HAL
open science

Diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce à l'échelle mondiale : patrons, déterminants et impacts des activités humaines

Aurèle Toussaint

▶ **To cite this version:**

Aurèle Toussaint. Diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce à l'échelle mondiale : patrons, déterminants et impacts des activités humaines. Biologie animale. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2016. Français. NNT : 2016TOU30403 . tel-03185094

HAL Id: tel-03185094

https://theses.hal.science/tel-03185094v1

Submitted on 30 Mar 2021

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.

Université de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :
Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Cotutelle internationale avec :

Présentée et soutenue par :
Aurèle TOUSSAINT

Le mardi 28 juin 2016

Titre :

Diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce à l'échelle mondiale : patrons, déterminants et impacts des activités humaines

---

École doctorale et discipline ou spécialité :
ED SEVAB : Écologie, biodiversité et évolution

Unité de recherche :
UMR 5174 Écologie & Diversité Biologique

Directeur(s) de Thèse :

Sébastien Brosse, Professeur, Université Paul-Sabatier, Toulouse
Sébastien Villéger, Chargé de Recherche, CNRS, Montpellier

Rapporteurs :

Éric Rochard, Directeur de Recherche, IRSTEA, Bordeaux
Sylvain Dolédec, Professeur, Université Caude-Bernard, Lyon

Autre(s) membre(s) du jury :

Cyrille Violle, Chargé de Recherche, CNRS, Montpellier
Valériano Parravicini, Professeur associé, EPHE, Perpignan

Diversité fonctionnelle des poissons d’eau douce à l’échelle mondiale : patrons, déterminants et impacts des activités humaines

À mes parents

“ Qu'en est-il de ces heures troubles et désabusées,
Où les Dieux impuissants fixent l'humanité ?
Où les diet-nazies s'installent au Pentagone
Où Marilyn revêt son treillis d'Antigone
On n'en finit jamais d'écrire la même chanson
Avec les mêmes discours, les mêmes connotations."

Hubert-Félix Thiéfaine, *Annihilation*, Homo Plebis Ultimae Tour, 2012

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Sylvain Dolédec et Éric Rochard d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse, et Cyrille Violle et Valeriano Parravicini d'être examinateurs lors de la soutenance. Je remercie également Julien Cucherousset pour son implication lors de mes comités de thèse et ses conseils avisés.

Je remercie tout particulièrement mes 2 encadrants, Sébastien Brosse et Sébastien Villéger, dit « les Sebs », qui m'ont fait confiance pour mener à bien ce travail. Merci à SebB pour m'avoir fait découvrir la macro-écologie en me proposant ce sujet de thèse. Merci à SebV pour tes conseils avisés pour faire des graphiques « sexy », comme tu aimes dire.

Plus que des remerciements à chacun d'entre vous, je veux ici vous dire un grand grand merci pour votre aide et votre patience tout au long de ces années pour m'avoir aidé à corriger mes manuscrits, pas toujours très compréhensibles. Je vous suis très reconnaissant de m'avoir toujours valorisé, que ce soit en me faisant participer à des congrès ou pour m'avoir aidé à soumettre mes articles dans des grands journaux. J'ai énormément appris avec vous comme encadrants et j'espère utiliser au mieux ce que vous m'avez appris pour la suite.

Un grand merci à Nico Charpin pour avoir fait un travail remarquable de collecte et de mesure des poissons sur la base de données. Nous avons passé des mois à corriger le mieux possible cette base, moi aux scripts R, toi à la vérification. Sans toi, ma thèse n'en serait pas là ! Un grand merci à toi et bon vent sous les mers !

Merci à tous les collègues et amis du labo EDB pour ces années passées ensemble à Toulouse. Un big up aux collègues du 33, Poussin, Olivia, Mathieu, Polo, Lucie et sans oublier tous les autres avec qui on a partagé du bon temps, au labo et en dehors, Blaise, Luc, Josselin, Boris, Léa, Arthur et toute la bande.

Merci à toute l'équipe « poisson » d'EDB, Julien, Gaël, Loïc, Pablo, Lise, Lorenza, Charlotte, Kévin, Christine (merci pour tes conseils de programmations) de m'avoir accueilli parmi vous.

Merci également à Sovan Lek et au programme NESSIE qui m'a permis de passer six mois en Corée du Sud. Même si découvrir un pays pendant les 6 derniers mois d'une thèse, n'est peut-être pas le meilleur moment, ce fut une expérience très stimulante et très enrichissante. Travailler dans un nouvel environnement, qui plus est à Séoul, aura été le plus bénéfique qui soit sur ma motivation.

Je remercie toutes les personnes qui m'ont accueillie à Séoul et qui m'ont aidé au quotidien dans un environnement assez déroutant (du moins au début). Un grand merci à Young-Seuk Park pour son accueil chaleureux à Séoul depuis le premier jour. Cet échange aura été pour moi certainement un grand bol d'air pour finir ma thèse avec une nouvelle dose de motivation. J'espère, pourquoi pas, pouvoir revenir dans des conditions moins stressantes.

Merci à mes collègues Coréens de m'avoir fait découvrir les restaurants et la cuisine coréenne. J'aurai longtemps le souvenir de ce mois de janvier 2016, par -15°C, où l'on se nourrissait presque exclusivement de « raw-salmon » (big size, please) dans ce tout petit resto sur bondé de monde. Merci à tou(te)s les serveurs(-veuses) de « Caffe Latte » du bar « Chez Noël » (ça ne s'invente pas) où j'étais l'un des clients les plus assidu !

Enfin, merci à mes parents et à tous les Vosgiens, sans oublier les Messains (c'est quand qu'ils remontent ?) et les Meusiens ! Je n'oublie pas ces années passer à Nancy avec vous tous, Le Druide (et toute la famille), Dd, Babac, Zouzou, LeGuen, Yannoch.

AUTEUR : Aurèle TOUSSAINT

TITRE : DIVERSITÉ FONCTIONNELLE DES POISSONS D'EAU DOUCE : PATRONS, DÉTÉRMINANTS ET IMPACTS DES ACTIVITÉS HUMAINES

DIRECTEURS DE THÈSE : Sébastien BROSSE & Sébastien VILLÉGER
LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : Université Paul Sabatier (28 juin 2016)

RÉSUMÉ

Pendant longtemps, la biodiversité a été caractérisée uniquement par la diversité taxonomique, c'est-à-dire par le nombre et la composition en espèces des assemblages. Cependant, la biodiversité ne peut être résumée uniquement à cette composante, car elle ne prend pas en compte les caractéristiques écologiques des espèces. Plusieurs facettes peuvent décrire la biodiversité dont la diversité fonctionnelle qui permet de considérer les traits écologiques des espèces et donc leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes. Cependant, peu d'études ont décrit cette facette de la biodiversité à large échelle, ni ses liens avec la diversité taxonomique et ses réponses face aux changements globaux.

Les objectifs de cette thèse sont donc de 1) décrire et comprendre la distribution de la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce à l'échelle globale et de 2) quantifier les conséquences des activités humaines sur les facettes taxonomique et fonctionnelle de la biodiversité. Pour cela, nous avons construit une base de données de traits morphologiques de plus de 9000 espèces de poissons d'eau douce, distribuées dans plus de 1000 bassins versants à travers le monde.

Nous avons mis en évidence que la diversité fonctionnelle est très variable et faiblement corrélée à la diversité taxonomique à l'échelle mondiale. Par exemple, les écosystèmes Néotropicaux très diversifiés, abritent plus de 75% de la diversité fonctionnelle mondiale alors que les écosystèmes d'Afrique ou d'Asie, également riches en espèces, abritent moins d'un quart de la diversité fonctionnelle. Une telle situation est expliquée par les traits fonctionnels uniques portés par les espèces de certains ordres de poissons Néotropicaux qui contribuent à accroître la diversité fonctionnelle de cette région. La diversité fonctionnelle des différentes zones biogéographiques est de plus inégalement vulnérable à l'extinction des espèces menacées, puisque l'Europe ou l'Amérique du Nord pourraient perdre entre 35% et 45% de leur diversité fonctionnelle, alors que la zone Néotropicale apparaît moins sensible avec seulement 10% de sa diversité fonctionnelle portée par les espèces vulnérables.

Nous avons également montré que les introductions d'espèces non-natives dans de nombreux bassins versants à travers le monde, ont contribué à modifier profondément les patrons historiques de biodiversité. En effet, les introductions d'espèces ont favorisé une homogénéisation taxonomique des faunes de poissons dans le monde qui s'accompagne d'une diminution du nombre d'espèces uniques dans les assemblages les plus pauvres. Ces changements sont en grande partie dus à un effet prépondérant de quelques espèces non-natives fortement introduites dans le monde. De plus, les espèces non-natives ont contribué à augmenter fortement la diversité fonctionnelle des assemblages, de 150% en moyenne, soit une augmentation 7 fois plus importante que celle reportée pour la diversité taxonomique (de 20% en moyenne). Cela démontre la forte sensibilité de la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons face aux changements de composition d'espèces et la nécessité de considérer la diversité fonctionnelle pour appréhender les conséquences des activités humaines actuelles et futures.

Ces résultats contribuent à enrichir les connaissances sur la biodiversité du clade de vertébrés le plus riche et auront donc des implications en termes de conservation de la biodiversité et de gestion des écosystèmes d'eau douce.

MOTS-CLÉS : poissons d'eau douce ; macro-écologie ; diversité taxonomique ; diversité fonctionnelle ; alpha diversité ; béta diversité ; introductions ; extirpations.

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : ÉCOLOGIE

INTITULÉ ET ADRESSE DU LABORATOIRE :
Laboratoire Évolution & Diversité Biologique (EDB) – UMR 5174 (CNRS/UPS)
Université Paul-Sabatier, Bâtiment 4R1
118, route de Narbonne
31062 TOULOUSE CEDEX 9 - France

AUTHOR: Aurèle TOUSSAINT
TITLE: FUNCTIONAL DIVERSITY OF FRESHWATER FISH: PATTERNS, DETERMINANTS AND CONSEQUENCES OF HUMAN ACTIVITIES

SUPERVISORS: Sébastien BROSSE & Sébastien VILLÉGER

ABSTRACT

Biodiversity is often characterized only through its taxonomic facet, i.e. the number and list of species present in assemblages. However, recent studies show that biodiversity can not be summarized only by this facet because it does not reflect the ecological characteristics of the species. Several facets can describe biodiversity as functional diversity that allows considering the ecological traits of species and thus their role in ecosystem functioning. However, few studies have described this facet of biodiversity at large scale, its links with the taxonomic diversity and its responses to global change.

The objectives of this thesis is to 1) describe and understand the distribution of the functional diversity of freshwater fish assemblages at the global scale and 2) quantify the consequences of human activities on both taxonomic and functional biodiversity facets. Towards these aims we have built a morphological traits database for more than 9,000 species of freshwater fish occurring in more than 1,000 river basins across the world.

We have demonstrated that functional diversity is unequally distributed across the world and weakly related to the taxonomic diversity at global scale. For example, species-rich Neotropical rivers host more than 75% of the global functional diversity whereas the African or Asian rivers, also rich in species, host less than a quarter of the world functional diversity. Such a situation is explained by the functional uniqueness supported by some species of Neotropical fish orders that contribute to increase the functional diversity of this region. The functional diversity of the different biogeographic realms is also unequally vulnerable to extinction of endangered species, as Europe or North America could lose between 35% and 45% of their functional diversity, while the Neotropical realm appears less sensitive with only 10% of its functional diversity supported by vulnerable species.

