et Pascal, le tonton écossais, qui ont traversé la France voire l'Europe pour venir assister à ma soutenance. *Si j'en suis arrivé là, c'est indéniablement grâce à vous, alors tout simplement merci, merci et merci.*

Table des matières

Avant-propos	13
Chapitre 1 - Introduction	15
1.1. Erosion de la biodiversité et impacts anthropiques en eau douce	17
1.1.1. La diversité biologique, un enjeu essentiel du développement durable, fortement altérée à l'échelle globale.....	17
1.1.2. Les écosystèmes aquatiques continentaux, des milieux particulièrement fragiles	18
1.2. La gestion des milieux naturels et des hydrosystèmes continentaux	22
1.2.1. La conservation et la restauration des écosystèmes	22
1.2.2. Les enjeux de la gestion durable des écosystèmes face aux changements globaux ..	24
1.2.3. Les particularités de la gestion des milieux aquatiques continentaux	25
1.3. Les approches permettant d'identifier les actions prioritaires pour la gestion des milieux naturels	26
1.3.1. Bref historique de la planification de la conservation	27
1.3.2. Les méthodes de notation	28
1.3.3. Les méthodes basées sur la complémentarité	30
1.3.4. Comparaison et combinaison de ces deux types de méthodes.....	31
1.4. Objectifs de la thèse et organisation du mémoire.....	34
Chapitre 2 - Modélisation de la distribution spatiale des espèces de poissons 37	
2.1. Problématique	39
2.2. Données de l'ichtyofaune	40
2.3. Données environnementales	43
2.4. Méthodes statistiques utilisées pour modéliser la distribution spatiale des espèces ...	47
Chapitre 3 - Développement d'une approche multi-facettes de la diversité ... 51	
3.1. Problématique	53
3.2. Définition des facettes de la diversité et des indices considérés	53
3.2.1. Diversité taxonomique	54
3.2.2. Diversité fonctionnelle.....	56
3.2.3. Intérêt patrimonial.....	58
3.2.4. Intérêt socio-économique.....	62
3.2.5. Synthèse des indices et facettes de la diversité considérés	62
3.3. Evaluation des indices et des facettes de la diversité à l'échelle française	63

3.3.1. Présentation du cas d'étude.....	63
3.3.2. Calcul des indices et des facettes	66
3.3.3. Redondance entre les indices et entre les facettes	68
Chapitre 4 - Comparaison de méthodes de priorisation multi-objectifs et application à la planification de la conservation	71
4.1. Problématique	73
4.2. Présentation des méthodes de priorisation multi-objectifs étudiées.....	74
4.3. Comparaisons empirique et théorique des méthodes de priorisation multi-objectifs	78
Chapitre 5 - Durabilité des priorités de conservation face aux changements globaux.....	85
5.1. Problématique	87
5.2. Modélisation de la distribution spatiale future potentielle des espèces.....	88
5.3. Modifications futures potentielles des différentes facettes de la diversité des assemblages de poissons.....	92
5.4. Comparaison des priorités de conservation actuelles et futures.....	95
5.5. Evaluation de la durabilité des priorités de conservation actuelles.....	99
Chapitre 6 - Priorités de conservation et de restauration : application aux assemblages de poissons du réseau hydrographique du Pas-de-Calais	103
6.1. Problématique	105
6.2. Approche d' <i>hindcasting</i> : principe et application à deux scénarios de restauration .	106
6.2.1. Contexte local et données utilisées	106
6.2.2. Utilisation d'une approche d' <i>hindcasting</i> pour modéliser la distribution spatiale des espèces de poissons avant perturbation	110
6.3. Priorisation des mesures de gestion à l'échelle du département du Pas-de-Calais ...	112
6.4. Développement d'un outil d'aide à la décision	116
Chapitre 7 - Conclusions et perspectives	119
7.1. Conclusions générales	121
7.2. Perspectives et améliorations possibles.....	124
7.2.1. Prendre en compte d'autres facettes de la diversité	125
7.2.2. Améliorer l'évaluation de la composition des assemblages d'espèces.....	126
7.2.3. Tenir compte des coûts de mise en place des mesures de gestion dans la priorisation	129
Bibliographie.....	131

Annexes - Publications	165
Article P_1	167
Article P_2	193
Article P_3	205
Article P_5	231
Abstract	263
Résumé.....	265

Avant-propos

Ce manuscrit représente une synthèse des travaux de recherche que j'ai menés durant les trois années de ma thèse. Tout au long de ce manuscrit, je fais référence à cinq articles (**P₁** à **P₅**) décrivant mes travaux de thèse, qui sont soit soumis ou publiés dans des revues à comité de lecture, soit en préparation. Les versions intégrales de ces articles (à l'exception de l'article **P₄** qui reste à ce jour en préparation) ont été placées en annexes à la fin de ce document. Bien que la synthèse ait été rédigée de façon à limiter le recours aux articles, il pourra toutefois être nécessaire au lecteur de s'y reporter pour y trouver des détails et analyses supplémentaires.

L'état d'avancement de publication de ces articles au 20 novembre 2014 est le suivant :

- P₁) Maire, A.,** Buisson, L. & Laffaille, P. (Soumis) Methods in conservation planning: a comparison of scoring and complementarity-based approaches. *Biodiversity and Conservation*.
- P₂) Maire, A.,** Buisson, L., Biau, S., Canal, J. & Laffaille, P. (2013) A multi-faceted framework of diversity for prioritizing the conservation of fish assemblages. *Ecological Indicators*, **34**: 450-459.
- P₃) Maire, A.,** Laffaille, P., Maire, J.-F. & Buisson, L. (Soumis) Conservation planning under multiple objectives: a comparison of quantitative approaches to identify priority areas for conservation. *Biological Conservation*.
- P₄) Maire, A.,** Laffaille, P. & Buisson, L. (En préparation) Robustness to global changes of current spatial conservation priorities for stream fish assemblages in France.
- P₅) Maire, A.,** Buisson, L., Canal, J., Rigault, B., Boucault, J. & Laffaille, P. (Soumis) Restoration and conservation planning using hindcasting modelling: application to stream fish assemblages. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*.

Chapitre 1 - Introduction

Note : une partie de cette introduction a fait l'objet d'une revue de littérature (article ***P_I***) actuellement soumise à *Biodiversity and Conservation*.

1.1. Erosion de la biodiversité et impacts anthropiques en eau douce

1.1.1. La diversité biologique, un enjeu essentiel du développement durable, fortement altérée à l'échelle globale

La diversité biologique, ou biodiversité, telle que définie par la Convention sur la Diversité Biologique, désigne la variété et la variabilité des organismes vivants et des complexes écologiques dont ils font partie, ce qui englobe la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celles des écosystèmes (Hamblen & Canney, 2013). Le lien entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes a fait l'objet d'un grand nombre d'études (e.g. Loreau *et al.*, 2001 ; Symstad *et al.*, 2003), qui ont notamment mis en évidence les nombreux services essentiels rendus par la biodiversité aux populations humaines (i.e. services écosystémiques) (Balvanera *et al.*, 2006 ; Cardinale *et al.*, 2012). Cependant, de multiples facteurs affectent de manière substantielle la biodiversité à travers le monde, les principaux étant la modification des paysages due aux changements dans les pratiques agricoles et forestières et au développement urbain, ainsi que les changements climatiques (Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Lee & Jetz, 2008). Les conséquences de l'altération globale de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes et leurs répercussions sur les activités humaines restent encore à préciser, mais on estime que la plupart des services écosystémiques sont d'ores et déjà considérablement affectés (Chapin *et al.*, 2000 ; Hooper *et al.*, 2012 ; Naeem *et al.*, 2012 ; Dirzo *et al.*, 2014).

L'érosion actuelle de la biodiversité est sans précédent dans l'histoire de l'humanité, avec un taux d'extinction des espèces jusqu'à mille fois supérieur à ce qui a pu être estimé sur les derniers millions d'années (Barnosky *et al.*, 2011 ; Pimm *et al.*, 2014), et une amplification de ce phénomène est attendu dans les décennies à venir (Sala *et al.*, 2000 ; Thomas *et al.*, 2004 ; Pereira *et al.*, 2010). De plus, de nombreuses espèces restent encore à découvrir (Mora *et al.*, 2011), ce qui implique que ces chiffres sont probablement sous-estimés et qu'une partie de ces espèces aura peut-être disparu avant d'être décrite (Costello *et al.*, 2013). La mise en place de mesures de gestion efficaces pour lutter contre l'érosion de la biodiversité est par conséquent urgente (Butchart *et al.*, 2010 ; Barnosky *et al.*, 2011 ; Dirzo *et al.*, 2014).

1.1.2. Les écosystèmes aquatiques continentaux, des milieux particulièrement fragiles

1.1.2.1. L'eau douce, une ressource vitale mais menacée

Les hydrosystèmes continentaux recouvrent seulement 0.8% de la surface totale de la Terre (Gleick, 2003). Ces écosystèmes fournissent pourtant de nombreux services indispensables aux populations humaines, que ce soit au niveau des usages domestiques (e.g. eaux potables), de l'approvisionnement en nourriture (e.g. pêche), du soutien de l'agriculture (e.g. irrigation), de la production énergétique (e.g. hydroélectricité), de l'industrie (e.g. métallurgie) ou des loisirs (e.g. activités nautiques, pêche de loisir) (Vörösmarty *et al.*, 2000 ; Malmqvist & Rundle, 2002 ; Brauman *et al.*, 2007 ; Strayer & Dudgeon, 2010). Ces services et usages très diversifiés font de l'eau douce une ressource unique et vitale pour l'humanité. Pourtant, de tels usages affectent de manière négative sa disponibilité et sa qualité (Bogardi *et al.*, 2012). La dégradation et la raréfaction de la ressource en eau, cumulées à une augmentation de la demande liée directement à l'accroissement de la population mondiale, ont engendré des dangers croissants pour la santé humaine qui impactent aussi fortement la biodiversité inféodée aux milieux d'eau douce (Darwall *et al.*, 2009 ; Vörösmarty *et al.*, 2010 ; Bogardi *et al.*, 2012). Les nombreuses menaces pesant sur les hydrosystèmes continentaux et leur biodiversité peuvent être classées en cinq grandes catégories résultant toutes directement des activités humaines (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Friberg, 2010 ; Laffaille & Brosse, 2011 ; Stendera *et al.*, 2012) : la pollution des eaux (e.g. Malaj *et al.*, 2014), la dégradation des habitats (e.g. Mueller *et al.*, 2011), la modification des débits (e.g. Bunn & Arthington, 2002), les invasions biologiques (e.g. Leprieur *et al.*, 2008) et la surexploitation des ressources naturelles (e.g. Allan *et al.*, 2005). Les pressions environnementales s'exerçant à l'échelle globale, telles que les changements climatiques, viennent se superposer à ces cinq catégories de menaces (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Heino *et al.*, 2009). Celles-ci perdurent pour la plupart depuis des décennies, voire des siècles, et sont amenées à s'intensifier dans le futur (Sala *et al.*, 2000 ; Malmqvist & Rundle, 2002).

1.1.2.2. La situation de la biodiversité des milieux d'eau douce et de l'ichtyofaune

Les nombreux facteurs d'origine anthropique pesant sur les milieux d'eau douce en font l'un des écosystèmes les plus menacés au monde (Gleick, 2003 ; Jenkins, 2003 ; Feld *et*

al., 2011 ; Collen *et al.*, 2014). En effet, ils accueillent plus de 6% des espèces actuellement décrites et plus de 30% des vertébrés, alors que ces hydrosystèmes contiennent moins de 0.01% de la totalité de l'eau présente sur la planète (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Geist, 2011). De plus, on estime que le taux d'extinction des espèces y est jusqu'à cinq fois supérieur que dans les écosystèmes terrestres (**Figure 1.1**) (Ricciardi & Rasmussen, 1999 ; Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Strayer & Dudgeon, 2010).

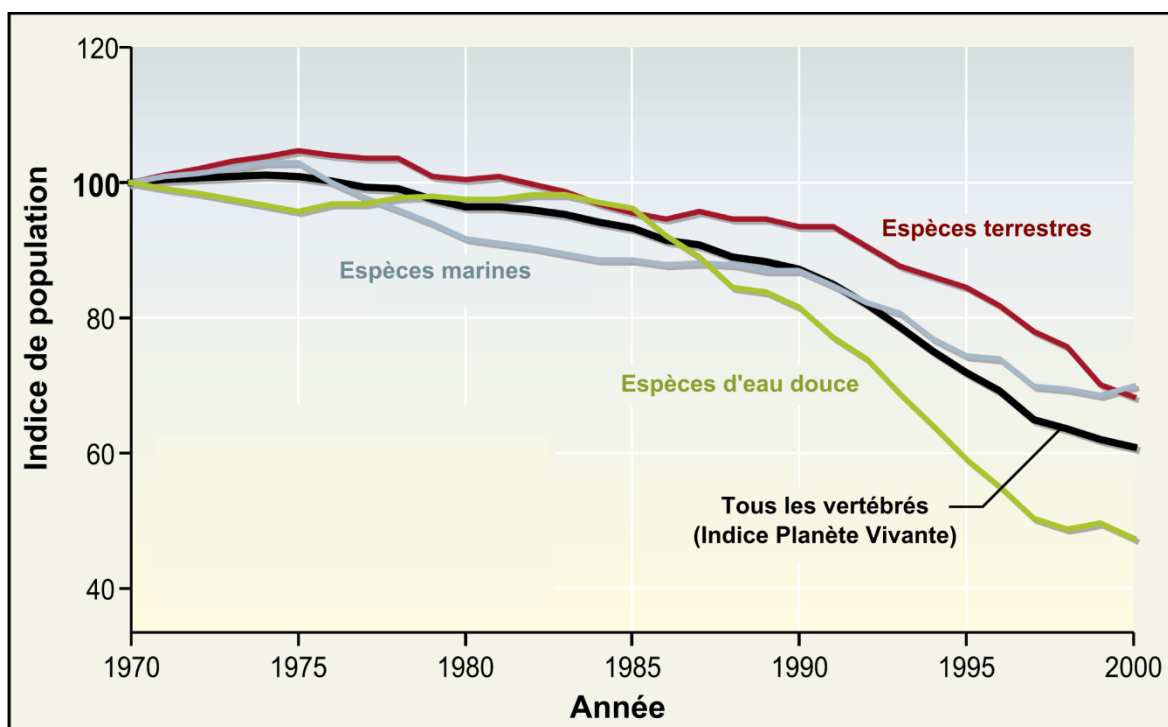


Figure 1.1. Evolution de l'« indice planète vivante » (*Living Planet Index*) sur la période 1970-2000. Cet indice est un indicateur de l'état de la biodiversité, qui mesure les tendances dans les populations de vertébrés vivants dans les milieux terrestres (en rouge), marins (en bleu) et d'eau douce (en vert) à l'échelle mondiale. La valeur de l'indice est donnée par comparaison avec l'année de référence (ici, indice de population = 100 en 1970). Dans le cas des vertébrés, les écosystèmes d'eau douce ont vu leurs populations baisser deux fois plus vite que celles des milieux terrestres (d'après Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

Parmi les espèces associées aux écosystèmes aquatiques continentaux, l'ichtyofaune¹ représente l'un des taxons les plus vulnérables, avec près de 30% des espèces de poissons classées comme « menacées d'extinction » à l'échelle mondiale selon la Liste Rouge de l'UICN² (Darwall & Vié, 2005 ; UICN, 2014). La diversité des espèces de poissons d'eau douce et la viabilité de leurs populations sont fortement affectées par les activités humaines

¹ Dans l'ensemble de ce manuscrit, les termes « poisson » et « ichtyofaune » sont utilisés pour désigner l'ensemble des vertébrés aquatiques à branchies, autrement dit les animaux qui sont couramment appelés « poissons » avec en plus les lamproies (selon Lecointre, 2011).

² La Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) est un inventaire mondial de l'état de conservation global des espèces végétales et animales.

(e.g. surexploitation) et par les modifications environnementales que ces activités induisent (e.g. dégradation des habitats) (**Figure 1.2**) (Olden *et al.*, 2010 ; Laffaille & Brosse, 2011).

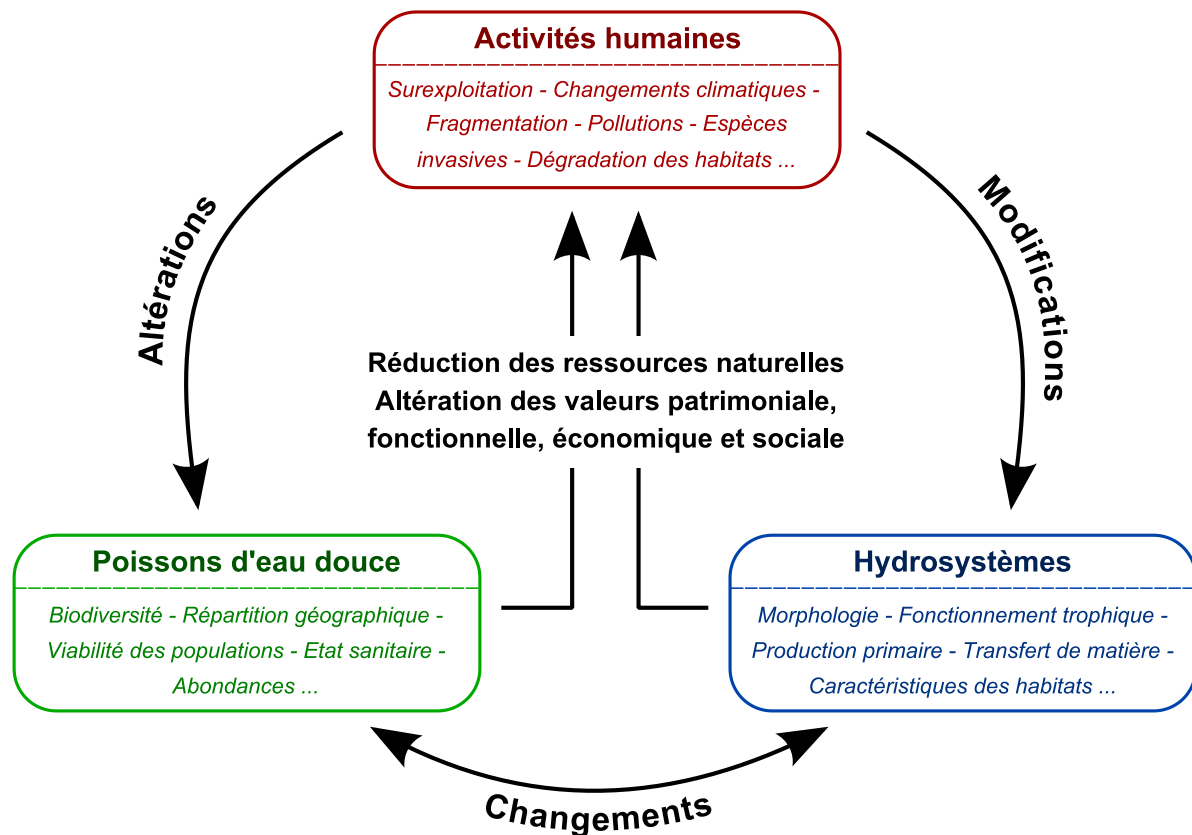


Figure 1.2. Relations entre les principales perturbations anthropiques et leurs effets sur les hydrosystèmes et les poissons d'eau douce (d'après Laffaille & Brosse, 2011).

Les poissons sont des animaux ectothermes, c'est-à-dire qu'ils sont dépendants de la température du milieu extérieur (i.e. de l'eau) pour réguler certaines fonctions physiologiques (e.g. métabolisme, reproduction) (Feunteun *et al.*, 2011). La modification de la température de l'eau, due aux changements climatiques par exemple, peut avoir un impact écologique très important sur les espèces de poissons (Buisson, 2009). À terme, elle peut engendrer de forts changements dans la répartition spatiale des espèces, celles-ci se déplaçant à la recherche de conditions thermiques plus favorables, comme cela a pu être observé au cours des trois dernières décennies (Comte & Grenouillet, 2013a). La forte fragmentation des réseaux hydrographiques, due notamment aux nombreux ouvrages hydrauliques³ qui les jalonnent (Nilsson *et al.*, 2005), réduit en revanche la capacité de dispersion des espèces (Bunn & Arthington, 2002). Par conséquent, la perte de connectivité au sein des milieux aquatiques

³ Dans l'ensemble du manuscrit, le terme « ouvrage hydraulique » est utilisé pour désigner l'ensemble des obstacles à l'écoulement non naturels pouvant recouvrir partiellement ou totalement le lit d'une rivière, par exemple les barrages et les seuils.

peut grandement limiter les possibilités d'adaptation des espèces à de futures modifications de leur environnement (Poff *et al.*, 2007) et perturber le déroulement du cycle biologique de certaines espèces (e.g. retards de migration) (Laffaille & Brosse, 2011). D'autre part, les hydrosystèmes sont des milieux particulièrement exposés aux pollutions chimiques et organiques, qui sont essentiellement dues aux activités agricoles, industrielles ou à l'urbanisation (Relyea & Hoverman, 2006 ; Laffaille & Brosse, 2011). Cette contamination des eaux douces est parfois à l'origine du déclin de certaines populations de poissons (e.g. Barrella & Petrere, 2003) ou d'une détérioration de l'état sanitaire des individus (e.g. Dietrich *et al.*, 2014). Enfin, une autre menace majeure pesant sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques et les espèces natives de poissons qu'ils accueillent est l'apparition d'espèces non-natives potentiellement invasives (Leprieur *et al.*, 2008 ; Hassan & Ricciardi, 2014). Les introductions de ces espèces peuvent être délibérées (e.g. pour la pêche sportive ou commerciale) ou accidentelles (e.g. échappement de bassins d'aquaculture, dispersion *via* les canaux de navigation), et leurs conséquences sur les espèces natives sont potentiellement nombreuses (e.g. compétition inter-spécifique, transfert de pathogènes et de parasites, homogénéisation biotique) (Gozlan *et al.*, 2005 ; Rahel, 2007 ; Laffaille & Brosse, 2011).

La multitude des facteurs ayant une influence sur l'écologie de l'ichtyofaune souligne la sévérité des menaces pesant sur ce taxon, ainsi que le besoin urgent de mettre en place des mesures de gestion efficaces pour ces espèces (Ormerod, 2003 ; Olden *et al.*, 2010). La sensibilité de l'ichtyofaune à ces différents facteurs explique aussi le fait que les assemblages de poissons soient couramment utilisés comme indicateur biologique de la qualité des cours d'eau et des lacs (e.g. Oberdorff *et al.*, 2002 ; Pont *et al.*, 2006, 2007 ; Launois *et al.*, 2011), dont la composition ou l'état renseigne sur certaines caractéristiques environnementales locales, permettant ainsi de détecter l'apparition de nouvelles perturbations (Karr, 1981 ; Logez, 2010). D'autre part, certaines espèces de poissons présentent un caractère emblématique et font parfois l'objet de mesures de conservation spécifiques, comme c'est le cas par exemple pour l'anguille européenne⁴ (*Anguilla anguilla*). Enfin, une grande partie des poissons d'eau douce présente un fort intérêt pour les pêcheurs (i.e. intérêt halieutique), qu'ils soient amateurs ou professionnels (Cooke & Cowx, 2006 ; Changeux, 2011 ; Villamagna *et al.*, 2014). La protection de la diversité des poissons d'eau douce et la gestion des milieux aquatiques qui leur sont associés présentent donc des enjeux socio-économiques considérables, compte tenu des nombreux services écosystémiques fournis par ces espèces

⁴ Le conseil de l'Union Européenne a adopté le 18 septembre 2007 le règlement européen n°1100/2007 qui vise à reconstituer les stocks d'anguilles européennes par le biais de plans d'actions nationaux.

(e.g. pêche, régulation de la prolifération des algues et des macrophytes aquatiques, bioturbation) (Holmlund & Hammer, 1999).

1.2. La gestion des milieux naturels et des hydrosystèmes continentaux

1.2.1. La conservation et la restauration des écosystèmes

La gestion efficace et durable des milieux naturels représente la solution la plus à même d'atténuer significativement l'érosion globale de la biodiversité (Sala *et al.*, 2000 ; Butchard *et al.*, 2010). Les structures en charge de la protection des écosystèmes peuvent généralement mettre en œuvre deux types de stratégie de gestion : (i) la mise en place de mesures de conservation (e.g. création de réserves naturelles) et (ii) la restauration des écosystèmes (**Figure 1.3**) (Dobson *et al.*, 1997 ; Young, 2000 ; Laffaille & Brosse, 2011 ; Naiman & Dudgeon, 2011).

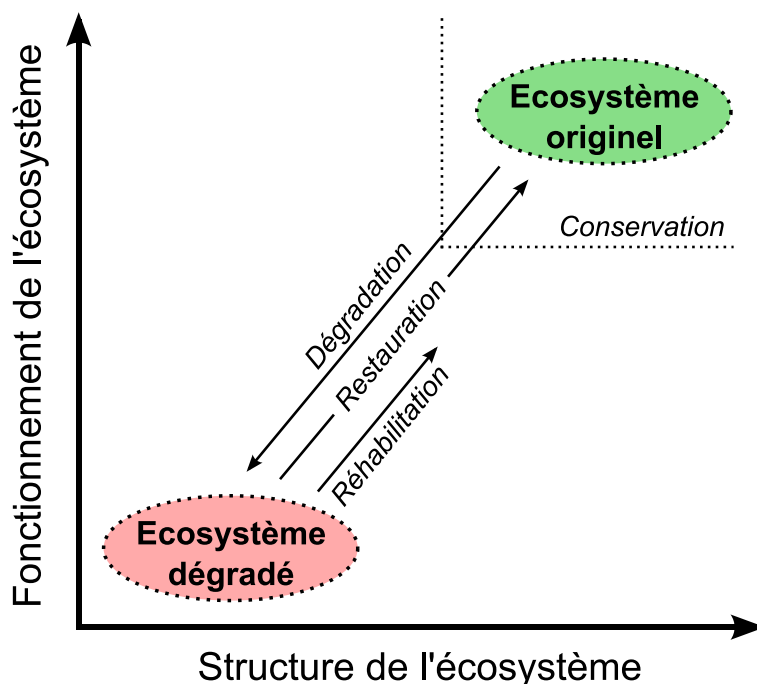


Figure 1.3. Représentation schématique de la relation entre fonctionnement et structure (e.g. diversité en espèces, complexité du système) d'un écosystème. La conservation (i.e. protection) a pour objectif d'empêcher la dégradation de l'écosystème et de le maintenir dans un bon état fonctionnel et structurel. La réhabilitation et la restauration visent à améliorer l'état écologique d'un écosystème déjà dégradé. Dans le cas de la réhabilitation, l'écosystème n'est pas nécessairement ramené à son état originel, car ce n'est pas toujours possible (Modifiée d'après Dobson *et al.*, 1997).

La première stratégie a pour objectif de préserver les écosystèmes qui ne sont que peu perturbés ou qui subissent actuellement une forte dégradation de leurs habitats, et qui accueillent aussi de nombreuses espèces vulnérables (e.g. espèces menacées, espèces endémiques) (Myers *et al.*, 2000). La seconde option de gestion s'applique en revanche aux écosystèmes ayant déjà subi une dégradation plus ou moins importante de leur état écologique

(Hobbs & Harris, 2001 ; Rey Benayas *et al.*, 2009). La restauration ou la réhabilitation de ces écosystèmes dégradés a alors pour objectif d'en améliorer l'état écologique, et si possible d'en rétablir les caractéristiques biologiques originelles (Aronson *et al.*, 1993 ; Young, 2000).

L'efficacité des mesures de gestion et la manière de la quantifier continuent d'être débattues par la communauté scientifique (e.g. Bernhardt *et al.*, 2005 ; Jähnig *et al.*, 2011 ; Laffaille & Brosse, 2011 ; Sodhi *et al.*, 2011). Les imprécisions des méthodes visant à déterminer où et comment ces mesures doivent être mises en place et le manque d'études couplant des suivis pré- et post-restauration ont souvent été reconnus comme les principales raisons de leur non-succès (Palmer *et al.*, 2010 ; Feld *et al.*, 2011 ; Hermoso *et al.*, 2012 ; Morandi *et al.*, 2014). La restauration d'écosystèmes trop fortement dégradés, ou dont le potentiel de restauration a été initialement mal évalué, figure souvent parmi les causes de ces échecs (Beechie *et al.*, 2010). Pour limiter ce risque d'échec, un certain nombre de principes a émergé de la littérature. Par exemple, la conservation des écosystèmes pas ou peu dégradés doit rester prioritaire, étant donné qu'il est beaucoup plus coûteux et complexe de restaurer un écosystème perturbé que de le préserver avant sa détérioration (Young, 2000 ; Hambler & Canney, 2013). De plus, la probabilité de restaurer de manière effective le fonctionnement d'un écosystème est positivement corrélée à son état écologique initial (Noss *et al.*, 2009). Il existe ainsi différents compromis entre actions de conservation et actions de restauration qu'il est nécessaire de considérer lors de la planification des mesures de gestion (**Figure 1.4**).

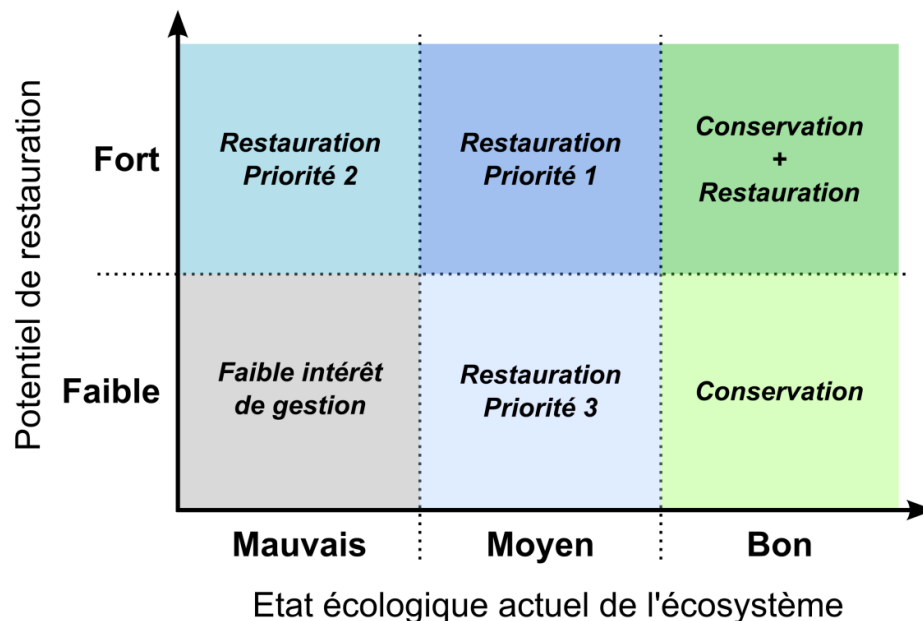


Figure 1.4. Représentation schématique des différents compromis qui existent entre la conservation et la restauration des écosystèmes, en fonction de leur état écologique actuel et de leur potentiel de restauration (Adaptée de Young, 2000 et Noss *et al.*, 2009).

La prise en compte de ces compromis est d'autant plus importante que les moyens financiers et humains alloués à la gestion des milieux naturels sont très fortement limités (Brooks *et al.*, 2006 ; Bottrill *et al.*, 2008 ; Hambler & Canney, 2013). Il est ainsi impossible de préserver l'intégralité des écosystèmes menacés, rendant nécessaire le développement d'outils permettant d'identifier les zones qui doivent être protégées en priorité (Wilson *et al.*, 2006, 2009).

1.2.2. Les enjeux de la gestion durable des écosystèmes face aux changements globaux

Les zones naturelles protégées représentent actuellement environ 12% de la surface émergée de la planète (milieux terrestre et d'eau douce confondus) (Chape *et al.*, 2005). Elles ont principalement été mises en place de manière à protéger les écosystèmes des impacts anthropiques directs (e.g. changements d'utilisation des terres, urbanisation) (Lee & Jetz, 2008). Cependant, une fois implantées, ces réserves ne permettent généralement pas d'assurer la protection des écosystèmes face aux impacts anthropiques indirects agissant sur le long terme, tels que les changements climatiques (Hole *et al.*, 2009 ; Araújo *et al.*, 2011). Etant donné que l'augmentation globale de la température, la modification des régimes pluviométriques, mais aussi les changements d'occupation des terres attendus dans le futur devraient devenir les principaux vecteurs d'extinction des espèces (Sala *et al.*, 2000 ; Thomas *et al.*, 2004 ; Pereira *et al.*, 2010), il est primordial d'évaluer la durabilité des mesures de gestion envisagées afin de protéger efficacement sur le long terme les écosystèmes ciblés (Palmer *et al.*, 2008 ; Dawson *et al.*, 2011). Dans ce but, les approches les plus couramment développées ont cherché à prédire les changements de distribution spatiale des espèces en réponse à ces modifications environnementales, afin d'évaluer si les zones actuellement protégées ou considérées comme actuellement prioritaires accueilleront toujours les espèces d'intérêt (e.g. Hannah *et al.*, 2007 ; Araújo *et al.*, 2011 ; Bond *et al.*, 2014), ou si au contraire elles seront, par exemple, le lieu de nouvelles invasions biologiques (e.g. Jeschke & Strayer, 2008 ; Bellard *et al.*, 2012 ; Vicente *et al.*, 2013). Pourtant, l'intégration effective de ces principes dans la planification des mesures de gestion, jusqu'à leur application, n'a été pour l'instant que peu mise en œuvre, demeurant ainsi un enjeu majeur pour la protection durable de la biodiversité (Heller & Zavaleta, 2009 ; Schwartz, 2012).

1.2.3. Les particularités de la gestion des milieux aquatiques continentaux

A l'échelle du bassin versant, le réseau hydrographique se compose d'un ensemble hiérarchisé de tronçons linéaires (i.e. réseau dendritique) (Wiens, 2002). Cette structure arborescente, qui se retrouve aussi dans d'autres systèmes naturels (e.g. haies, corridors forestiers), restreint fortement la distribution et la dispersion des espèces à l'échelle du paysage (Erős *et al.*, 2012 ; Peterson *et al.*, 2013). De plus, les réseaux hydrographiques ne sont naturellement pas connectés entre bassins versants, même s'ils ont pu l'être quand le niveau des océans était plus bas (Dias *et al.*, 2014), et qu'à l'heure actuelle des éléments artificiels, tels que les canaux de navigation, peuvent amoindrir leur isolement (Grant *et al.*, 2012).

Les pressions s'exerçant sur les écosystèmes aquatiques sont amplifiées par la structure dendritique et l'écoulement unidirectionnel propres aux réseaux hydrographiques (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Friberg, 2010 ; McCluney *et al.*, 2014). Ceci est notamment vrai pour les perturbations liées aux pollutions dites diffuses (e.g. épandage de pesticides dans les champs se retrouvant ensuite dans les rivières) et aux invasions biologiques, qui sont facilitées par l'effet de « corridor » naturel des rivières (Ward, 1998 ; Galil *et al.*, 2007 ; Darwall *et al.*, 2009). De plus, la gestion des milieux aquatiques continentaux est rendue particulièrement complexe du fait qu'une perturbation (e.g. pollution chimique) peut affecter l'ensemble des cours d'eau situés en aval (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Vörösmarty *et al.*, 2010).

Deux types d'approches existent pour la gestion des hydrosystèmes (qui peuvent aussi s'appliquer à la gestion de tous les milieux naturels) : les actions réactives et les actions proactives (Palmer *et al.*, 2008, 2009). La première approche vise à atténuer les conséquences locales des perturbations (e.g. décolmatage du lit d'une rivière). La seconde approche cherche en revanche à supprimer la source des perturbations (e.g. replantation d'une ripisylve au niveau de berges soumises à de l'érosion, pour les stabiliser et ainsi éviter le colmatage du lit de la rivière en aval). Les mesures proactives sont généralement préférables aux mesures réactives, car elles peuvent apporter des solutions permettant d'atténuer plus durablement les perturbations (Lake *et al.*, 2007 ; Beechie *et al.*, 2010). Cependant, il n'est pas toujours possible de mettre en place des actions proactives, en particulier pour lutter contre les pollutions diffuses liées à l'agriculture, auquel cas les actions réactives restent la seule solution efficace (Palmer *et al.*, 2009).

La complexité de la protection des écosystèmes aquatiques continentaux a fait l'objet de nombreuses études, toutes relativement récentes (e.g. Abell *et al.*, 2007 ; Moilanen *et al.*, 2008 ; Roux *et al.*, 2008 ; Nel *et al.*, 2009b ; Collier, 2011 ; Linke *et al.*, 2011). Ces études ont notamment souligné que la dynamique naturelle des cours d'eau, leur connectivité et les importants déplacements d'espèces rendent difficile la conservation effective des hydrosystèmes. Ce sont les raisons pour lesquelles la plupart des réserves naturelles actuelles, qui ont le plus souvent été mises en place afin de protéger la biodiversité des écosystèmes terrestres (Nel *et al.*, 2007), s'avèrent très peu efficaces et adaptées à la protection des écosystèmes aquatiques (Saunders *et al.*, 2002 ; Abell *et al.*, 2007 ; Amis *et al.*, 2009 ; Nel *et al.*, 2009a ; Chessman, 2013). Pourtant, à la vue de la sévérité et de l'intensification des menaces s'exerçant sur les hydrosystèmes, ainsi que de la vulnérabilité des espèces qu'ils accueillent, la mise en place de réserves naturelles dédiées à la protection des milieux aquatiques constitue un défi majeur pour la gestion durable de la biodiversité (Abell, 2002 ; Roux *et al.*, 2008 ; Moss *et al.*, 2009 ; Collier, 2011 ; Nel *et al.*, 2011).

1.3. Les approches permettant d'identifier les actions prioritaires pour la gestion des milieux naturels

En dépit des menaces croissantes pesant sur la biodiversité, très peu d'actions de gestion résultant de l'effort combiné des scientifiques et des gestionnaires de l'environnement ont été menées à bien à l'heure actuelle (Knight *et al.*, 2008, 2011 ; Thomas, 2014). Il semble pourtant primordial que les structures impliquées dans la gestion des milieux naturels disposent d'outils efficaces leur permettant de déterminer où et comment utiliser au mieux les différentes mesures de gestion à leur disposition (Dobson *et al.*, 1997 ; Young, 2000 ; Naiman & Dudgeon, 2011). Ces outils et méthodes appartiennent à la discipline scientifique de la planification de la conservation (i.e. *conservation planning* en anglais). Ils ont généralement pour objectif d'identifier les zones⁵ qui, si elles sont protégées, permettront de maximiser les bénéfices écologiques et de minimiser la perte de la biodiversité (Margules & Pressey, 2000 ; Sarkar *et al.*, 2002, 2006). Ces méthodes se focalisent le plus souvent sur un ensemble d'espèces et évaluent l'intérêt de conservation de chacune des zones étudiées en fonction de l'assemblage d'espèces qu'elles accueillent (Darwall & Vié, 2005 ; Hambler & Canney,

⁵ Le terme « zone » sera utilisé tout au long du manuscrit pour désigner de manière générique une partie du paysage délimitée spatialement, comme par exemple un patch forestier, un tronçon de rivière ou un bassin versant. Ces zones sont aussi appelées « unités de planification » ou « unités de gestion ».

2013). Cependant, des substituts de la biodiversité locale peuvent aussi être utilisés (Sarkar & Margules, 2002), notamment quand peu d'informations sur les espèces présentes sont disponibles, en considérant par exemple des métriques de diversité paysagère obtenues à partir de photographies aériennes (e.g. Sierra *et al.*, 2002). La suite de cette partie se limitera aux approches ayant basé leur évaluation sur la diversité biologique locale (e.g. espèces, habitats), et qui se sont généralement focalisées sur des assemblages d'espèces appartenant au même taxon ou à un ensemble de taxons (e.g. oiseaux, poissons, mammifères).

1.3.1. Bref historique de la planification de la conservation

Jusqu'au début des années 1970, les études ayant cherché à identifier les zones à conserver en priorité (aussi appelé « priorisation ») ont été réalisées à une échelle très locale et sur dires d'experts (Justus & Sarkar, 2002 ; Pert *et al.*, 2013). Puis durant les années 1970 et 1980, le manque d'objectivité de ces approches a amené les scientifiques à identifier des critères permettant de quantifier la biodiversité qui puissent être utilisés comme objectifs de conservation (e.g. Ratcliffe 1971, 1977 ; Margules & Usher, 1981). La première approche quantitative de priorisation a été développée par Wright (1977) qui a essayé de limiter autant que possible la subjectivité de son étude, en proposant des critères standardisés d'évaluation de la biodiversité, dans le but de classer un ensemble de sites selon leur intérêt respectif de conservation. Par la suite, Dony & Denholm (1985) ont amélioré ce cadre méthodologique en proposant une notation (i.e. *scoring*) s'appuyant sur un indice composite qui regroupait plusieurs indices numériques (se basant sur la richesse spécifique et sur la rareté des espèces présentes) afin d'évaluer l'intérêt de conservation de patchs forestiers en fonction des assemblages de plantes vasculaires observés. Cependant, Wright (1977) et Margules & Usher (1981) avaient souligné le manque d'approches systématiques (i.e. procédures pouvant être aisément et méthodiquement reproduites) développées dans cette discipline. Ce constat amena à une remise en question des principes de la planification de la conservation dans les années 1980, qui s'est concrétisée par l'identification d'un aspect ignoré jusqu'alors : le principe de complémentarité (Justus & Sarkar, 2002 ; Ferrier & Wintle, 2009). Ce principe spécifie que les zones à conserver doivent être sélectionnées de sorte à ce qu'elles se complètent en termes de composition d'espèces, permettant au final de protéger un maximum d'espèces différentes (Vane-Wright *et al.*, 1991). Kirkpatrick (1983) et Margules *et al.* (1988) furent parmi les premiers à proposer des méthodes mettant en application le principe de complémentarité qui, par le biais d'algorithmes itératifs, permettaient de minimiser le nombre total de zones à

conserver afin de protéger toutes les espèces considérées. Puis, en l'an 2000, deux études majeures ont permis à cette discipline de franchir un nouveau cap. Myers *et al.* (2000) ont identifié les 25 « *hotspots* » de la biodiversité à l'échelle mondiale, en utilisant une approche de notation basée sur deux indices (i.e. la richesse en espèces endémiques et le niveau de menace). Dans le même temps, Margules & Pressey (2000) ont établi un cadre méthodologique standardisé, basé sur la complémentarité, se présentant sous la forme de six étapes consécutives permettant d'améliorer considérablement la reproductibilité de ce type d'approches. Ces avancées méthodologiques ont fortement contribué à la multiplication des études réalisées en planification de la conservation au cours de la dernière décennie (**Figure 1.5**).

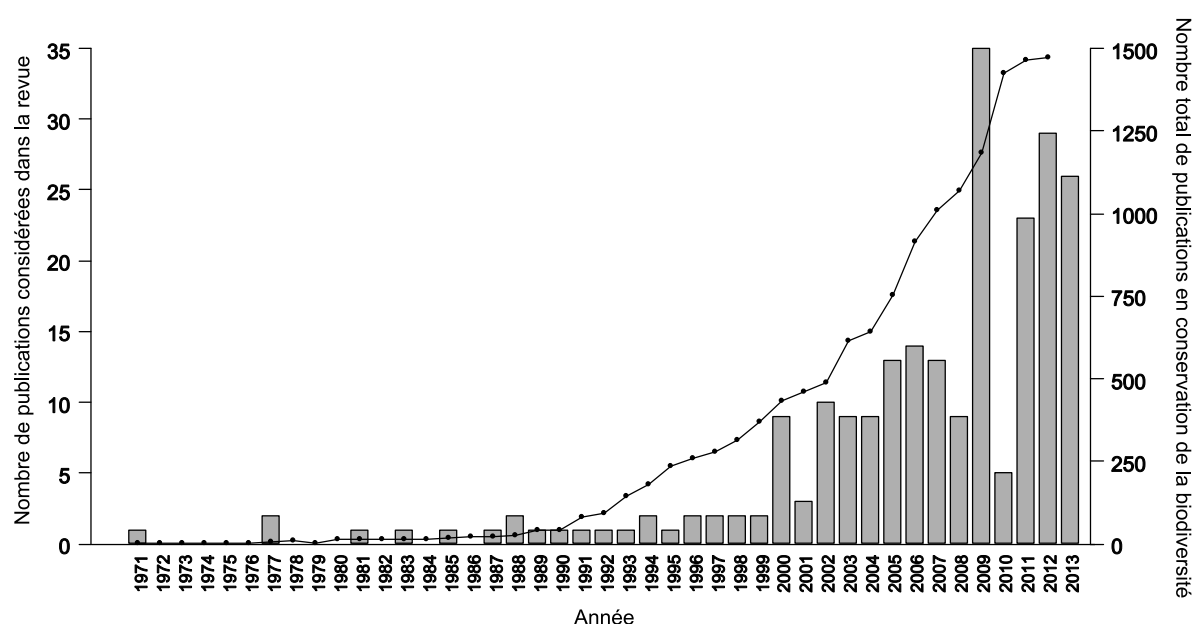


Figure 1.5. Evolution du nombre annuel de publications en planification de la conservation entre 1971 et 2013 (axe gauche, diagramme en bâtons ; 232 publications au total) et du nombre annuel de publications recensées dans la catégorie « *Biodiversity and Conservation* » dans *Web of Science* (axe droit, ligne et points noirs). Voir article P_1 pour les détails méthodologiques de cette revue de littérature (modifiée d'après article P_1 , **Figure 1**).

1.3.2. Les méthodes de notation

Les méthodes basées sur une approche de notation ont pour objectif de classer un ensemble de zones en s'appuyant sur la valeur combinée d'un ou plusieurs critères d'évaluation de la biodiversité observée localement (Pressey & Nicholls, 1989 ; Abellán *et al.*, 2005 ; Simaika & Samways, 2009 ; Rosset *et al.*, 2013). Lorsqu'elles sont apparues, ces méthodes ne prenaient en compte qu'un nombre limité de critères (e.g. la richesse spécifique,

l'endémisme des espèces) (Stuart-Smith *et al.*, 2013). Puis, le développement de nouvelles façons de quantifier la diversité biologique (e.g. diversité fonctionnelle ou phylogénétique) a abouti à un large éventail de métriques et d'indices permettant d'évaluer l'intérêt de conservation d'une zone (**Tableau 1.1**).

Tableau 1.1. Liste des critères les plus couramment considérés dans les méthodes de notation en planification de la conservation. Des exemples d'indices basés sur ces critères et d'études les ayant utilisés sont aussi indiqués (d'après article *P₁*, **Tableau 1**)

Critère	Exemple d'indices	Références associées
Rareté des espèces	Nombre d'espèces à faible occurrence	Fattorini (2006) Bergerot <i>et al.</i> (2008)
Origine biogéographique des espèces	Nombre d'espèces endémiques	Myers <i>et al.</i> (2000) Stewart (2011)
Niveau de menace ou de vulnérabilité des espèces	Nombre d'espèces menacées selon des listes de conservation	Darwall & Vié (2005) Rosset <i>et al.</i> (2013)
Abondance des espèces	Nombre moyen d'individus par espèce	Turpie (1995) Dunstan <i>et al.</i> (2012)
Diversité taxonomique	Nombre total d'espèces	Orme <i>et al.</i> (2005) Trebilco <i>et al.</i> (2011)
Diversité phylogénétique	Distance phylogénétique moyenne entre les espèces	Redding & Mooers (2006) Tucker <i>et al.</i> (2012)
Diversité fonctionnelle	Diversité de traits biologiques portés par les espèces présentes	Strecker <i>et al.</i> (2011) Stuart-Smith <i>et al.</i> (2013)
Services écosystémiques	Nombre d'espèces présentant un intérêt pour les pêcheurs ou les chasseurs	Wood & Dragicevic (2007) Nelson <i>et al.</i> (2009a)

Cependant, l'utilisation simultanée de plusieurs critères peut générer des priorités de conservation contradictoires (Bergerot *et al.*, 2008 ; Arponen, 2012). Par exemple, Orme *et al.* (2005) ont montré que les zones prioritaires pour la conservation des espèces d'oiseaux à l'échelle mondiale divergeaient fortement suivant si la priorisation était basée sur le nombre total d'espèces, le nombre d'espèces endémiques ou le nombre d'espèces menacées. En effet, une zone identifiée comme prioritaire pour la conservation sur la base de sa richesse spécifique (i.e. présentant de nombreuses espèces différentes) peut aussi accueillir des espèces non menacées et/ou non natives, dont l'intérêt de conservation est faible (Filipe *et al.*, 2004). La solution la plus souvent employée pour limiter ce problème consiste à définir une fonction numérique intégrant simultanément plusieurs critères prédéterminés (Dony & Denholm, 1985 ; Roberts *et al.*, 2003b ; Regan *et al.*, 2007). Celle-ci est à la base des méthodes de notation dites multi-critères (Pressey & Nicholls, 1989). La fonction utilisée est dans la

plupart des cas une combinaison linéaire pondérée d'indices standardisés (Smith & Theberge, 1987 ; Cofré & Marquet, 1999 ; Regan *et al.*, 2007). Le développement des méthodes multi-critères a permis d'intégrer simultanément des sources d'informations très différentes en planification de la conservation, que ce soient des facteurs biotiques (e.g. diversité d'espèces, de gènes, d'habitats) ou abiotiques (e.g. pressions anthropiques, valeurs culturelles et esthétiques, opportunités socio-économiques) (Roberts *et al.*, 2003a ; Regan *et al.*, 2007 ; Stewart, 2011).

1.3.3. Les méthodes basées sur la complémentarité

Dans les années 1980, plusieurs études ont fortement critiqué le fait que l'utilisation d'approches de notation, notamment celles se focalisant sur la richesse spécifique, pouvait amener à une mauvaise représentation de l'ensemble des espèces dans les zones identifiées comme prioritaires à protéger (Pressey & Nicholls, 1989 ; Williams *et al.*, 1996 ; Justus & Sarkar, 2002). En effet, les zones qui accueillent de nombreuses espèces sont susceptibles d'en présenter un certain nombre en commun. En utilisant la richesse spécifique comme critère d'évaluation, ces zones seraient alors identifiées comme prioritaires pour la conservation, alors que les espèces qu'elles accueillent sont partiellement redondantes (Kershaw *et al.*, 1994 ; Justus & Sarkar, 2002). Le principe de complémentarité a été défini afin de limiter ce problème, en identifiant comme prioritaires pour la conservation les zones qui se complètent le mieux en termes de composition d'espèces (Vane-Wright *et al.*, 1991). Pour pouvoir appliquer ce principe, il a été nécessaire de développer des algorithmes itératifs permettant de faire le tri parmi les nombreuses combinaisons différentes de zones pouvant être protégées (Rodrigues & Gaston, 2002a). Ces algorithmes se sont tout d'abord basés sur des critères assez simples (e.g. nombre d'espèces, rareté des espèces) (Margules *et al.*, 1988 ; Csuti *et al.*, 1997), avant d'être considérablement améliorés avec l'utilisation de fonctions à optimiser (dites de « coût ») (Arponen *et al.*, 2005 ; Moilanen, 2007). Celles-ci ont permis de prendre en compte, par exemple, une pondération des espèces ou les coûts nécessaires à la conservation d'une zone donnée (Arponen *et al.*, 2005). La généralisation de ce type de fonctions a été à l'origine du développement de logiciels de planification de la conservation tels que Zonation (Moilanen *et al.*, 2009a) et Marxan (Ball *et al.*, 2009), qui ont permis de rendre relativement accessible l'utilisation de ces algorithmes complexes (Moilanen *et al.*, 2009c).

1.3.4. Comparaison et combinaison de ces deux types de méthodes

Plusieurs études ont appliqué les deux types de méthodes (i.e. de notation et basées sur la complémentarité) sur le même jeu de données, afin de réaliser une comparaison quantitative des résultats obtenus (e.g. Turpie, 1995 ; Williams *et al.*, 1996 ; Kati *et al.*, 2004 ; Abellán *et al.*, 2005). La plupart de ces études ont mis en évidence que la principale différence entre les deux types de méthodes était leur « efficacité » respective. Dans ce contexte, cette efficacité est évaluée sur la base de deux objectifs : (i) maximiser le nombre d'espèces protégées par l'ensemble des zones sélectionnées (i.e. *maximum-coverage*) et (ii) minimiser le nombre total de zones à protéger pour conserver l'ensemble des espèces (i.e. *minimum-set*) (Pressey & Nicholls, 1989 ; Williams *et al.*, 1996 ; Justus & Sarkar, 2002). Il n'est donc pas surprenant que, d'après cette définition de l'efficacité, les approches basées sur la complémentarité aient été identifiées comme plus efficaces que celles de notation (Simaika & Samways, 2009). Ceci s'explique essentiellement par le fait que les deux approches partagent le même enjeu (i.e. identifier les zones à protéger en priorité) mais n'ont pas le même objectif : les approches de notation fournissent une évaluation de l'intérêt de conservation respectif (i.e. un classement) d'un ensemble de zones, alors que les approches basées sur la complémentarité identifient un ensemble de zones qui permettent de représenter au mieux les espèces considérées (Simaika & Samways, 2009 ; Marignani & Blasi, 2012).

Afin de comparer ces deux types d'approches, j'ai détaillé ci-dessous leurs principaux avantages et inconvénients.

Les approches de notation ont pour avantages principaux :

- (i) d'être simples à utiliser et à comprendre, facilitant ainsi la communication avec les gestionnaires (Sierra *et al.*, 2002 ; Roberts *et al.*, 2003b ; Abellán *et al.*, 2005 ; Marignani & Blasi, 2012) ;
- (ii) de pouvoir prendre en compte simultanément de nombreux critères d'évaluation, permettant d'obtenir une priorisation très complète si les critères retenus sont complémentaires (Fleishman *et al.*, 2006 ; Stewart, 2011) ;
- (iii) d'être, à ce jour, la seule approche permettant de prendre en considération certains critères pertinents pour la conservation, tels que la viabilité des populations, l'abondance des individus ou la diversité fonctionnelle et phylogénétique (Turpie, 1995 ; Root *et al.*, 2003 ; Simaika & Samways, 2009).

Cependant, les deux défauts principaux de ces approches sont :

- (i) la possible non représentation de toutes les espèces considérées dans les zones présentant les plus fortes priorités de conservation, comme détaillé précédemment (Pressey & Nicholls, 1989 ; Williams *et al.*, 1996 ; Justus & Sarkar, 2002) ;
- (ii) la forte subjectivité du choix des critères d'évaluation à prendre en compte dans la priorisation, ainsi que de la pondération adoptée (Götmark *et al.*, 1986 ; Rosset *et al.*, 2013).

Les approches basées sur la complémentarité présentent aussi certains avantages, dont :

- (i) leur efficacité à représenter un maximum d'espèces dans un nombre minimum de zones (Kershaw *et al.*, 1994 ; Howard *et al.*, 1998 ; Possingham *et al.*, 2000) ;
- (ii) l'existence de logiciels de planification de la conservation librement utilisables, tels que Zonation et Marxan, qui facilitent grandement l'application du principe de complémentarité (Moilanen *et al.*, 2009c).

En revanche, les principaux défauts de ces approches sont :

- (i) d'identifier dans certains cas un ensemble indivisible de zones à protéger, impliquant potentiellement une perte de complémentarité dans le cas où il serait impossible *a posteriori* de protéger l'une des zones prioritaires sélectionnées (pour des raisons socio-économiques par exemple), ce qui ne s'avère pas toujours approprié pour la mise en pratique des mesures de conservation (Prendergast *et al.*, 1999 ; Meir *et al.*, 2004 ; Cabeza & Moilanen, 2006 ; Regan *et al.*, 2007 ; Wilhere *et al.*, 2008 ; Arzamendia & Giraudo, 2011) ;
- (ii) d'être limitées à une vision taxonomique des espèces, ces approches ne permettant pas de tenir compte des autres façons de distinguer les espèces (e.g. les distinctions fonctionnelles) dans l'évaluation de la complémentarité entre les zones (Justus & Sarkar, 2002 ; Regan *et al.*, 2007 ; Simaika & Samways, 2009).

Les deux approches possèdent ainsi des avantages et des inconvénients qui leur sont propres, ce qui peut expliquer le fait que les deux types de méthodes soient toujours autant utilisés (**Figure 1.6**).

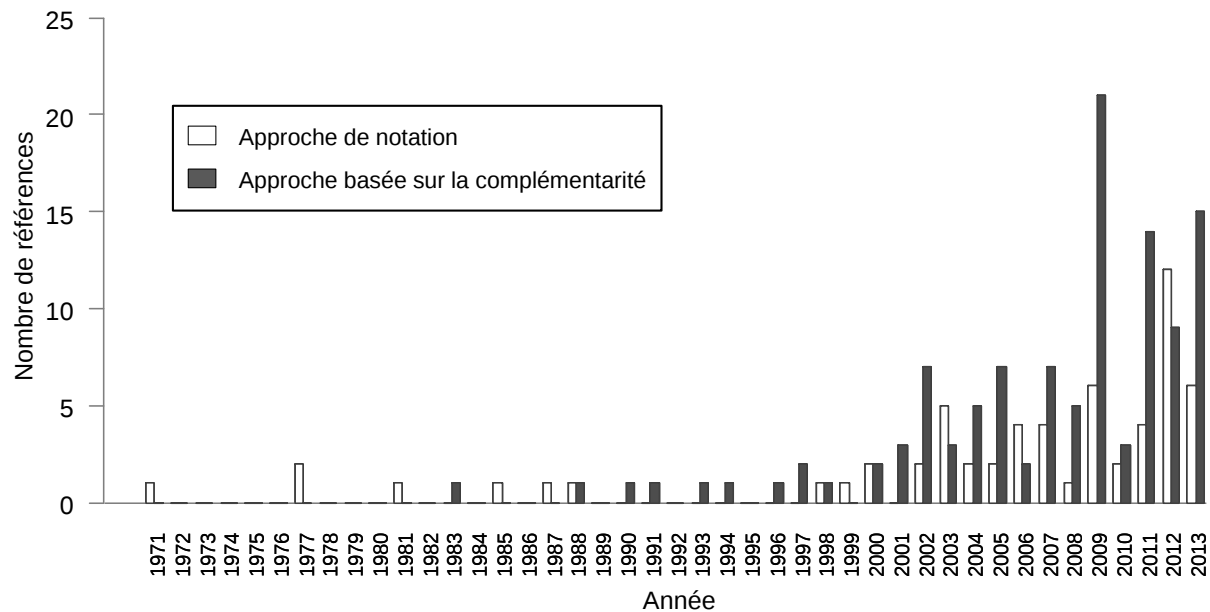


Figure 1.6. Evolution du nombre d'études publiées chaque année et ayant utilisé soit une approche de notation (barres blanches ; N = 61), soit une approche basée sur la complémentarité (barres grises ; N = 113) sur la période 1971-2013. Sur les 232 publications analysées au total, cinquante-huit d'entre elles n'ont pas appliqué l'une des deux approches en particulier et n'ont donc pas été représentées (modifiée d'après article *P₁*, Figure 2).

Alors que les études précédemment citées ont cherché à comparer les deux approches, d'autres se sont focalisées sur les moyens pouvant permettre de les combiner, et ainsi de bénéficier de leurs avantages respectifs. Certaines ont choisi d'appliquer les deux approches séparément et de ne retenir que les zones sélectionnées en commun (e.g. Allnut *et al.*, 2012 ; Marignani & Blasi, 2012). Un autre moyen mis en œuvre pour les combiner a été d'améliorer les fonctions de « coût » des récents algorithmes basés sur la complémentarité, en y intégrant des critères traditionnellement utilisés par les méthodes de notation (e.g. métriques phylogénétiques, vulnérabilité des espèces) (e.g. Arponen, 2012 ; Pouzols *et al.*, 2012). Enfin, une façon prometteuse de combiner les deux approches est de les appliquer successivement. Par exemple, Roberts *et al.* (2003b) et Darwall & Vié (2005) ont tout d'abord combiné plusieurs critères biologiques et/ou socio-économiques pour identifier les zones potentiellement intéressantes pour la conservation, avant de retravailler cette sélection afin de s'assurer que les espèces et habitats clés étaient bien représentés sur l'ensemble des zones finalement sélectionnées. Un autre exemple de ce type de combinaison est l'utilisation d'un logiciel de planification de la conservation (e.g. Zonation, Marxan) avant ou après l'application d'une approche de notation. Par exemple, Strecker *et al.* (2011) ont d'abord calculé trois métriques de diversité, chacune associée à une facette de la biodiversité (taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique) en utilisant Zonation, qu'ils ont ensuite

additionnées afin d'identifier les zones qui, une fois protégées, maximiseront la représentation de ces trois facettes. Zeydanlı *et al.* (2012) ont quant à eux adopté la démarche inverse en calculant dans un premier temps plusieurs indices de diversité (e.g. la richesse spécifique, la rareté des espèces) avant de les utiliser comme données d'entrée dans le logiciel de planification Marxan, afin de s'assurer que l'ensemble des zones sélectionnées était représentatif des différents critères considérés (i.e. pour conserver les zones présentant le plus d'espèces mais aussi celles accueillant les espèces les plus rares).

1.4. Objectifs de la thèse et organisation du mémoire

La discipline scientifique de la planification de la conservation s'appuie sur des bases méthodologiques très solides et présente des enjeux majeurs pour la protection durable des écosystèmes. Cependant, les applications ayant concrètement abouti à une gestion efficace des milieux naturels sont rares (Knight *et al.*, 2008, 2011). Les travaux réalisés durant ma thèse ont ainsi eu pour objectif commun de chercher à offrir un environnement favorable à la mise en place des mesures de gestion identifiées comme prioritaires. Pour cette raison, j'ai préféré établir un classement des zones étudiées selon leur priorité de conservation (approche de notation) plutôt que d'identifier un ensemble indivisible de zones à protéger (approche basée sur la complémentarité), afin de proposer des alternatives intéressantes aux décideurs dans le cas où les zones les plus prioritaires ne pourraient pas être protégées (pour des raisons socio-économiques par exemple). J'ai également choisi de ne pas me limiter à une distinction des espèces seulement basée sur la taxonomie, comme cela est souvent fait. En effet, comme détaillé précédemment, il existe des moyens très variés pour caractériser les espèces et leur diversité, ce qui implique que les espèces ne présentent pas toutes le même intérêt de conservation (e.g. espèces natives et espèces exotiques). Enfin, à ce jour, peu d'études se sont intéressées à la planification simultanée de la conservation et de la restauration, alors qu'il est évident que ces deux stratégies de gestion sont indissociables pour les acteurs de la protection des milieux naturels.

L'intégration de mes travaux de thèse dans le projet PrioFish, issu d'un appel à projet de la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB) et cofinancé par l'Agence de l'Eau Artois-Picardie (AEAP) et le Conseil Régional du Nord-Pas-de-Calais, m'a offert un cadre favorable pour répondre à cette problématique, me permettant par la même occasion de tester localement la méthodologie proposée. En effet, le principal objectif du projet PrioFish a

été de développer une méthode d'identification des tronçons de rivière à protéger et/ou à restaurer en priorité en se basant sur les assemblages de poissons qu'ils accueillent. Cette méthode devait être adaptée au réseau hydrographique fortement altéré du département de Pas-de-Calais, mais également transposable à d'autres échelles.

Ce mémoire se structure en sept chapitres, dont ce premier chapitre introductif. Le second chapitre synthétise les données environnementales et biologiques, ainsi que les méthodes de modélisation statistique qui ont été utilisées. Le chapitre final discute les avancements méthodologiques réalisés et les résultats obtenus, et met en perspective l'ensemble des travaux effectués. Les quatre chapitres intermédiaires sont chacun basés sur un ou plusieurs articles actuellement publié, soumis ou en préparation, et dont les relations entre eux sont schématisées dans la **Figure 1.7**.

Le troisième chapitre identifie un certain nombre de critères d'évaluation de la biodiversité qui soient à la fois quantitatifs, pertinents pour la conservation des milieux aquatiques et en adéquation avec les besoins et exigences des gestionnaires de l'environnement (articles P_1 et P_2). L'approche retenue s'appuie sur une vision multi-facettes originale de la diversité des assemblages d'espèces. Celle-ci permet d'attribuer une forte valeur de conservation aux zones accueillant de nombreuses espèces de poissons menacées, rares, natives, d'intérêt halieutique, et aussi présentant de nombreuses guildes écologiques.

Le quatrième chapitre s'attache à prendre en compte les différentes facettes de la diversité sélectionnées dans le chapitre précédent dans le but d'identifier efficacement les zones prioritaires pour la conservation (article P_3). Pour cela, plusieurs méthodes de priorisation multi-objectifs ont été comparées afin de tenir compte de manière optimale des différents compromis pouvant exister entre les facettes de la diversité étudiées. L'une de ces méthodes de priorisation combine approche de notation et approche basée sur la complémentarité de façon originale.

Le cinquième chapitre a pour objectif d'évaluer la pertinence sur le long terme de la priorisation réalisée, notamment dans le contexte des changements globaux (article P_4). Cet aspect est capital afin de ne pas utiliser de manière infructueuse le peu de moyens disponibles pour lutter contre la dégradation des écosystèmes et l'érosion de la biodiversité.

Le sixième chapitre adapte les méthodes développées dans les chapitres précédents aux caractéristiques environnementales, biologiques et liées à la gestion rencontrées

localement dans le département du Pas-de-Calais, et les applique pour identifier les tronçons de rivière à conserver ou restaurer en priorité (article P_5).

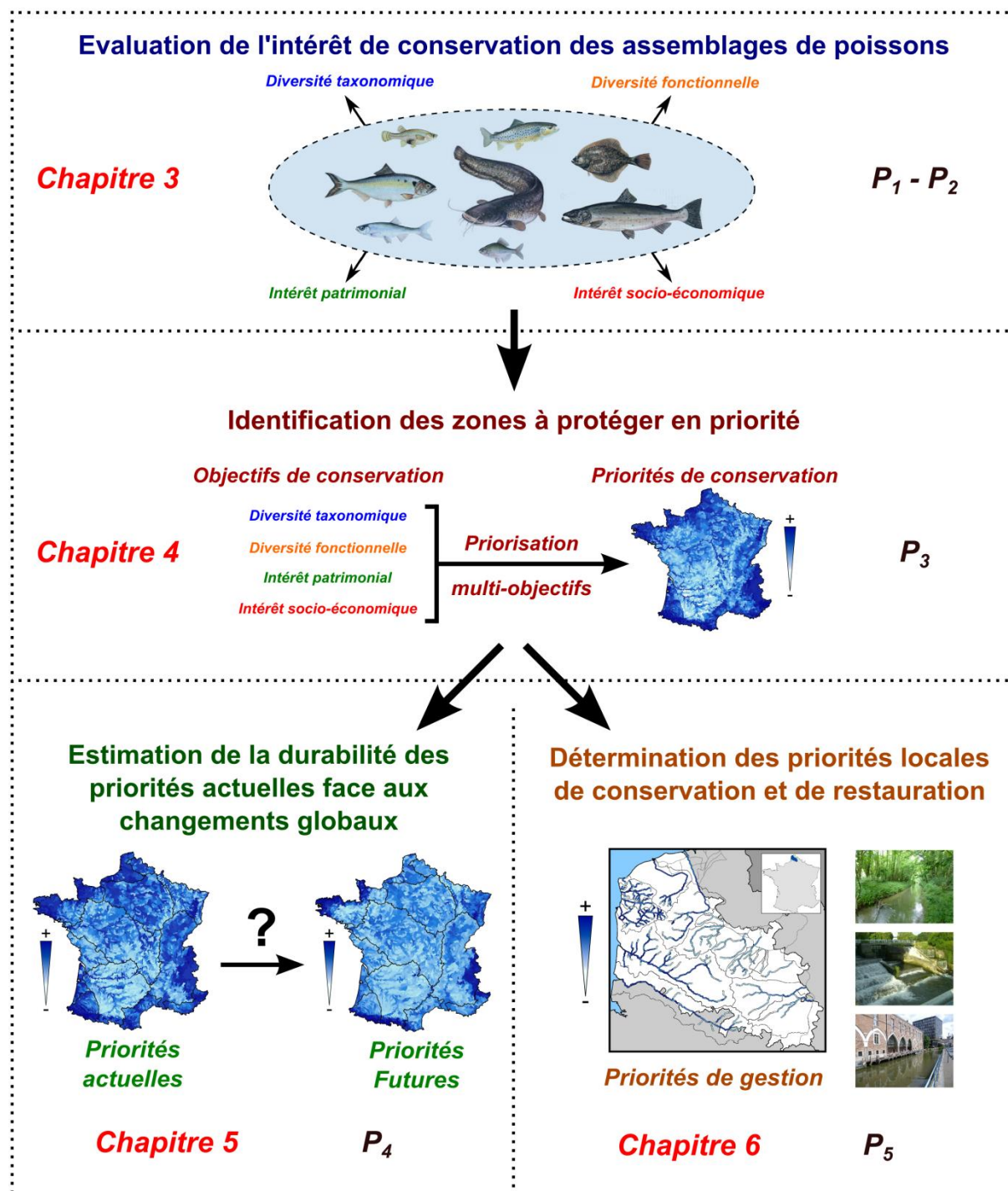


Figure 1.7. Représentation schématique du plan du mémoire de thèse.

Chapitre 2 - Modélisation de la distribution spatiale des espèces de poissons

2.1. Problématique

L'identification des zones prioritaires pour la conservation et pour la restauration requiert de connaître les attributs biologiques (i.e. les assemblages d'espèces de poissons dans notre cas) présents dans chaque zone (ou unité de planification), sur l'ensemble de la région étudiée (Brooks *et al.*, 2004). Dans l'idéal, il est préférable que l'évaluation de ces attributs biologiques soit directe (i.e. en utilisant des données provenant d'échantillonnages effectués sur le terrain, comme fait par exemple par Eken *et al.*, 2004) afin de réduire les biais méthodologiques et les incertitudes dans les données (Larsen & Rahbek, 2003). L'échantillonnage complet et exhaustif d'une région s'avère toutefois impossible dans la grande majorité des cas, car il représente des coûts humain et financier trop importants (Rondinini *et al.*, 2006). La plupart des études en planification de la conservation s'appuie par conséquent sur une évaluation indirecte des assemblages locaux d'espèces, et l'approche la plus souvent adoptée repose sur la modélisation statistique de la niche écologique des espèces étudiées (Elith & Leathwick, 2009a ; Guisan *et al.*, 2013 ; Meller *et al.*, 2014). Les modèles de niche écologique, ou modèles de distribution d'espèces (*Species Distribution Models*, SDM) permettent de relier statistiquement la présence ou l'absence d'une espèce avec les caractéristiques environnementales locales des zones étudiées (Guisan & Zimmermann, 2000). Les conditions environnementales favorables à la présence de l'espèce (niches écologiques) sont ainsi identifiées. Les modèles calibrés sur les données observées (e.g. obtenues par échantillonnage direct d'un nombre limité de zones de la région étudiée) permettent ensuite d'estimer la probabilité d'occurrence de l'espèce dans chacune des zones étudiées, y compris dans les zones n'ayant pas été préalablement échantillonnées, à condition que les conditions environnementales y aient été décrites. La multitude d'applications possibles des modèles de niche écologique en ont fait des outils couramment utilisés en biogéographie, en macroécologie et en science de la conservation (Elith & Leathwick, 2009b ; Thuiller *et al.*, 2009). Préalablement à leur utilisation, il est nécessaire de disposer de deux types de données : (i) des données d'observations des espèces dans certaines zones de la région étudiée, et (ii) des données décrivant les conditions environnementales pour l'ensemble des zones de la région étudiée. Il faut également sélectionner les méthodes statistiques à appliquer dans la procédure de modélisation (**Figure 2.1**). La source des différentes données et variables utilisées et les techniques de modélisation employées n'ont pas été systématiquement les mêmes pour tous les chapitres de ce mémoire, celles-ci ayant été choisies en fonction des objectifs de l'étude et de l'échelle spatiale considérée. Les données,

variables et modèles pris en compte sont par conséquent précisés dans chacun des chapitres suivants.

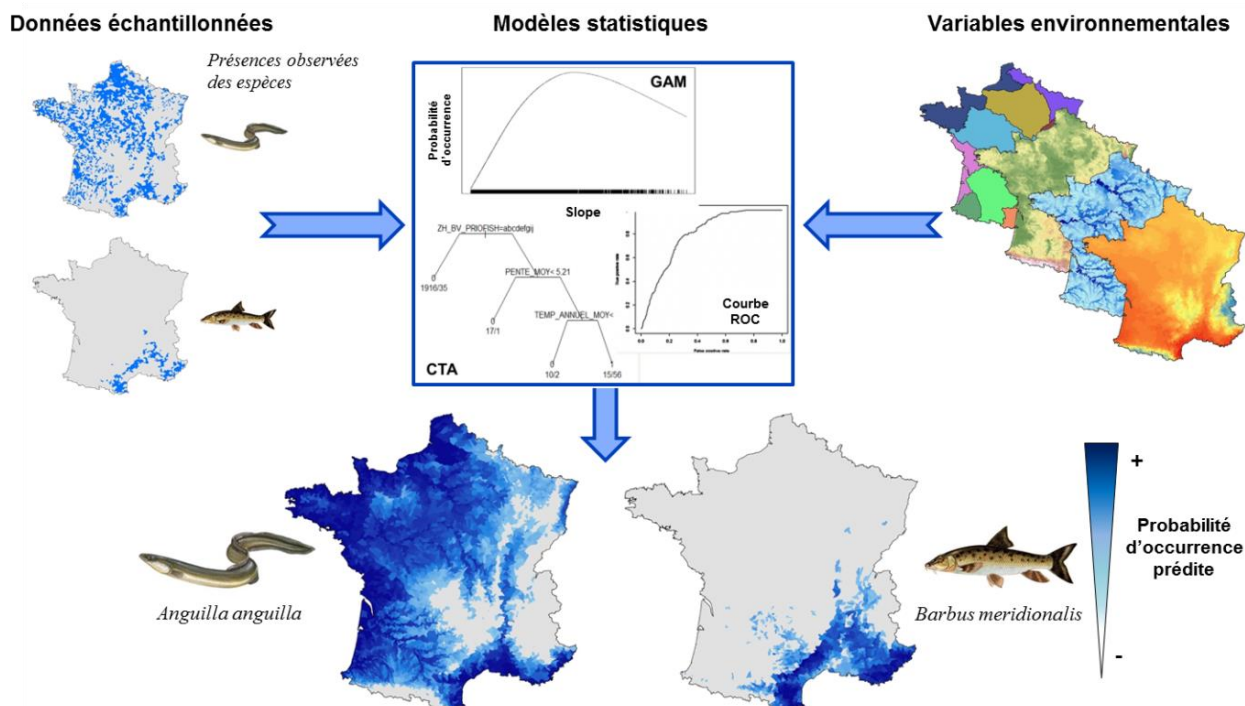


Figure 2.1. Représentation schématique de la procédure de modélisation suivie, en prenant l'exemple de deux espèces, l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et le barbeau méridional (*Barbus meridionalis*), à l'échelle de la France métropolitaine.

2.2. Données de l'ichtyofaune

Les données que j'ai utilisées dans ma thèse pour décrire les assemblages de poissons sont issues d'échantillonnages par pêche électrique effectués essentiellement en période de basses eaux (de mai à octobre). Il existe différents protocoles standardisés de pêche électrique qui dépendent principalement de la largeur et de la profondeur du tronçon de rivière à échantillonner, mais aussi de la précision souhaitée suivant les normes⁶ en vigueur (Copp 2010 ; Poulet *et al.*, 2011). Les rivières peu profondes sont généralement prospectées à pied, tandis que l'utilisation d'un bateau est souvent nécessaire pour les plus grosses rivières. Une fois la prospection terminée, les individus capturés sont déterminés à l'espèce, mesurés, pesés puis remis à l'eau vivants. Il est toutefois important de noter que l'efficacité de pêche peut varier en fonction des milieux échantillonnés et des espèces présentes, celles-ci n'ayant pas toutes le même degré de détectabilité (Copp, 2010), ce qui représente l'une des limites de

⁶ Par exemple, la norme « NF EN 14011 - T90-358 » (juillet 2003) sur l'échantillonnage des poissons à l'électricité dans le but d'évaluer l'état écologique des masses d'eau.

cette méthode d'échantillonnage. Cependant, les données issues de pêches électriques sont très fréquemment utilisées, notamment à large échelle, comme cela a été le cas pour le développement de l'Indice Poisson Rivière visant à évaluer la qualité biologique des cours d'eau français (Oberdorff *et al.*, 2002) ou pour examiner l'influence des changements climatiques sur la structure et la composition des assemblages de poissons en France (Buisson *et al.*, 2008b). Comme les données sur l'ichtyofaune utilisées dans cette thèse ont des provenances variées (e.g. ONEMA⁷, Fédération de Pêche du Pas-de-Calais, UMR EcoLab), des détails sur la façon dont elles ont été collectées et utilisées sont précisés dans chacun des chapitres suivants.

De nombreuses informations sur les assemblages de poissons présents localement peuvent être estimées à partir d'une opération de pêche électrique, notamment des données sur l'abondance des différentes espèces. Pour mes travaux de thèse, je me suis limité à une description des assemblages de poissons basée sur l'occurrence (i.e. présence-absence) de chacune des espèces. Ce choix est notamment justifié par le fait qu'il est souvent difficile d'obtenir des données sur l'abondance des espèces qui soient comparables entre les différents sites et protocoles de pêche électrique (Lasne *et al.*, 2007). De plus, ces données ne s'avèrent pas toujours disponibles. Ainsi, les données observées de l'ichtyofaune que j'ai utilisées se présentent sous une forme binaire, avec pour chacune des zones échantillonnées un « 1 » si l'espèce considérée était présente lors de l'échantillonnage et un « 0 » sinon. Concernant la taxonomie des espèces de poissons, je me suis appuyé sur la classification des espèces proposée dans la version actualisée de l'Atlas des poissons d'eau douce de France (Keith *et al.*, 2011), qui prend notamment en compte les récentes distinctions entre espèces de chabots (Cottidae) et de goujons (Gobioninae). Cependant, les espèces ayant été nouvellement décrites depuis (e.g. le brochet aquitain ; Denys *et al.*, 2014) n'ont pas pu être intégrées dans les travaux présentés dans ce manuscrit. Les subdivisions infra-spécifiques (ou variétés d'espèces) existant pour certaines espèces de poissons à l'échelle française (e.g. les variétés de truite commune ; Berrebi & Gilles, 2011) n'ont également pas pu être prises en compte, notamment car les données utilisées ne le permettaient pas. Au total, plus de 80 espèces différentes ont été répertoriées sur l'ensemble de la France (Keith *et al.*, 2011 ; Poulet *et al.*, 2011). Dans le cadre de ma thèse, j'ai choisi d'exclure des analyses certaines espèces, notamment celles dont le type d'habitat préférentiel ne permet pas d'assurer une efficacité de

⁷ L'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) est un établissement public de l'Etat en charge de la connaissance et de la surveillance de l'état des eaux et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques continentaux. Il accompagne notamment la mise en œuvre de la politique publique de l'eau en France fixée par la Directive cadre européenne sur l'eau (DCE).

détection suffisante (e.g. le bar *Dicentrarchus labrax* pour les milieux estuariens) ou dont la présence est apparue comme anecdotique (e.g. la tête de boule *Pimephales promelas*) (cf. **Tableau 2.1** pour la liste des 74 espèces ayant été considérées dans au moins l'un des chapitres ou articles de ma thèse).

Tableau 2.1. Liste des espèces de poissons étudiées.