We also showed that the introduction of non-native species in many river basins across the world have contributed to profoundly changing the historical patterns of biodiversity. Indeed, species introductions have promoted a taxonomic homogenization of fish faunas across the world accompanied by a decrease in the number of unique species in the poorest assemblages. This change is largely due to the overriding effects of few non-native species largely introduced worldwide. In addition, non-native species have contributed to significantly increase the functional diversity of assemblages by 150% on average, up to 7 times greater than that reported for taxonomic diversity (20% on average). This demonstrates the high sensitivity of the functional diversity of fish assemblages face to changes in species composition and the need to consider the functional diversity for understanding the impact of current and future human activities.

These results contribute to the knowledge on the biodiversity of the richest vertebrate clade and therefore have implications in terms of biodiversity conservation and management of freshwater ecosystems.

KEY-WORDS: freshwater fish; macroecology; taxonomic diversity; functional diversity; alpha-diversity; beta-diversity; introduction; extirpation.

ADMINISTRATIVE FIELD: ECOLOGY

HOST LABORATORY

Laboratoire Évolution & Diversité Biologique (EDB) – UMR 5174 (CNRS/UPS)
Université Paul-Sabatier, Bâtiment 4R1
118, route de Narbonne
31062 TOULOUSE CEDEX 9 - France

Table des matières

Listes des figures, tables et encadrés **1**

Chapitre I. INTRODUCTION GÉNÉRALE **4**

I.1. La biodiversité menacée par le changement global..... **6**
I.1.1. Qu'appelle-t-on biodiversité ? **6**
I.1.2. Les activités humaines sont responsables de la perte de biodiversité la plus importante depuis 65 millions d'années..... **6**
I.1.3. Les écosystèmes d'eau douce sont les plus menacés **11**
I.1.4. La biodiversité des poissons d'eau douce..... **12**

I.2. Étudier les patrons historiques de biodiversité pour mieux évaluer les conséquences des activités humaines..... **13**
I.2.1. Les déterminants de la diversité taxonomique à l'échelle globale..... **14**
I.2.2. Les déterminants régionaux de la diversité taxonomique..... **16**

I.3. Quelles sont les conséquences des activités humaines sur la diversité des assemblages de poissons ? **19**

I.4. La biodiversité ne se limite pas à la diversité taxonomique **21**
I.4.1. La diversité fonctionnelle **23**
I.4.2. Comment décrire fonctionnellement les espèces ? **24**
I.4.3. Quels traits pour caractériser la diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce à large échelle ? **25**

I.5. Problématique de la thèse **26**

Chapitre II. BASES DE DONNÉES TAXONOMIQUE ET FONCTIONNELLE & MÉTHODES **31**

II.1. Base de données d'occurrences des espèces de poissons d'eau douce **33**
II.1.1. *FishSPRICH* : une base de données d'occurrences des poissons d'eau douce à l'échelle mondiale **33**

II.2 Mesurer la diversité fonctionnelle à partir des caractéristiques morphologiques des espèces **36**
II.2.1. Sélection des traits fonctionnels à partir des caractéristiques morphologiques des espèces **37**
II.2.2. Mesurer des traits morphologiques à partir de photos et dessins scientifiques **41**

II.3. Traitement et utilisation des données **43**
II.3.1. Distribution des traits morphologiques..... **43**

II.3.2. Les traits morphologiques sont-ils conservés au sein de la taxonomie ? **46**
II.3.3 Des traits morphologiques à la diversité fonctionnelle **48**
II.3.4. Un espace fonctionnel à 5 dimensions pour représenter la diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce..... **49**
II.3.5. Quels indices pour calculer la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle des assemblages ? **51**

Chapitre III. LA BIODIVERSITE HISTORIQUE DES POISSONS D'EAU DOUCE : Congruence entre diversité fonctionnelle et taxonomique et impact des déterminants biogéographiques **57**

III.1. Une congruence limitée entre diversités taxonomique et fonctionnelle des poissons d'eau douce **59**

Manuscrit P1 Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread **67**

Chapitre IV. DES CHANGEMENTS DE BIODIVERSITÉ CAUSÉS PAR DES PRESSIONS ANTHROPIQUES CROISSANTES **85**

IV.1. Les activités humaines induisent des changements complexes de diversité taxonomique **87**
IV.1.1 Les introductions d'espèces non-natives conduisent à des changements contrastés de dissimilarité entre les assemblages.... **87**

Manuscrit P2 Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity **91**

IV.1.2. Des "coupables" parmi les espèces non-natives **114**

Manuscrit P3 Worldwide freshwater fish homogenization is driven by a few widespread non-native species **118**

IV.2. Un changement de diversité fonctionnelle inattendu par sa force et son ampleur **134**

Manuscrit P4 Non-native species introductions led to a worldwide marked increase in functional diversity of freshwater fishes **139**

Chapitre IV. SYNTHÈSE & PERSPECTIVES **163**

V.1. **Synthèse** : Une congruence limitée entre diversités taxonomique et fonctionnelle pour les assemblages de poissons d'eau douce..... **166**
V.1.1. La diversité fonctionnelle historique contraste avec la diversité taxonomique à l'échelle globale **166**
V.1.2. Les espèces non-natives ont fortement contribué à modifier les patrons historiques de biodiversité..... **167**

V.2. **Perspective 1** : Comprendre les patrons historiques de diversité fonctionnelle chez les poissons d'eau douce et prédire leurs changements futurs..... **171**
V.2.1. Caractériser la diversité fonctionnelle historique à l'échelle des bassins versants **171**
V.2.2. Prendre en compte le rôle des variables environnementales et historiques **173**
V.2.3. Quelles sont les conséquences fonctionnelles de l'homogénéisation taxonomique ? **174**
V.2.4. Prendre en compte les scenarios de changements globaux pour prédire et anticiper les changements de dissimilarité fonctionnelle à l'échelle du globe **175**

V.3. **Perspective 2 :** Intégrer d'autres facettes pour enrichir la compréhension des patrons de biodiversité des poissons d'eau douce à larges échelles **176**
V.3.1. Prendre en compte la variabilité intra spécifique **176**
V.3.2. Enrichir la base de données morphologiques avec d'autres traits anatomiques, morphologiques et écologiques **177**
V.3.3. Prendre en compte la relation de parenté entre les espèces **179**

Références bibliographiques **182**

Annexes **199**

Liste des figures, tables et encadrés

Figure 1. Représentation synthétique des causes et conséquences des activités humaines.

Figure 2. La biodiversité menacée autour du globe.

Figure 3. Découpage des six zones biogéographiques pour les faunes de poissons d'eau douce.

Figure 4. Importance relative des 3 principales hypothèses proposées pour expliquer la richesse spécifique des assemblages de poissons d'eau douce à l'échelle des bassins versants.

Figure 5. Déterminants et mesures de la biodiversité.

Figure 6. Représentation synthétique des objectifs de la thèse.

Figure 7. Utilisation de la base de données *FishSPRICH* dans les études de macroécologie.

Figure 8. Étapes de construction de la base de données *FishMORPH*.

Figure 9. Mesures des caractéristiques morphologiques.

Figure 10. Fréquence de distribution des valeurs de chaque trait morphologique.

Figure 11. Étapes de construction d'un espace fonctionnel.

Figure 12. Proportion d'espèces décrites fonctionnellement dans les 1054 bassins versants de la base d'occurrence *FishSPRICH*.

Figure 13. Etapes de construction des indices de diversités taxonomique (TD) et fonctionnelles (FD) pour les assemblages.

Table 1. Mesure et description des traits morphologiques.

Table 2. Distribution des traits morphologiques au sein de la base *FishMORPH*.

Table 3. Description par ordres de la base de données *FishMORPH*.

Table 4. Contribution des axes de l'ACP.

Table 5. Béta diversités fonctionnelle et taxonomique entre les six zones biogéographiques

---

Encadré 1. Décomposer la béta diversité.

Encadré 2. Au fait, un modèle nul c'est quoi ?

Encadré 3. L'unicité fonctionnelle.

Encadré 4. La vulnérabilité fonctionnelle.

Encadré 5. Exemple théorique illustrant le caractère transitoire des cas de différentiation

Encadré 6. Tester l'effet de chaque espèce dans les changements de béta diversité taxonomique.

Encadré 7. Conséquences des introductions et des extirpations sur la diversité fonctionnelle.

Encadré 8. Illustration de changements de la diversité fonctionnelle d'un assemblage sous l'effet combiné des introductions et des extirpations d'espèces.

Encadré 9. Illustration théorique de l'organisation de la diversité fonctionnelle des assemblages au sein de la diversité fonctionnelle d'une zone biogéographique.

Chapitre I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

"Nous sommes de petits vers, Zorba, de tout, tout petit vers sur la petite feuille d'un arbre gigantesque. Cette petite feuille est notre Terre. Les autres feuilles sont les étoiles que tu vois se mouvoir dans la nuit. Nous cheminons sur notre petite feuille en l'examinant anxieusement. Nous la humons, elle sent bon ou mauvais. Nous la goûtons, elle est comestible. Nous tapons dessus, elle résonne et crie comme un être vivant. Quelques hommes, les plus intrépides, arrivent jusqu'au bout de la feuille. De là, nous nous penchons, les yeux grands ouverts, les oreilles tendues, vers le vide. Nous frémissons. Nous devinons au-dessous de nous l'effrayant précipice, nous entendons de loin en loin le bruissement des autres feuilles de l'arbre gigantesque, nous sentons la sève monter des racines de l'arbre et notre cœur se gonfler. Ainsi penchés sur l'abîme, de tout notre corps, de toute notre âme, nous frissonnons de terreur."

Nikos Kazantzakis, *Alexis Zorba*, 1946

I.1. La biodiversité menacée par le changement global

I.1.1. Qu'appelle-t-on biodiversité ?

Une des caractéristiques actuelles les plus frappantes de la Terre est sa remarquable diversité biologique, estimée entre trois et plus de 80 millions d'espèces dont seulement 1,75 millions d'espèces sont actuellement décrites (Groombridge et Jenkins 2002 ; May 2011 ; Mora et al. 2011). Cette diversité biologique, ou biodiversité, désigne non seulement le nombre d'espèces, mais représente également des notions plus larges allant de la variation génétique au sein de chaque espèce jusqu'à la diversité des écosystèmes (Gaston 1996). Cette biodiversité, en interaction avec les processus physiques et chimiques, fournit de nombreux services à l'humanité, comme la production d'aliments et de matériaux, la purification de l'eau et de l'air, la formation des sols et la séquestration du carbone (Christensen et al. 1996 ; Daily 1997 ; Hooper et al. 2005 ; Worm et al. 2006). Les êtres humains dépendent fortement de cette biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes qui régissent en grande partie leur existence (Costanza et al. 1997 ; Chapin et al. 2000 ; Naeem et al. 2012).

I.1.2. Les activités humaines sont responsables de la perte de biodiversité la plus importante depuis 65 millions d'années

Depuis plusieurs millénaires et l'avènement de l'agriculture au Néolithique, les Hommes ont une emprise sans commune mesure avec aucun autre animal sur l'environnement (Pimm et al. 1995 ; Vitousek et al 1997a, b ; Chapin et al 2000). Sous l'effet de l'amélioration des techniques et de l'augmentation exponentielle de la population humaine de ces derniers siècles, l'empreinte des activités humaines sur l'environnement s'est considérablement accrue et diversifiée (Chapin et al. 1998 ; Cardinale et al. 2012).

Les habitats naturels, convertis en habitats urbains et agricoles, subissent une forte pression anthropique sous forme de fragmentation et de destruction (Vitousek et al. 1997b ; Butchart et al. 2012). À cela s'ajoute la pollution de l'environnement et le réchauffement climatique (Figure 1 ; Sanderson et al. 2002 ; MEA 2005) à travers les rejets de nutriments tels que l'azote ou le phosphore, les pluies acides, l'acidification des océans, la redistribution des ressources en eau et l'augmentation du dioxyde de carbone atmosphérique (Vitousek et al. 1997b, Figure 1).

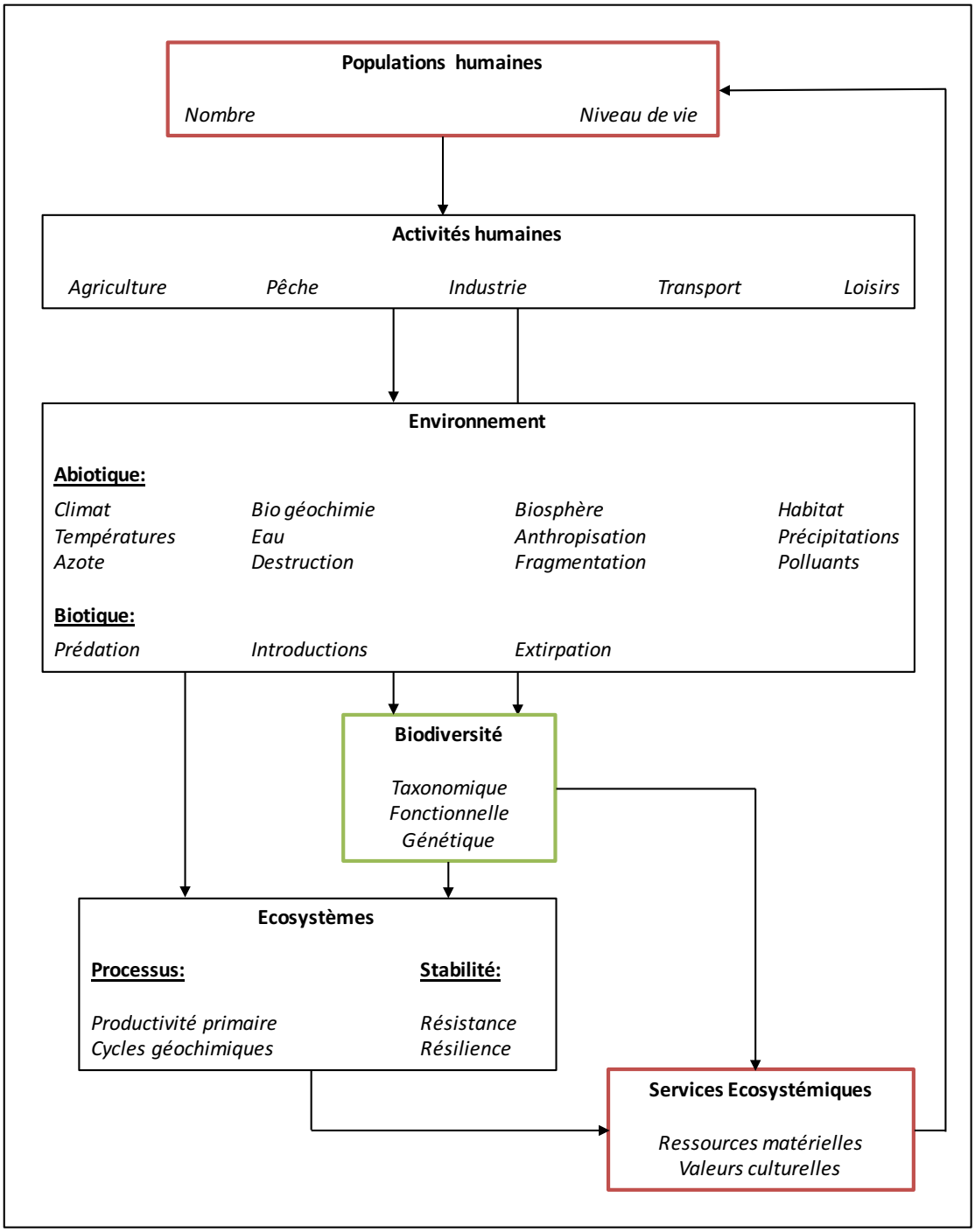


Figure 1. Représentation synthétique des causes et conséquences des activités humaines sur les changements globaux. (Adapté de Vitousek et al. 1997b)

Ces activités humaines ont conduit à une **disparition d'espèces** de plus en plus importante au cours des derniers siècles, une tendance en notable accélération ces dernières décennies (Barnosky et al. 2011). Bien que le processus d'extinction des espèces soit un processus naturel et continu (Raup 1991), les activités humaines ont

engendré, depuis 10 000 ans, un taux d'extinction de 100 à 1 000 fois supérieur aux taux estimés dans les archives fossiles (Pimm et al. 1995 ; Chapin et al. 1998).

Parallèlement aux extinctions d'espèces, les activités humaines, au travers des échanges commerciaux, ont favorisé **l'introduction d'espèces** dans des écosystèmes où elles n'étaient pas présentes naturellement (Mooney et al. 1986 ; Vitousek et al 1997b ; Sala et al 2000 ; Mooney & Cleland 2001 ; Leprieur et al. 2008a).

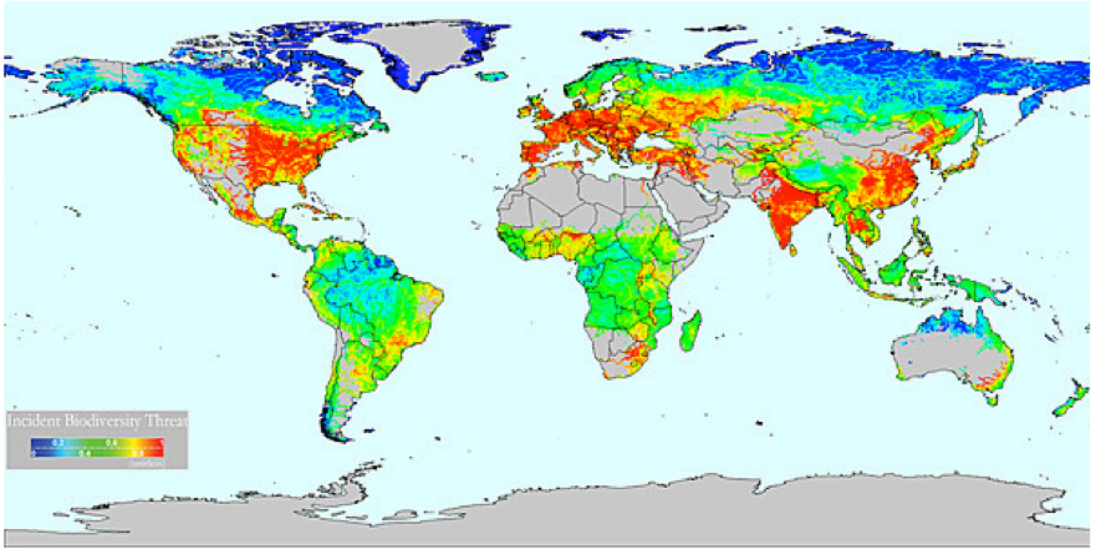


Figure 2. La biodiversité menacée autour du globe. La carte représente les impacts des activités humaines sur la biodiversité des écosystèmes aquatiques d'eau douce. En rouge, les zones fortement menacées, en bleu les zones faiblement impactées par les activités humaines. (D'après Vörösmarty et al. 2010)

Ces modifications de composition des assemblages d'espèces à travers les introductions et les extirpations d'espèces se sont produites à un rythme très rapide (quelques centaines d'années), sans commune mesure avec les rythmes évolutifs de spéciation et d'extinction (en milliers voire en millions d'années) (Vitousek et al. 1997a ; Barnosky et al. 2011). De plus, au sein de ce laps de temps court, il existe une différence entre le temps d'introduction (quelques années) et le temps d'extirpation d'une espèce (plusieurs décennies). En effet, il faut plus de temps pour que l'ensemble des individus d'une espèce disparaissent d'un environnement que pour qu'une

population viable s'y installe. Ce retard du processus d'extinction par rapport au processus d'introduction amène aujourd'hui à observer une augmentation de la richesse spécifique locale dans de nombreux assemblages à travers le monde. Ce phénomène est particulièrement bien illustré chez les poissons d'eau douce, où la plupart des assemblages ont vu leur richesse spécifique augmenter sous l'effet des introductions d'espèces non-natives alors que le nombre d'espèces éteintes reste faible (Leprieur et al. 2008a). Cependant, il est probable que le nombre extinctions d'espèces augmente fortement dans les prochaines décennies, processus appelé *dette écologique* (Srinivasan et al. 2008).

Les extinctions, tout comme les introductions rapides d'espèces suscitent des inquiétudes non seulement pour des raisons éthiques, esthétiques ou économiques (Pimentel et al. 2000, 2005), comme la perte d'organismes emblématiques ou ayant potentiellement une valeur agricole et économique potentielle ou une source de remèdes médicaux non encore découverts mais aussi pour des raisons écologiques, notamment en termes de fonctionnement des écosystèmes (Naeem et al. 2012). Ainsi, identifier et prévoir les conséquences écologiques de ces modifications des assemblages représentent aujourd'hui un enjeu prioritaire dans la lutte contre la perte de biodiversité (Figure 2 ; Barnosky 2011 ; Ceballos 2015). Il est aujourd'hui urgent, dans un contexte de changement global d'améliorer la compréhension du rôle de la biodiversité afin de comprendre et d'anticiper les réponses des écosystèmes à ces perturbations sans précédent (Cooke 2004 ; Dudgeon et al. 2006 ; Woodward et al. 2010 ; Vörösmarty et al. 2010).

Pour cela, les écologues ont cherché à comprendre la façon dont la biodiversité pouvait affecter le fonctionnement des écosystèmes mais également leur stabilité et leur résilience face aux changements (Tilman 1997). Depuis les premières observations de Darwin (1859) d'un effet positif de la diversité biologique sur la productivité des écosystèmes (voir Hector & Hooper 2002), ces questions ont été, et restent des sujets centraux en écologie (Loreau et al. 2001 ; Hooper et al. 2005 ; Thuiller et al. 2005 ; Loreau & Mazencourt 2013 ; Lefcheck et al. 2015).

Cependant, même si les conséquences de l'extinction et de l'introduction d'espèces sont débattues depuis près de 40 ans, elles restent sujettes à controverse (McNaughton 1977 ; Doak et al 1998 ; Tilman 1999 ; Diaz 2001). Dans ce contexte, les écosystèmes aquatiques ont été largement étudiés en raison de leur importance écologique et des fortes pressions humaines qui les affectent (Loreau et al. 2001).