Famille	Espèce	Nom vernaculaire
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	Anguille européenne
Atherinidae	<i>Atherina boyeri</i>	Athérine
Blenniidae	<i>Salaria fluviatilis</i>	Blennie fluviatile
Centrarchidae	<i>Ambloplites rupestris</i>	Crapet de roche
	<i>Lepomis gibbosus</i>	Perche soleil
	<i>Micropterus salmoides</i>	Black-bass à grande bouche
Clupeidae	<i>Alosa alosa</i>	Grande alose
	<i>Alosa fallax fallax</i>	Alose feinte
	<i>Alosa fallax rhodanensis</i>	Alose feinte du Rhône
Cobitidae	<i>Cobitis bilineata</i>	Loche transalpine
	<i>Cobitis taenia</i>	Loche épineuse
	<i>Misgurnus fossilis</i>	Loche d'étang
Cottidae	<i>Cottus aturi</i>	Chabot du Béarn
	<i>Cottus gobio</i>	Chabot commun
	<i>Cottus hispaniolensis</i>	Chabot des Pyrénées
	<i>Cottus perifretum</i>	Chabot celtique
	<i>Cottus petiti</i>	Chabot du Lez
	<i>Cottus rhenanus</i>	Chabot de Rhénanie
Cyprinidae	<i>Abramis brama</i>	Brème commune
	<i>Alburnoides bipunctatus</i>	Spirlin
	<i>Alburnus alburnus</i>	Ablette
	<i>Aspius aspius</i>	Aspe
	<i>Barbus barbus</i>	Barbeau fluviatile
	<i>Barbus meridionalis</i>	Barbeau méridional
	<i>Blicca bjoerkna</i>	Brème bordelière
	<i>Carassius sp.</i>	Carassins
	<i>Chondrostoma nasus</i>	Hotu
	<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe commune
	<i>Gobio gobio</i>	Goujon commun
	<i>Gobio lozanoi</i>	Goujon de l'Adour
	<i>Gobio occitaniae</i>	Goujon occitan
	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Carpe argentée
	<i>Leucaspis delineatus</i>	Able de Heckel
	<i>Leuciscus burdigalensis</i>	Vandoise rostrée
	<i>Leuciscus idus</i>	Ide
	<i>Leuciscus leuciscus</i>	Vandoise commune
	<i>Pachychilon pictum</i>	Epirine lippue
	<i>Parachondrostoma toxostoma</i>	Toxostome

Tableau 2.1. (suite)

Famille	Espèce	Nom vernaculaire
Cyprinidae (suite)	<i>Phoxinus phoxinus</i>	Vairon basque
	<i>Phoxinus phoxinus</i>	Vairon commun
	<i>Phoxinus septimaniae</i>	Vairon du Languedoc
	<i>Rhodeus amarus</i>	Bouvière
	<i>Rutilus rutilus</i>	Gardon
	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rotengle
	<i>Squalius cephalus</i>	Chevaine
	<i>Telestes muticellus</i>	Blageon de la Bévéra
	<i>Telestes souffia</i>	Blageon
	<i>Tinca tinca</i>	Tanche
Esocidae	<i>Esox lucius</i>	Brochet
Gadidae	<i>Lota lota</i>	Lote
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus gymnotus</i>	Epinoche
	<i>Pungitius laevis</i>	Epinochette
Gobiidae	<i>Proterorhinus semilunaris</i>	Gobie demi-lune
Ictaluridae	<i>Ameiurus melas</i>	Poisson chat
Mugilidae	<i>Chelon labrosus</i>	Mulet lippu
	<i>Liza ramada</i>	Mulet porc
	<i>Mugil cephalus</i>	Mulet à grosse tête
Nemacheilidae	<i>Barbatula barbatula</i>	Loche franche
Percidae	<i>Gymnocephalus cernuus</i>	Grémille
	<i>Perca fluviatilis</i>	Perche commune
	<i>Sander lucioperca</i>	Sandre
	<i>Zingel asper</i>	Apron du Rhône
Petromyzontidae	<i>Lampetra fluviatilis</i>	Lamproie de rivière
	<i>Lampetra planeri</i>	Lamproie de Planer
	<i>Petromyzon marinus</i>	Lamproie marine
Pleuronectidae	<i>Platichthys flesus</i>	Flet
Poeciliidae	<i>Gambusia holbrooki</i>	Gambusie
Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Truite arc-en-ciel
	<i>Salmo salar</i>	Saumon atlantique
	<i>Salmo trutta</i>	Truite commune
	<i>Salvelinus fontinalis</i>	Omble de fontaine
	<i>Thymallus thymallus</i>	Ombre commun
Siluridae	<i>Silurus glanis</i>	Silure glane

2.3. Données environnementales

La description des conditions environnementales dans chacune des zones (ou unités de planification) a été réalisée au moyen de plusieurs variables connues pour influencer la distribution spatiale des espèces de poissons (Jackson *et al.*, 2001 ; Oberdorff *et al.*, 2001 ; Lasne *et al.*, 2007 ; Buisson & Grenouillet, 2009 ; Grenouillet *et al.*, 2011 ; Laffaille *et al.*,

2011). La plupart de ces variables ont été calculées à partir de données brutes (e.g. modèle numérique de terrain) en utilisant des outils de SIG (Système d'Information Géographique) à l'aide du logiciel ArcGIS (version 10 ; ESRI, 2011), et des scripts que j'ai développés avec le logiciel R (version 2.14.2 ; R Development Core Team, 2012).

Tout d'abord, quatre variables ont été utilisées pour décrire les caractéristiques hydrographiques de chaque zone étudiée :

- La région hydrographique à laquelle appartient la zone (i.e. Seine, Garonne, Rhône, Loire, Rhin-Meuse-Escaut, Adour, côtiers méditerranéens, côtiers atlantiques et côtiers de la Manche ; découpage modifié d'après Oberdorff *et al.*, 2001) (**Figure 2.2**). Ces grands bassins biogéographiques sont théoriquement très peu connectés (à l'exception des canaux de navigation) et représentent généralement une forte limitation à la dispersion des espèces (Oberdorff *et al.*, 2001), d'où leur rôle important dans la distribution spatiale des espèces de poissons.
- La superficie du bassin versant drainée en amont (km²), qui a été soit calculée à partir de la BD CARTHAGE®⁸ de l'IGN, soit extraite du Réseau Hydrographique Théorique français (RHT⁹ ; Pella *et al.*, 2012), selon l'échelle spatiale considérée. Cette variable informe sur le débit et sur l'énergie disponible localement pour l'écosystème (Jackson *et al.*, 2001).
- La place relative dans le gradient amont-aval (i.e. longitudinal), qui prend la forme d'un score continu allant de 0 (embouchure) à 1 (source). Cette variable a été obtenue en partant des données brutes de la BD CARTHAGE® et en recréant la hiérarchie du réseau hydrographique (i.e. en retraçant le chemin d'écoulement de l'eau à partir de chacune des sources jusqu'à l'embouchure associée). De nombreuses études ont montré que les communautés de poissons sont fortement structurées longitudinalement au sein de chaque bassin versant (Huet, 1959 ; Vannote *et al.*, 1980 ; Lasne *et al.*, 2007 ; Laffaille *et al.*, 2011), soulignant l'importance d'inclure cette variable dans les modèles.
- La pente moyenne de la zone (‰), calculée à partir de la BD ALTI®¹⁰, qui est le modèle numérique de terrain (MNT) de l'Institut National Géographique (IGN). Cette variable informe localement sur la vitesse du courant et la nature du cours d'eau (Laffaille *et al.*, 2011).

⁸ BD CARTHAGE® : <http://professionnels.ign.fr/bdcarthage>

⁹ RHT : <http://www.irstea.fr/rht>

¹⁰ BD ALTI® : <http://professionnels.ign.fr/bdalti>

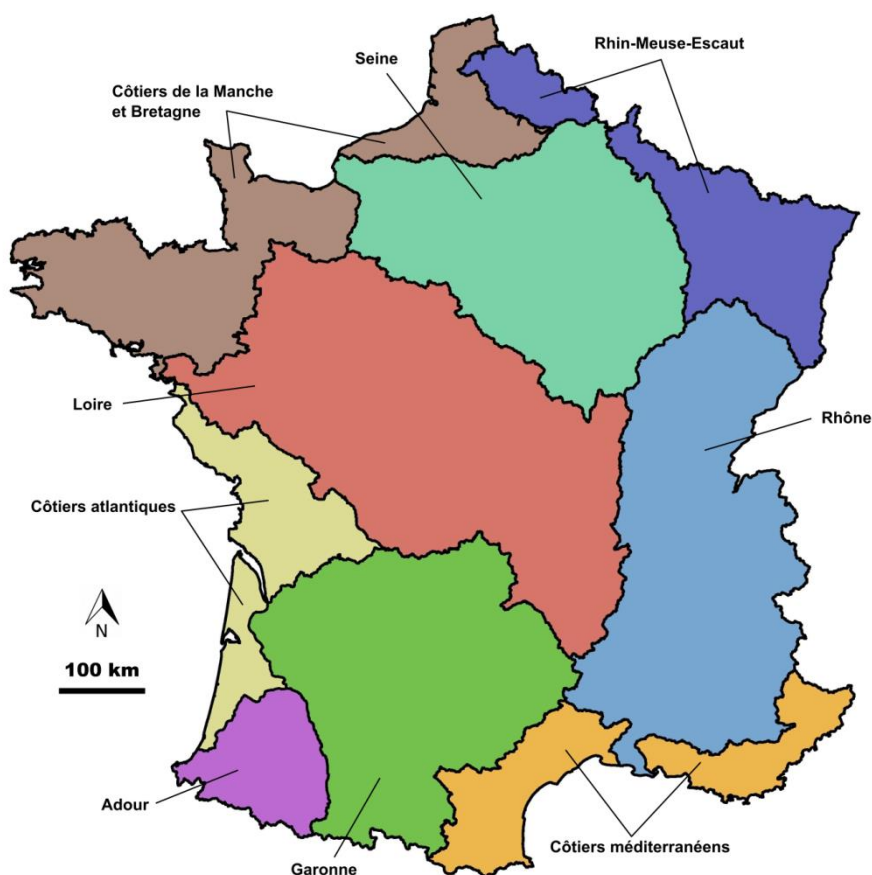


Figure 2.2. Découpage du réseau hydrographique français en régions hydrographiques.

Puis, quatre variables ont été considérées afin de décrire localement les conditions climatiques, en se focalisant sur la température et les précipitations. Plusieurs études ont en effet montré que le climat joue un rôle essentiel dans la répartition spatiale des espèces et des communautés de poissons, chaque espèce ayant ses propres préférences climatiques (Jackson *et al.*, 2001 ; Buisson *et al.*, 2008a ; Logez *et al.*, 2012 ; Comte *et al.*, 2013). Comme cela est classiquement fait (e.g. Oberdorff *et al.*, 2001 ; Pont *et al.*, 2005 ; Lasne *et al.*, 2007 ; Buisson *et al.*, 2013), la température de l'air a été utilisée comme une approximation de la température de l'eau, les données sur la température de l'eau étant en général disponibles seulement pour un nombre limité de sites de suivi. De plus, ces deux températures sont fortement corrélées positivement (Caissie, 2006), en particulier dans le cas d'études à large échelle. Selon les objectifs des analyses, ces variables ont été soit extraites de la base de données WorldClim¹¹ (décrivant les conditions climatiques actuelles en s'appuyant sur les données observées sur la période 1950-2000 ; Hijmans *et al.*, 2005), soit fournies par Météo France sur la base du modèle ALADIN-Climat¹².

¹¹ WorldClim : <http://www.worldclim.org>

¹² ALADIN-Climat : <http://www.cnrm.meteo.fr/aladin>

Les variables climatiques considérées sont :

- La température annuelle moyenne (°C).
- L'écart moyen de température entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid (°C).
- Les précipitations annuelles moyennes sur le bassin versant drainé en amont (mm).
- L'écart moyen de précipitations sur le bassin versant drainé en amont entre le mois le plus humide et le mois le plus sec (mm).

Pour compléter les informations fournies par les variables hydrographiques et climatiques détaillées précédemment, plusieurs variables décrivant des pressions anthropiques ont été calculées :

- La densité de population humaine (nombre d'habitants/km²), qui a été extraite, suivant l'objectif de l'étude, soit de la base de données GEOFLA®¹³ de l'IGN, soit du modèle PHOENIX¹⁴ (Hilderink, 2006). Cette variable informe localement sur le niveau et l'intensité de l'urbanisation, dont le fort impact sur les milieux aquatiques et les communautés de poissons a été mis en évidence à de nombreuses reprises (e.g. Paul & Meyer, 2001 ; Wang *et al.*, 2001 ; Morgan & Cushman, 2005 ; Violin *et al.*, 2011).
- Un indice synthétique approximant la « qualité » de l'eau à partir de variables d'occupation du sol. Pour obtenir cet indice, j'ai utilisé le niveau le plus grossier de distinction entre occupations du sol fourni par la base de données européenne CORINE Land Cover¹⁵ (Bossard *et al.*, 2000). Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les pourcentages de surfaces agricoles et forestières en amont de chacune des zones étudiées. L'indice synthétique a ensuite été obtenu en considérant le premier axe de cette ACP, représentant plus de 90% de la variabilité des données. Celui-ci a été utilisé pour évaluer l'impact des activités agricoles en amont. En effet, ces activités peuvent être responsables de pollutions chimiques et organiques des eaux, de la dégradation des habitats et d'une réduction des débits due aux prélèvements pour l'irrigation (Allan, 2004 ; Poole *et al.*, 2013 ; Lange *et al.*, 2014).

¹³ GEOFLA® : <http://professionnel.ign.fr/geofla>

¹⁴ PHOENIX : http://themasites.pbl.nl/models/image/index.php/Human_development

¹⁵ CORINE Land Cover : <http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/donnees-ligne/li/1825.html>

- La densité d'ouvrages hydrauliques (nombre d'ouvrages par kilomètre de rivière), calculée à partir du Référentiel des Obstacles à l'Ecoulement¹⁶ (ROE) de l'ONEMA. Cette variable traduit la fragmentation locale du réseau hydrographique, qui peut fortement influencer la qualité des habitats en modifiant les régimes d'écoulement, et par conséquent avoir une influence sur la structure des assemblages de poissons (Joy & Death, 2001 ; Poff *et al.*, 2007 ; Perkin & Gido, 2012).

Les différentes variables environnementales considérées sont récapitulées dans la **Figure 2.3**.

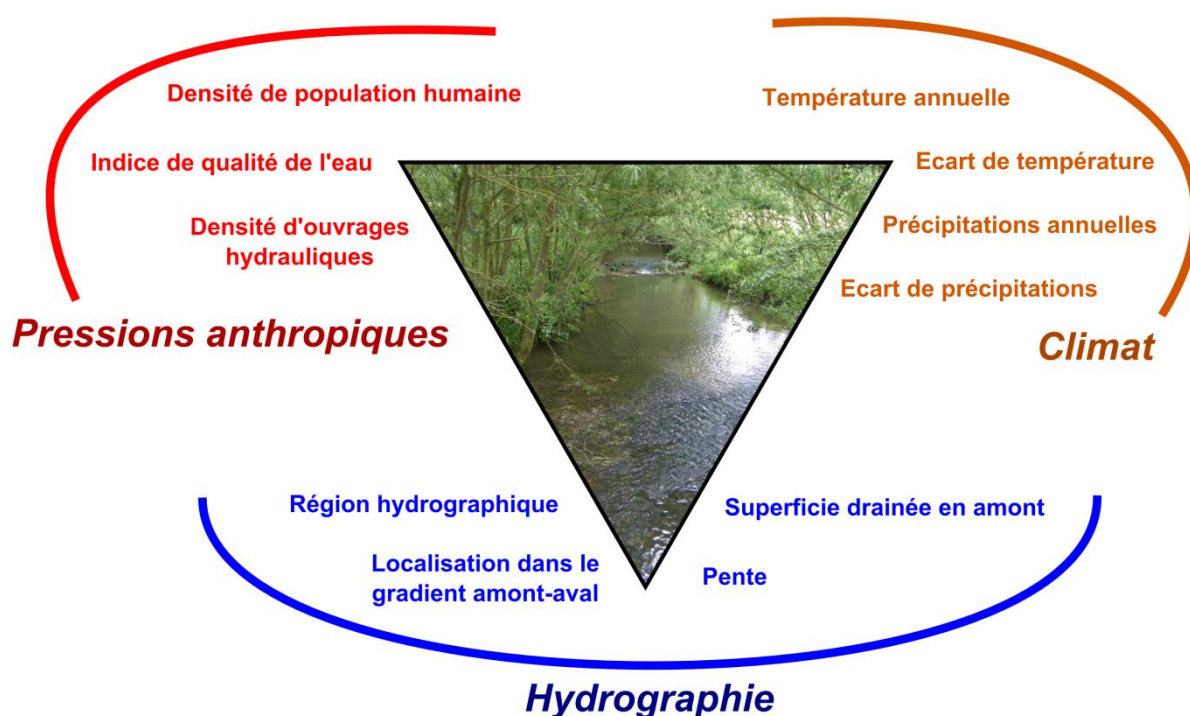


Figure 2.3. Synthèse des variables environnementales utilisées pour modéliser la distribution spatiale des espèces de poissons.

2.4. Méthodes statistiques utilisées pour modéliser la distribution spatiale des espèces

De multiples études ont comparé les performances prédictives des principaux modèles de distribution d'espèces (e.g. Olden & Jackson, 2002 ; Elith *et al.*, 2006 ; Pearson *et al.*, 2006 ; Roberts & Hamann, 2012). Ces études ont conclu que les prédictions peuvent être très différentes suivant les modèles utilisés et qu'il n'existe pas un type de modèle qui soit efficace dans toutes les situations rencontrées, rendant ainsi difficile et arbitraire le choix d'une unique

¹⁶ ROE : <http://www.onema.fr/REFERENTIEL-DES-OBSTACLES-A-L>

technique de modélisation. Les approches d'ensembles ont alors été proposées comme une alternative à la sélection d'un modèle unique (Araújo & New, 2007 ; Meller *et al.*, 2014). Ces approches consistent à obtenir un ensemble de prédictions à partir de différentes techniques de modélisation, appliquées sur les mêmes données, pour ensuite en extraire un certain nombre d'informations (e.g. la partie consensuelle, les valeurs moyennes, la variabilité entre les méthodes). Au cours de ma thèse, j'ai utilisé six techniques de modélisation différentes, qui ont été sélectionnées parmi celles proposées dans le package *biomod* (Thuiller *et al.*, 2009) du logiciel R :

- Les modèles linéaires généralisés (*Generalized Linear Models*, GLM), qui sont des extensions des modèles linéaires capables de modéliser différentes formes de distribution en ajustant des termes paramétriques. Ici, la distribution binomiale (avec la fonction de lien *logit*) a été utilisée, car elle s'avère la plus appropriée pour modéliser des probabilités d'occurrence à partir de données de présence-absence.
- Les modèles additifs généralisés (*Generalized Additive Models*, GAM), qui sont des extensions non-paramétriques des GLM utilisant des fonctions de lissage non-linéaires.
- Les arbres de classification et de régression (*Classification Tree Analysis*, CTA), qui sont des méthodes de classification non paramétriques basées sur un partitionnement récursif binaire des données en groupes homogènes de plus en plus petits.
- Les réseaux de neurones artificiels (*Artificial Neural Networks*, ANN), qui s'appuient sur des combinaisons pondérées de manière optimale et non linéaire des variables explicatives pour parfaire la prédiction de la réponse.
- Les forêts d'arbres décisionnels (*Random Forests*, RF), qui sont des méthodes basées sur la construction d'un très grand nombre d'arbres de classification de façon aléatoire (tirage aléatoire des observations et des prédicteurs), avant d'être agrégés par moyenne.
- Les modèles boostés généralisés (*Generalised Boosted Models*, GBM), qui sont des méthodes basées sur la construction de séquences d'arbres de décision en combinant un algorithme d'optimisation (i.e. « boosting ») et un algorithme d'arbre de régression.

Ces six méthodes statistiques (pour lesquelles de plus amples détails méthodologiques et références peuvent être notamment trouvés dans Thuiller, 2003 et Heikkinen *et al.*, 2006) peuvent être réparties en trois familles : les méthodes de régression (GLM et GAM), les

méthodes de classification (CTA) et les méthodes d'apprentissage (ANN, RF et GBM). Ces modèles ont été appliqués en utilisant les paramètres par défaut proposés par le package *biomod*.

Pour synthétiser l'ensemble des prédictions obtenues avec ces différentes techniques de modélisation, j'ai choisi de considérer leur moyenne (Marmion *et al.*, 2009). Ces moyennes, correspondant à des probabilités d'occurrence de l'espèce considérée dans chacune des zones, ont été systématiquement transformées en données binaires (i.e. présence-absence) à l'aide d'un seuil déterminé pour chaque espèce. Ce seuil est obtenu en maximisant la somme de deux mesures de performance des modèles, la « sensibilité » et la « spécificité » (Liu *et al.*, 2005). La sensibilité mesure la capacité du modèle à prédire correctement les présences, tandis que la spécificité mesure la capacité à prédire les absences (Fielding & Bell, 1997). Pour chaque zone, l'espèce est considérée présente si la probabilité d'occurrence prédite est supérieure au seuil calculé, et absente sinon.

L'évaluation de la qualité des prédictions obtenues avec les modèles est une étape importante de la procédure de modélisation, car elle permet d'informer quantitativement sur leur fiabilité et leur robustesse (Fielding & Bell, 1997 ; Pearce & Ferrier, 2000). J'ai pour cela utilisé une approche classiquement employée qui consiste à calibrer les différents modèles sur un sous-jeu de données tiré aléatoirement et représentant généralement 70% de la totalité des données disponibles, avant d'évaluer leur qualité sur le sous-jeu complémentaire (i.e. 30% des données). L'évaluation et la calibration sont ainsi indépendantes (Fielding & Bell, 1997). Concernant l'évaluation de la qualité prédictive des modèles, celle-ci a été réalisée en utilisant l'AUC (*Area Under the Curve*) de la courbe ROC (*Receiver Operating Characteristic*), qui est une mesure du ratio entre « vraies » présences (i.e. prédites correctement) et « fausses » présences (i.e. prédites à tort). L'AUC est comprise entre 0 et 1 : plus elle est proche de 1, plus la sensibilité et la spécificité sont grandes, indiquant par conséquent que le modèle possède de bonnes capacités discriminantes (Elith *et al.*, 2006). De manière générale, une valeur d'AUC supérieure à 0.75 est révélatrice d'un modèle fiable et robuste (Pearce & Ferrier, 2000 ; Strecker *et al.*, 2011).

Une fois que la distribution spatiale de chacune des espèces considérées individuellement a été prédite de manière fiable dans toutes les zones étudiées, les prédictions de l'ensemble des espèces ont été regroupées afin d'obtenir pour chaque zone l'assemblage d'espèces prédit (i.e. la liste des espèces prédites comme présentes).

Chapitre 3 - Développement d'une approche multi-facettes de la diversité

3.1. Problématique

Il existe une multitude de critères quantitatifs permettant d’évaluer la diversité d’assemblages d’espèces (article P_1 ; Regan *et al.*, 2007 ; Gilman *et al.*, 2011 ; Pavoine & Bonsall, 2011). Certains d’entre eux sont traditionnellement utilisés en planification de la conservation, tels que la richesse spécifique de l’assemblage (e.g. Orme *et al.*, 2005) ou la rareté (e.g. Solymos & Feher, 2005) et l’endémisme (e.g. Myers *et al.*, 2000) des espèces présentes. En revanche, l’utilisation d’autres critères résulte d’approches plus récentes ayant, par exemple, intégré des aspects fonctionnels ou phylogénétiques dans des méthodes de planification (e.g. Devictor *et al.*, 2010 ; Strecker *et al.*, 2011 ; Clavel *et al.*, 2013). Considérer simultanément différents aspects de la diversité est en effet essentiel, notamment car l’érosion globale de la biodiversité ne semble pas pouvoir être correctement appréhendée sur la seule base de la taxonomie des espèces (Fleishman *et al.*, 2006 ; Mouchet *et al.*, 2010 ; Naeem *et al.*, 2012).

Dans ce chapitre, je me suis ainsi demandé ce qui pouvait définir un assemblage de poissons à fort intérêt de conservation. J’ai pour cela parcouru la littérature disponible sur cette thématique dans le but de sélectionner les critères d’évaluation qui m’ont semblé les plus pertinents pour les poissons de rivières. J’ai ensuite recherché des indices permettant de les quantifier numériquement.

3.2. Définition des facettes de la diversité et des indices considérés

Pour évaluer l’intérêt de conservation des assemblages de poissons, neuf indices, dont les formules mathématiques utilisées pour leur calcul sont détaillées dans l’**Encadré 3.1**, ont été retenus. Chaque indice est calculé au niveau de l’assemblage d’espèces et appartient à l’une des quatre facettes de la diversité suivantes : la diversité taxonomique, la diversité fonctionnelle, l’intérêt patrimonial et l’intérêt socio-économique.

3.2.1. Diversité taxonomique

La diversité taxonomique des assemblages est évaluée sur la base de la classification scientifique des espèces. Trois indices ont été retenus pour décrire cette facette de la diversité :

- La richesse en espèces de l’assemblage (*Species Richness*, SR), qui est l’évaluation de la diversité biologique la plus couramment utilisée en écologie (Gotelli & Colwell, 2001), notamment pour étudier le fonctionnement des écosystèmes (e.g. Symstad *et al.*, 2003), analyser les patrons de distribution d’espèces à large échelle (e.g. Collen *et al.*, 2014), évaluer les impacts anthropiques sur les milieux naturels (e.g. Chamberlain & Fuller, 2000), ou encore identifier les zones à protéger en priorité (e.g. Trebilco *et al.*, 2011). Une richesse spécifique élevée traduit potentiellement une grande diversité d’habitats et de ressources qu’il est important de protéger (May, 1988 ; Heino, 2002).
- La rareté moyenne des espèces présentes dans l’assemblage, calculée au moyen d’un indice de rareté basé sur l’occurrence moyenne des différentes espèces (diversité α) à l’échelle de la région étudiée (*Rarity Index α* , RI_{α}) (Kerr, 1997 ; Fattorini, 2006). Une espèce faiblement présente (i.e. rare) est potentiellement vulnérable, étant donné que, dans ce cas, la disparition locale d’une population peut impliquer l’extinction de l’espèce à l’échelle régionale, nationale, voire mondiale (Davies *et al.*, 2000 ; Fattorini, 2014). Ainsi, une forte concentration locale d’espèces rares représente un fort intérêt de conservation pour la zone concernée (Fattorini *et al.*, 2012 ; Toledo *et al.*, 2014).
- La rareté de l’assemblage d’espèces (*Rarity Index β* , RI_{β}) par rapport aux autres assemblages présents dans la région étudiée (diversité β) (article P_2). Pour le calcul de cet indice, j’ai utilisé la distance de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957), qui est une mesure de dissimilarité. Celle-ci a d’abord été calculée entre toutes les paires d’assemblages. Pour chaque assemblage, les valeurs de dissimilarité obtenues par comparaison avec tous les autres assemblages ont ensuite été moyennées afin d’obtenir une unique valeur traduisant l’originalité en termes de composition d’espèces de l’assemblage considéré. Ainsi, un assemblage ayant une forte valeur d’indice RI_{β} est probablement composé d’espèces que l’on ne retrouve pas fréquemment ensemble, marquant potentiellement des caractéristiques biotiques et/ou abiotiques locales originales, qu’il peut être important de préserver (Kanno *et al.*, 2012).

Encadré 3.1. Formules mathématiques et définitions des paramètres utilisés pour le calcul des neuf indices de diversité considérés.

<u>Diversité taxonomique</u>		A_i : la présence (=1) ou l’absence (=0) de l’espèce i
SR	$\sum_{i=1}^{S_{tot}} A_i$	S_{tot} : le nombre total d’espèces considérées dans l’étude
RI_α	$\sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{A_i}{SR} * \left(1 - \frac{n_i}{N}\right)$	n_i : le nombre total d’assemblages où l’espèce i est présente N : le nombre total d’assemblages considérés dans l’étude
RI_β	$\frac{1}{N-1} * \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^N \left(1 - \frac{2C_{k,j}}{S_{loc,k} + S_{loc,j}}\right)$	k : l’assemblage considéré, qui est comparé à tous les autres assemblages $C_{k,j}$: le nombre d’espèces communes aux assemblages k et j $S_{loc,k}$ et $S_{loc,j}$: le nombre total d’espèces présentes dans l’assemblage k et dans l’assemblage j , respectivement
<u>Diversité fonctionnelle</u>		A_i : la présence (=1) ou l’absence (=0) de l’espèce i
F_{uni}	$\sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{A_i * Uni_i}{SR}$	Uni_i : la singularité fonctionnelle de l’espèce i , qui est la distance entre l’espèce i et le centre de l’espace fonctionnel considéré (i.e. l’espèce moyenne théorique)
F_{ori}	$\sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{A_i * Ori_i}{SR}$	Ori_i : l’originalité fonctionnelle de l’espèce i , qui est la distance entre l’espèce i et sa plus proche voisine dans l’espace fonctionnel considéré
TD	$P * \frac{1}{2} \left(\frac{1}{N_t} * \sum_{t=1}^{N_t} D_t^2 \right) * P^T$	P : vecteur décrivant la prévalence (i.e. présence-absence) des espèces présentes dans l’assemblage, et P^T sa transposée N_t : le nombre total de traits considérés (ici, $N_t = 21$) D_t : la matrice de dissimilarité entre espèces pour le trait t
<u>Intérêt patrimonial</u>		A_i : la présence (=1) ou l’absence (=0) de l’espèce i
BCC	$\sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{A_i * \alpha_i}{SR}$	α_i : poids attribué à l’espèce i sur la base de son statut de conservation
OI	$\sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{A_i * \beta_i}{SR}$	β_i : poids attribué à l’espèce i en fonction de son origine biogéographique
<u>Intérêt socio-économique</u>		A_i : la présence (=1) ou l’absence (=0) de l’espèce i
FII	$\sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{A_i * \gamma_i}{SR}$	γ_i : poids attribué à l’espèce i selon son intérêt halieutique

3.2.2. Diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle d’un assemblage représente la diversité de traits biologiques, écologiques et fonctionnels des espèces qui le composent (Díaz & Cabido, 2001 ; Villéger *et al.*, 2008). Pour l’évaluation de cette facette de la diversité, deux éléments sont cruciaux : (i) le choix des traits et de leurs modalités permettant de caractériser et de différencier fonctionnellement les différentes espèces considérées, et (ii) le choix de la mesure (i.e. indice) de diversité fonctionnelle permettant de synthétiser quantitativement la diversité de traits rencontrés (Petchey & Gaston, 2006). Concernant le premier élément, j’ai considéré 21 traits biologiques différents, dont les modalités pour chaque espèce ont été collectées à partir de la littérature (e.g. Buisson & Grenouillet, 2009 ; Keith *et al.*, 2011 ; Logez *et al.*, 2013), de l’outil FishBase (Froese & Pauly, 2014) et d’informations sur direx d’experts. Tous ces traits sont catégoriels et décrivent les espèces sur la base de caractéristiques très variées (e.g. morphologie, reproduction, habitat, alimentation) (**Tableau 3.1**). Pour le second élément, j’ai dû sélectionner, parmi la multitude d’indices de diversité fonctionnelle existants (voir par exemple Schleuter *et al.*, 2010), des indices qui soient applicables à des données uniquement binaires (i.e. présence-absence) et à des assemblages potentiellement constitués de peu d’espèces, mais qui évaluent également différents aspects de la diversité fonctionnelle. Trois indices répondant à ces critères ont été retenus :

- La diversité de traits (*Trait Diversity*, TD) mesure la diversité globale de modalités de trait des espèces composant l’assemblage (Buisson & Grenouillet, 2009). Pour chaque trait, une matrice de dissimilarité basée sur la distance de Jaccard (Legendre & Legendre, 1998) est tout d’abord calculée entre toutes les espèces considérées. Les 21 matrices résultantes sont ensuite synthétisées à l’aide de leur moyenne quadratique afin de construire une unique matrice globale de dissimilarité entre les espèces basée sur leurs traits biologiques. L’indice final TD est obtenu en croisant cette matrice avec l’assemblage d’espèces présent. Ainsi, plus l’indice TD d’un assemblage est élevé, plus le nombre de modalités représentées pour chaque trait est grand.
- L’originalité fonctionnelle de l’assemblage d’espèces (*Functional originality*, F_{ori}), évalue l’originalité en termes de traits biologiques des espèces présentes par rapport au *pool* régional d’espèces (Buisson *et al.*, 2013 ; Mouillot *et al.*, 2013b). Pour le calcul de cet indice, j’ai suivi la procédure proposée par Villéger *et al.* (2008) et Buisson *et al.* (2013), en construisant tout d’abord un espace fonctionnel multidimensionnel basé sur les 21 traits considérés. J’ai ainsi utilisé la distance de Gower (Gower, 1966), calculée

entre chaque paire d’espèces, pour constituer la matrice de distance fonctionnelle correspondante. Une analyse en coordonnées principales (ACoP) a ensuite été appliquée à cette matrice afin d’en synthétiser les informations sous la forme d’axes principaux (Legendre & Legendre, 1998). Les trois premiers axes de l’ACoP, représentant environ 40% de la variabilité totale, ont été conservés pour construire l’espace fonctionnel (**Figure 3.1**). Pour chaque espèce, l’originalité fonctionnelle correspond à la distance euclidienne entre la position de l’espèce considérée et la position de l’espèce moyenne théorique dans l’espace fonctionnel (i.e. le centre de l’espace fonctionnel). L’indice final F_{ori} est obtenu en calculant la moyenne de l’originalité fonctionnelle des espèces présentes dans l’assemblage.

- La singularité fonctionnelle de l’assemblage d’espèces (*Functional uniqueness*, F_{uni}) mesure la redondance fonctionnelle des espèces présentes (Buisson *et al.*, 2013 ; Mouillot *et al.*, 2013b). Cet indice est calculé de la même manière que l’indice F_{ori} , à la différence près que la singularité fonctionnelle de chaque espèce correspond à la distance euclidienne entre la position de l’espèce considérée et la position de l’espèce la plus proche dans l’espace fonctionnel (**Figure 3.1**). Ainsi, plus l’indice F_{uni} est grand, moins les espèces qui constituent l’assemblage étudié sont redondantes d’un point de vue fonctionnel, suggérant potentiellement un fort intérêt de conservation pour cet assemblage.

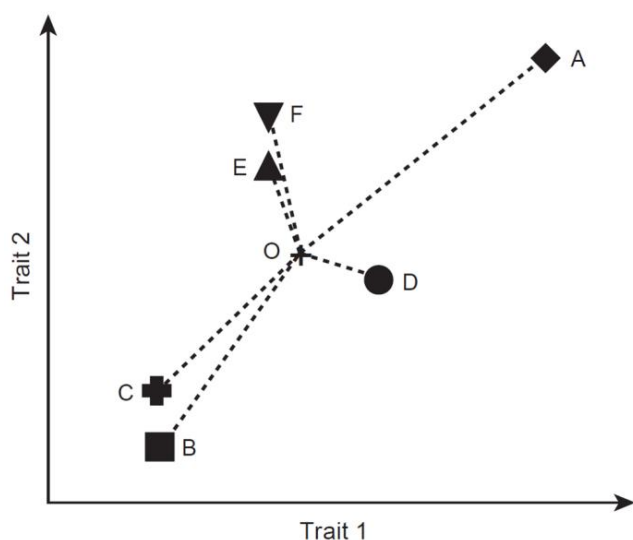


Figure 3.1. Représentation schématique de l’originalité et de la singularité fonctionnelle des espèces. L’exemple théorique d’un assemblage à six espèces (A à F) est représenté dans un espace fonctionnel à deux dimensions, afin d’en faciliter la visualisation et la compréhension, mais le principe serait exactement le même pour un espace à plus de deux dimensions. Le point O (croix noir) indique le centre de l’espace fonctionnel (i.e. l’espèce moyenne théorique). L’espèce A est à la fois fonctionnellement originale (éloignée de O) et singulière (éloignée des autres espèces). Les espèces B et C sont elles aussi originales mais sont au contraire fonctionnellement redondantes (i.e. proches l’une de l’autre). L’espèce D n’est pas originale (proche de O) mais est singulière, tandis que les espèces E et F sont toutes deux peu originales et peu singulières (d’après Buisson *et al.*, 2013).

Tableau 3.1. Liste des traits et des modalités utilisés pour l’évaluation de la diversité fonctionnelle.

Trait	Modalités				
	A	B	C	D	E
Préférence d’habitat :					
Vitesse d’écoulement	Rhéophile	Limnophile	Sans préférence	-	-
Alimentation	Pélagique	Benthopélagique	Benthique	-	-
Hors alimentation	Pélagique	Benthopélagique	Benthique	-	-
Salinité	Euryhaline	Sténohaline	-	-	-
Type de migration	Potamodrome	Catadrome	Anadrome	Aucune	-
Type de ponte	Phytophile	Lithophile	Polyphile	Pelagophile	Abris
Fécondité (nombre d'ovocytes)	< 10000	10000 - 100000	> 100000	-	-
Fécondité relative (nombre d'ovocytes/g)	< 57	57 - 200	> 200	-	-
Diamètre des ovocytes (mm)	< 1.35	1.35 - 2.00	> 2.00	-	-
Nombre de pontes	1	> 1	-	-	-
Période d’incubation (jours)	< 8	8 - 14	> 14	-	-
Longueur des larves (mm)	< 4.2	4.2 - 6.3	> 6.3	-	-
Type de protection parentale	Aucune	Nid ou abris	Protection + nid ou abris	-	-
Maturité sexuelle des femelles (année)	< 2	2 - 3	3 - 4	4 - 5	> 5
Longévité (année)	< 8	8 - 15	> 15	-	-
Coefficient natatoire (ratio longueur caudale/pédoncule caudal)	< 4.35	4.35 - 4.78	4.78 - 5.60	> 5.60	-
Coefficient morphologique (ratio longueur/largeur du corps)	< 0.35	0.35 - 0.43	> 0.43	-	-
Catégorie trophique du stade de développement majoritairement observé en France	Détritivore	Phytivore	Omnivore	Zoovore	Piscivore
Longueur moyenne du corps (cm)	< 125	125 - 250	250 - 400	> 400	-
Longueur maximale du corps (cm)	< 250	250 - 500	500 - 750	> 750	-
Tolérance thermique	Eurytherme	Sténotherme chaud	Sténotherme froid	-	-

3.2.3. Intérêt patrimonial

L’intérêt patrimonial d’un assemblage est fonction du niveau de menace et de l’importance culturelle (i.e. « héritage naturel ») des espèces qui le constituent. Deux critères ont été sélectionnés pour quantifier l’intérêt patrimonial d’un assemblage d’espèces :

- Le statut de conservation de l’assemblage d’espèces, qui est couramment utilisé en planification de la conservation (e.g. Darwall & Vié, 2005 ; Stewart, 2011 ; Fattorini *et al.*, 2012). Il a été calculé à partir du statut de conservation de chacune des espèces présentes, au moyen de l’indice *Biodiversity Conservation Concern* (BCC) (Fattorini, 2006 ; Bergerot *et al.*, 2008). Pour définir le statut de conservation des espèces, j’ai considéré différentes listes de conservation : la Directive Européenne « Faune-Flore-Habitat » (i.e. directive 92/43/CEE, datée du 21/05/1992), la Convention de Berne (1979) et la Liste Rouge mondiale de l’Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN, 2014). Comme recommandé par Chantepie *et al.* (2011), le statut de conservation de chaque espèce a été calculé en attribuant une valeur de 0.5 si l’espèce est listée dans les annexes II, IV ou V de la Directive Européenne « Faune-Flore-Habitat » (une valeur de 1 ou 1.5 est attribuée si l’espèce est listée dans deux ou trois des annexes, respectivement), de 0.5 si listée dans les annexes II ou III de la Convention de Berne, et enfin une valeur croissante de 0 à 1 selon son statut UICN mondial (i.e. 0 si non évaluée ou non concernée, 0.2 si préoccupation mineure, 0.4 si quasi-menacée, 0.6 si vulnérable, 0.8 si en danger et 1 si en danger critique d’extinction) (cf. **Tableau 3.3**). Les espèces ont ensuite été réparties dans quatre catégories croissantes de menace selon leur statut de conservation (i.e. la somme des valeurs leur ayant été attribuées). La pondération de chaque espèce utilisée dans le calcul de l’indice BCC a finalement été obtenue en utilisant l’opérateur « 2^n », n correspondant à la catégorie de menace de l’espèce considérée (Fattorini, 2006 ; Bergerot *et al.*, 2008). L’utilisation d’une telle suite géométrique permet de renforcer le poids des espèces les plus menacées, ce qui ne serait pas le cas avec une suite arithmétique (e.g. pondération de 1, 2, 3 et 4) (Fattorini, 2006).
- L’origine biogéographique des espèces constituant l’assemblage considéré, qui a été évaluée pour chaque espèce en comparant les distributions spatiales actuelle et historique à l’échelle du réseau hydrographique français, en s’appuyant sur les descriptions fournies dans l’Atlas des poissons d’eau douce de France (Keith *et al.*, 2011) et en considérant les catégories définies dans le glossaire du programme DAISIE (*Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe*) (Pyšek *et al.*, 2009) et dans le rapport de synthèse sur les définitions relatives aux invasions biologiques du Service

du Patrimoine Naturel¹⁷ (cf. **Tableau 3.2**). L’origine biogéographique des espèces a été quantifiée à l’échelle de l’assemblage au moyen de l’indice *Origin Index* (OI) modifié d’après Bergerot *et al.* (2008). Pour le calcul de cet indice, les espèces ont été pondérées selon leur origine à l’aide de l’opérateur « 2ⁿ » (comme pour le calcul de l’indice BCC). Ceci a résulté en une pondération de 8 pour les espèces endémiques et natives, de 4 pour les espèces exotiques naturalisées, de 2 pour les espèces exotiques non-naturalisées et de 1 pour les espèces exotiques invasives (cf. **Tableau 3.3**).

Tableau 3.2. Définitions des catégories considérées pour caractériser l’origine biogéographique des espèces.

Catégorie	Définition	Exemple
Espèce native	Espèce historiquement présente à l’échelle de la région étudiée (i.e. la France).	La truite commune <i>Salmo trutta</i>
Espèce endémique	Espèce native dont l’aire de répartition mondiale est intégralement comprise au sein du réseau hydrographique français.	Le chabot du Lez <i>Cottus petiti</i>
Espèce exotique naturalisée	Espèce n’étant pas historiquement présente au sein du réseau hydrographique français, mais celle-ci l’a colonisé au cours des derniers siècles. Elle s’y reproduit régulièrement et peut s’y maintenir à long terme.	La carpe commune <i>Cyprinus carpio</i>
Espèce exotique non-naturalisée	Au contraire d’une espèce exotique naturalisée, une espèce non-naturalisée ne se reproduit qu’occasionnellement au sein de la région d’accueil et son maintien est généralement dû à l’intervention humaine (e.g. soutien d’effectifs pour la pêche).	La truite arc-en-ciel <i>Oncorhynchus mykiss</i>
Espèce exotique invasive	Espèce apparue récemment sur le réseau hydrographique français et dont l’aire de répartition est actuellement en forte expansion.	La gambusie <i>Gambusia holbrooki</i>

Ainsi, l’intérêt patrimonial d’un assemblage est d’autant plus élevé qu’il est constitué d’une grande proportion d’espèces menacées et natives.

¹⁷ Thévenot J. et coords. (2013) Synthèse et réflexions sur des définitions relatives aux invasions biologiques. Préambule aux actions de la stratégie nationale sur les espèces exotiques envahissantes (EEE) ayant un impact négatif sur la biodiversité. Museum national d’Histoire naturelle, Service du Patrimoine Naturel. Paris. 31p. Disponible en ligne à : http://spn.mnhn.fr/spn_rapports/archivage_rapports/2013/SPN%202013%20-%202015%20-%20Rapport_Definitions_EEE.pdf

Tableau 3.3. Origine biogéographique, statut de conservation et intérêt halieutique des espèces étudiées.

Nom vernaculaire	Origine	Statut de conservation	Intérêt halieutique	Nom vernaculaire	Origine	Statut de conservation	Intérêt halieutique
Able de Heckel	NAT	B-III, LC	NRNG	Goujon de l'Adour	NAT	LC	RG
Ablette	NAT	LC	RG	Goujon occitan	END	LC	RG
Alose feinte	NAT	B-III, H-II, H-V, LC	PRO	Grande alose	NAT	B-III, H-II, H-V, LC	PRO
Alose feinte du Rhône	END	B-III, H-II, H-V, LC	PRO	Grémille	NAT	LC	RNG
Anguille	NAT	CR	PRO	Hotu	NAT	B-III, LC	NRNG
Apron du Rhône	END	B-II, H-II, H-IV, CR	NRNG	Ide	EXO.I	H-II, LC	NRNG
Aspe	EXO.I	B-III, H-II, H-V, LC	RNG	Lamproie de Planer	NAT	B-III, H-II, LC	NRNG
Athérine	NAT	LC	RG	Lamproie de rivière	NAT	B-III, H-II, H-V, LC	NRNG
Barbeau fluviatile	NAT	H-V, LC	RNG	Lamproie marine	NAT	B-III, H-II, LC	PRO
Barbeau méridional	END	B-III, H-II, H-V, NT	RNG	Loche d'étang	NAT	B-III, H-II, LC	NRNG
Black-bass à grande bouche	EXO.N	NC	RNG	Loche épineuse	NAT	B-III, H-II, LC	NRNG
Blageon	NAT	B-III, H-II, LC	NRNG	Loche franche	NAT	LC	NRNG
Blageon de la Bévère	END	B-III, H-II, LC	NRNG	Loche transalpine	NAT	LC	NRNG
Blennie fluviatile	NAT	B-III, LC	NRNG	Lote	NAT	LC	RG
Bouvière	NAT	B-III, H-II, LC	NRNG	Mulet à grosse tête	NAT	NC	PRO
Brème bordelière	NAT	LC	RNG	Mulet lippu	NAT	NC	PRO
Brème commune	NAT	LC	RNG	Mulet porc	NAT	LC	PRO
Brochet	NAT	LC	PRO	Omble de fontaine	EXO.NN	NC	PRO
Carassins	EXO.I	LC	RNG	Ombre commun	NAT	B-III, H-V, LC	RG
Carpe argentée	EXO.NN	NC	RNG	Perche commune	NAT	LC	PRO
Carpe commune	EXO.N	LC	RG	Perche soleil	EXO.N	NC	NRNG
Chabot celtique	NAT	LC	NRNG	Poisson chat	EXO.N	NC	NRNG
Chabot commun	NAT	H-II, LC	NRNG	Pseudorasbora	EXO.I	LC	NRNG
Chabot de Rhénanie	NAT	LC	NRNG	Rotengle	NAT	LC	RG
Chabot des Pyrénées	END	LC	NRNG	Sandre	EXO.N	LC	PRO
Chabot du Béarn	END	LC	NRNG	Saumon atlantique	NAT	B-III, H-II, H-V, LC	PRO
Chabot du Lez	END	H-II, VU	NRNG	Silure glane	EXO.I	B-III, LC	PRO
Chevaine	NAT	LC	RG	Spiralin	NAT	B-III, LC	NRNG
Crapet de roche	EXO.N	NC	RNG	Tanche	NAT	LC	RG
Epinoche	NAT	LC	NRNG	Toxostome	NAT	B-III, H-II, VU	NRNG
Epinochette	NAT	LC	NRNG	Truite arc-en-ciel	EXO.NN	NC	PRO
Epirine lippue	EXO.I	LC	NRNG	Truite commune	NAT	LC	PRO
Flet	NAT	LC	RG	Vairon basque	END	LC	NRNG
Gambusie	EXO.I	NC	NRNG	Vairon commun	NAT	LC	NRNG
Gardon	NAT	LC	RG	Vairon du Languedoc	END	LC	NRNG
Gobie demi-lune	EXO.I	LC	NRNG	Vandoise commune	NAT	LC	NRNG
Goujon commun	NAT	LC	RG	Vandoise rostrée	END	LC	NRNG

Origine : END = Espèce endémique ; NAT = Native ; EXO.N = Exotique naturalisée ; EXO.NN = Exotique non-naturalisée ; EXO.I = Exotique invasive. *Statut de conservation* : NC = Non concernée ; LC = Préoccupation mineure ; NT = Quasi-menacée ; VU = Vulnérable ; CR = En danger critique d'extinction, d'après la Liste Rouge de l'UICN ; B-II ou B-III = Annexe 2 ou 3 de la Convention de Berne ; H-II, H-IV ou H-V = Annexe 2, 4 ou 5 de la Directive Habitat. *Intérêt halieutique* : NRNG = Espèce non recherchée et non gardée ; RNG = Recherchée pour le sport uniquement ; RG = Recherchée et gardée par les pêcheurs amateurs ; PRO = Recherchée et gardée par les pêcheurs professionnels.

3.2.4. Intérêt socio-économique

L’intérêt socio-économique des assemblages a ici été évalué en s’appuyant sur l’un des principaux services écosystémiques fournis par l’ichtyofaune : la pêche (Holmlund & Hammer, 1999 ; Laffaille & Brosse, 2011 ; Villamagna *et al.*, 2014). Celle-ci peut être liée à une activité de loisir (i.e. pêche sportive ou amateur) ou à une activité professionnelle pour l’approvisionnement en nourriture (Allan *et al.*, 2005 ; Cooke & Cowx, 2006 ; Changeux, 2011). Toutes les espèces de poissons ne possèdent pas le même intérêt halieutique (cf. **Tableau 3.3**), celui-ci pouvant varier en fonction des pêcheurs (e.g. le black-bass à grande bouche *Micropterus salmoides* est très recherché par les pêcheurs sportifs, alors qu’il ne présente pas d’attrait particulier pour les pêcheurs professionnels). Ainsi, j’ai développé un indice permettant de quantifier l’intérêt halieutique d’un assemblage de poissons : le *Fishing Interest Index* (FII) (article **P₂**). Comme pour le calcul des indices BCC et OI, chaque espèce est pondérée en fonction de son intérêt halieutique de façon à renforcer le poids des espèces les plus recherchées : un poids de 1 est attribué aux espèces sans intérêt pour les pêcheurs, de 2 pour celles recherchées uniquement pour le sport et généralement remises à l’eau, de 4 pour celles recherchées et gardées par les pêcheurs amateurs et de 8 pour les espèces présentant un intérêt commercial direct (i.e. recherchées par les pêcheurs professionnels).

3.2.5. Synthèse des indices et facettes de la diversité considérés

Les différents indices présentés dans cette partie, qui appartiennent chacun à l’une des quatre facettes de la diversité considérées, sont rappelés dans la **Figure 3.2**. Ces indices sont appliqués à l’assemblage de poissons prédit par les modèles de distribution d’espèces (cf. chapitre 2) dans chacune des zones (ou unités de planification) étudiées, un unique assemblage étant prédit et considéré pour chaque zone.

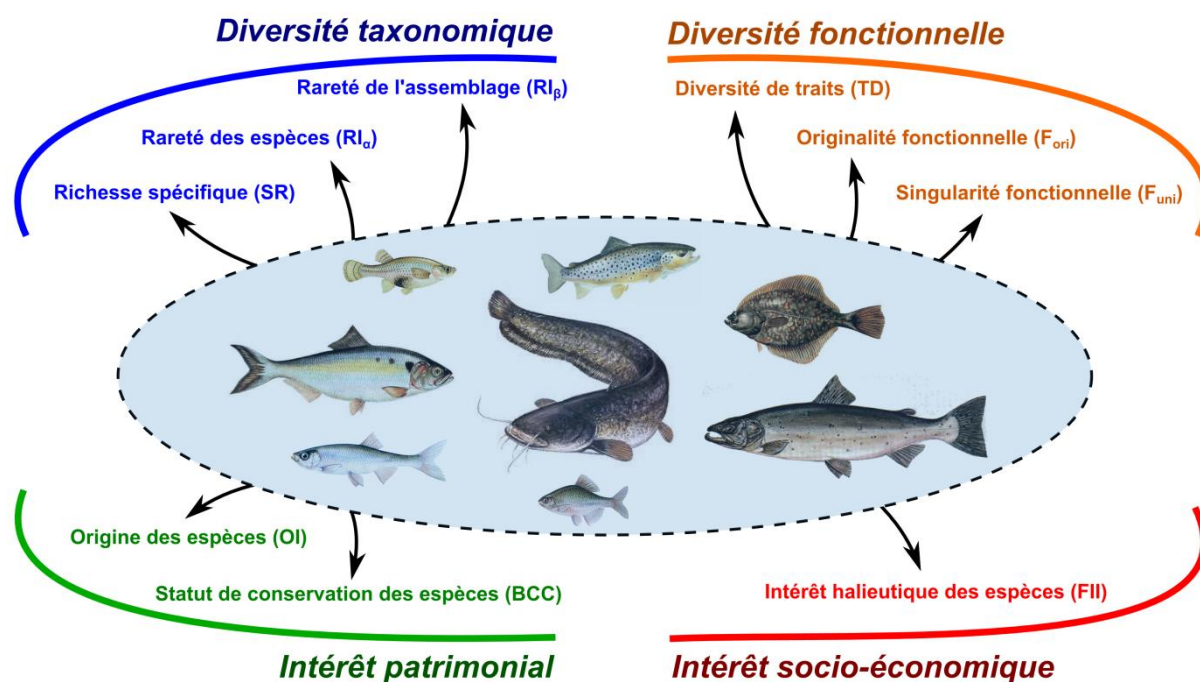


Figure 3.2. Synthèse des facettes de la diversité des assemblages de poissons et des différents indices utilisés dans leur évaluation.

3.3. Evaluation des indices et des facettes de la diversité à l'échelle française

3.3.1. Présentation du cas d'étude

Les données présentées dans cette partie sont celles qui ont été considérées pour l'étude des priorités de conservation à l'échelle française (articles P_3 et P_4), et qui ont aussi été utilisées dans les chapitres 4 et 5.

A cette échelle, l'unité de planification retenue est la zone hydrographique (ZH). Chaque ZH correspond à un sous-bassin versant possédant des caractéristiques environnementales homogènes. La ZH a été choisie comme unité de planification car plusieurs études ont montré que le sous-bassin versant (ou bassin versant entier pour les études à très large échelle) était l'unité la plus appropriée d'un point de vue écologique pour identifier les écosystèmes aquatiques continentaux à protéger en priorité (Linke *et al.*, 2008 ; Leathwick *et al.*, 2010 ; Hermoso & Kennard, 2012). Le découpage du réseau hydrographique

français (Corse exclue¹⁸) en 6097 ZH (dont la superficie moyenne est de 89 km²) a été extrait de la BD CARTHAGE® de l’IGN (**Figure 3.3**).

Les données de l’ichtyofaune que j’ai utilisées à l’échelle française ont été extraites de la Banque de Données Milieux Aquatiques et Poissons (BDMAP) fournie par l’ONEMA. La BDMAP rassemble les données de plus de 20000 opérations de pêche électrique, réparties sur près de 7500 stations (**Figure 3.3**), effectuées entre 1994 et 2011 (voir Poulet *et al.*, 2011 pour de plus amples informations sur cette base de données), période sur laquelle un protocole unifié a été utilisé par les agents de l’ONEMA. De plus, cette période est suffisamment récente pour caractériser les assemblages de poissons actuellement présents dans les cours d’eau.

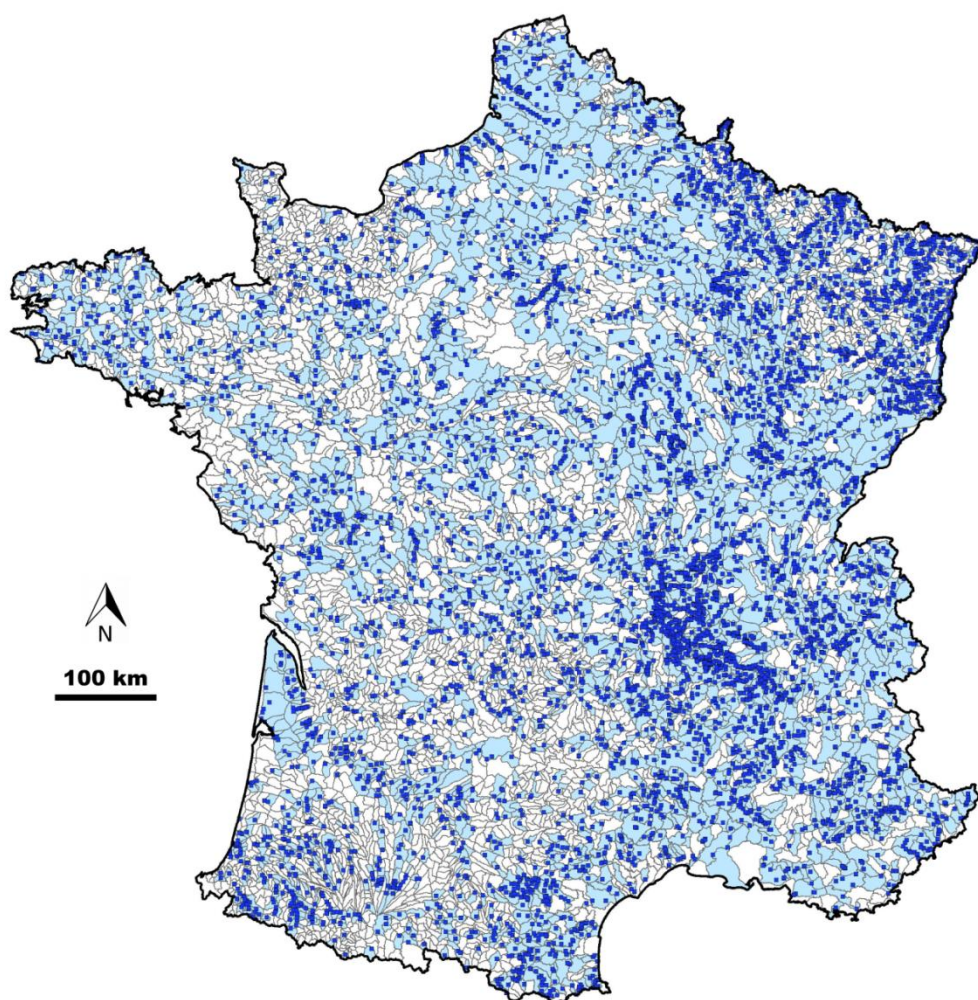


Figure 3.3. Localisation des stations de pêche (points bleus) utilisées dans les analyses conduites à l’échelle française. Les zones hydrographiques (ZH, délimitées par des traits gris) échantillonnées (i.e. présentant au moins une station de pêche) sont représentées en bleu clair.

¹⁸ La Corse présente un contexte insulaire très particulier et sans équivalent en France métropolitaine, ce qui rend difficilement comparables les ZH qui la composent avec celles rencontrées sur le continent. Ce constat se vérifie aussi pour les assemblages de poissons rencontrés (Clavel *et al.*, 2013).

Les tronçons échantillonnés sont répartis de manière relativement homogène sur l’ensemble du territoire et sont représentatifs des différents types de cours d’eau rencontrés localement. Parmi les 6097 ZH qui constituent le réseau hydrographique français, 2885 ZH (47.3%) présentaient au moins un tronçon de rivière échantillonné par pêche électrique. Si plusieurs opérations de pêche ont été réalisées au sein d’une même ZH, les données de présence-absence sur les différentes espèces ont été mises en commun. Soixante-quatorze espèces différentes ont été considérées au final dans les analyses (cf. **Tableau 3.3**).

La distribution spatiale des espèces a été modélisée en utilisant les six modèles de distribution d’espèces présentés dans le chapitre 2 (i.e. GLM, GAM, CTA, ANN, RF et GBM), sur la base des conditions environnementales locales décrites grâce aux onze variables listées dans l’**Encadré 3.2**.

Encadré 3.2. Variables environnementales utilisées pour modéliser la distribution spatiale des espèces de poissons à l’échelle française et leur source. Voir chapitre 2 pour la description détaillée des variables.

<u>Hydrographie</u>	<u>Source</u>
1) Région hydrographique	Oberdorff <i>et al.</i> (2001)
2) Superficie drainée en amont	BD CARTHAGE®
3) Localisation dans le gradient amont-aval	BD CARTHAGE®
4) Pente	BD ALTI®
<u>Climat</u>	<u>Source</u>
5) Température - moyenne annuelle	WorldClim
6) Température - écart entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid	WorldClim
7) Précipitations - moyenne annuelle en amont	WorldClim
8) Précipitations - écart entre le mois le plus humide et le mois le plus sec en amont	WorldClim
<u>Pressions anthropiques</u>	<u>Source</u>
9) Densité de population humaine	GEOFLA®
10) Proxy de la qualité de l’eau basé sur les occupations du sol en amont	CORINE Land Cover
11) Densité d’ouvrages hydrauliques	ROE

Comme conseillé par Stockwell & Peterson (2002), seule la distribution spatiale des espèces échantillonnées dans un nombre suffisant de zones (ici plus de 25 ZH) a été prédite, résultant en la modélisation de 60 espèces au total (cf. article **P₃**, **Tableau S1** pour la liste des espèces concernées). Cette démarche permet de s’assurer que la gamme environnementale au sein de laquelle chaque espèce a été observée est représentative de sa niche écologique, les SDM n’étant généralement que peu fiables lorsque cette condition n’est pas vérifiée (Barry & Elith, 2006). Les 14 espèces les plus rares (non modélisées) pouvant néanmoins présenter un intérêt de conservation non négligeable (Platts *et al.*, 2014), celles-ci ont été intégrées dans les analyses en les ajoutant aux assemblages prédits dans les ZH où elles ont été échantillonnées,

comme cela est couramment fait avec les espèces rares en planification de la conservation (e.g. Leathwick *et al.*, 2010 ; Strecker *et al.*, 2011).

3.3.2. Calcul des indices et des facettes

Les neufs indices de diversité précédemment décrits ont été calculés pour l’ensemble des 6097 ZH françaises sur la base des assemblages prédits par les modèles.

L’étape suivante a visé à obtenir une unique valeur par facette, qui synthétise l’information portée par les différents indices retenus pour la quantifier. Pour cela, il a été nécessaire de choisir (i) une méthode pour standardiser les indices et (ii) une méthode pour les agréger par facette (JRCEC, 2008 ; Dobbie & Dail, 2013). Il existe une multitude d’approches permettant de standardiser ou normaliser des variables et indices numériques (voir par exemple les approches décrites dans Milligan & Cooper, 1988). J’ai choisi d’utiliser une méthode classique de standardisation dite de « *0-1 scaling* » (Sneath & Sokal, 1973). Celle-ci transforme les valeurs de chaque indice entre 0 et 1, en attribuant systématiquement la valeur 0 au minimum pris par l’indice et la valeur 1 à son maximum, au moyen de l’équation suivante :

$$X_{STAND} = \frac{X - X_{min}}{X_{max} - X_{min}} \quad (1)$$

avec X_{STAND} l’indice X après standardisation, X_{min} et X_{max} les valeurs minimale et maximale prises par l’indice X , respectivement.

Bien que les indices standardisés par cette méthode n’aient pas la même moyenne ni le même écart-type, ils s’avèrent comparables et relativement équilibrés, tous les indices ayant à peu près la même gamme de valeurs (**Figure 3.4**).

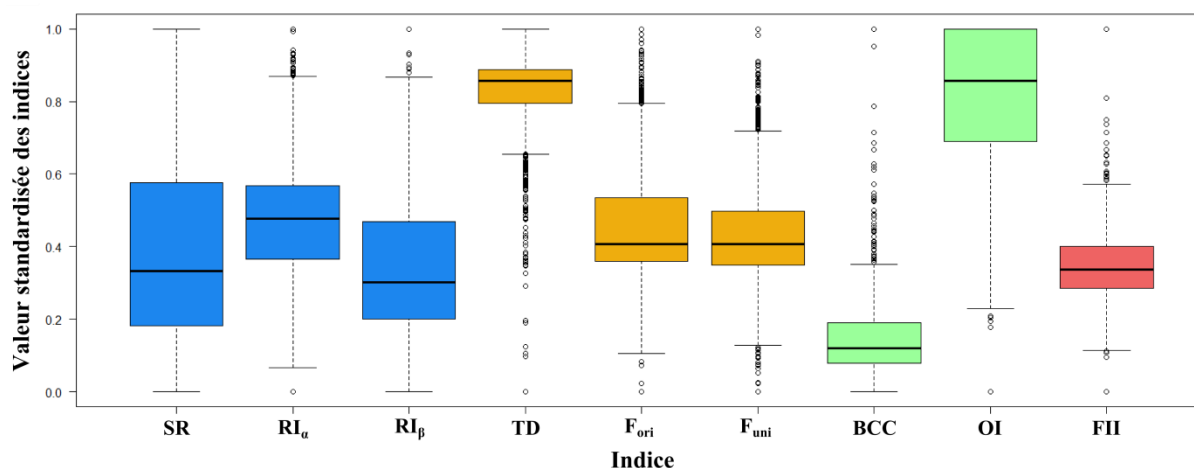


Figure 3.4. Répartition des valeurs standardisées des différents indices retenus pour quantifier la diversité taxonomique (SR, RI_{α} et RI_{β} ; bleu), la diversité fonctionnelle (TD, F_{ori} et F_{uni} ; orange), l'intérêt patrimonial (BCC et OI ; vert) et l'intérêt socio-économique (FII ; rouge) des assemblages de poissons. Pour chaque indice, la médiane est identifiée par le trait horizontal gras en noir, les boîtes délimitent l'écart interquartile, les moustaches s'étendent jusqu'aux minimum et maximum observés, à l'exception des *outliers* symbolisés par des cercles.

Concernant l'agrégation d'indices en une unique valeur synthétique (i.e. création d'indices composites), il existe également de nombreuses possibilités (Dobbie & Dail, 2013 ; Langhans *et al.*, 2014b). Au sein de chaque facette, j'ai décidé d'utiliser une méthode d'agrégation additive et d'accorder le même poids aux différents indices. Ainsi, la valeur synthétique de diversité taxonomique est égale à la somme des trois indices standardisés SR, RI_{α} et RI_{β} , et ainsi de suite pour les trois autres facettes, permettant d'obtenir une unique valeur pour chaque facette et pour chaque ZH (**Figure 3.5**). On peut constater sur ces cartes que les axes majeurs du réseau hydrographique (i.e. les grands fleuves et leurs principaux affluents) présentent une diversité taxonomique élevée mais un faible intérêt patrimonial. On peut aussi observer que les petits bassins versants côtiers (e.g. en Bretagne) sont caractérisés par de fortes valeurs de diversité fonctionnelle et d'intérêt patrimonial tandis que leur diversité taxonomique s'avère relativement faible. Enfin, les ZH situées au sein des grandes chaînes de montagne (e.g. les Alpes, les Pyrénées) présentent un fort intérêt halieutique mais une faible diversité fonctionnelle.

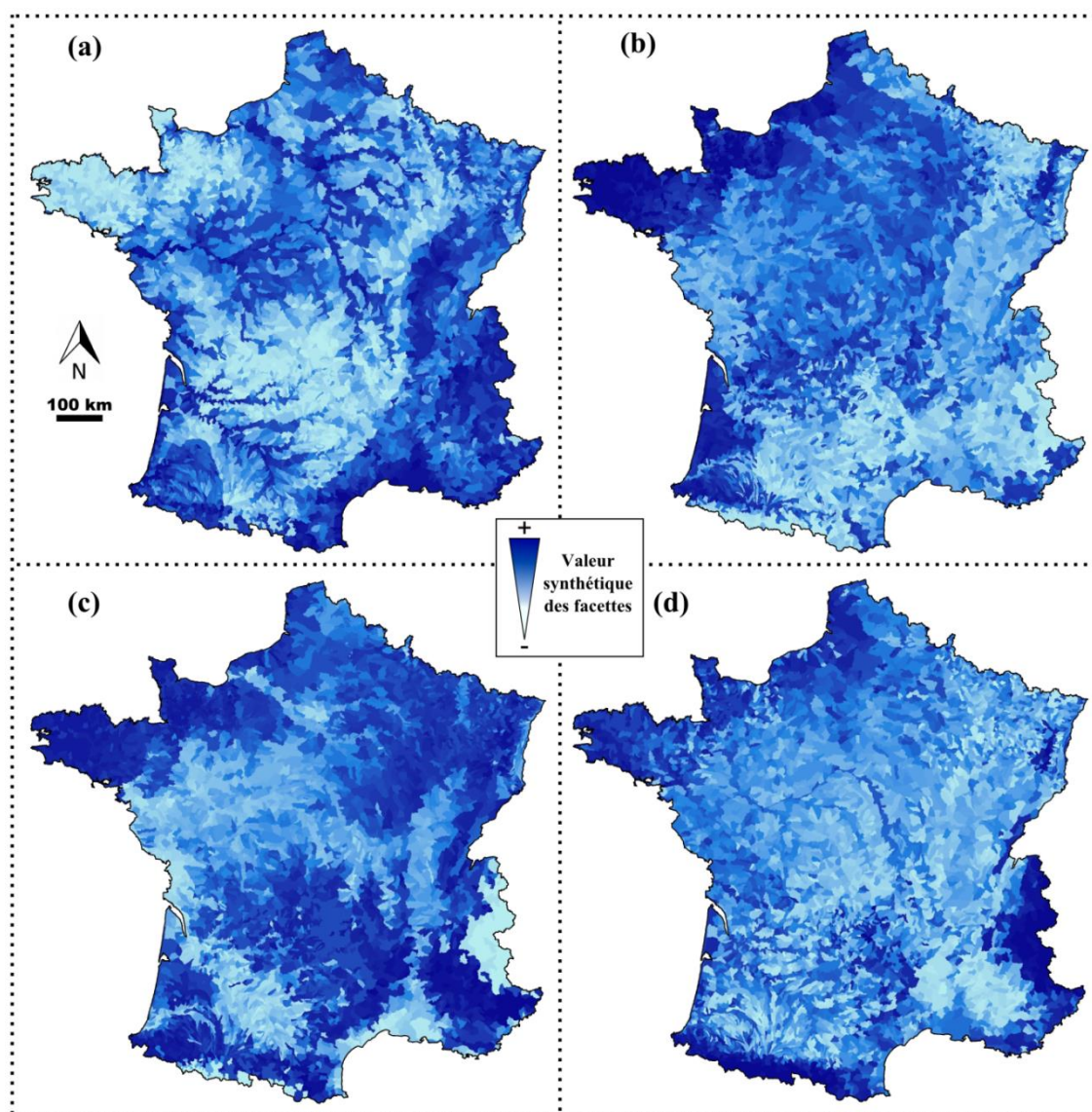


Figure 3.5. Valeurs synthétiques obtenues après agrégation des indices par facette pour les 6097 ZH françaises. Les valeurs des facettes (a) taxonomique, (b) fonctionnelle, (c) patrimoniale et (d) socio-économique sont représentées au moyen d’un gradient allant du bleu clair (faibles valeurs) au bleu foncé (fortes valeurs).

3.3.3. Redondance entre les indices et entre les facettes

Afin de s’assurer que les indices et facettes retenus évaluent des aspects différents de la diversité des assemblages de poissons, j’ai mesuré la redondance (i) entre les indices au sein de chaque facette et (ii) entre les quatre facettes de la diversité. Pour cela, j’ai tout d’abord calculé le coefficient de corrélation de Spearman entre toutes les paires d’indices. Ces derniers se sont tous avérés inférieurs en valeur absolue à 0.7 (i.e. la plus forte corrélation a été obtenue entre SR et RI_{β} , $\rho = -0.69$), suggérant que la redondance entre les indices est relativement faible. De la même manière, la redondance entre les facettes de la diversité a été

évaluée en calculant le coefficient de corrélation de Spearman entre toutes les paires de facettes. La plus forte corrélation a été trouvée entre la diversité taxonomique et l’intérêt patrimonial des assemblages ($\rho = -0.38$), mettant ainsi en évidence la faible redondance entre les facettes. Ce résultat a été confirmé lors de l’application de cette approche multi-facettes de la diversité aux assemblages de poissons de 40 annexes hydrauliques de la Garonne (article **P₂**) échantillonnées dans le cadre d’une étude commune aux projets PrioFish et Adapt’Eau (Projet ANR-11-CEPL-008) (et voir aussi article **P₅** pour une autre application à l’échelle du Pas-de-Calais). Les faibles corrélations entre facettes suggèrent que la méthode développée ici permet d’obtenir une appréciation globale et complémentaire de la diversité des assemblages considérés (Gallardo *et al.*, 2011 ; Lyashevskaya & Farnsworth, 2012).

Chapitre 4 - Comparaison de méthodes de priorisation multi-objectifs et application à la planification de la conservation

4.1. Problématique

Le cadre théorique proposé dans le chapitre précédent permet d'obtenir une évaluation de la diversité d'assemblages de poissons selon quatre facettes différentes. J'ai montré que ces facettes n'étaient pas redondantes et qu'à chacune d'elle correspondait un intérêt spécifique de conservation. En effet, l'approche multi-facettes proposée permet de s'assurer que :

- Plus les assemblages sont riches, originaux et constitués d'espèces rares, plus leur diversité taxonomique est grande.
- Plus les espèces composant un assemblage sont fonctionnellement singulières et originales, et plus les traits biologiques de ces espèces sont diversifiés, plus la diversité fonctionnelle de cet assemblage est élevée.
- Plus la proportion d'espèces natives et menacées d'un assemblage est élevée, plus son intérêt patrimonial est fort.
- Plus l'attractivité pour les pêcheurs des espèces constituant un assemblage est grande, plus l'assemblage a un intérêt socio-économique élevé.

Cependant, la non-redondance des facettes implique qu'elles sont susceptibles de fournir des informations contradictoires, qui peuvent engendrer des conflits lors du choix des zones à protéger par les décisionnaires (Rothley, 1999 ; Wood & Dragicevic, 2007 ; Bergerot *et al.*, 2008). En effet, une zone peut, par exemple, accueillir un assemblage composé d'un faible nombre d'espèces mais qui présentent toutes un fort intérêt patrimonial et halieutique. Une autre zone peut au contraire présenter un assemblage riche en espèces mais composé de nombreuses espèces exotiques fonctionnellement redondantes. Le choix des zones à protéger en priorité peut par conséquent se révéler très rapidement problématique pour les gestionnaires de l'environnement. Afin de proposer des solutions adaptées à ce type de situation couramment rencontré, il est nécessaire de classer de manière relative l'ensemble des zones considérées selon leur priorité de conservation, en ciblant les zones présentant les meilleurs compromis entre facettes (Kramer *et al.*, 2013). Pour atteindre cet objectif, j'ai sélectionné et comparé plusieurs méthodes dites « d'optimisation multi-objectifs » (Collette & Siarry, 2002).

4.2. Présentation des méthodes de priorisation multi-objectifs étudiées

Parmi les nombreuses méthodes d'optimisation multi-objectifs existantes (voir par exemple Collette & Siarry, 2002), j'en ai sélectionnées trois que j'ai adaptées aux spécificités de la planification de la conservation (appelées « méthodes de priorisation multi-objectifs » par la suite). Ces trois méthodes de priorisation multi-objectifs étant présentées en détail dans l'article **P₃** et dans les références qui y sont citées, je ne les décrirai que brièvement ici. Ces méthodes s'appuient sur des principes théoriquement très différents, mais elles permettent toutes d'obtenir une unique valeur synthétique pour chaque unité de planification à partir des différents objectifs de conservation. Dans un but de généralisation, le terme « objectifs de conservation » est utilisé par la suite pour désigner les facettes de la diversité décrites dans le chapitre 3.

Premièrement, j'ai sélectionné une méthode de notation multi-critères traditionnellement utilisée en planification de la conservation (e.g. Dony & Denholm, 1985 ; Roberts *et al.*, 2003b ; Wood & Dragicevic, 2007 ; Bergerot *et al.*, 2008 ; Chantepie *et al.*, 2011 ; Zhang *et al.*, 2013), qui consiste à calculer une combinaison linéaire pondérée des différents objectifs. Le choix des poids à affecter à chaque objectif est généralement subjectif, ce qui représente l'un des principaux défauts des méthodes de notation multi-critères (cf. chapitre 1). En effet, il n'existe pas de procédure standardisée permettant de définir ces poids (JRCEC, 2008), certains choisissant de le faire après concertation avec des experts ou des acteurs locaux (e.g. Regan *et al.*, 2007), et d'autres s'appuyant sur l'analyse statistique des corrélations entre les objectifs (e.g. Moffett *et al.*, 2005). Souhaitant placer cette étude dans le cadre le plus général possible et ne disposant pas d'*a priori* sur l'importance relative des différents objectifs de conservation, j'ai choisi d'accorder le même poids à chacun d'eux, comme cela est le plus couramment fait dans cette situation (JRCEC, 2008 ; Dobbie & Dail, 2013 ; Langhans *et al.*, 2014b). Ainsi, pour chaque zone, la priorité de conservation est égale à la somme des objectifs de conservation standardisés (**Equation 2**).

$$\text{Score} = \sum_{i=1}^{N_{obj}} w_i * Obj_i \quad (2)$$

avec Obj_i le $i^{\text{ème}}$ objectif de conservation, w_i la pondération associée à l'objectif i (avec $\sum w_i = 1$) et N_{obj} le nombre total d'objectifs considérés. Dans cette étude, $N_{obj} = 4$ et pour tout i , $w_i = 0.25$.

Deuxièmement, les objectifs de conservation ont été utilisés comme données d'entrée (i.e. *input data*) dans Zonation v3.0¹⁹ (Moilanen *et al.*, 2009a), qui est un logiciel de planification de la conservation librement utilisable. L'utilisation de ce type de logiciel pour synthétiser différents objectifs de conservation est notamment conseillée par McDonnell *et al.* (2002) et Regan *et al.* (2007), car elle permet de tenir compte des propriétés du logiciel utilisé (e.g. la complémentarité des zones sélectionnées), tout en conservant les caractéristiques initiales des objectifs de conservation (i.e. l'approche multi-facettes de la diversité dans notre cas). Cette méthode met ainsi en application l'une des manières prometteuses de combiner les approches de notation et les approches basées sur la complémentarité identifiée dans le chapitre 1 (Zeydanlı *et al.*, 2012). De plus, les sorties (i.e. *output*) du logiciel Zonation possèdent deux propriétés majeures que ne proposent pas les autres méthodes :

- (i) Les zones identifiées comme ayant les plus fortes priorités de conservation sont complémentaires sur la base des différents objectifs de conservation considérés, selon le principe de complémentarité défini par Vane-Wright *et al.* (1991).
- (ii) Les priorités de conservation tiennent compte de la proximité des zones le long du réseau hydrographique (i.e. connectivité longitudinale) (Moilanen *et al.*, 2008). Ainsi, deux zones présentant de fortes valeurs pour les différents objectifs et étant de plus voisines (le long du gradient amont-aval) obtiendront des priorités de conservation plus élevées que si elles étaient éloignées et entourées de zones à faible intérêt de conservation. Cette propriété est intéressante car elle s'appuie sur la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson, 1967), qui stipule notamment qu'une unique réserve de grande taille est plus efficace en termes de conservation que plusieurs petites réserves isolées (Diamond, 1975 ; Williams *et al.*, 2004 ; Nicholson *et al.*, 2006), même si cette théorie reste encore au cœur de nombreux débats (Marsh *et al.*, 2014).

Le principe de Zonation est de classer l'ensemble des zones étudiées en fonction de leur importance respective pour le maintien de la biodiversité régionale. Pour cela, l'algorithme du logiciel débute en considérant l'ensemble des zones, puis calcule de manière itérative la perte de biodiversité qui est potentiellement engendrée par le retrait de chacune des zones, sur la base des caractéristiques biologiques considérées (e.g. les espèces présentes, les objectifs de conservation dans notre cas) (Moilanen *et al.*, 2005). Cette procédure permet d'obtenir une carte hiérarchisée de la région étudiée où chaque zone est notée entre 0 (i.e. zones contribuant

¹⁹ <http://cbig.it.helsinki.fi/software/zonation>

très faiblement à la biodiversité régionale et donc peu prioritaires en termes de conservation) et 1 (i.e. zones irremplaçables à protéger en priorité).

Troisièmement, j'ai considéré une dernière méthode basée sur le principe d'optimalité de Pareto, qui provient d'études socio-économiques réalisées au début du 20^{ème} siècle (Pareto, 1906). Lorsqu'une solution à un problème multi-objectifs est identifiée comme optimale au sens de Pareto, cela implique qu'il n'existe pas d'autres solutions présentant des valeurs plus élevées pour tous les objectifs simultanément (la solution est alors dite « dominante ») (Reynolds & Ford, 1999 ; Zitzler & Thiele, 1999). Différentes études ont identifié l'optimalité de Pareto comme le principe le plus approprié pour résoudre les problèmes d'optimisation multi-objectifs, spécifiant que les solutions optimales obtenues devaient être considérées en priorité (Ascough *et al.*, 2008 ; Moilanen *et al.*, 2009b ; Irisarri *et al.*, 2011). J'ai adapté et appliqué ce principe à la planification de la conservation en considérant chaque zone comme une solution et en comparant l'ensemble des zones selon le principe d'optimalité de Pareto. Le classement des zones s'effectue de la manière suivante (cf. article **P₃**, **Figure 1** pour une représentation schématique de la méthode) :

- (i) Les zones correspondant aux solutions optimales (i.e. non dominées, aucune zone ne présentant de valeurs plus fortes pour les quatre objectifs de conservation en même temps) constituent le premier rang (ou front) de Pareto (Reynolds & Ford, 1999 ; Zitzler & Thiele, 1999). Les plus fortes priorités de conservation sont alors affectées à ces zones, car celles-ci représentent le meilleur compromis entre les différents objectifs et ne peuvent être objectivement départagées (Rothley, 1999 ; Kennedy *et al.*, 2008 ; Kramer *et al.*, 2013)
- (ii) Ces zones sont exclues de l'analyse et les nouvelles solutions optimales sont alors recherchées. Ces zones ainsi identifiées constituent le second rang de Pareto, auxquelles sont attribuées des priorités de conservation inférieures à celles des zones du premier rang. Les zones appartenant au second rang sont à leur tour retirées de l'analyse et cette étape est répétée jusqu'à ce que toutes les zones aient été affectées à un rang de Pareto.
- (iii) Les zones sont ensuite classées de manière continue au sein de chaque rang. Pour cela, le nombre de zones dominées (i.e. présentant des valeurs inférieures pour les quatre objectifs simultanément) par chacune des zones est calculé. Au sein de chaque rang, la priorité de conservation des zones dominant un maximum d'autres zones est alors augmentée alors que celle des zones n'en dominant qu'un faible nombre reste

inchangée. Cette dernière étape n'est pas obligatoire, le classement par rang étant généralement considéré comme idéal, mais elle permet d'obtenir un classement continu des zones qui soit comparable à celui obtenu avec les autres méthodes de priorisation multi-objectifs que j'ai étudiées.