I.1.3. Les écosystèmes d'eau douce sont les plus menacés

Les milieux aquatiques continentaux sont à l'origine d'un grand nombre de services écosystémiques comme l'approvisionnement en eau douce, la pêche, les transports ou le tourisme, indispensables au fonctionnement de nos sociétés (MEA 2005). Les écosystèmes d'eau douce permettent également de contribuer à la bonne qualité des eaux et à réguler les inondations (Brauman et al. 2007). Depuis les premières sociétés humaines, la grande majorité des villes se sont construites au bord de cours d'eau ou de lacs, leur permettant un accès à l'eau potable, à la pêche et au commerce par voies fluviales, ce qui explique une pression anthropique forte et de longue date sur les écosystèmes aquatiques d'eau douce. La gestion des ressources en eau constitue un enjeu économique mondial qui génère plusieurs milliards de dollars de revenus par an, soit pour la production d'eau potable (et son recyclage), soit pour la production d'énergie (barrages, refroidissement des centrales nucléaires) ou pour soutenir l'agriculture et les industries (par exemple les papeteries, les aciéries ou les blanchisseries) très consommatrices en eau. Ces enjeux font peser une pression économique forte et croissante depuis la fin du XXème siècle sur la biodiversité et l'état écologique des écosystèmes d'eau douce (Costanza et al. 1997).

I.1.4. La biodiversité des poissons d'eau douce

Les organismes inféodés aux milieux aquatiques d'eau douce sont parmi les plus en péril à l'échelle planétaire (Jenkins & Boulton 2003) alors qu'ils représentent environ 40% de la diversité des eucaryotes (Strayer & Dudgeon 2010). Bien que le nombre précis d'espèces de poissons reste à déterminer, il existe actuellement plus de 30 000 espèces décrites (*Fishbase*, Froese & Pauli 2013), ce qui représente plus de la moitié des espèces de vertébrés connus. Les poissons d'eau douce constituent près de la moitié des espèces de poissons (entre 40 et 43% selon Eschmeyer 2005 et Nelson 2006). Environ 13 000 espèces de poissons d'eau douce vivent dans les lacs, les rivières et les fleuves qui ne couvrent que 1% de la surface de la Terre. Selon l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN 2014), 25% de ces espèces évaluées sont considérées comme menacées d'extinction (Hermoso et al. 2011 ; Hilton-Taylor et al. 2009).

À l'heure actuelle, la pêche représente le premier pôle d'exploitation des ressources vivantes dans le monde, avec 150 millions de tonnes de poissons pêchés en 2010 (FAO 2012), en particulier dans les pays en développement (FAO 2007). Les poissons d'eau douce représentent par exemple plus de 40% des apports protéiques dans plusieurs grands pays d'Asie du Sud (Briones et al. 2006 ; FAO 2012). En plus d'être une ressource alimentaire indispensable aux populations les plus pauvres, les poissons d'eau douce sont également sous pression commerciale importante. L'aquariophilie génère entre 10 et 20 milliards d'euros de chiffre d'affaire pour 350 millions de poissons vendus chaque année (Sales & Janssens 2003 ; Helfman 2007). De même, on estime que la pêche récréative compte pour 4% environ des prises de poissons dans le monde, pour une valeur de 100 milliards d'euros par an (Helfman 2007).

I.2. Étudier les patrons historiques de biodiversité pour mieux évaluer les conséquences des activités humaines

Un prérequis pour comprendre les conséquences des activités humaines sur des changements de biodiversité est de comprendre les processus qui déterminent et maintiennent la diversité dans les écosystèmes, en l'absence de pressions anthropiques. La biodiversité peut être appréhendée à de multiples échelles spatiales. Le choix du grain et de l'étendue spatiale est dépendant des processus écologiques étudiés et des hypothèses testées (Huston 1999 ; Gaston 2000 ; Whittaker 2001).

Nous aborderons ici uniquement les processus agissant à larges échelles, c'est-à-dire à des grains spatiaux allant du bassin versant au continent, qui seront analysés sur des étendues allant du continent à l'ensemble du globe (Wiens & Donoghue 2004 ; Pennings & Silliman 2005). En effet, de récentes études ont montré qu'analyser les patrons de biodiversité à larges échelles constituaient un outil performant pour comprendre les assemblages d'espèces et leurs déterminants (Chase 2003 ; Leibold et al. 2004 ; Cottenie 2005 ; Gaston & Blackburn 2008). De même, dans un contexte de changement global, les études de macro-écologie constituent d'excellentes bases de travail pour mettre en évidence les conséquences des activités humaines sur l'ensemble de la planète.

Les études de macro-écologie n'ont pas seulement un intérêt scientifique en termes de recherche fondamentale. Dans un objectif de conservation de la biodiversité, de plus en plus nécessaire aujourd'hui, ce type d'études pourrait permettre de mettre en place des mesures de gestion et de protection de l'environnement à l'échelle globale (Brown 1995 ; Kerr 1997 ; Brown & Lomolino 2000 ; Chase 2003).

Cependant, analyser et comprendre la biodiversité à l'échelle globale s'est révélée une tâche complexe. En effet, le concept de biodiversité englobe un ensemble de facettes, telles que la **diversité taxonomique**, la **diversité fonctionnelle** et la **diversité**

phylogénétique (Peres-Neto & Cumming 2010 ; Heino 2011 ; Logue et al. 2011). Ces trois facettes de la biodiversité n'ont pas bénéficié de la même attention dans les études de macro-écologie.

La première approche pour mesurer la biodiversité a été de considérer la **diversité taxonomique**, c'est-à-dire le nombre et la composition en espèces des assemblages. Cette mesure est un indicateur permettant d'analyser la structure des assemblages et ses déterminants, tout en ayant l'avantage d'être facilement mesurable (Naeem 2002, 2003 ; Magurran 2005). À l'heure actuelle, la plupart des études de macro-écologie, et en particulier celles sur les poissons d'eau douce, sont ainsi basées sur cette diversité taxonomique pour décrire la structure des assemblages (Lévêque et al. 2008 ; Oberdorff et al. 2011).

I.2.1. Les déterminants de la diversité taxonomique à l'échelle globale

À l'échelle globale, la diversité taxonomique des poissons d'eau douce est très inégalement répartie (Oberdorff et al. 1997 ; Zhao et al. 2006 ; Habit et al. 2012). Six zones biogéographiques ont été identifiées sur la base de leur ressemblance en terme de composition spécifique (Figure 3 ; Berra 2001). Chaque zone abrite une faune distincte (Lévêque et al. 2008) qui résulte de leur isolement au cours de l'histoire géologique de la Terre. La séparation des zones biogéographiques par des océans, par des montagnes ou par des déserts a eu pour conséquences d'isoler les faunes de poissons d'eau douce qui ont donc connu une évolution distincte au cours du temps, conduisant ainsi aux patrons de biodiversité taxonomique observés aujourd'hui (Lévêque et al. 2008).

La grande majorité des espèces de poissons d'eau douce vit dans les zones tropicales et subtropicales (Néotropicale, Afrotropicale et Orientale). La zone Néotropicale (qui regroupe l'Amérique centrale et l'Amérique du Sud) possède la plus grande richesse en espèces (4035 selon Lêvèque et al. (2008)), soit plus d'1/3 des espèces de poissons

d'eau douce connues (Nelson 2006). La zone Afrotropicale (Afrique sub-saharienne et Madagascar) et la zone Orientale (Asie du Sud et du Sud-Est) abritent également une forte diversité taxonomique (2938 et 2345 espèces, respectivement). Les zones tempérées ont au contraire une diversité taxonomique faible (1844 espèces en zone Paléarctique et 1411 en zone Néarctique). Enfin la zone Australasienne abrite une très faible diversité (261 espèces).

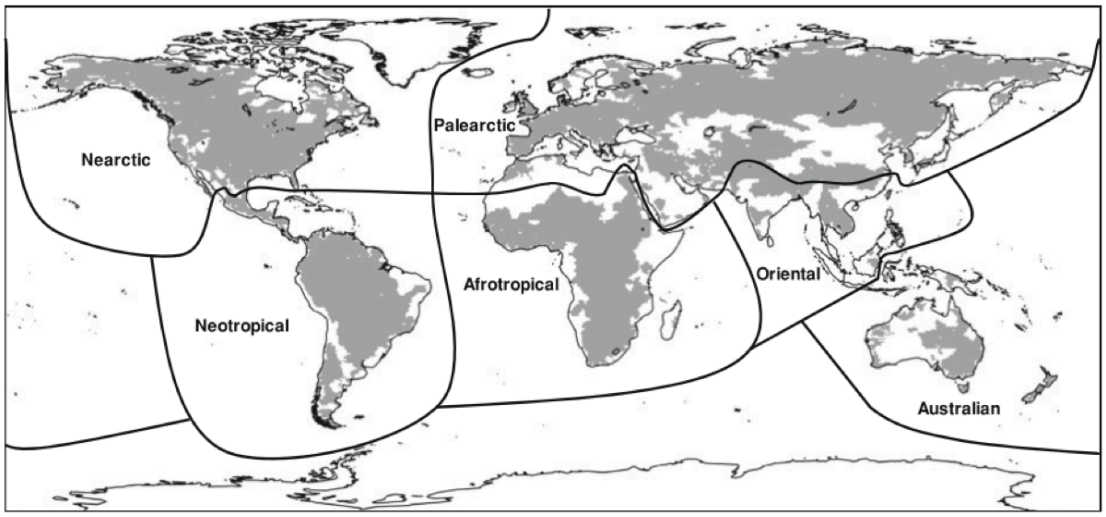


Figure 3. Découpage des six zones biogéographiques pour les faunes de poissons d'eau douce. Les frontières de chaque zone sont indiquées en traits gras, telles que définies par Lévêque et al. (2008) et Balian et al. (2008). (D'après Brosse et al. 2013)

La plupart des clades de poissons (ordres ou familles) n'existent que dans une ou deux zones biogéographiques. Les Characiformes (tétras et cardinaux), par exemple, regroupent des espèces tropicales uniquement présentes dans les zones Néotropicale et Afrotropicale. À l'inverse les salmonidés, regroupent des espèces d'eau froide, adaptées aux climats tempérés des zones Paléarctique et Néarctique. Seuls quelques groupes très diversifiés ont une distribution plus large, comme les Siluriformes (poisson-chats), les Perciformes présents dans les six zones biogéographiques ou les Cypriniformes (absents uniquement en zone Néotropicale). Ces trois ordres de poissons représentent, à eux seul, plus de 50 % des espèces de poissons d'eau douce.

I.2.2. Les déterminants régionaux de la diversité taxonomique

Au sein de chaque zone biogéographique la diversité taxonomique est également très inégalement répartie (Lévêque et al. 2008 ; Oberdorff et al. 2011). Certains grands bassins versants renferment une très forte diversité taxonomique, par exemple le plus grand et le plus riche, l'Amazone abrite plus de 1800 espèces. Quelques autres grands fleuves dans le monde abritent une forte richesse spécifique, comme par exemple le Congo (environ 800 espèces), le Mékong (environ 700 espèces), le Yangtze (environ 350 espèces) ou encore le Mississippi (environ 250 espèces) (Lévêque et al. 2008 ; Oberdorff et al. 2011).

Les poissons d'eau douce étant inféodés aux milieux aquatiques d'eau douce, leur dispersion d'un bassin versant à un autre est un phénomène rare. Les bassins versants sont séparés les uns des autres par des barrières infranchissables aux espèces et peuvent être considérés comme « des îles dans un océan de continents » (Oberdorff et al. 2011). Il est ainsi possible d'étudier les patrons de distribution des poissons d'eau douce dans le contexte de la théorie de la biogéographie insulaire de Mc Arthur et Wilson (1963, 1967).