Ainsi, les zones présentant les plus fortes priorités de conservation au sens de Pareto sont celles qui ne sont pas dominées et qui dominent un grand nombre d'autres zones, simultanément.

Les priorités de conservation obtenues en appliquant les trois méthodes de priorisation multi-objectifs aux quatre facettes de la diversité calculées à l'échelle française sont représentées dans la **Figure 4.1**.

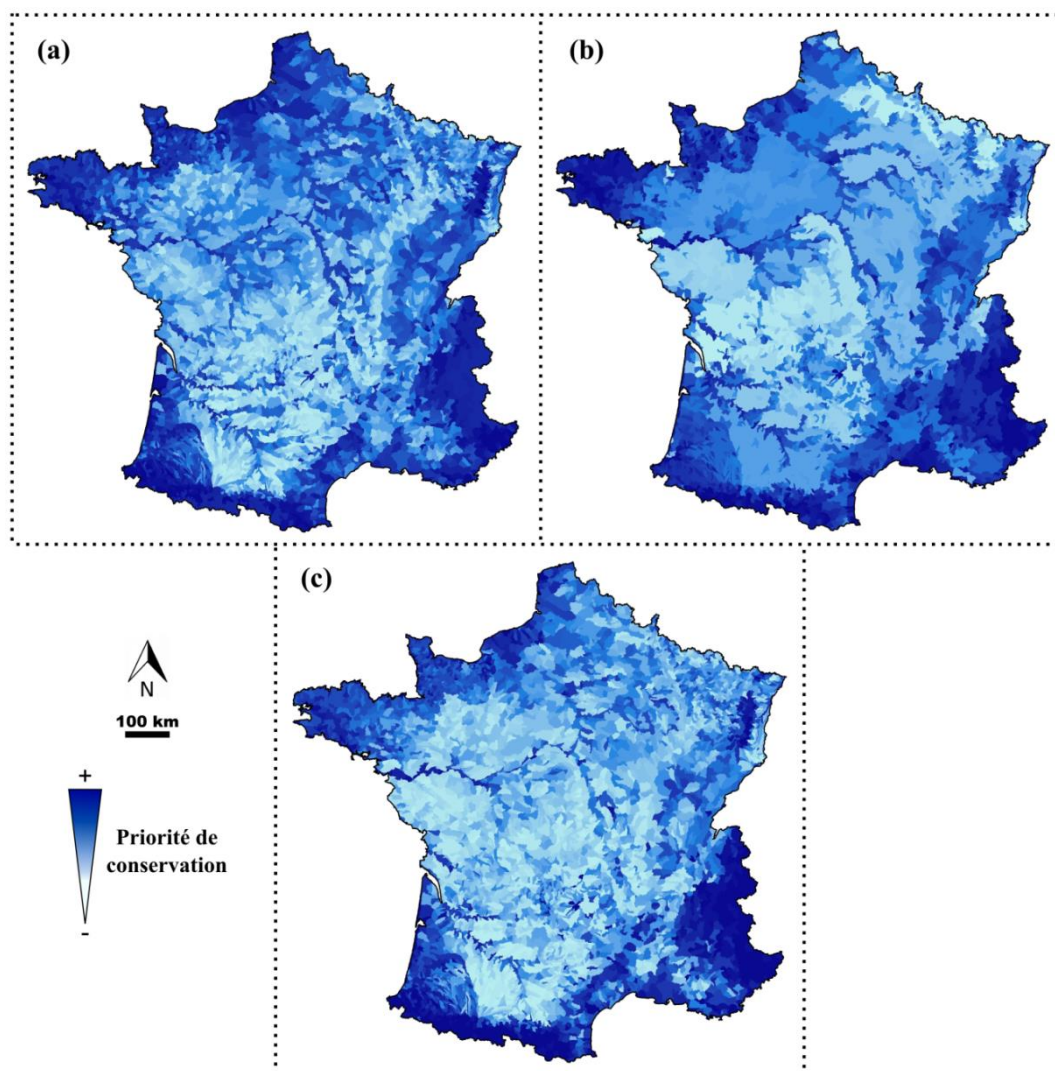


Figure 4.1. Priorités de conservation pour les assemblages de poissons de rivière en France, d'après trois méthodes : (a) notation multi-critères, (b) logiciel Zonation, et (c) principe d'optimalité de Pareto. Ces priorités de conservation sont représentées au moyen d'un gradient allant du bleu clair (priorités faibles) au bleu foncé (priorités élevées).

On peut remarquer que les zones identifiées comme les plus prioritaires pour la conservation sont très similaires quelle que soit la méthode de priorisation considérée. En effet, les chaînes de montagnes (i.e. les Alpes, les Pyrénées et les Vosges), les petits bassins côtiers (i.e. une partie des côtières atlantiques et méditerranéens, ainsi que ceux de la Manche et de la Bretagne) et la partie aval des grands fleuves (i.e. la Loire, la Seine, la Garonne et le Rhône) présentent systématiquement de fortes priorités de conservation.

4.3. Comparaisons empirique et théorique des méthodes de priorisation multi-objectifs

Les différentes méthodes de priorisation multi-objectifs étudiées ont été comparées à la fois sur des critères empiriques et quantitatifs, à travers l'évaluation de la similarité et de la pertinence des priorités de conservation obtenues, et sur des facteurs théoriques et qualitatifs, notamment liés à leur mise en œuvre.

Tout d'abord, la congruence spatiale des priorités de conservation obtenues avec les trois méthodes de priorisation multi-objectifs a été calculée. Cette évaluation permet de quantifier la similarité entre les sorties (i.e. *outputs*) des méthodes de priorisation en fonction de la proportion de zones qu'il est possible de protéger (Strecker *et al.*, 2011 ; Pool *et al.*, 2014). En effet, pour une fraction donnée du paysage disponible pour la conservation, la congruence spatiale est égale à la proportion de zones sélectionnées comme prioritaires par les trois méthodes de priorisation parmi les zones disponibles pour la conservation. Par exemple, considérons que seulement 10% de l'ensemble des zones peuvent être conservées (dû à des ressources financières et humaines limitées par exemple), la congruence spatiale entre les méthodes correspond alors à la proportion de zones sélectionnées simultanément par les trois méthodes parmi les 10% des zones ayant obtenu les plus fortes priorités de conservation (notées « TOP10% » dans la suite du manuscrit) pour chacune des méthodes. La valeur de congruence spatiale a ainsi été calculée pour chaque fraction du paysage avec un pas de 0.01 afin d'obtenir une courbe de congruence (**Figure 4.2**). Ce graphique permet de constater que la congruence spatiale entre les trois méthodes peut être très variable en fonction de la fraction du paysage disponible pour la conservation. En effet, quand peu de zones peuvent être protégées, les trois méthodes sélectionnent des zones prioritaires très différentes. La congruence augmente toutefois rapidement avec la proportion de zones pouvant être protégées, jusqu'à atteindre un seuil lorsqu'environ 25% des zones sont disponibles pour la

conservation. Au-delà de ce seuil, les méthodes s'avèrent fortement congruentes, avec plus de 70% de zones sélectionnées en commun par les trois méthodes lorsque plus de 25% des zones peuvent être protégées. Ces résultats suggèrent que les différentes méthodes identifient globalement les même grandes régions géographiques concentrant les plus fortes priorités de conservation (i.e. les chaînes de montagnes, les petits bassins côtiers et la partie aval des grands fleuves), mais qu'au sein de ces régions, les méthodes fournissent des classements relativement différents, d'où la faible congruence spatiale mesurée lorsque peu de zones peuvent être protégées.

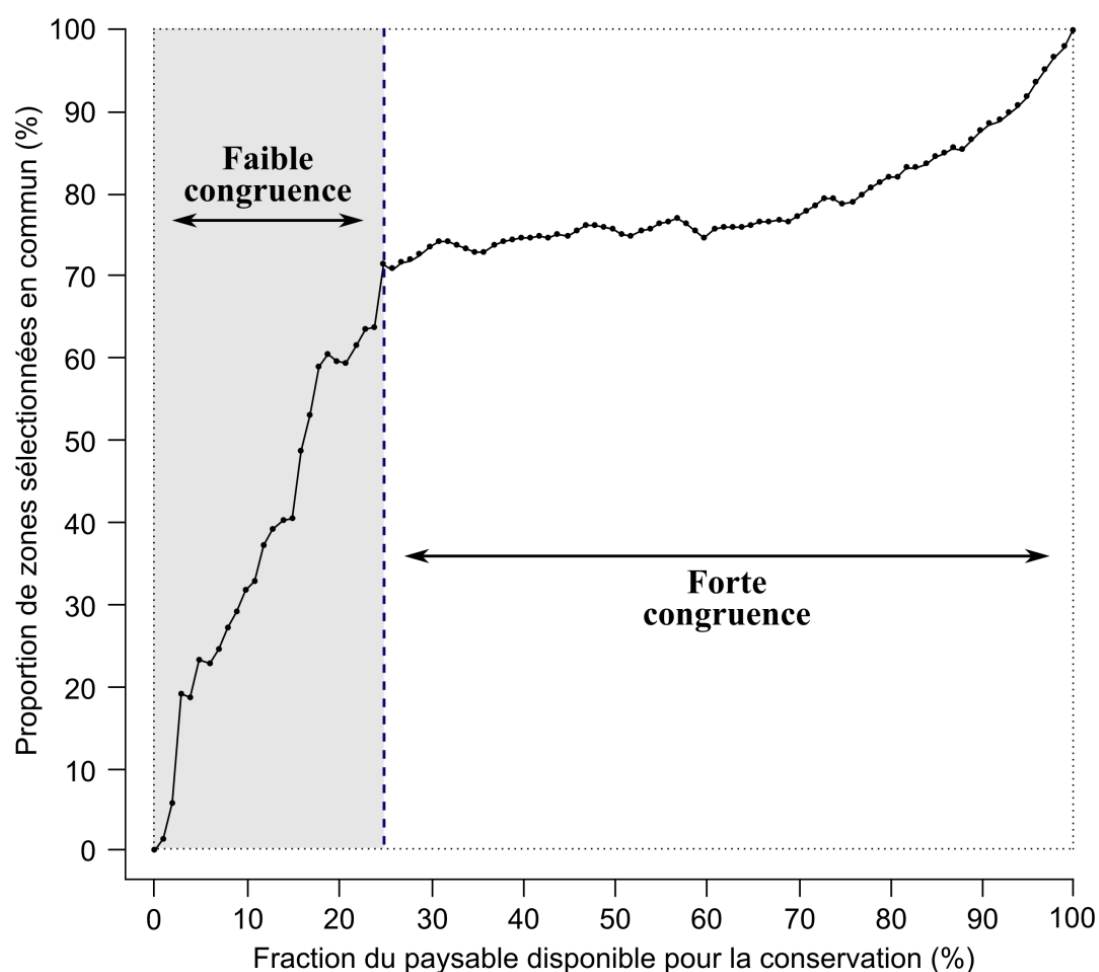


Figure 4.2. Congruence spatiale mesurée entre les priorités de conservation obtenues avec les trois méthodes de priorisation multi-objectifs en fonction de la fraction du paysage disponible pour la conservation. La ligne verticale en pointillés (correspondant à 25% des zones disponibles pour la conservation) matérialise la limite entre les secteurs du graphique à faible congruence (partie grisée à gauche) et à forte congruence (à droite) entre les méthodes.

Etant donnée la faible congruence spatiale entre les méthodes lorsqu'il est concrètement possible de ne conserver que de faibles fractions du paysage, j'ai proposé une méthode consensuelle (appelée « consensus » par la suite) alternative à la sélection d'une

unique méthode. Son principe est de considérer comme priorité finale de conservation la moyenne des priorités obtenues avec les trois méthodes de priorisation multi-objectifs (**Figure 4.3.a**). Il a été récemment mis en évidence que ce type d'approche pouvait augmenter l'efficacité de la priorisation (Meller *et al.*, 2014). Les zones identifiées comme prioritaires à protéger par le consensus se sont avérées très similaires à celles identifiées par les méthodes prises séparément (**Figure 4.1**).

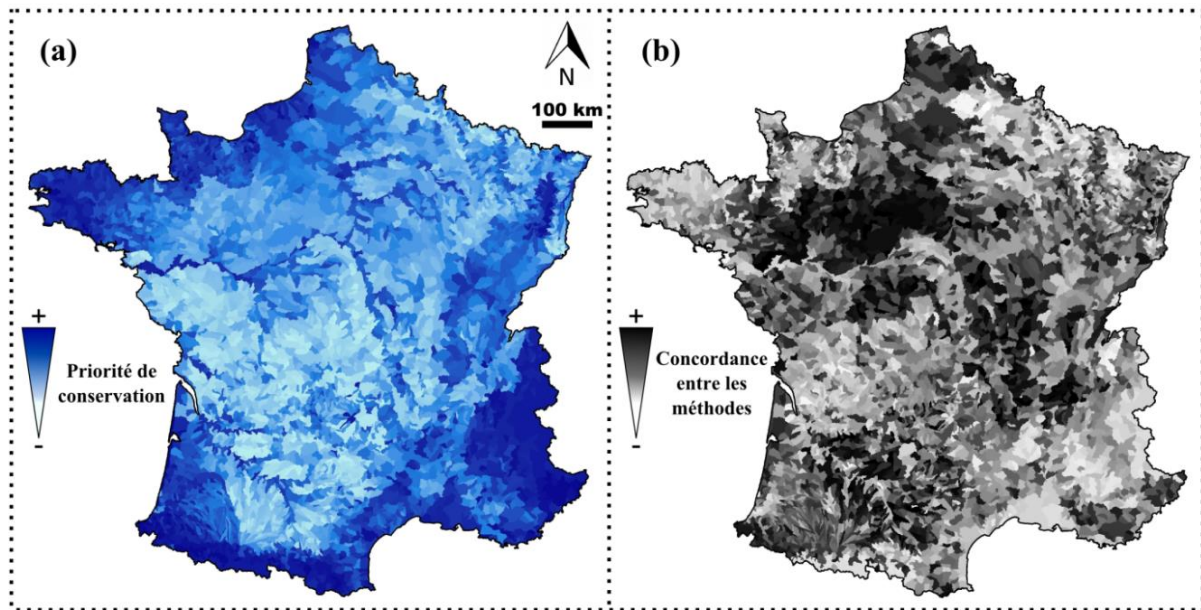


Figure 4.3. Consensus entre les priorités de conservation obtenues avec les trois méthodes de priorisation multi-objectifs considérées et concordance entre les trois méthodes. (a) Les valeurs du consensus (i.e. la moyenne des priorités de conservation obtenues avec les trois méthodes ; cf. **Figure 4.1**) sont représentées au moyen d'un gradient allant du bleu clair (priorités faibles) au bleu foncé (priorités élevées). (b) La concordance entre les priorités de conservation obtenues avec les trois méthodes est représentée au moyen d'un gradient de gris allant du blanc (fortes valeurs de RMSE indiquant une faible concordance entre les méthodes) au noir (faibles valeurs de RMSE indiquant que les trois méthodes fournissent des priorités de conservation très proches).

Une autre mesure de la concordance entre les trois méthodes de priorisation multi-objectifs a été calculée pour chaque zone en utilisant l'erreur quadratique moyenne (*Root Mean Square Error*, RMSE) des priorités de conservation obtenues avec les trois méthodes (**Figure 4.3.b**) :

$$RMSE_k = \frac{1}{3} \sqrt{(P1_k - P2_k)^2 + (P1_k - P3_k)^2 + (P2_k - P3_k)^2} \quad (3)$$

avec $RMSE_k$ la valeur de RMSE correspondant à la zone k , et $P1_k$, $P2_k$ et $P3_k$ la priorité de conservation obtenue pour la zone k en appliquant la méthode de notation multi-critères, la méthode utilisant Zonation et la méthode basée sur le principe d'optimalité de Pareto, respectivement.

Si, pour une zone donnée, la RMSE est faible, cela signifie que les trois méthodes de priorisation ont donné des priorités de conservation proches pour cette zone (i.e. forte concordance). Au contraire, si la RMSE est forte, les priorités de conservation données par les méthodes sont très variables pour la zone considérée (i.e. faible concordance). La RMSE permet ainsi de compléter la priorisation en informant sur sa « fiabilité », c'est-à-dire en évaluant si les méthodes s'accordent ou non sur les valeurs de priorité de conservation. En d'autres termes, le consensus informe sur la moyenne des priorités de conservation, tandis que la RMSE évalue la variabilité entre les méthodes. On peut constater sur la **Figure 4.3** que les zones présentant les plus fortes priorités de conservation (i.e. les chaînes de montagnes, les petits bassins côtiers et la partie aval des grands fleuves) sont généralement celles qui présentent la plus faible concordance entre les méthodes. Il paraît par conséquent essentiel de considérer simultanément les priorités de conservation et la concordance entre les méthodes, afin de minimiser les incertitudes sur la priorisation réalisée. Ainsi, il semble que certains bassins côtiers du nord de la France, ainsi que certaines ZH du sud-ouest de la France (i.e. bassin de l'Adour) et du sud-est des Alpes présentent à la fois de fortes priorités de conservation et une forte concordance entre les méthodes, offrant ainsi potentiellement le meilleur compromis entre priorité et incertitude.

Enfin, pour évaluer la pertinence et l'efficacité de la priorisation obtenue avec les différentes méthodes et leur consensus, l'idéal serait de les comparer sur la base de critères indépendants vis-à-vis de ceux initialement considérés dans la priorisation (e.g. basés sur dires d'experts) (Meller *et al.*, 2014). Ne disposant pour l'instant pas de tels critères, j'ai choisi de comparer les méthodes selon les valeurs moyennes des neuf indices, décrits dans le chapitre 3, calculées sur les zones ayant obtenu les priorités de conservation les 10% plus élevées (TOP10%) pour chacune des méthodes (**Tableau 4.1**). Le choix de considérer le TOP10% a été fait arbitrairement, mais en respectant deux critères : (i) un nombre suffisant de zones (i.e. 10% des zones correspond à 610 ZH), et (ii) une fraction du paysage où la congruence spatiale entre les méthodes reste assez faible (i.e. congruence d'environ 30% ; cf. **Figure 4.2**).

Tableau 4.1. Evaluation des méthodes de priorisation vis-à-vis des neuf indices de diversité décrits dans le chapitre 3. Les valeurs indiquées correspondent aux moyennes des indices standardisés (à l'exception de la richesse spécifique pour laquelle la valeur brute a été conservée) calculées sur les zones du TOP10%. Pour chaque indice, les méthodes ayant obtenu la moyenne la plus élevée et la moyenne la plus faible sont indiquées en vert et en rouge, respectivement. La moyenne des neuf indices obtenue sur l'ensemble des 6097 zones est aussi indiquée pour comparaison. Pour les abréviations, voir la description des indices dans le chapitre 3.

	SR	RI _{α}	RI _{β}	TD	F _{ori}	F _{uni}	BCC	OI	FII
Notation multi-critères	6.5	0.72	0.80	0.17	0.65	0.51	0.47	0.93	0.59
Zonation	7.6	0.66	0.77	0.15	0.64	0.49	0.43	0.89	0.63
Pareto	5.7	0.71	0.83	0.13	0.66	0.48	0.44	0.88	0.68
Consensus	5.9	0.70	0.81	0.14	0.65	0.49	0.44	0.89	0.67
Moyenne sur les 6097 zones	13.7	0.62	0.67	0.19	0.57	0.45	0.34	0.90	0.44

Tout d'abord, on peut remarquer qu'aucune des méthodes n'est supérieure aux autres sur l'ensemble des critères d'évaluation. La méthode de notation multi-critères semble toutefois être la méthode la plus performante, en obtenant la meilleure évaluation pour cinq des neuf indices. Globalement les méthodes de priorisation étudiées s'avèrent efficaces, avec des valeurs moyennes d'indices généralement plus élevées dans les zones du TOP10% que sur l'ensemble des 6097 zones étudiées, à l'exception des indices SR, TD et OI. En effet, il apparaît que ces méthodes ont tendance à sélectionner comme prioritaires des zones relativement pauvres en espèces (SR) et présentant une proportion plus faible d'espèces natives (OI) que ce qui est rencontré en moyenne sur l'ensemble des assemblages de poissons en France. Cependant, il semblerait que ces zones soient plus riches en espèces menacées (BCC), rares (RI _{α}) et présentant un intérêt pour les pêcheurs (FII), par rapport à ce qui est observé à l'échelle de la France entière. Ce constat peut s'expliquer par les différents compromis existant entre les neuf indices. Par exemple, étant donné que les assemblages considérés semblent être majoritairement composés d'espèces natives (i.e. moyenne de l'indice OI proche de 1), il est possible qu'une zone accueillant quelques espèces non-natives mais dont l'intérêt halieutique est élevé (e.g. l'aspe, le black-bass à grande bouche) obtienne une plus forte priorité de conservation qu'une zone accueillant uniquement des espèces natives. Enfin, cette évaluation montre que le consensus représente bien un compromis entre les trois méthodes de priorisation, avec une évaluation intermédiaire sur l'ensemble des critères considérés.

Ainsi, la comparaison empirique des différentes méthodes de priorisation multi-objectifs a montré que leur application pouvait résulter en des priorités de conservation très différentes lorsque la proportion de zones disponibles pour la conservation était faible (i.e. inférieure à 25%). Etant donné que les moyens financiers et humains alloués à la conservation des milieux naturels sont très limités, le nombre de zones qu'il est effectivement possible de protéger est généralement faible (Wilson *et al.*, 2006 ; Bottrill *et al.*, 2008 ; Hambler & Canney, 2013). Par conséquent, la plupart des situations concrètement rencontrées en planification de la conservation se retrouve dans les conditions où les trois méthodes de priorisation comparées donnent des résultats très différents. Il est ainsi essentiel d'identifier soigneusement et précisément la méthode de priorisation qui convient le mieux aux besoins, contraintes et objectifs de l'étude. J'ai montré précédemment que selon le critère d'évaluation considéré, l'efficacité des méthodes est variable, et qu'aucune méthode ne semble univoquement meilleure que les autres. Par conséquent, il peut être nécessaire de considérer certains aspects plus théoriques, liés par exemple à l'application des différentes méthodes et aux principes sur lesquelles elles s'appuient, afin de choisir de manière appropriée la méthode de priorisation à utiliser.

Tout d'abord, d'un point de vue purement théorique, la principale différence entre les méthodes concerne la manière dont les objectifs de conservation sont traités les uns par rapport aux autres. La méthode utilisant Zonation classe les zones étudiées de sorte que les zones évaluées comme prioritaires soient représentatives des différents objectifs de la manière la plus complémentaire possible (Leathwick *et al.*, 2010 ; Arponen *et al.*, 2012). Par contre, la méthode basée sur le principe d'optimalité de Pareto s'appuie sur une relation de dominance entre les zones qui se veut la plus objective possible (Rothley, 1999). Enfin, la méthode de notation multi-critères, qui consiste à additionner les objectifs de conservation, n'implique pas de relation particulière entre les objectifs, exception faite de leur pondération qui peut permettre de leur accorder une importance relative différente (Dobbie & Dail, 2013). Ainsi, la méthode la plus appropriée à une situation donnée dépendra de si l'on souhaite privilégier la complémentarité entre les objectifs (i.e. Zonation), utiliser une approche objective et sans *a priori* sur les objectifs (i.e. Pareto), ou affecter des importances relatives différentes aux objectifs de conservation (i.e. notation multi-critères). De plus, afin de privilégier la connectivité entre les zones et l'agrégation des zones prioritaires en larges patches, la méthode utilisant Zonation s'avère être la plus adéquate. Enfin, la dernière grande différence entre les méthodes de priorisation considérées est leur facilité de mise en œuvre et le temps de calcul

requis. Sur ces deux aspects, la méthode de notation multi-critères possède l'avantage d'être très simple et très rapide à mettre en place. En revanche, l'application des deux autres méthodes de priorisation requiert des compétences en programmation et en SIG, et le temps nécessaire pour faire tourner les algorithmes correspondant peut se révéler beaucoup plus long²⁰, notamment lorsque le nombre total de zones à classer est très grand (Kennedy *et al.*, 2008 ; Moilanen *et al.*, 2009a).

Finalement, le consensus entre les trois méthodes de priorisation se présente effectivement comme une alternative séduisante à l'utilisation d'une unique méthode, en permettant de profiter au moins partiellement des avantages de chacune des méthodes, mais en exigeant d'avoir à disposition les compétences et le temps suffisant pour pouvoir appliquer les trois méthodes.

²⁰ Pour le classement des 6097 zones considérées, le temps de calcul requis est de l'ordre de quelques secondes pour la méthode de notation multicritères, de plusieurs dizaines de minutes pour celle basée sur l'optimalité de Pareto et de plusieurs heures pour celle utilisant Zonation.

Chapitre 5 - Durabilité des priorités de conservation face aux changements globaux

5.1. Problématique

La méthodologie développée au cours des chapitres précédents a rendu possible l'identification spatiale des priorités de conservation, à l'échelle du réseau hydrographique français, en se basant sur les assemblages de poissons prédits dans les conditions environnementales actuelles. Cependant, les changements environnementaux attendus à l'échelle globale dans les décennies à venir (i.e. changements globaux) sont amenés à modifier profondément les milieux et les habitats (Malmqvist & Rundle, 2002 ; Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Lee & Jetz, 2008). Parmi les principales composantes de ces changements globaux, on retrouve notamment :

- Les changements climatiques, qui concernent en particulier l'évolution des températures, des précipitations et de la fréquence des événements climatiques extrêmes (Trenberth *et al.*, 2014 ; Vautard *et al.*, 2014).
- Les changements d'utilisation des terres, qui pourraient se traduire, selon les régions, par une intensification des pratiques agricoles ou au contraire un abandon des terres exploitées (Scharlemann *et al.*, 2004 ; Lawler *et al.*, 2014).
- Le développement de l'urbanisation, en réponse à la croissance démographique (Grimm *et al.*, 2008).
- L'apparition de nouvelles espèces potentiellement invasives, qui peut être liée à la dégradation des habitats (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Leprieux *et al.*, 2008).
- La modification du débit et des régimes d'écoulement des rivières, qui pourraient être fortement influencés par le développement des activités humaines, en particulier *via* les prélèvements d'eau pour les populations, l'agriculture ou l'industrie et la création de nouveaux réservoirs (Vörösmarty *et al.*, 2010 ; Laizé *et al.*, 2014).

Ces changements globaux sont amenés à fortement modifier les caractéristiques environnementales des écosystèmes aquatiques continentaux, ainsi que la biodiversité qu'ils accueillent (Daufresne & Boët, 2007 ; Heino *et al.*, 2009 ; Palmer *et al.*, 2009 ; Bellard *et al.*, 2012 ; Markovic *et al.*, 2014). Ainsi, les zones actuellement identifiées comme devant être protégées en priorité pourraient ne plus l'être dans le futur, et donc ne plus contribuer aussi efficacement à la conservation de la biodiversité (McClanahan *et al.*, 2008 ; Carroll *et al.*, 2010 ; Strange *et al.*, 2011 ; Iwamura *et al.*, 2013). Par conséquent, la protection des zones dont l'intérêt écologique futur est incertain pourrait représenter un gaspillage des ressources

allouées à la conservation (Carvalho *et al.*, 2011 ; Groves *et al.*, 2012 ; Bond *et al.*, 2014), alors que celles-ci sont déjà fortement limitées (Wilson *et al.*, 2006 ; Bottrill *et al.*, 2008 ; Hambler & Canney, 2013).

Dans ce chapitre, j'ai cherché à évaluer si les priorités de conservation actuelles seront durables sous différents scénarios de changements globaux, et à identifier les zones qui pourraient maintenir un fort intérêt écologique dans le futur. Ces dernières représenteraient alors des zones appropriées à protéger dès à présent. Pour cela, l'approche la plus souvent employée consiste à prédire la distribution spatiale potentielle des espèces étudiées sous un scénario de changements globaux (e.g. Araújo & Rahbek, 2006 ; Buisson *et al.*, 2008b, 2010b ; Bond *et al.*, 2011 ; Markovic *et al.*, 2012, 2014), avant de les intégrer dans un cadre de planification de la conservation (e.g. Groves *et al.*, 2012 ; Schwartz, 2012 ; Faleiro *et al.*, 2013 ; Bond *et al.*, 2014). Les SDM représentent des outils appropriés et couramment utilisés pour réaliser ces prédictions (Pearson & Dawson, 2003 ; Araújo *et al.*, 2005 ; Jeschke & Strayer, 2008). La procédure à suivre consiste alors à calibrer les modèles sur les conditions environnementales actuelles avant de les projeter dans les conditions environnementales attendues dans le futur (Araújo, 2009 ; Buisson *et al.*, 2010a).

De nombreuses études ont souligné l'importance de considérer simultanément plusieurs composantes des changements globaux afin d'identifier efficacement les mesures de gestion les plus adaptées (e.g. Jetz *et al.*, 2007 ; Lee & Jetz, 2008 ; Nelson *et al.*, 2009b ; Martin *et al.*, 2013), en particulier pour la conservation de la biodiversité aquatique continentale (e.g. Mantyka-Pringle *et al.*, 2014). Je me suis par conséquent attaché à intégrer des scénarios d'évolution potentielle pour trois composantes majeures des changements globaux : les changements climatiques, les changements d'utilisation des terres et les changements de densité de population humaine.

5.2. Modélisation de la distribution spatiale future potentielle des espèces

Dans ce chapitre, j'ai choisi de comparer deux périodes temporelles. La première correspond à la période actuelle, pour laquelle j'ai considéré un aperçu général de ce qui a été observé sur la période 1990-2010, tant au niveau environnemental (e.g. climat actuel) que biologique (i.e. assemblages de poissons prédits actuellement). La période future choisie

correspond à la fin du siècle (i.e. 2080-2100), en considérant les conditions environnementales et biologiques prédites sous plusieurs scénarios de changements globaux. Ces scénarios correspondent à différentes alternatives du développement mondial en fonction d'un large éventail de facteurs démographiques, économiques et technologiques ainsi que des émissions de gaz à effet de serre qui en résultent (IPCC, 2007, 2013). Trois scénarios d'intensité croissante de changements globaux ont été utilisés : un scénario « faible », un scénario « moyen » et un scénario « fort ». Ces derniers correspondent à la combinaison de différents scénarios climatiques (scénarios RCP ; IPCC, 2013), de changements d'utilisation des terres (scénarios SRES ; IPCC, 2007) et de croissance démographique (scénario de l'Organisation des Nations Unies²¹).

Afin de modéliser à l'échelle française les distributions spatiales actuelle et future des espèces de poissons, j'ai repris les variables utilisées dans les chapitres précédents (**Encadré 5.1**).

Encadré 5.1. Variables environnementales utilisées pour modéliser la distribution spatiale des espèces de poissons à l'échelle française dans les conditions environnementales actuelle et future. Voir chapitre 2 pour la description détaillée des variables et de leur source.

<u>Hydrographie</u>	Source
1) Région hydrographique	Oberdorff <i>et al.</i> (2001)
2) Superficie drainée en amont	BD CARTHAGE®
3) Localisation dans le gradient amont-aval	BD CARTHAGE®
4) Pente	BD ALTI®
<u>Climat</u>	Source
5) Température - moyenne annuelle	Météo France
6) Température - écart entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid	Météo France
7) Précipitations - moyenne annuelle en amont	Météo France
8) Précipitations - écart entre le mois le plus humide et le mois le plus sec en amont	Météo France
<u>Pressions anthropiques</u>	Source
9) Densité de population humaine	PHOENIX
10) Proxy de la qualité de l'eau basé sur les occupations du sol en amont	CORINE Land Cover et IMAGE 3.0
11) Densité d'ouvrages hydrauliques	ROE

J'ai tout d'abord utilisé cinq variables « constantes » dans le temps : la région hydrographique, la superficie drainée en amont, la localisation dans le gradient amont-aval, la pente et la densité d'ouvrages hydrauliques. Pour cette dernière, j'ai fait l'hypothèse qu'elle ne sera pas modifiée d'ici la fin du 21^{ème} siècle, car il n'existe actuellement aucun scénario d'évolution suffisamment précis à l'échelle mondiale ou française. Les conditions futures des

²¹ <http://esa.un.org/unpd/wup/index.htm>

six autres variables ont été utilisées pour prédire les assemblages de poissons sous chacun des scénarios de changements globaux. Les conditions climatiques de chaque ZH ont été décrites à l'aide de données fournies par Météo France qui ont permis d'estimer les valeurs de quatre variables climatiques relatives aux températures et aux précipitations, dans les conditions actuelles et futures sous les trois scénarios RCP 2.6, RCP 4.5 et RCP 8.5 (IPCC, 2013). Les projections fournies par le modèle PHOENIX (Hilderink, 2006) ont été utilisées pour quantifier les densités de population actuelles et futures pour chaque ZH. Toutefois, une même estimation a été utilisée pour les trois scénarios futurs car le modèle PHOENIX, qui s'appuie sur les tendances démographiques observées lors des dernières décennies et sur les projections futures fournies par l'Organisation des Nations Unies, ne propose qu'un seul scénario d'évolution future des populations humaines et de l'urbanisation à l'échelle mondiale. Enfin, j'ai utilisé la base de données IMAGE 3.0²² (MNP, 2006), qui décrit l'évolution de l'occupation des terres à l'échelle mondiale de 2010 à 2100 en fonction des scénarios climatiques SRES (B1, A2 et A1F ; IPCC, 2007). Cette base de données a permis d'évaluer un taux de conversion entre terres agricoles et terres forestières pour chacune des grandes régions hydrographiques françaises. Ces taux de conversion ont ensuite été appliqués aux données actuelles issues de la base de données CORINE Land Cover (Bossard *et al.*, 2000), afin de calculer les proportions de terres agricoles et forestières en amont de chaque ZH dans les conditions futures. Ceci a au final permis de quantifier le proxy de la qualité de l'eau correspondant (cf. chapitre 2).

Différents SDM (i.e. GLM, GAM, ANN, RF et GBM ; cf. chapitre 2) ont ensuite été calibrés sur les valeurs actuelles des onze variables environnementales considérées, en utilisant les mêmes données de l'ichtyofaune que dans les chapitres 3 et 4. Par contre, seules les espèces échantillonnées dans un nombre suffisant de ZH ont été conservées dans les analyses (i.e. les 60 espèces observées dans plus de 25 ZH ; cf. article **P₃**, **Tableau S1** pour la liste des espèces concernées), excluant ainsi les espèces les plus rares dont les distributions spatiales actuelle et future ne peuvent être modélisées efficacement (Stockwell & Peterson, 2002). Les performances prédictives des modèles se sont avérées très satisfaisantes pour l'ensemble des espèces, avec des valeurs d'AUC supérieures à 0.75 et très proches de celles obtenues dans le chapitre 3 (cf. article **P₃**, **Tableau S1** pour les valeurs d'AUC par espèce).

Afin d'évaluer la réponse des espèces à l'ensemble des composantes des changements globaux considérées, il est essentiel que les variables correspondantes à chacune d'entre elles

²² IMAGE 3.0 : http://themasites.pbl.nl/models/image/index.php/Welcome_to_IMAGE_3.0_Documentation

aient une influence non négligeable sur la distribution des espèces. J'ai donc calculé pour chaque espèce l'importance relative des différentes variables dans les modèles (**Tableau 5.1**). Les variables hydrographiques se sont avérées les plus influentes, en particulier la région hydrographique (importance relative moyenne de 34% sur les 60 espèces modélisées) et la surface drainée en amont (17%). Les variables climatiques ont toutes présenté une importance relative moyenne supérieure à 10%. L'indice de qualité de l'eau et la densité de population ont quant à eux présenté une importance relative moindre mais non négligeable (supérieure à 5%). Enfin, la variable « densité d'ouvrages hydrauliques » ne semble pas avoir un rôle explicatif important dans les modèles (2% en moyenne) à cette échelle. Ce dernier point suggère que l'intégration éventuelle de scénarios d'évolution de la densité d'ouvrages dans la description des conditions futures n'aurait certainement eu qu'un effet très limité sur les prédictions.

Tableau 5.1. Importance relative des onze variables environnementales dans les modèles de distribution d'espèces et leurs valeurs moyennes pour la période actuelle et les scénarios futurs. Les moyennes et écart-types de l'importance relative des différentes variables ont été calculés sur les 60 espèces modélisées. Les valeurs moyennes des variables associées aux composantes des changements globaux ont été calculées sur les 6097 ZH dans les conditions actuelles et futures sous les différents scénarios. L'évolution de ces variables par rapport aux conditions observées actuellement est indiquée entre parenthèses.

	Importance relative		Valeurs moyennes			
	Moyenne	Ecart-type	Actuel	Futur faible	Futur moyen	Futur fort
Région hydrographique	34.0%	28.6%	-	Constant		
Surface drainée en amont (km ²)	17.3%	16.3%	2567			
Gradient amont-aval [¶]	8.2%	10.6%	0.78			
Pente (‰)	14.3%	12.0%	5.8			
Température - moyenne (°C)	16.7%	15.5%	10.8	11.8 (+ 10%)	13.1 (+ 22%)	14.9 (+ 38%)
Température - écart (°C)	11.9%	9.4%	17.8	17.4 (- 2%)	18.5 (+ 4%)	19.8 (+ 11%)
Précipitation - moyenne (mm)	12.8%	13.5%	970	1009 (+ 4%)	933 (- 4%)	912 (- 6%)
Précipitation - écart (mm)	11.7%	9.0%	153	165 (+ 8%)	165 (+ 8%)	164 (+ 7%)
Densité de population (hab/km ²)*	5.2%	5.8%	133	134 (+ 1%)	134 (+ 1%)	134 (+ 1%)
Indice de qualité de l'eau [§]	5.1%	4.1%	0.39	0.32 (- 19%)	0.27 (- 32%)	0.25 (- 37%)
Densité d'ouvrages (nombre/km)	2.0%	3.0%	0.18	Constant		

[¶] la localisation dans le gradient amont-aval est sans unité et prend des valeurs entre 0 (embouchure) et 1 (source).

* une seule et même projection de croissance démographique a été utilisée pour les trois scénarios futurs.

[§] l'indice de qualité de l'eau est sans unité et prend des valeurs entre 0 (terres principalement agricoles en amont) et 1 (terres principalement forestières en amont).

En plus de leur importance dans les modèles, il est aussi essentiel de considérer la direction et l'intensité des composantes des changements globaux étudiées (**Tableau 5.1**). J'ai

constaté que ces changements sont très différents suivant les variables considérées. Par exemple, de fortes augmentations de la température moyenne annuelle (avec une hausse de plus de 4°C en moyenne pour le scénario futur « fort ») et de la proportion de terres agricoles en amont des ZH sont prédites, tandis que la densité de population humaine devrait rester stable en moyenne à l'échelle de la France. Ces observations confirment les résultats de travaux antérieurs qui ont aussi constaté que les changements climatiques seraient potentiellement le facteur le plus impactant pour la biodiversité, suivis par les changements d'occupation des terres, alors que l'impact du développement de l'urbanisation pourrait être nettement plus faible (Nelson *et al.*, 2009b ; Martin *et al.*, 2013 ; Mantyka-Pringle *et al.*, 2014 ; Markovic *et al.*, 2014). Cependant, il ne faut pas oublier que l'évolution combinée de ces différentes composantes pourrait avoir un impact sur la biodiversité plus fort (i.e. synergique) que chaque composante prise indépendamment (Nelson *et al.*, 2009b ; Mantyka-Pringle *et al.*, 2012, 2014). Ces résultats sont toutefois à nuancer étant donné que les analyses ont ici été menées à large échelle, en considérant uniquement des variables environnementales connues pour avoir une influence sur la distribution spatiale des espèces à cette échelle, alors que la prise en compte de facteurs évalués à une échelle plus locale pourrait conduire à des conclusions différentes (e.g. He *et al.*, 2005 ; Conti *et al.*, sous presse).

Les modèles calibrés sur les conditions environnementales actuelles ont ensuite été projetés dans les conditions environnementales futures attendues selon les trois scénarios de changements globaux considérés. Ainsi, les assemblages de poissons présents dans chacune des ZH ont été prédits dans les différentes conditions environnementales étudiées (i.e. actuelle et futures pour les scénarios « faible », « moyen » et « fort »).

5.3. Modifications futures potentielles des différentes facettes de la diversité des assemblages de poissons

L'approche multi-facettes de la diversité développée dans le chapitre 3 a été appliquée aux assemblages de poissons prédits pour chaque ZH dans les différentes conditions environnementales (**Figure 5.1**). On peut constater que peu de modifications sont visibles entre la diversité des assemblages actuels et la diversité de ceux prédits sous le scénario futur « faible », alors que les différences avec les deux scénarios plus intenses de changements globaux sont nettement plus marquées.

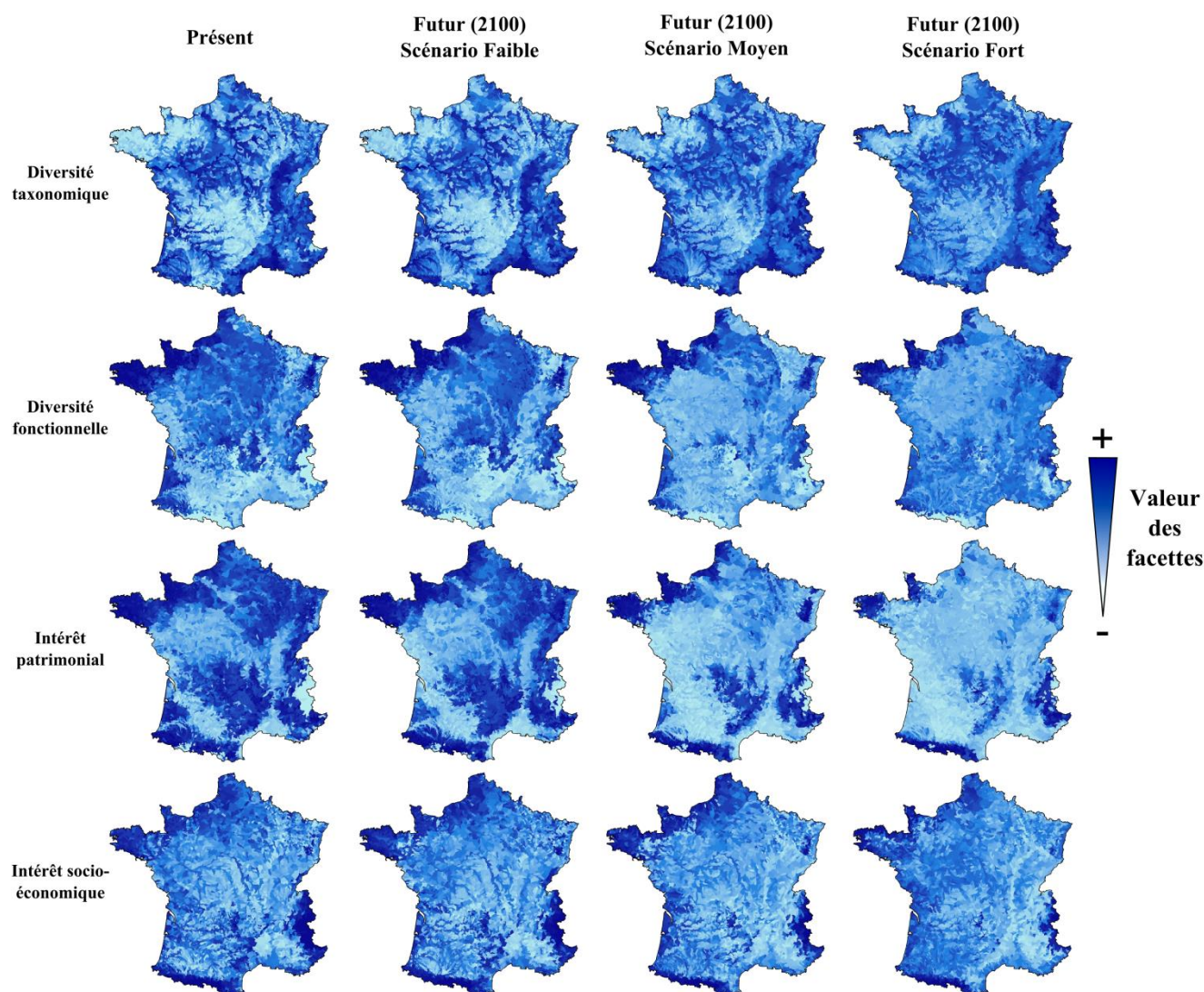


Figure 5.1. Modifications des quatre facettes de la diversité des assemblages de poissons entre les conditions environnementales actuelles et futures sous les trois scénarios de changements globaux considérés. Les valeurs de chacune des facettes sont représentées au moyen d'un gradient de couleur allant du bleu clair (faibles valeurs) au bleu foncé (fortes valeurs). Le même gradient de couleur a été utilisé pour l'ensemble des cartes, facilitant ainsi leur comparaison.

Tout d'abord, la différence de diversité taxonomique observée actuellement entre les axes majeurs du réseau hydrographique (i.e. les grands fleuves et leurs principaux affluents) et le reste des ZH semble s'atténuer dans le futur. De plus, la diversité taxonomique d'un grand nombre de petits bassins versants côtiers pourrait augmenter substantiellement d'ici la fin du 21^{ème} siècle (e.g. prédiction d'une hausse de plus de 40% de la valeur de diversité taxonomique moyenne des ZH côtières de la Manche et de Bretagne sous le scénario futur « fort »). L'ensemble de ces changements semble être la conséquence d'une forte augmentation potentielle de la richesse spécifique de la plupart des ZH (i.e. 13.4 contre 19.8 espèces prédites en moyenne sur les 6097 ZH dans les conditions actuelles et sous le scénario

futur « fort », respectivement), ainsi que de la possible expansion spatiale dans le futur de certaines espèces observées relativement rarement dans les conditions actuelles (e.g. l'aspe, la gambusie, le mulot porc). Ces prédictions sont en accord avec les résultats d'autres études, celles-ci ayant également reporté une augmentation potentielle de la richesse spécifique des assemblages de poissons à l'échelle du réseau hydrographique français en réponse aux changements climatiques récents (e.g. Poulet *et al.*, 2011 ; Grenouillet & Comte, 2014) ou prévus dans le futur (e.g. Buisson *et al.*, 2008b, 2010a).

Par ailleurs, la diversité fonctionnelle des grands bassins versants (i.e. Loire, Seine, Rhône et Garonne) paraît s'appauvrir dans le futur, alors que les ZH présentant actuellement une forte diversité fonctionnelle (e.g. les petits bassins versant côtiers, les Vosges) semblent se maintenir. L'augmentation prédite de l'aire de répartition de nombreuses espèces de cyprinidés (e.g. l'ablette, l'aspe, les carassins, le chevaine, le toxostome) pourrait être à l'origine des changements observés (Buisson *et al.*, 2013). En effet, les cyprinidés représentent la famille dominante à l'échelle française (29 des 60 espèces considérées) et présentent de nombreux traits biologiques communs, ce qui implique qu'un assemblage composé de nombreuses espèces de cyprinidés a potentiellement une faible diversité fonctionnelle (i.e. faibles singularité et originalité fonctionnelle et faible diversité de traits) (article *P₂* ; Buisson *et al.*, 2013).

Enfin, pour l'intérêt patrimonial et l'intérêt halieutique des assemblages, des modifications similaires pourraient être observées, avec une importante contraction des zones présentant les plus forts intérêts vers des zones (i) situées à des altitudes plus élevées pour les grands bassins versants ou (ii) plus proches de la mer pour les petits bassins versants côtiers. Ce phénomène pourrait être particulièrement marqué pour l'intérêt patrimonial, qui pourrait considérablement diminuer sous le scénario futur « fort » de manière globale à l'échelle française. Ceci peut notamment s'expliquer par des conditions environnementales futures qui semblent moins favorables pour la plupart des salmonidés (qui présentent généralement de forts intérêts patrimoniaux et halieutiques ; Fullerton *et al.*, 2010) et par la forte expansion de la répartition spatiale de nombreuses espèces exotiques dépourvues d'intérêt halieutique (e.g. la gambusie, la perche soleil, le poisson-chat, le pseudorasbora). Ce résultat semble cohérent avec ce qui a été documenté dans d'autres études ayant comparé les distributions spatiales historiques et actuelles, à la fois pour les espèces de salmonidés et pour les espèces exotiques (e.g. Poulet *et al.*, 2011 ; Comte *et al.*, 2013 ; Grenouillet & Comte, 2014).

5.4. Comparaison des priorités de conservation actuelles et futures

La méthode de notation multi-critères a ensuite été appliquée aux quatre facettes de la diversité prédites dans les différentes conditions environnementales. J'ai ainsi obtenu les priorités de conservation pour l'ensemble des ZH sous les différents scénarios (**Figure 5.2**).

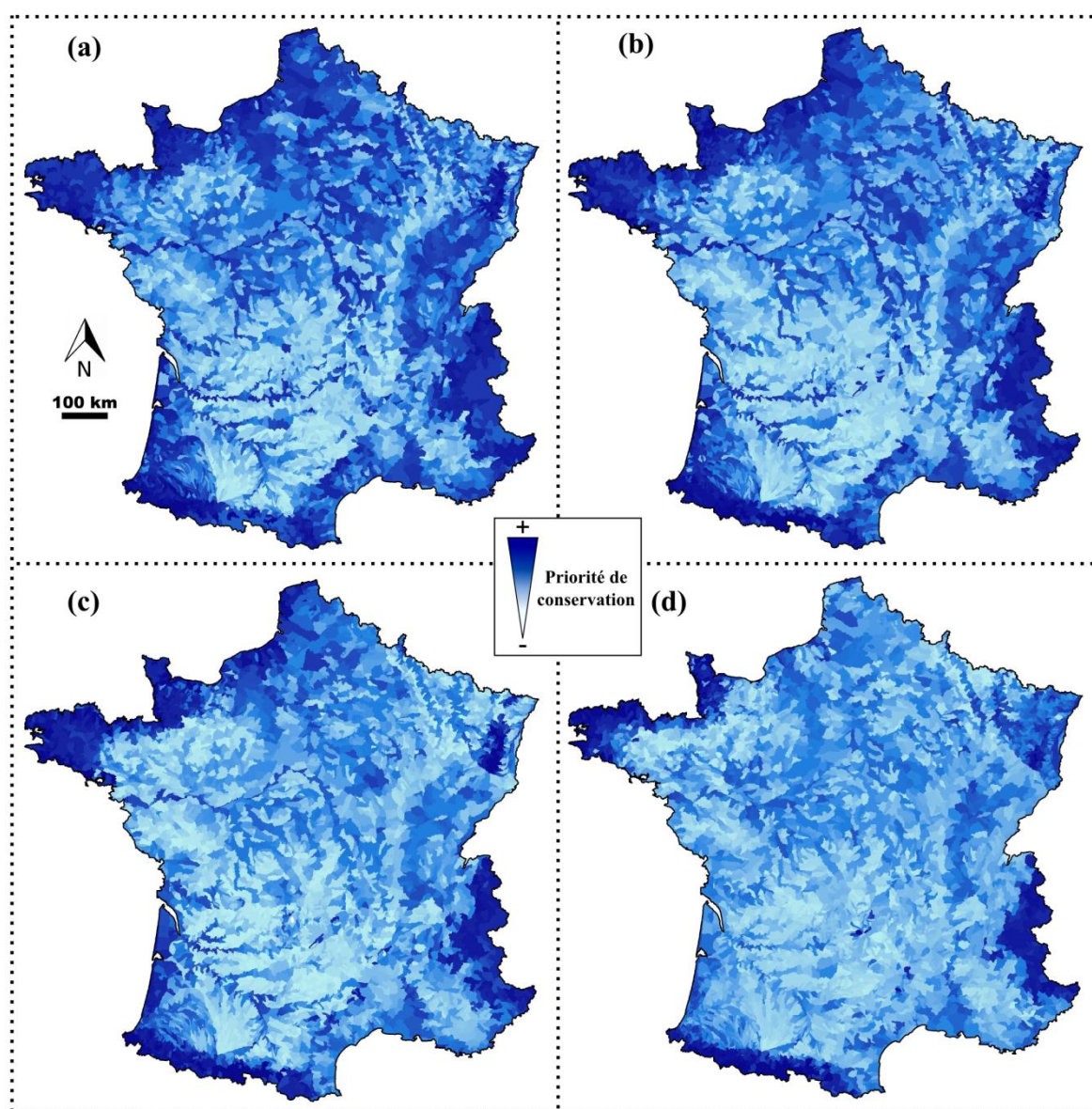


Figure 5.2. Priorités de conservation pour les assemblages de poissons de rivière à l'échelle française (a) dans les conditions actuellement observées, et sous les scénarios de changements globaux (b) « faible », (c) « moyen » et (d) « fort ». Le même gradient de bleu, allant du bleu clair (faibles priorités) au bleu foncé (fortes priorités), a été utilisé pour les quatre cartes.

On peut remarquer que les priorités de conservation futures prédites sont d'autant plus différentes des priorités actuelles que l'intensité du scénario de changements globaux

considéré est forte. Ce constat a été confirmé en mesurant pour chaque ZH l'évolution des priorités de conservation entre les conditions actuelles et les conditions futures pour chaque scénario de changements globaux (**Figure 5.3**). A l'échelle de la France, on pourrait notamment assister à une contraction des zones à forte priorité de conservation vers les zones de plus haute altitude ou vers les zones côtières. De plus, il semblerait qu'il y ait plus de ZH dont l'intérêt de conservation soit amené à diminuer que de ZH dont l'intérêt soit amené à augmenter. Ces changements de priorités de conservation paraissent cohérents avec les évolutions des facettes décrites précédemment.

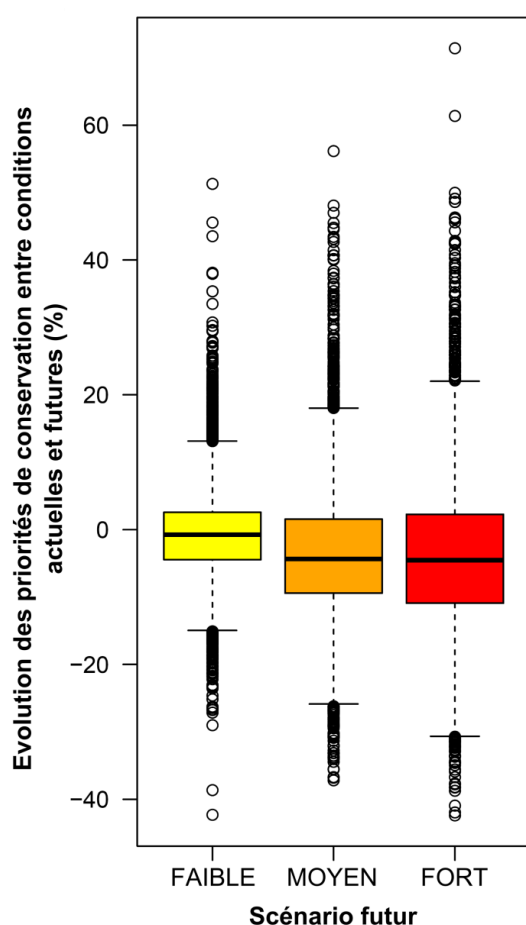


Figure 5.3. Différence entre priorités de conservation futures et actuelles, sous les trois scénarios de changements globaux. L'évolution des valeurs de priorité de conservation est calculée pour chaque ZH. Les valeurs positives représentent une augmentation de l'intérêt de conservation de la ZH dans les conditions futures, tandis qu'une valeur négative représente une diminution de l'intérêt de conservation.

En s'appuyant sur la comparaison des priorités de conservation actuelles et futures, il a ensuite été nécessaire de définir ce qui semblait être le plus judicieux d'identifier comme zone prioritaire à protéger dès à présent (Groves *et al.*, 2012 ; Tingley *et al.*, 2014). En effet, deux alternatives sont envisageables : (i) protéger les zones dont l'intérêt de conservation est actuellement fort, même si celui-ci est potentiellement amené à diminuer dans le futur, ou (ii) protéger dès à présent les zones qui présenteront potentiellement un fort intérêt de conservation dans le futur, même si l'intérêt actuel est limité. La première approche, dite « réactive », pourrait peut-être permettre d'atténuer l'érosion de la biodiversité des zones qui

semblent les plus menacées par les changements globaux (Palmer *et al.*, 2009), même si les conditions environnementales futures pourraient s'avérer moins favorables pour les différentes espèces (Araújo *et al.*, 2011). Au contraire, la seconde alternative est « proactive » puisqu'elle permet d'anticiper les effets des changements globaux et donne également l'opportunité de cibler les zones dont l'intérêt de conservation serait important à la fois actuellement et dans le futur (Palmer *et al.*, 2009 ; Bush *et al.*, 2014). Ces deux alternatives aboutissent cependant à des conclusions radicalement opposées. Etant donné l'importance du forçage environnemental sur la distribution spatiale des espèces de poissons d'eau douce (e.g. avec les changements climatiques ; Buisson *et al.*, 2008b ; Heino *et al.*, 2009 ; Comte *et al.*, 2013) ainsi que la rapidité et l'intensité des changements globaux actuels (IPCC, 2013), il m'a semblé plus pertinent de choisir une approche proactive qui identifie comme prioritaires à conserver les ZH pouvant potentiellement protéger efficacement la biodiversité aquatique future. En effet, les zones dont l'intérêt de conservation est amené à fortement baisser dans le futur pourraient devenir moins favorables pour un certain nombre d'espèces présentant actuellement un fort intérêt de conservation (Hole *et al.*, 2009 ; Araújo *et al.*, 2011 ; Crossman *et al.*, 2012). Par conséquent, la protection de ces zones semble être de moindre priorité, vu les moyens limités alloués à la conservation de la biodiversité (Carvalho *et al.*, 2011 ; Groves *et al.*, 2012 ; Bond *et al.*, 2014). Ceci concerne particulièrement les ZH qui sont actuellement prioritaires mais qui ne le seront potentiellement plus dans le futur (i.e. ZH représentées en rouge dans la **Figure 5.4.a**), ou plus généralement les ZH présentant un fort intérêt de conservation actuel mais qui pourraient être amenées à diminuer dans le futur (i.e. ZH représentées en orange dans la **Figure 5.4.b**). A l'inverse, avec cette approche proactive, les ZH qu'il faudrait idéalement protéger dès maintenant sont celles qui sont les mieux classées à la fois dans les conditions actuelles et dans les conditions futures (i.e. les 242 ZH représentées en vert dans la **Figure 5.4.a** si l'on considère les 10% des ZH ayant obtenu les plus fortes priorités de conservation - TOP10%). Il peut ensuite être intéressant de compléter cette sélection avec (i) les ZH qui seront les plus prioritaires dans le futur quel que soit le scénario, même si actuellement leur intérêt de conservation est limité (i.e. les 73 ZH représentées en bleu dans la **Figure 5.4.a**, si l'on considère le TOP10%), et (ii) les ZH présentant un intérêt de conservation actuel non négligeable (e.g. les ZH du TOP25% actuel) et qui serait amené à augmenter à l'avenir (i.e. les 216 ZH représentées en vert dans la **Figure 5.4.b**).

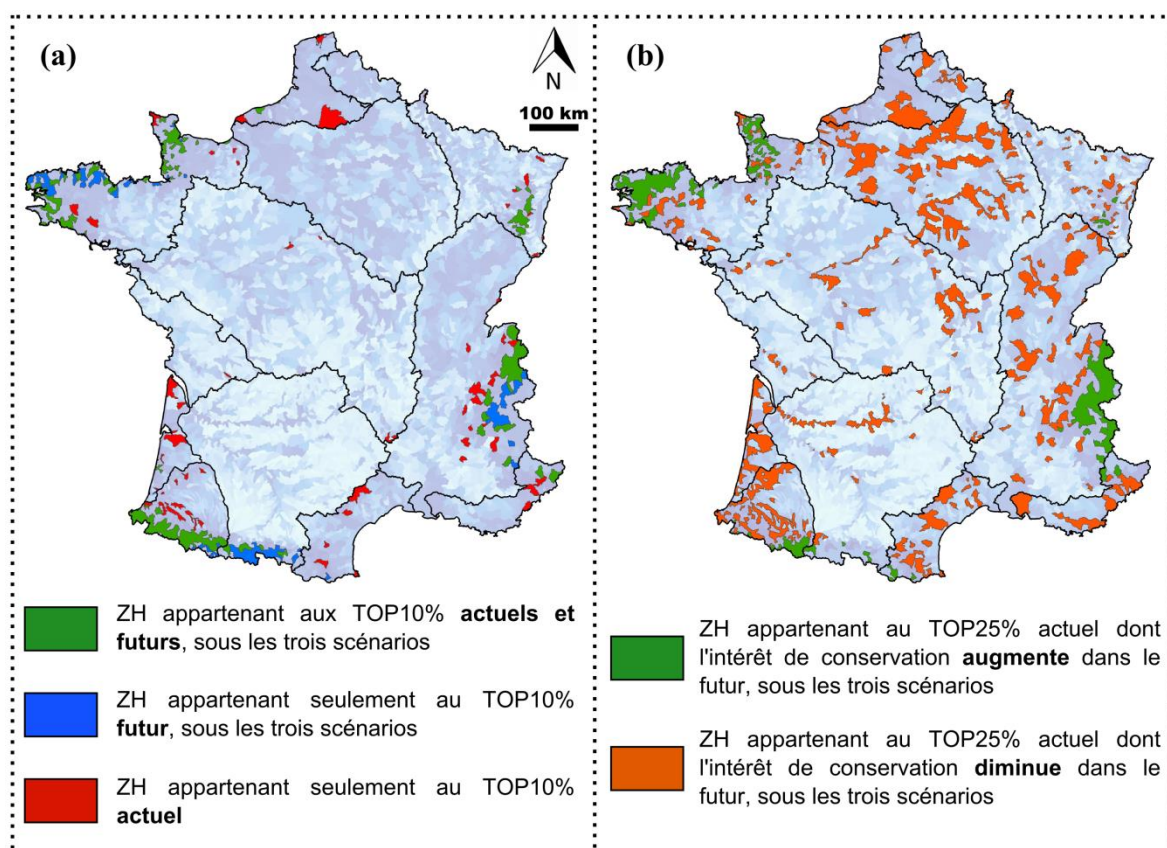


Figure 5.4. Congruence spatiale entre priorités de conservation actuelles et futures et évolution de l'intérêt de conservation des ZH présentant actuellement les plus forts intérêts de conservation. (a) La congruence spatiale est ici évaluée sur la base des ZH appartenant aux TOP10% actuels et futurs (communes aux trois scénarios). Les ZH sont colorées différemment suivant si elles appartiennent simultanément aux TOP10% actuels et futurs (en vert ; 242 ZH), seulement futurs (en bleu ; 73 ZH) ou seulement actuels (en rouge ; 91 ZH). (b) Les ZH appartenant au TOP25% actuel (1525 ZH au total) sont représentées en vert lorsque leur intérêt de conservation prédit augmente (216 ZH) ou en orange lorsqu'il diminue (681 ZH) pour les trois scénarios futurs. Les 628 autres ZH (i.e. dont l'évolution de l'intérêt de conservation diffère suivant les scénarios) ne sont pas représentées ici. Le fond de carte indique la priorité de conservation actuelle des ZH (cf. **Figure 5.2**) et les traits noirs délimitent les grandes régions hydrographiques françaises (cf. **Figure 2.2**).

Par cette approche, j'ai ainsi identifié 242 ZH (i.e. environ 4% de l'ensemble des ZH, en vert sur la **Figure 5.4.a**) qu'il faudrait idéalement protéger en priorité, auxquelles pourraient venir s'ajouter 164 ZH (i.e. 2.7% de l'ensemble des ZH, en bleu sur la **Figure 5.4.a** et en vert sur la **Figure 5.4.b**) supplémentaires (après retrait des doublons satisfaisant les deux conditions précédentes), ce qui représenterait au final 406 ZH à protéger, pour une surface totale de 28400 km² (soit 2.6% de la superficie totale de la France métropolitaine, Corse exclue). Ces ZH sont majoritairement localisées soit en altitude dans les chaînes des Alpes, des Pyrénées et des Vosges, soit en zone côtière au sein de petits bassins versants de la Bretagne et du Cotentin.

5.5. Evaluation de la durabilité des priorités de conservation actuelles

Je viens de montrer que seulement 40% des ZH actuellement prioritaires à protéger le resterait aussi dans les conditions environnementales futures (i.e. 242 ZH sur la base des TOP10% actuels et futurs). Les 60% restants verraient ainsi potentiellement leur intérêt de conservation baisser de manière conséquente. Pour répondre plus précisément à la question posée au début de ce chapitre concernant la durabilité des priorités de conservation actuelles, j'ai analysé la façon dont l'intérêt de conservation des ZH actuellement prioritaires à protéger pourrait évoluer dans le futur. Dans la suite, je me suis donc intéressé à l'évolution des priorités de conservation et du classement des ZH dans le cas du scénario futur « fort », celui-ci semblant induire le plus de changements à la fois dans la distribution spatiale des espèces, dans les valeurs des facettes de la diversité et dans les priorités de conservation. J'ai pour cela évalué le pourcentage des ZH actuellement prioritaires qui se retrouvent classées dans le premier (i.e. TOP25%), second, troisième et dernier quartile des priorités de conservation futures sous ce scénario (**Tableau 5.2**).

Tableau 5.2. Evolution du classement des ZH actuellement prioritaires dans le cas du scénario futur fort. Pour chaque fraction de ZH prioritaires (i.e. TOP1%, TOP5%, TOP10%, TOP25% et TOP50% ; en lignes), le pourcentage de ces ZH se retrouvant dans les différents quartiles des priorités futures est indiqué.

Actuel	Pourcentage des ZH actuellement prioritaires présentes dans les différents quartiles des priorités futures sous le scénario fort			
	<i>1^{er} quartile</i>	<i>2nd quartile</i>	<i>3^{ème} quartile</i>	<i>4^{ème} quartile</i>
TOP1% (soit 64 ZH)	93.7%	4.7%	1.6%	0.0%
TOP5% (308 ZH)	79.6%	12.3%	5.5%	2.6%
TOP10% (610 ZH)	72.9%	16.0%	8.3%	2.8%
TOP25% (1525 ZH)	58.6%	25.0%	12.5%	3.9%
TOP50% (3049 ZH)	45.2%	32.3%	16.2%	6.3%

Parmi les 64 ZH appartenant au TOP1% actuel, 60 (i.e. 93.7%) d'entre elles se maintiendraient dans le TOP25% futur sous le scénario « fort », et aucune ne se retrouverait dans le 4^{ème} quartile des priorités futures (i.e. parmi les 25% des ZH présentant les plus faibles intérêts de conservation). Ainsi, la grande majorité des ZH actuellement les mieux classées en termes de priorité de conservation pourrait rester relativement bien classée dans le futur, malgré une possible diminution de leur intérêt de conservation. De plus, très peu de ZH se

retrouvent totalement déclassées, avec par exemple seulement 68 (i.e. 11.1%) des 610 ZH appartenant au TOP10% actuel se retrouvant parmi les 50% des ZH présentant les plus faibles intérêts de conservation futurs (i.e. troisième et dernier quartiles).

Ces analyses suggèrent donc que les zones actuellement les plus intéressantes pour la conservation des assemblages de poissons pourraient rester globalement intéressantes dans le futur, avec une assez grande probabilité. En effet, il semblerait qu'une grande partie des zones que j'ai identifiées comme actuellement prioritaires pour la conservation, telles que les zones situées en altitude ou dans des petits bassins versants côtiers, puissent constituer des refuges climatiques pour un certain nombre d'espèces à fort intérêt de conservation (e.g. les salmonidés). Ces espèces pourraient ainsi potentiellement retrouver dans ces zones des conditions climatiques similaires à leurs préférences climatiques actuelles (Pyke & Fischer, 2005 ; Heino *et al.*, 2009 ; Keppel *et al.*, 2012). De plus, ces zones se situent généralement dans la partie amont de leur bassin versant respectif, et les impacts des changements d'utilisation des terres y seraient par conséquent potentiellement limités. Ceci pourrait expliquer le fait que ces zones semblent concentrer les plus forts intérêts de conservation futurs, selon les prédictions réalisées ici. L'ensemble de ces résultats semble donc indiquer que le fait de ne pas prendre en compte les scénarios futurs de changements globaux pourrait ne résulter qu'en une erreur relativement limitée dans le choix des zones prioritaires à conserver. Ce constat ayant été fait à une échelle spatiale relativement grande, il peut toutefois être intéressant d'examiner de manière fine les priorités de conservation et leur évolution future prédite, car l'influence des changements globaux semble être potentiellement très variable d'une zone à l'autre.

Ces conclusions paraissent cohérentes avec la littérature. En effet, plusieurs études ont mis en évidence que la répartition spatiale de nombreuses espèces aquatiques pourrait être fortement modifiée en réponse aux changements globaux (e.g. Buisson *et al.*, 2008b ; Heino *et al.*, 2009 ; Mantyka-Pringle *et al.*, 2014 ; Markovic *et al.*, 2014), mais que la répercussion de ces modifications sur les zones actuellement les plus prioritaires pour la conservation pourrait être relativement faible (e.g. Bond *et al.*, 2014). Globalement, très peu d'études se sont à ma connaissance intéressées à la durabilité des priorités de conservation actuelles face à des changements environnementaux futurs. En effet, la plupart des recherches dans ce domaine se sont focalisées sur des questionnements méthodologiques concernant l'intégration des changements globaux dans les approches de planification de la conservation (e.g. Groves *et al.*, 2012 ; Faleiro *et al.*, 2013 ; Hamann & Aitken, 2013) ou sur l'impact des changements

globaux sur les zones actuellement protégées (e.g. Hole *et al.*, 2009 ; Wiens *et al.*, 2011 ; Iacona *et al.*, 2014 ; Leroy *et al.*, 2014). Quelques études ont toutefois commencé à explorer la question. Par exemple, Junker *et al.* (2012) ont étudié l'évolution sur deux décennies des conditions environnementales favorables pour neuf espèces de primates en Afrique. Ils ont ainsi constaté une contraction des zones favorables relativement forte étant donné la courte période temporelle considérée, mettant par conséquent en évidence les risques représentés par le fait de ne pas prendre en compte les changements environnementaux, même à court terme, en planification de la conservation. Carvalho *et al.* (2011) ont quant à eux évalué les priorités de conservation actuelles et futures pour les amphibiens et les reptiles de la péninsule ibérique, sous différents scénarios de changements climatiques. Ils ont ainsi identifié les zones présentant un caractère prioritaire pour la conservation de cette biodiversité simultanément sous tous les scénarios et pour toutes les périodes étudiées. Le nombre de ces zones s'étant avéré très limité, ils ont complété cette sélection avec les zones potentiellement prioritaires dans le futur, privilégiant ainsi une approche proactive. Iwamura *et al.* (2013) ont de leur côté mesuré la robustesse face aux changements globaux des zones de conservation prioritaires à l'échelle mondiale en évaluant leur stabilité climatique (i.e. gamme similaire de conditions climatiques actuelles et futures ; Iwamura *et al.*, 2010 ; Watson *et al.*, 2013). Ils ont pu mettre en évidence que les « *hotspots* » de la biodiversité à l'échelle mondiale (Myers *et al.*, 2000) semblaient particulièrement robustes face aux changements climatiques.

Il existe aussi d'autres approches proactives pour la conservation durable de la biodiversité dans le contexte des changements globaux que celle que j'ai choisie d'appliquer dans ce chapitre. A la place de s'intéresser à l'intérêt de conservation des assemblages présents dans les zones étudiées, il est par exemple possible d'identifier comme prioritaires à protéger les zones qui couvrent ensemble une large gamme de conditions climatiques (e.g. Pyke & Fischer, 2005). Le réseau de réserves ainsi créé pourrait permettre de proposer, au sein de chaque bassin versant étudié, des zones refuges qui soient adaptées aux préférences climatiques des différentes espèces ciblées (Heino *et al.*, 2009 ; Hannah *et al.*, 2014 ; Tingley *et al.*, 2014).

Enfin, il pourrait aussi être intéressant d'évaluer l'influence marginale et combinée des différentes composantes des changements globaux (Nelson *et al.*, 2009b ; Mantyka-Pringle *et al.*, 2014). En quantifiant l'influence relative de chacune des composantes des changements globaux, ainsi que leur effet synergique potentiel, il serait possible d'identifier plus précisément les mesures d'atténuation qu'il serait urgent de mettre en place à l'échelle globale

(Jetz *et al.*, 2007 ; Nelson *et al.*, 2009b). En effet, il ne faut pas oublier que la mise en place de réserves, même si elles tiennent compte des changements environnementaux à venir, ne représente pas la seule solution efficace face aux problèmes générés par les changements globaux (Hannah *et al.*, 2007). Dans l'idéal, la création de nouvelles réserves devra être accompagnée de la multiplication des efforts visant à réduire drastiquement les pressions d'origine anthropique, afin de protéger efficacement et durablement les écosystèmes présentant les plus forts intérêts écologiques (Heller & Zavaleta, 2009 ; Bellard *et al.*, 2012).

Chapitre 6 - Priorités de conservation et de restauration : application aux assemblages de poissons du réseau hydrographique du Pas-de-Calais

6.1. Problématique

Le projet PrioFish, dans lequel s'est inscrite ma thèse, avait pour objectif, à l'échelle du Pas-de-Calais, de développer un outil d'aide à la décision permettant d'identifier les tronçons de rivière pour lesquels il est prioritaire de mettre en place des mesures de gestion. Cette partie du projet vise à répondre à un besoin concret formulé par les gestionnaires locaux et les partenaires institutionnels, ceux-ci disposant de moyens financiers et humains alloués à la gestion des milieux aquatiques. Cependant, ils ne possèdent pas de méthodes systématiques permettant d'évaluer les priorités d'actions vis-à-vis des deux principaux types de mesures de gestion : la conservation et la restauration des écosystèmes (cf. chapitre 1 et **Figure 1.3**). Etant donné les différents compromis qu'il peut exister entre les mesures de conservation et de restauration (cf. **Figure 1.4**), il est primordial d'évaluer conjointement l'intérêt de conservation et l'intérêt de restauration des zones à gérer (Young, 2000 ; Moilanen *et al.*, 2011 ; Funk *et al.*, 2013). J'ai précédemment proposé une approche permettant d'évaluer l'intérêt écologique (i.e. de conservation) d'un assemblage de poissons en fonction de différentes facettes de sa diversité (cf. chapitre 3). Toutefois, cette approche ne permet pas d'évaluer directement l'intérêt de restauration de la zone accueillant l'assemblage considéré. Pour cela, il est en effet nécessaire de comparer l'état actuel de cet assemblage avec celui qui serait attendu dans des conditions non perturbées (ou après restauration de la fonctionnalité du milieu), dans le but d'évaluer le potentiel de restauration de la zone étudiée (Nestler *et al.*, 2010 ; Soranno *et al.*, 2011). Une fois ce potentiel quantifié, les zones prioritaires pour la restauration peuvent être définies comme celles qui présentent à la fois un fort potentiel de restauration et un assemblage de poissons actuel dont l'intérêt écologique est suffisamment élevé, afin de maximiser les chances de succès des mesures de restauration (**Figure 1.4** ; Young, 2000 ; Noss *et al.*, 2009).

Dans ce chapitre, je propose une méthode permettant d'estimer le potentiel de restauration de chacune des zones étudiées en modélisant la distribution spatiale des espèces dans les conditions environnementales actuelles, mais aussi dans les conditions attendues après restauration, au moyen d'une approche dite d'« *hindcasting* » (Kilgour & Stanfield, 2006 ; Launois *et al.*, 2011), et en comparant l'intérêt écologique (évalué grâce à l'approche multi-facettes de la diversité présentée dans le chapitre 3) des assemblages ainsi prédits.

L'ensemble des travaux présentés dans ce chapitre a été mené en étroite concertation avec les agents de terrain, en particulier le personnel de la Fédération Départementale des

Associations Agréées pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique du Pas-de-Calais (FDAAPPMA62), qui ont notamment joué un rôle important dans la collecte des données et dans la validation des résultats obtenus.

6.2. Approche d'*hindcasting* : principe et application à deux scénarios de restauration

6.2.1. Contexte local et données utilisées

Le département du Pas-de-Calais est situé dans le nord de la France et s'étend sur une superficie de 6671 km². Son réseau hydrographique est constitué de plus de 1400 km de cours d'eau et est divisé en neuf bassins versants côtiers, qui se jettent dans la Manche, et en neuf sous-bassins versants constituant une partie des zones amont du bassin versant de l'Escaut, dont l'embouchure se situe aux Pays-Bas en mer du Nord (**Figure 6.1**).

Au cours des deux derniers siècles, ce réseau hydrographique et les écosystèmes aquatiques qui le composent ont été fortement impactés par les activités minières (e.g. exploitation du charbon) et industrielles (e.g. construction de moulins et de seuils sur les rivières pour soutenir l'industrie textile et la production de farine) (Lefebvre, 2007). A ces activités se sont ajoutés le développement et l'intensification des pratiques agricoles, qui ont fortement contribué à l'altération des cours d'eau et de leur ripisylve. Par ailleurs, plus de 1000 ouvrages hydrauliques jalonnent les cours d'eau du département et contribuent à leur importante fragmentation. Près de 41% du réseau hydrographique est ainsi sous l'impact de ces ouvrages hydrauliques, qui se traduit par l'établissement systématique de zones lenticques non naturelles en amont de chaque ouvrage (aussi appelé effet « bief ») (Mueller *et al.*, 2011 ; Liermann *et al.*, 2012).

Dans le cadre de cette étude, j'ai cherché à identifier les zones qui présentaient le plus grand potentiel de restauration vis-à-vis des deux principales perturbations affectant les écosystèmes aquatiques du département du Pas-de-Calais : l'altération des régimes d'écoulement (Bunn & Arthington, 2002 ; Nilsson *et al.*, 2005) et la dégradation des caractéristiques géomorphologiques naturelles des cours d'eau (Søndergaard & Jeppesen, 2007).

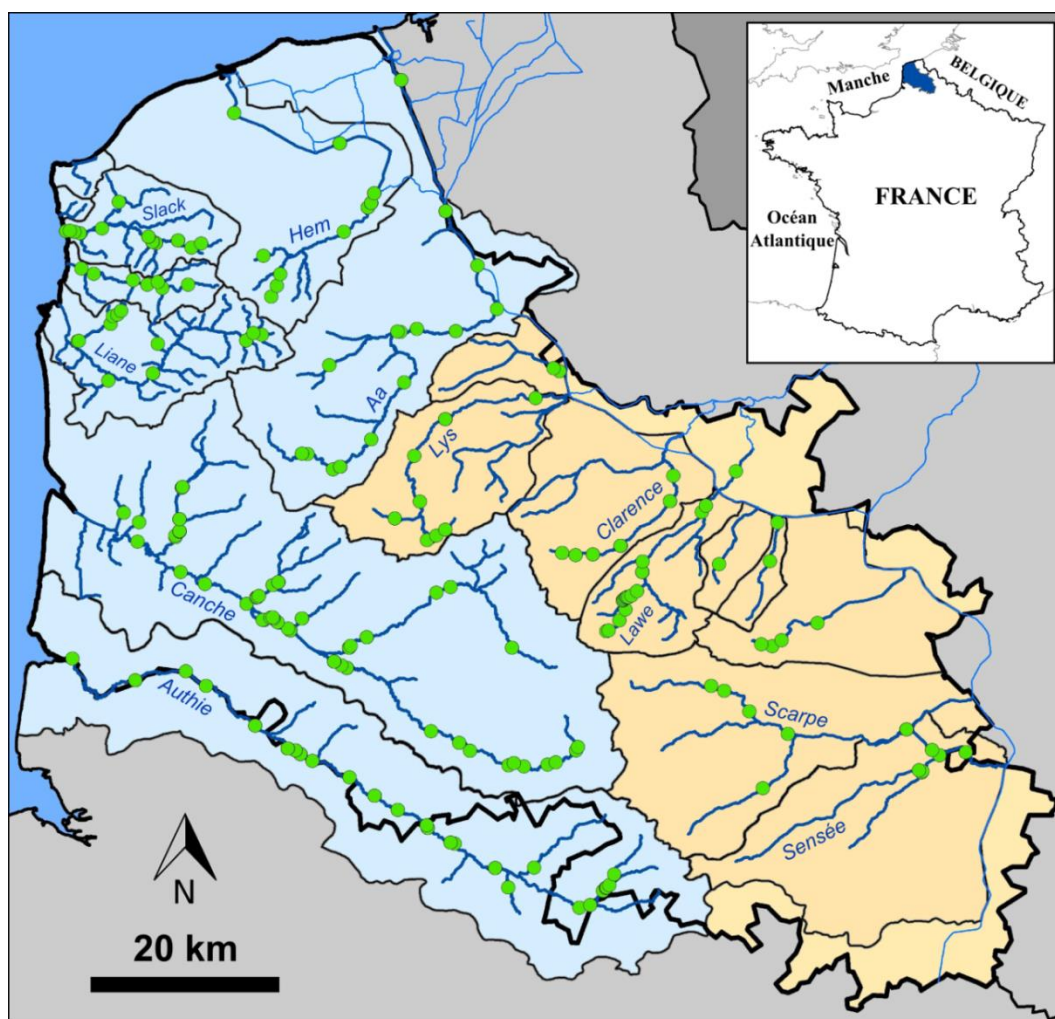


Figure 6.1. Le réseau hydrographique (lignes bleues) du département du Pas-de-Calais (délimité par une ligne noire épaisse). Les bassins versants (délimités par une ligne noire fine) qui le composent sont représentés en bleu lorsqu'il s'agit de bassins versants côtiers (parties ouest et nord du département) et en orange lorsque que ce sont des affluents de l'Escaut (partie est du département). La position des 182 stations de pêche électrique est indiquée (cercles verts), ainsi que le nom des principales rivières.

Tout d'abord, j'ai utilisé un découpage du réseau hydrographique du département extrait de la base de données SYRAH-CE²³ (Chandesris *et al.*, 2007) et constitué de 607 tronçons de rivières (i.e. TR, l'unité de planification considérée à cette échelle) de longueur variable (entre 0.9 et 6.8 km, avec une moyenne de 2.3 km).

Pour caractériser les conditions environnementales rencontrées localement au niveau de chacun de ces tronçons, j'ai considéré quatre variables différentes (**Encadré 6.1**). Les variables retenues sont celles qui sont apparues comme ayant le plus d'influence sur la distribution spatiale des espèces de poissons à cette échelle relativement locale (Jackson *et al.*,

²³ SYRAH-CE : <http://www.irstea.fr/la-recherche/unites-de-recherche/maly/le-projet-syrah-systeme-relationnel-dauidit-de-lhydro>

2001 ; Hoeinghaus *et al.*, 2007 ; Johnson *et al.*, 2007 ; Marzin *et al.*, 2013), et qui présentaient aussi une gamme de variabilité suffisamment importante. Par exemple, les variables climatiques, dont nous avons vu précédemment que leur influence était considérable à l'échelle française, ne sont que peu discriminantes à l'échelle du Pas-de-Calais, leur variabilité y étant très faible.

Encadré 6.1. Variables environnementales utilisées pour modéliser la distribution spatiale des espèces de poissons à l'échelle du Pas-de-Calais.	
<u>Hydrographie</u>	<u>Source</u>
1) Superficie drainée en amont	RHT
2) Localisation dans le gradient amont-aval	SYRAH-CE
<u>Altérations des conditions naturelles</u>	<u>Source</u>
3) Linéaire impacté par des ouvrages hydrauliques	FDAAPPMA62
4) Indice d'altération géomorphologique	SYRAH-CE

Deux des variables retenues (i.e. la superficie drainée en amont et la localisation dans le gradient amont-aval) permettent de décrire les caractéristiques hydrographiques des tronçons (cf. chapitre 2). Les deux autres variables permettent d'évaluer localement les deux types de perturbations d'origine anthropique étudiées :

- La proportion du linéaire impacté par des ouvrages hydrauliques (i.e. effet « bief »). La longueur du linéaire impacté en amont de chaque ouvrage est essentiellement fonction de la hauteur de l'ouvrage et de la pente du cours d'eau. Le recensement et la description détaillée de chaque ouvrage ont été effectués sur le terrain par les agents de la FDAAPPMA62, ce qui a rendu possible le calcul de cette variable à l'échelle du département. Cette variable est particulièrement intéressante à prendre en compte à un niveau local car la modification des conditions hydrauliques naturelles peut avoir de fortes conséquences sur la composition des assemblages de poissons présents (Poulet, 2007 ; Mueller *et al.*, 2011 ; Rolls *et al.*, 2013).
- Un indice synthétique représentatif des altérations géomorphologiques des tronçons, calculé sur la base du niveau local d'altération de six paramètres (**Tableau 6.1**) : (i) le débit, (ii) la connectivité avec les masses d'eau souterraines, (iii) la connectivité avec les annexes hydrauliques, (iv) la profondeur et la largeur du cours d'eau, (v) la structure et la composition du substrat, et (vi) la structure des berges. Ces paramètres ont été extraits de la base de données SYRAH-CE, qui fournit une évaluation de l'altération de chacun de ces paramètres *via* un score continu allant de 0 (non altéré) à 1 (fortement altéré). Une ACP a été réalisée sur les valeurs de ces six paramètres et

la première composante principale, représentant 45.4% de la variabilité des données, a été conservée. L'indice synthétique a finalement été obtenu en standardisant cet axe principal afin que ses valeurs soient comprises entre 0 (faibles altérations) et 1 (fortes altérations).

Tableau 6.1. Liste des paramètres inclus dans l'évaluation locale de l'altération géomorphologique des cours d'eau. Les principales causes pouvant être à l'origine des altérations et les éventuelles actions de restauration associées sont aussi détaillées (liste non exhaustive). Ces informations ont été synthétisées grâce à l'expertise de nos partenaires (e.g. FDAAPPMA62) et à partir de la littérature (e.g. Bernhardt *et al.*, 2005 ; Woolsey *et al.*, 2007 ; Beechie *et al.*, 2008 ; Kristensen *et al.*, 2012 ; Morandi *et al.*, 2014).

Perturbation observée	Causes potentielles	Actions de restauration envisagées
Modification du débit	• Prélèvements d'eau pour l'utilisation humaine (e.g. irrigation, eau potable) • Canalisation et endiguement pour le contrôle des crues	• Création de plans d'eau de rétention • Amélioration de la gestion des usages en amont
Perte de connectivité avec les masses d'eau souterraines	• Colmatage du lit mineur • Canalisation	• Dragage du lit de la rivière combiné à l'arasement des ouvrages hydrauliques impactant en amont • Renaturalisation et reméandrement de la rivière
Perte de connectivité avec les annexes hydrauliques	• Artificialisation des berges liée à l'endiguement et à la canalisation	• Renaturalisation du lit majeur de la rivière et suppression des digues
Modification de la profondeur et de la largeur du cours d'eau	• Canalisation du cours d'eau	• Renaturalisation et reméandrement du cours d'eau
Altération de la structure et de la composition du substrat	• Présence d'ouvrages hydrauliques en amont • Canalisation • Colmatage dû à l'érosion des berges en amont	• Arasement des ouvrages impactant en amont • Recharge granulométrique • Diversification des écoulements (e.g. ajout de débris de bois et de blocs rocheux dans la rivière) • Stabilisation des berges en amont par replantation de la ripisylve
Altération de la structure des berges	• Artificialisation des berges • Perte de la végétation riveraine	• Suppression des digues et renaturalisation des berges • Replantation de la ripisylve

Concernant l'ichtyofaune, j'ai construit une base de données regroupant les stations de pêche électrique (i.e. tronçons échantillonnés) locales de la BDMAAP (sur la période 1994-2011) et des tronçons supplémentaires échantillonnés par la FDAAPPMA62, avec la participation de l'UMR EcoLab pour les stations prospectées le plus récemment. L'échantillonnage de ces tronçons supplémentaires a été réalisé au cours de deux campagnes

de pêche pour lesquelles j'ai contribué à l'organisation et à la réalisation en juin 2012 et en juin 2013. Cet échantillonnage a permis d'obtenir des informations sur les assemblages de poissons qui soient spatialement homogènes à l'échelle du département. Au final, les données provenant de 182 stations de pêche différentes ont été utilisées (**Figure 6.1**) et ont permis de décrire les assemblages de poissons observés dans 139 des 607 TR constituant le réseau hydrographique étudié. Trente-cinq espèces différentes ont été identifiées à l'échelle du département (cf. article *P*₅, **Tableau 1** et **Tableau S1** pour la liste des espèces). Toutefois, seulement 20 espèces, les plus courantes (i.e. présentes dans plus de 5% des 139 TR échantillonnés), ont été considérées dans les analyses, afin de s'assurer de modéliser correctement leur distribution spatiale (ce qui n'est pas le cas avec les espèces échantillonnées trop rarement).

6.2.2. Utilisation d'une approche d'*hindcasting* pour modéliser la distribution spatiale des espèces de poissons avant perturbation

Afin de classer les 607 TR du département selon leur priorité de restauration, il a été nécessaire d'évaluer leur potentiel de restauration respectif. Le potentiel de restauration d'un écosystème peut être défini comme la différence entre l'état écologique de cet écosystème (qui peut être caractérisé de nombreuses manières, par exemple *via* la diversité des espèces qu'il accueille) dans les conditions actuelles et dans les conditions non perturbées (i.e. dans des conditions dites « de référence » ; Reynoldson *et al.*, 1997). Ces dernières représentent aussi les conditions attendues après restauration de l'écosystème (Pärtel *et al.*, 2011 ; Funk *et al.*, 2013). Cependant, l'état qui sera potentiellement atteint par l'écosystème après restauration ne peut être quantifié empiriquement, et il est donc nécessaire de mettre au point des méthodes qui permettent de l'estimer (Hermoso *et al.*, 2011). Les approches d'*hindcasting* (Kilgour & Stanfield, 2006 ; Launois *et al.*, 2011) consistent à modéliser l'état de l'écosystème attendu après restauration en réduisant artificiellement les variables liées aux perturbations dans les modèles (Baker *et al.*, 2005 ; Downs *et al.*, 2011 ; Soranno *et al.*, 2011). L'utilisation de ce type d'approche s'avère particulièrement appropriée lorsque la caractérisation *a priori* des conditions de référence est problématique, notamment lorsque la totalité de la zone d'étude se révèle fortement perturbée (Friberg *et al.*, 2011 ; Launois *et al.*, 2011 ; Grown *et al.*, 2013), ce qui correspond précisément aux conditions rencontrées dans le Pas-de-Calais.

Dans ce chapitre, la distribution spatiale des espèces a été prédite en utilisant cinq techniques de modélisation différentes (i.e. GLM, GAM, ANN, RF et GBM ; cf. chapitre 2). Les modèles ont tout d'abord été calibrés en utilisant les données provenant des assemblages échantillonnés et les valeurs observées des quatre variables environnementales (i.e. les conditions environnementales actuelles). L'importance relative de ces variables a ensuite été quantifiée (**Figure 6.2**), afin de s'assurer qu'elles influençaient suffisamment la distribution des différentes espèces, en particulier pour les deux variables associées aux perturbations d'origine anthropique. De manière générale, ce sont les deux variables hydrographiques qui se sont avérées les plus influentes dans les modèles, chacune présentant une importance relative moyenne entre les espèces d'environ 30%. Les deux variables associées aux perturbations ont présenté des importances relatives moindres mais qui restaient élevées, avec des valeurs moyennes de l'ordre de 20%.

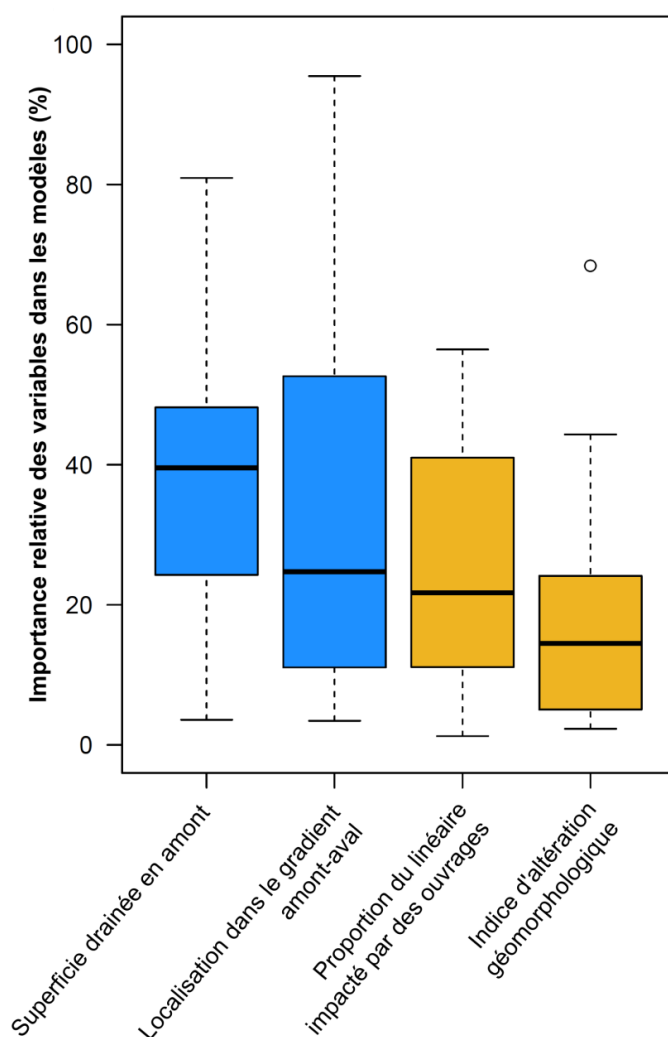


Figure 6.2. Importance relative des deux variables hydrographiques (en bleu) et des deux variables associées à des perturbations d'origine anthropique (en orange) dans la modélisation de la distribution spatiale des 20 espèces étudiées.

Les modèles ont ensuite été utilisés pour prédire la distribution des espèces sur l'ensemble des 607 TR dans les conditions environnementales (i) actuelles (« ACTU » par la

suite), (ii) en l'absence d'altération des régimes d'écoulement (scénario de restauration « FLOW ») et (iii) en l'absence d'altérations géomorphologiques locales (scénario de restauration « GEOMORPH »). Pour chaque scénario de restauration, les valeurs de la variable correspondant à la perturbation concernée ont été artificiellement réduites à 0, afin de prédire la distribution spatiale potentielle des espèces en l'absence d'altération, et qui correspondrait aussi à la distribution spatiale attendue après restauration du milieu.

6.3. Priorisation des mesures de gestion à l'échelle du département du Pas-de-Calais

L'approche multi-facettes de la diversité (cf. chapitre 3) a été appliquée aux assemblages de poissons prédits dans les trois conditions environnementales décrites dans le paragraphe précédent. Seule la méthode de notation multi-critères a ensuite été utilisée pour prioriser les assemblages. En effet, la méthode utilisant Zonation est difficilement applicable lorsque le réseau hydrographique se présente sous la forme de tronçons de rivière, et le faible nombre de tronçons considérés ne permet pas d'obtenir une discrimination satisfaisante entre les zones avec la méthode basée sur l'optimalité de Pareto (l'algorithme n'identifie au total que 6 rangs de Pareto différents). L'application de la méthode de notation multi-critères a permis d'obtenir trois valeurs pour chaque TR, qui correspondent à l'intérêt écologique des assemblages prédits dans chacune des trois conditions environnementales (i.e. « ACTU », « FLOW » et « GEOMORPH »). Comme dans le chapitre 4, l'intérêt écologique des assemblages actuellement présents a tout d'abord été directement utilisé pour déterminer la priorité de conservation de chacun des TR (**Figure 6.3**).

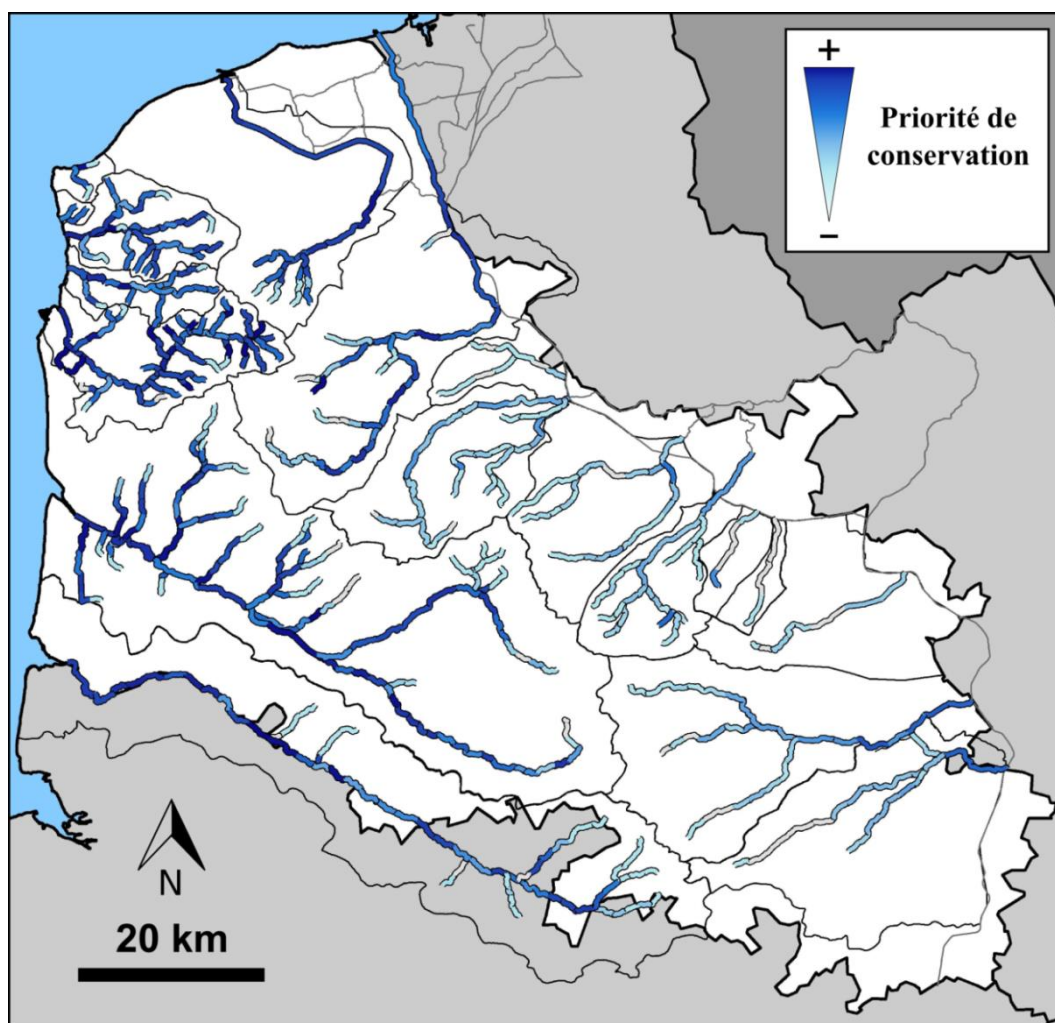


Figure 6.3. Priorités de conservation actuelles pour les assemblages de poissons de rivière du département du Pas-de-Calais. Les tronçons de rivière sont classés selon leur priorité de conservation au moyen d'un gradient de couleur allant du blanc (faibles priorités) au bleu foncé (fortes priorités).

De manière générale, ce sont les TR appartenant aux bassins versants côtiers de la Manche (e.g. la Canche, la Hem, la Liane ; cf. **Figure 6.1** pour le nom des rivières) qui présentent les plus fortes priorités de conservation actuelles, alors que celles des TR des sous-bassins versants de l'Escaut s'avèrent beaucoup plus faibles. Ceci peut d'une part s'expliquer par l'absence d'activités minières passées dans l'ouest du département, le bassin minier s'étendant de l'est du département du Pas-de-Calais au département du Nord. D'autre part, les fleuves côtiers de la Manche s'avèrent plus accessibles pour les espèces migratrices (qui présentent généralement un fort intérêt patrimonial et halieutique ; Lassalle *et al.*, 2008, 2009 ; Fullerton *et al.*, 2010), telles que l'anguille européenne et le saumon atlantique, que les TR des têtes de bassin versant de l'Escaut. En effet, ces derniers sont beaucoup plus distants de l'embouchure du fleuve, et leur accessibilité pour les grands migrateurs est fortement réduite par la présence d'ouvrages hydrauliques faiblement franchissables (e.g. buses

d'écoulement) et par la canalisation d'une grande proportion du linéaire en aval (Maes *et al.*, 2008).

Les priorités de restauration associées à chaque scénario de restauration ont ensuite été obtenues en soustrayant l'intérêt écologique des assemblages prédits dans les conditions restaurées à celui des assemblages actuellement présents (**Figure 6.4**).

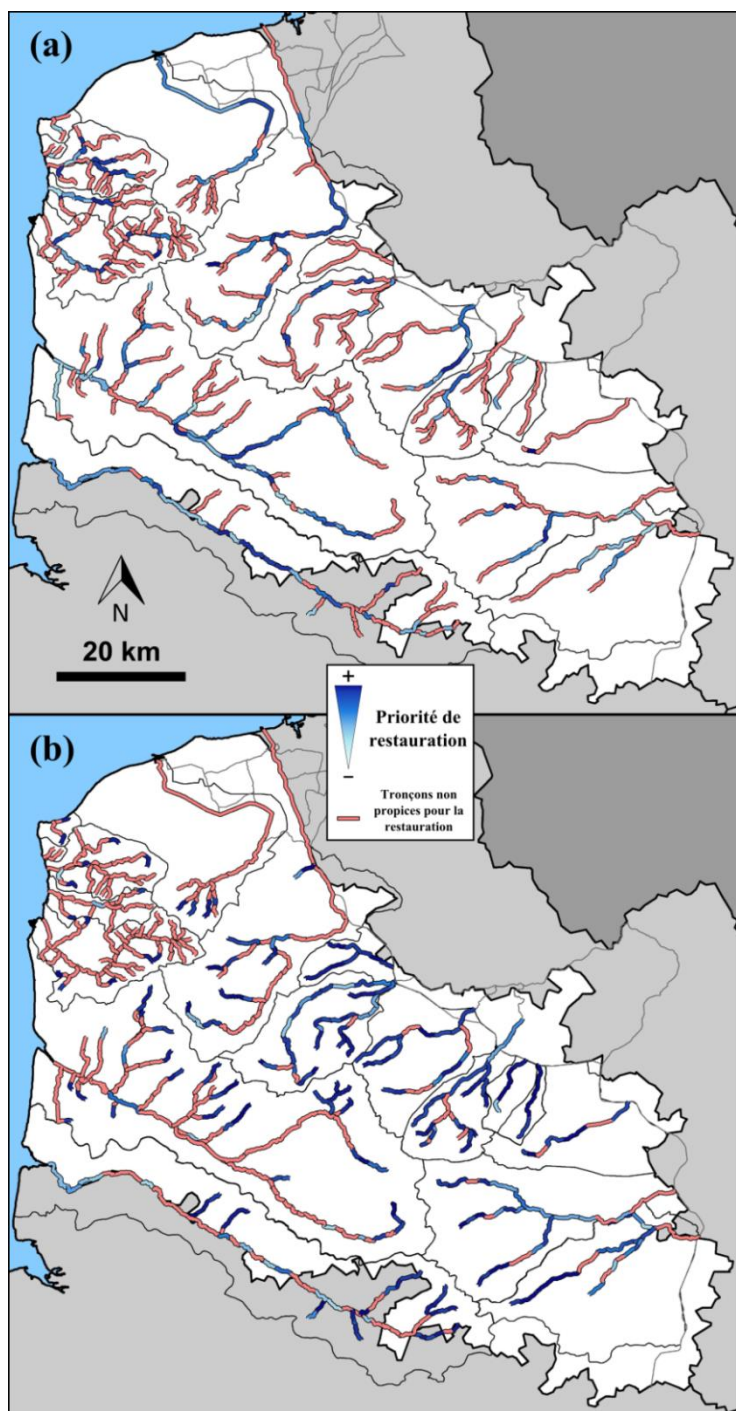


Figure 6.4. Priorités de restauration à l'échelle du réseau hydrographique du département du Pas-de-Calais. Les priorités de restauration associées aux scénarios de restauration (a) des régimes d'écoulement et (b) des conditions géomorphologiques naturelles locales sont représentées au moyen d'un gradient de couleur allant du blanc (faibles priorités) au bleu foncé (fortes priorités). Les TR dépourvus de potentiel de restauration sont indiqués en rouge.

Ainsi, les zones possédant au final les plus fortes priorités de restauration sont celles dont les assemblages de poissons prédits après restauration présentent un intérêt écologique nettement plus grand que celui des assemblages actuellement rencontrés (i.e. fort potentiel de

restauration). Au contraire, si l'intérêt écologique des assemblages prédits après restauration apparaît comme inférieur à celui des assemblages actuels, cela signifie que les différentes facettes de la diversité prises en compte dans l'évaluation de l'intérêt écologique des assemblages de poissons n'augmenteraient potentiellement pas de manière notable après restauration. Ces TR ont par conséquent été identifiés comme n'étant pas propices à la mise en place des mesures de restauration considérées, car leur potentiel de restauration semble très limité vis-à-vis des deux altérations étudiées. Toutefois, ce résultat est à nuancer étant donné que les analyses réalisées ici ne se sont intéressées qu'à la diversité biologique des poissons de rivière, et que par conséquent la restauration de ces TR pourrait néanmoins mener à une amélioration de l'intérêt écologique des autres compartiments biologiques (e.g. les amphibiens, les macro-invertébrés) et, de manière générale, à l'amélioration des caractéristiques biotiques et abiotiques des écosystèmes restaurés.

Concernant les priorités de restauration des régimes d'écoulement (**Figure 6.4.a**), les TR présentant le plus fort potentiel de restauration se situent sur les axes majeurs (i.e. pas les affluents) des principaux fleuves de l'ouest du département (e.g. l'Authie, la Canche, la Slack). En effet, ces zones présentent de forts débits alors que la pente y est relativement faible, et par conséquent l'impact généré par les ouvrages est observé sur une très longue distance, affectant ainsi un grand linéaire de rivière.

Les plus fortes priorités de restauration des conditions géomorphologiques naturelles sont quant à elles observées au sein des sous-bassins versants affluents de l'Escaut (e.g. la Lawe, la Lys, la Scarpe) (**Figure 6.4.b**). Ceci peut être une conséquence des activités minières passées et des activités agricoles intensives de la région. Sur l'ensemble du département, les TR situés les plus en amont présentent aussi un fort potentiel de restauration géomorphologique. Ceci est probablement dû au fait que le chabot celtique est généralement la seule espèce qui y soit présente dans les conditions actuelles, alors qu'après restauration des conditions géomorphologiques naturelles, ces TR semblent devenir systématiquement favorables à la truite commune et, dans une moindre mesure, à l'anguille européenne. Ce nouvel assemblage prédit après restauration présente un intérêt écologique plus important que celui seulement constitué du chabot celtique. C'est d'ailleurs cet assemblage à trois espèces qui deviendrait dominant à l'échelle du département, selon les prédictions réalisées sous le scénario de restauration géomorphologique, avec 38% des TR pouvant potentiellement accueillir cet assemblage. Ce résultat semble historiquement cohérent, sachant que le chabot celtique, la truite commune et l'anguille européenne sont les trois principales espèces

composant l'assemblage de référence des petits bassins côtiers du nord et de l'ouest de la France (Laffaille *et al.*, 2011).

6.4. Développement d'un outil d'aide à la décision

Après avoir identifié, à l'échelle du département, les zones qui semblent prioritaires pour la mise en place de mesures de gestion, l'utilisateur de l'outil que j'ai proposé et développé dans ma thèse peut ensuite déterminer plus précisément les mesures de gestion les plus adaptées aux TR qu'il a précédemment sélectionnés. Cet outil se présente notamment sous la forme de couches SIG qui permettent, à l'aide d'un logiciel comme ArcGIS, d'obtenir les trois cartes de priorité associées aux différentes mesures de gestion considérées (ici, la conservation, la restauration des régimes d'écoulement et la restauration des conditions géomorphologiques naturelles) (**Figure 6.5**). De plus, cet outil permet aussi de rassembler un certain nombre d'informations sur les perturbations observées localement et sur les assemblages attendus après restauration.

En prenant l'exemple du TR n°125 présenté dans la **Figure 6.5**, l'utilisateur de l'outil peut commencer par localiser facilement l'ouvrage le plus impactant (i.e. l'ouvrage *Cla05*) et obtenir une estimation de l'assemblage attendu après restauration (i.e. brème commune, épinoche et gardon), ainsi que de la longueur du linéaire qui serait restaurée et du coût potentiel d'arasement de l'ouvrage (estimation réalisée par la FDAAPPM62). Concernant les altérations géomorphologiques, l'outil permet ici aussi d'obtenir une estimation de l'assemblage attendu après restauration (i.e. anguille européenne, chabot celtique et truite commune) et un classement des actions de restauration qui apparaissent les plus prioritaires en fonction de leur degré d'altération. Dans le cas du TR n°125, il serait souhaitable de restaurer en priorité la profondeur et la largeur naturelle du cours d'eau, puis la structure du substrat et des berges, avant de restaurer la connexion avec les annexes hydrauliques. L'atténuation de la modification du débit et de l'altération de la connectivité avec les masses d'eau souterraines paraît moins prioritaire pour ce tronçon de rivière. L'utilisateur peut finalement se référer au **Tableau 6.1** pour déterminer plus précisément les actions de restauration envisageables.

L'outil de planification des mesures de gestion proposé ici représente ainsi un outil d'aide à la décision qui est à la fois précis et simple à utiliser et à comprendre. Son application peut par conséquent permettre de limiter les difficultés opérationnelles existant entre la planification et l'action, qui est un facteur souvent limitant dans la mise en place concrète de mesures de gestion des milieux naturels (Arlettaz *et al.*, 2010 ; Beechie *et al.*, 2010 ; Barmuta *et al.*, 2011).

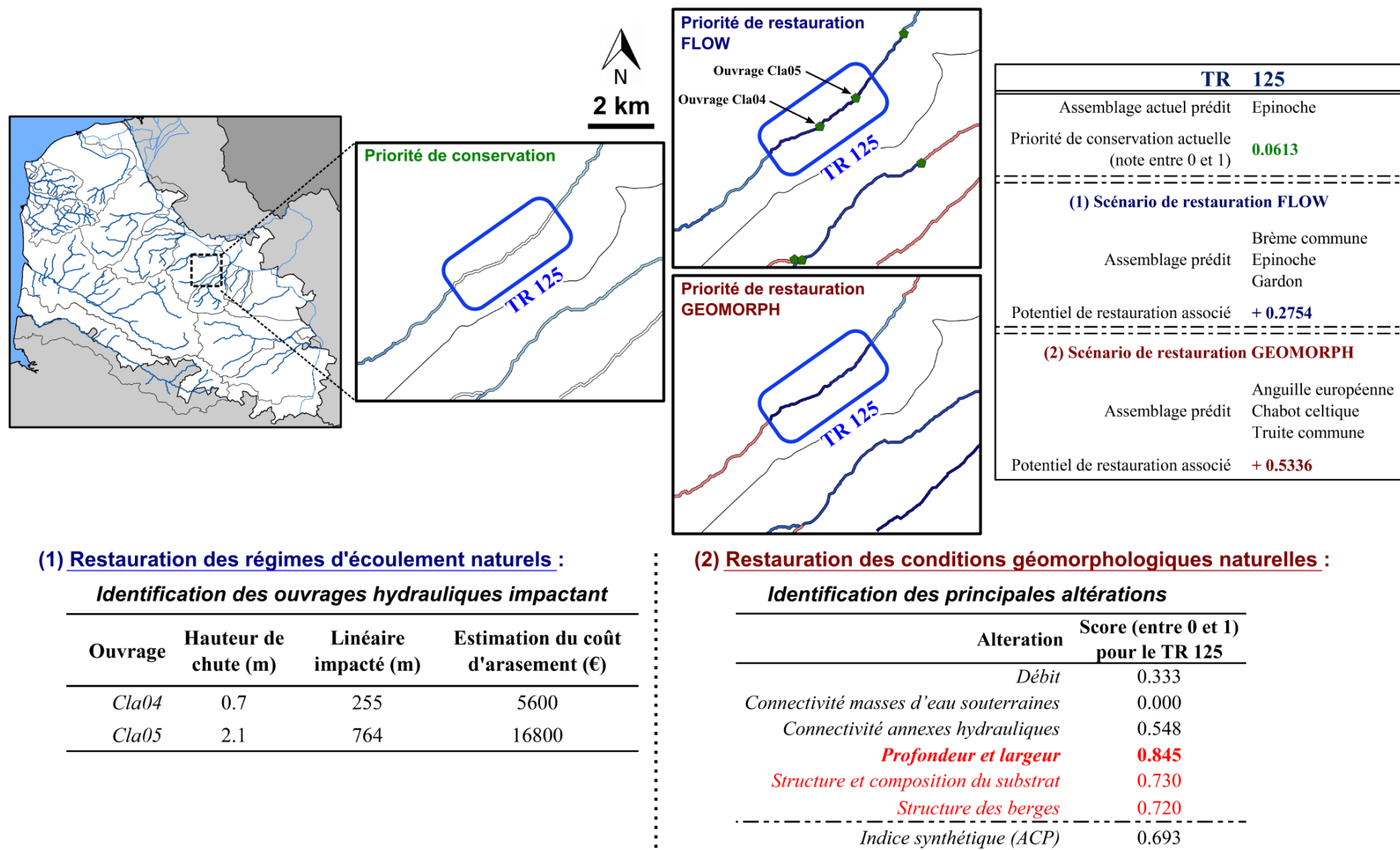


Figure 6.5. Exemple d'utilisation de l'outil d'aide à la décision permettant d'identifier les mesures de gestion prioritaires à l'échelle du département du Pas-de-Calais. La composition des assemblages de poissons prédits dans les différentes conditions environnementales étudiées est accessible facilement, de même que les priorités de conservation et de restauration associées aux deux scénarios considérés. Si le potentiel de restauration des régimes d'écoulement naturels est important, les informations sur les ouvrages hydrauliques impactant à l'échelle du TR (fournies par la FDAAPPMA62) permettent d'identifier l' (ou les) ouvrage(s) qu'il est envisageable d'arasement. De la même manière, si le TR présente un fort potentiel de restauration géomorphologique, les données brutes associées aux différentes altérations considérées (extraites de la base de données SYRAH-CE) permettent d'identifier les altérations discriminantes (i.e. celles dont le score est le plus proche de 1).

Chapitre 7 - Conclusions et perspectives

7.1. Conclusions générales

L'objectif de cette thèse était de développer une méthode permettant d'identifier les zones prioritaires pour la conservation et la restauration des écosystèmes aquatiques continentaux et des assemblages de poissons qu'ils accueillent. Les travaux que j'ai menés dans ce but se sont situés à l'interface entre la recherche fondamentale, avec des questionnements méthodologiques complexes et novateurs, et la recherche appliquée, en échangeant fréquemment avec les acteurs locaux de la gestion des milieux aquatiques. Ces travaux ont permis de mettre au point un outil de planification applicable à différentes échelles, que j'ai souhaité simple à mettre en œuvre (i.e. les scripts que j'ai programmés et utilisés sont disponibles sur demande) et rapide à exécuter (i.e. le temps requis pour faire tourner les différents calculs est d'environ une dizaine de minutes). Suivant les cas, la méthodologie proposée peut être utilisée pour :

- déterminer les priorités globales de conservation (i.e. à large échelle) qui tiennent compte de la biodiversité actuelle et de ses éventuelles modifications dans le futur sous différents scénarios de changements globaux ;
- identifier précisément les mesures de gestion qu'il serait souhaitable de mettre en place en priorité à l'échelle locale, à la fois concernant la protection des milieux naturels et la restauration de leurs conditions environnementales naturelles.

Une des caractéristiques intéressantes de la méthode de priorisation proposée est qu'elle s'avère aisément transposable à d'autres échelles spatiales, milieux ou organismes. Certains prérequis doivent néanmoins être satisfaits avant de pouvoir effectivement l'appliquer. Tout d'abord, il est nécessaire d'obtenir une description la plus exacte possible des caractéristiques biologiques (e.g. assemblages d'espèces) de l'ensemble des zones que l'on cherche à évaluer. Un échantillonnage exhaustif de ces zones peut être réalisé, mais il est parfois préférable d'estimer ces caractéristiques biologiques au moyen d'approches de modélisation. En effet, ces dernières peuvent être ensuite utilisées pour prédire l'état de ces caractéristiques biologiques dans d'autres conditions environnementales, notamment dans des conditions futures (cf. chapitre 5) ou peu perturbées (cf. chapitre 6). Après avoir rassemblé les données sur les assemblages d'espèces, il est ensuite nécessaire de décrire chacune des espèces selon les différentes facettes de la diversité que l'on souhaite intégrer dans l'étude (e.g. déterminer le statut de conservation et/ou l'intérêt socio-économique des espèces observées). Pour finir, la méthodologie proposée laisse une grande liberté sur un certain nombre de choix méthodologiques, comme par exemple concernant l'importance relative à

accorder aux différentes facettes ou la méthode de priorisation multi-objectifs à appliquer. Dans l'idéal, ces choix devront être faits après concertation avec les gestionnaires et acteurs locaux, afin de pouvoir leur proposer des solutions adaptées à leurs besoins.

L'application des méthodes développées dans ma thèse a permis d'identifier les zones qui, si elles sont protégées, permettraient de conserver durablement la biodiversité des poissons de rivière actuelle et future à l'échelle française. Afin de compléter ces résultats, j'ai estimé la proportion de ces zones qui est d'ores et déjà protégée (i.e. incluse dans une réserve naturelle). Pour cela, j'ai évalué le taux de superposition entre les zones que j'ai identifiées comme prioritaires à conserver pour les poissons de rivière (i.e. 406 ZH ; cf. chapitre 5) et le réseau de réserves naturelles actuellement mis en place, qui s'étend sur une superficie totale de 47700 km² en France métropolitaine (Corse exclue) (**Figure 7.1**). Seule 28% de la superficie des 406 ZH prioritaires (zones représentées en bleu sur la **Figure 7.1**) s'avère actuellement protégée. Ce résultat suggère que, sur la base de la priorisation réalisée et des critères d'évaluation de la biodiversité considérés, le réseau actuel de réserves naturelles semble peu efficace pour protéger la diversité actuelle et future des assemblages de poissons du réseau hydrographique français. Ce constat semble d'autant plus vrai si l'on considère également les incertitudes qui existent concernant la capacité de ces réserves à protéger la biodiversité aquatique de manière plus générale (Saunders *et al.*, 2002 ; Abell *et al.*, 2007 ; Amis *et al.*, 2009 ; Chessman, 2013). Ceci confirme ainsi la nécessité de mettre en place de nouvelles réserves qui soient dédiées plus spécifiquement à la protection des milieux aquatiques (Abell, 2002 ; Roux *et al.*, 2008 ; Nel *et al.*, 2011). Les analyses préliminaires réalisées ont permis d'identifier un ensemble de zones qui complèterait idéalement le réseau actuel de réserves naturelles (zones représentées en vert sur la **Figure 7.1**), couvrant une superficie totale de 15100 km². En augmentant d'environ un tiers la superficie du réseau actuel de réserves, il serait ainsi possible d'obtenir une protection plus efficace et durable de la biodiversité des poissons de rivière en France.

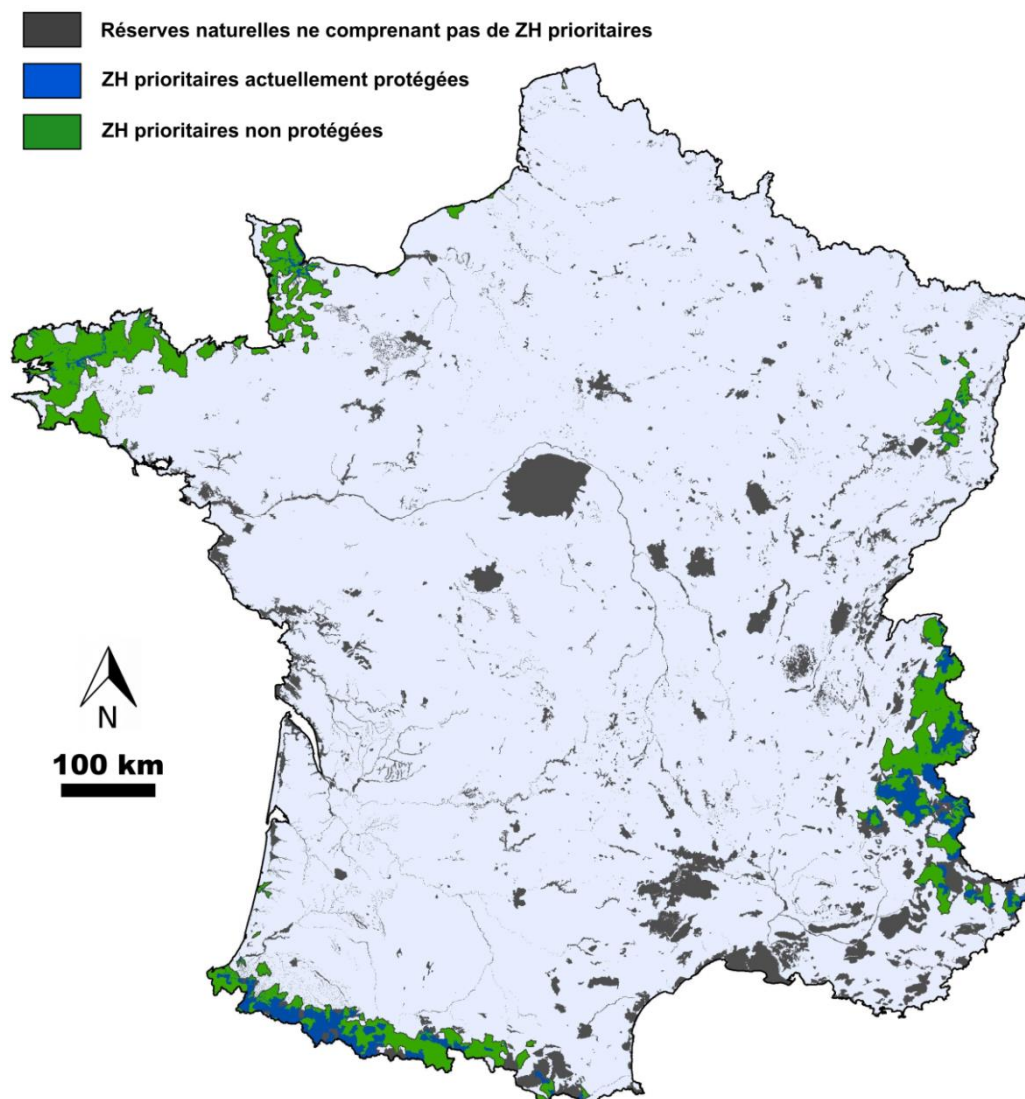


Figure 7.1. Zones hydrographiques (ZH) identifiées comme prioritaires à protéger et réseau actuel de réserves naturelles continentales en France. Seules les réserves naturelles impliquant une protection législative des écosystèmes ont été considérées ici, c'est-à-dire les zones Natura 2000, les zones centrales des parcs nationaux et des réserves de biosphère, les réserves naturelles nationales (RNN) et les zones couvertes par un arrêté préfectoral de protection du biotope (APB). La liste des zones concernées, ainsi que les informations géographiques associées sont disponibles sur le site de l'INPN²⁴ (Inventaire National du Patrimoine Naturel). Les 406 ZH identifiées comme prioritaires à protéger (cf. chapitre 5) ont été représentées soit en bleu si elles se situent au sein d'une des réserves naturelles considérées, soit en vert si elles ne se situent pas dans l'une de ces réserves. Les réserves naturelles continentales ne contenant pas de ZH prioritaires sont représentées en gris foncé.

Par ailleurs, plusieurs études ont montré que les changements globaux pouvaient représenter une forte menace pour les zones actuellement protégées et la biodiversité qu'elles accueillent (e.g. Araújo *et al.*, 2011 ; Iwamura *et al.*, 2013 ; Markovic *et al.*, 2014), soulignant ainsi l'importance de maintenir et de multiplier les efforts visant à débloquer de nouveaux

²⁴ <http://inpn.mnhn.fr/telechargement/cartes-et-information-geographique>

moyens financiers et humains pour améliorer la couverture des réserves naturelles (Hannah *et al.*, 2007 ; Venter *et al.*, 2014). En complément d'une augmentation significative des fonds alloués à la protection de la biodiversité, une remise en question du réseau actuel de réserves naturelles pourrait être entreprise, dans le but d'identifier les réserves qui ne protégeront plus efficacement la biodiversité dans le futur (Alagador *et al.*, 2014 ; Markovic *et al.*, 2014). En limitant la gestion de ces réserves potentiellement inefficaces, des moyens financiers et humains supplémentaires pourraient être libérés et réinvestis dans le développement de nouvelles réserves (Fuller *et al.*, 2010 ; McCarthy *et al.*, 2012 ; Shaw *et al.*, 2012). Toutefois, il semble au préalable nécessaire de prédire plus précisément les changements de distribution spatiale d'un certain nombre d'espèces à fort enjeu de conservation (e.g. les espèces rares, migratrices ou invasives) (Runge *et al.*, 2014 ; Platts *et al.*, 2014). Cela passera inévitablement par un examen plus fin des trajectoires d'évolution de la biodiversité, en explorant et comprenant mieux les mécanismes à l'origine de la réponse des espèces aux changements environnementaux (Mokany *et al.*, 2012 ; Comte *et al.*, 2013 ; Franklin, 2013 ; Hannah *et al.*, 2014).

Enfin, la transférabilité des méthodes développées durant ma thèse à des organismes autres que les poissons pourrait permettre d'évaluer la biodiversité des zones étudiées de façon plus globale et, à terme, de considérer simultanément différents types d'écosystèmes (terrestres et aquatiques). Ceci permettrait de privilégier la conservation des zones dont la protection serait bénéfique pour le plus d'écosystèmes différents, et ainsi d'améliorer l'efficacité des réserves naturelles à préserver la diversité biologique sous ses différentes formes (Amis *et al.*, 2009 ; Heino *et al.*, 2009 ; Nel *et al.*, 2009a ; Beger *et al.*, 2010 ; Adams *et al.*, 2014). Il serait pour cela possible d'utiliser par exemple les bases de données sur les oiseaux (e.g. le projet STOC²⁵, Suivi Temporel des Oiseaux Communs) et les papillons (e.g. Observatoire des Papillons des jardins²⁶) disponibles à l'échelle de la France.

7.2. Perspectives et améliorations possibles

Les méthodes développées durant ma thèse, ainsi que l'outil d'aide à la décision qui en a résulté, se sont révélés complets concernant la description de la diversité des assemblages de poissons, mais aussi efficaces dans la priorisation fournie et adaptés aux besoins des

²⁵ <http://vigienature.mnhn.fr/page/le-suivi-temporel-des-oiseaux-communs-stoc>

²⁶ <http://vigienature.mnhn.fr/page/observatoire-des-papillons-des-jardins>

gestionnaires de l'environnement. Cependant, certains aspects pourraient être davantage enrichis. Les paragraphes suivants décrivent brièvement une liste non exhaustive des principaux éléments qui pourraient être améliorés, et qui mériteraient d'être explorés dans de futures recherches.

7.2.1. Prendre en compte d'autres facettes de la diversité

L'évaluation de la diversité des assemblages de poissons de rivière proposée dans cette thèse s'appuie sur différentes facettes qui se sont avérées relativement indépendantes et complémentaires (cf. chapitre 3). Pour autant, cette approche multi-facettes ne prétend pas être exhaustive, et d'autres composantes peuvent se révéler pertinentes à prendre en compte dans le cadre de la planification de la conservation. La principale facette de la biodiversité n'ayant pas été intégrée dans l'approche proposée est probablement la diversité phylogénétique, qui s'appuie sur une quantification des relations de parenté entre espèces (Faith, 1992 ; Cadotte *et al.*, 2010). Il paraît ainsi important de préserver un assemblage présentant une diversité phylogénétique élevée (i.e. constitué d'espèces phylogénétiquement éloignées) de par la multitude des histoires évolutives des espèces le composant (Purvis *et al.*, 2000 ; Rodrigues & Gaston, 2002b ; Forest *et al.*, 2007 ; Mouquet *et al.*, 2012). En effet, cette caractéristique semble pouvoir être associée à une capacité accrue de l'assemblage à répondre à des perturbations environnementales (Mace *et al.*, 2003 ; Mendoza & Arita, 2014) et à une forte productivité des écosystèmes (Cadotte *et al.*, 2008, 2009).

D'un point de vue pratique, les relations de parenté entre espèces peuvent être estimées en comparant, par exemple, les séquences de différents gènes mitochondriaux (e.g. le cytochrome b, la cytochrome oxidase I et la sous-unité ribosomale 16S), comme cela est classiquement fait pour les poissons de rivière (e.g. Grenouillet *et al.*, 2011 ; Clavel *et al.*, 2013 ; Blanchet *et al.*, 2014). Il est ensuite possible de sélectionner des indices non redondants (voir Helmus *et al.*, 2007 ou Cadotte *et al.*, 2010 pour une synthèse de ces indices), tels que des indices de diversité (e.g. *Phylogenetic Diversity* ; Faith, 1992) ou d'endémisme phylogénétique (e.g. *Phylogenetic Endemism* ; Rosauer *et al.*, 2009), puis de les incorporer dans un cadre de planification de la conservation (e.g. Redding & Mooers, 2006 ; Collen *et al.*, 2011 ; Mendoza & Arita, 2014). Cependant, au moment des analyses, les séquences génétiques nécessaires à ces calculs n'étaient pas disponibles pour toutes les espèces de poissons étudiées, comme celles appartenant aux genres *Cottus* (e.g. chabot des

Pyrénées, chabot du Béarn) ou *Gobio* (e.g. goujon de l'Adour, goujon occitan). En effet, ces espèces n'étaient à ce moment discriminées que sur la base de caractéristiques morphologiques (Freyhof *et al.*, 2005 ; Kottelat & Persat, 2005 ; Keith *et al.*, 2011). Il est toutefois possible que les données génétiques requises pour intégrer la diversité phylogénétique dans l'approche multi-facettes développée dans ma thèse soient prochainement disponibles pour l'ensemble des espèces de poissons rencontrés en France.

7.2.2. Améliorer l'évaluation de la composition des assemblages d'espèces

Les priorités de conservation ou de restauration résultant des travaux que j'ai réalisés durant ma thèse reposent toutes sur des prédictions obtenues avec des modèles de distribution d'espèces (SDM). Comme tout modèle, ces outils sont des simplifications de la réalité (e.g. absence de prise en compte des interactions biotiques comme les relations proies-prédateurs), et par conséquent des incertitudes non négligeables subsistent (Barry & Elith, 2006 ; Wiens *et al.*, 2009 ; Buisson *et al.*, 2010b). Cependant, si ces résultats doivent être utilisés pour mettre en place des actions concrètes de gestion impliquant des moyens humains et financiers conséquents, ils se doivent d'être les plus exhaustifs et exacts possible (Ascough *et al.*, 2008 ; Langford *et al.*, 2009 ; Regan *et al.*, 2009). Ainsi, de futurs efforts de recherche pourraient se concentrer sur une meilleure description des assemblages d'espèces prédits par les modèles, afin de caractériser au mieux les différentes facettes de la diversité. Plusieurs pistes sont à explorer.

Premièrement, il paraît important de réussir à modéliser de manière suffisamment robuste la distribution spatiale des espèces rares (Lomba *et al.*, 2010 ; Platts *et al.*, 2014), qui ont dû être écartées de la plupart des analyses réalisées au cours de ma thèse. En effet, les modèles de distribution d'espèces sont connus pour prédire de manière souvent inexacte la distribution spatiale des espèces rares, car elle s'avère trop faiblement échantillonnée pour permettre l'identification précise des différentes composantes de leur niche écologique (Stockwell & Peterson, 2002 ; McPherson *et al.*, 2004 ; Barry & Elith, 2006 ; Franklin *et al.*, 2009). A ce jour, les espèces rares ont donc été très peu prises en compte de manière optimale dans les approches de planification de la conservation (e.g. Leathwick *et al.*, 2010 ; Strecker *et al.*, 2011). Pourtant, ces espèces, dont la répartition géographique est limitée dans la zone d'étude considérée, sont soit très probablement vulnérables et sensibles à des perturbations

environnementales (e.g. la grande alose, l'apron du Rhône, le chabot du Lez), soit au contraire nouvellement introduites et potentiellement invasives (e.g. l'aspe, le gobie demi-lune) (Rodrigues & Gaston, 2002c ; Keith *et al.*, 2011 ; Poulet *et al.*, 2011 ; Platts *et al.*, 2014 ; Toledo *et al.*, 2014). De plus, les espèces rares peuvent avoir un rôle fonctionnel important dans les écosystèmes, en assurant par exemple des fonctions qu'elles seules sont capables de fournir (Mouillot *et al.*, 2013a). Ainsi, la prise en compte de ces espèces dans les approches de planification de la conservation aurait potentiellement un fort impact sur les priorités de conservation obtenues (Wilson *et al.*, 2005 ; Elith & Leathwick, 2009b). Afin d'obtenir des priorisations plus exactes, il sera par conséquent nécessaire de développer des approches statistiques qui traiteront de manière efficace les espèces faiblement représentées dans les jeux de données (Platts *et al.*, 2014). Certaines approches développées récemment dans ce sens semblent prometteuses, avec par exemple l'utilisation conjointe de modèles focalisés sur les espèces, sur les assemblages et sur les habitats (e.g. Ovaskainen & Soininen, 2011 ; McKenna *et al.*, 2013). Une autre solution serait d'augmenter le nombre d'occurrences des espèces rares en utilisant des modèles pour identifier les zones où ces espèces sont *a priori* susceptibles d'être présentes, avant d'aller directement réaliser des échantillonnages sur place (e.g. Williams *et al.*, 2009 ; Platts *et al.*, 2010 ; Rebelo & Jones, 2010).

Deuxièmement, il est probable que les caractéristiques écologiques et biologiques de certaines espèces n'aient pas permis de modéliser leur distribution spatiale de manière optimale (McPherson & Jetz, 2007 ; Grenouillet *et al.*, 2011). Parmi ces caractéristiques, le comportement migratoire des espèces ressort comme l'un des facteurs pouvant significativement affecter la robustesse des prédictions obtenues avec les SDM (McPherson & Jetz, 2007). En effet, les protocoles d'échantillonnage utilisés ne permettent généralement d'obtenir qu'une description partielle de la niche écologique des espèces les plus mobiles (e.g. en ne détectant la présence des espèces que dans des zones de transition le long de leur trajet migratoire) (Runge *et al.*, 2014), ce qui peut générer des biais dans les modèles statistiques (Comte & Grenouillet, 2013b). Par ailleurs, plusieurs études ont montré que la répartition des grandes espèces migratrices (e.g. la lamproie marine, le saumon atlantique) est fortement influencée par le degré de fragmentation du réseau hydrographique (e.g. Pringle *et al.*, 2000 ; Joy & Death, 2001 ; Fullerton *et al.*, 2010 ; Liermann *et al.*, 2012). L'intégration dans les modèles d'une variable comme le nombre cumulé d'ouvrages hydrauliques en aval de chaque zone pourrait permettre de mieux rendre compte de l'accessibilité des différentes zones considérées pour ces espèces migratrices (e.g. Garcia de Leaniz, 2008 ; Lassalle *et al.*, 2009).

Ceci est d'autant plus important que les espèces migratrices de poissons présentent généralement un fort intérêt patrimonial et halieutique (Lassalle *et al.*, 2008, 2009 ; Fullerton *et al.*, 2010).

Troisièmement, pour évaluer les priorités de conservation futures sous divers scénarios de changements globaux (cf. chapitre 5), j'ai dû conserver le même *pool* d'espèces que celui observé actuellement. En effet, il n'existe pas, à ma connaissance, de scénarios de colonisation pour les espèces de poissons pouvant être introduites sur le réseau hydrographique français dans les décennies à venir, comme cela a pu être observé par le passé (Poulet *et al.*, 2011). Ces nouvelles espèces présentent pourtant un caractère potentiellement invasif et peuvent ainsi fortement perturber le fonctionnement actuel des écosystèmes (Dudgeon *et al.*, 2006 ; Leprieux *et al.*, 2008 ; Walther *et al.*, 2009 ; Strayer, 2012 ; Hassan & Ricciardi, 2014). Par conséquent, leur prise en compte dans une approche de priorisation comme celle proposée dans cette thèse aurait certainement une influence non négligeable sur l'évaluation des priorités de conservation futures. Pour limiter ce problème, j'ai déjà pu prendre en compte la distribution spatiale future potentielle des espèces invasives actuellement observées en nombre suffisant dans les cours d'eau français (e.g. l'aspe, la gambusie, le pseudorasbora). Toutefois, afin d'intégrer d'autres espèces exotiques (i.e. celles encore absentes ou actuellement trop rarement observées sur le réseau hydrographique français) dans une planification durable de la conservation des assemblages de poissons, une des approches possibles consisterait à modéliser la distribution spatiale des espèces identifiées comme présentant un risque d'invasion, en calibrant les modèles sur leur aire de répartition native avant de réaliser des projections sur la zone d'étude (e.g. Thuiller *et al.*, 2005 ; Jeschke & Strayer, 2008 ; Guisan *et al.*, 2014). Mais à ce jour, la prise en compte de la dynamique des espèces les plus mobiles, telles que les espèces invasives ou migratrices, reste un enjeu majeur en planification de la conservation (Pressey *et al.*, 2007 ; Mokany *et al.*, 2012 ; Runge *et al.*, 2014).

Finalement, l'évaluation de la diversité des assemblages pourrait être améliorée en y intégrant des métriques basées sur l'abondance des différentes espèces, et plus uniquement sur des données de présence-absence. En effet, ce type de données est souvent requis pour estimer la viabilité des populations considérées (mais voir Araújo & Williams, 2000 pour une méthode alternative pouvant s'appuyer sur des données d'occurrence). La viabilité d'une population traduit sa capacité à se maintenir dans un écosystème sur le long terme (Boyce, 1992). Son évaluation permet notamment de quantifier la différence qu'il peut exister entre un

assemblage composé de reliquats d'espèces (i.e. faibles abondances des différentes populations) et un assemblage constitué d'espèces dont les individus sont nombreux et répartis dans plusieurs classes d'âges (i.e. populations viables). Suivant les objectifs de l'étude, il peut sembler préférable de préserver un assemblage constitué de populations viables (et ainsi de limiter les risques d'échec des mesures de gestion) (e.g. Early & Thomas, 2007), ou au contraire de chercher à sauvegarder les assemblages résiduels, qui sont par définition particulièrement vulnérables (e.g. Chiarello, 2008). Quelle que soit l'option retenue, la prise en compte de la viabilité des populations en planification de la conservation présente un intérêt certain (e.g. Cabeza & Moilanen, 2001 ; Nicholson *et al.*, 2006 ; Nel *et al.*, 2011), à condition de disposer de données d'abondance exhaustives et comparables entre les zones étudiées.

7.2.3. Tenir compte des coûts de mise en place des mesures de gestion dans la priorisation

Dans le but d'améliorer la précision et l'efficacité de l'outil de priorisation développé durant cette thèse, une autre piste de recherche serait de pouvoir tenir compte du ratio « coûts/bénéfices » des différentes mesures de gestion envisagées (i.e. *cost-effective methods*) (e.g. Cabeza & Moilanen, 2006 ; Crossman & Bryan, 2009 ; Banks-Leite *et al.*, 2014 ; Langhans *et al.*, 2014a). Ce ratio est par exemple obtenu en comparant le gain (ou bénéfice) écologique attendu associé à chaque mesure de gestion et l'investissement (e.g. coûts financier et humain) que représente sa mise en application (Cabeza & Moilanen, 2006). La méthode d'évaluation du potentiel de restauration proposée dans le chapitre 6 est une approche concrète permettant d'estimer le bénéfice écologique potentiel des mesures de restauration considérées. Cependant, je n'ai pas pu intégrer le coût associé à l'implantation de ces mesures de gestion dans la priorisation qui a suivi. En effet, après une synthèse approfondie de la littérature sur ce sujet (e.g. Bernhardt *et al.*, 2005 ; Beechie *et al.*, 2008 ; Kristensen *et al.*, 2012 ; Null & Lund, 2012), j'ai constaté que les coûts de mise en place d'un type d'action de restauration donné étaient fortement liés aux caractéristiques locales (e.g. largeur, pente, accessibilité) des tronçons de rivière, rendant par conséquent difficile la standardisation des coûts des différentes mesures envisagées (Bair, 2004 ; Januchowski-Hartley *et al.*, 2011 ; Kristensen *et al.*, 2012). De plus, les coûts de certaines des actions de restauration examinées (e.g. le reméandrement du lit d'une rivière) restent mal documentés

(Kristensen *et al.*, 2012 ; Null & Lund, 2012). La mise en place préalable d'études visant à quantifier plus précisément et de manière généralisable ces coûts apparaît donc indispensable afin de réduire les incertitudes actuelles concernant les coûts des différentes mesures de gestion possibles.

En revanche, une fois ces informations disponibles, l'évaluation du ratio coûts/bénéfices de l'ensemble des mesures de gestion envisagées à l'échelle régionale pourrait au final permettre de classer simultanément toutes ces mesures. Il serait ensuite possible d'identifier précisément celles qui apporteront potentiellement le plus grand bénéfice écologique pour un coût minimum, permettant ainsi d'optimiser l'allocation des ressources limitées dédiées à la protection des milieux naturels (Naidoo *et al.*, 2006 ; Duke *et al.*, 2013).

Enfin, il ne faut pas oublier que la planification des mesures de gestion constitue seulement la première étape du processus de préservation et de restauration des milieux naturels (Habel *et al.*, 2013). Les décisionnaires locaux sont en effet amenés à prendre en compte d'autres facteurs que les composantes écologiques considérées dans cette thèse, notamment des aspects socio-économiques (e.g. opportunités d'action, conflits d'usage) (Palmer & Bernhardt, 2006 ; Knight *et al.*, 2011 ; Whitehead *et al.*, 2014). Ces facteurs dépassant généralement le champ d'action des scientifiques, il est ainsi essentiel d'accorder une importance particulière à la précision et à l'intelligibilité des résultats fournis et des messages délivrés aux gestionnaires (Arlettaz *et al.*, 2010 ; Müller & Opgenoorth, 2014). Par conséquent, une adaptation systématique des méthodes développées par les scientifiques aux besoins et capacités d'action des acteurs locaux (Smith *et al.*, 2009 ; Barmuta *et al.*, 2011 ; Knight *et al.*, 2011), ainsi qu'un dialogue et une communication en continu entre eux (Groffman *et al.*, 2010 ; Driscoll & Lindenmayer, 2012 ; Dedual *et al.*, 2013), semblent être à la base d'une gestion efficace des écosystèmes et de la biodiversité qu'ils accueillent.

Bibliographie

~ A ~

- Abell R (2002) Conservation biology for the biodiversity crisis: A freshwater follow-up. *Conservation Biology* **16**: 1435-1437.
- Abell R, Allan J, Lehner B (2007) Unlocking the potential of protected areas for freshwaters. *Biological Conservation* **134**: 48-63.
- Abellán P, Sánchez-Fernández D, Velasco J, Millan A (2005) Conservation of freshwater biodiversity: a comparison of different area selection methods. *Biodiversity and Conservation* **14**: 3457-3474.
- Adams VM, Álvarez-Romero JG, Carwardine J, Cattarino L, Hermoso V, Kennard MJ, Linke S, Pressey RL, Stoeckl N (2014) Planning across freshwater and terrestrial realms: cobenefits and tradeoffs between conservation actions. *Conservation Letters* **7**: 425-440.
- Alagador D, Cerdeira JO, Araújo MB (2014) Shifting protected areas: scheduling spatial priorities under climate change. *Journal of Applied Ecology* **51**: 703-713.
- Allan JD (2004) Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**: 257-284.
- Allan JD, Abell R, Hogan Z, Revenga C, Taylor BW, Welcomme RL, Winemiller K (2005) Overfishing of inland waters. *BioScience* **55**: 1041-1051.
- Allnutt TF, McClanahan TR, Andréfouët S, Baker M, Lagabrielle E, McClennen C, Rakotomanjaka AJM, Tianarisoa TF, Watson R, Kremen C (2012) Comparison of marine spatial planning methods in Madagascar demonstrates value of alternative approaches. *PLoS ONE* **7**: e28969.
- Amis MA, Rouget M, Lotter M, Day J (2009) Integrating freshwater and terrestrial priorities in conservation planning. *Biological Conservation* **142**: 2217-2226.
- Araújo MB (2009) Climate change and spatial conservation planning. Dans *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 172-184.
- Araújo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 42-47.
- Araújo MB, Rahbek C (2006) How does climate change affect biodiversity? *Science* **313**: 1396-1397.
- Araújo MB, Williams PH (2000) Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation* **96**: 331-345.
- Araújo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* **11**: 1504-1513.
- Araújo MB, Alagador D, Cabeza M, Nogués-Bravo D, Thuiller W (2011) Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* **14**: 484-492.
- Arlettaz R, Schaub M, Fournier J, Reichlin TS, Sierro A, Watson JEM, Braunisch V (2010) From publications to public actions: When conservation biologists bridge the gap between research and implementation. *BioScience* **60**: 835-842.

- Aronson J, Floret C, Le Floch E, Ovalle C, Pontanier R (1993) Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology* **1**: 8-17.
- Arponen A (2012) Prioritizing species for conservation planning. *Biodiversity and Conservation* **21**: 875-893.
- Arponen A, Heikkinen RK, Thomas CD, Moilanen A (2005) The value of biodiversity in reserve selection: representation, species weighting, and benefit functions. *Conservation Biology* **19**: 2009-2014.
- Arponen A, Lehtomäki J, Leppanen J, Tomppo E, Moilanen A (2012) Effects of connectivity and spatial resolution of analyses on conservation prioritization across large extents. *Conservation Biology* **26**: 294-304.
- Arzamendia V, Giraudo AR (2011) A panbiogeographical model to prioritize areas for conservation along large rivers. *Diversity and Distributions* **18**: 168-179.
- Ascough JC, Maier HR, Ravalico JK, Strudley MW (2008) Future research challenges for incorporation of uncertainty in environmental and ecological decision-making. *Ecological Modelling* **219**: 383-399.

~ B ~

- Bair B (2004) Stream restoration cost estimates. Dans *Proceedings of the Salmon Habitat Restoration Cost Workshop, Gladstone, 14-16 Nov, 2000*, Allen ST, Thomson C, Carlson R (eds), pp. 104-113.
- Baker EA, Wehrly KE, Seelbach PW, Wang L, Wiley MJ, Simon T (2005) A multimetric assessment of stream condition in the Northern Lakes and Forests ecoregion using spatially explicit statistical modeling and regional normalization. *Transactions of the American Fisheries Society* **134**: 697-710.
- Ball IR, Possingham HP, Watts ME (2009) Marxan and relatives: Software for spatial conservation prioritization. Dans *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 185-195.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He J-S, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9**: 1146-1156.
- Banks-Leite C, Pardini R, Tambosi LR, Pearse WD, Bueno AA, Bruscagin RT, Condez TH, Dixo M, Igari AT, Martensen AC *et al.* (2014) Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* **345**: 1041-1045.
- Barmuta LA, Linke S, Turak E (2011) Bridging the gap between ‘planning’ and ‘doing’ for biodiversity conservation in freshwaters. *Freshwater Biology* **56**: 180-195.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC *et al.* (2011) Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**: 51-57.

- Barrella W, Petrere MJ (2003) Fish community alterations due to pollution and damming in Tiete and Paranapanema rivers (Brazil). *River Research and Applications* **19**: 59-76.
- Barry S, Elith J (2006) Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology* **43**: 413-423.
- Beechie TJ, Pess G, Roni P (2008) Setting river restoration priorities: a review of approaches and a general protocol for identifying and prioritizing actions. *North American Journal of Fisheries Management* **28**: 891-905.
- Beechie TJ, Sear DA, Olden JD, Pess GR, Buffington JM, Moir H, Roni P, Pollock M (2010) Process-based principles for restoring river ecosystems. *BioScience* **60**: 209-222.
- Beger M, Grantham H, Pressey RL, Wilson KA, Peterson EL, Dorfman D, Mumby PJ, Lourival R, Brumbaugh DR, Possingham HP (2010) Conservation planning for connectivity across marine, freshwater, and terrestrial realms. *Biological Conservation* **143**: 565-575.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* **15**: 365-377.
- Bergerot B, Lasne E, Vigneron T, Laffaille P (2008) Prioritization of fish assemblages with a view to conservation and restoration on a large scale European basin, the Loire (France). *Biodiversity and Conservation* **17**: 2247-2262.
- Bernhardt ES, Palmer MA, Allan JD, Alexander G, Barnas K, Brooks S, Carr J, Clayton S, Dahm C, Follstad-Shah J *et al.* (2005) Synthesizing U.S. river restoration efforts. *Science* **308**: 636-637.
- Berrebi P, Gilles A (2011) Génétique et phylogéographie des poissons d'eau douce de France. Dans *Les poissons d'eau douce de France*, Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J (coords). Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris, pp. 215–233.
- Blanchet S, Helmus MR, Brosse S, Grenouillet G (2014) Regional vs local drivers of phylogenetic and species diversity in stream fish communities. *Freshwater Biology* **59**: 450-462.
- Bogardi JJ, Dudgeon D, Lawford R, Flinkerbusch E, Meyn A, Pahl-Wostl C, Vielhauer K, Vörösmarty CJ (2012) Water security for a planet under pressure: interconnected challenges of a changing world call for sustainable solutions. *Current Opinion in Environmental Sustainability* **4**: 35-43.
- Bond N, Thomson J, Reich P, Stein J (2011) Using species distribution models to infer potential climate change-induced range shifts of freshwater fish in south-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research* **62**: 1043-1061.
- Bond NR, Thomson JR, Reich P (2014) Incorporating climate change in conservation planning for freshwater fishes. *Diversity and Distributions* **20**: 931-942.
- Bossard M, Feranec J, Othael J (2000) CORINE Land Cover Technical Guide - Addendum 2000. European Environment Agency. Technical Report. Disponible en ligne à : <http://www.eea.europa.eu/publications/tech40add>.
- Bottrill MC, Joseph LN, Carwardine J, Bode M, Cook C, Game ET, Grantham H, Kark S, Linke S, McDonald-Madden E *et al.* (2008) Is conservation triage just smart decision making? *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 649-654.

- Boyce MS (1992) Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**: 481-506.
- Brauman KA, Daily GC, Duarte TK, Mooney HA (2007) The nature and value of ecosystem services: An overview highlighting hydrologic services. *Annual Review of Environment and Resources* **32**: 67-98.
- Bray JR, Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**: 325-349.
- Brooks T, da Fonseca GAB, Rodrigues ASL (2004) Species, data, and conservation planning. *Conservation Biology* **18**: 1682-1688.
- Brooks TM, Mittermeier RA, da Fonseca GAB, Gerlach J, Hoffmann M, Lamoreux JF, Mittermeier CG, Pilgrim JD, Rodrigues ASL (2006) Global biodiversity conservation priorities. *Science* **313**: 58-61.
- Buisson L (2009) *Poissons des rivières françaises et changement climatique : Impacts sur la distribution des espèces et incertitudes des projections*. Thèse de doctorat, Université de Toulouse.
- Buisson L, Grenouillet G (2009) Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions* **15**: 613-626.
- Buisson L, Blanc L, Grenouillet G (2008a) Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology of Freshwater Fish* **17**: 244-257.
- Buisson L, Thuiller W, Lek S, Lim P, Grenouillet G (2008b) Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology* **14**: 2232-2248.
- Buisson L, Grenouillet G, Casajus N, Lek S (2010a) Predicting the potential impacts of climate change on stream fish assemblages. *American Fisheries Society Symposium* **73**: 327-346.
- Buisson L, Thuiller W, Casajus N, Lek S, Grenouillet G (2010b) Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology* **16**: 1145-1157.
- Buisson L, Grenouillet G, Villéger S, Canal J, Laffaille P (2013) Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* **19**: 387-400.
- Bunn SE, Arthington AH (2002) Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* **30**: 492-507.
- Bush A, Hermoso V, Linke S, Nipperess D, Turak E, Hughes L (2014) Freshwater conservation planning under climate change: demonstrating proactive approaches for Australian Odonata. *Journal of Applied Ecology* **51**: 1273-1281.
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, Almond REA, Baillie JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J *et al.* (2010) Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science* **328**: 1164-1168.

~ C ~

- Cabeza M, Moilanen A (2001) Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 242-248.
- Cabeza M, Moilanen A (2006) Replacement cost: A practical measure of site value for cost-effective reserve planning. *Biological Conservation* **132**: 336-342.
- Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 17012-17017.
- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE* **4**: e5695.
- Cadotte MW, Davies TJ, Regetz J, Kembel SW, Cleland E, Oakley TH (2010) Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters* **13**: 96-105.
- Caissie D (2006) The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology* **51**: 1389-1406.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA *et al.* (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**: 59-67.
- Carroll C, Dunk JR, Moilanen A (2010) Optimizing resiliency of reserve networks to climate change: multispecies conservation planning in the Pacific Northwest, USA. *Global Change Biology* **16**: 891-904.
- Carvalho SB, Brito JC, Crespo EG, Watts ME, Possingham HP (2011) Conservation planning under climate change: Toward accounting for uncertainty in predicted species distributions to increase confidence in conservation investments in space and time. *Biological Conservation* **144**: 2020-2030.
- Chamberlain DE, Fuller RJ (2000) Local extinctions and changes in species richness of lowland farmland birds in England and Wales in relation to recent changes in agricultural land-use. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **78**: 1-17.
- Chandesris A, Malavoi JR, Souchon Y, Wasson JG, Mengin N (2007) Le SYstème Relationnel d'Audit de l'Hydromorphologie des cours d'eau (SYRAH-CE) : un outil multi-échelles d'aide à la décision pour la gestion des cours d'eau. *Ingénieries - E. A. T.* **50**: 77-80.
- Changeux P (2011) La pêche fluviale en France. Dans *Les poissons d'eau douce de France*, Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J (coords). Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris, pp. 196-207.
- Chantepie S, Lasne E, Laffaille P (2011) Assessing the conservation value of waterbodies: the example of the Loire floodplain (France). *Biodiversity and Conservation* **20**: 2427-2444.
- Chape S, Harrison J, Spalding M, Lysenko I (2005) Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **360**: 443-455.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**: 234-242.

- Chessman BC (2013) Do protected areas benefit freshwater species? A broad-scale assessment for fish in Australia's Murray-Darling Basin. *Journal of Applied Ecology* **50**: 969-976.
- Chiarello AG (2008) Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology* **14**: 1649-1657.
- Clavel J, Poulet N, Porcher E, Blanchet S, Grenouillet G, Pavoine S, Biton A, Seon-Massin N, Argillier C, Daufresne M *et al.* (2013) A new freshwater biodiversity indicator based on fish community assemblages. *PLoS ONE* **8**: e80968.
- Cofré H, Marquet PA (1999) Conservation status, rarity, and geographic priorities for conservation of Chilean mammals: an assessment. *Biological Conservation* **88**: 53-68.
- Collen B, Turvey ST, Waterman C, Meredith HMR, Kuhn TS, Baillie JEM, Isaac NJB (2011) Investing in evolutionary history: implementing a phylogenetic approach for mammal conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **366**: 2611-2622.
- Collen B, Whitton F, Dyer EE, Baillie JEM, Cumberlidge N, Darwall WRT, Pollock C, Richman NI, Soulsby A-M, Böhm M (2014) Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecology and Biogeography* **23**: 40-51.
- Collette Y, Siarry P (2002) *Optimisation multiobjectif*. Eyrolles édition, Paris, 315 p.
- Collier KJ (2011) The rapid rise of streams and rivers in conservation assessment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **21**: 397-400.
- Comte L, Grenouillet G (2013a) Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography* **36**: 1236-1246.
- Comte L, Grenouillet G (2013b) Species distribution modelling and imperfect detection: comparing occupancy versus consensus methods. *Diversity and Distributions* **19**: 996-1007.
- Comte L, Buisson L, Daufresne M, Grenouillet G (2013) Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends. *Freshwater Biology* **58**: 625-639.
- Conti L, Comte L, Hugueny B, Grenouillet G (sous presse) Drivers of freshwater fish colonisations and extirpations under climate change. *Ecography*. DOI: 10.1111/ecog.00753.
- Cooke SJ, Cowx IG (2006) Contrasting recreational and commercial fishing: Searching for common issues to promote unified conservation of fisheries resources and aquatic environments. *Biological Conservation* **128**: 93-108.
- Copp GH (2010) Patterns of diel activity and species richness in young and small fishes of European streams: a review of 20 years of point abundance sampling by electrofishing. *Fish and Fisheries* **11**: 439-460.
- Costello MJ, May RM, Stork NE (2013) Can we name Earth's species before they go extinct? *Science* **339**: 413-416.
- Crossman ND, Bryan BA (2009) Identifying cost-effective hotspots for restoring natural capital and enhancing landscape multifunctionality. *Ecological Economics* **68**: 654-668.
- Crossman ND, Bryan BA, Summers DM (2012) Identifying priority areas for reducing species vulnerability to climate change. *Diversity and Distributions* **18**: 60-72.

Csuti B, Polasky S, Williams PH, Pressey RL, Camm JD, Kershaw M, Kiestner AR, Downs B, Hamilton R, Huso M *et al.* (1997) A comparison of reserve selection algorithms using data on terrestrial vertebrates in Oregon. *Biological Conservation* **80**: 83-97.

~ D ~

Darwall WRT, Vié J-C (2005) Identifying important sites for conservation of freshwater biodiversity: extending the species-based approach. *Fisheries Management and Ecology* **12**: 287-293.

Darwall WRT, Smith K, Allen D, Seddon M, McGregor Reid G, Clausnitzer V, Kalkman V (2009) Freshwater biodiversity: A hidden resource under threat. Dans *Wildlife in a changing world*, Vié J-C, Hilton-Taylor C, Stuart SN (eds). Gland, Suisse, pp. 43-54.

Daufresne M, Boët P (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology* **13**: 2467-2478.

Davies KF, Margules CR, Lawrence JF (2000) Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* **81**: 1450-1461.

Dawson TP, Jackson ST, House JI, Prentice IC, Mace GM (2011) Beyond predictions: Biodiversity conservation in a changing climate. *Science* **332**: 53-58.

Dedual M, Sague Pla O, Arlinghaus R, Clarke A, Ferter K, Geertz Hansen P, Gerdeaux D, Hames F, Kennelly SJ, Kleiven AR *et al.* (2013) Communication between scientists, fishery managers and recreational fishers: lessons learned from a comparative analysis of international case studies. *Fisheries Management and Ecology* **20**: 234-246.

Denys GPJ, Dettai A, Persat H, Hauteceœur M, Keith P (2014) Morphological and molecular evidence of three species of pikes *Esox spp.* (Actinopterygii, Esocidae) in France, including the description of a new species. *Comptes Rendus Biologies* **337**: 521-534.

Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* **13**: 1030-1040.

Diamond JM (1975) The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* **7**: 129-146.

Dias MS, Oberdorff T, Hugueny B, Leprieur F, Jézéquel C, Cornu J-F, Brosse S, Grenouillet G, Tedesco PA (2014) Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters* **17**: 1130-1140.

Díaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 646-655.

Dietrich JP, van Gaest AL, Strickland SA, Arkoosh MR (2014) The impact of temperature stress and pesticide exposure on mortality and disease susceptibility of endangered Pacific salmon. *Chemosphere* **108**: 353-359.

Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**: 401-406.

- Dobbie MJ, Dail D (2013) Robustness and sensitivity of weighting and aggregation in constructing composite indices. *Ecological Indicators* **29**: 270-277.
- Dobson AP, Bradshaw AD, Baker AJM (1997) Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. *Science* **277**: 515-522.
- Dony JG, Denholm I (1985) Some quantitative methods of assessing the conservation value of ecologically similar sites. *Journal of Applied Ecology* **22**: 229-238.
- Downs PW, Singer MS, Orr BK, Diggory ZE, Church TC (2011) Restoring ecological integrity in highly regulated rivers: the role of baseline data and analytical references. *Environmental Management* **48**: 847-864.
- Driscoll DA, Lindenmayer DB (2012) Framework to improve the application of theory in ecology and conservation. *Ecological Monographs* **82**: 129-147.
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ *et al.* (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* **81**: 163-182.
- Duke JM, Dundas SJ, Messer KD (2013) Cost-effective conservation planning: Lessons from economics. *Journal of Environmental Management* **125**: 126-133.
- Dunstan PK, Bax NJ, Foster SD, Williams A, Althaus F (2012) Identifying hotspots for biodiversity management using rank abundance distributions. *Diversity and Distributions* **18**: 22-32.

~ E ~

- Early R, Thomas CD (2007) Multispecies conservation planning: identifying landscapes for the conservation of viable populations using local and continental species priorities. *Journal of Applied Ecology* **44**: 253-262.
- Eken G, Bennun L, Brooks TM, Darwall W, Fishpool LDC, Foster M, Knox D, Langhammer P, Matiku P, Radford E *et al.* (2004) Key biodiversity areas as site conservation targets. *BioScience* **54**: 1110-1118.
- Elith J, Leathwick JR (2009a) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 677-697.
- Elith J, Leathwick JR (2009b) Conservation prioritisation using species distribution modelling. Dans *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 70-93.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A *et al.* (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**: 129-151.
- Erős T, Olden JD, Schick RS, Schmera D, Fortin MJ (2012) Characterizing connectivity relationships in freshwaters using patch-based graphs. *Landscape Ecology* **27**: 303-317.
- ESRI (2011) *ArcGIS Desktop: Release 10*. Redlands, USA.