Basé sur cette théorie, le nombre d'espèces présentes au sein d'un bassin versant peut être appréhendé comme le résultat de conditions environnementales passées et actuelles qui ont structuré les assemblages d'espèces (Jackson et al. 2001). Plusieurs études ont ainsi déterminé le rôle des variables environnementales pour expliquer les patrons de diversité taxonomique. En particulier, trois grandes hypothèses ont été testées. À partir de ces hypothèses, Oberdorff et al. (2011) ont montré que la richesse spécifique des assemblages de poissons d'eau douce résulte d'une interaction entre ces 3 hypothèses, non-exclusives, qui explique une forte part de la variabilité spécifique à cette échelle (Figure 4).

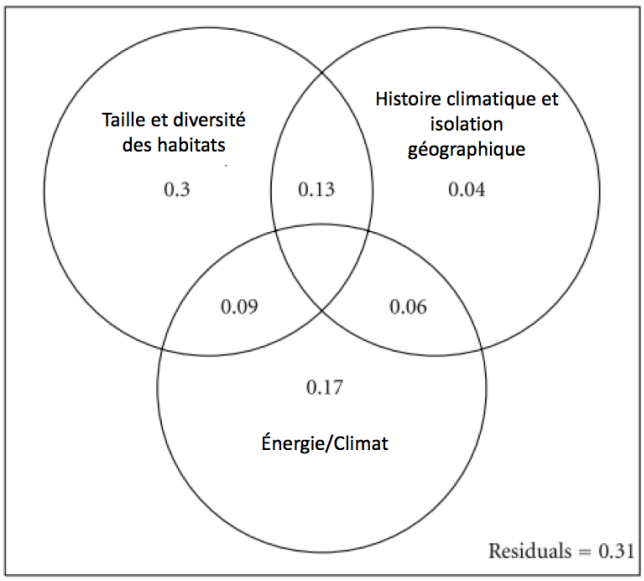


Figure 4. Importance relative des 3 principales hypothèses proposées pour expliquer la richesse spécifique des assemblages de poissons d'eau douce à l'échelle des bassins versants. Chaque cercle illustre une hypothèse (liée à l'aire, au climat et/ou aux processus historiques) expliquant les niveaux de biodiversité. Les valeurs représentent les contributions propres de chaque hypothèse ainsi que les contributions partagées (Adapté de Oberdorff et al. 2011).

En premier lieu, l'hypothèse « aire-espèce » (Preston 1962) prédit que plus la surface d'un bassin versant est élevée, plus le nombre d'espèces qu'il renferme est grande. Plusieurs explications ont pu être avancées pour expliquer cette relation positive entre aire et nombre d'espèces. La taille des bassins versants peut jouer sur le taux de spéciation et le taux d'extinction, mais également sur la diversité d'habitats au sein du bassin versant, favorisant la maintenance de différentes espèces avec des conditions écologiques différentes. La zone Néotropicale, par exemple, regroupe la plus grande diversité d'espèces, en particulier dans les grands bassins versants tel que l'Amazone (Lundberg et al. 2000 ; Berra 2001 ; Reis et al. 2003 ; Lévêque et al. 2005 ; Lévêque et al. 2008). Ces zones sont caractérisées par une plus grande diversité d'habitats, entre les zones montagneuses à l'ouest en tête de basins et les grandes plaines tropicales à l'est dans la partie avale, favorisant la maintenance d'un plus grand nombre d'espèces (Guégan et al. 1998).

La seconde hypothèse « énergie-espèce » (Wright 1983 ; Williamson et al. 1988) prédit que plus il y a d'énergie disponible, plus le nombre d'espèces qui coexistent est grand. L'énergie disponible peut favoriser une plus forte richesse spécifique à travers 2 processus. Ainsi, Wright (1983) considère l'énergie comme un facteur qui détermine les ressources disponibles et donc comme un facteur de productivité en soi, alors que Turner et al. (1987) et Currie (1991), par exemple, considèrent l'énergie comme un facteur qui détermine les limites physiologiques de l'espèce. Dans le premier, il est attendu qu'une variable telle que la production primaire nette soit un prédicteur important de la richesse en espèces alors que dans la seconde, les variables liées à la température ou à l'énergie solaire disponible seraient prédominantes (Hawkins et al. 2003).

Enfin, une troisième hypothèse « historique » (Whittaker 1977) prédit une relation positive entre la richesse spécifique et une stabilité climatique au cours des temps géologiques. Cette hypothèse met en évidence l'importance de la connectivité entre les bassins versants dans le maintien d'une forte richesse spécifique (Ward et al. 2002 ; Fullerton et al. 2010). Lors de périodes de glaciations, par exemple, les populations sont isolées pendant des phases plus ou moins longues. Les bassins versants libres de glaces conservent ainsi une forte diversité taxonomique (zones tropicales ou zones refuges en Europe) alors que les bassins pris dans les glaces voient leur faune disparaître.

En Europe, les patrons de gradient de richesse et d'endémisme montrent un effet des événements historiques, comme les glaciations du Quaternaire (Olden et al. 2006 ; Reyjol et al. 2007). En effet, les zones Méditerranéennes ou d'Europe centrale ont joué le rôle de refuge pendant la dernière glaciation au Pléistocène (21 000 ans) et conservent aujourd'hui une forte diversité taxonomique (Reyjol et al. 2007), comme le Danube (>100 espèces soit environ 50% des espèces présentes en Europe, Maitland 2000). Plus on s'éloigne de ces zones, plus la richesse spécifique des assemblages diminue, ce qui témoigne d'une défaunation drastique durant les dernières glaciations,

suivie d'une recolonisation graduelle depuis les zones refuges vers les bassins qui ont été pris dans les glaces ou isolés (Reyjol et al. 2008 ; Hugueny et al. 2010).

Ce type de processus est également observé pour les faunes d'Amérique du Nord (Griffiths et al. 2010), où la région du Mississipi a joué un rôle de refuge pendant la dernière glaciation et conserve aujourd'hui une forte diversité taxonomique (Oberdorff et al. 1997).

En revanche dans les zones tropicales, non prises dans les glaces pendant les glaciations du Pléistocène, un autre effet a pu conduire à une défaunation de certains bassins versants. En effet, les zones tropicales ont également souffert des changements climatiques du Pléistocène, au travers de sécheresses accrues, accompagnées d'une baisse du niveau des océans (Hulme 1992). Cependant la perte d'espèces due à la sécheresse est restée à des niveaux inférieurs à celle connue dans l'hémisphère nord sous l'effet des glaciations et ont ainsi permis de conserver une plus grande richesse spécifique.

I.3. Quelles sont les conséquences des activités humaines sur la diversité des assemblages de poissons ?

Les activités humaines ont modifié les patrons historiques de diversité taxonomique, favorisant les introductions d'espèces dans des bassins versants où elles n'étaient pas présentes historiquement (Elton 1958 ; Vander Zanden 2005 ; Vitousek 1997b ; Taylor & Irvin 2004 ; Clavero & Garcia-Berthou 2005 ; Byrnes et al. 2007 ; Clavero 2011 ; Strayer 2012). Il existe deux types d'introductions d'espèces. Soit de façon intentionnelle dans un but commercial (par exemple pour l'aquaculture), récréatif (pour la pêche) ou encore comme prédateur d'un autre organisme (comme la gambusie, *Gambusia affinis*, introduite en Australie au début du XXe siècle pour tenter de bio-réguler les populations de moustiques, Beatty & Morgan 2013). Soit de façon

involontaire, via l'ouverture de canaux entre des bassins versants ou via le transport d'organismes dans les ballasts des bateaux (Rahel 2007 ; Leprieur et al. 2008a).

Actuellement, un quart des cours d'eau du globe ont une faune ichthyologique composée de 25% ou plus d'espèces non-natives (Leprieur et al. 2008a). Cependant, toutes les régions du monde n'ont pas été affectées de la même façon. Les introductions sont plus fréquentes dans les zones où les activités humaines sont les plus importantes (Vitousek et al. 1997b ; Cincotta et al. 2000 ; Vörösmarty 2011). Ces régions fortement peuplées où les échanges commerciaux sont très développés sont plus enclines à subir des introductions d'espèces non-natives, et leur établissement a été facilité dans des écosystèmes déjà dégradés par l'Homme (Gozlan 2010). Dans les milieux fortement anthropisés, comme l'Europe, l'Amérique du Nord ou l'Asie du Sud-Est, les assemblages de poissons d'eau douce ont été considérablement modifiés par l'introduction d'espèces provenant de différentes localités à travers le monde (Leprieur et al. 2008a ; Olden et al. 2006).

En s'établissant, ces espèces non-natives peuvent devenir invasives et modifier la faune et flore locale et avoir des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes (Lodge 1993 ; Simberloff 1996 ; Parker et al. 2001 ; Sakai et al. 2001 ; Simon & Townsend 2003 ; Diaz et al 2007). Ainsi, parmi les 620 espèces listées par l'IUCN comme éteintes, Clavero & Garcia-Berthou (2006) estiment que 20% sont dues aux introductions d'espèces. Les activités humaines, à travers la surexploitation des milieux et la dégradation des habitats, ont également conduit à la disparition ou la mise en danger de disparition d'espèces (Hermoso et al. 2011 ; IUCN 2014). Cependant, le nombre d'extirpations d'espèces de poissons d'eau douce reste faible à l'échelle globale comparé au nombre d'introductions d'espèces (Leprieur et al. 2008a ; Gozlan 2010).

Le changement global de diversité taxonomique résulte de ces deux phénomènes (Sax & Gaines 2003). Bien qu'à l'heure actuelle, le nombre d'espèces extirpées reste faible, il est probable qu'il augmente au cours des prochaines décennies sous l'effet des

pressions anthropiques et des destructions d'habitats qui menacent d'extinction un grand nombre d'espèces (Essl et al. 2010 ; VanderZanden 2005 ; Hulme et al. 2009).

Les introductions et extirpations d'espèces n'ont pas seulement changé la richesse spécifique (alpha diversité), elles ont également modifié le degré de ressemblance entre les communautés (béta diversité) (Rahel 2000 ; Olden et al. 2008 ; Villéger et al. 2011). Sous l'effet des extirpations et des introductions d'espèces, les faunes de poissons d'eau douce montrent une tendance globale à s'homogénéiser, c'est-à-dire à devenir de plus en plus similaires en terme de composition d'espèces (Rahel 2000 ; Olden 2006 ; Villéger et al. 2011). Cette tendance générale masque en réalité plusieurs types de changement entre les assemblages. En effet, seul 30%, en moyenne, des paires d'assemblages s'homogénéisent, 50% ne changent pas et 20% deviennent même plus différentes (ce qui correspond au processus de différentiation) (Villéger et al. 2011). Une telle situation suggère que les introductions d'espèces ont conduit à des changements complexes des patrons de biodiversité contraints par l'identité et le nombre des espèces natives et introduites. Il est donc nécessaire de comprendre le rôle des déterminants et en particulier le rôle des introductions d'espèces non-natives sur ces patrons de dissimilarité. Puis, dans un objectif de conservation, la prochaine étape est de comprendre le rôle propre de l'identité des espèces non-natives sur ces patrons de changements taxonomiques de béta diversité.