~ *F* ~

- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* **61**: 1-10.
- Faleiro FV, Machado RB, Loyola RD (2013) Defining spatial conservation priorities in the face of land-use and climate change. *Biological Conservation* **158**: 248-257.
- Fattorini S (2006) A new method to identify important conservation areas applied to the butterflies of the Aegean Islands (Greece). *Animal Conservation* **9**: 75-83.
- Fattorini S (2014) Relations between species rarity, vulnerability, and range contraction for a beetle group in a densely populated region in the Mediterranean biodiversity hotspot. *Conservation Biology* **28**: 169-176.
- Fattorini S, Cardoso P, Rigal F, Borges PAV (2012) Use of arthropod rarity for area prioritisation: Insights from the Azorean islands. *PLoS ONE* **7**: e33995.
- Feld CK, Birk S, Bradley DC, Hering D, Kail J, Marzin A, Melcher A, Nemitz D, Pedersen ML, Pletterbauer F *et al.* (2011) From natural to degraded rivers and back again: A test of restoration ecology theory and practice. *Advances in Ecological Research* **44**: 119-209.
- Ferrier S, Wintle BA (2009) Quantitative approaches to spatial conservation prioritization: matching the solution to the need. Dans *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 1-15.
- Feunteun E, Ombredane D, Baglinière J-L (2011) Variabilités des traits d'histoire de vie chez les poissons des hydrosystèmes continentaux. Dans *Les poissons d'eau douce de France*, Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J (coords). Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris, pp. 98-127.
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* **24**: 38-49.
- Filipe AF, Marques TA, Tiago P, Ribeiro F, Da Costa LM, Cowx IG, Collares-Pereira MJ (2004) Selection of priority areas for fish conservation in Guadiana river basin, Iberian Peninsula. *Conservation Biology* **18**: 189-200.
- Fleishman E, Noss RF, Noon BR (2006) Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecological Indicators* **6**: 543-553.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies TJ, Cowling RM, Faith DP, Balmford A, Manning JC, Procheş Ş, van der Bank M *et al.* (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* **445**: 757-760.
- Franklin J (2013) Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and Distributions* **19**: 1217-1223.
- Franklin J, Wejnert KE, Hathaway SA, Rochester CJ, Fisher RN (2009) Effect of species rarity on the accuracy of species distribution models for reptiles and amphibians in southern California. *Diversity and Distributions* **15**: 167-177.

- Freyhof J, Kottelat M, Nolte A (2005) Taxonomic diversity of European Cottus with description of eight new species (Teleostei : Cottidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **16**: 107-172.
- Friberg N (2010) Pressure-response relationships in stream ecology: introduction and synthesis. *Freshwater Biology* **55**: 1367-1381.
- Friberg N, Bonada N, Bradley DC, Dunbar MJ, Edwards FK, Grey J, Hayes RB, Hildrew AG, Lamouroux N, Trimmer M *et al.* (2011) Biomonitoring of human impacts in freshwater ecosystems: The good, the bad and the ugly. *Advances in Ecological Research* **44**: 1-68.
- Froese R, Pauly D (Eds.) (2014) *FishBase*. World Wide Web Electronic publication. www.fishbase.org, version (06/2014).
- Fuller RA, McDonald-Madden E, Wilson KA, Carwardine J, Grantham HS, Watson JEM, Klein CJ, Green DC, Possingham HP (2010) Replacing underperforming protected areas achieves better conservation outcomes. *Nature* **466**: 365-367.
- Fullerton AH, Burnett KM, Steel EA, Flitcroft RL, Pess GR, Feist BE, Torgersen CE, Miller DJ, Sanderson BL (2010) Hydrological connectivity for riverine fish: measurement challenges and research opportunities. *Freshwater Biology* **55**: 2215-2237.
- Funk A, Gschöpf C, Blaschke AP, Weigelhofer G, Reckendorfer W (2013) Ecological niche models for the evaluation of management options in an urban floodplain - conservation vs. restoration purposes. *Environmental Science & Policy* **34**: 79-91.

~ G ~

- Galil BS, Nehring S, Panov V (2007) Waterways as invasion highways - impact of climate change and globalization. Dans *Biological Invasions*, Nentwig W (ed). Springer-Verlag, Berlin, Allemagne, pp. 59-74.
- Gallardo B, Gascon S, Quintana X, Comin FA (2011) How to choose a biodiversity indicator - Redundancy and complementarity of biodiversity metrics in a freshwater ecosystem. *Ecological Indicators* **11**: 1177-1184.
- Garcia de Leaniz C (2008) Weir removal in salmonid streams: implications, challenges and practicalities. *Hydrobiologia* **609**: 83-96.
- Geist J (2011) Integrative freshwater ecology and biodiversity conservation. *Ecological Indicators* **11**: 1507-1516.
- Gilman E, Dunn D, Read A, Hyrenbach K, Warner R (2011) Designing criteria suites to identify discrete and networked sites of high value across manifestations of biodiversity. *Biodiversity and Conservation* **20**: 3363-3383.
- Gleick PH (2003) Global freshwater resources: Soft-path solutions for the 21st century. *Science* **302**: 1524-1528.
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**: 379-391.
- Götmark F, Åhlund M, Eriksson MOG (1986) Are indices reliable for assessing conservation value of natural areas? An avian case study. *Biological Conservation* **38**: 55-73.

- Gower JC (1966) Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* **53**: 325-338.
- Gozlan RE, St-Hilaire S, Feist SW, Martin P, Kent ML (2005) Disease threat to European fish. *Nature* **435**: 1046-1046.
- Grant EHC, Lynch HJ, Muneeppeerakul R, Arunachalam M, Rodríguez-Iturbe I, Fagan WF (2012) Interbasin water transfer, riverine connectivity, and spatial controls on fish biodiversity. *PLoS ONE* **7**: e34170.
- Grenouillet G, Comte L (2014) Illuminating geographical patterns in species' range shifts. *Global Change Biology* **20**: 3080-3091.
- Grenouillet G, Buisson L, Casajus N, Lek S (2011) Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges. *Ecography* **34**: 9-17.
- Grimm NB, Faeth SH, Golubiewski NE, Redman CL, Wu J, Bai X, Briggs JM (2008) Global change and the ecology of cities. *Science* **319**: 756-760.
- Groffman PM, Stylinski C, Nisbet MC, Duarte CM, Jordan R, Burgin A, Previtali MA, Coloso J (2010) Restarting the conversation: challenges at the interface between ecology and society. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**: 284-291.
- Groves CR, Game ET, Anderson MG, Cross M, Enquist C, Ferdaña Z, Girvetz E, Gondor A, Hall KR, Higgins J *et al.* (2012) Incorporating climate change into systematic conservation planning. *Biodiversity and Conservation* **21**: 1651-1671.
- Growns I, Rourke M, Gilligan D (2013) Toward river health assessment using species distributional modeling. *Ecological Indicators* **29**: 138-144.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**: 147-186.
- Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, Naujokaitis-Lewis I, Sutcliffe PR, Tulloch AIT, Regan TJ, Brotons L, McDonald-Madden E, Mantyka-Pringle C *et al.* (2013) Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* **16**: 1424-1435.
- Guisan A, Petitpierre B, Broennimann O, Daehler C, Kueffer C (2014) Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **29**: 260-269.

~ **H** ~

- Habel JC, Gossner MM, Meyer ST, Eggermont H, Lens L, Dengler J, Weisser WW (2013) Mind the gaps when using science to address conservation concerns. *Biodiversity and Conservation* **22**: 2413-2427.
- Hamann A, Aitken SN (2013) Conservation planning under climate change: accounting for adaptive potential and migration capacity in species distribution models. *Diversity and Distributions* **19**: 268-280.
- Hambler C, Canney SM (2013) *Conservation*. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 427 p.

- Hannah L, Midgley G, Andelman S, Araújo M, Hughes G, Martinez-Meyer E, Pearson R, Williams P (2007) Protected area needs in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment* **5**: 131-138.
- Hannah L, Flint L, Syphard AD, Moritz MA, Buckley LB, McCullough IM (2014) Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution* **29**: 390-397.
- Hassan A, Ricciardi A (2014) Are non-native species more likely to become pests? Influence of biogeographic origin on the impacts of freshwater organisms. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**: 218-223.
- He F, Gaston KJ, Connor EF, Srivastava DS (2005) The local-regional relationship: immigration, extinction, and scale. *Ecology* **86**: 360-365.
- Heikkinen RK, Luoto M, Araújo MB, Virkkala R, Thuiller W, Sykes MT (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* **30**: 751-777.
- Heino J (2002) Concordance of species richness patterns among multiple freshwater taxa: a regional perspective. *Biodiversity and Conservation* **11**: 137-147.
- Heino J, Virkkala R, Toivonen H (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* **84**: 39-54.
- Heller NE, Zavaleta ES (2009) Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation* **142**: 14-32.
- Helmus MR, Bland TJ, Williams CK, Ives AR (2007) Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist* **169**: 68-83.
- Hermoso V, Kennard MJ (2012) Uncertainty in coarse conservation assessments hinders the efficient achievement of conservation goals. *Biological Conservation* **147**: 52-59.
- Hermoso V, Januchowski-Hartley S, Linke S, Possingham HP (2011) Reference vs. present-day condition: early planning decisions influence the achievement of conservation objectives. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **21**: 500-509.
- Hermoso V, Pantus F, Olley J, Linke S, Mugodo J, Lea P (2012) Systematic planning for river rehabilitation: integrating multiple ecological and economic objectives in complex decisions. *Freshwater Biology* **57**: 1-9.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965-1978.
- Hilderink HBM (2006) People in the pixel: grid-based population dynamics using PHOENIX. Dans *Integrated modelling of global environmental change. An overview of IMAGE 2.4*, Bouwman AF, Kram T, Klein Goldewijk K (eds). Netherlands Environmental Assessment Agency (RIVM-MNP), Bilthoven, Pays-Bas, pp. 25-38.
- Hobbs RJ, Harris JA (2001) Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* **9**: 239-246.

- Hoeinghaus DJ, Winemiller KO, Birnbaum JS (2007) Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* **34**: 324-338.
- Hole DG, Willis SG, Pain DJ, Fishpool LD, Butchart SHM, Collingham YC, Rahbek C, Huntley B (2009) Projected impacts of climate change on a continent-wide protected area network. *Ecology Letters* **12**: 420-431.
- Holmlund CM, Hammer M (1999) Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics* **29**: 253-268.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JEK, Hungate BA, Matulich KL, Gonzalez A, Duffy JE, Gamfeldt L, O'Connor MI (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* **486**: 105-108.
- Howard PC, Viskanic P, Davenport TRB, Kigenyi FW, Baltzer M, Dickinson CJ, Lwanga JS, Matthews RA, Balmford A (1998) Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda. *Nature* **394**: 472-475.
- Huet M (1959) Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. *Transactions of the American Fisheries Society* **88**: 155-163.

~ **I** ~

- Iacona GD, Price FD, Armsworth PR (2014) Predicting the invadedness of protected areas. *Diversity and Distributions* **20**: 430-439.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007) *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013) *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Stocker FS, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Irisarri F-X, Laurin F, Leroy F-H, Maire J-F (2011) Computational strategy for multiobjective optimization of composite stiffened panels. *Composite Structures* **93**: 1158-1167.
- Iwamura T, Wilson KA, Venter O, Possingham HP (2010) A climatic stability approach to prioritizing global conservation investments. *PLoS ONE* **5**: e15103.
- Iwamura T, Guisan A, Wilson KA, Possingham HP (2013) How robust are global conservation priorities to climate change? *Global Environmental Change* **23**: 1277-1284.

~ **J** ~

- Jackson DA, Peres-Neto PR, Olden JD (2001) What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 157-170.
- Jähnig SC, Lorenz AW, Hering D, Antons C, Sundermann A, Jedicke E, Haase P (2011) River restoration success: a question of perception. *Ecological Applications* **21**: 2007-2015.
- Januchowski-Hartley SR, Visconti P, Pressey RL (2011) A systematic approach for prioritizing multiple management actions for invasive species. *Biological Invasions* **13**: 1241-1253.
- Jenkins M (2003) Prospects for biodiversity. *Science* **302**: 1175-1177.
- Jeschke JM, Strayer DL (2008) Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1134**: 1-24.
- Jetz W, Wilcove DS, Dobson AP (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* **5**: e157.
- Johnson TE, McNair JN, Srivastava P, Hart DD (2007) Stream ecosystem responses to spatially variable land cover: an empirically based model for developing riparian restoration strategies. *Freshwater Biology* **52**: 680-695.
- Joy MK, Death RG (2001) Control of freshwater fish and crayfish community structure in Taranaki, New Zealand: dams, diadromy or habitat structure? *Freshwater Biology* **46**: 417-429.
- JRCEC (Joint Research Centre-European Commission) (2008) *Handbook on constructing composite indicators: Methodology and user guide*, 162 p. Disponible en ligne à : <http://www.oecd.org/std/42495745.pdf>.
- Junker J, Blake S, Boesch C, Campbell G, du Toit L, Duvall C, Ekobo A, Etoga G, Galat-Luong A, Gamys J *et al.* (2012) Recent decline in suitable environmental conditions for African great apes. *Diversity and Distributions* **18**: 1077-1091.
- Justus J, Sarkar S (2002) The principle of complementarity in the design of reserve networks to conserve biodiversity: A preliminary history. *Journal Of Biosciences* **27**: 421-435.

~ K ~

- Kanno Y, Russ WT, Sutherland CJ, Cook SB (2012) Prioritizing aquatic conservation areas using spatial patterns and partitioning of fish community diversity in a near-natural temperate basin. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **22**: 799-812.
- Karr JR (1981) Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* **6**: 21-27.
- Kati V, Devillers P, Dufrêne M, Legakis A, Vokou D, Lebrun P (2004) Hotspots, complementarity or representativeness? designing optimal small-scale reserves for biodiversity conservation. *Biological Conservation* **120**: 471-480.
- Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J. (coords) (2011) *Les poissons d'eau douce de France*. Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 552 p.
- Kennedy MC, Ford ED, Singleton P, Finney M, Agee JK (2008) Informed multi-objective decision-making in environmental management using Pareto optimality. *Journal of Applied Ecology* **45**: 181-192.

- Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW, Yates CJ, Byrne M, Mucina L, Schut AGT, Hopper SD, Franklin SE (2012) Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change: Identifying and understanding refugia. *Global Ecology and Biogeography* **21**: 393-404.
- Kerr JT (1997) Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* **11**: 1094-1100.
- Kershaw M, Williams PH, Mace GM (1994) Conservation of Afrotropical antelopes: consequences and efficiency of using different site selection methods and diversity criteria. *Biodiversity and Conservation* **3**: 354-372.
- Kilgour BW, Stanfield LW (2006) Hindcasting reference conditions in streams. Dans *Landscape influences on stream habitats and biological assemblages*. American Fisheries Society, Madison, WI, USA, **48**: 623-639.
- Kirkpatrick JB (1983) An iterative method for establishing priorities for the selection of nature reserves: An example from Tasmania. *Biological Conservation* **25**: 127-134.
- Knight AT, Cowling RM, Rouget M, Balmford A, Lombard AT, Campbell BM (2008) Knowing but not doing: Selecting priority conservation areas and the research-implementation gap. *Conservation Biology* **22**: 610-617.
- Knight AT, Sarkar S, Smith R, Strange N, Wilson KA (2011) Engage the hodgepodge: management factors are essential when prioritizing areas for restoration and conservation action. *Diversity and Distributions* **17**: 1234-1238.
- Kottelat M, Persat H (2005) The genus *Gobio* in France, with redescription of *G. gobio* and description of two new species (Teleostei : Cyprinidae). *Cybum* **29**: 211-234.
- Kramer DB, Zhang T, Cheruvilil KS, Ligmann-Zielinska A, Soranno PA (2013) A multi-objective, return on investment analysis for freshwater conservation planning. *Ecosystems* **16**: 823-837.
- Kristensen EA, Baattrup-Pedersen A, Jensen PN, Wiberg-Larsen P, Friberg N (2012) Selection, implementation and cost of restorations in lowland streams: A basis for identifying restoration priorities. *Environmental Science & Policy* **23**: 1-11.

~ L ~

- Laffaille P, Brosse S (2011) Gestion des poissons et des hydrosystèmes dulçaquicoles. Dans *Les poissons d'eau douce de France*, Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J (coords). Biotopé, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris, pp. 157-213.
- Laffaille P, Brosse S, Ombredane D, Feunteun E (2011) Richesse et organisation spatiale des communautés de poissons d'eau douce. Dans *Les poissons d'eau douce de France*, Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J (coords). Biotopé, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris, pp. 128-155.
- Laizé CLR, Acreman MC, Schneider C, Dunbar MJ, Houghton-Carr HA, Flörke M, Hannah DM (2014) Projected flow alteration and ecological risk for Pan-European rivers. *River Research and Applications* **30**: 299-314.

- Lake PS, Bond N, Reich P (2007) Linking ecological theory with stream restoration. *Freshwater Biology* **52**: 597-615.
- Lange K, Townsend CR, Gabrielsson R, Chanut PCM, Matthaei CD (2014) Responses of stream fish populations to farming intensity and water abstraction in an agricultural catchment. *Freshwater Biology* **59**: 286-299.
- Langford WT, Gordon A, Bastin L (2009) When do conservation planning methods deliver? Quantifying the consequences of uncertainty. *Ecological Informatics* **4**: 123-135.
- Langhans SD, Hermoso V, Linke S, Bunn SE, Possingham HP (2014a) Cost-effective river rehabilitation planning: Optimizing for morphological benefits at large spatial scales. *Journal of Environmental Management* **132**: 296-303.
- Langhans SD, Reichert P, Schuwirth N (2014b) The method matters: A guide for indicator aggregation in ecological assessments. *Ecological Indicators* **45**: 494-507.
- Larsen FW, Rahbek C (2003) Influence of scale on conservation priority setting - a test on African mammals. *Biodiversity & Conservation* **12**: 599-614.
- Lasne E, Bergerot B, Lek S, Laffaille P (2007) Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France). *River Research and Applications* **23**: 877-890.
- Lassalle G, Beguer M, Beaulaton L, Rochard E (2008) Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: an approach using biogeographical models. *Biological Conservation* **141**: 1105-1118.
- Lassalle G, Crouzet P, Rochard E (2009) Modelling the current distribution of European diadromous fishes: an approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshwater Biology* **54**: 587-606.
- Launois L, Veslot J, Irz P, Argillier C (2011) Development of a fish-based index (FBI) of biotic integrity for French lakes using the hindcasting approach. *Ecological Indicators* **11**: 1572-1583.
- Lawler JJ, Lewis DJ, Nelson E, Plantinga AJ, Polasky S, Withey JC, Helmers DP, Martinuzzi S, Pennington D, Radeloff VC (2014) Projected land-use change impacts on ecosystem services in the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 7492-7497.
- Leathwick JR, Moilanen A, Ferrier S, Julian K (2010) Complementarity-based conservation prioritization using a community classification, and its application to riverine ecosystems. *Biological Conservation* **143**: 984-991.
- Lecointre G (2011) Mais où sont passés les poissons ? Dans *Les poissons d'eau douce de France*, Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J (coords). Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris, pp. 21-33.
- Lee TM, Jetz W (2008) Future battlegrounds for conservation under global change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**: 1261-1270.
- Lefebvre S (2007) *Plan Départemental pour la Protection du milieu aquatique et la Gestion des ressources piscicoles du Pas-de-Calais (PDPG 62)*. Rapport disponible en ligne à : http://www.eau-artois-picardie.fr/IMG/pdf/PDPG_62_doc_synthese_diffusion_AEAP-2.pdf, Béthune, France, 81 p.

- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier Science BV, Amsterdam, Pays-Bas, 853 p.
- Leprieur F, Beauchard O, Blanchet S, Oberdorff T, Brosse S (2008) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology* **6**: e28.
- Leroy B, Bellard C, Dubos N, Colliot A, Vasseur M, Courtial C, Bakkenes M, Canard A, Ysnel F (2014) Forecasted climate and land use changes, and protected areas: the contrasting case of spiders. *Diversity and Distributions* **20**: 686-697.
- Liermann CR, Nilsson C, Robertson J, Ng RY (2012) Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity. *BioScience* **62**: 539-548.
- Linke S, Norris RH, Pressey RL (2008) Irreplaceability of river networks: towards catchment-based conservation planning. *Journal of Applied Ecology* **45**: 1486-1495.
- Linke S, Turak E, Nel JL (2011) Freshwater conservation planning: the case for systematic approaches. *Freshwater Biology* **56**: 6-20.
- Liu C, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* **28**: 385-393.
- Logez M (2010) *Traits fonctionnels, variabilité environnementale et bioindication: les communautés piscicoles des cours d'eau européens*. Thèse de doctorat, Université de Provence Aix-Marseille 1.
- 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.
- Logez M, Bady P, Melcher A, Pont D (2013) A continental-scale analysis of fish assemblage functional structure in European rivers. *Ecography* **36**: 80-91.
- Lomba A, Pellissier L, Randin C, Vicente J, Moreira F, Honrado J, Guisan A (2010) Overcoming the rare species modelling paradox: A novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological Conservation* **143**: 2647-2657.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B *et al.* (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.
- Lyashevskaya O, Farnsworth KD (2012) How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecological Indicators* **18**: 485-492.

~ M ~

- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA, 203 p.
- Mace GM, Gittleman JL, Purvis A (2003) Preserving the tree of life. *Science* **300**: 1707-1709.
- Maes J, Stevens M, Breine J (2008) Poor water quality constrains the distribution and movements of twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803) in the watershed of river Scheldt. *Hydrobiologia* **602**: 129-143.

- Malaj E, von der Ohe PC, Grote M, Kühne R, Mondy CP, Usseglio-Polatera P, Brack W, Schäfer RB (2014) Organic chemicals jeopardize the health of freshwater ecosystems on the continental scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 9549-9554.
- Malmqvist B, Rundle S (2002) Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation* **29**: 134-153.
- Mantyka-Pringle CS, Martin TG, Rhodes JR (2012) Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology* **18**: 1239-1252.
- Mantyka-Pringle CS, Martin TG, Moffatt DB, Linke S, Rhodes JR (2014) Understanding and predicting the combined effects of climate change and land-use change on freshwater macroinvertebrates and fish. *Journal of Applied Ecology* **51**: 572-581.
- Margules C, Usher MB (1981) Criteria used in assessing wildlife conservation potential: A review. *Biological Conservation* **21**: 79-109.
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature* **405**: 243-253.
- Margules CR, Nicholls AO, Pressey RL (1988) Selecting networks of reserves to maximise biological diversity. *Biological Conservation* **43**: 63-76.
- Marignani M, Blasi C (2012) Looking for important plant areas: selection based on criteria, complementarity, or both? *Biodiversity and Conservation* **21**: 1853-1864.
- Markovic D, Freyhof J, Wolter C (2012) Where are all the fish: potential of biogeographical maps to project current and future distribution patterns of freshwater species. *PLoS ONE* **7**: e40530.
- Markovic D, Carrizo S, Freyhof J, Cid N, Lengyel S, Scholz M, Kasperdus H, Darwall W (2014) Europe's freshwater biodiversity under climate change: distribution shifts and conservation needs. *Diversity and Distributions* **20**: 1097-1107.
- Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* **15**: 59-69.
- Marsh CJ, Gunton RM, Kunin WE (2014) Conserving different kinds of biodiversity in different sorts of landscapes. Dans *Scaling in ecology and biodiversity conservation*, Henle K, Potts SG, Kunin WE *et al.* (eds). Pensoft Publishers, Sofia, Bulgarie, pp. 90-94.
- Martin Y, Van Dyck H, Dendoncker N, Titeux N (2013) Testing instead of assuming the importance of land use change scenarios to model species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* **22**: 1204-1216.
- Marzin A, Verdonschot PFM, Pont D (2013) The relative influence of catchment, riparian corridor, and reach-scale anthropogenic pressures on fish and macroinvertebrate assemblages in French rivers. *Hydrobiologia* **704**: 375-388.
- May RM (1988) How many species are there on earth? *Science* **241**: 1441-1449.
- McCarthy DP, Donald PF, Scharlemann JPW, Buchanan GM, Balmford A, Green JMH, Bennun LA, Burgess ND, Fishpool LDC, Garnett ST *et al.* (2012) Financial costs of meeting global biodiversity conservation targets: current spending and unmet needs. *Science* **338**: 946-949.

- McClanahan TR, Cinner JE, Maina J, Graham NAJ, Daw TM, Stead SM, Wamukota A, Brown K, Ateweberhan M, Venus V *et al.* (2008) Conservation action in a changing climate. *Conservation Letters* **1**: 53-59.
- McCluney KE, Poff NL, Palmer MA, Thorp JH, Poole GC, Williams BS, Williams MR, Baron JS (2014) Riverine macrosystems ecology: sensitivity, resistance, and resilience of whole river basins with human alterations. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**: 48-58.
- McDonnell MD, Possingham HP, Ball I, Cousins EA (2002) Mathematical methods for spatially cohesive reserve design. *Environmental Modeling & Assessment* **7**: 107-114.
- McKenna JE, Carlson DM, Payne-Wynne ML (2013) Predicting locations of rare aquatic species' habitat with a combination of species-specific and assemblage-based models. *Diversity and Distributions* **19**: 503-517.
- McPherson JM, Jetz W (2007) Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models. *Ecography* **30**: 135-151.
- McPherson JM, Jetz W, Rogers DJ (2004) The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? *Journal of Applied Ecology* **41**: 811-823.
- Meir E, Andelman S, Possingham HP (2004) Does conservation planning matter in a dynamic and uncertain world? *Ecology Letters* **7**: 615-622.
- Meller L, Cabeza M, Pironon S, Barbet-Massin M, Maiorano L, Georges D, Thuiller W (2014) Ensemble distribution models in conservation prioritization: from consensus predictions to consensus reserve networks. *Diversity and Distributions* **20**: 309-321.
- Mendoza AM, Arita HT (2014) Priority setting by sites and by species using rarity, richness and phylogenetic diversity: the case of neotropical glassfrogs (Anura : Centrolenidae). *Biodiversity and Conservation* **23**: 909-926.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington DC, USA.
- Milligan GW, Cooper MC (1988) A study of standardization of variables in cluster analysis. *Journal of Classification* **5**: 181-204.
- MNP (2006) *Integrated modelling of global environmental change. An overview of IMAGE 2.4*, Bouwman AF, Kram T, Klein Goldewijk K (eds). Netherlands Environmental Assessment Agency (RIVM-MNP), Bilthoven, Pays-Bas, 228 p.
- Moffett A, Garson J, Sarkar S (2005) MultCSync: a software package for incorporating multiple criteria in conservation planning. *Environmental Modelling & Software* **20**: 1315-1322.
- Moilanen A (2007) Landscape Zonation, benefit functions and target-based planning: Unifying reserve selection strategies. *Biological Conservation* **134**: 571-579.
- Moilanen A, Franco AMA, Early RI, Fox R, Wintle BA, Thomas CD (2005) Prioritizing multiple-use landscapes for conservation: methods for large multi-species planning problems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**: 1885-1891.
- Moilanen A, Leathwick J, Elith J (2008) A method for spatial freshwater conservation prioritization. *Freshwater Biology* **53**: 577-592.

- Moilanen A, Kujala H, Leathwick JR (2009a) The Zonation framework and software for conservation prioritization. Dans *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 196-210.
- Moilanen A, Possingham HP, Polasky S (2009b) A mathematical classification of conservation prioritization problems. Dans *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 28-42.
- Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds) (2009c) *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, 328 p.
- Moilanen A, Leathwick J, Quinn JM (2011) Spatial prioritization of conservation management. *Conservation Letters* **4**: 383-393.
- Mokany K, Harwood TD, Williams KJ, Ferrier S (2012) Dynamic macroecology and the future for biodiversity. *Global Change Biology* **18**: 3149-3159.
- Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B (2011) How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biology* **9**: e1001127.
- Morandi B, Piégay H, Lamouroux N, Vaudor L (2014) How is success or failure in river restoration projects evaluated? Feedback from French restoration projects. *Journal of Environmental Management* **137**: 178-188.
- Morgan RP, Cushman SF (2005) Urbanization effects on stream fish assemblages in Maryland, USA. *Journal of the North American Benthological Society* **24**: 643-655.
- Moss B, Hering D, Green AJ, Aidoud A, Becares E, Beklioglu M, Bennion H, Boix D, Brucet S, Carvalho L *et al.* (2009) Climate change and the future of freshwater biodiversity in Europe: A primer for policy-makers. *Freshwater Reviews* **2**: 103-130.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* **24**: 867-876.
- Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N *et al.* (2013a) Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology* **11**: e1001569.
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH, Bellwood DR (2013b) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* **28**: 167-177.
- Mouquet N, Devictor V, Meynard CN, Munoz F, Bersier L-F, Chave J, Coutron P, Dalecky A, Fontaine C, Gravel D *et al.* (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews* **87**: 769-785.
- Mueller M, Pander J, Geist J (2011) The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. *Journal of Applied Ecology* **48**: 1450-1461.
- Müller J, Opgenoorth L (2014) On the gap between science and conservation implementation - a national park perspective. *Basic and Applied Ecology* **15**: 373-378.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.

~ N ~

Naeem S, Duffy JE, Zavaleta E (2012) The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* **336**: 1401-1406.

Naidoo R, Balmford A, Ferraro PJ, Polasky S, Ricketts TH, Rouget M (2006) Integrating economic costs into conservation planning. *Trends in Ecology & Evolution* **21**: 681-687.

Naiman RJ, Dudgeon D (2011) Global alteration of freshwaters: influences on human and environmental well-being. *Ecological Research* **26**: 865-873.

Nel JL, Roux DJ, Maree G, Kleynhans CJ, Moolman J, Reyers B, Rouget M, Cowling RM (2007) Rivers in peril inside and outside protected areas: a systematic approach to conservation assessment of river ecosystems. *Diversity and Distributions* **13**: 341-352.

Nel JL, Reyers B, Roux DJ, Cowling RM (2009a) Expanding protected areas beyond their terrestrial comfort zone: Identifying spatial options for river conservation. *Biological Conservation* **142**: 1605-1616.

Nel JL, Roux DJ, Abell R, Ashton PJ, Cowling RM, Higgins JV, Thieme ML, Viers JH (2009b) Progress and challenges in freshwater conservation planning. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **19**: 474-485.

Nel JL, Reyers B, Roux DJ, Impson ND, Cowling RM (2011) Designing a conservation area network that supports the representation and persistence of freshwater biodiversity. *Freshwater Biology* **56**: 106-124.

Nelson E, Mendoza G, Regetz J, Polasky S, Tallis H, Cameron DR, Chan KMA, Daily GC, Goldstein J, Kareiva PM *et al.* (2009a) Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment* **7**: 4-11.

Nelson KC, Palmer MA, Pizzuto JE, Moglen GE, Angermeier PL, Hilderbrand RH, Dettinger M, Hayhoe K (2009b) Forecasting the combined effects of urbanization and climate change on stream ecosystems: from impacts to management options. *Journal of Applied Ecology* **46**: 154-163.

Nestler JM, Theiling CH, Lubinski KS, Smith DL (2010) Reference condition approach to restoration planning. *River Research and Applications* **26**: 1199-1219.

Nicholson E, Westphal MI, Frank K, Rochester WA, Pressey RL, Lindenmayer DB, Possingham HP (2006) A new method for conservation planning for the persistence of multiple species. *Ecology Letters* **9**: 1049-1060.

Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* **308**: 405-408.

Noss RF, Nielsen S, Vance-Borland K (2009) Prioritizing ecosystems, species, and sites for restoration. Dans *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and*

computational tools, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 158-171.

Null SE, Lund JR (2012) Fish habitat optimization to prioritize river restoration decisions. *River Research and Applications* **28**: 1378-1393.

~ O ~

Oberdorff T, Pont D, Hugueny B, Chessel D (2001) A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology* **46**: 399-415.

Oberdorff T, Pont D, Hugueny B, Porcher JP (2002) Development and validation of a fish-based index for the assessment of 'river health' in France. *Freshwater Biology* **47**: 1720-1734.

Olden JD, Jackson DA (2002) A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater Biology* **47**: 1976-1995.

Olden JD, Kennard MJ, Leprieur F, Tedesco PA, Winemiller KO, García-Berthou E (2010) Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions* **16**: 496-513.

Orme CDL, Davies RG, Burgess M, Eigenbrod F, Pickup N, Olson VA, Webster AJ, Ding T-S, Rasmussen PC, Ridgely RS *et al.* (2005) Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* **436**: 1016-1019.

Ormerod SJ (2003) Current issues with fish and fisheries: editor's overview and introduction. *Journal of Applied Ecology* **40**: 204-213.

Ovaskainen O, Soininen J (2011) Making more out of sparse data: hierarchical modeling of species communities. *Ecology* **92**: 289-295.

~ P ~

Palmer MA, Bernhardt ES (2006) Hydroecology and river restoration: Ripe for research and synthesis. *Water Resources Research* **42**: W03S07.

Palmer MA, Liermann CR, Nilsson C, Flörke M, Alcamo J, Lake PS, Bond N (2008) Climate change and the world's river basins: anticipating management options. *Frontiers in Ecology and the Environment* **6**: 81-89.

Palmer MA, Lettenmaier DP, Poff NL, Postel SL, Richter B, Warner R (2009) Climate change and river ecosystems: Protection and adaptation options. *Environmental Management* **44**: 1053-1068.

Palmer MA, Menninger HL, Bernhardt E (2010) River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice? *Freshwater Biology* **55**: 205-222.

Pareto V (1906) *Manual of Political Economy*.

Pärtel M, Szava-Kovats R, Zobel M (2011) Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in Ecology & Evolution* **26**: 124-128.

- Paul MJ, Meyer JL (2001) Streams in the urban landscape. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 333-365.
- Pavoine S, Bonsall MB (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews* **86**: 792-812.
- Pearce J, Ferrier S (2000) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* **133**: 225-245.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* **12**: 361-371.
- Pearson RG, Thuiller W, Araújo MB, Martinez-Meyer E, Brotons L, McClean C, Miles L, Segurado P, Dawson TP, Lees DC (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* **33**: 1704-1711.
- Pella H, Lejot J, Lamouroux N, Snelder T (2012) Le Réseau Hydrographique Théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux. *Géomorphologie: relief, processus, environnement* **3/2012**: 317-336.
- Pereira HM, Leadley PW, Proenca V, Alkemade R, Scharlemann JPW, Fernandez-Manjarres JF, Araújo MB, Balvanera P, Biggs R, Cheung WWL *et al.* (2010) Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* **330**: 1496-1501.
- Perkin JS, Gido KB (2012) Fragmentation alters stream fish community structure in dendritic ecological networks. *Ecological Applications* **22**: 2176-2187.
- Pert PL, Lieske SN, Hill R (2013) Participatory development of a new interactive tool for capturing social and ecological dynamism in conservation prioritization. *Landscape and Urban Planning* **114**: 80-91.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741-758.
- Peterson EE, Ver Hoef JM, Isaak DJ, Falke JA, Fortin M-J, Jordan CE, McNyset K, Monestiez P, Ruesch AS, Sengupta A *et al.* (2013) Modelling dendritic ecological networks in space: an integrated network perspective. *Ecology Letters* **16**: 707-719.
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH, Roberts CM, Sexton JO (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* **344**: 1246752.
- Platts PJ, Ahrends A, Gereau RE, McClean CJ, Lovett JC, Marshall AR, Pellikka PKE, Mulligan M, Fanning E, Marchant R (2010) Can distribution models help refine inventory-based estimates of conservation priority? A case study in the Eastern Arc forests of Tanzania and Kenya. *Diversity and Distributions* **16**: 628-642.
- Platts PJ, Garcia RA, Hof C, Foden W, Hansen LA, Rahbek C, Burgess ND (2014) Conservation implications of omitting narrow-ranging taxa from species distribution models, now and in the future. *Diversity and Distributions* **20**: 1307-1320.
- Poff NL, Olden JD, Merritt DM, Pepin DM (2007) Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 5732-5737.

- Pont D, Hugueny B, Oberdorff T (2005) Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**: 163-173.
- Pont D, Hugueny B, Beier U, Goffaux D, Melcher A, Noble R, Rogers C, Roset N, Schmutz S (2006) Assessing river biotic condition at a continental scale: a European approach using functional metrics and fish assemblages. *Journal of Applied Ecology* **43**: 70-80.
- Pont D, Hugueny B, Rogers C (2007) Development of a fish-based index for the assessment of river health in Europe: the European Fish Index. *Fisheries Management and Ecology* **14**: 427-439.
- Pool TK, Grenouillet G, Villéger S (2014) Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. *Diversity and Distributions* **20**: 1235-1244.
- Poole AE, Bradley D, Salazar R, Macdonald DW (2013) Optimizing agri-environment schemes to improve river health and conservation value. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **181**: 157-168.
- Possingham HP, Ball I, Andelman S (2000) Mathematical methods for identifying representative reserve networks. Dans *Quantitative methods for conservation biology*, Ferson D, Burgman M (eds). Springer-Verlag, New York, USA, pp. 291-305.
- Poulet N (2007) Impact of weirs on fish communities in a piedmont stream. *River Research and Applications* **23**: 1038-1047.
- Poulet N, Beaulaton L, Dembski S (2011) Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. *Journal of Fish Biology* **79**: 1436-1452.
- Pouzols FM, Burgman MA, Moilanen A (2012) Methods for allocation of habitat management, maintenance, restoration and offsetting, when conservation actions have uncertain consequences. *Biological Conservation* **153**: 41-50.
- Prendergast JR, Quinn RM, Lawton JH (1999) The gaps between theory and practice in selecting nature reserves. *Conservation Biology* **13**: 484-492.
- Pressey RL, Nicholls AO (1989) Efficiency in conservation evaluation: Scoring versus iterative approaches. *Biological Conservation* **50**: 199-218.
- Pressey RL, Cabeza M, Watts ME, Cowling RM, Wilson KA (2007) Conservation planning in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 583-592.
- Pringle CM, Freeman MC, Freeman BJ (2000) Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the new world: tropical-temperate comparisons. *BioScience* **50**: 807-823.
- Purvis A, Agapow P-M, Gittleman JL, Mace GM (2000) Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* **288**: 328-330.
- Pyke CR, Fischer DT (2005) Selection of bioclimatically representative biological reserve systems under climate change. *Biological Conservation* **121**: 429-441.
- Pyšek P, Hulme PE, Nentwig W (2009) Glossary of the main technical terms used in the handbook. Dans *Handbook of Alien Species in Europe Springer Netherlands*. Springer Netherlands, Dordrecht, Pays-Bas, pp. 375-379.

~ **R** ~

- R Development Core Team (2012) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Autriche.
- Rahel FJ (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* **52**: 696-710.
- Ratcliffe D (1971) Criteria for the selection of nature reserves. *Advancement of Science* **27**: 294-296.
- Ratcliffe D (1977) *A nature conservation review. Volume 1: The selection of biological sites of national importance to nature conservation in Britain*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 452 p.
- Rebelo H, Jones G (2010) Ground validation of presence-only modelling with rare species: a case study on barbastelles *Barbastella barbastellus*. *Journal of Applied Ecology* **47**: 410-420.
- Redding DW, Mooers AO (2006) Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization. *Conservation Biology* **20**: 1670-1678.
- Regan HM, Davis FW, Andelman SJ, Widyanata A, Freese M (2007) Comprehensive criteria for biodiversity evaluation in conservation planning. *Biodiversity and Conservation* **16**: 2715-2728.
- Regan HM, Ensbey MJ, Burgman MA (2009) Conservation prioritization and uncertainty in planning inputs. Dans *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 145-157.
- Relyea R, Hoverman J (2006) Assessing the ecology in ecotoxicology: a review and synthesis in freshwater systems. *Ecology Letters* **9**: 1157-1171.
- Rey Benayas JM, Newton AC, Diaz A, Bullock JM (2009) Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A meta-analysis. *Science* **325**: 1121-1124.
- Reynolds JH, Ford ED (1999) Multi-criteria assessment of ecological process models. *Ecology* **80**: 538-553.
- Reynoldson TB, Norris RH, Resh VH, Day KE, Rosenberg DM (1997) The reference condition: A comparison of multimetric and multivariate approaches to assess water-quality impairment using benthic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* **16**: 833-852.
- Ricciardi A, Rasmussen JB (1999) Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology* **13**: 1220-1222.
- Roberts CM, Andelman S, Branch G, Bustamante RH, Castilla JC, Dugan J, Halpern BS, Lafferty KD, Leslie H, Lubchenco J *et al.* (2003a) Ecological criteria for evaluating candidate sites for marine reserves. *Ecological Applications* **13**: S199-S214.
- Roberts CM, Branch G, Bustamante RH, Castilla JC, Dugan J, Halpern BS, Lafferty KD, Leslie H, Lubchenco J, McArdle D *et al.* (2003b) Application of ecological criteria in selecting marine reserves and developing reserve networks. *Ecological Applications* **13**: S215-S228.

- Roberts DR, Hamann A (2012) Method selection for species distribution modelling: are temporally or spatially independent evaluations necessary? *Ecography* **35**: 792-802.
- Rodrigues ASL, Gaston KJ (2002a) Optimisation in reserve selection procedures - why not? *Biological Conservation* **107**: 123-129.
- Rodrigues ASL, Gaston KJ (2002b) Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation* **105**: 103-111.
- Rodrigues ASL, Gaston KJ (2002c) Rarity and conservation planning across geopolitical units. *Conservation Biology* **16**: 674-682.
- Rolls RJ, Ellison T, Faggotter S, Roberts DT (2013) Consequences of connectivity alteration on riverine fish assemblages: potential opportunities to overcome constraints in applying conventional monitoring designs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **23**: 624-640.
- Rondinini C, Wilson KA, Boitani L, Grantham H, Possingham HP (2006) Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology Letters* **9**: 1136-1145.
- Root KV, Akçakaya HR, Ginzburg L (2003) A multispecies approach to ecological valuation and conservation. *Conservation Biology* **17**: 196-206.
- Rosauer D, Laffan SW, Crisp MD, Donnellan SC, Cook LG (2009) Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology* **18**: 4061-4072.
- Rosset V, Simaika JP, Arthaud F, Bornette G, Vallod D, Samways MJ, Oertli B (2013) Comparative assessment of scoring methods to evaluate the conservation value of pond and small lake biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **23**: 23-36.
- Rothley KD (1999) Designing bioreserve networks to satisfy multiple, conflicting demands. *Ecological Applications* **9**: 741-750.
- Roux DJ, Nel JL, Ashton PJ, Deacon AR, de Moor FC, Hardwick D, Hill L, Kleynhans CJ, Maree GA, Moolman J *et al.* (2008) Designing protected areas to conserve riverine biodiversity: Lessons from a hypothetical redesign of the Kruger National Park. *Biological Conservation* **141**: 100-117.
- Runge CA, Martin TG, Possingham HP, Willis SG, Fuller RA (2014) Conserving mobile species. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**: 395-402.

~ S ~

- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A *et al.* (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770-1774.
- Sarkar S, Margules C (2002) Operationalizing biodiversity for conservation planning. *Journal Of Biosciences* **27**: 299-308.
- Sarkar S, Aggarwal A, Garson J, Margules CR, Zeidler J (2002) Place prioritization for biodiversity content. *Journal Of Biosciences* **27**: 339-346.

- Sarkar S, Pressey RL, Faith DP, Margules CR, Fuller T, Stoms DM, Moffett A, Wilson KA, Williams KJ, Williams PH *et al.* (2006) Biodiversity conservation planning tools: Present status and challenges for the future. *Annual Review of Environment and Resources* **31**: 123-159.
- Saunders DL, Meeuwig JJ, Vincent ACJ (2002) Freshwater protected areas: Strategies for conservation. *Conservation Biology* **16**: 30-41.
- Scharlemann JPW, Green RE, Balmford A (2004) Land-use trends in Endemic Bird Areas: Global expansion of agriculture in areas of high conservation value. *Global Change Biology* **10**: 2046-2051.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* **80**: 469-484.
- Schwartz MW (2012) Using niche models with climate projections to inform conservation management decisions. *Biological Conservation* **155**: 149-156.
- Shaw MR, Klausmeyer K, Cameron DR, Mackenzie J, Roehrdanz P (2012) Economic costs of achieving current conservation goals in the future as climate changes. *Conservation Biology* **26**: 385-396.
- Sierra R, Campos F, Chamberlin J (2002) Assessing biodiversity conservation priorities: ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landscape and Urban Planning* **59**: 95-110.
- Simaika JP, Samways MJ (2009) Reserve selection using Red Listed taxa in three global biodiversity hotspots: Dragonflies in South Africa. *Biological Conservation* **142**: 638-651.
- Smith PGR, Theberge JB (1987) Evaluating natural areas using multiple criteria: Theory and practice. *Environmental Management* **11**: 447-460.
- Smith RJ, Veríssimo D, Leader-Williams N, Cowling RM, Knight AT (2009) Let the locals lead. *Nature* **462**: 280-281.
- Sneath PHA, Sokal RR (1973) *Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, USA, 573 p.
- Sodhi NS, Butler R, Laurance WF, Gibson L (2011) Conservation successes at micro-, meso- and macroscales. *Trends in Ecology & Evolution* **26**: 585-594.
- Solymos P, Feher Z (2005) Conservation prioritization based on distribution of land snails in Hungary. *Conservation Biology* **19**: 1084-1094.
- Søndergaard M, Jeppesen E (2007) Anthropogenic impacts on lake and stream ecosystems, and approaches to restoration. *Journal of Applied Ecology* **44**: 1089-1094.
- Soranno PA, Wagner T, Martin SL, McLean C, Novitski LN, Provence CD, Rober AR (2011) Quantifying regional reference conditions for freshwater ecosystem management: A comparison of approaches and future research needs. *Lake and Reservoir Management* **27**: 138-148.
- Stendera S, Adrian R, Bonada N, Cañedo-Argüelles M, Hugueny B, Januschke K, Pletterbauer F, Hering D (2012) Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* **696**: 1-28.

- Stewart B (2011) Assessing the ecological values of rivers: an application of a multi-criteria approach to rivers of the South Coast Region, Western Australia. *Biodiversity and Conservation* **20**: 3165-3188.
- Stockwell DR., Peterson AT (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* **148**: 1-13.
- Strange N, Thorsen BJ, Bladt J, Wilson KA, Rahbek C (2011) Conservation policies and planning under climate change. *Biological Conservation* **144**: 2968-2977.
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters* **15**: 1199-1210.
- Strayer DL, Dudgeon D (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* **29**: 344-358.
- Strecker AL, Olden JD, Whittier JB, Paukert CP (2011) Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications* **21**: 3002-3013.
- Stuart-Smith RD, Bates AE, Lefcheck JS, Duffy JE, Baker SC, Thomson RJ, Stuart-Smith JF, Hill NA, Kininmonth SJ, Airoidi L *et al.* (2013) Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* **501**: 539-542.
- Symstad AJ, Chapin FS, Wall DH, Gross KL, Huenneke LF, Mittelbach GG, Peters DPC, Tilman D (2003) Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *BioScience* **53**: 89-98.

~ T ~

- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* **427**: 145-148.
- Thomas G (2014) Improving restoration practice by deriving appropriate techniques from analysing the spatial organization of river networks. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* **45**: 50-60.
- Thuiller W (2003) BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* **9**: 1353-1362.
- Thuiller W, Richardson DM, Pysek P, Midgley GF, Hughes GO, Rouget M (2005) Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* **11**: 2234-2250.
- Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* **32**: 369-373.
- Tingley MW, Darling ES, Wilcove DS (2014) Fine- and coarse-filter conservation strategies in a time of climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1322**: 92-109.
- Toledo LF, Becker CG, Haddad CFB, Zamudio KR (2014) Rarity as an indicator of endangerment in neotropical frogs. *Biological Conservation* **179**: 54-62.

- Trebilco R, Halpern BS, Flemming JM, Field C, Blanchard W, Worm B (2011) Mapping species richness and human impact drivers to inform global pelagic conservation prioritisation. *Biological Conservation* **144**: 1758-1766.
- Trenberth KE, Dai A, van der Schrier G, Jones PD, Barichivich J, Briffa KR, Sheffield J (2014) Global warming and changes in drought. *Nature Climate Change* **4**: 17-22.
- Tucker CM, Cadotte MW, Davies TJ, Rebelo TG (2012) Incorporating geographical and evolutionary rarity into conservation prioritization. *Conservation Biology* **26**: 593-601.
- Turpie JK (1995) Prioritizing South African estuaries for conservation: A practical example using waterbirds. *Biological Conservation* **74**: 175-185.

~ U ~

- UICN (2014) *The IUCN Red List of threatened species*. Version 2014.1, Disponible en ligne à : www.iucnredlist.org.

~ V ~

- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* **55**: 235-254.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**: 130-137.
- Vautard R, Gobiet A, Sobolowski S, Kjellström E, Stegehuis A, Watkiss P, Mendlik T, Landgren O, Nikulin G, Teichmann C *et al.* (2014) The European climate under a 2°C global warming. *Environmental Research Letters* **9**: 034006.
- Venter O, Fuller RA, Segan DB, Carwardine J, Brooks T, Butchart SHM, Di Marco M, Iwamura T, Joseph L, O'Grady D *et al.* (2014) Targeting global protected area expansion for imperiled biodiversity. *PLoS Biology* **12**: e1001891.
- Vicente JR, Fernandes RF, Randin CF, Broennimann O, Gonçalves J, Marcos B, Pôças I, Alves P, Guisan A, Honrado JP (2013) Will climate change drive alien invasive plants into areas of high protection value? An improved model-based regional assessment to prioritise the management of invasions. *Journal of Environmental Management* **131**: 185-195.
- Villamagna AM, Mogollón B, Angermeier PL (2014) A multi-indicator framework for mapping cultural ecosystem services: The case of freshwater recreational fishing. *Ecological Indicators* **45**: 255-265.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**: 2290-2301.
- Violin CR, Cada P, Sudduth E, Hassett B, Penrose DL, Bernhardt ES (2011) Effects of urbanization and urban stream restoration on the physical and biological structure of stream ecosystems. *Ecological Applications* **21**: 1932-1949.
- Vörösmarty CJ, Green P, Salisbury J, Lammers RB (2000) Global water resources: Vulnerability from climate change and population growth. *Science* **289**: 284-288.

Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn SE, Sullivan CA, Liermann CR *et al.* (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* **467**: 555-561.

~ W ~

Walther G-R, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H *et al.* (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* **24**: 686-693.

Wang L, Lyons J, Kanehl P, Bannerman R (2001) Impacts of urbanization on stream habitat and fish across multiple spatial scales. *Environmental Management* **28**: 255-266.

Ward JV (1998) Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* **83**: 269-278.

Watson JEM, Iwamura T, Butt N (2013) Mapping vulnerability and conservation adaptation strategies under climate change. *Nature Climate Change* **3**: 989-994.

Whitehead AL, Kujala H, Ives CD, Gordon A, Lentini PE, Wintle BA, Nicholson E, Raymond CM (2014) Integrating biological and social values when prioritizing places for biodiversity conservation. *Conservation Biology* **28**: 992-1003.

Wiens JA (2002) Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology* **47**: 501-515.

Wiens JA, Stralberg D, Jongsomjit D, Howell CA, Snyder MA (2009) Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 19729-19736.

Wiens JA, Seavy NE, Jongsomjit D (2011) Protected areas in climate space: What will the future bring? *Biological Conservation* **144**: 2119-2125.

Wilhere GF, Goering M, Wang H (2008) Average optimacy: An index to guide site prioritization for biodiversity conservation. *Biological Conservation* **141**: 770-781.

Williams JC, ReVelle CS, Levin SA (2004) Using mathematical optimization models to design nature reserves. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**: 98-105.

Williams JN, Seo C, Thorne J, Nelson JK, Erwin S, O'Brien JM, Schwartz MW (2009) Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions* **15**: 565-576.

Williams PH, Gibbons D, Margules CR, Rebelo A, Humphries C, Pressey RL (1996) A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conservation Biology* **10**: 155-174.

Wilson KA, Westphal MI, Possingham HP, Elith J (2005) Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation* **122**: 99-112.

Wilson KA, McBride MF, Bode M, Possingham HP (2006) Prioritizing global conservation efforts. *Nature* **440**: 337-340.

- Wilson KA, Carwardine J, Possingham HP (2009) Setting conservation priorities. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1162**: 237-264.
- Wood LJ, Dragicevic S (2007) GIS-based multicriteria evaluation and fuzzy sets to identify priority sites for marine protection. *Biodiversity and Conservation* **16**: 2539-2558.
- Woolsey S, Capelli F, Gonser T, Hoehn E, Hostmann M, Junker B, Paetzold A, Roulier C, Schweizer S, Tiegs SD *et al.* (2007) A strategy to assess river restoration success. *Freshwater Biology* **52**: 752-769.
- Wright DF (1977) A site evaluation scheme for use in the assessment of potential nature reserves. *Biological Conservation* **11**: 293-305.

~ Y ~

- Young TP (2000) Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* **92**: 73-83.

~ Z ~

- Zeydanlı US, Turak AS, Balkız O, Özüt D, Ertürk A, Welch H, Karaçetin E, Ambarlı D, Durmus M, Can Bilgin C (2012) Identification of prime butterfly areas in Turkey using systematic conservation planning: Challenges and opportunities. *Biological Conservation* **150**: 86-93.
- Zhang Z, Sherman R, Yang Z, Wu R, Wang W, Yin M, Yang G, Ou X (2013) Integrating a participatory process with a GIS-based multi-criteria decision analysis for protected area zoning in China. *Journal for Nature Conservation* **21**: 225-240.
- Zitzler E, Thiele L (1999) Multiobjective evolutionary algorithms: a comparative case study and the strength Pareto approach. *IEEE Transactions on Evolutionary Computation* **3**: 257-271.

Annexes - Publications

Methods in conservation planning: a comparison of scoring and complementarity-based approaches

Anthony Maire ^{a,b}, Laëtitia Buisson ^{a,b} & Pascal Laffaille ^{a,c}

Soumis à *Biodiversity and Conservation*

^a CNRS; UMR 5245 EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 31062 Toulouse, France

^b Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab; 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

^c Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab; ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet Tolosan, France

Abstract

Given the increasing loss of global biodiversity and the fact that the resources available for its protection are often limited, it is essential to identify the sites that should be earmarked for priority conservation. So far, two main categories of methods have dominated the field of conservation planning: scoring and complementarity-based approaches. In this review, we analyze the published studies in which these two approaches have been applied, paying particular attention to studies in which they have been compared or combined. We focus on studies that prioritized areas for conservation on the basis of their taxonomic composition. Scoring methods assess the relative interest of conserving different areas on the basis of one or several criteria. This enables them to take many comprehensive criteria (e.g. taxonomic, functional, phylogenetic diversity, socio-economic parameters) into account, and makes them easy to use and to understand for decision-makers. Complementarity-based methods select areas for conservation that complement each other in terms of species composition. This enables them to maximize the representation of all the considered species within a reserve network. Each approach has its own pros and cons, and so choosing which approach to apply is mainly function of the aims, needs and constraints of conservation planners and stakeholders. Another alternative would be to combine the two approaches, following one of the strategies that have been recently developed, the application of which to various case studies look promising, especially when the approaches are used successively.

Keywords: *Prioritization; Biodiversity conservation; Reserve selection; Protected area; Conservation tools; Species-based approaches.*

1. Introduction

The establishment of protected areas is a common conservation measure in response to the increasing number of threats and pressures affecting biodiversity worldwide (Brooks et al., 2006; Carwardine et al., 2012; Hambler and Canney, 2013). Protected areas have demonstrated their efficiency in maintaining biodiversity, even under global changes (Butchart et al., 2012; Thomas et al., 2012). The manpower and funding allocated to conservation are often limited, so it is impossible to protect all natural areas, and consequently there is a pressing need to identify priority areas for biodiversity conservation (Csuti et al., 1997; Geselbracht et al., 2009; Vane-Wright et al., 1991; Wilson et al., 2006). Methods intended to identify priority areas for conservation (hereafter designated “prioritization” methods) belong to the field of conservation science known as “conservation planning” (hereafter abbreviated to CP) (Margules and Pressey, 2000).

There are several ways of assessing the conservation value of an area. These include considering species or taxa as conservation goals (i.e. “species-based” approaches; Darwall and Vié, 2005; Myers et al., 2000), which is the one that has been most widely used (Hambler and Canney, 2013). Although other conservation goals are sometimes used in CP (e.g. surrogates for the local biodiversity; see Sarkar and Margules, 2002 for a review), the preference for species-based approaches is dictated by the fact that diversity in species composition (e.g. taxonomic, functional, phylogenetic diversity) is usually identified as the biological feature on which conservation planners should focus (Sarkar and Margules, 2002). Furthermore, methods to evaluate the ecological quality of ecosystems (e.g. indices of biotic integrity; Karr, 1981) also examine the biological characteristics of the species present (e.g. fish assemblages for assessing the health of rivers; Pont et al., 2006). We therefore focused this work on studies that used species or taxa as conservation goals.

Within the CP framework, an increasing number of prioritization methods have been developed since the 1970s and the first influential contribution by Ratcliffe (1971) who identified nine criteria (e.g. diversity, rarity) as targets for conservation. Throughout the 1970s and the early 1980s, the scientific basis of CP had progressively moved from expert-based and almost completely intuitive assessments to quantitative and widely-accepted evaluations (Justus and Sarkar, 2002; Pert et al., 2013). This conceptual shift in the design of natural reserves started with the publication of reviews that highlighted the relevant criteria to be considered in CP (Margules and Usher, 1981; Ratcliffe, 1971, 1977). The first quantitative

approach to CP was proposed by Wright (1977), who carefully limited the subjectivity of the assessment as far as possible by standardizing the prioritization scheme and the criteria considered. This approach has subsequently been improved, in particular by Dony and Denholm (1985) who proposed a scoring method (i.e. a method using numerical indices or criteria to rank areas according to their conservation interest) on the basis of the species richness and the species rarity of assemblages of vascular plants. This study was one of the first to combine several indices to form a composite index to take various criteria into account at once in CP. However, Margules and Usher (1981) and Wright (1977) pointed out the lack of “systematic” methods (i.e. methods that can easily and systematically be reproduced) in CP. This lack led to a fundamental questioning of CP principles in the 1980s (Ferrier and Wintle, 2009; Justus and Sarkar, 2002), which resulted in the identification of an aspect that had been missing in CP: the complementarity-based principle. This principle states that conservation areas should be selected so as to complement each other on the basis of their species composition (Rebelo and Siegfried, 1990; Turpie, 1995; Vane-Wright et al., 1991). Kirkpatrick (1983) proposed the first method that took the complementarity-based principle into account by means of an iterative approach to achieve an adequate representation of species in the smallest possible subset of areas (Justus and Sarkar, 2002). Margules et al. (1988) improved this iterative approach using algorithms to minimize the total number of areas needed to protect all the species considered. In 2000, a substantial advance in CP was achieved as a result of two major contributions. First, Myers et al. (2000) defined and identified the 25 global biodiversity ‘hotspots’ as the terrestrial areas that are rich in endemic species and also face a high level of threat, based on a scoring approach previously developed for tropical forest biodiversity (Myers, 1988). Second, Margules and Pressey (2000) established a 6-step conceptual framework based on a complementarity-based approach known as “Systematic Conservation Planning”. These two papers have led to a prolific debate that has highlighted the great difficulties that beset any attempt to propose a unifying framework for a subject as complex as CP (da Fonseca et al., 2000; Mace et al., 2000). Despite the divergence of opinion that these two papers have generated, they made a major contribution to the explosion in the number of studies in the field of CP during the 2000s (Brooks et al., 2006; Kukkala and Moilanen, 2013). The expansion of CP studies has also been hastened during the past decade by the development of numerous CP tools, especially software such as Zonation (Moilanen et al., 2009a) or Marxan (Ball et al., 2009).

Previous literature reviews of CP were intended (i) to derive an exhaustive summary of criteria relevant to conservation (Gilman et al., 2011; Margules and Usher, 1981; Moffett and Sarkar, 2006); (ii) to discuss the type or quality of data used in CP (Elith and Leathwick, 2009; Regan et al., 2009; Rondinini et al., 2006); (iii) to summarize the principles, concepts and core notions involved in Systematic Conservation Planning (Justus and Sarkar, 2002; Kukkala and Moilanen, 2013; Margules and Pressey, 2000; Sarkar et al., 2006); (iv) to overview the studies that have identified the priority areas for conservation worldwide (Brooks et al., 2006); (v) to identify criteria relevant to evaluate the effectiveness of CP (Bottrill and Pressey, 2012; Smith and Theberge, 1987); or (vi) to describe the particularities induced by applying CP principles to specific environments (e.g. freshwater ecosystems; Linke et al., 2011; Nel et al., 2009b). However, none of these publications specifically reviewed and compared the scoring and complementarity-based approaches, which currently dominate in the field of CP (Ferrier and Wintle, 2009; Simaika and Samways, 2009; Zeydanlı et al., 2012).

In this context, the objectives of this review were (i) to summarize the main improvements of CP provided by studies involving either a scoring or a complementarity-based approach; (ii) to identify the advantages and drawbacks of each approach, paying special attention to studies that compared or combined these two approaches; and (iii) to provide an overview of the future perspectives concerning methodological aspects of CP.

2. Methods

We used Thomson Reuters' *Web of Science* database to search for publications on CP. We used two combinations of search terms:

- (1) "conservation" AND "planning"
- (2) ("identif*" OR "priorit*" OR "design*" OR "select*") AND ("conserv*" OR "biodiversity" OR "site*" OR "reserve*" OR "area*")

We selected the articles that met these criteria based on their title, keywords and abstract. Articles from non-relevant topics and fields were excluded, retaining only the articles with focus on biodiversity conservation (i.e. articles that belong to the *Web of Science* topic category "Biodiversity Conservation"). We also restricted our search to articles, reviews

and books (e.g. excluding conference proceedings) published in English. We did not restrict our review to a subset of years. The searches we ran on July 15, 2013 resulted in 1 840 and 8 952 matching references for search (1) and search (2), respectively. The removal of duplicated references between the two searches led to an initial total of 9 645 papers that met our search criteria.

After a quick post-selection that excluded non-relevant references on the basis of their title, keywords and abstract, we considered 1 230 articles at this stage. All these articles were reviewed, and any relevant articles that were missing (e.g. articles cited in the previously selected articles) were added to the first selection. Moreover, publications were excluded if they did not use a species-based approach, if they did not refer to methods or global principles used in CP, or if they appeared in contexts other than the purpose of this review (e.g. water quality management, single-species conservation assessment). In the end, we identified 232 articles that were highly relevant for this review and which were analyzed in detail. For each article, we identified (i) the ecosystem considered (“global”, i.e. studies involving simultaneously different ecosystems, terrestrial, marine, freshwater and “none”, i.e. studies not focusing on any specific ecosystem); and (ii) the prioritization approach used (i.e. scoring, complementarity-based, or both).

3. Summary of review findings

Consistently with the results reported by Brooks et al. (2006) and Kukkala and Moilanen (2013), we found that the number of publications in CP has increased dramatically since the turn of the century (**Fig. 1**). This rise has followed the exponential trend observed for the publications on “biodiversity conservation” topics, reaching a maximum total of 35 annual publications in 2009 (**Fig. 1**).

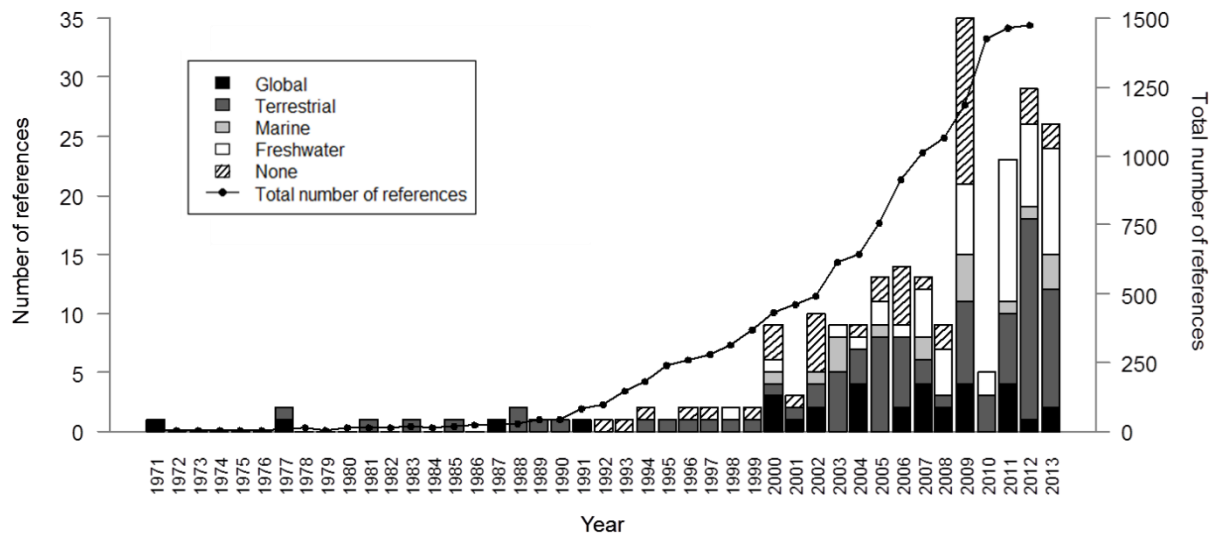


Figure 1. Changes in the number of publications included in this review according to the ecosystem of interest over the past 43 years (scale specified on the left axis). The ecosystems considered were: Global (i.e. studies simultaneously involving different ecosystems; N=33), Terrestrial (N=86), Marine (N=17), Freshwater (N=51) or “none” (i.e. studies not focusing on any specific ecosystem; N=45). All 232 highly relevant articles selected for this review are shown in this figure. The total number of studies published each year in the Web of Science topic category “Biodiversity Conservation” (but not necessarily included in this review) is also shown (black dots and line, scale specified on the right axis). The search was updated on July 15, 2013.

We found that terrestrial, marine and freshwater ecosystems were generally considered separately, although several studies simultaneously focused on different realms, particularly both terrestrial and freshwater ecosystems (e.g. Myers et al., 2000; Rodrigues et al., 2004). Other studies have adopted a theoretical point of view, and therefore did not look at a specific ecosystem (e.g. Margules and Pressey, 2000; Ratcliffe, 1971). Until the end of the 1990s, studies either focused on terrestrial ecosystems (e.g. Wright, 1977) or proposed a theoretical overview of CP (e.g. Smith and Theberge, 1987) (**Fig. 1**). Then, some studies tried to transfer the methods used for terrestrial ecosystems to freshwater (Boon et al., 1998) or marine (Turpie et al., 2000) ecosystems. Since then, many studies have been specifically carried out for each of the ecosystems previously cited, paying special attention to the inclusion of the specific features of freshwater (e.g. Moilanen et al., 2008; Nel et al., 2007) and marine (e.g. Aïramé et al., 2003; Roberts et al., 2003) environments into CP methods (**Fig. 1**).

The first studies in CP all adopted a scoring approach (e.g. Ratcliffe, 1971, 1977; Wright, 1977), whereas the earliest studies using a complementarity-based approach (e.g. Kirkpatrick, 1983) were carried out in the early 1980s (**Fig. 2**). Since the end of the 1990s, the number of studies using one of these two approaches has gradually increased, with a greater

increase in complementarity-based approaches, even though scoring approaches have also been increasingly used (**Fig. 2**).

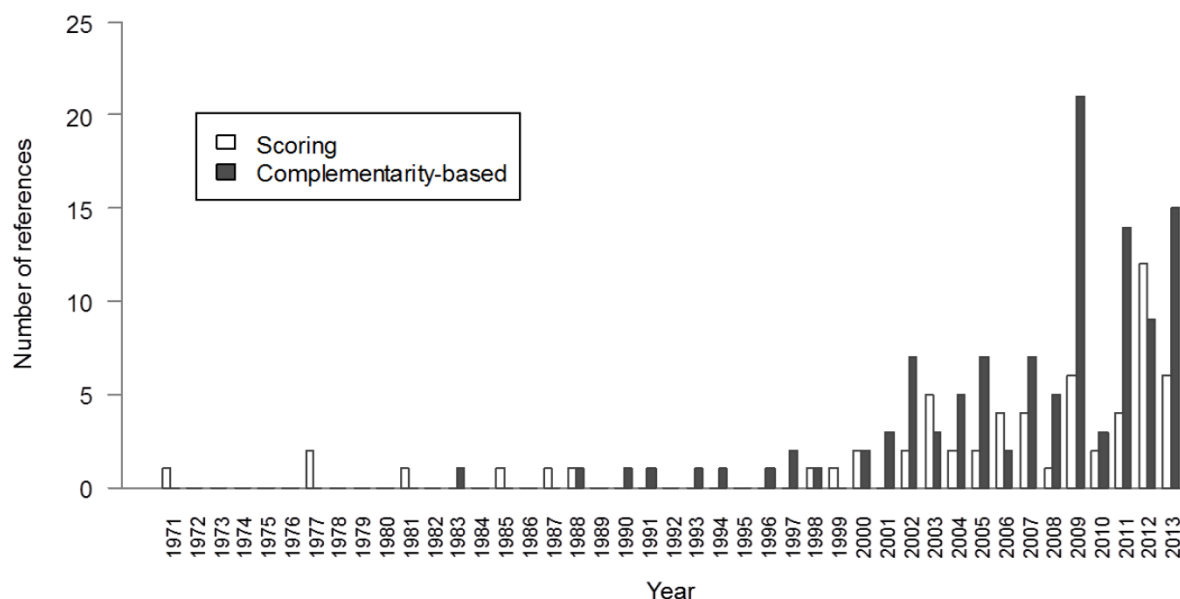


Figure 2. Number of studies using either a scoring (N=61) or a complementarity-based (N=113) method published each year during the past 43 years. Fifty-eight references did not consider any specific approach. The search was updated on July 15, 2013.

4. Scoring approach

Methods based on a scoring approach, also known as “hotspot analyses”, rank areas according to the combined value of one or several criteria that reflect the species diversity of these areas. They have been traditionally used in CP (Abellán et al., 2005; Pressey and Nicholls, 1989; Rosset et al., 2013; Simaika and Samways, 2009). Initially, scoring methods only took a few criteria, such as species richness, species vulnerability or endemism, into consideration (Myers et al., 2000; Stuart-Smith et al., 2013). Scoring methods have also involved many other criteria, which were reviewed first by Margules and Usher (1981) and more recently by Gilman et al. (2011), leading to a wide range of ways of assessing the conservation value of natural areas (Moffett and Sarkar, 2006; Regan et al, 2007). This has made it possible to compute numerous metrics or indices on the basis of various facets of the diversity of species assemblages (e.g. taxonomic, functional, phylogenetic diversity; **Table 1**).

Table 1. List of criteria among those most commonly used in scoring methods in CP. Examples of relevant indices and studies using them are shown.

Criterion	Example of indices	Examples of use in CP
Species rarity	Number of species with restricted range	Bergerot et al. (2008) Fattorini (2006)
Species biogeographical origin	Number of endemic species	Myers et al. (2000) Stewart (2011)
Species level of threat/vulnerability	Number of endangered species according to conservation lists	Darwall and Vié (2005) Rosset et al. (2013)
Species abundances	Number of individuals	Dunstan et al. (2012) Turpie (1995)
Taxonomic diversity	Total species richness	Orme et al. (2005) Trebilco et al. (2011)
Phylogenetic diversity	Number of genetically-distinct species	Redding and Mooers (2006) Tucker et al. (2012)
Functional diversity	Diversity of biological traits in the species pool	Strecker et al. (2011) Stuart-Smith et al. (2013)
Ecological services	Number of species of interest for fishing or hunting	Maire et al. (2013) Wood and Dragicevic (2007)

However, the use of different indices or criteria in CP can result in contradictory priorities, which can generate decision-making issues (Arponen, 2012; Bergerot et al., 2008; Maire et al., 2013). For instance, Orme et al. (2005) and Ceballos and Ehrlich (2006) showed that the worldwide biodiversity hotspots for birds or for mammals diverged largely depending on whether the criterion used for the prioritization was the total species richness, the number of threatened species or the number of endemic species. Consequently, an area identified as having a high priority for conservation based on species richness (i.e. containing numerous different species) may include many non-threatened and/or exotic species that are of little conservation interest (Filipe et al., 2004; Maire et al., 2013).

The method most often used to limit this problem consists of defining a numerical function that simultaneously involves several predetermined criteria (Dony and Denholm, 1985; Regan et al., 2007; Roberts et al., 2003). These methods belong to “multi-criteria” scoring methods (Pressey and Nicholls, 1989), and their computation is mostly based on a weighted linear combination of standardized indices (Cofré and Marquet, 1999; Regan et al., 2007; Smith and Theberge, 1987).

The development of multi-criteria methods has provided an opportunity to consider simultaneously very different sources of information in CP, including various biotic (e.g. diversity of species, genes and biomes) and abiotic (e.g. human pressures, economical issues, cultural and aesthetic values) criteria (Regan et al., 2007; Stewart, 2011).

5. Complementarity-based approach

The complementarity-based approach appeared more recently than the scoring approach (**Fig. 2**; Arponen et al., 2005; Ferrier and Wintle, 2009; Nel et al., 2009b). The conceptual breakthrough that led to the formulation of the complementarity-based principle resulted from the facts that (i) there are often too many areas of high biological value than it would be possible to protect, and consequently it is necessary to identify a subset of areas that maximizes the natural benefits for minimum cost (Abellán et al., 2005; Kershaw et al., 1994; Prendergast et al., 1999); and (ii) the use of a scoring criterion, particularly the species richness, is likely to provide a poor representation of the greatest number of species in reserve networks (Justus and Sarkar, 2002; Pressey and Nicholls, 1989; Williams et al., 1996). The principle of complementarity in CP can be defined as follows: if a first area is selected for conservation, subsequent sites are then selected based on the degree to which they provide species that are not yet represented in the reserve network (Howard et al., 1998; Kershaw et al., 1994; Vane-Wright et al., 1991). This principle is thus solely based on the taxonomy of species (Justus and Sarkar, 2002; Simaika and Samways, 2009), and therefore ignores other potential distinctions between species (e.g. functional, genetic or vulnerability differences; Regan et al., 2007).

However, if the two areas selected for conservation are those with the highest species richness (which can happen when scoring methods are used), they may in fact contain the same species, which would lead to high redundancy in the reserve network (Justus and Sarkar, 2002; Kershaw et al., 1994; Moilanen et al., 2009b).

Iterative methods were then needed to apply the complementarity-based principle, and one of the first algorithms was proposed by Margules et al. (1988), whereas the following algorithms were reviewed in Rodrigues and Gaston (2002). The first characteristic of these algorithms is the type of solution that they are intended to reach (Csuti et al., 1997; Pressey et al., 1997). If the conservation goal is to find the single best solution, algorithms that combine

and compare all possible solutions (i.e. “optimal algorithms”) are needed, whereas if suboptimal solutions are sufficient, then approximate optimization algorithms (i.e. “heuristic algorithms”) can be used (Cabeza and Moilanen, 2001; Moilanen and Ball, 2009; Possingham et al., 2000). Although many studies have shown that optimal algorithms should be ideally used rather than heuristic ones because they are sure to find the best solution (Moilanen and Ball, 2009; Sarkar et al., 2006; Underhill, 1994), heuristic algorithms have often been preferred to optimal ones in CP (Moilanen and Ball, 2009). This is a consequence of the huge amount of computation time that may be required to find the unique best solution using optimal algorithms when the number of potential reserve areas is large, while heuristic algorithms can find suboptimal solutions much faster (Csuti et al., 1997; Pressey et al., 1996, 1997; Rodrigues and Gaston, 2002). However, heuristic algorithms have to focus on a single criterion in order to iteratively complement the reserve network during the optimization process (Kershaw et al., 1994; Pressey et al., 1997). The simplest criterion that has been considered is the species richness, and its associated algorithm successively selects the areas to include in the reserve network based on the number of species they contain that were not already present in the previously-selected areas (e.g. Howard et al., 1998; Rebelo and Siegfried, 1990). However, the inefficiency of this kind of algorithm has been demonstrated when the rarest species occurred in low species richness assemblages (i.e. these species were only included in the reserve network when all the areas of higher species richness had already been selected; Csuti et al., 1997). Consequently, another kind of algorithm based on the species range-sized rarity was developed to ensure that the rarest species were included in the reserve network as a priority (Fox and Beckley, 2005; Kershaw et al., 1994; Turpie et al., 2000). More recently, heuristic algorithms have shifted from the use of a single criterion to that of a function to optimize that can, for example, include species weighting or the cost of conserving a given area (Arponen et al., 2005; Moilanen, 2007). This kind of function is generally called the “benefit” or “cost” function, and has led to the development of conservation software, such as Zonation (Lehtomäki and Moilanen, 2013; Moilanen et al., 2009a) or Marxan (Ball et al., 2009), which are the two most commonly-used CP tools (Allnut et al., 2012; Langford et al., 2009). Furthermore, these software can hierarchically rank areas throughout the entire landscape according to their biological features, taking complementarity and connectivity into account (Girardello et al., 2009; Moilanen et al. 2009c; Runting et al., 2013).

6. Comparison of the two types of approach

Several studies have applied both approaches to the same dataset in order to carry out a quantitative comparison of the solutions obtained (e.g. Abellán et al., 2005; Kati et al., 2004; Turpie, 1995; Williams et al., 1996). Most studies have highlighted the fact that the main difference between scoring and complementarity-based approaches is their respective “efficiency”. In this context, the efficiency of the prioritization is defined as a criterion that evaluates the achievement of (i) the “maximum-coverage” objective (i.e. representation of a maximum of different species in the areas selected for conservation); and (ii) the “minimum-set” objective (i.e. minimization of the number of areas needed to conserve all the species) (Justus and Sarkar, 2002; Pressey and Nicholls, 1989; Williams et al., 1996). It is thus hardly surprising that complementarity-based methods were found to be more efficient than scoring ones (Simaika and Samways, 2009). This is mainly because both approaches have the same purpose (i.e. to identify priority areas for biodiversity conservation), but they do so in different ways: scoring methods provide an ecological assessment of the conservation value of an area, whereas complementarity-based methods maximize the complementarity within a reserve network (Marignani and Blasi, 2012; Simaika and Samways, 2009).

Despite this major drawback, scoring methods have several advantages that are often highlighted in the literature (**Table 2**): (i) they are easy to use, implement and understand, the latter issue being valuable for conservation planners and decision-makers, who can simply identify the species or the criterion that most influences the prioritization value (Abellán et al., 2005; Marignani and Blasi, 2012; Roberts et al., 2003; Sierra et al., 2002); (ii) they allow the simultaneous use of many conservation criteria that can yield a comprehensive prioritization if the criteria are extensive and not redundant (Fleishman et al., 2006; Maire et al., 2013; Stewart, 2011); (iii) so far, they offer the only way to include various relevant criteria in CP, such as population viability, the abundance of individuals, or the functional and phylogenetic diversity (Root et al., 2003; Simaika and Samways, 2009; Turpie, 1995). However, some recurrent criticisms have been made of scoring methods (**Table 2**): (i) they cannot ensure that the top-ranked areas have complementary species compositions, which may imply a redundancy amongst areas of high conservation priority (Justus and Sarkar, 2002; Pressey and Nicholls, 1989; Williams et al., 1996); (ii) the selection of which conservation criteria to include in the prioritization is highly subjective, as well as their associated weighting (Götmark et al., 1986; Rosset et al., 2013).

Table 2. Summary of the pros and cons of scoring and complementarity-based methods. The main references that have pointed out these arguments are also shown.