I.4. La biodiversité ne se limite pas à la diversité taxonomique

Jusqu'à présent, la biodiversité des poissons d'eau douce a surtout été étudiée à travers le prisme de la diversité taxonomique. Cependant, l'étude de la diversité taxonomique n'a pas permis d'élucider certains processus qui contribuent à expliquer la biodiversité à l'échelle du globe, par exemple comprendre le rôle relatif de chaque espèce dans le fonctionnement des écosystèmes. Se focaliser sur le seul nombre d'espèces en ne tenant compte que de leur identité taxonomique pour décrire la

biodiversité écarte de fait toute considération de leurs caractéristiques biologiques (Green et Vascotto 1978 ; Ernst et al 2006 ; Petchey et Gaston 2006 ; Violle et al. 2007).

Or, il est évident que les espèces ne sont pas des entités équivalentes en terme de rôle dans le fonctionnement des écosystèmes (Diaz et al. 2001 ; Lamouroux et al. 2002 ; McGill et al. 2006 ; Diaz et al. 2007). Pour prendre en compte cet aspect, le concept de biodiversité est aujourd'hui développé au travers de différentes facettes (Figure 5). En plus du nombre et de l'identité des espèces (c'est-à-dire la **diversité taxonomique**), les assemblages peuvent être décrits par la diversité des traits écologiques des espèces (c'est-à-dire la **diversité fonctionnelle**, Rosenfeld 2002 ; Violle et al. 2007) ou par le degré de relation de parenté entre les espèces (c'est-à-dire la **diversité phylogénétique**, Srivastava et al. 2012 ; Münkemüller et al. 2012).

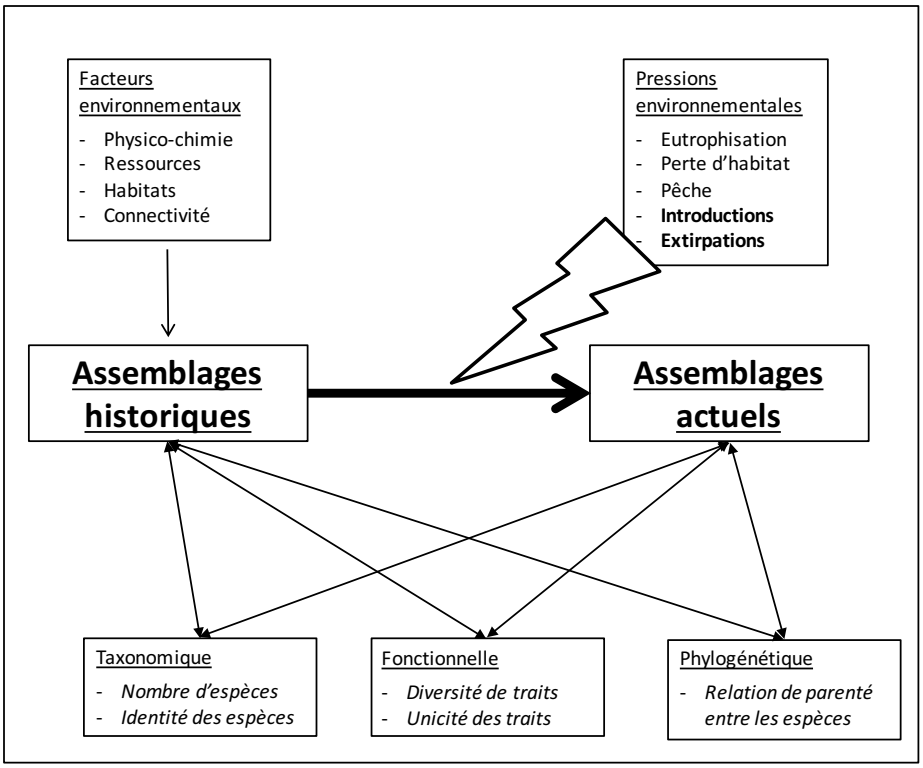


Figure 5. Déterminants et mesures de la biodiversité. La composition historique en espèces des assemblages est influencée par des facteurs environnementaux et est modifiée par des pressions environnementales. Trois types de mesures permettent d'analyser et comprendre la structure des assemblages (historiques et actuels) : Taxonomique, Fonctionnelle et Phylogénétique.

Durant cette dernière décennie, l'attrait porté aux caractéristiques des espèces a permis l'émergence d'une nouvelle discipline, la biogéographie fonctionnelle, issue de l'écologie fonctionnelle et de la biogéographie, et qui a notamment fait l'objet d'un numéro spécial de la revue PNAS en 2014 (Violle et al. 2014 ; PNAS n° 111 (vol. 38)). Cette discipline est aujourd'hui reconnue par les scientifiques comme une voie prometteuse pour décrire et comprendre la distribution des caractéristiques écologiques des espèces à l'échelle des assemblages (Hoeinghaus 2007 ; Weiher et al. 2011). De plus, elle permet d'identifier les conséquences des activités humaines et peut donc certainement apporter des informations complémentaires à la facette taxonomique (Violle et al. 2014).

I.4.1. La diversité fonctionnelle

L'étude de la diversité fonctionnelle à large échelle a permis de mettre en évidence une facette de la biodiversité distincte de la diversité taxonomique (Devictor et al. 2010). À l'échelle d'un assemblage, la **diversité fonctionnelle** représente l'ensemble des traits fonctionnels des espèces présentes au sein d'un assemblage (Violle et al. 2007 ; Villéger et al. 2008).

Les approches basées sur la diversité fonctionnelle se sont considérablement développées ces dernières années (Rosenfeld 2002 ; McGill et al. 2006 ; Verberk et al. 2008 ; Webb et al. 2010 ; Mouillot et al. 2011 ; Heino 2013 ; Mason & De Bello 2013). Le concept de diversité fonctionnelle a été utilisé pour décrire des patrons de distribution (Wiescher et al. 2012 ; Logez et al 2013 ; Pease et al. 2012 ; Marzin et al. 2013 ; Lujan et al. 2013 ; Lamanna et al. 2014) ou des patrons de prédation (Schuldt et al. 2012), quantifier les réponses face aux changements globaux (Schwartz et al. 2011) ou aux invasions biologiques (Moodley et al. 2013 ; Azzurro et al. 2014).

I.4.2. Comment décrire fonctionnellement les espèces ?

Violle et al. (2007) définissent le concept de trait fonctionnel comme tout trait morphologique ou physiologique ou phénologique ayant un effet sur la fitness des organismes (à travers la croissance, la reproduction et la survie). Il est cependant complexe d'identifier quels sont les traits fonctionnels pertinents pour représenter le rôle des espèces dans les écosystèmes. En effet, pour la plupart des organismes, en particulier les vertébrés, un trait fonctionnel peut être impliqué dans plusieurs fonctions écologiques (Tilman et al. 1997 ; Diaz et al. 2006 ; Violle et al. 2007 ; Flynn et al. 2009 ; Dolédec & Statzner 2010 ; Cadotte et al. 2011 ; Culp et al. 2011). La vision, par exemple, intervient dans la prédation, la locomotion ou la recherche de partenaires sexuels (Mayfield et Levine 2010 ; Pausas et Verdu 2010). Mais l'inverse est également vrai. Ainsi, une fonction écologique, comme la nage ou la nutrition fait intervenir tout un ensemble d'organes qui sont autant de traits fonctionnels potentiels.

Cette complexité est un obstacle majeur à la description et au développement des approches fonctionnelles chez les animaux. De ce fait, à l'heure actuelle, les études de diversité fonctionnelle restent majoritairement cantonnées à des petites échelles spatiales (locales ou régionales), car il est encore difficile de décrire les traits fonctionnels pour beaucoup d'espèces. Il existe peu de groupes de vertébrés pour lesquels les attributs écologiques d'une large gamme d'espèces sont décrits (Ricklefs 2012 sur les passereaux ; Mazel et al. 2014 sur les mammifères ; Mouillot et al. 2014 pour les poissons marins récifaux).

En ce qui concerne les poissons d'eau douce, des traits fonctionnels tels que la taille des espèces, la taille et la forme des organes (internes ou externes), des traits d'histoire de vie ou bien encore des traits comportementaux (activité des individus, d'organisation sociale (grégarisme)) ont permis de décrire la diversité fonctionnelle des assemblages poissons d'eau douce à l'échelle locale (bassins versants) ou continentale (Eros 2009 ; Paese et al. 2012 ; Keck 2014 ; Villéger et al. 2013). Mais les

traits utilisés varient entre les différentes études selon le grain, le nombre d'espèces étudiées et la localité.

I.4.3. Quels traits pour caractériser la diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce à large échelle ?

Depuis plus de 30 ans, de nombreuses études ont décrit le rôle écologique des poissons d'eau douce à travers leurs traits fonctionnels (Gatz 1979 ; 1981 ; Winemiller 1991 ; McGill et al. 2006 ; Hoagstrom et al. 2008 ; Webb et al. 2010 ; Hugueny et al. 2010). Cependant, la notion de diversité fonctionnelle restait très centrée sur une notion de groupes fonctionnels liée au concept de guilde (Blondel 2003). La plupart des études d'écologie fonctionnelle des poissons ont mis l'accent sur la fonction de nutrition pour en déduire l'impact de la prédation sur le transfert des proies ou des éléments nutritifs (Stergiou & Karpouzi 2001 ; Hoey & Bellwood 2008). Ainsi, caractériser les espèces de poissons par des groupes était certes une avancée en écologie fonctionnelle, mais restait encore un découpage grossier et difficilement généralisable à une large échelle. En effet, identifier ces traits nécessite une bonne connaissance écologique des espèces. Or, pour de nombreuses espèces de poissons d'eau douce dans le monde, nous n'avons aucune information sur leur écologie et/ou leur mode de vie.

Les caractéristiques morphologiques ont reçu la plus grande attention pour inférer les stratégies écologiques. La relation entre la forme et les fonctions écologiques des poissons a été étudiée pour de nombreux traits morphologiques (Gatz 1979, 1981 ; Moyle & Senanayake 1984). Keast & Webb (1966) étaient parmi les premiers à discuter les conséquences écologiques des variations morphologiques chez les poissons d'eau douce. En particulier, en reliant la taille de l'intestin des poissons à leurs régimes alimentaires, qui permet de différencier des espèces herbivores, carnivores et omnivores (Gatz 1981 ; Castillo-Rivera et al. 1996).

De manière plus générale, plusieurs fonctions biologiques des poissons peuvent être reliés à leurs caractéristiques morphologiques, en particulier des comportements de nutrition et de locomotion. La taille et la forme des nageoires renseignent sur la force de propulsion qui confère au poisson une capacité d'accélération pour échapper au prédateur ou capturer une proie et sur sa capacité à manœuvrer dans des habitats complexes.

Certains de ces traits sont à l'heure actuelle répertoriés dans la base de données en ligne Fishbase (http://www.fishbase.org) ou dans des bases de données restreintes à une région du monde (par exemple : FishTraits, en Amérique du Nord, Frimpong & Angermeier 2009). Mais peu d'informations sont actuellement disponibles à l'échelle globale prenant en compte la majorité des 13 000 espèces de poissons d'eau douce actuellement décrits, et seule la longueur maximale du corps est disponible pour plus de 8000 espèces de poissons d'eau douce (Blanchet et al. 2010 ; Froese et Pauly 2013).