Details of the pros and cons	Main references
<u>Scoring</u>	
<i>Advantages</i>	
(1) Easy to use, implement and understand.	Abellán et al. (2005); Marignani and Blasi (2012); Roberts et al. (2003); Sierra et al. (2002)
(2) Allows the simultaneous use of many conservation criteria within the prioritization framework.	Fleishman et al. (2006); Maire et al. (2013); Stewart (2011)
(3) Allows the inclusion of some criteria that can only be accounted for by means of a scoring approach.	Root et al. (2003); Simaika and Samways (2009); Turpie (1995)
<i>Drawbacks</i>	
(1) Lack of complementarity between the top-ranked areas.	Justus and Sarkar (2002); Pressey and Nicholls (1989); Williams et al. (1996)
(2) High subjectivity in the choice of the conservation criteria and their weighting.	Götmark et al. (1986); Rosset et al. (2013)
<u>Complementarity-based</u>	
<i>Advantages</i>	
(1) High efficiency.	Howard et al. (1998); Kershaw et al. (1994); Possingham et al. (2000)
(2) Allows the theoretical study of the relative influence of factors on the efficiency of the prioritization.	Araújo et al. (2004); Franco et al. (2009); Wilson et al. (2005)
(3) Many conservation software are available.	Moilanen et al. (2009c); Sarkar et al. (2006)
<i>Drawbacks</i>	
(1) Often provides an indivisible reserve network that could lead to application issues in “real-world” situations.	Arzamendia and Giraudo (2011); Meir et al. (2004); Prendergast et al. (1999); Regan et al. (2007); Wilhere et al. (2008)
(2) Mainly limited to a taxonomic view of the species.	Justus and Sarkar (2002); Regan et al. (2007); Simaika and Samways (2009)
(3) Highly subjective definition of the conservation objectives.	Csuti et al. (1997); Gaston et al. (2001); Sierra et al. (2002); Williams et al. (1996)
(4) Tends to favor the selection of areas of ecological transition.	Gaston et al. (2001); Kati et al. (2004); Simaika and Samways (2009)

In comparison, complementarity-based methods have several advantages (**Table 2**): (i) their high efficiency (Howard et al., 1998; Kershaw et al., 1994; Possingham et al., 2000), as defined above; (ii) the fact that they make it possible to study the theoretical relative influences of different factors (e.g. climate change, uncertainty in species distribution) on the

prioritization efficiency by means of quantitative measurements (e.g. the number of areas needed to reach a target) (Araújo et al., 2004; Franco et al., 2009; Wilson et al., 2005); (iii) the numerous conservation software that are freely available to help and guide conservation planners, such as Zonation (Moilanen et al., 2009a), Marxan (Ball et al., 2009), C-Plan (Pressey et al., 2009) or ConsNet (Sarkar et al., 2009). However, these methods have several drawbacks: (i) they often provide an indivisible reserve network, which may imply a loss of the complementarity within the reserve network if an area initially selected cannot in fact be protected (e.g. for socio-economic reasons), and therefore it may not be realistic to apply them in every "real-world" situation (Arzamendia and Giraudo, 2011; Meir et al., 2004; Prendergast et al., 1999; Regan et al., 2007; Wilhere et al., 2008); (ii) they are limited to a taxonomic view of the species; other criteria can be included in the reserve selection algorithm only if there are ties between areas or by weighting the species, but the interest of the former option is reduced by the potentially low frequency of ties, whereas the latter option is limited to a single criterion (Justus and Sarkar, 2002; Regan et al., 2007; Simaika and Samways, 2009); (iii) they imply a high degree of subjectivity in the definition of the conservation objectives, particularly concerning the proportion of the total area that needs to be protected (i.e. for target-based algorithms), and the minimum number of occurrences of each species that is required to provide an effective reserve network (Csuti et al., 1997; Gaston et al., 2001; Sierra et al., 2002; Williams et al., 1996); (iv) they tend to favor the selection of areas of ecological transition, for instance the edges of the spatial distribution of species, where the uncertainty concerning species presence is higher and the viability of populations is potentially lower (Gaston et al., 2001; Kati et al., 2004; Simaika and Samways, 2009).

We can thus conclude that each of the two approaches has its own pros and cons, which may explain why both are still used, as confirmed by **Fig. 2**. Conservation planners could therefore refer to the respective objective of each approach, and carefully investigate their strengths to precisely identify whether a scoring or a complementarity-based approach is the more appropriate, depending on their needs, constraints and goals.

7. Combination of the two approaches

Only a few studies have tried to combine scoring and complementarity-based approaches in order to take advantage of the respective strengths of both approaches in a synergetic manner. Three main strategies have been identified.

Firstly, the most straightforward strategy consists of applying the two types of approach separately under the same conditions, and then defining the final prioritization as the overlap between the outputs of the two methods (e.g. Allnut et al., 2012; Marignani and Blasi, 2012). However, if only the areas selected by both methods are taken into consideration, some areas that are required to ensure the complementarity of the reserve network may be missing from the final prioritization. Furthermore, this procedure does not ensure the species representation between the selected areas, and consequently does not benefit from the main advantage of the complementarity-based approach. It is also possible to perform a cross-validation between the prioritization outputs of the two types of method (i.e. using the results of one method to validate the results obtained using the other). For instance, O'Dea et al. (2006) set out to validate the use of a multi-criteria scoring index on bird biodiversity in the tropical Andes by applying a complementarity-based algorithm to the same dataset, before assessing the correlation between the outputs of the two methods.

Secondly, the two types of method can be combined by including a set of relevant and comprehensive criteria in the “benefit function” of recent complementarity-based algorithms (Arponen et al., 2005). For instance, both Arponen (2012) and Pouzols et al. (2012) have proposed a prioritization framework within which several criteria (e.g. risk of extinction of species, species evolutionary distinctness, cost of conservation actions) are included in a complementarity-based benefit function, which may subsequently be used in conservation software such as Zonation or Marxan. However, the use of a complex benefit function may make it more difficult to understand the prioritization outputs, because it seems to be almost impossible to identify exactly what underlies the conservation value of a given area. This means that using a complex benefit function may be less meaningful and less relevant for conservation planners.

Lastly, a promising way of combining these two approaches is to apply them successively. For instance, Roberts et al. (2003) have proposed a framework to select priority areas for marine conservation based on a comprehensive multi-criteria scoring approach combining biological and socio-economic factors, which was then post-processed to ensure that all habitats and all biogeographic regions were represented in the final reserve network. Darwall and Vié (2005) have developed a 7-step prioritization procedure based on several criteria (e.g. species IUCN Red List classification, species range-sized rarity). The last two steps in this procedure consist of ensuring that critical habitats and keystone species are fully represented in the selected areas for conservation, resulting in complementarity between these

areas. Another solution is to use CP software before or after applying a scoring approach. For instance, Strecker et al. (2011) have first computed three diversity metrics using Zonation, each of which was associated with one facet of diversity (i.e. taxonomic, functional and phylogenetic). These metrics were then averaged to identify priority areas for conservation that maximized the representation of the three facets. Zeydanlı et al. (2012) did it the other way by computing several diversity indices (e.g. species richness, species rarity) before using them as inputs into Marxan to ensure the representation of each index in the final reserve network. When this third and last strategy is used to combine scoring and complementarity-based approaches, species identities are slightly disregarded, making it possible to focus more specifically on measures of biological diversity that act as species surrogates, and that can be identified as synthetic conservation aims (Banks-Leite et al., 2011; Bonn and Gaston, 2005; Sarkar and Margules, 2002).

8. Future perspectives for conservation planning methods

From our review of the literature, we have identified several promising areas for the future development of methods in CP.

Firstly, a great opportunity for conservation planners lies in the increasing development of huge datasets, benefiting from the inexorable improvement in the spatial resolution of data, as well as the growth in the number of taxa and species concerned, and in the number of geographic areas covered (Brooks et al., 2006). As initiated by Myers et al. (2000), who identified 25 global “hotspots” for biodiversity conservation, CP assessments that simultaneously consider many different taxa and ecosystems can contribute to our understanding of conservation priorities in a more global manner (Amis et al., 2009; Kremen et al., 2008).

Secondly, a better inclusion of the particularities and the complexities of the different ecosystems in CP at a regional or local scale is still needed, especially for dendritic systems such as hedgerow, corridor or river networks (Lentini et al., 2013; Nel et al., 2009b; Rouget et al., 2006). For instance, although many efforts have recently been made (e.g. Beger et al., 2010; Hermoso et al., 2011; Linke et al., 2011; Moilanen et al., 2008), the consideration of upstream-downstream connectivity in river networks could be further improved in CP (Esselman et al., 2013). If this can be done, it would greatly assist conservation planners in

identifying areas of conservation interest for freshwater biodiversity, which have tended to be overlooked in comparison to terrestrial biodiversity when the present reserves were established (Abell et al., 2007; Chessman, 2013; Nel et al., 2009a).

Thirdly, one of the major requirements for CP is to develop methods that can deal with global changes (e.g. climate change, urbanization development, land-use intensification, landscape fragmentation) and with uncertainties concerning future species distribution and persistence (Araújo, 2009; Kujala et al., 2013a). The objective here would be to identify priority areas for conservation that are currently part of the distributional range of species of high conservation interest, and to ensure that these areas will continue to host these species (or at least still host certain species of interest) in the future (Loyola et al., 2013; Wiens et al., 2011). It would also be relevant to identify new areas that are likely to become climatically suitable for vulnerable species in the future, and to protect them as soon as possible (Araújo et al., 2011; Hannah et al., 2007; Oliver et al., 2012; Travis et al., 2013). Studies that have attempted to develop such methods are still scarce and are very recent (e.g. Faleiro et al., 2013; Kujala et al., 2013b; Lemes and Loyola, 2013).

Fourthly, the studies we have reviewed all focused on prioritizing areas for conservation, but the methods developed in CP can also be used to identify areas where restoration measures should be undertaken as a priority (Crossman and Bryan, 2006; Wilson et al., 2011). Identifying priority areas for restoration is another fundamental issue for biodiversity conservation. This field of research is known as “restoration” or “rehabilitation” planning and has become subject of growing interest in recent years (Hermoso et al., 2012; Noss et al., 2009). Consequently, the development of methods designed to prioritize areas for both conservation and restoration actions is very promising, and could make a major contribution to improving the conservation of nature (Knight et al., 2011). To date, only a few studies have attempted to explore this possibility (e.g. Bergerot et al., 2008; Chantepie et al., 2011; Hermoso et al., 2009; Pool et al., 2013; Veloz et al., 2013).

Finally, despite having several concrete applications (Knight et al., 2009; Michel et al., 2009), CP is a rather theoretical area of research (Langford et al., 2009), and it is essential to continue working in this area, regardless of the approach adopted. This would make it possible to mobilize resources, initiate actions and make progress in this scientific field, with the sole and crucial purpose of protecting biodiversity from the local to the global scale (Brooks et al., 2006; Whittaker et al., 2005; Zeydanlı et al., 2012).

Acknowledgements

This research has received funding from two projects: Adapt'Eau (Project ANR-11-CEPL-008) and PrioFish (funded by the “Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité”, the “Conseil régional Nord-Pas-de-Calais” and the “Agence de l'Eau Artois-Picardie”). We would also like to thank Régis Céréghino and Annie Ouin for their insightful comments on an early version of the article, and Monika Ghosh for editing the English text.

References

- Abell, R., Allan, J., Lehner, B., 2007. Unlocking the potential of protected areas for freshwaters. *Biodivers. Conserv.* 134, 48-63.
- Abellán, P., Sánchez-Fernández, D., Velasco, J., Millan, A., 2005. Conservation of freshwater biodiversity: a comparison of different area selection methods. *Biodivers. Conserv.* 14, 3457-3474.
- Airamé, S., Dugan, J., Lafferty, K.D., Leslie, H., McArdle, D., Warner, R.R., 2003. Applying ecological criteria to marine reserve design: a case study from the california channel islands. *Ecol. Appl.* 13, 170-184.
- Allnutt, T.F., McClanahan, T.R., Andréfouët, S., Baker, M., Lagabrielle, E., McClennen, C., Rakotomajaka, A.J.M., Tianarisoa, T.F., Watson, R., Kremen, C., 2012. Comparison of marine spatial planning methods in Madagascar demonstrates value of alternative approaches. *PLoS ONE* 7, e28969.
- Amis, M.A., Rouget, M., Lotter, M., Day, J., 2009. Integrating freshwater and terrestrial priorities in conservation planning. *Biol. Conserv.* 142, 2217-2226.
- Araújo, M.B., 2009. Climate change and spatial conservation planning, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 172-184.
- Araújo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D., Thuiller, W., 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecol. Lett.* 14, 484-492.
- Araújo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., Williams, P.H., 2004. Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve- selection methods. *Glob. Chang. Biol.* 10, 1618-1626.
- Arponen, A., 2012. Prioritizing species for conservation planning. *Biodivers. Conserv.* 21, 875-893.
- Arponen, A., Heikkinen, R.K., Thomas, C.D., Moilanen, A., 2005. The value of biodiversity in reserve selection: representation, species weighting, and benefit functions. *Conserv. Biol.* 19, 2009-2014.
- Arzamendia, V., Giraudo, A.R., 2011. A panbiogeographical model to prioritize areas for conservation along large rivers. *Divers. Distrib.* 18, 168-179.
- Ball, I.R., Possingham, H.P., Watts, M.E., 2009. Marxan and relatives: Software for spatial conservation prioritization, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 185-195.
- Banks-Leite, C., Ewers, R.M., Kapos, V., Martensen, A.C., Metzger, J.P., 2011. Comparing species and measures of landscape structure as indicators of conservation importance. *J. Appl. Ecol.* 48, 706-714.
- Beger, M., Linke, S., Watts, M.E., Game, E., Treml, E., Ball, I., Possingham, H.P., 2010. Incorporating asymmetric connectivity into spatial decision making for conservation. *Conserv. Lett.* 3, 359-368.

- Bergerot, B., Lasne, E., Vigneron, T., Laffaille, P., 2008. Prioritization of fish assemblages with a view to conservation and restoration on a large scale European basin, the Loire (France). *Biodivers. Conserv.* 17, 2247-2262.
- Bonn, A., Gaston, K.J., 2005. Capturing biodiversity: selecting priority areas for conservation using different criteria. *Biodivers. Conserv.* 14, 1083-1100.
- Boon, P.J., Wilkinson, J., Martin, J., 1998. The application of SERCON (System for Evaluating Rivers for Conservation) to a selection of rivers in Britain. *Aquat. Conserv.* 8, 597-616.
- Bottrill, M.C., Pressey, R.L., 2012. The effectiveness and evaluation of conservation planning. *Conserv. Lett.* 5, 407-420.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D., Rodrigues, A.S.L., 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313, 58-61.
- Butchart, S.H.M., Scharlemann, J.P.W., Evans, M.I., Quader, S., Aricò, S., Arinaitwe, J., Balman, M., Bennun, L.A., Bertzky, B., Besançon, C., Boucher, T.M., Brooks, T.M., Burfield, I.J., Burgess, N.D., Chan, S., Clay, R.P., Crosby, M.J., Davidson, N.C., De Silva, N., Devenish, C., Dutson, G.C.L., Fernandez, D.F.D., Fishpool, L.D.C., Fitzgerald, C., Foster, M., Heath, M., Hockings, M., Hoffmann, M., Knox, D., Larsen, F.W., Lamoreux, J.F., Loucks, C., May, I., Millett, J., Molloy, D., Morling, P., Parr, M., Ricketts, T.H., Seddon, N., Skolnik, B., Stuart, S.N., Upgren, A., Woodley, S., 2012. Protecting important sites for biodiversity contributes to meeting global conservation targets. *PLoS ONE* 7, e32529.
- Cabeza, M., Moilanen, A., 2001. Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 16, 242-248.
- Carwardine, J., O'Connor, T., Legge, S., Mackey, B., Possingham, H.P., Martin, T.G., 2012. Prioritizing threat management for biodiversity conservation. *Conserv. Lett.* 5, 196-204.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., 2006. Global mammal distributions, biodiversity hotspots, and conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 19374-19379.
- Chanteapie, S., Lasne, E., Laffaille, P., 2011. Assessing the conservation value of waterbodies: the example of the Loire floodplain (France). *Biodivers. Conserv.* 20, 2427-2444.
- Chessman, B.C., 2013. Do protected areas benefit freshwater species? A broad-scale assessment for fish in Australia's Murray-Darling Basin. *J. Appl. Ecol.* 50, 969-976.
- Cofré, H., Marquet, P.A., 1999. Conservation status, rarity, and geographic priorities for conservation of Chilean mammals: an assessment. *Biol. Conserv.* 88, 53-68.
- Crossman, N.D., Bryan, B.A., 2006. Systematic landscape restoration using integer programming. *Biol. Conserv.* 128, 369-383.
- Csuti, B., Polasky, S., Williams, P.H., Pressey, R.L., Camm, J.D., Kershaw, M., Kiester, A.R., Downs, B., Hamilton, R., Huso, M., Sahr, K., 1997. A comparison of reserve selection algorithms using data on terrestrial vertebrates in Oregon. *Biol. Conserv.* 80, 83-97.
- da Fonseca, G.A.B., Balmford, A., Bibby, C., Boitani, L., Corsi, F., Brooks, T., Gascon, C., Olivieri, S., Mittermeier, R.A., Burgess, N., Dinerstein, E., Olson, D., Hannah, L., Lovett, J., Moyer, D., Rahbek, C., Stuart, S., Williams, P., 2000. ... following Africa's lead in setting priorities. *Nature* 405, 393-394.
- Darwall, W.R.T., Vié, J.C., 2005. Identifying important sites for conservation of freshwater biodiversity: extending the species-based approach. *Fish. Manag. Ecol.* 12, 287-293.
- Dony, J.G., Denholm, I., 1985. Some quantitative methods of assessing the conservation value of ecologically similar sites. *J. Appl. Ecol.* 22, 229-238.
- Dunstan, P.K., Bax, N.J., Foster, S.D., Williams, A., Althaus, F., 2012. Identifying hotspots for biodiversity management using rank abundance distributions. *Divers. Distrib.* 18, 22-32.

- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Conservation prioritisation using species distribution modelling, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 70-93.
- Esselman, P.C., Edgar, M., Breck, J., Hay-Chmielewski, E.M., Wang, L., 2013. Riverine connectivity, upstream influences, and multi-taxa representation in a conservation area network for the fishes of Michigan, USA. *Aquat. Conserv.* 23, 7-22.
- Faleiro, F.V., Machado, R.B., Loyola, R.D., 2013. Defining spatial conservation priorities in the face of land-use and climate change. *Biol. Conserv.* 158, 248-257.
- Fattorini, S., 2006. A new method to identify important conservation areas applied to the butterflies of the Aegean Islands (Greece). *Anim. Conserv.* 9, 75-83.
- Ferrier, S., Wintle, B.A., 2009. Quantitative approaches to spatial conservation prioritization: matching the solution to the need, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 1-15.
- Filipe, A.F., Marques, T.A., Tiago, P., Ribeiro, F., Da Costa, L.M., Cowx, I.G., Collares-Pereira, M.J., 2004. Selection of priority areas for fish conservation in Guadiana river basin, Iberian Peninsula. *Conserv. Biol.* 18, 189-200.
- Fleishman, E., Noss, R.F., Noon, B.R., 2006. Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecol. Indic.* 6, 543-553.
- Fox, N.J., Beckley, L.E., 2005. Priority areas for conservation of Western Australian coastal fishes: A comparison of hotspot, biogeographical and complementarity approaches. *Biol. Conserv.* 125, 399-410.
- Franco, A.M.A., Anderson, B.J., Roy, D.B., Gillings, S., Fox, R., Moilanen, A., Thomas, C.D., 2009. Surrogacy and persistence in reserve selection: landscape prioritization for multiple taxa in Britain. *J. Appl. Ecol.* 46, 82-91.
- Gaston, K.J., Rodrigues, A.S.L., Van Rensburg, B.J., Koleff, P., Chown, S. I., 2001. Complementary representation and zones of ecological transition. *Ecol. Lett.* 4, 4-9.
- Geselbracht, L., Torres, R., Cumming, G.S., Dorfman, D., Beck, M., Shaw, D., 2009. Identification of a spatially efficient portfolio of priority conservation sites in marine and estuarine areas of Florida. *Aquat. Conserv.* 19, 408-420.
- Gilman, E., Dunn, D., Read, A., Hyrenbach, K., Warner, R., 2011. Designing criteria suites to identify discrete and networked sites of high value across manifestations of biodiversity. *Biodivers. Conserv.* 20, 3363-3383.
- Girardello, M., Griggio, M., Whittingham, M.J., Rushton, S.P., 2009. Identifying important areas for butterfly conservation in Italy. *Anim. Conserv.* 12, 20-28.
- Götmark, F., Åhlund, M., Eriksson, M.O.G., 1986. Are indices reliable for assessing conservation value of natural areas? An avian case study. *Biol. Conserv.* 38, 55-73.
- Hamblen, C., Canney, S.M., 2013. *Conservation*. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 427 p.
- Hannah, L., Midgley, G., Andelman, S., Araújo, M., Hughes, G., Martinez-Meyer, E., Pearson, R., Williams, P., 2007. Protected area needs in a changing climate. *Front. Ecol. Environ.* 5, 131-138.
- Hermoso, V., Linke, S., Prenda, J., 2009. Identifying priority sites for the conservation of freshwater fish biodiversity in a Mediterranean basin with a high degree of threatened endemics. *Hydrobiologia* 623, 127-140.
- Hermoso, V., Linke, S., Prenda, J., Possingham, H.P., 2011. Addressing longitudinal connectivity in the systematic conservation planning of fresh waters. *Freshw. Biol.* 56, 57-70.
- Hermoso, V., Pantus, F., Olley, J., Linke, S., Mugodo, J., Lea, P., 2012. Systematic planning for river rehabilitation: integrating multiple ecological and economic objectives in complex decisions. *Freshw. Biol.* 57, 1-9.

- Howard, P.C., Viskanic, P., Davenport, T.R.B., Kigenyi, F.W., Baltzer, M., Dickinson, C.J., Lwanga, J.S., Matthews, R.A., Balmford, A., 1998. Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda. *Nature* 394, 472-475.
- Justus, J., Sarkar, S., 2002. The principle of complementarity in the design of reserve networks to conserve biodiversity: A preliminary history. *J. Biosci.* 27, 421-435.
- Karr, J.R., 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6, 21-27.
- Kati, V., Devillers, P., Dufrêne, M., Legakis, A., Vokou, D., Lebrun, P., 2004. Hotspots, complementarity or representativeness? designing optimal small-scale reserves for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 120, 471-480.
- Kershaw, M., Williams, P.H., Mace, G.M., 1994. Conservation of Afrotropical antelopes: consequences and efficiency of using different site selection methods and diversity criteria. *Biodivers. Conserv.* 3, 354-372.
- Kirkpatrick, J.B., 1983. An iterative method for establishing priorities for the selection of nature reserves: An example from Tasmania. *Biol. Conserv.* 25, 127-134.
- Knight, A.T., Cowling, R.M., Possingham, H.P., Wilson, K.A., 2009. From theory to practice: Designing and situating spatial prioritization approaches to better implement conservation action, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 249-259.
- Knight, A.T., Sarkar, S., Smith, R., Strange, N., Wilson, K.A., 2011. Engage the hodgepodge: management factors are essential when prioritizing areas for restoration and conservation action. *Divers. Distrib.* 17, 1234-1238.
- Kremen, C., Cameron, A., Moilanen, A., Phillips, S.J., Thomas, C.D., Beentje, H., Dransfield, J., Fisher, B.L., Glaw, F., Good, T.C., Harper, G.J., Hijmans, R.J., Lees, D.C., Louis, E., Nussbaum, R.A., Raxworthy, C.J., Razafimanahana, A., Schatz, G.E., Vences, M., Vieites, D.R., Wright, P.C., Zjhra, M.L., 2008. Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. *Science* 320, 222-226.
- Kujala, H., Burgman, M.A., Moilanen, A., 2013a. Treatment of uncertainty in conservation under climate change. *Conserv. Lett.* 6, 73-85.
- Kujala, H., Moilanen, A., Araújo, M.B., Cabeza, M., 2013b. Conservation planning with uncertain climate change projections. *PLoS ONE* 8, e53315.
- Kukkala, A.S., Moilanen, A., 2013. Core concepts of spatial prioritisation in systematic conservation planning. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 88, 443-464.
- Langford, W.T., Gordon, A., Bastin, L., 2009. When do conservation planning methods deliver? Quantifying the consequences of uncertainty. *Ecol. Inform.* 4, 123-135.
- Lehtomäki, J., Moilanen, A., 2013. Methods and workflow for spatial conservation prioritization using Zonation. *Environ. Model. Softw.* 47, 128-137.
- Lemes, P., Loyola, R.D., 2013. Accommodating species climate-forced dispersal and uncertainties in spatial conservation planning. *PLoS ONE* 8, e54323.
- Lentini, P.E., Gibbons, P., Carwardine, J., Fischer, J., Drielsma, M., Martin, T.G., 2013. Effect of planning for connectivity on linear reserve networks. *Conserv. Biol.* 27, 796-807.
- Linke, S., Turak, E., Nel, J.L., 2011. Freshwater conservation planning: the case for systematic approaches. *Freshw. Biol.* 56, 6-20.
- Loyola, R.D., Lemes, P., Nabout, J.C., Trindade-Filho, J., Sagnori, M.D., Dobrovolski, R., Diniz-Filho, J.A.F., 2013. A straightforward conceptual approach for evaluating spatial conservation priorities under climate change. *Biodivers. Conserv.* 22, 483-495.
- Mace, G.M., Balmford, A., Boitani, L., Cowlshaw, G., Dobson, A.P., Faith, D.P., Gaston, K.J., Humphries, C.J., Vane-Wright, R.I., Williams, P.H., Lawton, J.H., Margules, C.R., May, R.M., Nicholls, A.O.,

- Possingham, H.P., Rahbek, C., van Jaarsveld, A.S., 2000. It's time to work together and stop duplicating conservation efforts *Nature* 405, 393-393.
- Maire, A., Buisson, L., Biau, S., Canal, J., Laffaille, P., 2013. A multi-faceted framework of diversity for prioritizing the conservation of fish assemblages. *Ecol. Indic.* 34, 450-459.
- Margules, C., Usher, M.B., 1981. Criteria used in assessing wildlife conservation potential: A review. *Biol. Conserv.* 21, 79-109.
- Margules, C.R., Nicholls, A.O., Pressey, R.L., 1988. Selecting networks of reserves to maximise biological diversity. *Biol. Conserv.* 43, 63-76.
- Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405, 243-253.
- Marignani, M., Blasi, C., 2012. Looking for important plant areas: selection based on criteria, complementarity, or both? *Biodivers. Conserv.* 21, 1853-1864.
- Meir, E., Andelman, S., Possingham, H.P., 2004. Does conservation planning matter in a dynamic and uncertain world? *Ecol. Lett.* 7, 615-622.
- Michel, G., Malard, F., Deharveng, L., Di Lorenzo, T., Sket, B., De Broyer, C., 2009. Reserve selection for conserving groundwater biodiversity. *Freshw. Biol.* 54, 861-876.
- Moffett, A., Sarkar, S., 2006. Incorporating multiple criteria into the design of conservation area networks: a minireview with recommendations. *Divers. Distrib.* 12, 125-137.
- Moilanen, A., 2007. Landscape Zonation, benefit functions and target-based planning: Unifying reserve selection strategies. *Biol. Conserv.* 134, 571-579.
- Moilanen, A., Ball, I., 2009. Heuristic and approximate optimization methods for spatial conservation prioritization, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 58-69.
- Moilanen, A., Kujala, H., Leathwick, J.R., 2009a. The Zonation framework and software for conservation prioritization, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 196-210.
- Moilanen, A., Leathwick, J., Elith, J., 2008. A method for spatial freshwater conservation prioritization. *Freshw. Biol.* 53, 577-592.
- Moilanen, A., Possingham, H.P., Polasky, S., 2009b. A mathematical classification of conservation prioritization problems, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford, pp. 28-42.
- Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), 2009c. *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*. Oxford University Press, Oxford, UK. 328 p.
- Myers, N., 1988. Threatened biotas: "Hot spots" in tropical forests. *Environmentalist* 8, 187-208.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Nel, J.L., Reyers, B., Roux, D.J., Cowling, R.M., 2009a. Expanding protected areas beyond their terrestrial comfort zone: Identifying spatial options for river conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1605-1616.
- Nel, J.L., Roux, D.J., Abell, R., Ashton, P.J., Cowling, R.M., Higgins, J.V., Thieme, M.L., Viers, J.H., 2009b. Progress and challenges in freshwater conservation planning. *Aquat. Conserv.* 19, 474-485.
- Nel, J.L., Roux, D.J., Maree, G., Kleynhans, C.J., Moolman, J., Reyers, B., Rouget, M., Cowling, R.M., 2007. Rivers in peril inside and outside protected areas: a systematic approach to conservation assessment of river ecosystems. *Divers. Distrib.* 13, 341-352.
- Noss, R.F., Nielsen, S., Vance-Borland, K., 2009. Prioritizing ecosystems, species, and sites for restoration, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 158-171.

- O'Dea, N., Araújo, M.B., Whittaker, R.J., 2006. How well do Important Bird Areas represent species and minimize conservation conflict in the tropical Andes? *Divers. Distrib.* 12, 205-214.
- Oliver, T.H., Smithers, R.J., Bailey, S., Walmsley, C.A., Watts, K., 2012. A decision framework for considering climate change adaptation in biodiversity conservation planning. *J. Appl. Ecol.* 49, 1247-1255.
- Orme, C.D.L., Davies, R.G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V.A., Webster, A.J., Ding, T.-S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Owens, I.P.F., 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436, 1016-1019.
- Pert, P.L., Lieske, S.N., Hill, R., 2013. Participatory development of a new interactive tool for capturing social and ecological dynamism in conservation prioritization. *Landsc. Urban. Plan.* 114, 80-91.
- Pont, D., Hugueny, B., Beier, U., Goffaux, D., Melcher, A., Noble, R., Rogers, C., Roset, N., Schmutz, S., 2006. Assessing river biotic condition at a continental scale: a European approach using functional metrics and fish assemblages. *J. Appl. Ecol.* 43, 70-80.
- Pool, T.K., Strecker, A.L., Olden, J.D., 2013. Identifying preservation and restoration priority areas for desert fishes in an increasingly invaded world. *Environ. Manage.* 51, 631-641.
- Possingham, H.P., Ball, I., Andelman, S., 2000. Mathematical methods for identifying representative reserve networks, in: Ferson, D., Burgman, M. (Eds.), *Quantitative Methods for Conservation Biology*. Springer-Verlag, New York, USA, pp. 291-305.
- Pouzols, F.M., Burgman, M.A., Moilanen, A., 2012. Methods for allocation of habitat management, maintenance, restoration and offsetting, when conservation actions have uncertain consequences. *Biol. Conserv.* 153, 41-50.
- Prendergast, J.R., Quinn, R.M., Lawton, J.H., 1999. The gaps between theory and practice in selecting nature reserves. *Conserv. Biol.* 13, 484-492.
- Pressey, R.L., Nicholls, A.O., 1989. Efficiency in conservation evaluation: Scoring versus iterative approaches. *Biol. Conserv.* 50, 199-218.
- Pressey, R.L., Possingham, H.P., Day, J.R., 1997. Effectiveness of alternative heuristic algorithms for identifying indicative minimum requirements for conservation reserves. *Biol. Conserv.* 80, 207-219.
- Pressey, R.L., Possingham, H.P., Margules, C.R., 1996. Optimality in reserve selection algorithms: When does it matter and how much? *Biol. Conserv.* 76, 259-267.
- Pressey, R.L., Watts, M.E., Barrett, T.W., Ridges, M.J., 2009. The C-Plan conservation planning system: origins, applications, and possible futures, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 211-234.
- Ratcliffe, D., 1971. Criteria for the selection of nature reserves. *Adv. Sci.* 27, 294-296.
- Ratcliffe, D., 1977. A nature conservation review: Volume 1: The selection of biological sites of national importance to nature conservation in Britain. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 452 p.
- Rebelo, A.G., Siegfried, W.R., 1990. Protection of Fynbos vegetation: Ideal and real-world options. *Biol. Conserv.* 54, 15-31.
- Redding, D.W., Mooers, A.O., 2006. Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization. *Conserv. Biol.* 20, 1670-1678.
- Regan, H.M., Davis, F.W., Andelman, S.J., Widyanata, A., Freese, M., 2007. Comprehensive criteria for biodiversity evaluation in conservation planning. *Biodivers. Conserv.* 16, 2715-2728.
- Regan, H.M., Ensbey, M.J., Burgman, M.A., 2009. Conservation prioritization and uncertainty in planning inputs, in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 145-157.
- Roberts, C.M., Branch, G., Bustamante, R.H., Castilla, J.C., Dugan, J., Halpern, B.S., Lafferty, K.D., Leslie, H., Lubchenco, J., McArdle, D., Ruckelshaus, M., Warner, R.R., 2003. Application of ecological criteria in selecting marine reserves and developing reserve networks. *Ecol. Appl.* 13, S215-S228.

- Rodrigues, A.S.L., Andelman, S.J., Bakarr, M.I., Boitani, L., Brooks, T.M., Cowling, R.M., Fishpool, L.D.C., da Fonseca, G.A.B., Gaston, K.J., Hoffmann, M., Long, J.S., Marquet, P.A., Pilgrim, J.D., Pressey, R.L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S.N., Underhill, L.G., Waller, R.W., Watts, M.E.J., Yan, X., 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428, 640-643.
- Rodrigues, A.S.L., Gaston, K.J., 2002. Optimisation in reserve selection procedures - why not? *Biol. Conserv.* 107, 123-129.
- Rondinini, C., Wilson, K.A., Boitani, L., Grantham, H., Possingham, H.P., 2006. Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecol. Lett.* 9, 1136-1145.
- Root, K.V., Akçakaya, H.R., Ginzburg, L., 2003. A multispecies approach to ecological valuation and conservation. *Conserv. Biol.* 17, 196-206.
- Rosset, V., Simaika, J.P., Arthaud, F., Bornette, G., Vallod, D., Samways, M.J., Oertli, B., 2013. Comparative assessment of scoring methods to evaluate the conservation value of pond and small lake biodiversity. *Aquat. Conserv.* 23, 23-36.
- Rouget, M., Cowling, R.M., Lombard, A.T., Knight, A.T., Kerley, G.I.H., 2006. Designing large-scale conservation corridors for pattern and process. *Conserv. Biol.* 20, 549-561.
- Runting, R.K., Wilson, K.A., Rhodes, J.R., 2013. Does more mean less? The value of information for conservation planning under sea level rise. *Glob. Chang. Biol.* 19, 352-363.
- Sarkar, S., Fuller, T., Aggarwal, A., Moffett, A., Kelley, C.D., 2009. The ConsNet software platform for systematic conservation planning., in: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (Eds.), *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 235-248.
- Sarkar, S., Margules, C., 2002. Operationalizing biodiversity for conservation planning. *J. Biosci.* 27, 299-308.
- Sarkar, S., Pressey, R.L., Faith, D.P., Margules, C.R., Fuller, T., Stoms, D.M., Moffett, A., Wilson, K.A., Williams, K.J., Williams, P.H., Andelman, S., 2006. Biodiversity conservation planning tools: Present status and challenges for the future. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 31, 123-159.
- Sierra, R., Campos, F., Chamberlin, J., 2002. Assessing biodiversity conservation priorities: ecosystem risk and representativeness in continental Ecuador. *Landsc. Urban. Plan.* 59, 95-110.
- Simaika, J.P., Samways, M.J., 2009. Reserve selection using Red Listed taxa in three global biodiversity hotspots: Dragonflies in South Africa. *Biol. Conserv.* 142, 638-651.
- Smith, P.G.R., Theberge, J.B., 1987. Evaluating natural areas using multiple criteria: Theory and practice. *Environ. Manage.* 11, 447-460.
- Stewart, B., 2011. Assessing the ecological values of rivers: an application of a multi-criteria approach to rivers of the South Coast Region, Western Australia. *Biodivers. Conserv.* 20, 3165-3188.
- Strecker, A.L., Olden, J.D., Whittier, J.B., Paukert, C.P., 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecol. Appl.* 21, 3002-3013.
- Stuart-Smith, R.D., Bates, A.E., Lefcheck, J.S., Duffy, J.E., Baker, S.C., Thomson, R.J., Stuart-Smith, J.F., Hill, N.A., Kininmonth, S.J., Airoidi, L., Becerro, M.A., Campbell, S.J., Dawson, T.P., Navarrete, S.A., Soler, G.A., Strain, E.M.A., Willis, T.J., Edgar, G.J., 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501, 539-542.
- Thomas, C.D., Gillingham, P.K., Bradbury, R.B., Roy, D.B., Anderson, B.J., Baxter, J.M., Bourn, N.A.D., Crick, H.Q.P., Findon, R.A., Fox, R., Hodgson, J.A., Holt, A.R., Morecroft, M.D., O'Hanlon, N.J., Oliver, T.H., Pearce-Higgins, J.W., Procter, D.A., Thomas, J.A., Walker, K.J., Walmsley, C.A., Wilson, R.J., Hill, J.K., 2012. Protected areas facilitate species' range expansions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109, 14063-14068.
- Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartoń, K., Bonte, D., Boulangeat, I., Hodgson, J.A., Kubisch, A., Penteriani, V., Saastamoinen, M., Stevens, V.M., Bullock, J.M., 2013. Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* 122, 1532-1540.

- Trebilco, R., Halpern, B.S., Flemming, J.M., Field, C., Blanchard, W., Worm, B., 2011. Mapping species richness and human impact drivers to inform global pelagic conservation prioritisation. *Biol. Conserv.* 144, 1758-1766.
- Tucker, C.M., Cadotte, M.W., Davies, T.J., Rebelo, T.G., 2012. Incorporating geographical and evolutionary rarity into conservation prioritization. *Conserv. Biol.* 26, 593-601.
- Turpie, J.K., 1995. Prioritizing South African estuaries for conservation: A practical example using waterbirds. *Biol. Conserv.* 74, 175-185.
- Turpie, J.K., Beckley, L.E., Katua, S.M., 2000. Biogeography and the selection of priority areas for conservation of South African coastal fishes. *Biol. Conserv.* 92, 59-72.
- Underhill, L.G., 1994. Optimal and suboptimal reserve selection algorithms. *Biol. Conserv.* 70, 85-87.
- Vane-Wright, R.I., Humphries, C.J., Williams, P.H., 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.* 55, 235-254.
- Veloz, S.D., Nur, N., Salas, L., Jongsomjit, D., Wood, J., Stralberg, D., Ballard, G., 2013. Modeling climate change impacts on tidal marsh birds: Restoration and conservation planning in the face of uncertainty. *Ecosphere* 4, art49.
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Paul, J., Ladle, R.J., Watson, J.E.M., Willis, K.J., 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Divers. Distrib.* 11, 3-23.
- Wiens, J.A., Seavy, N.E., Jongsomjit, D., 2011. Protected areas in climate space: What will the future bring? *Biol. Conserv.* 144, 2119-2125.
- Wilhere, G.F., Goering, M., Wang, H., 2008. Average optimacity: An index to guide site prioritization for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 141, 770-781.
- Williams, P.H., Gibbons, D., Margules, C.R., Rebelo, A., Humphries, C., Pressey, R.L., 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conserv. Biol.* 10, 155-174.
- Wilson, K.A., Lulow, M., Burger, J., Fang, Y.-C., Andersen, C., Olson, D., O'Connell, M., McBride, M.F., 2011. Optimal restoration: accounting for space, time and uncertainty. *J. Appl. Ecol.* 48, 715-725.
- Wilson, K.A., McBride, M.F., Bode, M., Possingham, H.P., 2006. Prioritizing global conservation efforts. *Nature* 440, 337-340.
- Wilson, K.A., Westphal, M.I., Possingham, H.P., Elith, J., 2005. Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biol. Conserv.* 122, 99-112.
- Wood, L.J., Dragicevic, S., 2007. GIS-based multicriteria evaluation and fuzzy sets to identify priority sites for marine protection. *Biodivers. Conserv.* 16, 2539-2558.
- Wright, D.F., 1977. A site evaluation scheme for use in the assessment of potential nature reserves. *Biol. Conserv.* 11, 293-305.
- Zeydanlı, U.S., Turak, A.S., Balkız, O., Özüt, D., Ertürk, A., Welch, H., Karaçetin, E., Ambarlı, D., Durmus, M., Can Bilgin, C., 2012. Identification of prime butterfly areas in Turkey using systematic conservation planning: Challenges and opportunities. *Biol. Conserv.* 150, 86-93.

A multi-faceted framework of diversity for prioritizing the conservation of fish assemblages

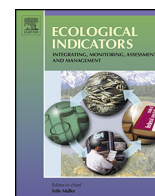
Anthony Maire ^{a,b}, Laëtitia Buisson ^{a,b}, Samuel Biau ^{a,c}, Julie Canal ^{a,c} & Pascal Laffaille ^{a,c}

Ecological Indicators (2013) **34**: 450-459

^a CNRS; UMR 5245 EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 31062 Toulouse, France

^b Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab; 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

^c Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab; ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet Tolosan, France



A multi-faceted framework of diversity for prioritizing the conservation of fish assemblages



Anthony Maire^{a,b,*}, Laëticia Buisson^{a,b}, Samuel Biau^{a,c}, Julie Canal^{a,c}, Pascal Laffaille^{a,c}

^a CNRS, UMR 5245 EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), 31062 Toulouse, France

^b Université de Toulouse, INP, UPS, EcoLab, 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

^c Université de Toulouse, INP, UPS, EcoLab, ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet Tolosan, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 5 February 2013

Received in revised form 5 June 2013

Accepted 10 June 2013

Keywords:

Diversity indices
Taxonomic diversity
Natural heritage diversity
Functional diversity
Socio-economic diversity
Floodplain fish

ABSTRACT

Floodplain waterbodies and their biodiversity are increasingly threatened by human activities. Given the limited resources available to protect them, methods to identify the most valuable areas for biodiversity conservation are urgently needed. In this study, we used freshwater fish assemblages in floodplain waterbodies to propose an innovative method for selecting priority areas based on four aspects of their diversity: taxonomic (i.e. according to species classification), functional (i.e. relationship between species and ecosystem processes), natural heritage (i.e. species threat level), and socio-economic (i.e. species interest to anglers and fishermen) diversity. To quantitatively evaluate those aspects, we selected nine indices derived either from metrics computed at the species level and then combined for each assemblage (species rarity, origin, biodiversity conservation concern, functional uniqueness, functional originality, fishing interest), or from metrics directly computed at the assemblage level (species richness, assemblage rarity, diversity of biological traits). Each of these indices belongs to one of the four aspects of diversity. A synthetic index defined as the sum of the standardized aspects of diversity was used to assess the multi-faceted diversity of fish assemblages. We also investigated whether the two main environmental gradients at the catchment (distance from the sea) and at the floodplain (lateral connectivity of the waterbodies) scales influenced the diversity of fish assemblages, and consequently their potential conservation value. Finally, we propose that the floodplain waterbodies that should be conserved as a priority are those located in the downstream part of the catchment and which have a substantial lateral connectivity with the main channel.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

In view of the numerous and growing threats affecting aquatic biodiversity, conservation measures are urgently needed to preserve the most threatened and crucial freshwater ecosystems (Geist, 2011; Strayer and Dudgeon, 2010; Vörösmarty et al., 2010). Resources (e.g. money, time, people) are often limited, and as it is not possible to preserve all river stretches, it is essential to identify priority areas for biodiversity conservation (Bergerot et al., 2008; Myers et al., 2000; Thorp et al., 2008).

Several approaches and procedures have been proposed for identifying priority areas for conservation (e.g. Darwall and Vié, 2005; Margules and Pressey, 2000). Some of these have focused

on only one or two aspects of the biological diversity, usually on species richness and/or endemism (Arzamendia and Giraudo, 2011; Myers et al., 2000; Tisseuil et al., 2013; Trebilco et al., 2011) but sometimes also on the threatened status of species (Bragazza, 2009) or species rarity (Solymos and Feher, 2005), while others have combined several criteria to assess the conservation value of assemblages of species (Abellan et al., 2005; Bergerot et al., 2008; Rainho and Palmeirim, in press; Stewart, 2011). Although methods based on just a few aspects of diversity are easier to apply because of the small amount of information required on each species, Mouchet et al. (2010) have pointed out that considering the taxonomic diversity alone is not sufficient to evaluate the diversity of communities because, for instance, species do not all have equal effects on ecosystem functioning. Furthermore, Ceballos and Ehrlich (2006) and Orme et al. (2005) have shown that the priority areas identified for biodiversity conservation differ depending on whether the method used was based on species richness, endemism or threatened status of species.

Against this background, we propose here a method for prioritizing areas based on four aspects of diversity: taxonomic, natural

* Corresponding author at: CNRS, UMR 5245 EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement), 31062 Toulouse, France. Tel.: +33 5 61 55 89 14; fax: +33 5 61 55 89 01.

E-mail addresses: anthony.maire@univ-tlse3.fr, anthony.maire87@gmail.com (A. Maire), laetitia.buisson@univ-tlse3.fr (L. Buisson), samuel.biau@gmail.com (S. Biau), julie.canal@ensat.fr (J. Canal), pascal.laffaille@ensat.fr (P. Laffaille).

heritage, functional and socio-economic diversity. This method is based on the assumption that an area has a high conservation priority if it simultaneously presents numerous threatened (Darwall and Vié, 2005; Fattorini, 2006), rare (Abellan et al., 2005), native (Bergerot et al., 2008), functionally original and unique (Walker, 1992) species, as well as species having a strong socio-economic interest (Regan et al., 2007). In addition to these species characteristics, high conservation priority is hypothesized for areas where species assemblages are functionally rich (Walker, 1992) and original in their taxonomic composition in comparison with the other areas assessed (Kanno et al., 2012).

The taxonomic, natural heritage and functional aspects of diversity have been well described, and a variety of indices have been taken into account when identifying the priority areas for conservation (e.g. Abellan et al., 2005; Bergerot et al., 2008; Mouillot et al., 2013; Ricotta, 2005). However, as far as we are aware, the evaluation of the socio-economic diversity of assemblages has been overlooked in previous prioritization methods despite the acknowledged importance of biodiversity for human activities and well-being (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). We have also considered several indices within each aspect of diversity and assessed their non-redundancy (Gallardo et al., 2011) and complementarity (Villéger et al., 2008), which must be considered when combining several indices or metrics (Lyashevskaya and Farnsworth, 2012).

We applied this innovative method to a series of floodplain waterbodies in a large catchment in southwest France, the Garonne. Floodplain waterbodies have been recognized as essential for the functioning of freshwater ecosystems (Amoros and Bornette, 2002; Petts and Amoros, 1996). These wetlands have been shown to provide suitable conditions for primary production by higher plants (Keruzoré et al., 2013) and for higher levels of aquatic diversity of organisms (Ward, 1998) such as macroinvertebrates (Gallardo et al., 2008), zooplankton (Kattel, 2012) and fish (Bolland et al., 2012; Lasne et al., 2007a). However, these important ecosystems and their biodiversity are increasingly threatened by human activities, such as agricultural practice, changes in the flow regime, and climate change (Kattel, 2012; Tockner and Stanford, 2002). In this study, the floodplain waterbodies were prioritized on the basis of the conservation value of their fish assemblages. Fish constitute one of the most severely threatened taxonomic groups (Darwall and Vié, 2005) due to their high sensitivity to the various changes affecting aquatic habitats (Oberdorff et al., 2002). Furthermore, fish fauna is commonly taken into account when assessing the quality of aquatic ecosystems (Gozlan, 2012; Kanno et al., 2012; Strecker et al., 2011). In addition, floodplain waterbodies are important ecosystems in the development cycle of several fish species where they may perform spawning, nursery and feeding functions (Copp, 1989; Gozlan et al., 1998; Nunn et al., 2007).

Finally, we assessed the influence of environmental characteristics on the prioritization of floodplain waterbodies. At the scale of a large catchment, the main factor that determines the composition of fish assemblages is the distance from the sea (Buisson et al., 2008; Ibarra et al., 2005; Lasne et al., 2007b). In the case of floodplain waterbodies, it has been demonstrated that the lateral connectivity between the waterbody and the main channel also influences the structure of fish assemblages (Amoros and Bornette, 2002; Bolland et al., 2012; Lasne et al., 2007a).

The objectives of this study were therefore (i) to propose a method for prioritizing areas for the conservation of floodplain fish assemblages based on various aspects of their diversity and (ii) to find out whether the distance from the sea and the lateral connectivity between the waterbody and the main channel had any effect on the prioritization proposed.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The Garonne catchment is located in southwest France (Fig. 1). It drains a 56,536 km² catchment area, and the main channel flows over 580 km from its source in Spain to the Atlantic Ocean (see Gozlan et al., 1998; Ibarra et al., 2005 for more details). Its flow is influenced both by precipitation and snow melt, resulting in a flood peak in May–June and a period of low flow during the summer. Within this catchment, there is a wide diversity of floodplain waterbodies that are evenly distributed between the estuary of the Garonne River and its source. Natural floodplains are composed of various aquatic habitats ranging from lotic to lentic habitats, including floodplain waterbodies that are characterized by their level of connectivity with the main channel, their substrate (grain-size and geochemical composition), and their shape and size (Amoros and Bornette, 2002). Overall, the Garonne River and its floodplain waterbodies are very slightly impacted by human activities and the riverscape has kept most of its natural characteristics.

2.2. Data collection

In this study, we focused on the fish assemblages present in the floodplain waterbodies located along the French segment of the Garonne River. We selected 40 out of the 180 waterbodies identified along the mainstream river (Fig. 1) which were evenly distributed along the upstream–downstream gradient, had contrasting levels of lateral connectivity to the main channel, were not (or least) impacted by human activities, were submerged during the sampling period and accessible for sampling as well. We used a Point Abundance Sampling (PAS) electrofishing protocol according to Nelva et al. (1979) and Lasne et al. (2007a) to assess the composition of fish assemblages in these 40 waterbodies. This rapid and cheap method provides reproducible and quantitative samples, and hence permits spatial comparisons between sampling sites. Thirty PAS were randomly performed by wading along the entire length of each waterbody. At each PAS, the operator plunged the activated anode of a portable electrofishing apparatus as quickly as possible. According to Laffaille et al. (2005), the anode was kept turning in an area of 1 m² for at least 30 s to capture all species using several fine-mesh dipnets. Fish species were identified before being returned alive to the water. Presence–absence data from all the PAS conducted in a waterbody were pooled. We also collected information about the lateral connectivity between the waterbody and the main channel. The waterbodies were divided into three categories according to Gozlan et al. (1998) and Lasne et al. (2008): always connected, partially connected and not connected to the main channel during the sampling period. The distance of each waterbody from the sea was also calculated using ArcGIS 10 software (ESRI, 2011). The levels of connectivity were evenly represented along the upstream–downstream gradient suggesting that there was no marked relationship between the two variables (Kruskal–Wallis chi-squared = 0.269, *p*-value = 0.874).

2.3. Indices of diversity

Numerous indices have been developed to assess biodiversity (e.g. Feld et al., 2009; Pavoine and Bonsall, 2011; Ricotta, 2005; Roset et al., 2007; Vačkář et al., 2012). We selected eight indices that can be roughly assigned to three categories: taxonomic diversity, functional diversity and natural heritage diversity. The socio-economic aspect of diversity, which has been poorly explored to date, was also taken into account using an index based on the fishing interest of each fish species. These nine indices were

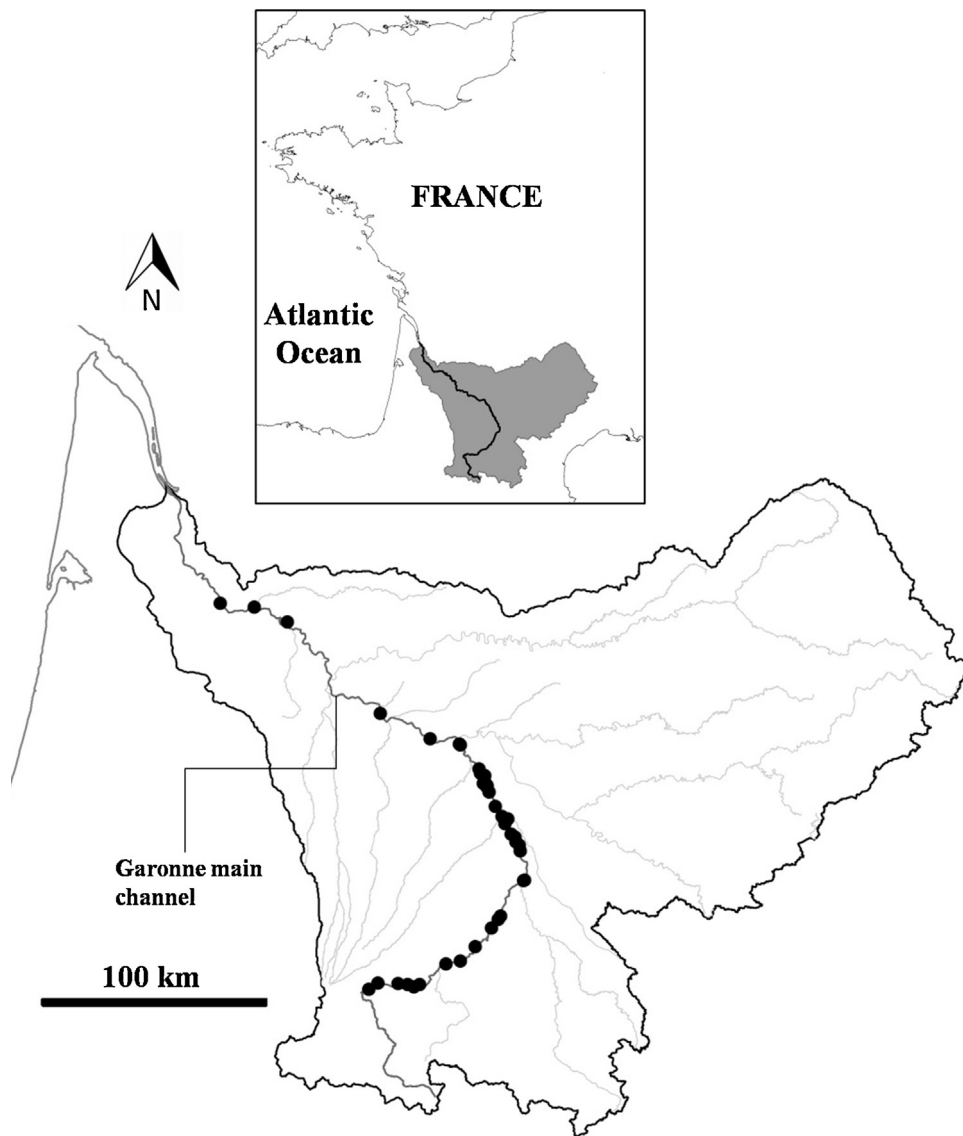


Fig. 1. Location of the Garonne catchment, showing the 40 sampling floodplain waterbodies studied (black dots).

calculated using R 2.14.2 software (R Development Core Team, 2012) and are described below.

2.3.1. Taxonomic diversity

We selected three indices evaluating different components of the taxonomic diversity of the fish assemblages.

First, we considered the Species Richness (SR) of each floodplain waterbody, i.e. the total number of species sampled in each waterbody (Eq. (1)). This index is widely used, and several studies have shown that species richness is relevant for assessing the conservation value of an assemblage of species (Heino, 2002; Isambert et al., 2011; Trebilco et al., 2011).

$$SR = \sum_{i=1}^{S_{tot}} A_i \quad (1)$$

where A_i is the presence (=1) or absence (=0) of the i th species in the waterbody considered; S_{tot} is the total number of species in the dataset.

The Rarity Index (RI_α) is a measure of the rarity of the species present in the assemblage according to their occurrence frequency

in the dataset (Fattorini, 2006; Kerr, 1997). Each species was assigned a weight of 1 minus the frequency of the species in the dataset. Then for each waterbody, the value of the index was computed as the mean of all the weights of the species present as indicated in Eq. (2).

$$RI_\alpha = \sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{1}{S_{wb}} \times A_i \times \left(1 - \frac{n_i}{N}\right) \quad (2)$$

where A_i and S_{tot} are defined as above; S_{wb} is the total number of species sampled in the waterbody considered; n_i is the number of waterbodies where the i th species was sampled; N is the total number of waterbodies sampled ($N = 40$). This index was therefore higher for assemblages including fish species sampled in only a small number of waterbodies.

We also decided to consider an index representing the rarity of the fish assemblages relative to the other waterbodies sampled (RI_β) using a measure of the Bray–Curtis dissimilarity between each pair of fish assemblages (Bray and Curtis, 1957). For each waterbody, the mean dissimilarity between the waterbody

considered and all the other waterbodies was computed as shown in Eq. (3).

$$RI_{\beta} = \frac{1}{N-1} \times \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^N DISS_{BC}(C_k, C_j) \quad (3)$$

where k is the waterbody considered; N is the total number of waterbodies sampled ($N=40$); C_k and C_j represent the assemblages sampled in the waterbodies k and j , respectively; $DISS_{BC}$ represents the Bray–Curtis dissimilarity measure, and is defined in Eq. (4).

$$DISS_{BC}(C_k, C_j) = 1 - \frac{2D}{S_{wb,k} + S_{wb,j}} \quad (4)$$

where D is the number of species common to assemblages C_k and C_j ; $S_{wb,k}$ and $S_{wb,j}$ are the number of species sampled in the waterbodies k and j , respectively. Thus an assemblage with a high RI_{β} is probably an uncommon combination of species.

2.3.2. Functional diversity

To describe the ecological and functional characteristics of fish species, we gathered information about 21 biological traits from the literature (Buisson and Grenouillet, 2009; Buisson et al., 2013; Keith et al., 2011; Logez et al., 2013), FishBase (Froese and Pauly, 2012) and from expert knowledge. These biological traits were categorical and described mean and max body length, shape and swimming factors, breeding habitat, absolute and relative fecundities, number of spawning events, egg diameter, age at female maturity, life span, larval length, type of parental care, duration of the incubation period, feeding and living habitats, trophic category, rheophily, salinity and temperature preferences, and migration behavior.

We selected three different measures of the functional diversity of fish assemblages. Following Buisson et al. (2013) and Villéger et al. (2008), we first constructed a multidimensional functional space using these 21 traits. Gower's distance was computed for each pair of species, and this functional distance matrix was then used to compute a Principal Coordinate Analysis (PCoA) (Gower, 1966; Legendre and Legendre, 1998). The first three axes of the PCoA, which accounted for 42% of the total variability, were kept. The decision to keep only three axes was due to the presence of poor communities (i.e. containing small numbers of species) within the sampled floodplain waterbodies, whereas a sufficient number of axes is required to compute the selected indices of functional diversity. The species coordinates in the three-dimensional space defined by the PCoA were then used to calculate the two following indices: functional originality (Fori) and functional uniqueness (Funi) (Buisson et al., 2013; Mouillot et al., 2013). The Fori and Funi of each species were the Euclidean distance between the position of the species in the functional space and the position of a theoretical average species of the species pool (i.e. the center of the functional space) and of its nearest neighbor in the functional space, respectively.

We also considered a Trait Diversity index (TD) that measured the global diversity of ecological traits present in an assemblage and is related to the total number of different trait modalities carried by the species present in the assemblages. Following Buisson and Grenouillet (2009), we first calculated a dissimilarity matrix among fish species for each trait using the Jaccard distance (Legendre and Legendre, 1998) that contained the pairwise distance between species for a given trait. We then combined the 21 resulting dissimilarity matrices through their quadratic mean to derive a global dissimilarity matrix of biological traits (D). Finally, TD for a given assemblage was obtained by the product shown in Eq. (5).

$$TD = P \times \left(\frac{1}{2} D^2 \right) \times P^T \quad (5)$$

where P is the vector describing fish species presence–absence of the considered waterbody, P^T is the transposed of P and D is the global dissimilarity matrix of biological traits.

2.3.3. Natural heritage diversity

The conservation status and the biogeographical origin of the species present in an assemblage have both been highlighted as factors of considerable interest for conservation (Bergerot et al., 2008; Darwall and Vié, 2005; Fattorini et al., 2012; Stewart, 2011). We then considered that these two factors constituted the “natural heritage” aspect of diversity (Aïramé et al., 2003; Spencer and Nsiah, 2013; Tengberg et al., 2012).

To take into account this overlooked aspect of diversity, we first used the Biodiversity Conservation Concern (BCC) index developed by Fattorini (2006) to evaluate the conservation status of fish assemblages. To determine the conservation status of fish species, we looked at the following conservation regulations: the European Directive “Fauna-Flora-Habitats” (directive 93/43/CEE, dated 21/5/1992), the Berne Convention (1979), and the IUCN Red List according to IUCN Standards and Petitions Subcommittee (2010). As shown in Eq. (6), we used the computation defined by Bergerot et al. (2008), which was a modified version of the first BCC index (Fattorini, 2006).

$$BCC = \sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{\alpha_i \times A_i}{S_{wb}} \quad (6)$$

where A_i , S_{wb} and S_{tot} are defined as above; α_i is the weight assigned to the i th species on the basis of its conservation status. As recommended by Chantepie et al. (2011), we allocated a value of 0.5 to species included in appendices II or V of the European Directive “Fauna-Flora-Habitats” (and consequently a value of 1 for species included in both appendices), 0.5 for species included in appendix III of the Berne Convention, and increasing values from 0 to 0.8 depending on the IUCN status (0 for Not Evaluated, 0.2 for Least Concerned, and 0.8 for Critically Endangered). The species were classified as facing three categories of threat, corresponding to the sum of their conservation status. Their weights, α , were then calculated using the 2^n operator, where n is the category of threat to which the species belongs (Fattorini, 2006; Bergerot et al., 2008). Thus α can take a value of 1, 2 or 4 depending on the level of threat (see Table 1 for the weights α by species).

Secondly, we modified the Origin Index (OI) defined by Bergerot et al. (2008) to take into account the different types of origin of the species (i.e. invasive exotic, naturalized exotic and native) according to Keith et al. (2011). We weighted each species according to its origin, with a weight of 1, 2, and 4, respectively (obtained by a 2^n geometric series like that used for BCC). An approach similar to that used to compute BCC was then applied (Eq. (7)).

$$OI = \sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{\beta_i \times A_i}{S_{wb}} \quad (7)$$

where A_i , S_{wb} and S_{tot} are defined as above; β_i is the weight assigned to the i th species depending on its origin (see Table 1 for the weights β by species). Both BCC and OI were higher for assemblages that included mainly threatened and/or native species.

2.3.4. Socio-economic diversity

We developed a Fishing Interest Index (FII) to reflect the different levels of interest in each species taken by anglers and commercial fishermen (Holmlund and Hammer, 1999). With the help of fisheries managers, we allocated each species to one of the four following categories: species without interest for fishing, species of interest to sportive anglers (species usually not kept), species of interest to recreational anglers (species usually kept),

Table 1

List of species, origin, conservation status, fishing interest, frequency of occurrence, and sum of species abundance (i.e. the total number of individuals caught) in the 40 waterbodies sampled. The weights computed for the calculation of the associated indices are shown in square brackets (see text for details). Species are sorted alphabetically by their scientific name.

Scientific name	Common name	Origin ^a [OI weight]	Conservation status ^b [BBC weight]	Fishing Interest ^c [FII weight]	Occurrence frequency ^d	Abundance
<i>Abramis brama</i> (L., 1758)	Common bream	N [4]	LC [1]	SA [2]	0.28	122
<i>Alburnus alburnus</i> (L., 1758)	Common bleak	N [4]	LC [1]	RA [4]	0.25	28
<i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1820)	Black bullhead	NE [2]	NE [1]	WFI [1]	0.05	4
<i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758)	European eel	N [4]	CR [2]	CF [8]	0.35	37
<i>Barbatula barbatula</i> (L., 1758)	Stone loach	N [4]	LC [1]	WFI [1]	0.32	125
<i>Barbus barbus</i> (L., 1758)	Barbel	N [4]	H-V, LC [2]	SA [2]	0.40	48
<i>Carassius gibelio</i> (Block, 1782)	Crucian carp	IE [1]	LC [1]	SA [2]	0.15	10
<i>Cyprinus carpio</i> L., 1758	Common carp	NE [2]	LC [1]	RA [4]	0.12	11
<i>Esox lucius</i> L., 1758	Pike	N [4]	LC [1]	CF [8]	0.08	3
<i>Gambusia holbrooki</i> Girard, 1859	Mosquitofish	IE [1]	NE [1]	WFI [1]	0.18	243
<i>Gobio occitaniae</i> Kottelat & Persat, 2005	Languedoc gudgeon	N [4]	LC [1]	RA [4]	0.78	520
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L., 1758)	Ruffe	N [4]	LC [1]	SA [2]	0.05	2
<i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784)	Brook lamprey	N [4]	B-III, H-II, LC [4]	WFI [1]	0.15	47
<i>Lepomis gibbosus</i> (L., 1758)	Pumpkinseed	NE [2]	NE [1]	WFI [1]	0.40	141
<i>Leuciscus burdigalensis</i> Valenciennes, 1844	Beaked dace	N [4]	LC [1]	WFI [1]	0.10	12
<i>Micropterus salmoides</i> (Lacépède, 1802)	Large-mouth bass	NE [2]	NE [1]	SA [2]	0.02	3
<i>Perca fluviatilis</i> L., 1758	European perch	N [4]	LC [1]	CF [8]	0.02	1
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L., 1766)	Minnow	N [4]	LC [1]	WFI [1]	0.57	3546
<i>Platichthys flesus</i> (L., 1758)	Flounder	N [4]	LC [1]	RA [4]	0.02	2
<i>Pseudorasbora parva</i> (Schlegel, 1842)	Stone moroko	IE [1]	LC [1]	WFI [1]	0.38	251
<i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782)	Bitterling	N [4]	B-III, H-II, LC [4]	WFI [1]	0.25	83
<i>Rutilus rutilus</i> (L., 1758)	Roach	N [4]	LC [1]	RA [4]	0.35	286
<i>Salmo trutta</i> L., 1758	Brown trout	N [4]	LC [1]	CF [8]	0.15	97
<i>Sander lucioperca</i> (L., 1758)	Pike-perch	NE [2]	LC [1]	CF [8]	0.10	7
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L., 1758)	Rudd	N [4]	LC [1]	RA [4]	0.20	26
<i>Squalius cephalus</i> (L., 1758)	European chub	N [4]	LC [1]	RA [4]	0.78	412
<i>Tinca tinca</i> (L., 1758)	Tench	N [4]	LC [1]	RA [4]	0.28	41

^a N = native; NE = naturalized exotic; IE = invasive exotic.

^b H-II and H-V = appendix II and appendix V of the Habitats Directive; B-III = appendix III of the Bern convention; NE, LC and CR = not evaluated, least concerned and critically endangered species according to the IUCN Red List.

^c WFI = without fishing interest; SA = of interest to sportive anglers; RA = of interest to recreational anglers; CF = of interest to commercial fishermen.

^d Proportion of floodplain waterbodies where the species was present; N = 40.

and species of interest to commercial fishermen (species of direct economic interest). The same kind of weighting and computation were applied as for BCC and OI, resulting in a species weighting of 1, 2, 4, and 8 for the four levels of increasing fishing interest, respectively (Eq. (8)).

$$FII = \sum_{i=1}^{S_{tot}} \frac{\gamma_i \times A_i}{S_{wb}} \quad (8)$$

where A_i , S_{wb} and S_{tot} are defined as above; γ_i is the weight assigned to the i th species on the basis of its fishing interest (see Table 1 for the weights γ by species).

2.4. Redundancy of diversity indices

To ensure that the nine indices used were not redundant within the aspects of diversity, Spearman correlation coefficients between each of the diversity indices were calculated and their significance was evaluated after a Bonferroni correction to consider the potential bias introduced by multiple tests.

Each index was then standardized using the formula shown in Eq. (9), so that each index had a value between 0 (low conservation value) and 1 (high conservation value).

$$X_{STAND} = \frac{X - X_{min}}{X_{max} - X_{min}} \quad (9)$$

where X_{STAND} is the index X after standardization, and X_{min} and X_{max} are the minimum and maximum values of index X , respectively.

Giving the same range of values to each index makes it possible to limit the bias that arises when summing indices among the various aspects of diversity in order to obtain a single assessment

of each aspect of diversity. For each floodplain waterbody, we thus obtained four new indices ranging in value from 0 to the number of indices in each aspect of diversity. To ensure that the aspects of diversity were not redundant, Spearman correlation coefficients were quantified between each of these four indices and their significance was evaluated after a Bonferroni correction.

The last step was to obtain a single synthetic index summarizing all the aspects of diversity considered in this study. The indices of the four aspects of diversity were standardized according to Eq. (9), and then summed to define a single value for each waterbody that represented its conservation priority (designated the “synthetic index” below).

2.5. Influence of environmental characteristics on the conservation values of the waterbodies

In order to evaluate the influence of environmental characteristics of the waterbodies on their conservation values, we tested if the distance from the sea and the lateral connectivity of the waterbodies had a significant effect on the four aspects of diversity and on the synthetic index. We chose to perform ANCOVAs using the indices of the four aspects of diversity as the response variable, the distance from the sea as the covariable, and the lateral connectivity as the factor. We checked the classical statistical assumptions of the linear model (i.e. normality, linearity and homoscedasticity) prior to the ANCOVA analyses. The interaction between the two environmental variables was first assessed, and if no significant interaction was found, the effect of each individual factor on the conservation values was tested. When a significant effect of the lateral connectivity on the conservation value was found, a multiple comparison test

Table 2

Spearman correlation coefficients between indices within each aspect of diversity. The significant coefficients after a Bonferroni correction are indicated by an asterisk.

Taxonomic		Functional		Natural heritage	
SR	RI _α	TD	Fori	BCC	OI
RI _α	0.42*	Fori	0.12		0.12
RI _β	−0.61*	Funi	−0.20		0.44*

between the levels of connectivity was performed using a Tukey's post hoc test.

3. Results

3.1. Description of the fish assemblages sampled

A total of 6108 fish belonging to 27 species were sampled during the survey (Table 1). The abundance and the frequency of occurrence varied considerably between species – ranging from a single individual sampled for the European perch (*Perca fluviatilis*) to 3546 individuals for the minnow (*Phoxinus phoxinus*). The European perch was also one of the least frequently sampled species, alongside the large-mouth bass (*Micropterus salmoides*) and the flounder (*Platichthys flesus*), which were all sampled in a single waterbody, while in contrast the European chub (*Squalius cephalus*) and the Languedoc gudgeon (*Gobio occitaniae*) were sampled in 31 out of 40 waterbodies.

According to Keith et al. (2011), eight species were not native to the Garonne catchment. Three of them were classified as invasive species, and five as naturalized exotic species. According to the IUCN Red List (IUCN Standards and Petitions Subcommittee, 2010), only the European eel (*Anguilla anguilla*) was critically endangered (CR), while four species were classified as not evaluated (NE), and 22 species were classified as least concerned (LC). Moreover, three species were cited in the conservation regulations used to calculate the BCC: the barbel (*Barbus barbus*), the bitterling (*Rhodeus amarus*), and the brook lamprey (*Lampetra planeri*). Recorded fish species were almost equally distributed across the four categories of fishing interest: five were of interest to commercial fishermen, eight to recreational anglers, five to sportive anglers and nine had no fishing interest.

3.2. Indices of diversity

The various indices were not distributed consistently. For example, within the natural heritage aspect of diversity, BCC has many small values (mean=0.361), whereas OI has a lot of high values (mean=0.833). The diversity indices were not greatly correlated within each aspect of diversity (Table 2). The greatest Spearman correlation was found between SR and RI_β ($\rho = -0.61$). This finding suggests that the different indices used were not redundant within each aspect of diversity and could be pooled to obtain a single descriptor of each aspect of diversity. Nor did we find any strong correlation between the indices of the four aspects of diversity (Spearman correlation coefficients less than 0.30; Table 3), making it possible to define the synthetic index as the sum of the standardized indices of each

Table 3

Spearman correlation coefficients between the four aspects of diversity. The significant coefficients after a Bonferroni correction are indicated by an asterisk.

	Taxonomic	Functional	Natural heritage
Functional	−0.12		
Natural heritage	−0.12	0.07	
Socio-economic	0.30*	−0.07	0.17

Table 4

Results of the ANCOVAs relating the distance from the sea (*Distance*; d.f.=1), the lateral connectivity (*Connectivity*; d.f.=2) and their interaction (*Distance* × *Connectivity*; d.f.=2) to the conservation values (i.e. the four aspects of diversity and the synthetic index). The *F*-test statistic value and *p*-value are shown. If a significant relationship was found (*p*-value < 0.05, indicated by an asterisk), the direction of the relationship was specified by (+) or (−), depending on whether the effect of the distance from the sea was positive or negative, and by ordering the levels of lateral connectivity according to their average conservation values (Tukey's post hoc tests).

	<i>F</i>	<i>p</i> -value	Influence ^a
Taxonomic diversity			
Distance	11.66	0.002*	–
Connectivity	0.44	0.644	
Distance × Connectivity	1.02	0.371	
Functional diversity			
Distance	0.43	0.518	
Connectivity	3.31	0.048*	NC < PC < AC
Distance × Connectivity	0.43	0.653	
Natural heritage diversity			
Distance	1.34	0.256	
Connectivity	5.93	0.006*	NC < PC = AC
Distance × Connectivity	2.44	0.102	
Socio-economic diversity			
Distance	5.41	0.029*	–
Connectivity	2.79	0.075	
Distance × Connectivity	1.24	0.303	
Synthetic index			
Distance	7.19	0.011*	–
Connectivity	4.82	0.014*	NC < PC < AC
Distance × Connectivity	0.50	0.613	

^a NC, not connected; PC, partially connected; AC, always connected.

aspect of diversity. The synthetic index theoretically ranges from 0 to 4, but here it ranged from 1.27 to 3.30 (mean = 2.406). The fish assemblages sampled in the 25% top-ranked waterbodies according to the synthetic index (i.e. values superior to 2.67) were typical of assemblages usually found in the Garonne catchment. Most of them were typical of the downstream part of the Garonne catchment: mainly eel (*Anguilla anguilla*) with European perch (*Perca fluviatilis*), rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) and flounder (*Platichthys flesus*). The other ones were typical of the upstream part of the Garonne catchment: mainly brown trout (*Salmo trutta*) accompanied to minnow (*Phoxinus phoxinus*) and stone loach (*Barbatula barbatula*).

3.3. Influence of environmental characteristics on the conservation values of the waterbodies

The ANCOVAs performed between the indices of the four aspects of diversity and the two environmental variables identified significant relationships (Table 4). The interaction between the distance from the sea and the lateral connectivity was not significant for any of the aspects of diversity ($p > 0.05$). We found that the distance from the sea had a significant effect on the taxonomic and socio-economic aspects of diversity: both these aspects decreased as the distance from the sea increased (Table 4). On the other hand, the lateral connectivity had a significant effect on the functional and natural heritage aspects of diversity: the waterbodies not connected to the main channel of the river had a significantly less diversity for both these aspects (Table 4). Lastly, both environmental variables had a significant effect on the synthetic index, but the interaction between them was not significant (Table 4). The value of the synthetic index fell significantly as the distance from the sea increased and the level of connectivity with the main channel decreased (Table 4 and Fig. 2).

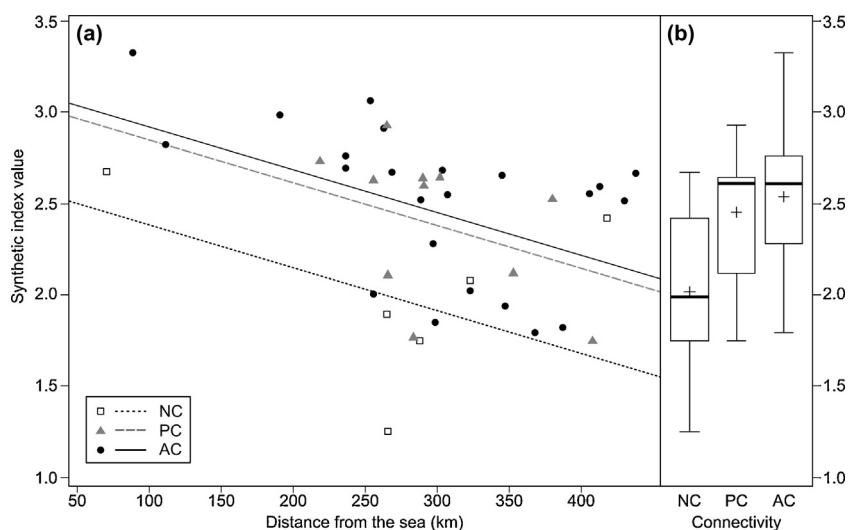


Fig. 2. Effects of the lateral connectivity with the main channel and the distance from the sea on the synthetic index. (a) Relationship between the synthetic index and the distance from the sea (in kilometers) according to the level of lateral connectivity with the main channel of each floodplain waterbody (white squares = not connected – NC; gray triangles = partially connected – PC; black dots = always connected – AC). The regression lines between the synthetic index and the distance from the sea for each level of connectivity are also shown. (b) Boxplot of the synthetic index for each level of lateral connectivity. The median is denoted by the bold horizontal line, the mean is indicated by the cross, the box delimits the interquartile range, and the whisker lines extend to the observed maxima and minima.

4. Discussion

4.1. Prioritization method based on non-redundant aspects of diversity

In order to identify priority areas for biodiversity conservation, one solution is to develop methods that take into account several aspects of the biological diversity of the communities occurring in those areas (Girardello et al., 2009; Margules and Pressey, 2000). In this study, we focused on various measures of assemblage diversity that have been used by Bergerot et al. (2008), Chantepie et al. (2011) and Filipe et al. (2004) to select priority areas for freshwater fish conservation. These previous studies proposed several methods of prioritization that combined several indices each describing a single component of the diversity of fish assemblages. However, Mason et al. (2005) and Villéger et al. (2008) have pointed out that within a given aspect of the diversity (e.g. functional diversity) different evaluations can be complementary and even necessary to fully understand the functioning of species assemblages. Based on these findings, we have developed an innovative method which makes it possible to select priority areas according to a combination of four aspects of the diversity of fish assemblages: taxonomic, natural heritage, functional and socio-economic aspects of diversity. Each aspect was summarized using a single index combining one, two or three diversity indices. However, when several numerical indices are combined to assess one single characteristic, it is essential to assess their redundancy (Gallardo et al., 2011). The combination of two or more indices describing similar patterns would lead to an overestimation of the factor being assessed, and would also reduce the interest of this multi-faceted approach (Lyashevskaya and Farnsworth, 2012). Consequently, non-redundant indices should be considered as a priority when assessing assemblage diversity (Mouchet et al., 2010). In this study, we found that none of the indices selected was strongly correlated within or between the different aspects of diversity. The greatest correlation was found between species richness and β -diversity. This may have been due to the limited regional pool of species present (27 different species in the 40 waterbodies), the limited number of species in the fish assemblages (a maximum of 12 species with an average of seven species), and also to the fact that the most dissimilar assemblages in terms of species composition are usually

those with the highest species richness when using Sorensen or Bray–Curtis dissimilarity indices (Jost, 2007; Koleff et al., 2003). The absence of strong correlations between the different aspects of diversity suggests that the aspects were not redundant, and indeed may be viewed as complementary. Complementarity is essential to enhance the multi-faceted approach as it reduces the ecological redundancy of the assessment. For instance, accounting for complementarity when designing new methods for conservation prioritization may reduce our propensity to select areas characterized by the presence of a lot of different species (i.e. high species richness), but which may all perform the same function in the ecosystem (Walker, 1992) or be devoid of conservation interest.

In spite of the complementarity of the aspects of diversity included in our approach, some components of the diversity were not taken into consideration. The main aspect that is lacking is probably the phylogenetic diversity of the assemblages. It has often been combined with other aspects of diversity in order to assess the diversity of ecological communities (Cadotte et al., 2010; Moritz, 2002) or to identify priority areas for conservation (Devictor et al., 2010; Redding and Mooers, 2006; Strecker et al., 2011). Unfortunately, we were not able to include this aspect of diversity, because no DNA description was available for some of the species occurring in the Garonne catchment, especially for some recently described species such as those of the genus *Gobio* (description based on morphological features; Keith et al., 2011; Kottelat & Persat, 2005). Nevertheless, the phylogenetic aspect of diversity could be easily included in our method as a fifth aspect when these phylogenetic data become available, using non-redundant indices from amongst those reviewed in Cadotte et al. (2010) or Helmus et al. (2007), for example.

4.2. Influence of environmental characteristics on the conservation values of the waterbodies

At the scale of a large catchment, fish species richness has been reported to be higher in the downstream part (Ibarra et al., 2005; Lasne et al., 2007b). We have demonstrated that the distance from the sea had a significant, negative influence on the taxonomic diversity of the floodplain fish assemblages, which is the aspect including species richness. As in those previous studies, the most diverse assemblages according to their taxonomic diversity were indeed

found in the downstream part of the Garonne catchment, and this relationship was probably a direct consequence of the longitudinal fish zonation described in Huet (1959).

We also found that the socio-economic aspect of diversity decreased as the distance from the sea increased. This relationship seemed to result from the presence of a higher proportion of species without fishing interest (e.g. the minnow *P. phoxinus* or the stone loach *B. barbatula*) in the upstream part of the catchment, whereas the proportion of species of interest to commercial fishermen (e.g. the pike *Esox lucius* or the European eel *A. anguilla*) was higher in the downstream part of the catchment. Finally, the distance from the sea also significantly influenced the synthetic index. This indicated that the floodplain waterbodies in the downstream part of the catchment were more likely to have higher conservation priority on the basis of the indices considered in this study. This finding is not consistent with Chantepie et al. (2011), who demonstrated that the floodplain waterbodies in the Loire catchment in France that are of least conservation interest are those closest to the sea. However, this previous study focused solely on a river segment of 100 km, in the downstream part of the catchment, even though the Loire River flows over a distance of 1000 km. Moreover, the authors included only four diversity indices (species richness plus three indices based on the rarity, the conservation status and the origin of the species) in their assessment. Consequently, it looks as though the relationship between the conservation value of floodplain waterbodies and their distance from the sea depends significantly on whether all or only part of the catchment is taken into consideration, and also on the aspects of diversity included in the assessment.

While several studies have highlighted an increase in species richness as the lateral connectivity increases (Bolland et al., 2012; Chantepie et al., 2011; Lasne et al., 2007a; Tockner et al., 1998), the relationship between the taxonomic aspect of diversity and the lateral connectivity did not appear to be significant in the present study. This was probably due to the fact that we included two other indices (i.e. rarity of species and rarity of assemblages) in addition to species richness when we defined the taxonomic aspect of diversity. However, we did show that the lateral connectivity had a significant effect on the natural heritage aspect of diversity. Fish assemblages sampled in the most disconnected waterbodies tended to display lower natural heritage diversity than the other two levels of lateral connectivity. As previously suggested by Chantepie et al. (2011) and Lasne et al. (2007a), this effect was probably due to the presence of exotic and not threatened species (e.g. the black bullhead *Ameiurus melas*) in the typical assemblages of ponds, which were sampled in the most disconnected waterbodies. We also found that the lateral connectivity had a slight but significant influence on the functional diversity, which also tended to have lower values in the most disconnected waterbodies. As previously highlighted by Gozlan et al. (1998), a higher proportion of cyprinid species seemed to be present in the disconnected waterbodies. Given that cyprinids are dominant in the pool of species considered (14 cyprinid species out of the 27 species sampled in our study), these species can be expected to be close to the hypothetical average species in the defined functional space, and also roughly similar to each other (Buisson et al., 2013). In addition, the simultaneous presence of species with very similar functional characteristics (e.g. the common carp *Cyprinus carpio* with the Crucian carp *Carassius gibelio*) and the absence of species with a high level of functional originality (e.g. the bitterling *R. amarus*) or uniqueness (e.g. the flounder *P. flesus*) in the disconnected waterbodies strengthened the trend observed. Consequently, the combination of these two patterns may explain the lower functional diversity found in the disconnected waterbodies.

Finally, the conservation priority (i.e. the value of the synthetic index) was significantly lower in the most disconnected waterbodies than in the other two lateral connectivity levels. This finding

is consistent with Chantepie et al. (2011) and Lasne et al. (2007a), who previously demonstrated that the conservation value of fish assemblages occurring in disconnected floodplain waterbodies of the Loire catchment in France was lower than in the waterbodies with higher levels of lateral connectivity.

Our findings therefore suggest that the floodplain waterbodies that should be conserved as a priority (based on the combination of the four aspects of diversity considered) are those located in the downstream part of the Garonne catchment and which are also at least partially connected to the main channel (Fig. 2). The negative effect of the loss of lateral connectivity of waterbodies on their conservation value has already been recognized for freshwater fish (Bolland et al., 2012; Chantepie et al., 2011; Lasne et al., 2007a), and for other taxa such as macrophytes (Keruzoré et al., 2013) and macroinvertebrates (Gallardo et al., 2008). Nevertheless, Tockner et al. (1998) have shown that different non-fish taxa displayed maximum species richness in floodplain waterbodies with intermediate levels of lateral connectivity. The influence of the lateral connectivity on different aspects of diversity thus deserves to be further explored.

In this study, we have limited our analysis to the effect of the upstream–downstream gradient and the lateral connectivity on the conservation prioritization. However, we have not explored its response to anthropogenic disturbances which is an assessment frequently conducted when evaluating the ecological quality or the conservation interest of an ecosystem (Oberdorff et al., 2002). In the method proposed here, we have accounted for several indices whose value can be artificially increased due to the inclusion of fish assemblages modified by human activities. For instance, the presence of non-native species in an assemblage may occasionally increase the conservation value of this assemblage (e.g. species richness, functional uniqueness) in spite of their low conservation interest. Nevertheless, accounting for the origin and the conservation status of these species makes it theoretically possible to counterbalance this methodological bias. At the scale of the Garonne catchment, this effect was however limited due to the overall low anthropogenic disturbance of the sampled waterbodies. Moreover, the number of non-native species sampled in the waterbodies was small and all these species are already present in the entire Garonne catchment (e.g. the stone moroko *Pseudorasbora parva*, see Poulet et al., 2011) reducing the risk of artificially increasing the conservation value of fish assemblages including non-native species. However, this is an issue that has to be tackled when using a conservation prioritization method that considers indices such as those proposed in this study. Although our multi-criteria approach strongly limits this issue by including indices based on the conservation status and the origin of species, disturbed environments should preferably be removed from the assessment.

4.3. Use of the prioritization method by decision-makers and conservation managers

In the present study, the prioritization of areas for conservation by decision-makers can be assessed at two different levels. On the one hand, depending on their needs and constraints, decision-makers can actually select the aspects of diversity that they want to focus on. For instance, they can avoid including aspects that may be less appropriate for their needs (Ascough et al., 2008), such as the socio-economic aspect of diversity, when they prefer to limit their assessment to a purely ecological approach. On the other hand, they can base their prioritization on the four different aspects of diversity included in our study (perhaps plus some others), and consequently use the synthetic index we have developed.

The prioritization method proposed here is a scoring procedure method (see Margules and Usher, 1981 for a review). Scoring procedures rank areas in order of value or priority on the basis

of one or several criteria, and have traditionally been used to select priority areas for biodiversity conservation (Abellan et al., 2005; Rosset et al., 2013). Although scoring procedures may be less appropriate for selecting priority areas for conservation than more complex methods (e.g. Zonation software, see Moilanen et al., 2008 for further information on its possible applications to freshwater ecosystems), the scoring procedure used here was more relevant than a landscape conservation approach. This was due to the fact that we were interested in prioritizing floodplain waterbodies that were individual spatial points without any particular spatial relationship with one another (except for their location along the upstream–downstream gradient).

The prioritization method we propose here may not be restricted to floodplain fish assemblages. Once relevant information about the conservation status, biogeographical origin, ecological traits and socio-economic characteristics of the species of interest are available, our method could easily be applied to other taxonomic groups and ecosystems following the framework defined in this study. Expanding the method developed here could make it of great interest for assessing the conservation value of floodplain waterbodies with regard to freshwater taxa other than fish, as is beginning to be done for macroinvertebrates (Gallardo et al., 2008), zooplankton (Kattel, 2012), and aquatic macrophytes (Keruzoré et al., 2013). This would make it possible to assess the congruence between several aspects of diversity for different taxonomic groups, and to achieve a more general assessment of the conservation value of freshwater ecosystems.

Acknowledgements

The study has received funding from two projects: Adapt'Eau (Project ANR-11-CEPL-008) and PrioFish (funded by the “Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité”, the “Conseil régional Nord-Pas-de-Calais” and the “Agence de l'Eau Artois-Picardie”). We would also like to thank the people who took part in the electrofishing survey (Rémy Lassus and Mathieu Chevalier) and edited the English text (Monika Ghosh).

References

- Abellan, P., Sanchez-Fernandez, D., Velasco, J., Millan, A., 2005. Conservation of freshwater biodiversity: a comparison of different area selection methods. *Biodivers. Conserv.* 14, 3457–3474.
- Airamé, S., Dugan, J., Lafferty, K.D., Leslie, H., McArdle, D., Warner, R.R., 2003. Applying ecological criteria to marine reserve design: a case study from the California channel islands. *Ecol. Appl.* 13, 170–184.
- Amoros, C., Bornette, G., 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshw. Biol.* 47, 761–776.
- Arzamendia, V., Giraudo, A.R., 2011. A panbiogeographical model to prioritize areas for conservation along large rivers. *Divers. Distrib.* 18, 168–179.
- Ascough, J.C., Maier, H.R., Ravalico, J.K., Strudley, M.W., 2008. Future research challenges for incorporation of uncertainty in environmental and ecological decision-making. *Ecol. Modell.* 219, 383–399.
- Bergerot, B., Lasne, E., Vigneron, T., Laffaille, P., 2008. Prioritization of fish assemblages with a view to conservation and restoration on a large scale European basin, the Loire (France). *Biodivers. Conserv.* 17, 2247–2262.
- Bolland, J.D., Nunn, A.D., Lucas, M.C., Cowx, I.G., 2012. The importance of variable lateral connectivity between artificial floodplain waterbodies and river channels. *River. Res. Appl.* 28, 1189–1199.
- Bragazza, L., 2009. Conservation priority of Italian Alpine habitats: a floristic approach based on potential distribution of vascular plant species. *Biodivers. Conserv.* 18, 2823–2835.
- Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27, 325–349.
- Buisson, L., Blanc, L., Grenouillet, G., 2008. Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecol. Freshw. Fish* 17, 244–257.
- Buisson, L., Grenouillet, G., 2009. Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Divers. Distrib.* 15, 613–626.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., Laffaille, P., 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Glob. Chang. Biol.* 19, 387–400.
- Cadotte, M.W., Davies, T.J., Regetz, J., Kembel, S.W., Cleland, E., Oakley, T.H., 2010. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness abundance and evolutionary history. *Ecol. Lett.* 13, 96–105.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., 2006. Global mammal distributions, biodiversity hotspots, and conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 19374–19379.
- Chantepeie, S., Lasne, E., Laffaille, P., 2011. Assessing the conservation value of waterbodies: the example of the Loire floodplain (France). *Biodivers. Conserv.* 20, 2427–2444.
- Copp, G.H., 1989. The habitat diversity and fish reproductive function of floodplain ecosystems. *Environ. Biol. Fish.* 26, 1–27.
- Darwall, W.R.T., Vié, J.C., 2005. Identifying important sites for conservation of freshwater biodiversity: extending the species-based approach. *Fish. Manag. Ecol.* 12, 287–293.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecol. Lett.* 13, 1030–1040.
- ESRI, 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.
- Fattorini, S., 2006. A new method to identify important conservation areas applied to the butterflies of the Aegean Islands (Greece). *Anim. Conserv.* 9, 75–83.
- Fattorini, S., Cardoso, P., Rigal, F., Borges, P.A.V., 2012. Use of arthropod rarity for area prioritisation: insights from the Azorean archipelago. *PLoS ONE* 7, e33995.
- Feld, C.K., Da Silva, P.M., Paulo Sousa, J., De Bello, F., Bugter, R., Grandin, U., Hering, D., Lavorel, S., Mountford, O., Pardo, I., Pärtel, M., Römbke, J., Sandin, L., Jones, B.K., Harrison, P., 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* 118, 1862–1871.
- Filipe, A.F., Marques, T.A., Tiago, P., Ribeiro, F., Da Costa, L.M., Cowx, I.G., Collares-Pereira, M.J., 2004. Selection of priority areas for fish conservation in Guadiana river basin, Iberian Peninsula. *Conserv. Biol.* 18, 189–200.
- Froese, R., Pauly, D. (Eds.), 2012. FishBase. World Wide Web Electronic Publication, www.fishbase.org, version (10/2012).
- Gallardo, B., García, M., Cabezas, A., González, E., González, M., Ciancarelli, C., Comín, F.A., 2008. Macroinvertebrate patterns along environmental gradients and hydrological connectivity within a regulated river-floodplain. *Aquat. Sci.* 70, 248–258.
- Gallardo, B., Gascon, S., Quintana, X., Comin, F.A., 2011. How to choose a biodiversity indicator – redundancy and complementarity of biodiversity metrics in a freshwater ecosystem. *Ecol. Indic.* 11, 1177–1184.
- Geist, J., 2011. Integrative freshwater ecology and biodiversity conservation. *Ecol. Indic.* 11, 1507–1516.
- Girardello, M., Griggio, M., Whittingham, M.J., Rushton, S.P., 2009. Identifying important areas for butterfly conservation in Italy. *Anim. Conserv.* 12, 20–28.
- Gower, J.C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53, 325–338.
- Gozlan, R.E., 2012. Mapping conservation priorities in the Mediterranean: the issue of non-native freshwater fish introductions. *Fish. Manag. Ecol.* 19, 89–92.
- Gozlan, R.E., Mastroiello, S., Dauba, F., Tourenq, J.-N., Copp, G.H., 1998. Multi-scale analysis of habitat use during late summer for 0+ fishes in the River Garonne (France). *Aquat. Sci.* 60, 99–117.
- Heino, J., 2002. Concordance of species richness patterns among multiple freshwater taxa: a regional perspective. *Biodivers. Conserv.* 11, 137–147.
- Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K., Ives, A.R., 2007. Phylogenetic measures of biodiversity. *Am. Nat.* 169, 68–83.
- Holmlund, C.M., Hammer, M., 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecol. Econ.* 29, 253–268.
- Huet, M., 1959. Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. *Trans. Am. Fish. Soc.* 88, 155–163.
- Ibarra, A.A., Park, Y.-S., Brosse, S., Reyjol, Y., Lim, P., Lek, S., 2005. Nested patterns of spatial diversity revealed for fish assemblages in a west European river. *Ecol. Freshw. Fish* 14, 233–242.
- Isambert, B., Bergsten, J., Monaghan, M.T., Andriamizely, H., Ranarilalaitana, T., Ratsimbazafy, M., Andrianiainimanana, J.R., Vogler, A.P., 2011. Endemism and evolutionary history in conflict over Madagascar's freshwater conservation priorities. *Biol. Conserv.* 144, 1902–1909.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee, 2010. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria, Version 8.1. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee in March 2010.
- Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88, 2427–2439.
- Kanno, Y., Russ, W.T., Sutherland, C.J., Cook, S.B., 2012. Prioritizing aquatic conservation areas using spatial patterns and partitioning of fish community diversity in a near-natural temperate basin. *Aquat. Conserv.* 22, 799–812.
- Kattel, G.R., 2012. Can we improve management practice of floodplain lakes using Cladoceran zooplankton? *River. Res. Appl.* 28, 1113–1120.
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, E., Allardi, J. (coords.), 2011. Les poissons d'eau douce de France, Biotope, Mèze. Inventaires et biodiversité. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 552 pp.
- Kerr, J.T., 1997. Species richness endemism, and the choice of areas for conservation. *Conserv. Biol.* 11, 1094–1100.
- Keruzoré, A.A., Wilby, N.J., Gilvear, D.J., 2013. The role of lateral connectivity in the maintenance of macrophyte diversity and production in large rivers. *Aquat. Conserv.* 23, 301–315.
- Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J., 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.* 72, 367–382.

- Kottelat, M., Persat, H., 2005. The genus *Gobio* in France with redescription of *G. gobio* and description of two new species (Teleostei: Cyprinidae). *Cybum* 29, 211–234.
- Laffaille, P., Briand, C., Fatin, D., Lafage, D., Lasne, E., 2005. Point sampling the abundance of European eel (*Anguilla anguilla*) in freshwater areas. *Arch. Hydrobiol.* 162, 91–98.
- Lasne, E., Acou, A., Vila-Gispert, A., Laffaille, P., 2008. European eel distribution and body condition in a river floodplain: effect of longitudinal and lateral connectivity. *Ecol. Freshw. Fish* 17, 567–576.
- Lasne, E., Bergerot, B., Lek, S., Laffaille, P., 2007b. Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France). *River. Res. Appl.* 23, 877–890.
- Lasne, E., Lek, S., Laffaille, P., 2007a. Patterns in fish assemblages in the Loire floodplain: the role of hydrological connectivity and implications for conservation. *Biol. Conserv.* 139, 258–268.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*, 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam.
- Logez, M., Bady, P., Melcher, A., Pont, D., 2013. A continental-scale analysis of fish assemblage functional structure in European rivers. *Ecography* 36, 80–91.
- Lyashevskaya, O., Farnsworth, K.D., 2012. How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecol. Indic.* 18, 485–492.
- Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405, 243–253.
- Margules, C., Usher, M.B., 1981. Criteria used in assessing wildlife conservation potential: a review. *Biol. Conserv.* 21, 79–109.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Moilanen, A., Leathwick, J., Elith, J., 2008. A method for spatial freshwater conservation prioritization. *Freshw. Biol.* 53, 577–592.
- Moritz, C., 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Syst. Biol.* 51, 238–254.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24, 867–876.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 853–858.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Nelva, A., Persat, H., Chessel, D., 1979. Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichthyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. *C. R. Acad. Sci. D* 289, 1295–1298.
- Nunn, A.D., Harvey, J.P., Cowx, I.G., 2007. Benefits to 0+ fishes of connecting man-made waterbodies to the lower River Trent. *England. River. Res. Appl.* 23, 361–376.
- Oberdorff, T., Pont, D., Hugueny, B., Porcher, J.P., 2002. Development and validation of a fish-based index for the assessment of « river health » in France. *Freshw. Biol.* 47, 1720–1734.
- Orme, C.D.L., Davies, R.G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V.A., Webster, A.J., Ding, T.-S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Owens, I.P.F., 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436, 1016–1019.
- Pavoine, S., Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 86, 792–812.
- Petts, G.E., Amorós, C. (Eds.), 1996. *Fluvial Hydrosystems*. Chapman & Hall, London, p. 336.
- Poulet, N., Beaulaton, L., Dembski, S., 2011. Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. *J. Fish. Biol.* 79, 1436–1452.
- R Development Core Team, 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria.
- Rainho, A., Palmeirim, J.M., 2013. Prioritizing conservation areas around multispecies bat colonies using spatial modeling. *Anim. Conserv.*, <http://dx.doi.org/10.1111/acv.12013> (in press).
- Redding, D.W., Mooers, A.O., 2006. Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization. *Conserv. Biol.* 20, 1670–1678.
- Regan, H.M., Davis, F.W., Andelman, S.J., Widyandata, A., Freese, M., 2007. Comprehensive criteria for biodiversity evaluation in conservation planning. *Biodivers. Conserv.* 16, 2715–2728.
- Ricotta, C., 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheor.* 53, 29–38.
- Roset, N., Grenouillet, G., Goffaux, D., Pont, D., Kestemont, P., 2007. A review of existing fish assemblage indicators and methodologies. *Fish. Manag. Ecol.* 14, 393–405.
- Rosset, V., Simaika, J.P., Arthaud, F., Bornette, G., Vallod, D., Samways, M.J., Oertli, B., 2013. Comparative assessment of scoring methods to evaluate the conservation value of pond and small lake biodiversity. *Aquat. Conserv.* 23, 23–36.
- Solymos, P., Feher, Z., 2005. Conservation prioritization based on distribution of land snails in Hungary. *Conserv. Biol.* 19, 1084–1094.
- Spencer, D.M., Nisiah, C., 2013. The economic consequences of community support for tourism: a case study of a heritage fish hatchery. *Tourism Manage.* 34, 221–230.
- Stewart, B., 2011. Assessing the ecological values of rivers: an application of a multi-criteria approach to rivers of the South Coast Region, Western Australia. *Biodivers. Conserv.* 20, 3165–3188.
- Strayer, D.L., Dudgeon, D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J. North Am. Benthol. Soc.* 29, 344–358.
- Strecker, A.L., Olden, J.D., Whittier, J.B., Paukert, C.P., 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic functional, and phylogenetic diversity. *Ecol. Appl.* 21, 3002–3013.
- Tengberg, A., Fredholm, S., Eliasson, I., Knez, I., Saltzman, K., Wetterberg, O., 2012. Cultural ecosystem services provided by landscapes: assessment of heritage values and identity. *Ecosyst. Serv.* 2, 14–26.
- Thorpe, J.H., Thoms, M.C., DeLong, M.D. (Eds.), 2008. *The Riverine Ecosystem Synthesis: Toward Conceptual Cohesiveness in River Science*. Academic Press, Boston, MA, USA, p. 232p.
- Tisseuil, C., Cornu, J.-F., Beauchard, O., Brosse, S., Darwall, W., Holland, R.A., Hugueny, B., Tedesco, P.A., Oberdorff, T., 2013. Global diversity patterns and cross-taxa convergence in freshwater systems. *J. Anim. Ecol.* 82, 365–376.
- Tockner, K., Schiemer, F., Ward, J.V., 1998. Conservation by restoration: the management concept for a river-floodplain system on the Danube River in Austria. *Aquat. Conserv.* 8, 71–86.
- Tockner, K., Stanford, J.A., 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environ. Conserv.* 29, 308–330.
- Trebilco, R., Halpern, B.S., Flemming, J.M., Field, C., Blanchard, W., Worm, B., 2011. Mapping species richness and human impact drivers to inform global pelagic conservation prioritisation. *Biol. Conserv.* 144, 1758–1766.
- Vačkář, D., Ten Brink, B., Loh, J., Baillie, J.E.M., Reyers, B., 2012. Review of multispecies indices for monitoring human impacts on biodiversity. *Ecol. Indic.* 17, 58–67.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301.
- 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.
- Walker, B.H., 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.* 6, 18–23.
- Ward, J.V., 1998. Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biol. Conserv.* 83, 269–278.

Conservation planning under multiple objectives: a comparison of quantitative approaches to identify priority areas for conservation

Anthony Maire ^{a,b}, Pascal Laffaille ^{a,c}, Jean-François Maire ^d & Laëtitia Buisson ^{a,b}

Soumis à *Biological Conservation*

^a CNRS; UMR 5245 EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 31062 Toulouse, France

^b Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab; 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

^c Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab; ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet Tolosan, France

^d ONERA; The French Aerospace Lab; Composites Department; 29 Avenue de la Division Leclerc F-92322 Châtillon, France

Abstract

Aim: Financial and human resources allocated to biodiversity conservation are often limited, making it impossible to protect all natural areas. Conservation planners must thus identify priority areas for conservation, but they often have to deal with multiple and conflicting conservation objectives. We examined different methods computing a trade-off between several conservation objectives to provide a single value of conservation priority for each area.

Location: France.

Methods: Focusing on the spatial distribution of stream fish assemblages predicted using ecological niche models, we considered four non-correlated conservation objectives: the taxonomic, functional, natural heritage and socio-economic aspects of diversity. We then compared three quantitative multi-objective prioritization methods: (i) a multi-criteria scoring approach; (ii) a spatial prioritization using Zonation software; and (iii) a ranking based on the Pareto optimality principle. We also built a consensus between the outputs of these three methods as an alternative to the selection of one specific method.

Results: The spatial congruence between the outputs of each method greatly varies depending on the fraction of the landscape available for conservation. In our case study, when less than 25% of the entire landscape can be protected, the conservation priorities provided by the three methods are highly divergent. Otherwise, the outputs are globally similar.

Main conclusions: We propose a prioritization framework that takes multiple characteristics of assemblages into consideration by means of diversity-based conservation objectives and allows the ranking of planning units in a way that maximizes the biological benefits provided by the protection of the top-ranked areas. Our results suggest that the choice of the multi-objective prioritization methods is crucial due to the low congruence between the different prioritization outputs when the resources allocated to conservation are scarce. The comparison of the pros and cons of each method we have conducted may however assist conservation planners in their methodological choice.

Keywords: *Biodiversity conservation, Biodiversity surrogates, Conservation objectives, Pareto optimality, Priority areas for conservation, Scoring, Species distribution modelling, Zonation software.*

Introduction

Given the increasing loss of biodiversity worldwide, immediate conservation actions are crucially needed to preserve the most important and critical ecosystems (Brooks *et al.*, 2006; Hambler & Canney, 2013). However, it is impossible to protect all natural areas because the financial and human resources available for conservation are limited (Wilson *et al.*, 2006). Consequently, there is an essential need to identify areas that should be earmarked for priority conservation (Margules & Pressey, 2000; Myers *et al.*, 2000).

Most conservation planning studies have evaluated the conservation priority of an area based on its species composition (i.e. species-based approach; Myers *et al.*, 2000; Darwall & Vié, 2005). Species can be targeted directly by identifying a reserve network that ensures the protection of all the regional species pool (Pressey & Nicholls, 1989). However, species surrogates such as diversity metrics can also be used to prioritize areas for conservation (Banks-Leite *et al.*, 2011; Arponen, 2012). The latter option makes it possible to include many conservation objectives (e.g. species richness, species conservation status, functional diversity) in the assessment, which can yield a comprehensive prioritization for conservation planners if the objectives are extensive and not redundant (Lyashevskaya & Farnsworth, 2012; Maire *et al.*, 2013). These objectives may be of diverse kinds (Moffett & Sarkar, 2006; Wood & Dragicevic, 2007; Zhang *et al.*, 2013): biological (e.g. species diversity), environmental (e.g. habitat quality), resulting from anthropogenic disturbances (e.g. ecosystem vulnerability) or socio-economic (e.g. conservation costs, land-use conflicts). However, counterproductive decision-making issues are likely to occur if these objectives are found conflicting (Rothley, 1999; Wood & Dragicevic, 2007; Bergerot *et al.*, 2008). For instance, assessing the conservation interest of an assemblage made up of numerous but exotic species or presenting only few but scarce species represents a complex challenge. Conservation planners should thus develop multi-objective prioritization methods in order to reach a satisfying compromise between contradictory conservation objectives (Kramer *et al.*, 2013).

In this study, we selected, adapted and compared three commonly used multi-objective ranking methods that are based on different principles. We first considered a multi-criteria scoring approach which classically averages several conservation objectives (Bergerot *et al.*, 2008; Maire *et al.*, 2013). Second, we used Zonation software (Moilanen *et al.*, 2009a) to both spatially optimize the conservation priorities and take the connectivity between planning units into account (Moilanen *et al.*, 2008). Last, we used a Pareto optimality ranking (Reynolds &

Ford, 1999) which classifies the solutions of a multi-objective optimization problem according to a relationship of dominance between them (Kennedy *et al.*, 2008; Irisarri *et al.*, 2011).

We focused our conservation plan on biological (i.e. diversity-based) objectives, with the aim of providing a purely ecological assessment (Kremen *et al.*, 2008). As a study case, we assessed the conservation priorities of French subcatchments based on stream fish assemblages. Indeed, freshwater fish constitute one of the most severely threatened taxonomic groups (Darwall & Vié, 2005; Olden *et al.*, 2010) due to high sensitivity to the various and increasing alterations affecting aquatic habitats (Oberdorff *et al.*, 2002; Dudgeon *et al.*, 2006). They are consequently of great conservation concern.

The aims of this study were (i) to propose three methods that can efficiently deal with multi-objective prioritization issues, (ii) to compare them quantitatively (i.e. based on their outputs) and qualitatively (i.e. based on their intrinsic pros and cons), and (iii) to highlight recommendations to assist conservation planners in identifying the most appropriate multi-objective prioritization method according to their requirements.

Methods

STUDY AREA AND PLANNING UNITS

We have considered a territorial division of France into 6097 homogeneous subcatchments (89 km² in average) extracted from the French national hydraulic database CARTHAGE® (IGN, see: www.sandre.eaufrance.fr/Referentiel-hydrographique). They were defined as planning units because this spatial resolution proved to be appropriate and ecologically relevant for prioritizing freshwater environments (Linke *et al.*, 2008; Hermoso & Kennard, 2012).

FISH DATA

Fish data were provided by the French National Agency for Water and Aquatic Environment (ONEMA). This database gathered more than 20 000 stream reaches that were sampled by standardized electrofishing surveys between 1994 and 2011 (see Poulet *et al.*, 2011 for details). Among the 6097 subcatchments, 2889 (47.4%) subcatchments were sampled at least once. Fish species presence-absence data of the different stream reaches

or/and sampling occasions included in the same subcatchment were pooled. The sampled subcatchments were evenly distributed over entire France and covered all types of streams, ranging from small headwater torrents to large lowland rivers. A total of 81 different fish species were sampled but some of them were omitted from this study due to insufficient detection (e.g. estuarine environment: *Dicentrarchus labrax*) or very unreliable presence (e.g. *Pimephales promelas*). This resulted in a final set of 74 species (**Table S1**).

ENVIRONMENTAL PREDICTORS

Eleven environmental variables relevant to explain the spatial distribution of stream fish species (Oberdorff *et al.*, 2001; Buisson & Grenouillet, 2009) were computed using ArcGIS 10 software (ESRI, 2011) and were used to characterize the 6097 subcatchments. Among these variables, four described the hydrology and the topography of the subcatchments: the mean slope (‰), the area of the drainage catchment upstream of the considered subcatchment (km²), the hydrological region (Garonne, Rhône, Loire, Seine, Rhin-Meuse-Escaut, Adour, Mediterranean coastal streams, South Atlantic coastal streams and English Channel coastal streams; see Oberdorff *et al.*, 2001) and the relative location of the subcatchment along the upstream-downstream gradient which ranged from 0 (the mouth of the catchment) to 1 (the source of the catchment). Four climatic variables were extracted from the WorldClim database (Hijmans *et al.*, 2005; describing current conditions based on datasets covering the period 1950-2000): the mean annual air temperature (°C), the range of air temperature between the coldest and the warmest months (°C), the mean annual rainfall (mm) and the range of rainfall between the driest and the wettest months (mm). Given the lack of water temperature data at such a large scale, air temperatures were used as a proxy for water temperatures (Caissie, 2006). The last three variables described anthropogenic pressures: the population density of the subcatchment (number of inhabitants/km²) (IGN GEOFLA®, see: www.professionnels.ign.fr/geofla), the density of hydraulic works (e.g. number of dams or weirs by river kilometre) (ROE database, see: www.eaufrance.fr) and the proportion of the different land-cover types present in the drainage catchment upstream of the considered subcatchment. For the latter variable, we considered the coarsest level of distinction between land-cover types provided by the European land-cover database CORINE (Bossard *et al.*, 2000). We computed a principal component analysis (PCA) on the percentages of agricultural and forest covers present in the drainage catchment upstream of the considered subcatchment. We kept the first axis of this PCA that accounted for 98.1% of

the total variability to define the position of each subcatchment along a gradient of land-use ranging from 0 (agriculture) to 1 (forest).

We lastly ensured that the eleven selected environmental predictors were not strongly correlated (all Spearman correlation coefficients < 0.7).

ENSEMBLE MODELLING OF FISH SPECIES DISTRIBUTION

Species distribution models (SDM) were used to relate the fish spatial distribution to the set of environmental predictors (Guisan & Zimmermann, 2000; Elith & Leathwick, 2009). Using R 2.14.2 software (R Development Core Team, 2012), six statistical methods available within the BIOMOD framework (Thuiller *et al.*, 2009) were applied with default settings to our dataset: generalized linear models, generalized additive models, generalized boosted models, classification tree analysis, artificial neural networks and random forests. The consensus model (i.e. the mean value) between the outputs of these six SDM was then computed to get the final probabilities of occurrence for each species (Araújo & New, 2007; Marmion *et al.*, 2009). For each SDM and each species, we replicated 10 runs by randomly selecting 70% of the sampled subcatchments for calibrating the models and 30% of the data set aside for independent evaluation of SDM performances (Fielding & Bell, 1997; Elith & Leathwick, 2009). The consensus model was evaluated using the Area Under the Curve (AUC) of the Receiver Operating Characteristic (ROC) which is a measure of the ratio of the true presences (i.e. accurately predicted) and the false presences (i.e. wrongly predicted) (see **Table S1** for the AUC value by species). An AUC value ≥ 0.750 was indicative of a useful model (Pearce & Ferrier, 2000; Strecker *et al.*, 2011).

Then for each species, we selected the threshold that maximized simultaneously the number of true presences and true absences to convert the predicted probabilities of occurrence into presence/absence predictions (Fielding & Bell, 1997). As recommended by Stockwell & Peterson (2002), the species occurring too rarely in the dataset (less than 25 presences; 14 species concerned) were not modelled. The observed presences of these species were consequently pointed and added to the final predictions of fish assemblages as it is usually done with scarce species in conservation planning studies (e.g. Leathwick *et al.*, 2010; Strecker *et al.*, 2011).

DIVERSITY-BASED CONSERVATION OBJECTIVES

Based on the predicted fish assemblages, we computed nine indices that can be assigned to four aspects of diversity: taxonomic diversity, functional diversity, natural heritage interest and socio-economic interest. Each of these aspects of diversity can moreover represent a single objective for conservation planning assessments (Maire *et al.*, 2013). The nine indices being described in details in Maire *et al.* (2013), we only provide a brief description below.

First, we evaluated the taxonomic diversity of each subcatchment by considering the species richness, the range-sized rarity of the species present (Rarity Index; Fattorini, 2006) and the originality (i.e. rarity) of the species assemblage relative to the assemblages present in the other subcatchments (Maire *et al.*, 2013).

Second, we used 21 biological traits that ecologically and functionally characterized each species (see Buisson *et al.*, 2013 and Maire *et al.*, 2013 for a description of these traits) to assess the functional diversity of fish assemblages. Based on these traits, we computed three indices: the functional originality, the functional uniqueness (Buisson *et al.*, 2013) and the traits diversity (Buisson & Grenouillet, 2009).

Third, the natural heritage interest of each assemblage was determined by considering the conservation status (i.e. Biodiversity Conservation Concern; Fattorini, 2006) and the biogeographical origin (i.e. Origin Index; Bergerot *et al.*, 2008) of the species present.

Last, we computed an index that reflects the different levels of fishing interest of each species (i.e. Fishing Interest Index; Maire *et al.*, 2013) to assess the socio-economic interest of the fish assemblages.

To ensure that the nine indices were comparable, we standardized them following the procedure proposed by Maire *et al.* (2013). Index values thus range from 0 (low conservation interest) to 1 (high conservation interest). We then summed the indices within each aspect of diversity to obtain a single value for each conservation objective. The conservation objectives were also standardized between 0 and 1 to make them comparable. We lastly computed Spearman correlation coefficients between each of the conservation objectives.

COMPARISON OF MULTI-OBJECTIVE PRIORITIZATION METHODS

To include the four conservation objectives (i.e. taxonomic diversity, functional diversity, natural heritage interest and socio-economic interest) in a conservation planning

scheme, we have selected and compared three multi-objective prioritization methods. Although these methods are based on different principles, they all allow getting one single conservation priority for each planning unit (i.e. subcatchment) on the basis of the four conservation objectives.

Scoring approach

The first method is a multi-criteria scoring approach which is commonly used in conservation planning (e.g. Pressey & Nicholls, 1989; Wood & Dragicevic, 2007). It consists in obtaining a single value from several numeric parameters (e.g. criteria, indices, objectives) generally *via* a weighted linear combination (Regan *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2013; Langhans *et al.*, 2014b). We chose to give an equal weight (i.e. 0.25) to each of the four conservation objectives. The conservation priority of each planning unit thus corresponds to the mean of the four objectives (Maire *et al.*, 2013).

Zonation spatial prioritization

We used Zonation v3.0, a publicly available software for spatial conservation prioritization (Moilanen *et al.*, 2005, 2009a). The spatial distribution of the four conservation objectives were defined as equally-weighted input layers in Zonation in order to maximize the representation of the objectives in the top-ranked planning units (Leathwick *et al.*, 2010; Arponen *et al.*, 2012). We have thus transferred the principle of complementarity (Vane-Wright *et al.*, 1991) from the classical species-based approach to our multi-objective issue. The Zonation algorithm begins with the entire landscape (i.e. all the planning units) and iteratively removes the planning units whose loss causes the smallest marginal loss of the overall conservation value of the remaining landscape (Moilanen *et al.*, 2009a). The directional connectivity of the river network was considered in the computation of the conservation priorities (Moilanen *et al.*, 2008). We used the basic core-area Zonation as the cell removal rule (Moilanen *et al.*, 2005) which considers independently each conservation objective, resulting in a greater conservation priority for the planning units that present high value of at least one of the objectives (Kremen *et al.*, 2008). We finally used the aggregation method designed for freshwater systems available in Zonation, which makes it possible to give greater conservation priorities to planning units being connected and having high intrinsic conservation interests (Moilanen *et al.*, 2008). In this context, the Zonation output

was a hierarchical map of the landscape, based on the objective's values of the planning units (Moilanen *et al.*, 2005; Meller *et al.*, 2014).

Pareto optimality ranking

The last method is based on the Pareto optimality principle (Reynolds & Ford, 1999; Zitzler & Thiele, 1999) which has been identified as one of the most suitable methods to solve multi-objective optimization problems in various scientific fields (Ascough *et al.*, 2008; Moilanen *et al.*, 2009b; Irisarri *et al.*, 2011). The Pareto optimality principle is built on the relationship of dominance between solutions (here, planning units). A solution is defined as non-dominated if no other solution presents higher values for all objectives simultaneously (Patil & Taillie, 2004; Kennedy *et al.*, 2008; Kramer *et al.*, 2013). The solutions that are not dominated by any other solutions belong to the first Pareto rank (also known as “elite solutions”) and represent the planning units of highest conservation priority (i.e. the optimal trade-off alternatives among the four conservation objectives; Rothley, 1999). Hence, the planning unit of highest conservation priority is both non-dominated and dominating the greatest number of other planning units. All the methodological intricacies used for the Pareto optimality ranking are shown and explained in **Fig. 1**.

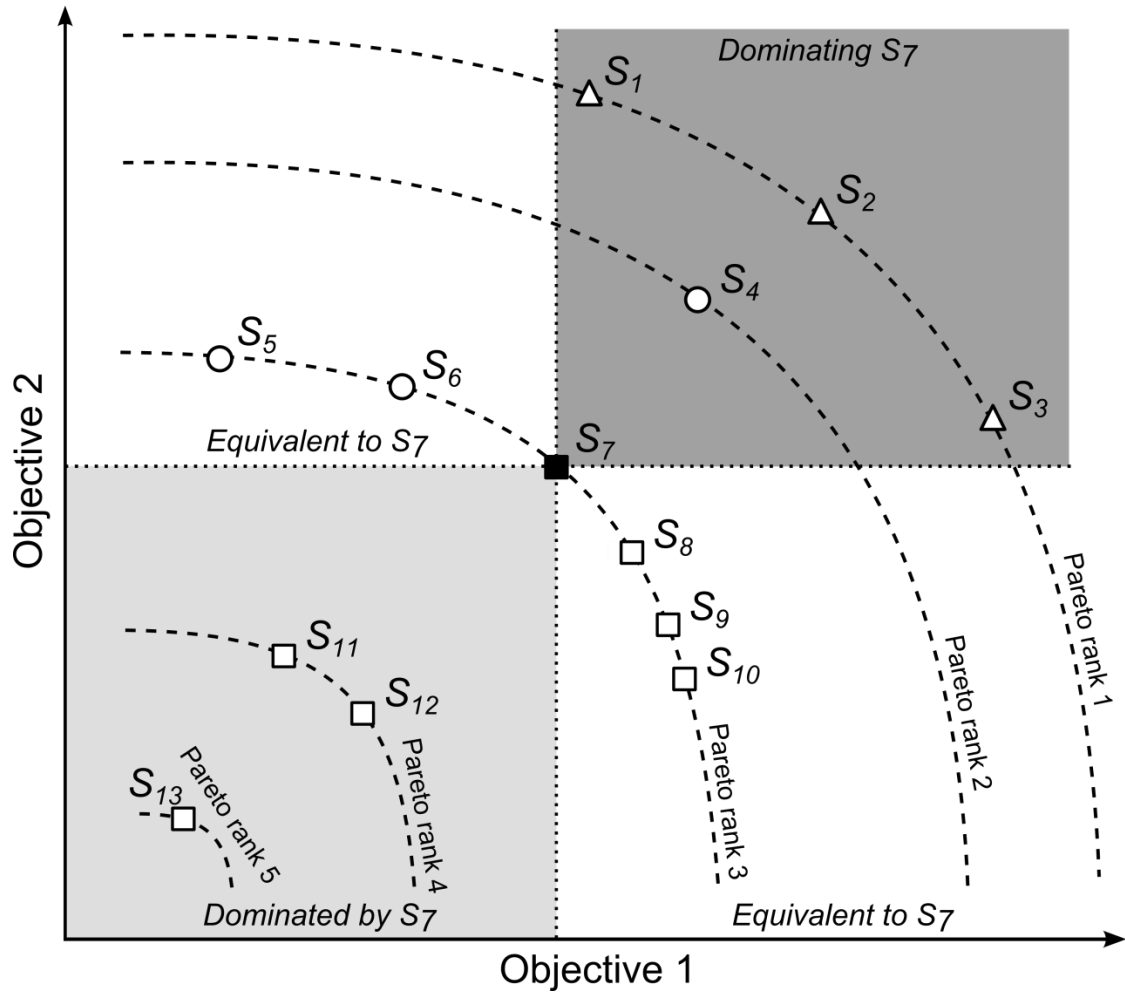


Figure 1. Schematic representation of the Pareto optimality ranking principles. For a better understanding, the case of a two-objective assessment is shown, but the principle is similar with more than two objectives. Every plotted point represents a “solution” (S_i) to rank.

The different **Pareto dominance relationships** to solution S_7 are shown. Three cases are possible: (i) S_7 presents higher values for all objectives than other solutions (S_{11} to S_{13}) which means that S_7 is dominating these solutions based on the Pareto optimality principle; (ii) S_7 presents lower values for all objectives than other solutions (S_1 to S_4) indicating that these areas are dominating S_7 ; and (iii) S_7 presents a higher value for at least one objective but the other solutions present a higher value for at least another objective (S_5 , S_6 and S_8 to S_{10}) which leads to equivalent (i.e. not comparable) solutions on the basis of the Pareto optimality principle.

By applying the **principle of Pareto ranking**, each solution can be ranked relatively to the others: the solutions that are not dominated by any solutions form the first Pareto rank (triangles), and represent the planning units of highest conservation priority; the solutions that are solely dominated by the solutions of the first rank form the second Pareto rank (S_4), and so forth until all the solutions are assigned to a specific Pareto rank.

To obtain a **classification within a given Pareto rank**, the number of solutions dominated by each solution was considered. For instance, S_2 and S_3 belong to the first Pareto rank, but S_2 dominates both the solutions plotted with circles and squares (S_4 to S_{13} , 10 solutions), whereas S_3 only dominates the solutions plotted with squares (S_7 to S_{13} , 7 solutions). Consequently, S_2 gets a higher conservation priority than S_3 . This makes it possible to have a continuous ranking of all planning units.

Consensus between the methods

As an alternative to the selection of one single method, we built a consensus between the three multi-objective prioritization methods by averaging their outputs (Meller *et al.*, 2014).

Spatial congruence between the methods outputs

To quantitatively compare the outputs of the three multi-objective prioritization methods, we calculated the spatial congruence of the conservation priorities resulting from the three different methods (Strecker *et al.*, 2011). For a given fraction of the landscape available for protection, we determined the proportion of the planning units that are simultaneously selected by the three methods. For instance, let consider that only 10% of the planning units can be protected because of limited funding allocated to conservation. Determining the proportion of shared planning units within the 10% top-ranked planning units identified by each method gives the congruence metric at 10% of the landscape. We computed this metric for every fraction of the landscape with a step of 0.01.

Results

All the species models built had accurate predictive performances (i.e. $AUC > 0.750$), except for two non-native species (**Table S1**). The relative poor results of the modelling of *Hypophthalmichthys molitrix* ($AUC = 0.723$) and *Oncorhynchus mykiss* ($AUC = 0.668$) spatial distribution can be explained by the numerous artificial introductions of individuals for fishing purpose.

Among the 6097 predicted fish assemblages (i.e. associated to the 6097 subcatchments), 4178 (68.5%) were different in their species composition (i.e. at least one species differed between them), and 3532 were predicted only once (57.9%).

Based on the predicted assemblages, the nine indices were computed, and then assembled within each aspect of diversity considered to define the four conservation objectives (**Fig. 2**). The greatest Spearman correlation was found between the taxonomic and the natural heritage interest aspects but remains low ($\rho = -0.385$), indicating that the conservation objectives were not strongly correlated. They were thus not redundant and evaluated distinct conservation features. Among the most noteworthy patterns, it appears that

the downstream part of the large rivers presents high values of taxonomic diversity (**Fig. 2(a)**) but low natural heritage interest (**Fig. 2(c)**). The small coastal catchments display great values of both functional diversity (**Fig. 2(b)**) and natural heritage interest (**Fig. 2(c)**) while they are poorly ranked according to their taxonomic diversity (**Fig. 2(a)**). The mountain ranges show great socio-economic interest (**Fig. 2(d)**) but low functional diversity (**Fig. 2(b)**).

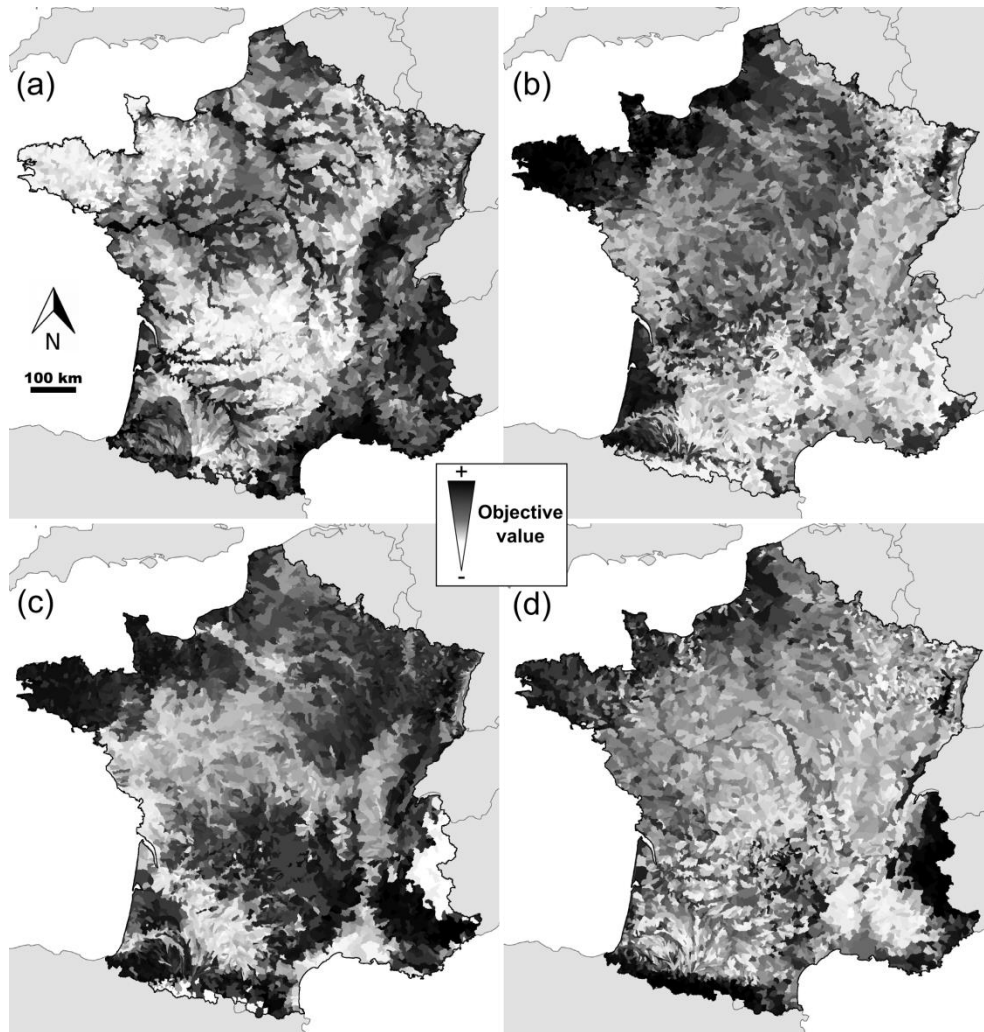


Figure 2. Conservation objectives' values. The maps of the four objectives are shown: (a) taxonomic diversity, (b) functional diversity, (c) natural heritage interest and (d) socio-economic interest. Planning units are ranked from low (areas in white) to high (areas in black) objective value through a greyscale.

Each multi-objective prioritization method was then applied to the four conservation objectives, and the consensus between the three methods was also built. The subcatchments of highest conservation priority were similar among the different methods (**Fig. 3**) and were: (i) the mountain ranges (i.e. the Alps, the Pyrenees and the Vosges Mountains), (ii) the small coastal rivers (i.e. along the English Channel, the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea), and (iii) the downstream part of the largest rivers (i.e. the Loire, the Seine, the Garonne and

the Rhône rivers). However, several differences can be visually identified: (i) the subcatchments of low conservation priority often differed between the three methods, and (ii) the map resulting from the Zonation prioritization ranking (**Fig. 3(b)**) appeared smoother due to the reserve aggregation factor included in the Zonation algorithm.

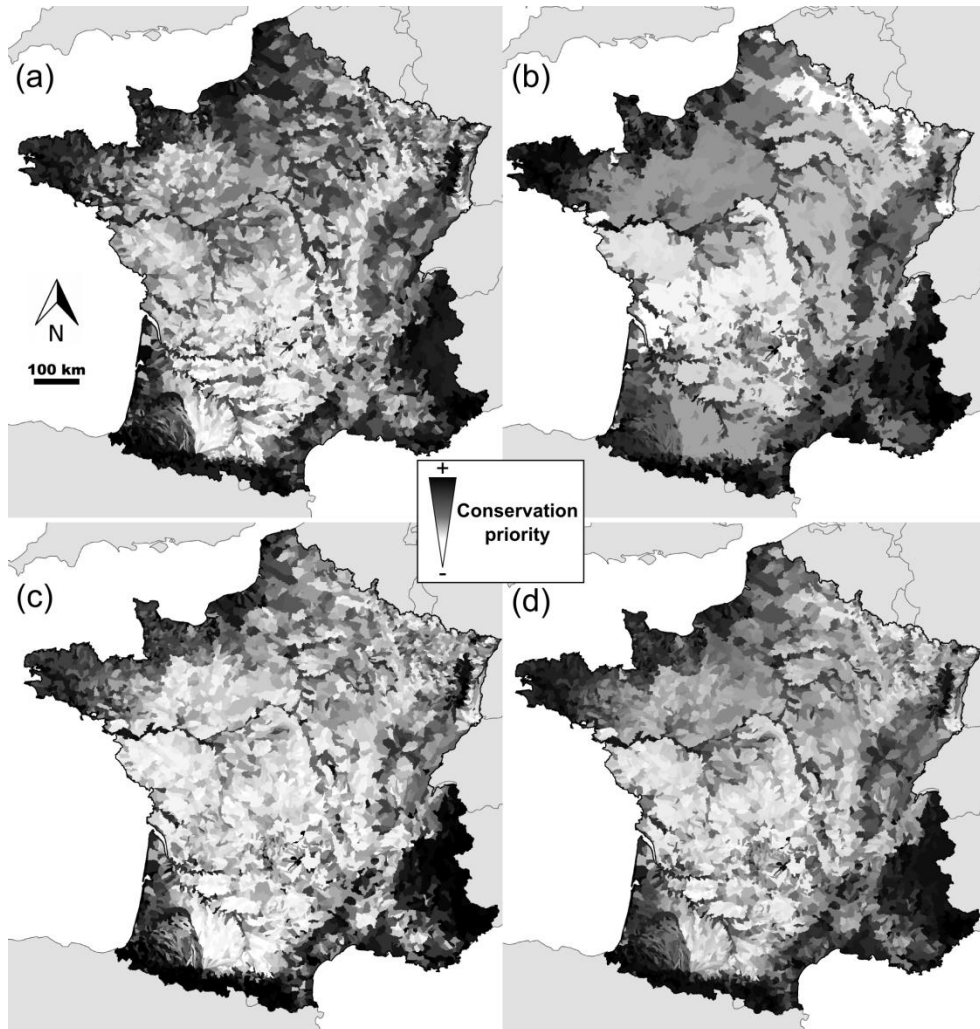


Figure 3. Conservation priorities for freshwater fish in France. The outputs of (a) the scoring approach, (b) the Zonation spatial prioritization, (c) the Pareto optimality ranking, and (d) the consensus between the three multi-objective prioritization methods previously listed are displayed. Planning units are ranked from low (areas in white) to high (areas in black) conservation priority through a greyscale.

Finally, the curve showing the proportion of congruent subcatchments according to the proportion of subcatchments available for conservation was drawn (**Fig. 4**). This graph can be divided into two sectors, and the separation between them occurs when about 25% of all the subcatchments are available for conservation. For lower fractions of the landscape available for conservation, the congruence between the methods is very low but rapidly rises when increasing the proportion of subcatchments available for conservation. When larger fractions

of the landscape are available for conservation, the three methods nearly select the same subcatchments for protection (spatial congruence greater than 70% when more than 25% of the landscape is available for conservation).

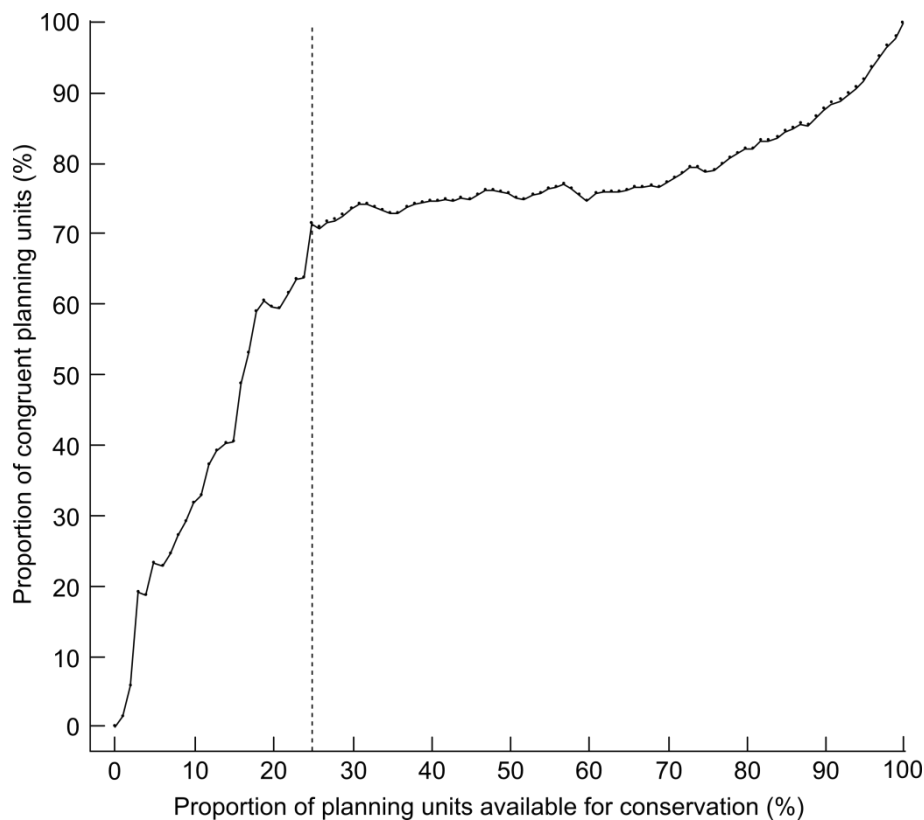


Figure 4. Spatial congruence between the outputs of the three multi-objective prioritization methods. The congruence is related to the proportion of planning units available for conservation (i.e. top fraction of the landscape). The vertical dashed line highlights the separation of the graph between two sectors: low and high congruence for the left and the right part, respectively.

Discussion

USING DIVERSITY-BASED CONSERVATION OBJECTIVES AS BIODIVERSITY SURROGATES

We have developed a prioritization framework that considers surrogates of the biological diversity (i.e. quantitative indices assembled in four aspects of diversity) instead of the raw spatial distribution of species (Banks-Leite *et al.*, 2011). This framework allows targeting factors relevant to biodiversity conservation, and provides the opportunity to examine many aspects of diversity rather than being limited to a taxonomic approach. Furthermore, by considering four aspects of diversity that are not correlated, it is possible to

take many species characteristics into account (Maire *et al.*, 2013). For instance, an assemblage made up of numerous and scarce but invasive and functionally redundant species would be poorly ranked using our framework, whereas it would obtain a much higher conservation priority from a solely taxonomic assessment.

Diversity-based methods may however imply a redundancy in species composition amongst planning units of high conservation priority (Pressey & Nicholls, 1989). For instance, it is possible that two top-ranked planning units hold exactly the same assemblage of species, thus decreasing the interest of protecting both of them, especially if they are spatially close together. Given the high proportion of distinct assemblages predicted by our models (i.e. 68.5% of them were different), this issue is however strongly lessened in this study. Furthermore, most of the predicted assemblages are unique (57.9%) and all of them cannot be protected due to limited resources available for conservation. Our prioritization framework makes it possible to relatively rank these unique assemblages, which would help conservation planners to determine the ones presenting the greatest conservation interest.

In this study, we chose to solely focus on the biological aspects involved in the conservation of biodiversity. Consequently, we did not consider any abiotic factors, such as the cost required to protect a given planning unit or the local anthropogenic disturbances, despite the fact that they proved to be relevant for conservation planning issues (Naidoo *et al.*, 2006; Bode *et al.*, 2008). However, such factors could be easily defined as additional conservation objectives in future versions of this framework, which may substantially improve its efficiency (Kark *et al.*, 2009).

COMPARISON OF MULTI-OBJECTIVE PRIORITIZATION METHODS

Herein, we chose to compare three methods that can efficiently deal with several non-redundant conservation objectives, making it possible to prevent decision-making issues resulting from contradictory conservation priorities.

The analysis of the spatial congruence of the three multi-objective prioritization methods showed that they result in strongly different outputs when the proportion of planning units available for conservation is low (< 25%). Given that most conservation planning studies fall under this scenario due to restricted financial and human resources allocated to protection of natural areas (Wilson *et al.*, 2006), conservation planners should carefully and

precisely identify which prioritization method is the most appropriate to their needs, constraints and goals. We detailed the pros and cons of each method hereafter.

Type of relationship between the objectives

By simply averaging the different conservation objectives, the scoring approach does not consider any particular relationship between them, unlike the Zonation spatial prioritization which ensures that the top-ranked planning units are complementary on the basis of their objective's values (Leathwick *et al.*, 2010; Arponen *et al.*, 2012). This complementarity implies for instance that the planning units presenting the highest value of each objective are necessarily among the top-ranked planning units according to the Zonation spatial prioritization, even if they show low values for the other objectives (Moilanen *et al.*, 2009a). On the other hand, the Pareto optimality ranking is based on a relationship of dominance between planning units. The conservation objectives are considered independent, given that two planning units are equivalent as long as (i) one has a higher value for at least one objective and (ii) the other one has a higher value for at least another objective (**Fig. 1**; Patil & Taillie, 2004). The Pareto optimality ranking avoids subjectivity while processing, by giving low priority to inefficient solutions and providing a set of dominant candidates (i.e. planning units not dominated and that are also dominating many other planning units) (Rothley, 1999). Consequently, the “elite solutions” represent a good and legitimate opportunity for conservation (Ascough *et al.*, 2008; Kramer *et al.*, 2013).

Inclusion of spatial features in the prioritization

Unlike the two other methods, the use of Zonation software allows the inclusion of spatial features in the prioritization. It optimizes the spatial patterns of conservation priorities by aggregating the subcatchments according to both their objective's values and the upstream-downstream connectivity of the river network (Moilanen *et al.*, 2008). It could nevertheless be possible to post-process the outputs of the two non-spatial methods in order to spatially optimize the resulting conservation priorities, using algorithms such as the Neighbourhood Quality Penalty of Zonation (Moilanen *et al.*, 2008). In addition, it is worth noting that Zonation is a landscape-scale conservation tool and is thus not able to prioritize among planning units that do not present any particular spatial relationship between them.

Ease-of-use and computation time required

The scoring approach is the easiest method to use, implement and understand, because it solely computes the mean of several conservation objectives (Regan *et al.*, 2007). In contrast, the Zonation spatial prioritization and the Pareto optimality ranking present much complex algorithms that require a relatively long computation time, especially when the number of planning units is important (Kennedy *et al.*, 2008; Moilanen *et al.*, 2009a). Furthermore, tools to compute the Pareto optimality ranking currently available are scarce (but see Moffett *et al.*, 2005) and do not allow to distinguish between solutions of a same Pareto rank. Thus, the programming of the algorithm must be hand-made, for example using R software. On the other hand, Zonation spatial prioritization is supported by a powerful software that enables the user to precisely set the parameters of the prioritization (Moilanen *et al.*, 2009a). However, its use requires advanced skills both in GIS and programming, especially to include the upstream-downstream connectivity in the prioritization because the entire river network must be specified in details (i.e. for each subcatchment, the upstream and downstream subcatchments need to be identified; Moilanen *et al.*, 2008). Lastly, the consensus between the three methods represents a fair compromise to benefit from all their advantages. In addition, it has been recently pointed out that the consensus between prioritization outputs can increase the efficiency of the final ranking (Meller *et al.*, 2014). However, its computation requires having the skills and time to run the three different methods.

IMPLICATIONS FOR MANAGEMENT AND CONSERVATION

The conservation planning framework and the comparison of multi-objective prioritization methods developed herein are intended to propose a comprehensive and clear approach to identify priority areas for conservation.

The first step is to define several conservation objectives. These objectives are not limited to purely ecological factors, but they have to be at least comparable and similarly ranked. The inclusion of too many objectives in the framework should be avoided because this would involve an increase in computation time and redundancy between the objectives, which could finally lead to a much less discriminant prioritization.

Then, the amount of financial and human resources (i.e. money, computation time, technical skills both on GIS and programming) allocated to conservation should be carefully

determined. This step would enable the users (e.g. conservation planners, environmental decision-makers) to identify whether the proportion of effectively protected planning units will be substantial (i.e. high financial resources) or limited (i.e. low financial resources), and to determine which of the multi-objective prioritization methods could be really performed. When resources are substantial (i.e. right part of **Fig. 4**), the three methods used are highly congruent, and consequently the choice of the method little matters. The scoring approach appears to be the most straightforward method if computational skills are limited. Otherwise, the consensus seems the most relevant solution because it represents a compromise between the three methods (Meller *et al.*, 2014). When resources allocated to conservation are scarce (i.e. left part of **Fig. 4**), as it is often the case in practice (Wilson *et al.*, 2006), the methods are greatly divergent. Consequently, the choice of the prioritization method may thus affect the resulting conservation priorities. The pros and cons of each of the three multi-objective prioritization methods should therefore be carefully analysed to subsequently select the method the most appropriate to the study's requirements and the available technical skills. If this choice does not seem evident, and if the computational skills are not limited, the consensus should be computed as it again offers the best compromise between the three methods; otherwise, it seems reasonable to apply the scoring approach for its ease-of-use.

Finally, the previously selected multi-objective prioritization method ranks the planning units in a way that maximizes the biological benefits provided by the conservation of the top-ranked areas. However, the present framework was not designed to inform conservation planners and decision-makers about the feasibility of protecting the top-ranked planning units. Indeed, we did not include a factor of feasibility in the prioritization because the local opportunities for conservation are mainly driven by socio-economic parameters (Ascough *et al.*, 2008), whose intricacies are often hard to quantify *a priori* (Estévez *et al.*, 2013). Consequently, guided by a prior assessment of conservation priorities, conservation planners and decision-makers should consider the local opportunities to identify the planning units that are the most suitable for conservation. When such conservation actions are carried out in practical, it appears that the planning units effectively protected are not systematically the top-ranked ones (Whitehead *et al.*, 2014). It is thus important to relatively rank all the planning units to limit the risk of failure of the conservation measures. Nevertheless, the quantification of complex and often divergent socio-economic parameters as well as their inclusion in conservation planning studies remain a great challenge and represent a major prospect in order to develop efficient prioritization methods (Naidoo *et al.*, 2006; Knight *et*

al., 2011). This may be achieved by first quantifying the local willingness for environmental management of each planning unit, and then including this additional conservation objective in the prioritization framework proposed in this study.

Supporting Information

Table S1: List of species, origin, conservation status, fishing interest, predicted occurrence frequency, and AUC.

Table S1. List of species, origin, conservation status, fishing interest, predicted occurrence frequency, and AUC (when the species distribution was modelled). Species are sorted alphabetically by their scientific name.

Scientific name	Common name	Origin ¹	Conservation status ²	Fishing Interest ³	Occurrence Frequency ⁴	AUC ⁵
<i>Abramis brama</i> (L., 1758)	Common bream	N	LC	SA	0.34	0.810
<i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch, 1782)	Schneider	N	B-III, LC	WFI	0.22	0.877
<i>Alburnus alburnus</i> (L., 1758)	Common bleak	N	LC	RA	0.40	0.840
<i>Alosa alosa</i> (L., 1758)	Allis shad	N	B-III, H-II, H-V, LC	CF	<0.01	na
<i>Alosa fallax fallax</i> (Lacepède, 1803)	Twaite shad	N	B-III, H-II, H-V, LC	CF	<0.01	na
<i>Alosa fallax rhodanensis</i> (Roule, 1924)	Rhodanian twaite shad	N	B-III, H-II, H-V, LC	CF	<0.01	na
<i>Ambloplites rupestris</i> (Rafinesque, 1817)	Rock bass	NE	NE	SA	<0.01	na
<i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1820)	Black bullhead	NE	NE	WFI	0.27	0.849
<i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758)	European eel	N	CR	CF	0.55	0.870
<i>Aspius aspius</i> (L., 1758)	Asp	IE	B-III, H-II, H-V, LC	SA	0.02	0.933
<i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810	Big-scale sand smelt	N	LC	RA	<0.01	na
<i>Barbatula barbatula</i> (L., 1758)	Stone loach	N	LC	WFI	0.66	0.783
<i>Barbus barbus</i> (L., 1758)	Barbel	N	H-V, LC	SA	0.37	0.861
<i>Barbus meridionalis</i> (Risso, 1826)	Southern barbel	N	B-III, H-II, H-V, NT	SA	0.05	0.978
<i>Blicca bjoerkna</i> (L., 1766)	Silver bream	N	LC	SA	0.30	0.850
<i>Carassius</i> sp. (Jarocki, 1822)	Crucian carp	IE	LC	SA	0.32	0.802
<i>Chelon labrosus</i> (Risso, 1826)	Thick-lipped grey mullet	N	NE	CF	0.04	0.956
<i>Chondrostoma nasus</i> (L., 1766)	Nase	N	B-III, LC	WFI	0.18	0.911
<i>Cobitis bilineata</i> Canestrini, 1866	Italian loach	N	LC	WFI	<0.01	na
<i>Cobitis taenia</i> L., 1758	Spined loach	N	B-III, H-II, LC	WFI	0.09	0.948
<i>Cottus aturi</i> Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005	Adour sculpin	N	LC	WFI	0.01	0.993
<i>Cottus gobio</i> L., 1758	Common bullhead	N	H-II, LC	WFI	0.10	0.961
<i>Cottus hispaniolensis</i> Bacescu & Bacescu-Mester, 1964	Pyrenean sculpin	N	LC	WFI	<0.01	na
<i>Cottus perifretum</i> Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005	Celtic bullhead	N	LC	WFI	0.39	0.930
<i>Cottus petiti</i> Bacescu & Bacescu-Mester, 1964	Lez sculpin	N	H-II, VU	WFI	<0.01	na
<i>Cottus rhenanus</i> Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005	Rhine sculpin	N	LC	WFI	0.04	0.995
<i>Cyprinus carpio</i> L., 1758	Common carp	NE	LC	RA	0.33	0.773
<i>Esox lucius</i> (L., 1758)	Pike	N	LC	CF	0.40	0.814
<i>Gambusia holbrooki</i> Girard, 1859	Mosquitofish	IE	NE	WFI	0.06	0.946
<i>Gasterosteus gymnurur</i> Cuvier, 1729	Three-spined stickleback	N	LC	WFI	0.28	0.842
<i>Gobio gobio</i> (L., 1766)	Gudgeon	N	LC	RA	0.44	0.915
<i>Gobio lozanoi</i> Kottelat & Persat, 2005	Iberian gudgeon	N	LC	RA	0.05	0.999
<i>Gobio occitaniae</i> Kottelat & Persat, 2005	Languedoc gudgeon	N	LC	RA	0.26	0.989
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L., 1758)	Ruffe	N	LC	SA	0.26	0.843
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	Silver carp	NNE	NE	SA	0.01	0.723
<i>Lampetra fluviatilis</i> (L., 1758)	River lamprey	N	B-III, H-II, H-V, LC	WFI	0.02	0.927
<i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784)	Brook lamprey	N	B-III, H-II, LC	WFI	0.40	0.786
<i>Lepomis gibbosus</i> (L., 1758)	Pumpkinseed	NE	NE	WFI	0.43	0.850
<i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	Moderlieschen	N	B-III, LC	WFI	0.19	0.783
<i>Leuciscus burdigalensis</i> Valenciennes, 1844	Beaked dace	N	LC	WFI	0.29	0.885

<i>Leuciscus idus</i> (L., 1766)	Orfe	IE	H-II, LC	WFI	0.01	0.862
<i>Leuciscus leuciscus</i> (L., 1758)	Common dace	N	LC	WFI	0.23	0.930
<i>Liza ramada</i> (Risso, 1826)	Thin-lipped grey mullet	N	LC	CF	0.03	0.959
<i>Lota lota</i> (L., 1758)	Burbot	N	LC	RA	0.08	0.901
<i>Micropterus salmoides</i> (Lacepède, 1802)	Large-mouth bass	NE	NE	SA	0.12	0.889
<i>Misgurnus fossilis</i> (L., 1758)	Weatherfish	N	B-III, H-II, LC	WFI	<0.01	na
<i>Mugil cephalus</i> L., 1758	Flathead mullet	N	NE	CF	<0.01	na
<i>Oncorhynchus mykiss</i> Richardson, 1836	Rainbow trout	NNE	NE	CF	0.14	0.668
<i>Pachychilon pictum</i> (Heckel & Kner, 1858)	Albanian minnow	IE	LC	WFI	0.02	0.965
<i>Parachondrostoma toxostoma</i> (Vallot, 1837)	Soiffe	N	B-III, H-II, VU	WFI	0.16	0.938
<i>Perca fluviatilis</i> L., 1758	European perch	N	LC	CF	0.48	0.803
<i>Petromyzon marinus</i> L., 1758	Sea lamprey	N	B-III, H-II, LC	CF	0.10	0.930
<i>Phoxinus bigerri</i> Kottelat, 2007	Adour minnow	N	LC	WFI	0.06	0.996
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L., 1766)	Eurasian minnow	N	LC	WFI	0.55	0.828
<i>Phoxinus septimaniae</i> Kottelat, 2007	Languedoc minnow	N	LC	WFI	0.03	0.996
<i>Platichthys flesus</i> (L., 1758)	Flounder	N	LC	RA	0.06	0.970
<i>Proterorhinus semilunaris</i> (Heckel, 1837)	Western tubenose goby	IE	LC	WFI	<0.01	na
<i>Pseudorasbora parva</i> (Schlegel, 1842)	Stone moroko	IE	LC	WFI	0.16	0.876
<i>Pungitius laevis</i> (Cuvier, 1829)	Nine-spined stickleback	N	LC	WFI	0.24	0.916
<i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782)	Bitterling	N	B-III, H-II, LC	WFI	0.25	0.875
<i>Rutilus rutilus</i> (L., 1758)	Roach	N	LC	RA	0.56	0.825
<i>Salaria fluviatilis</i> (Asso, 1801)	Freshwater blenny	N	B-III, LC	WFI	<0.01	na
<i>Salmo salar</i> L., 1758	Atlantic salmon	N	B-III, H-II, H-V, LC	CF	0.14	0.936
<i>Salmo trutta</i> L., 1758	Brown trout	N	LC	CF	0.56	0.867
<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill, 1815)	Brook trout	NNE	NE	CF	0.03	0.813
<i>Sander lucioperca</i> (L., 1758)	Pike-perch	NE	LC	CF	0.23	0.836
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L., 1758)	Rudd	N	LC	RA	0.39	0.776
<i>Silurus glanis</i> L., 1758	European catfish	IE	B-III, LC	CF	0.17	0.911
<i>Squalius cephalus</i> (L., 1758)	European chub	N	LC	RA	0.57	0.847
<i>Telestes muticellus</i> (Bonaparte, 1837)	Italian riffle dace	N	B-III, H-II, LC	WFI	<0.01	na
<i>Telestes souffia</i> (Risso, 1827)	Souffia	N	B-III, H-II, LC	WFI	0.09	0.971
<i>Thymallus thymallus</i> (L., 1758)	Grayling	N	B-III, H-V, LC	RA	0.07	0.852
<i>Tinca tinca</i> (L., 1758)	Tench	N	LC	RA	0.38	0.762
<i>Zingel asper</i> (L., 1758)	Apron	N	B-II, H-II, H-IV, CR	WFI	<0.01	na

¹ Origin: N = native; NE = naturalized exotic; NNE = non-naturalized exotic; IE = invasive exotic.

² Conservation regulations and lists: B-II and B-III = appendix II and appendix III of the Bern convention; H-II, H-IV and H-V = appendix II, appendix IV and appendix V of the European Directive “Fauna-Flora-Habitats”; NE, LC, NT, VU and CR = not evaluated, least concerned, near threatened, vulnerable and critically endangered species according to the IUCN Red List, respectively.

³ Categories of fishing interest: WFI = without fishing interest; SA = of interest to sportive anglers; RA = of interest to recreational anglers; CF = of interest to commercial fishermen.

⁴ Proportion of subcatchment where the species was predicted as present after the species modelling procedure (consensus between the six SDM); N = 6097.

⁵ AUC of the species modelled using the consensus between the six SDM on the validation subset of data (60 species); na = not applicable (i.e. not enough observations to model accurately the species distribution; 14 species).

Acknowledgments

This research has received funding from two projects: Adapt'Eau (Project ANR-11-CEPL-008) and PrioFish (funded by the “Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité”, the “Conseil Régional Nord-Pas-de-Calais” and the “Agence de l'Eau Artois-Picardie”).

References

- Araújo M.B. & New M. (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 42–47.
- Arponen A. (2012) Prioritizing species for conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, 21, 875–893.
- Arponen A., Lehtomäki J., Leppanen J., Tomppo E., & Moilanen A. (2012) Effects of connectivity and spatial resolution of analyses on conservation prioritization across large extents. *Conservation Biology*, 26, 294–304.
- Ascough J.C., Maier H.R., Ravalico J.K., & Strudley M.W. (2008) Future research challenges for incorporation of uncertainty in environmental and ecological decision-making. *Ecological Modelling*, 219, 383–399.
- Banks-Leite C., Ewers R.M., Kapos V., Martensen A.C., & Metzger J.P. (2011) Comparing species and measures of landscape structure as indicators of conservation importance. *Journal of Applied Ecology*, 48, 706–714.
- Bergerot B., Lasne E., Vigneron T., & Laffaille P. (2008) Prioritization of fish assemblages with a view to conservation and restoration on a large scale European basin, the Loire (France). *Biodiversity and Conservation*, 17, 2247–2262.
- Bode M., Watson J., Iwamura T., & Possingham H.P. (2008) The cost of conservation. *Science*, 321, 340–340.
- Bossard M., Feranec J., & Othael J. (2000) CORINE Land Cover Technical Guide - Addendum 2000. .
- Brooks T.M., Mittermeier R.A., da Fonseca G.A.B., Gerlach J., Hoffmann M., Lamoreux J.F., Mittermeier C.G., Pilgrim J.D., & Rodrigues A.S.L. (2006) Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313, 58–61.
- Buisson L. & Grenouillet G. (2009) Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions*, 15, 613–626.
- Buisson L., Grenouillet G., Villéger S., Canal J., & Laffaille P. (2013) Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19, 387–400.
- Caissie D. (2006) The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology*, 51, 1389–1406.
- Darwall W.R.T. & Vié J.C. (2005) Identifying important sites for conservation of freshwater biodiversity: extending the species-based approach. *Fisheries Management and Ecology*, 12, 287–293.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.I., Knowler D.J., Lévêque C., Naiman R.J., Prieur-Richard A.H., Soto D., Stiassny M.L.J., & Sullivan C.A. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81, 163–182.
- Elith J. & Leathwick J.R. (2009) Conservation prioritisation using species distribution modelling. *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools* (ed. by A. Moilanen, K.A. Wilson, and H.P. Possingham), pp. 70–93. Oxford University Press, Oxford, UK.
- ESRI (2011) ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA.
- Estévez R.A., Walshe T., & Burgman M.A. (2013) Capturing social impacts for decision-making: a Multicriteria Decision Analysis perspective. *Diversity and Distributions*, 19, 608–616.

- Fattorini S. (2006) A new method to identify important conservation areas applied to the butterflies of the Aegean Islands (Greece). *Animal Conservation*, 9, 75–83.
- Fielding A.H. & Bell J.F. (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186.
- Hambler C. & Canney S.M. (2013) *Conservation*. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 427 p.
- Hermoso V. & Kennard M.J. (2012) Uncertainty in coarse conservation assessments hinders the efficient achievement of conservation goals. *Biological Conservation*, 147, 52–59.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., & Jarvis A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Irisarri F.-X., Laurin F., Leroy F.-H., & Maire J.-F. (2011) Computational strategy for multiobjective optimization of composite stiffened panels. *Composite Structures*, 93, 1158–1167.
- Kark S., Levin N., Grantham H.S., & Possingham H.P. (2009) Between-country collaboration and consideration of costs increase conservation planning efficiency in the Mediterranean Basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 15368–15373.
- Kennedy M.C., Ford E.D., Singleton P., Finney M., & Agee J.K. (2008) Informed multi-objective decision-making in environmental management using Pareto optimality. *Journal of Applied Ecology*, 45, 181–192.
- Knight A.T., Sarkar S., Smith R., Strange N., & Wilson K.A. (2011) Engage the hodgepodge: management factors are essential when prioritizing areas for restoration and conservation action. *Diversity and Distributions*, 17, 1234–1238.
- Kramer D.B., Zhang T., Cheruvilil K.S., Ligmann-Zielinska A., & Soranno P.A. (2013) A multi-objective, return on investment analysis for freshwater conservation planning. *Ecosystems*, 16, 823–837.
- Kremen C., Cameron A., Moilanen A., Phillips S.J., Thomas C.D., Beentje H., Dransfield J., Fisher B.L., Glaw F., Good T.C., Harper G.J., Hijmans R.J., Lees D.C., Louis E., Nussbaum R.A., Raxworthy C.J., Razafimpahanana A., Schatz G.E., Vences M., Vieites D.R., Wright P.C., & Zjhra M.L. (2008) Aligning conservation priorities across taxa in Madagascar with high-resolution planning tools. *Science*, 320, 222–226.
- Langhans S.D., Reichert P., & Schuwirth N. (2014) The method matters: A guide for indicator aggregation in ecological assessments. *Ecological Indicators*, 45, 494–507.
- Leathwick J.R., Moilanen A., Ferrier S., & Julian K. (2010) Complementarity-based conservation prioritization using a community classification, and its application to riverine ecosystems. *Biological Conservation*, 143, 984–991.
- Linke S., Norris R.H., & Pressey R.L. (2008) Irreplaceability of river networks: towards catchment-based conservation planning. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1486–1495.
- Lyashevskaya O. & Farnsworth K.D. (2012) How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecological Indicators*, 18, 485–492.
- Maire A., Buisson L., Biau S., Canal J., & Laffaille P. (2013) A multi-faceted framework of diversity for prioritizing the conservation of fish assemblages. *Ecological Indicators*, 34, 450–459.
- Margules C.R. & Pressey R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253.
- Marmion M., Parviainen M., Luoto M., Heikkinen R.K., & Thuiller W. (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15, 59–69.
- Meller L., Cabeza M., Pironon S., Barbet-Massin M., Maiorano L., Georges D., & Thuiller W. (2014) Ensemble distribution models in conservation prioritization: from consensus predictions to consensus reserve networks. *Diversity and Distributions*, 20, 309–321.

- Moffett A., Garson J., & Sarkar S. (2005) MultCSync: a software package for incorporating multiple criteria in conservation planning. *Environmental Modelling & Software*, 20, 1315–1322.
- Moffett A. & Sarkar S. (2006) Incorporating multiple criteria into the design of conservation area networks: a minireview with recommendations. *Diversity and Distributions*, 12, 125–137.
- Moilanen A., Franco A.M.A., Early R.I., Fox R., Wintle B.A., & Thomas C.D. (2005) Prioritizing multiple-use landscapes for conservation: methods for large multi-species planning problems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1885–1891.
- Moilanen A., Kujala H., & Leathwick J.R. (2009a) The Zonation framework and software for conservation prioritization. *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools* (ed. by A. Moilanen, K.A. Wilson, and H.P. Possingham), pp. 196–210. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Moilanen A., Leathwick J., & Elith J. (2008) A method for spatial freshwater conservation prioritization. *Freshwater Biology*, 53, 577–592.
- Moilanen A., Possingham H.P., & Polasky S. (2009b) A mathematical classification of conservation prioritization problems. *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools* (ed. by A. Moilanen, K.A. Wilson, and H.P. Possingham), pp. 28–42. Oxford.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B., & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Naidoo R., Balmford A., Ferraro P.J., Polasky S., Ricketts T.H., & Rouget M. (2006) Integrating economic costs into conservation planning. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 681–687.
- Oberdorff T., Pont D., Hugueny B., & Chessel D. (2001) A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology*, 46, 399–415.
- Oberdorff T., Pont D., Hugueny B., & Porcher J.P. (2002) Development and validation of a fish-based index for the assessment of “river health” in France. *Freshwater Biology*, 47, 1720–1734.
- 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.
- Patil G.P. & Taillie C. (2004) Multiple indicators, partially ordered sets, and linear extensions: Multi-criterion ranking and prioritization. *Environmental and Ecological Statistics*, 11, 199–228.
- Pearce J. & Ferrier S. (2000) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133, 225–245.
- Poulet N., Beaulaton L., & Dembski S. (2011) Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. *Journal of Fish Biology*, 79, 1436–1452.
- Pressey R.L. & Nicholls A.O. (1989) Efficiency in conservation evaluation: Scoring versus iterative approaches. *Biological Conservation*, 50, 199–218.
- R Development Core Team (2012) R : A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Regan H.M., Davis F.W., Andelman S.J., Widyanata A., & Freese M. (2007) Comprehensive criteria for biodiversity evaluation in conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, 16, 2715–2728.
- Reynolds J.H. & Ford E.D. (1999) Multi-criteria assessment of ecological process models. *Ecology*, 80, 538–553.
- Rothley K.D. (1999) Designing bioreserve networks to satisfy multiple, conflicting demands. *Ecological Applications*, 9, 741–750.
- Stockwell D.R. & Peterson A.T. (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148, 1–13.
- Strecker A.L., Olden J.D., Whittier J.B., & Paukert C.P. (2011) Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, 21, 3002–3013.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., & Araújo M.B. (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32, 369–373.