I.5. Problématique de la thèse

Cette thèse a pour principal objectif de décrire et de comprendre la distribution historique de la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce à l'échelle globale et de quantifier les conséquences des activités humaines sur cette facette de la biodiversité. Comme nous l'avons vu précédemment, les patrons de diversité taxonomique ont fait l'objet de nombreuses études depuis le début des années 1990, mais il n'existe pas d'étude à l'échelle globale de la diversité fonctionnelle chez les poissons d'eau douce.

Pour cela, nous avons mis en place une base de données de traits morphologiques pour plus de 9000 espèces (**Chapitre II**). Ainsi, cette base de données (appelée *FishMORPH*) nous a permis de quantifier les patrons et les déterminants de la facette morphologique de la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce à l'échelle mondiale et d'explorer les conséquences des perturbations anthropiques

sur les patrons globaux de diversité fonctionnelle. Dans tout le manuscrit, le terme « diversité fonctionnelle » fera référence à la facette morphologique de la diversité fonctionnelle décrite à partir de la base de données *FishMORPH.*

J'ai ainsi étudié, dans un premier temps, comment la diversité fonctionnelle est corrélée aux patrons de diversité taxonomique à l'échelle globale (**Chapitre III**). À cette échelle, j'ai quantifié les déterminants des patrons de diversité fonctionnelle ainsi que leurs vulnérabilité face à la perte d'espèces potentiellement vulnérables.

J'ai ensuite quantifié les conséquences des activités humaines sur les patrons historiques de diversité fonctionnelle à l'échelle des bassins versants et analysé la contribution des déterminants des changements de diversités taxonomique et fonctionnelle (**Chapitre IV**). Pour cela, j'ai déterminé le rôle de chaque espèce non-native dans les changements de béta diversité taxonomique, et en particulier identifié quelles sont les espèces responsables des processus d'homogénéisation et de différenciation taxonomique des faunes de poissons à l'échelle du globe (**Chapitre IV. 1**). Puis, j'ai quantifié les impacts des introductions d'espèces non-natives et des extirpations d'espèces natives sur la diversité fonctionnelle (**Chapitre IV.2**) en les comparant à ceux induits sur la diversité taxonomique.

Enfin, je synthétise les principaux enseignements des études développées dans cette thèse (**Chapitre V**) afin de l'inscrire dans un contexte plus général sur l'intérêt de l'utilisation de la diversité fonctionnelle dans les études de macro-écologie mais également vers des perspectives plus appliquées, en termes de conservation de la biodiversité. Je propose ensuite deux grandes perspectives permettant de prolonger ce travail. L'une porte sur des questions scientifiques soulevées par les résultats de cette thèse et qui ouvrent de futures pistes de recherche. La seconde, méthodologique, porte sur des pistes d'amélioration de la base de données construite au cours de cette thèse visant à intégrer de nouveaux traits fonctionnels.

Les 2 chapitres qui représentent le corps de cette thèse (**Chapitres III et IV**) sont organisés sous forme de 4 articles scientifiques rédigés en anglais (3 ont été publiés dans des journaux scientifiques et 1 est en préparation). Pour chacun de ces articles, j'ai décrit le contexte, les principaux résultats et les conclusions sous forme d'un résumé détaillé en français. J'ai également ajouté des encadrés aidant à la compréhension méthodologique des analyses effectuées.

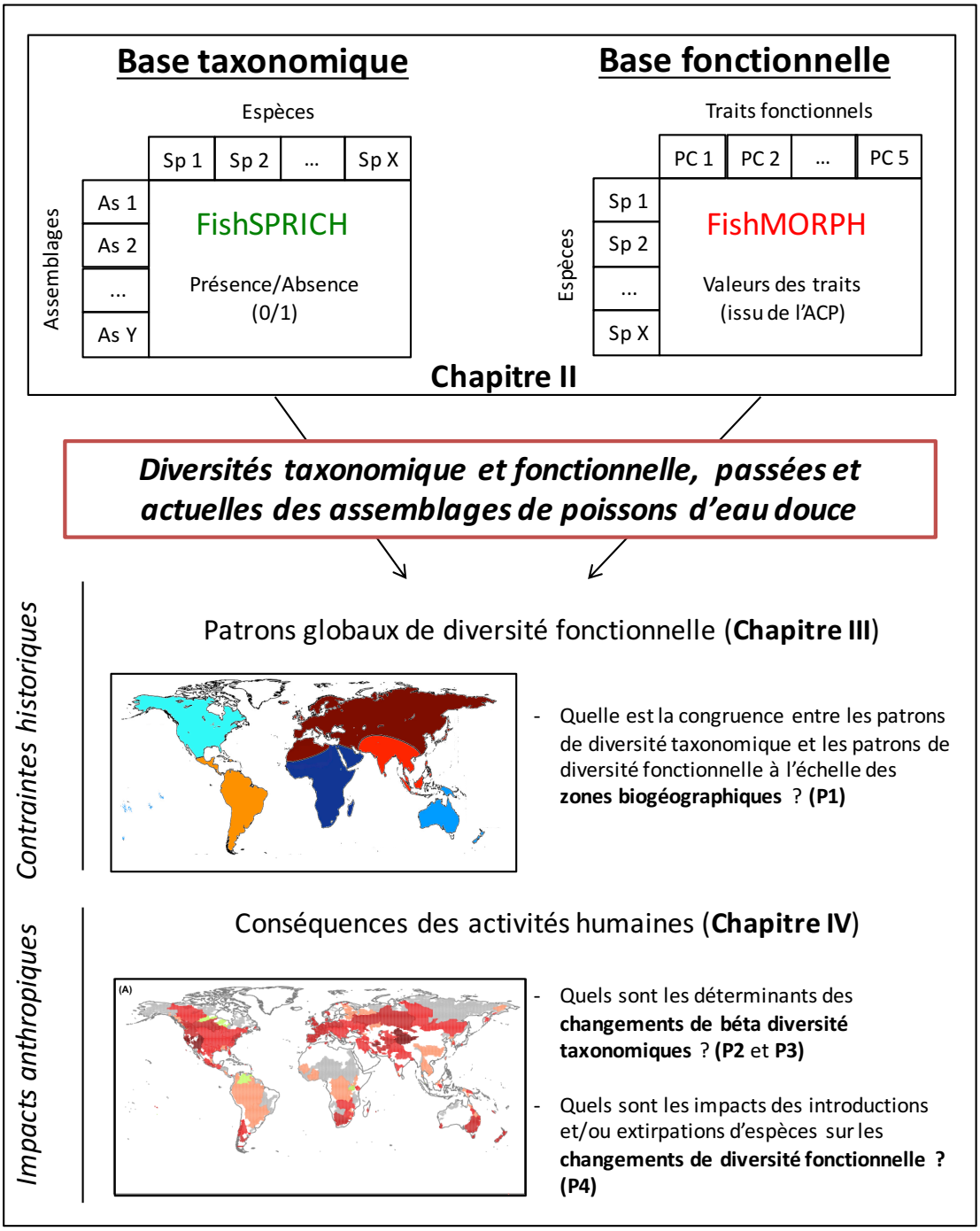


Figure 6. Représentation synthétique des objectifs de la thèse.

Chapitre II

BASES DE DONNÉES TAXONOMIQUE ET FONCTIONNELLE & MÉTHODES

© 2007, E. Kortright (*Melanotaenia boesemani*)

" Toute la nature organique est une preuve ininterrompue de l'identité ou de l'indissolubilité de la forme et du contenu. Les phénomènes morphologiques et physiologiques, la forme et la fonction se conditionnent réciproquement. "

Friedrich Engels, *Dialectique de la nature*, 1883

Afin de mesurer la diversité taxonomique et fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce à l'échelle globale et de tester nos hypothèses écologiques, nous avons d'une part utilisé une base de données d'occurrences des espèces dans des bassins versants à travers le monde (Base *FishSPRICH*). Nous avons d'autre part construit une base de traits morphologiques afin de mesurer la diversité fonctionnelle des assemblages (Base *FishMORPH*). Je présente dans ce chapitre ces 2 bases de données en détails puis les méthodes qui nous ont permis de mesurer la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce.

II.1. Base de données d'occurrences des espèces de poissons d'eau douce

II.1.1. *FishSPRICH* : une base de données d'occurrences des poissons d'eau douce à l'échelle mondiale

La base de données d'occurrences *FishSPRICH* (Brosse et al. 2013) regroupe la liste des espèces de poissons d'eau douce pour 1054 bassins versants, répartis dans les six zones biogéographiques à travers le globe, et qui couvrent 80% de la surface des terres émergées. Cette base de donnée a déjà été utilisée dans des études de macroécologie, notamment pour expliquer la diversité taxonomique historique des poissons d'eau douce et ses déterminants (Leprieur et al. 2011 ; Oberdorff et al. 2011 ; Tedesco et al. 2012) mais également pour déterminer les conséquences des activités humaines sur les assemblages de poissons (à travers les introductions et les extirpations d'espèces) (Figure 7, Leprieur et al. 2008b ; Villéger et al. 2011).

Cette base de données est restreinte aux poissons d'eau douce à nageoires rayonnées (c'est-à-dire aux *Actinoptérygiens*) qui englobent la sous-classe des *Chondrostéens* (avec 2 ordres, les *Acipenseriformes* et les *Polypteriformes*) et les *Néoptérygiens* (composés des holostéens (2 ordres, les *Amiiformes* et les *Lepidosteiformes*) et des téléostéens (33 ordres)). Les

téléostéens représentent 99% des espèces de poissons d'eau douce et comptent environ 13 000 espèces actuellement décrites (Nelson 2006 ; Froese et Pauli 2013). Cette base de donnée a été construite par des chercheurs de l'Université Paul-Sabatier (UPS, Toulouse) et du Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris) à partir de données bibliographiques (Brosse et al. 2013). Plus de 400 sources bibliographiques (articles scientifiques, livres, sites internet) ont ainsi été compilées, recensant des listes complètes ou partiellement complètes (en particulier pour les grands bassins) d'espèces occurrentes dans chaque bassin. La base de données *FishSPRICH* regroupe ainsi les occurrences de 9722 espèces, soit environ 75% des poissons d'eau douce, dans 1054 bassins versants.

Pour chaque bassin versant, nous avons connaissance de l'identité taxonomique des espèces historiquement présentes (c'est-à-dire avant les changements dus aux activités humaines) mais également des noms des espèces introduites et extirpées. Sont considérées comme introduites, les espèces qui n'existaient pas naturellement dans le bassin versant et qui ont pu maintenir une ou des population(s) viable(s) sur plusieurs générations (espèces établies). De plus, une espèce est considérée comme endémique si elle est native d'un seul bassin (Oberdorff et al. 1997 ; Tedesco et al. 2012). Au cours de ma thèse, j'ai mis à jour la taxonomie des espèces de poissons listées dans *FishSPRICH* à partir de FishBase (Froese & Pauly 2013). Dans le cas de division récente d'une espèce en plusieurs espèces ou sous-espèces, comme c'est le cas des différentes classifications disponibles pour les poissons d'Europe entre celle décrite par Maitland (2002) (environ 250 espèces) et celle décrite par Freyhof & Kottelat (2007) (environ 500 espèces), nous n'avons pas modifié le statut. Ceci a permis de conserver la distribution géographique des espèces telle que renseignée dans la base *FishSPRICH*, et d'éviter un biais en faveur des zones tempérées ayant fait l'objet de ces révisons systématiques récentes qui sont encore soumises à validation.