- Vane-Wright R.I., Humphries C.J., & Williams P.H. (1991) What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55, 235–254.
- Whitehead A.L., Kujala H., Ives C.D., Gordon A., Lentini P.E., Wintle B.A., Nicholson E., & Raymond C.M. (2014) Integrating biological and social values when prioritizing places for biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 28, 992–1003.
- Wilson K.A., McBride M.F., Bode M., & Possingham H.P. (2006) Prioritizing global conservation efforts. *Nature*, 440, 337–340.
- Wood L.J. & Dragicevic S. (2007) GIS-based multicriteria evaluation and fuzzy sets to identify priority sites for marine protection. *Biodiversity and Conservation*, 16, 2539–2558.
- Zhang Z., Sherman R., Yang Z., Wu R., Wang W., Yin M., Yang G., & Ou X. (2013) Integrating a participatory process with a GIS-based multi-criteria decision analysis for protected area zoning in China. *Journal for Nature Conservation*, 21, 225–240.
- Zitzler E. & Thiele L. (1999) Multiobjective evolutionary algorithms: a comparative case study and the strength Pareto approach. *IEEE Transactions on Evolutionary Computation*, 3, 257–271.

**Hindcasting modelling for restoration and conservation planning:
application to stream fish assemblages**

Anthony Maire ^{a,b}, Laëtitia Buisson ^{a,b}, Julie Canal ^{a,c}, Benoît Rigault ^d, Julien Boucault ^d & Pascal Laffaille ^{a,c}

Soumis à *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*

^a CNRS; UMR 5245 EcoLab (Laboratoire Ecologie Fonctionnelle et Environnement); 31062 Toulouse, France

^b Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab; 118 Route de Narbonne, 31062 Toulouse, France

^c Université de Toulouse; INP, UPS; EcoLab; ENSAT, Avenue de l'Agrobiopole, 31326 Castanet Tolosan, France

^d Fédération Départementale des Associations Agréées pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique du Pas-de-Calais; Rue des Alpes, F-62507 Arques, France

Abstract

1. Although ecosystems are increasingly threatened worldwide, the resources available to set up management actions, such as conservation or restoration remain strongly limited. Methods designed to spatially allocate these actions while maximising their ecological benefits are urgently needed. Whereas conservation planning methods have been extensively developed in the past decades, improvements in restoration planning are still needed to build efficient management tools. This methodological gap may be explained by the difficulties encountered when estimating the pre-disturbance ecological conditions (i.e. reference conditions) which are often required to compare past and present ecosystem states.

2. Here, the species composition of stream fish assemblages in 607 river stretches of the Pas-de-Calais department in the north of France was predicted using ecological niche models. Current species occurrences were predicted according to four environmental variables, including two variables related to human-induced disturbances (i.e. the proportion of river stretches impacted by hydraulic works and the local geomorphological alterations). The fish assemblages potentially present in absence of such disturbances were then predicted using hindcasting modelling, which consists in artificially setting to zero the values of the disturbance variables in the models.

3. A framework based on a multi-faceted approach of the diversity was applied to the current fish assemblages and the ones predicted under the two pre-disturbed scenarios (i.e. restoration scenarios) to assess their respective suitability for management.

4. While the theoretical restoration of the natural flow regimes was likely to result in few changes in fish assemblages' composition and consequently in their multi-faceted diversity, the restoration of stream natural geomorphological characteristics was predicted to reduce the taxonomic diversity but increase the functional diversity, the natural heritage interest and the socio-economic interest of the fish assemblages.

5. This study provides environmental decision-makers with a tool able to precisely and simultaneously identify the conservation and restoration actions that have to be undertaken as a priority, by comparing the current and pre-disturbance multifaceted diversity indices.

Keywords: *River, Catchment, Biodiversity, Habitat management, Disturbance, Fish.*

Introduction

Freshwater ecosystems are exposed to numerous anthropogenic pressures and belong to the most threatened biomes of the planet (Sala *et al.*, 2000; Gleick, 2003; Feld *et al.*, 2011). Human-induced alterations of the natural river conditions strongly affect aquatic communities (Dudgeon *et al.*, 2006; Vörösmarty *et al.*, 2010). The sustainable management of freshwater environments is thus a key element to help mitigate and counterbalance the global loss of biodiversity (Bernhardt *et al.*, 2005; Palmer *et al.*, 2008; Naiman, 2013). Yet, few evidence of effective implementation of river management actions resulting from the efforts of both scientists and environmental decision-makers have been reported so far (Knight *et al.*, 2008, 2011; Thomas, 2014). Therefore, people involved in freshwater ecosystems management have to improve their understanding of how and where to use at best the two management approaches that are currently available (Dobson *et al.*, 1997; Young, 2000). The first one is the conservation (i.e. protection) of the ecosystems that are only slightly disturbed or that experience exceptional loss of habitat, and which also host species of conservation relevance (Myers *et al.*, 2000). The second management approach is the restoration of aquatic habitats, which is the single available technique to mitigate the ecological alterations of already disturbed rivers (Young, 2000; Søndergaard and Jeppesen, 2007). The appropriate use of these two management approaches is even more critical since the financial and human resources allocated to the management of freshwater ecosystems are often limited, making it impossible to protect or restore all river stretches (Bernhardt *et al.*, 2005; Nel *et al.*, 2009). This emphasises the essential need to identify the river stretches where the implementation of restoration and conservation actions is likely to provide the greatest ecological benefits to freshwater ecosystems (Fullerton *et al.*, 2010; Wilson *et al.*, 2011; Hermoso *et al.*, 2012). The methods that address this prioritisation issue belong to the scientific fields of conservation (Margules and Pressey, 2000) and restoration (Hermoso *et al.*, 2012) planning. Classically, these methods assess the relative suitability for management of a set of planning units (e.g. areas, river stretches, catchments) on the basis of the local attributes of biological or environmental features (Sarkar and Margules, 2002). While the methodological intricacies of conservation planning have been extensively investigated, only few studies have attempted to quantitatively deal with restoration planning issues (Noss *et al.*, 2009; Knight *et al.*, 2011; Wilson *et al.*, 2011). Some of them have applied a complementarity-based approach (Vane-Wright *et al.*, 1991) to optimise the spatial allocation of restoration actions (e.g. Langhans *et al.*, 2014; Yoshioka *et al.*, 2014) whereas other studies have based their restoration plan on

scoring indices (e.g. Petty and Thorne, 2005; Zhao *et al.*, 2013). However, few studies have identified which option is the most ecologically relevant between conservation, restoration, both conservation and restoration, or doing nothing. To address this issue, it is essential to jointly identify both conservation and restoration priorities, given the existing trade-off between conservation and restoration measures (Young, 2000; Moilanen *et al.*, 2011; Funk *et al.*, 2013). For instance, Pool *et al.* (2013) have focused on the number of native and non-native stream fish species to identify the priority areas for conservation (i.e. presenting high native but low non-native species richness) and for restoration (i.e. showing high richness for both native and non-native species). Another option is to select a set of criteria on which the conservation interest of species assemblages is evaluated and use it to compute a score for each of the considered planning units. Planning units with the highest scores are then earmarked for conservation whereas those of lowest scores are earmarked for restoration (e.g. Bergerot *et al.*, 2008; Chantepie *et al.*, 2011). However, assuming that low conservation priorities coincide with high restoration priorities implies that the local biological and physical recovery potentials are similar for all planning units, which is generally not true (Beechie *et al.*, 2010; Moilanen *et al.*, 2011). The recovery or restoration potential of a natural area can be defined as the difference between the ecological quality of the ecosystem in its current state and in reference conditions; (Reynoldson *et al.*, 1997), which are also the conditions expected after restoration (Pärtel *et al.*, 2011; Funk *et al.*, 2013; Yoshioka *et al.*, 2014). Since the state likely reached after restoration by an ecosystem cannot be empirically quantified, means to estimate its natural conditions are thus required (Hermoso *et al.*, 2011). The reference condition concept has been mostly used in the context of regulatory frameworks' application (Stoddard *et al.*, 2006; Pont *et al.*, 2007), but also in restoration planning (Nestler *et al.*, 2010; Soranno *et al.*, 2011). For instance, Hermoso *et al.* (2009) have identified local restoration priorities using site-specific comparison of fish assemblages currently observed and expected under pre-disturbance conditions on the basis of the assemblages observed in environmentally similar reference sites, which were determined *a priori* (e.g. using disturbance indices). However, the *a priori* selection of reference sites is not always possible (e.g. when all the studied planning units are heavily disturbed; Friberg *et al.*, 2011; Launois *et al.*, 2011; Grownns *et al.*, 2013) and may even be inappropriate given that the choice of the alteration criteria to discriminate between impacted and reference sites is highly subjective (Kilgour and Stanfield, 2006; Grownns *et al.*, 2013). To address this issue, the concept of 'analytical reference condition' was developed (Downs *et al.*, 2011). It involves the modelling of the pre-disturbance state of the studied system, and it is also called

hindcasting modelling (Kilgour and Stanfield, 2006; Launois *et al.*, 2011). The analytical reference condition is obtained by lowering the value of the anthropogenic disturbance variables included in predictive models, thus providing an estimation of the value of the response variable with reduced or no disturbances (Baker *et al.*, 2005; Soranno *et al.*, 2011). For instance, Launois *et al.* (2011) have used hindcasting modelling to build a fish-based index to assess the ecological integrity of lakes in France, though most of the studied lakes were already strongly altered. To our knowledge, no study has used this approach to identify simultaneously spatial conservation and restoration priorities. In that context, a conservation and restoration planning framework was developed and applied to the fish assemblages of the river network of the Pas-de-Calais department in northern France. The choice of this study case was justified by the fact that (i) fish species are among the most threatened freshwater taxa (Darwall and Vié, 2005; Olden *et al.*, 2010), (ii) fish species are good indicators of river restoration (Woolsey *et al.*, 2007) since they may respond rapidly to habitat changes (Roni *et al.*, 2005), and (iii) the aquatic ecosystems of the Pas-de-Calais department are all heavily altered (e.g. intensive agricultural practices, river fragmentation by hydraulic works) (Lefebvre, 2007). To support the implementation of management actions with local decision-makers, this study has focused on the restoration of two of the main human-induced disturbances of freshwater ecosystems: the alteration of the natural flow regimes (Bunn and Arthington, 2002; Nilsson *et al.*, 2005) and the degradation of the natural geomorphological characteristics of rivers (Søndergaard and Jeppesen, 2007).

Methods

STUDY AREA

The Pas-de-Calais department is one of the 96 French metropolitan administrative subdivisions, located in northern France and covering an area of 6 671 km² (**Figure 1**). It is drained by approximately 1 400 km of streams. This river network is made up of nine coastal catchments along the English Channel in the western and northern parts that are entirely included within the department boundaries, and nine subcatchments that partially flow within the department and are all tributaries of the Scheldt River, whose mouth is located in the Netherlands. A simplified river network was extracted from the SYRAH-CE database (Chandesris *et al.*, 2008) and divided into 607 river stretches (i.e. the planning units considered in this study) whose length ranges from 0.9 to 6.8 km (average length of 2.3 km).

The past industrial activities of the Pas-de-Calais department, such as coal mining and production of flour and textile by watermills have strongly impacted the river network. Despite the end of all mining activities at the end of the 20th century, the intensification of agricultural and cattle production has actively contributed to the alteration of riverbeds and riparian areas. In addition, about 1 000 hydraulic works are still present in the department, and forty-one percent of the total length of the river network is impacted by these hydraulic works with the establishment of unnatural lentic hydrosystems upstream of each hydraulic work (Mueller *et al.*, 2011; Rolls *et al.*, 2013).

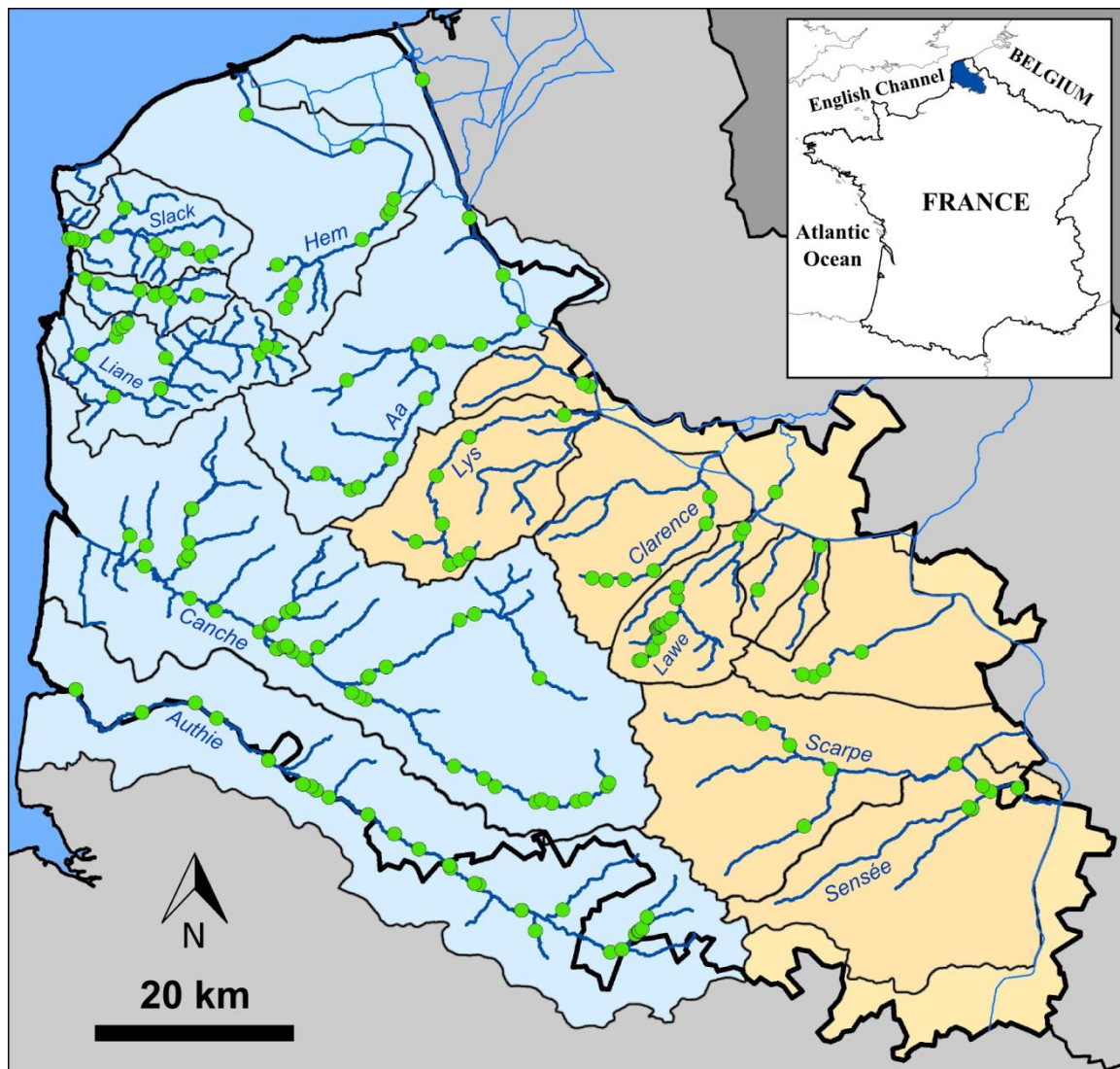


Figure 1. River network (blue lines) of the Pas-de-Calais department (delineated by a bold black line). The catchments (delimited by a thin black line) are coloured in light blue if they are entirely located within the department (i.e. coastal catchments flowing into the English Channel) or in light orange if they are tributaries of the Scheldt River, whose mouth is located in the Netherlands. The green circles represent the 182 sites where fish sampling has been conducted.

FISH DATA

Two sources of fish data were considered in this study, both resulting from standardised electrofishing surveys. First, data related to 123 sites sampled between 1994 and 2011 were extracted from the national fish database provided by the French National Agency for Water and Aquatic Environment (ONEMA) (see Poulet *et al.*, 2011 for details). Second, on the basis of a previous study providing a division of the river network in homogeneous subcatchments according to their environmental characteristics (Lefebvre, 2007), the subcatchments without sampling sites from the ONEMA fish data were identified and sampled in 2012 or 2013 (59 additional sampling sites). Given the high proportion of the river network which is under the impact of hydraulic works, the sampling protocol was balanced between non-impacted and impacted (i.e. located upstream of a hydraulic work) river stretches. The final observed fish dataset consisted of 182 sampled sites (**Figure 1**), which described the fish assemblages present in 139 out of the 607 river stretches of the Pas-de-Calais river network. A total of 35 different fish species was identified (**Tables 1** and **S1**).

Table 1. List of species, origin, conservation status, fishing interest, observed occurrence frequency (i.e. among the 139 sampled river stretches), and predicted occurrence frequency (i.e. proportion of river stretches where the species is predicted to be present; N=607) under the “CURRENT”, “FLOWREGIME” and “GEOMORPH” scenarios. Species are sorted alphabetically by their scientific name.

Scientific name	Common name	Origin ¹	Conservation status ²	Fishing Interest ³	Observed occurrence frequency	CURRENT occurrence frequency	FLOWREGIME occurrence frequency	GEOMORPH occurrence frequency
<i>Abramis brama</i> (L., 1758)	Common bream	N	LC	SA	0.079	0.089	0.129	0.051
<i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758)	European eel	N	CR	CF	0.662	0.494	0.465	0.774
<i>Barbatula barbatula</i> (L., 1758)	Stone loach	N	LC	WFI	0.115	0.100	0.142	0.074
<i>Carassius sp.</i> (Jarocki, 1822)	Crucian carp	IE	LC	SA	0.086	0.084	0.015	0.005
<i>Cottus perifretum</i> Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005	Celtic bullhead	N	LC	WFI	0.820	0.761	0.768	0.962
<i>Esox lucius</i> (L., 1758)	Pike	N	LC	CF	0.086	0.084	0.025	0.000
<i>Gasterosteus gymnaurum</i> Cuvier, 1729	Three-spined stickleback	N	LC	WFI	0.532	0.292	0.163	0.000
<i>Gobio gobio</i> (L., 1766)	Gudgeon	N	LC	RA	0.158	0.115	0.013	0.091
<i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784)	Brook lamprey	N	B-III, H-II, LC	WFI	0.331	0.183	0.168	0.000
<i>Leuciscus leuciscus</i> (L., 1758)	Common dace	N	LC	WFI	0.058	0.016	0.008	0.000
<i>Oncorhynchus mykiss</i> Richardson, 1836	Rainbow trout	NNE	NE	CF	0.216	0.138	0.061	0.247
<i>Perca fluviatilis</i> L., 1758	European perch	N	LC	CF	0.144	0.130	0.122	0.091
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L., 1766)	Eurasian minnow	N	LC	WFI	0.122	0.122	0.124	0.178
<i>Platichthys flesus</i> (L., 1758)	Flounder	N	LC	RA	0.072	0.058	0.054	0.044
<i>Pungitius laevis</i> (Cuvier, 1829)	Nine-spined stickleback	N	LC	WFI	0.151	0.109	0.104	0.031
<i>Rutilus rutilus</i> (L., 1758)	Roach	N	LC	RA	0.266	0.219	0.143	0.089
<i>Salmo salar</i> L., 1758	Atlantic salmon	N	B-III, H-II, H-V, LC	CF	0.058	0.040	0.099	0.046
<i>Salmo trutta</i> L., 1758	Brown trout	N	LC	CF	0.662	0.451	0.379	1.000
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L., 1758)	Rudd	N	LC	RA	0.094	0.072	0.041	0.044
<i>Tinca tinca</i> (L., 1758)	Tench	N	LC	RA	0.058	0.033	0.007	0.012

¹ Origin: N = native; NNE = non-naturalized exotic; IE = invasive exotic.

² Conservation regulations and lists: B-III = appendix III of the Bern convention; H-II and H-V = appendices II and V of the European Directive “Fauna-Flora-Habitats”; NE, LC and CR = not evaluated, least concerned and critically endangered species according to the IUCN Red List, respectively.

³ Categories of fishing interest: WFI = without fishing interest; SA = of interest to sportive anglers; RA = of interest to recreational anglers; CF = of interest to commercial fishermen.

ENVIRONMENTAL VARIABLES

For each of the 607 river stretches, four environmental variables were considered to characterise the local hydrological and disturbance conditions. They were computed using ArcGIS 10 software (ESRI, 2011). First, two hydrographical variables relevant to explain the spatial distribution of stream fish species (Oberdorff *et al.*, 2001; Buisson *et al.*, 2008) were used: the relative location of the river stretch along the upstream-downstream gradient (“UD_GRAD”) which ranged from 0 (estuary) to 1 (spring) and the area of the drainage catchment upstream of the considered river stretch (“CAT_AREA”; km²). For the latter variable, the data were extracted from a digital hydrographic network of France (RHT, “Réseau Hydrographique Théorique”, see Pella *et al.*, 2012 and Lamouroux *et al.*, 2014 for details). Second, two variables related to local disturbances were used: the proportion of the river stretch length impacted by hydraulic works (“FLOW_ALT”) and a synthetic index of the local geomorphological disturbances (“GEOMORPH_ALT”). The former variable was computed on the basis of an extensive inventory of the hydraulic works of the department that has gathered information on their location and attributes (e.g. height, width). The latter variable was extracted from the SYRAH-CE database (Chandesris *et al.*, 2008). This database gathers information on the geomorphological conditions of each river stretch according to six factors, each one related to a local characteristic (**Table 2**): (i) river discharge, (ii) connectivity to groundwater, (iii) connectivity to floodplain waterbodies, (iv) depth and width of the river channel, (v) structure and composition of the riverbed substratum, and (vi) structure of the riverbanks. The alteration of each of these six factors has been evaluated through a continuous score ranging from 0 (not altered) to 1 (strongly altered). A principal component analysis (PCA) was computed on these six factors. The first axis of the PCA accounted for 45.4% of the total variability and was positively correlated to each of the six factors. The values of the first axis of the PCA were then standardised between 0 (slightly disturbed) and 1 (strongly disturbed) in order to get a gradient of geomorphological disturbances (“GEOMORPH_ALT”).

Table 2. Factors included in the assessment of the local geomorphological disturbances of the river stretches. The main potential anthropogenic causes of these disturbances and the corresponding possible management actions are also described. These information were gathered from local expert knowledge and from the literature (e.g. Bernhardt *et al.*, 2005; Woolsey *et al.*, 2007; Beechie *et al.*, 2008; Fullerton *et al.*, 2010; Mueller *et al.*, 2011; Kristensen *et al.*, 2012; Morandi *et al.*, 2014).

Observed disturbance	Potential anthropogenic causes	Possible management actions
Changes in river discharge	Water withdrawals for human uses (e.g. irrigation, drinking, hydroelectricity) Flood control, channelisation	Creation of retention wetlands Management plans to improve upstream water uses and flow
Loss in connectivity to groundwater	Sediment trapping and riverbed clogging Channelisation	Riverbed dredging combined with the removal of upstream hydraulic works River renaturalisation and re-meandering
Loss in connectivity to floodplain waterbodies	Artificialisation of the riverbanks (e.g. embankments, dykes), channelisation	Renaturalisation of the riverscape, removal of embankments
Changes in depth and width of the river channel	Channelisation, artificialisation of the riverbanks	River renaturalisation and re-meandering
Structural and compositional alterations of the riverbed substratum	Upstream presence of hydraulic barriers Channelisation Riverbed clogging due to upstream erosion of the riverbanks	Upstream removal of hydraulic barriers Supply of sediments Flow diversification with the placement of wood debris and boulders in stream Riverbank stabilisation by active replanting of riparian vegetation
Structural alterations of the riverbanks	Artificialisation of the riverbanks Loss of riparian vegetation	Removal of embankments Riverbank stabilisation by active replanting of riparian vegetation

MODELLING PROCEDURE

The observed spatial distribution of each fish species was related to the four environmental variables using species distribution models (SDM) (Guisan and Zimmermann, 2000; Elith and Leathwick, 2009). Five different statistical algorithms (i.e. generalised additive models, generalised linear models, artificial neural networks, generalised boosted models and random forests) were applied using R 2.14.2 software (R Development Core Team, 2012) and the *biomod* library (Thuiller *et al.*, 2009). For each species, the five models were run 10 times resulting in 50 sets of predicted probabilities of occurrence for each of the 607 river stretches. Following Marmion *et al.* (2009), these 50 sets were averaged to get the final predicted probabilities of occurrence. For each species, the probabilities of occurrence were then converted into presence/absence predictions using the threshold that maximised simultaneously the number of true presences and true absences (Fielding and Bell, 1997).

As recommended by Stockwell and Peterson (2002), this modelling procedure was not applied to species sampled too rarely (i.e. occurring in less than 5% of the 139 sampled river stretches; 15 species; **Table S1**). The spatial distribution of the 20 other species (**Table 1**) was modelled and a first species dataset was built, which consisted of the fish assemblages predicted for the 607 river stretches in the current environmental conditions (hereafter “CURRENT”).

The relative contribution of the four environmental variables in explaining fish species spatial distribution was quantified to ensure that the influence of these variables on species distribution was strong enough, especially for the two variables related to human-induced disturbances.

To predict the fish assemblage likely to be found in each river stretch after the implementation of theoretical restoration actions, hindcasting modelling was used. For each river stretch, the models previously calibrated on the current environmental conditions were used to predict the probabilities of occurrence of the 20 modelled species under two restorations scenarios. First, the fish assemblages that are likely to be found after the complete restoration of the geomorphological conditions were predicted by setting to zero the “GEOMORPH_ALT” variable. Second, the same approach was followed to assess the influence of the restoration of natural flow regimes (i.e. after the complete removal of the hydraulic works) by setting to zero the “FLOW_ALT” variable. The resulting species spatial

distributions were assembled to determine the fish assemblages predicted under the first (hereafter “GEOMORPH”) and second (hereafter “FLOWREGIME”) restoration scenario.

ASSESSMENT OF THE DIVERSITY OF FISH ASSEMBLAGES

Following a prioritisation framework developed by Maire *et al.* (2013), the interest of the fish assemblage predicted in each planning unit (i.e. river stretch) was assessed through different measures of diversity. Nine quantitative indices were computed, each of them belonging to one of the four following aspects of diversity: taxonomic diversity, functional diversity, natural heritage interest and socio-economic interest. These four aspects of diversity and their associated indices are briefly presented below (see Maire *et al.*, 2013 for details).

The assessment of the taxonomic diversity of each river stretch was made on the basis of three indices: (i) the total number of fish species, (ii) the range-sized rarity of the species present (i.e. Rarity Index; Fattorini, 2006), and (iii) the originality (i.e. rarity) of the species assemblage relative to the assemblages predicted in the other river stretches of the department (Maire *et al.*, 2013).

The functional diversity was assessed using three indices based on the characterisation of each species *via* 21 biological, ecological or functional traits (see Buisson *et al.*, 2013 and Maire *et al.*, 2013 for a description of these traits): (i) the traits diversity (Buisson and Grenouillet, 2009), (ii) the functional originality (Buisson *et al.*, 2013), and (iii) the functional uniqueness (Buisson *et al.*, 2013).

The natural heritage interest of each fish assemblage was assessed using two indices based on (i) the conservation status (i.e. Biodiversity Conservation Concern; Fattorini, 2006) and (ii) the biogeographical origin (i.e. Origin Index; Bergerot *et al.*, 2008) of the species present.

Finally, the socio-economic interest of the fish assemblages was evaluated using an index reflecting the different levels of fishing interest of each species present (i.e. Fishing Interest Index; Maire *et al.*, 2013).

The nine indices were standardised following the procedure proposed by Maire *et al.* (2013) to make them comparable. Consequently, the values of each index range from 0 (low diversity) to 1 (high diversity). One single value for each aspect of diversity was then obtained by summing the indices belonging to the same aspect of diversity.

Changes in the characteristics of fish assemblages predicted under the two restoration scenarios were investigated at the scale of the entire river network. Friedman's method for randomized blocks (which allows nonparametric comparisons of paired samples; Sokal and Rohlf, 1995) was performed to test for the effect of the scenario (i.e. "CURRENT", "GEOMORPH" and "FLOWREGIME") on the values of each aspect of diversity. When significant, the analysis was followed by a Wilcoxon's signed-ranks test to evaluate the significance of the differences between scenarios after a Bonferroni adjustment for multiple comparisons (Sokal and Rohlf, 1995).

Finally, the resulting aspects of diversity were also standardised and summed to compute a multifaceted diversity index that summarises all the information previously considered, as it is usually done with multi-criteria scoring approaches (Bergerot *et al.*, 2008; Maire *et al.*, 2013).

SPATIAL PRIORITISATION OF MANAGEMENT ACTIONS

First, the multifaceted diversity index was computed for the predicted fish assemblages of the (i) "CURRENT", (ii) "GEOMORPH" and (iii) "FLOWREGIME" datasets. This resulted in three multifaceted diversity values for each river stretch, the first one (i.e. related to the "CURRENT" dataset) assessing the present-day conservation priority, while the second and third ones (i.e. related to the "GEOMORPH" and "FLOWREGIME" datasets, respectively) assessed the interest of the fish assemblage expected after the restoration of the natural geomorphological characteristics or after the restoration of the natural flow regimes, respectively.

The difference between the present-day multifaceted diversity index and the one expected under each restoration scenario was calculated. High positive values (i.e. when the fish assemblages predicted under restored environmental conditions have a higher multifaceted diversity index than the fish assemblages predicted under current conditions) highlighted positive restoration interests (i.e. restoration priorities). In contrast, if river stretches obtained negative values, it may imply that their restoration is likely to decrease the multifaceted diversity index of the expected fish assemblages. Consequently, these river stretches were identified as not suitable for restoration purposes.

Results

FISH ASSEMBLAGES PREDICTED UNDER THE DIFFERENT RESTORATION SCENARIOS

Among the 20 species modelled, eight of them showed a restricted distributional range at the scale of the Pas-de-Calais department (i.e. present in less than 10% of the sampled river stretches). Only four species were found in more than 50% of the sampled river stretches (i.e. the Celtic bullhead *Cottus perifretum*, the European eel *Anguilla anguilla*, the brown trout *Salmo trutta* and the three-spined stickleback *Gasterosteus gymnotus*), which are all native species (**Table 1**).

The contribution of the four environmental variables in explaining fish distribution was strongly different depending on the species. On average, the two hydrographical variables showed the greatest relative importance: $33.3\% \pm 15.7\%$ for the “CAT_AREA” variable and $29.6\% \pm 23.7\%$ for the “UD_GRAD” variable. The two variables related to human-induced disturbances had an average relative importance of $21.4\% \pm 14.3\%$ for the “FLOW_ALT” variable and $16.1\% \pm 14.9\%$ for the “GEOMORPH_ALT” variable.

The analyses of the predicted spatial distributions under the two restoration scenarios have highlighted various changes in species occurrence frequencies (i.e. proportion of river stretches where the species is predicted to be present) in comparison to the present-day predictions (**Table 1**). First, the restoration of natural flow regimes could have a negative effect on the distribution of most cyprinid species, such as the Crucian carp *Carassius sp.* (i.e. change of -70.2% in its occurrence frequency between the “CURRENT” and “FLOWREGIME” scenarios) or the roach *Rutilus rutilus* (-34.7%). In contrast, despite remaining quite low, occurrence frequencies were predicted to increase for several rheophilic species, such as the Atlantic salmon *Salmo salar* (+147.5% in its occurrence frequency) or the stone loach *Barbatula barbatula* (+42.0%). Second, four species (i.e. the three-spined stickleback, the brook lamprey *Lampetra planeri*, the pike *Esox lucius* and the common dace *Leuciscus leuciscus*) are expected to disappear from the Pas-de-Calais department following the restoration of the natural geomorphological conditions (i.e. “GEOMORPH” scenario). Furthermore, this restoration scenario could have a negative effect on the distribution of many species, especially the roach (i.e. change of -59.4% in its occurrence frequency between the “CURRENT” and “GEOMORPH” scenarios) and the nine-spined stickleback *Pungitius*

laevis (-71.6%). In contrast, the occurrence frequencies of the three currently most common species (i.e. the Celtic bullhead, the European eel and the brown trout) are expected to substantially increase under this restoration scenario. For instance, all river stretches of the Pas-de-Calais department could become suitable for the brown trout under this scenario.

The total number of distinct fish assemblages predicted in the current environmental conditions (187 different assemblages) was higher than the number of distinct fish assemblages expected under the two restoration scenarios (147 and 78 different assemblages for the “FLOWREGIME” and the “GEOMORPH” scenarios, respectively). The fish assemblage the most frequently predicted was made up of the Celtic bullhead alone in the current environmental conditions (20.2% of the river stretches) and under the “FLOWREGIME” scenario (25.5%), while the assemblage made up of the Celtic bullhead, the European eel and the brown trout was the most frequently found under the “GEOMORPH” scenario (37.9%).

EFFECT OF THE RESTORATION SCENARIO ON THE DIVERSITY OF FISH ASSEMBLAGES

Significant differences in the four aspects of diversity were detected between the “CURRENT” and the two restoration scenarios (Friedman tests, $p < 0.05$). Nevertheless, these differences were substantially higher between the “CURRENT” and “GEOMORPH” scenarios than between the “CURRENT” and “FLOWREGIME” scenarios (**Figure 2**). For both restoration scenarios, the taxonomic diversity of the fish assemblages expected after restoration was significantly lower on average than the one of the fish assemblages predicted in the current environmental conditions, while the functional diversity, the natural heritage interest and the socio-economic interest were higher (Wilcoxon’s signed-ranks tests; $p < 0.05$ after Bonferroni adjustment).

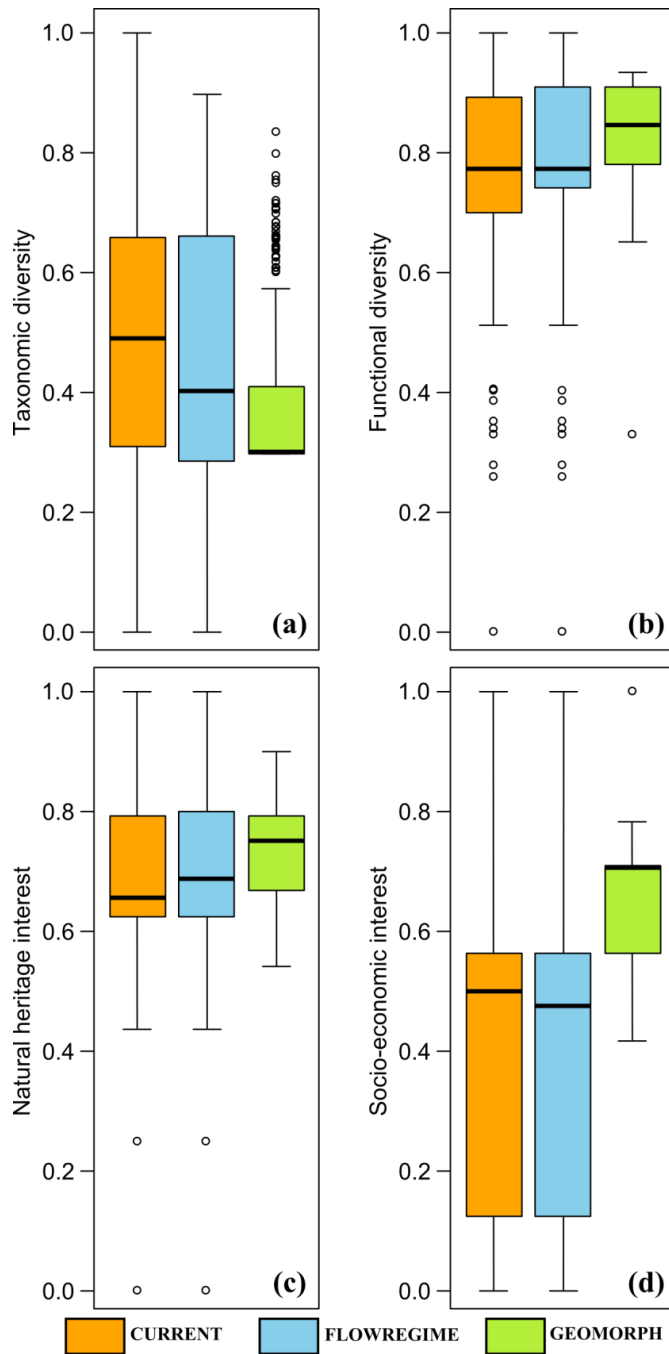


Figure 2. Influence of the restoration scenarios on the four aspects of diversity considered in this study: (a) taxonomic diversity, (b) functional diversity, (c) natural heritage interest, and (d) socio-economic interest. The boxplots corresponding to the “CURRENT”, “FLOWREGIME” and “GEOMORPH” scenarios are coloured in orange (left boxes), blue (middle boxes) and green (right boxes), respectively. The median is denoted by the bold horizontal line, the box delimits the interquartile range, and the whisker lines extend to the observed maxima and minima, except for the outliers symbolized by circles.

SPATIAL PRIORITISATION OF MANAGEMENT ACTIONS

First, the spatial conservation priorities were obtained using the multifaceted diversity index computed on the “CURRENT” fish dataset (**Figure 3**). The river stretches of highest conservation priority were located within the coastal catchments in the western part of the department (e.g. the Canche and Liane rivers; see **Figure 1** for river names), while the tributaries of the Scheldt River (i.e. eastern part of the department) presented a substantially lower conservation interest.

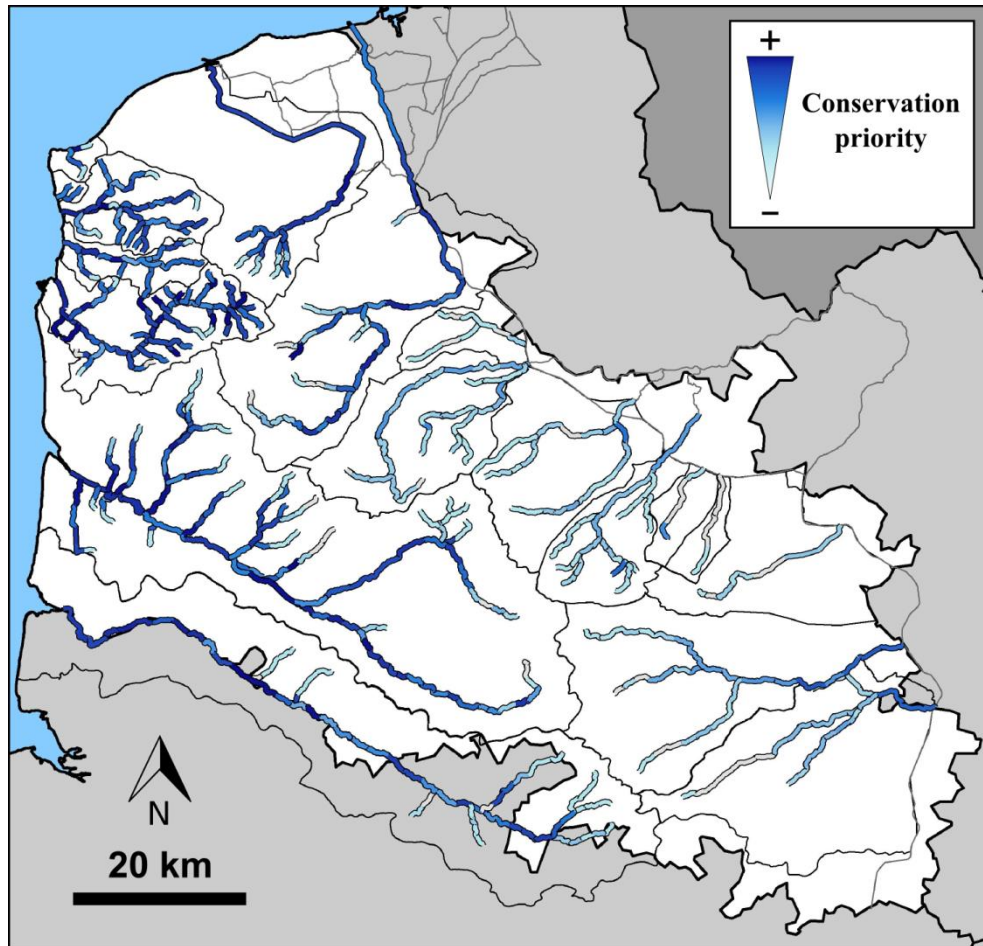


Figure 3. Current conservation priorities for stream fish assemblages of the Pas-de-Calais department based on the “CURRENT” fish dataset. River stretches are ranked from low (white) to high (dark blue) conservation priority through a blue colour ramp.

Second, the geomorphological restoration priorities were calculated by comparing the multifaceted diversity index computed on the fish assemblages predicted under the “CURRENT” and the “GEOMORPH” scenarios (**Figure 4**). The river stretches that seemed the most suitable to be geomorphologically restored were located within the subcatchments of the Scheldt River (e.g. the Clarence and Lawe rivers). In addition, the most upstream river stretches (i.e. headwater streams) of the department presented overall high geomorphological restoration priorities.

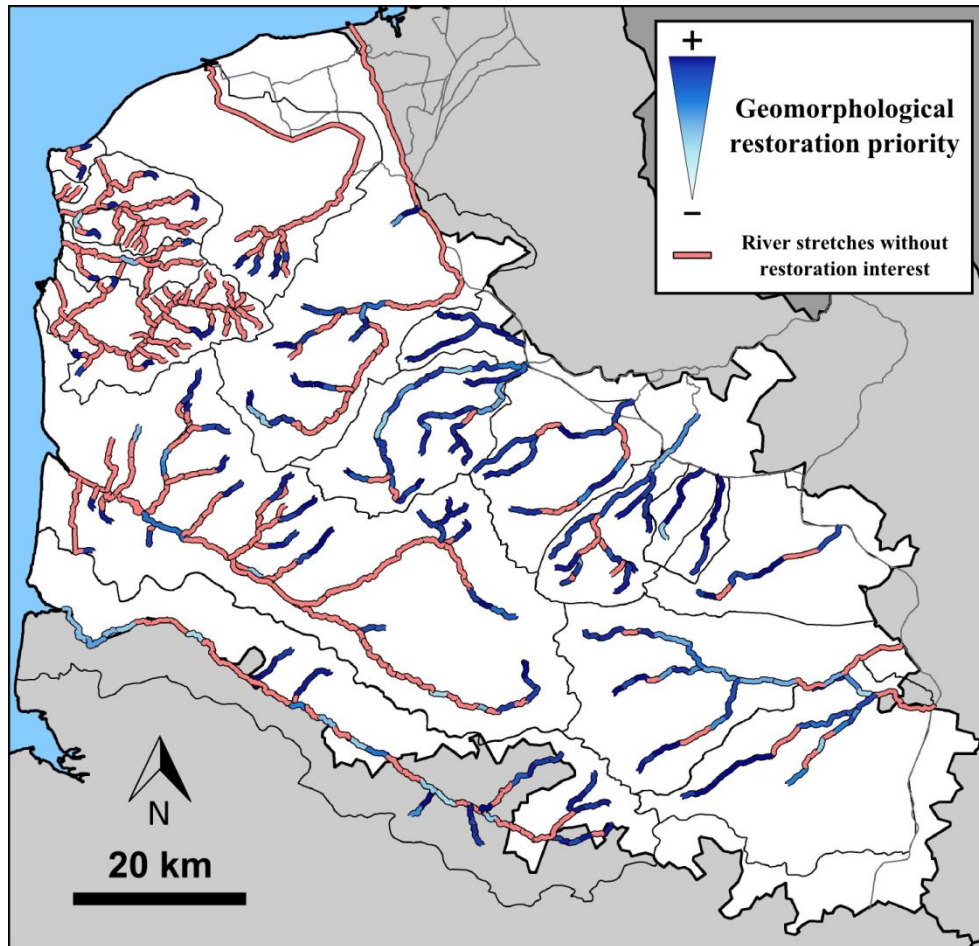


Figure 4. Geomorphological restoration priorities of the river network of the Pas-de-Calais department. These spatial priorities were obtained by subtracting the multifaceted diversity value computed on the current fish assemblages (i.e. “CURRENT” scenario) to the one computed on the fish assemblages predicted under natural (i.e. restored) geomorphological conditions (i.e. “GEOMORPH” scenario). The river stretches are ranked from low (white) to high (dark blue) restoration priority through a blue colour ramp. The river stretches without restoration interest (i.e. negative restoration priority) are displayed in red.

Last, the spatial priorities for the restoration of natural flow regimes were similarly determined by comparing the multifaceted diversity index expected under the “CURRENT” and the “FLOWREGIME” scenarios (**Figure 5**). The highest flow regime restoration priorities were mostly found for the main river (i.e. not the tributaries) of the western catchments of the department (e.g. the Slack and Authie rivers), as well as for several river stretches of the east of the department (e.g. located along the Lawe river).

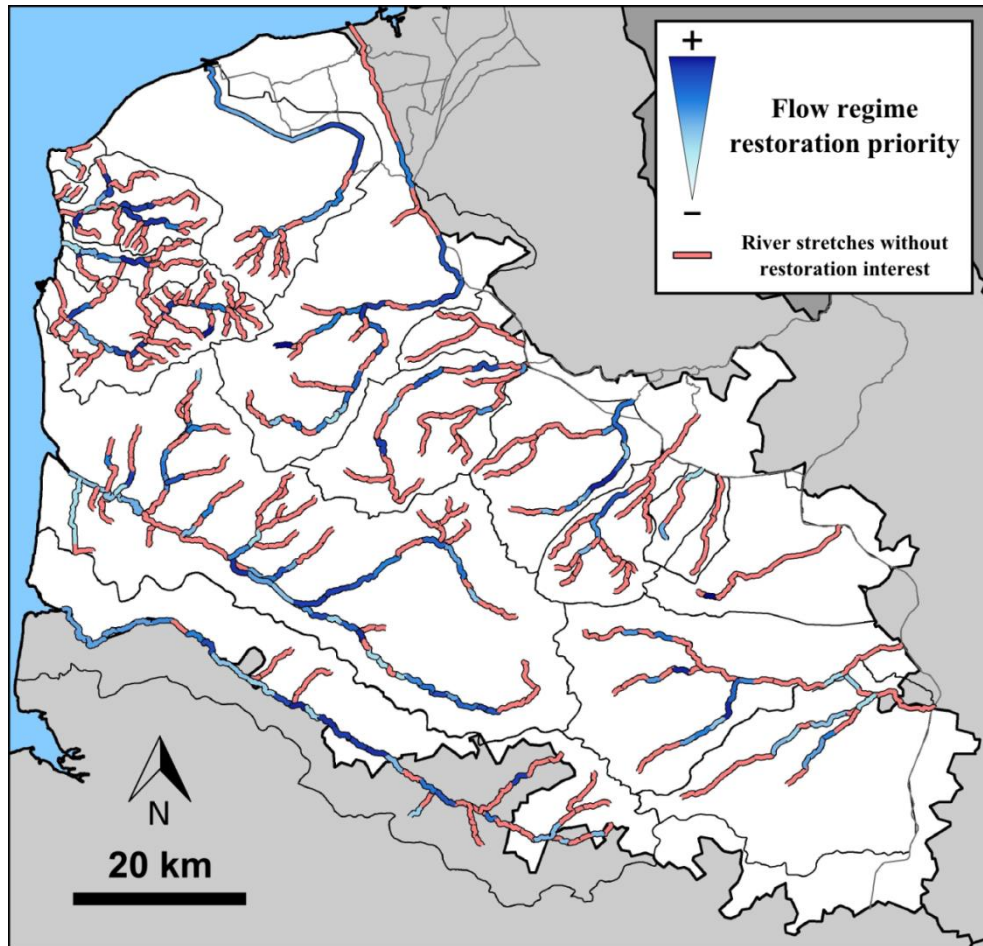


Figure 5. Spatial priorities for flow regime restoration of the river network of the Pas-de-Calais department. These priorities were obtained by subtracting the multifaceted diversity value of the current fish assemblages (i.e. “CURRENT” scenario) to the one of the fish assemblages predicted after the restoration of the natural flow regimes (i.e. “FLOWREGIME” scenario). The river stretches are ranked from low (white) to high (dark blue) restoration priority through a blue colour ramp. The river stretches without restoration interest (i.e. negative restoration priority) are displayed in red.

For both restoration scenarios, a substantial proportion of the river stretches was identified as not suitable for restoration purposes, given that the interest of the local fish assemblage was likely to decrease after restoration.

Discussion

AN INNOVATIVE FRAMEWORK FOR RESTORATION AND CONSERVATION PRIORITISATION

In this study, a framework was developed to spatially prioritise planning units (i.e. river stretches) based on their conservation interest and restoration potential, and was applied

to the river network of the Pas-de-Calais department in northern France. This prioritisation has focused on stream fish assemblages as they are known to be good indicators for river health (Pont *et al.*, 2007) and river restoration (Woolsey *et al.*, 2007) assessments. The conservation interest of the fish assemblages currently present in streams was first used to identify the river stretches that have to be protected as a priority. It was then compared to the interest of the fish assemblages predicted under two restoration scenarios (i.e. restoration of natural geomorphological characteristics or restoration of natural flow regimes). This comparison resulted in the identification and mapping of the spatial restoration priorities of the river network of the Pas-de-Calais department.

The use of hindcasting modelling to define several analytical reference conditions (Downs *et al.*, 2011), each one related to a category of human-induced disturbances, and the prediction across a whole region of the fish assemblages expected under different restoration scenarios were part of the original aspects of this study. This approach was chosen due to the difficulty of selecting reference sites or reference environmental conditions *a priori* given the high overall anthropogenic disturbance of the freshwater ecosystems studied, as it is usually the case for highly impaired rivers (Downs *et al.*, 2011) or lakes (Launois *et al.*, 2011).

Given that the potential of ecological recovery is likely to be higher when the initial state of the system is better (Noss *et al.*, 2009), we suggest that the use of this prioritisation framework could be further improved by considering simultaneously (i) the conservation interest of the fish assemblage currently present in each river stretch and (ii) the ecological benefit potentially provided by the restorations measures. For instance, the restoration of a river stretch showing a moderate restoration potential and a good present-day conservation interest should be preferred to the restoration of a river stretch with an excellent restoration potential but a poor present-day conservation interest.

Then, once a set of river stretches has been selected for restoration, decision-makers may look back to the local characteristics of the anthropogenic disturbances. For instance, when focusing on the restoration of the natural geomorphological conditions, the information summarised in **Table 2** may help them identifying the management actions that are likely to be the most appropriate to mitigate the observed disturbances for the selected river stretches, and thus contribute to bridge the often limiting gap between ‘planning’ and ‘doing’ (Beechie *et al.*, 2010; Barmuta *et al.*, 2011; Pool *et al.*, 2013).

The framework for restoration and conservation prioritisation developed in this study can be efficiently exported to other taxa (e.g. macroinvertebrates, waterbirds), environmental realms (e.g. terrestrial, marine) and regions. Indeed, there are only three prerequisites to its application. First, a quantitative assessment of at least one environmental alteration is required and must be available for all the considered planning units (e.g. river stretches) (Soranno *et al.*, 2011). The description of the alterations should be as accurate as possible, and this is certainly the main limiting factor, given the complexity of collecting disturbance data (Trabucchi *et al.*, 2014). Second, the spatial distribution of species must respond to the considered alterations (Launois *et al.*, 2011). Last, the use of this framework relies on the availability of relevant information about the conservation status, the biogeographical origin, the ecological traits and the socio-economic interest of all the species considered (Maire *et al.*, 2013).

POTENTIAL EFFECT OF RIVER RESTORATION ON FISH DIVERSITY

The fish taxonomic diversity was predicted to decrease under the two restoration scenarios, which may be due to both the expected decline of several species and the expected reduction in the number of distinct assemblages. Consistently with Rahel (2007), this finding shows that the restoration of river natural environmental characteristics may lead to the homogenisation of the fish biodiversity at the regional scale toward a pristine and native fish assemblage. For the river network of the Pas-de-Calais department, the restoration of the natural geomorphological conditions is expected to result in the establishment of a dominant fish assemblage made up of three native species: the Celtic bullhead, the European eel and the brown trout. Despite the moderate conservation interest of this assemblage according to the four aspects of diversity considered in this study, the dominance of these three species expected after restoration seems not surprising since they form the pristine fish assemblage of the small coastal catchments of north-western France (Laffaille *et al.*, 2011).

For the three other aspects of diversity, results were contrasted depending on the restoration scenarios. Indeed, the differences predicted between the current conditions and the restoration of the natural flow regimes were small (i.e. few changes in species occurrence frequencies, and consequently few changes in the aspects of diversity), whereas the functional diversity, the natural heritage interest and the socio-economic interest of the fish assemblages were expected to be substantially higher in the restored geomorphological conditions. Therefore, we solely discuss below the changes in these three aspects of diversity predicted

under the geomorphological restoration scenario. First, the gain of functional diversity is probably due to the predicted decline of seven out of the eight cyprinid species modelled, such as the roach or the Crucian carp. Given that cyprinid species share a lot of biological traits in common, they are usually characterised by a low functional uniqueness and originality (Buisson *et al.*, 2013; Maire *et al.*, 2013). Second, the expected improvement of the average natural heritage interest of fish assemblages can be explained by both the predicted colonisation of restored river stretches by threatened species (e.g. the European eel, the Atlantic salmon) and the decline of invasive species such as the Crucian carp. Last, the potential increase in the socio-economic interest of fish assemblages could be due to the predicted concurrent expansion of the European eel and of three salmonid species (i.e. the brown trout, the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* and the Atlantic salmon), which are all of great interest for anglers and fishermen.

The prioritisation framework developed herein is based on a multi-faceted assessment of the diversity of fish assemblages. More traditional approaches commonly used in conservation planning would have also been applicable, such as those focusing solely on a taxonomic description of species (Margules and Pressey, 2000; Sarkar and Margules, 2002). However, the present study illustrates the considerable benefit of taking additional aspects of the diversity of species assemblages into consideration, consistently with Devictor *et al.* (2010) and Hidasi-Neto *et al.* (2013). It also emphasises how the use of an inadequate assessment of biodiversity may result in misleading conclusions on the effect of river restoration actions and may generate unreliable conservation and restoration prioritisations.

SPATIAL MANAGEMENT PRIORITIES FOR FRESHWATER ECOSYSTEMS OF THE PAS-DE-CALAIS DEPARTMENT

Overall, the rivers of the coastal catchments of the studied region (i.e. western and northern parts of the department) show high present-day conservation priorities, low geomorphological restoration priorities and fairly high flow regime restoration priorities. This may be explained by the absence of past mining activities in this area, as well as the high density of hydraulic works found in these coastal catchments (i.e. one hydraulic work every 1.30 river kilometres on average) in comparison with the eastern subcatchments (i.e. one hydraulic work every 2.44 river kilometres on average) of the Pas-de-Calais department. Furthermore, these rivers seem to present a good environmental suitability for species of conservation relevance, such as catadromous (e.g. the European eel) and anadromous (e.g. the

Atlantic salmon) species, despite the high fragmentation of the river network of these catchments due to the presence of small but numerous hydraulic works (Laffaille *et al.*, 2005; Rolls, 2011).

In contrast, the fish biodiversity of the river stretches located within the subcatchments of the Scheldt River (i.e. eastern part of the department) seems to be heavily affected by the past intensive mining activities. These river stretches are all headwater reaches of the Scheldt catchment. They are thus likely to present a low accessibility for catadromous and anadromous fish which is accentuated by both the downstream presence of many hydraulic barriers (e.g. culverts) and a substantial channelisation (Maes *et al.*, 2008). This illustrates some of the plausible causes of the low conservation priority and the high geomorphological restoration priority that were found for these river stretches.

Strong relationships between spatial management priorities and large-scale patterns of human-induced disturbances were thus highlighted, even if the spatial allocation of management actions required the assessment of these priorities at the finest available resolution (i.e. the river stretch) (Beechie *et al.*, 2008).

LIMITS AND PERSPECTIVES OF THE PRIORITISATION FRAMEWORK

Although the prioritisation framework developed in this study is a valuable contribution to help environmental managers to identify priority areas for protection or restoration, several components can still be further explored.

First, the main limitation of this study is probably the impossibility of accounting for the scarce species in the identification of management priorities due to the use of species distribution modelling, which is known to inaccurately predict the distribution of species with small sample sizes (Stockwell and Peterson, 2002; Barry and Elith, 2006). Yet, the species identified as scarce in the Pas-de-Calais department (see **Table S1** for the species list) are likely to be either threatened species (e.g. the river lamprey *Lampetra fluviatilis*), recently introduced invasive species (e.g. the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix*) or species sampled at the edge of their distributional range (e.g. the moderlieschen *Leucaspius delineatus*) (Keith *et al.*, 2011). Thus, accounting for such scarce species would likely change the values of the diversity indices and lead to different spatial management priorities (Wilson *et al.*, 2005; Elith and Leathwick, 2009).

Second, a lot of studies have highlighted the interest of accounting for the implementation costs of management actions in restoration and conservation planning (e.g. Naidoo *et al.*, 2006; Fullerton *et al.*, 2010; Wilson *et al.*, 2011; Hermoso *et al.*, 2012; Langhans *et al.*, 2014; Yoshioka *et al.*, 2014). These costs may be used as a proxy of the feasibility of the management actions, making it possible to avoid the most costly actions that are unlikely to be carried out (Fullerton *et al.*, 2010; Yoshioka *et al.*, 2014). They can also be used to develop cost-effective (i.e. effectively maximising the ecological benefits for a minimum cost) methods that may increase the probability of success of the implemented actions (Beechie *et al.*, 2008; Hermoso *et al.*, 2012; Langhans *et al.*, 2014).

Third, one of the classical flaws of restoration planning is to focus on small-scale restoration actions to mitigate locally observed anthropogenic disturbances (i.e. reactive management) instead of trying to remove the source of these disturbances at a broader scale (i.e. proactive management), especially for river management (Lake *et al.*, 2007; Palmer *et al.*, 2008; Beechie *et al.*, 2010). Indeed, not removing the causes of the observed alterations may cancel the benefits provided by implemented restoration actions (Lake *et al.*, 2007; Hermoso *et al.*, 2012). Particularly, identifying the source of the local geomorphological disturbances is often complex due to the tangle of many interacting causes. This issue seems especially hard to tackle when the root causes of the disturbances are diffuse (e.g. agriculture), historical (e.g. mining activities) or related to human presence (e.g. urbanisation), as observed at the scale of the Pas-de-Calais department, where reactive management often remains the single available and reliable mitigation option (Lefebvre, 2007).

Fourth, prior to the effective implementation of any management actions, a complementary monitoring of the actual fish assemblages and disturbances should naturally be conducted on the field at the selected river stretches (Søndergaard and Jeppesen, 2007; Langhans *et al.*, 2014). Similarly, it is essential to also monitor the ecosystem recovery after the implementation of restoration actions to assess and quantify its changes over time (Bernhardt *et al.*, 2005; Kristensen *et al.*, 2012). This would provide important feedbacks to the scientific community in order to increase our understanding of biophysical responses to restoration, and strengthen the chance of success of future restoration projects (Palmer and Bernhardt, 2006; Søndergaard and Jeppesen, 2007; Morandi *et al.*, 2014).

Last, the present study solely emphasises the first stage of the process of preserving and restoring freshwater ecosystems. Herein, this first stage was achieved with the

development of a framework that enables the spatial and comprehensive identification of restoration and conservation priorities related to stream fish assemblages, which can then be used to support the implementation of management actions with local decision-makers. However, the local stakeholders are likely to account for non-ecological factors (e.g. land-use conflicts) to address the question of where to implement restoration and conservation actions to achieve the greatest ecological recovery of rivers and streams (Palmer and Bernhardt, 2006; Thomas, 2014). Since the other stages of the decision-making process are often beyond the willingness of scientists and conservation planners, it is essential to improve the efficiency of both the results and the messages we deliver to local authorities by adapting our methods to their requirements and capacities of action (Smith *et al.*, 2009; Barmuta *et al.*, 2011; Knight *et al.*, 2011).

Supporting Information

Table S1. List of the species that have not been modelled in this study due to too small sample sizes.

Table S1. List of the species that have not been modelled in this study due to too small sample sizes (i.e. scarce species, observed in less than 5% of the sampled river stretches). The origin, conservation status, fishing interest and observed occurrence frequency (i.e. among the 139 sampled river stretches) are also shown. Species are sorted alphabetically by their scientific name.

Scientific name	Common name	Origin ¹	Conservation status ²	Fishing Interest ³	Observed occurrence frequency
<i>Alburnus alburnus</i> (L., 1758)	Common bleak	N	LC	RA	0.029
<i>Blicca bjoerkna</i> (L., 1766)	Silver bream	N	LC	SA	0.036
<i>Cobitis taenia</i> L., 1758	Spined loach	N	B-III, H-II, LC	WFI	0.029
<i>Cyprinus carpio</i> L., 1758	Common carp	NE	LC	RA	0.036
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L., 1758)	Ruffe	N	LC	SA	0.036
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	Silver carp	NNE	NE	SA	0.014
<i>Lampetra fluviatilis</i> (L., 1758)	River lamprey	N	B-III, H-II, H-V, LC	WFI	0.007
<i>Lepomis gibbosus</i> (L., 1758)	Pumpkinseed	NE	NE	WFI	0.007
<i>Leucaspius delineatus</i> (Heckel, 1843)	Moderlieschen	N	B-III, LC	WFI	0.029
<i>Liza ramada</i> (Risso, 1826)	Thin-lipped grey mullet	N	LC	CF	0.007
<i>Petromyzon marinus</i> L., 1758	Sea lamprey	N	B-III, H-II, LC	CF	0.007
<i>Rhodeus amarus</i> (Bloch, 1782)	Bitterling	N	B-III, H-II, LC	WFI	0.007
<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill, 1815)	Brook trout	NNE	NE	CF	0.007
<i>Sander lucioperca</i> (L., 1758)	Pike-perch	NE	LC	CF	0.014
<i>Squalius cephalus</i> (L., 1758)	European chub	N	LC	RA	0.014

¹ Origin: N = native; NE = naturalized exotic; NNE = non-naturalized exotic.

² Conservation regulations and lists: B-III = appendix III of the Bern convention; H-II and H-V = appendices II and V of the European Directive “Fauna-Flora-Habitats”; NE and LC = not evaluated and least concerned species according to the IUCN Red List, respectively.

³ Categories of fishing interest: WFI = without fishing interest; SA = of interest to sportive anglers; RA = of interest to recreational anglers; CF = of interest to commercial fishermen.

Acknowledgments

This research has received funding from the PrioFish project (funded by the “Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité”, the “Conseil Régional Nord-Pas-de-Calais” and the “Agence de l’Eau Artois-Picardie”). We would also like to thank all the people that took part in the PrioFish project, especially the fieldworkers from the “Fédération Départementale des Associations Agréées pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique du Pas-de-Calais” (Frédéric Terrier, Dominique Presse, Benoît Blazejewski and Benjamin Dufour).

References

- Baker EA, Wehrly KE, Seelbach PW, Wang L, Wiley MJ, Simon T. 2005. A multimetric assessment of stream condition in the Northern Lakes and Forests ecoregion using spatially explicit statistical modeling and regional normalization. *Transactions of the American Fisheries Society* 134: 697-710.
- Barmuta LA, Linke S, Turak E. 2011. Bridging the gap between ‘planning’ and ‘doing’ for biodiversity conservation in freshwaters. *Freshwater Biology* 56: 180-195.
- Barry S, Elith J. 2006. Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology* 43: 413-423.
- Beechie TJ, Pess G, Roni P. 2008. Setting river restoration priorities: a review of approaches and a general protocol for identifying and prioritizing actions. *North American Journal of Fisheries Management* 28: 891-905.
- Beechie TJ, Sear DA, Olden JD, Pess GR, Buffington JM, Moir H, Roni P, Pollock M. 2010. Process-based principles for restoring river ecosystems. *BioScience* 60: 209-222.
- Bergerot B, Lasne E, Vigneron T, Laffaille P. 2008. Prioritization of fish assemblages with a view to conservation and restoration on a large scale European basin, the Loire (France). *Biodiversity and Conservation* 17: 2247-2262.
- Bernhardt ES, Palmer MA, Allan JD, Alexander G, Barnas K, Brooks S, Carr J, Clayton S, Dahm C, Follstad-Shah J, et al. 2005. Synthesizing U.S. river restoration efforts. *Science* 308: 636-637.
- Buisson L, Grenouillet G. 2009. Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions* 15: 613-626.
- Buisson L, Blanc L, Grenouillet G. 2008. Modelling stream fish species distribution in a river network: the relative effects of temperature versus physical factors. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 244-257.
- Buisson L, Grenouillet G, Villéger S, Canal J, Laffaille P. 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology* 19: 387-400.
- Bunn SE, Arthington AH. 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* 30: 492-507.
- Chandesris A, Mengin N, Malavoi JR, Wasson JG, Souchon Y. 2008. SYRAH-CE: SYstème Relationnel d’Audit de l’Hydromorphologie des Cours d’Eau. A relational, multi-scale system for auditing the hydro-morphology of running waters: diagnostic tool to help the WFD implementation in France. In *Proceedings of the 4th international conference on river restoration*, Gumiero B, Rinaldi M, Fokkens B (eds). 16-21 June 2008, Venice, Italy.
- Chantepie S, Lasne E, Laffaille P. 2011. Assessing the conservation value of waterbodies: the example of the Loire floodplain (France). *Biodiversity and Conservation* 20: 2427-2444.

- Darwall WRT, Vié JC. 2005. Identifying important sites for conservation of freshwater biodiversity: extending the species-based approach. *Fisheries Management and Ecology* 12: 287-293.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030-1040.
- Dobson AP, Bradshaw AD, Baker AJM. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277: 515-522.
- Downs PW, Singer MS, Orr BK, Diggory ZE, Church TC. 2011. Restoring ecological integrity in highly regulated rivers: the role of baseline data and analytical references. *Environmental Management* 48: 847-864.
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, et al. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.
- Elith J, Leathwick JR. 2009. Conservation prioritisation using species distribution modelling. In *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press: Oxford, UK; 70-93.
- ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA.
- Fattorini S. 2006. A new method to identify important conservation areas applied to the butterflies of the Aegean Islands (Greece). *Animal Conservation* 9: 75-83.
- Feld CK, Birk S, Bradley DC, Hering D, Kail J, Marzin A, Melcher A, Nemitz D, Pedersen ML, Pletterbauer F, et al. 2011. From natural to degraded rivers and back again: a test of restoration ecology theory and practice. *Advances in Ecological Research* 44: 119-209.
- Fielding AH, Bell JF. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38-49.
- Friberg N, Bonada N, Bradley DC, Dunbar MJ, Edwards FK, Grey J, Hayes RB, Hildrew AG, Lamouroux N, Trimmer M, et al. 2011. Biomonitoring of human impacts in freshwater ecosystems: the good, the bad and the ugly. *Advances in Ecological Research* 44: 1-68.
- Fullerton AH, Steel EA, Lange I, Caras Y. 2010. Effects of spatial pattern and economic uncertainties on freshwater habitat restoration planning: a simulation exercise. *Restoration Ecology* 18: 354-369.
- Funk A, Gschöpf C, Blaschke AP, Weigelhofer G, Reckendorfer W. 2013. Ecological niche models for the evaluation of management options in an urban floodplain - conservation vs. restoration purposes. *Environmental Science & Policy* 34: 79-91.
- Gleick PH. 2003. Global freshwater resources: soft-path solutions for the 21st century. *Science* 302: 1524-1528.
- Growns I, Rourke M, Gilligan D. 2013. Toward river health assessment using species distributional modeling. *Ecological Indicators* 29: 138-144.
- Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Hermoso V, Linke S, Prenda J. 2009. Identifying priority sites for the conservation of freshwater fish biodiversity in a Mediterranean basin with a high degree of threatened endemics. *Hydrobiologia* 623: 127-140.
- Hermoso V, Januchowski-Hartley S, Linke S, Possingham HP. 2011. Reference vs. present-day condition: early planning decisions influence the achievement of conservation objectives. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21: 500-509.
- Hermoso V, Pantus F, Olley J, Linke S, Mugodo J, Lea P. 2012. Systematic planning for river rehabilitation: integrating multiple ecological and economic objectives in complex decisions. *Freshwater Biology* 57: 1-9.
- Hidasi-Neto J, Loyola RD, Cianciaruso MV. 2013. Conservation actions based on Red Lists do not capture the functional and phylogenetic diversity of birds in Brazil. *PLoS ONE* 8: e73431.

- Keith P, Persat H, Feunteun E, Allardi J. 2011. Les poissons d'eau douce de France. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Biotope: Mèze, France.
- Kilgour BW, Stanfield LW. 2006. Hindcasting reference conditions in streams. In Landscape influences on stream habitats and biological assemblages. American Fisheries Society: Madison, WI, USA; 48: 623-639.
- Knight AT, Cowling RM, Rouget M, Balmford A, Lombard AT, Campbell BM. 2008. Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research-implementation gap. *Conservation Biology* 22: 610-617.
- Knight AT, Sarkar S, Smith R, Strange N, Wilson KA. 2011. Engage the hodgepodge: management factors are essential when prioritizing areas for restoration and conservation action. *Diversity and Distributions* 17: 1234-1238.
- Kristensen EA, Baattrup-Pedersen A, Jensen PN, Wiberg-Larsen P, Friberg N. 2012. Selection, implementation and cost of restorations in lowland streams: a basis for identifying restoration priorities. *Environmental Science & Policy* 23: 1-11.
- Laffaille P, Acou A, Guillouët J, Legault A. 2005. Temporal changes in European eel, *Anguilla anguilla*, stocks in a small catchment after installation of fish passes. *Fisheries Management and Ecology* 12: 123-129.
- Laffaille P, Brosse S, Ombredane D, Feunteun E. 2011. Richesse et organisation spatiale des communautés de poissons d'eau douce. In Les poissons d'eau douce de France. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Biotope: Mèze, France; 128-155.
- Lake PS, Bond N, Reich P. 2007. Linking ecological theory with stream restoration. *Freshwater Biology* 52: 597-615.
- Lamouroux N, Pella H, Snelder TH, Sauquet E, Lejot J, Shankar U. 2014. Uncertainty models for estimates of physical characteristics of river segments over large areas. *Journal of the American Water Resources Association* 50: 1-13.
- Langhans SD, Hermoso V, Linke S, Bunn SE, Possingham HP. 2014. Cost-effective river rehabilitation planning: optimizing for morphological benefits at large spatial scales. *Journal of Environmental Management* 132: 296-303.
- Launois L, Veslot J, Irz P, Argillier C. 2011. Development of a fish-based index (FBI) of biotic integrity for French lakes using the hindcasting approach. *Ecological Indicators* 11: 1572-1583.
- Lefebvre S. 2007. Plan Départemental pour la Protection du milieu aquatique et la Gestion des ressources piscicoles du Pas-de-Calais (PDPG 62). (Available from: <http://www.eau-artois-picardie.fr>). Béthune, France.
- Maes J, Stevens M, Breine J. 2008. Poor water quality constrains the distribution and movements of twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803) in the watershed of river Scheldt. *Hydrobiologia* 602: 129-143.
- Maire A, Buisson L, Biau S, Canal J, Laffaille P. 2013. A multi-faceted framework of diversity for prioritizing the conservation of fish assemblages. *Ecological Indicators* 34: 450-459.
- Margules CR, Pressey RL. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 15: 59-69.
- Moilanen A, Leathwick J, Quinn JM. 2011. Spatial prioritization of conservation management. *Conservation Letters* 4: 383-393.
- Morandi B, Piégay H, Lamouroux N, Vaudor L. 2014. How is success or failure in river restoration projects evaluated? Feedback from French restoration projects. *Journal of Environmental Management* 137: 178-188.
- Mueller M, Pander J, Geist J. 2011. The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. *Journal of Applied Ecology* 48: 1450-1461.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

- Naidoo R, Balmford A, Ferraro PJ, Polasky S, Ricketts TH, Rouget M. 2006. Integrating economic costs into conservation planning. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 681-687.
- Naiman RJ. 2013. Socio-ecological complexity and the restoration of river ecosystems. *Inland Waters* 3: 391-410.
- Nel JL, Roux DJ, Abell R, Ashton PJ, Cowling RM, Higgins JV, Thieme ML, Viers JH. 2009. Progress and challenges in freshwater conservation planning. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 474-485.
- Nestler JM, Theiling CH, Lubinski KS, Smith DL. 2010. Reference condition approach to restoration planning. *River Research and Applications* 26: 1199-1219.
- Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C. 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* 308: 405-408.
- Noss RF, Nielsen S, Vance-Borland K. 2009. Prioritizing ecosystems, species, and sites for restoration. In *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*, Moilanen A, Wilson KA, Possingham HP (eds). Oxford University Press: Oxford, UK; 158-171.
- Oberdorff T, Pont D, Hugueny B, Chessel D. 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology* 46: 399-415.
- Olden JD, Kennard MJ, Leprieux F, Tedesco PA, Winemiller KO, García-Berthou E. 2010. Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions* 16: 496-513.
- Palmer MA, Bernhardt ES. 2006. Hydroecology and river restoration: ripe for research and synthesis. *Water Resources Research* 42: W03S07.
- Palmer MA, Liermann CR, Nilsson C, Flörke M, Alcamo J, Lake PS, Bond N. 2008. Climate change and the world's river basins: anticipating management options. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 81-89.
- Pärtel M, Szava-Kovats R, Zobel M. 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 124-128.
- Pella H, Lejot J, Lamouroux N, Snelder T. 2012. Le réseau hydrographique théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux. *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 3/2012: 317-336.
- Petty JT, Thorne D. 2005. An ecologically based approach to identifying restoration priorities in an acid-impacted watershed. *Restoration Ecology* 13: 348-357.
- Pont D, Hugueny B, Rogers C. 2007. Development of a fish-based index for the assessment of river health in Europe: the European Fish Index. *Fisheries Management and Ecology* 14: 427-439.
- Pool TK, Strecker AL, Olden JD. 2013. Identifying preservation and restoration priority areas for desert fishes in an increasingly invaded world. *Environmental Management* 51: 631-641.
- Poulet N, Beaulaton L, Dembski S. 2011. Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. *Journal of Fish Biology* 79: 1436-1452.
- R Development Core Team. 2012. R : a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Rahel FJ. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* 52: 696-710.
- Reynoldson TB, Norris RH, Resh VH, Day KE, Rosenberg DM. 1997. The reference condition: a comparison of multimetric and multivariate approaches to assess water-quality impairment using benthic macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 833-852.
- Rolls RJ. 2011. The role of life-history and location of barriers to migration in the spatial distribution and conservation of fish assemblages in a coastal river system. *Biological Conservation* 144: 339-349.
- Rolls RJ, Ellison T, Faggotter S, Roberts DT. 2013. Consequences of connectivity alteration on riverine fish assemblages: potential opportunities to overcome constraints in applying conventional monitoring designs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23: 624-640.

- Roni P, Hanson K, Beechie T, Pess G, Pollock M, Bartley DM. 2005. Habitat rehabilitation for inland fisheries. global review of effectiveness and guidance for rehabilitation of freshwater ecosystems. FAO Fisheries Biology Technical Paper 484. FAO: Rome, Italy.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Sarkar S, Margules C. 2002. Operationalizing biodiversity for conservation planning. *Journal Of Biosciences* 27: 299-308.
- Smith RJ, Veríssimo D, Leader-Williams N, Cowling RM, Knight AT. 2009. Let the locals lead. *Nature* 462: 280-281.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research* (3rd edition). W.H. Freeman and Company: New York, USA.
- Søndergaard M, Jeppesen E. 2007. Anthropogenic impacts on lake and stream ecosystems, and approaches to restoration. *Journal of Applied Ecology* 44: 1089-1094.
- Soranno PA, Wagner T, Martin SL, McLean C, Novitski LN, Provence CD, Rober AR. 2011. Quantifying regional reference conditions for freshwater ecosystem management: a comparison of approaches and future research needs. *Lake and Reservoir Management* 27: 138-148.
- Stockwell DR., Peterson AT. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148: 1-13.
- Stoddard JL, Larsen DP, Hawkins CP, Johnson RK, Norris RH. 2006. Setting expectations for the ecological condition of streams: the concept of reference condition. *Ecological Applications* 16: 1267-1276.
- Thomas G. 2014. Improving restoration practice by deriving appropriate techniques from analysing the spatial organization of river networks. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 45: 50-60.
- Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB. 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32: 369-373.
- Trabucchi M, O'Farrell PJ, Notivol E, Comín FA. 2014. Mapping ecological processes and ecosystem services for prioritizing restoration efforts in a semi-arid Mediterranean river basin. *Environmental Management* 53: 1132-1145.
- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.
- Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn SE, Sullivan CA, Liermann CR, et al. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555-561.
- Wilson KA, Westphal MI, Possingham HP, Elith J. 2005. Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation* 122: 99-112.
- Wilson KA, Lulow M, Burger J, Fang Y-C, Andersen C, Olson D, O'Connell M, McBride MF. 2011. Optimal restoration: accounting for space, time and uncertainty. *Journal of Applied Ecology* 48: 715-725.
- Woolsey S, Capelli F, Gonser T, Hoehn E, Hostmann M, Junker B, Paetzold A, Roulier C, Schweizer S, Tiegs SD, et al. 2007. A strategy to assess river restoration success. *Freshwater Biology* 52: 752-769.
- Yoshioka A, Akasaka M, Kadoya T. 2014. Spatial prioritization for biodiversity restoration: a simple framework referencing past species distributions. *Restoration Ecology* 22: 185-195.
- Young TP. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-83.
- Zhao P, Xia B, Hu Y, Yang Y. 2013. A spatial multi-criteria planning scheme for evaluating riparian buffer restoration priorities. *Ecological Engineering* 54: 155-164.

Author: Anthony MAIRE

Title: Identification of priority areas for the conservation and restoration of stream fish assemblages. *Application at the scale of France and Pas-de-Calais*

Supervisors: Pascal LAFFAILLE and Laëtitia BUISSON

Place and date of defense: Toulouse, 20th November 2014

Abstract

The global loss of biodiversity affects freshwater ecosystems, making it crucial to identify the priority management actions in order to protect freshwater biodiversity in an effective and sustainable way. Based on an innovative multi-faceted framework of diversity, the spatial priorities for the conservation of stream fish assemblages have been identified at the scale of France. Their robustness to several drivers of global changes has then been assessed to identify the areas that are likely to efficiently protect the present-day biodiversity in the future. The methodological framework proposed herein has finally been applied to the river network of the Pas-de-Calais department located in northern France to accurately identify the local conservation and restoration priorities. These management tools can be used to support the establishment of management actions in accordance with the needs of the local environmental decision-makers.

Keywords: Biodiversity; Conservation planning; Prioritization; Species Distribution Models; Scoring; Pareto optimality; Zonation Software; Hindcasting; Global changes; Decision-making tool

Discipline: Functional Ecology

Laboratory: Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, EcoLab UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT), Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 TOULOUSE cedex 9, France

Auteur : Anthony MAIRE

Titre : Comment sélectionner les zones prioritaires pour la conservation et la restauration des communautés de poissons de rivière ? *Applications aux échelles de la France et du Pas-de-Calais*

Directeurs de thèse : Pascal LAFFAILLE et Laëtitia BUISSON

Lieu et date de soutenance : Toulouse, le 20 novembre 2014

Résumé

Face à l'érosion globale de la biodiversité des écosystèmes aquatiques continentaux, l'identification des mesures de gestion les plus urgentes à mettre en place est cruciale. En s'appuyant sur une approche innovante et multi-facettes de la diversité, les priorités de conservation pour les assemblages de poissons de rivière ont pu être déterminées à l'échelle de la France. La durabilité de ces priorités de conservation face aux principales composantes des changements globaux a ensuite été évaluée afin d'identifier les zones qui protégeront efficacement la biodiversité actuelle dans le futur. La méthodologie développée a finalement été appliquée au réseau hydrographique du département du Pas-de-Calais dans le but d'identifier précisément les priorités locales de conservation et de restauration. Ces outils pourront par la suite être utilisés comme support d'aide à la décision et adaptés selon les besoins des gestionnaires des milieux aquatiques.

Mots clés : Biodiversité ; Planification de la conservation ; Priorisation ; Modèles de distribution d'espèces ; Notation multi-critères ; Optimalité de Pareto ; Logiciel Zonation ; Hindcasting ; Changements globaux ; Outil d'aide à la décision

Discipline : Ecologie Fonctionnelle

Laboratoire : Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement, EcoLab UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT), Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 TOULOUSE cedex 9, France