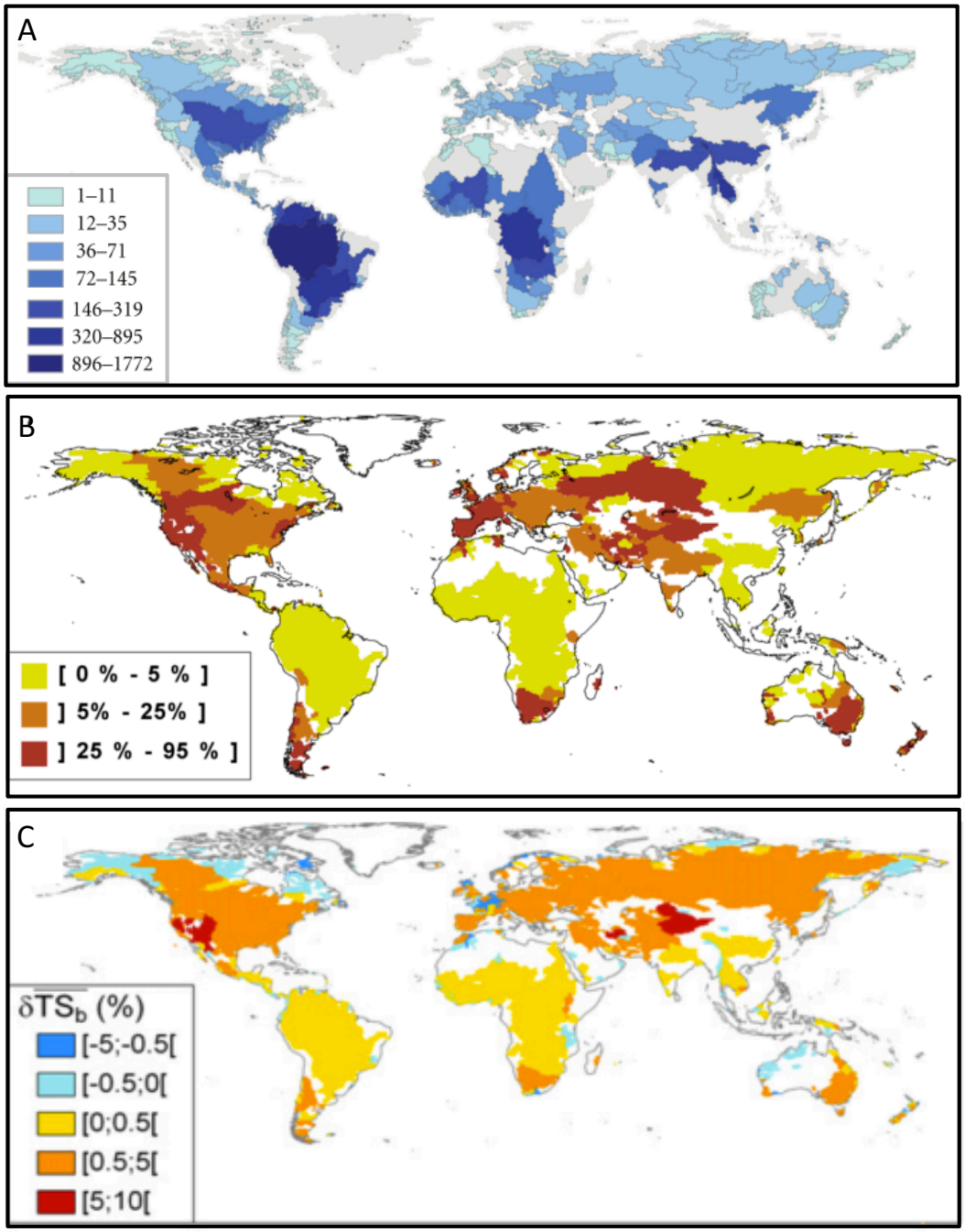


Figure 7. Utilisation de la base de données *FishSPRICH* dans les études de macroécologie. (A) Richesse spécifique en nombre d'espèces (d'après Oberdorff et al. 2011). (B) Pourcentage d'espèces non-natives (d'après Leprieur et al. 2008a). (C) Changement moyen de béta diversité taxonomique entre paires de bassins versants (positif : homogénéisation ; négatif : différentiation, d'après Villéger et al. 2011).

II.2. Mesurer la diversité fonctionnelle à partir de caractéristiques morphologiques des espèces

La construction d'une de données de traits fonctionnels nécessite 3 grandes étapes (1 : sélectionner des traits fonctionnels pertinents ; 2 : mesurer ces traits sur les espèces ; 3 : regrouper les mesures de traits dans une base de données). Ces 3 étapes sont résumées dans la figure 8.

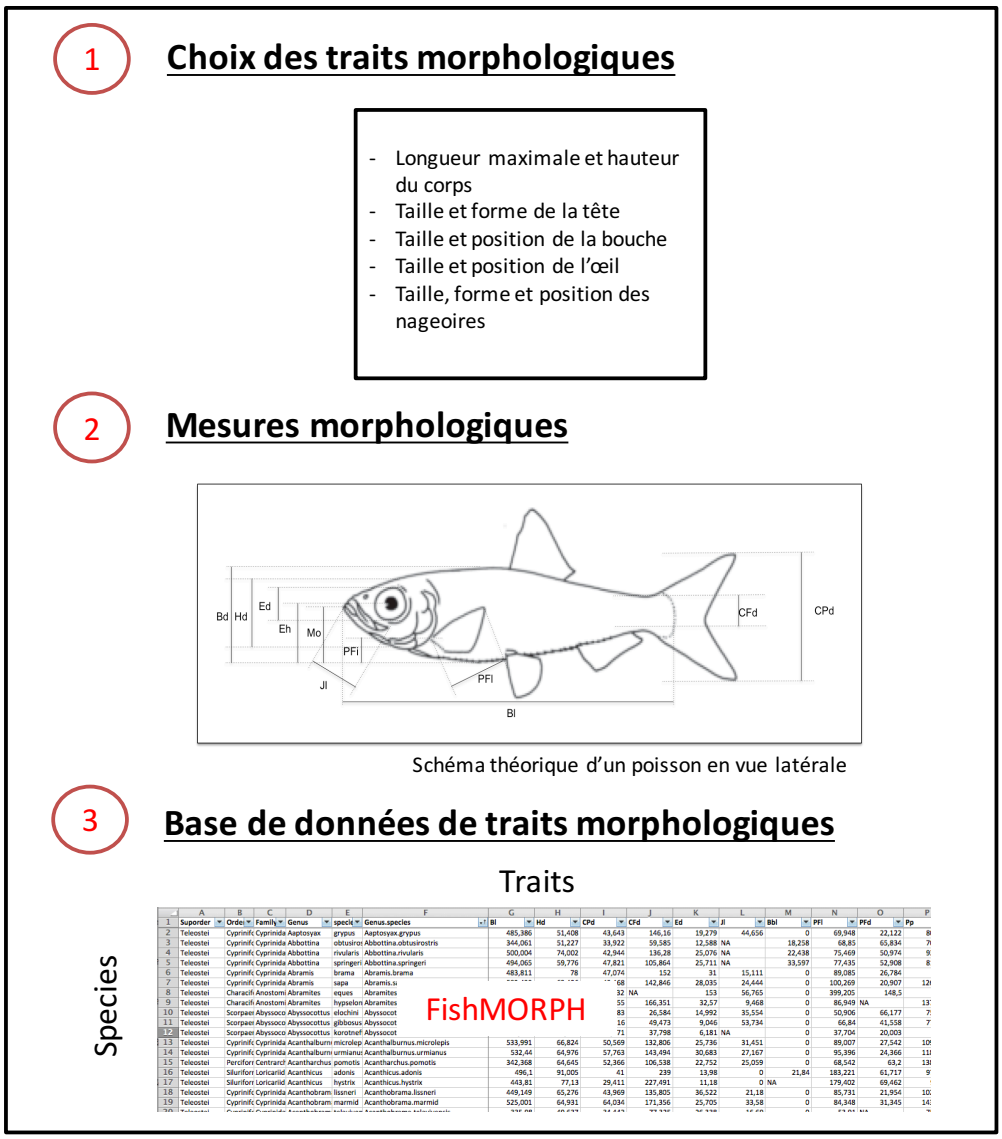


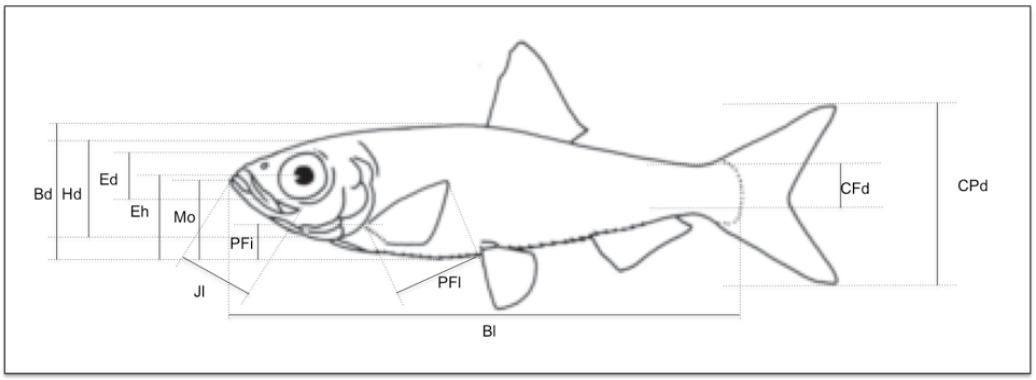
Figure 8. Étapes de construction de la base de données *FishMORPH*. (1) Choix des traits relatifs aux fonctions de locomotion et de nutrition (2) Les caractéristiques morphologiques sont mesurées sur des photos/dessins scientifiques représentant une vue latérale de chaque espèce. (3) Constitution d'une base de données rassemblant les traits morphologiques.

II.2.1. Sélection des traits fonctionnels à partir des caractéristiques morphologiques des espèces

Ce travail de thèse est centré sur une approche fonctionnelle des communautés de poissons à l'échelle mondiale. Or, à l'heure actuelle il existe peu de caractéristiques fonctionnelles décrites pour une large gamme d'espèces de poissons. Bien que certaines espèces de poissons aient été très étudiées et que les caractéristiques morphologiques, génétiques ou d'histoire de vie de ces espèces soient connues, cela ne représente guère plus de quelques centaines d'espèces à travers le monde. Pour la plupart des 13 000 espèces de poissons d'eau douce, il existe peu ou pas d'informations fonctionnelles. En effet, pour la plupart des espèces, la seule information disponible se résume à une illustration ou à un spécimen type déposé en Museum et l'écologie d'un grand nombre d'espèces à l'échelle mondiale reste inconnue. Nous avons ainsi opté pour des traits morphologiques externes mesurables à partir d'une photographie de profil pour l'ensemble des espèces de poissons.

Les traits morphologiques sélectionnés dans cette thèse visent à caractériser deux grandes fonctions écologiques des poissons d'eau douce : la nutrition et la locomotion (Table 1, Cummings 1973 ; Gatz 1979 ; Webb 1984 ; Winemiller 1991 ; Winemiller & Rose 1992 ; Sibbing & Nagelkerke 2001). L'ensemble des traits sélectionnés vise donc à décrire la taille relative, la forme et/ou la position des différentes parties du corps impliquées dans chacune de ces fonctions.

Ces traits ont été choisis pour être mesurables pour toutes les morphologies de poissons et d'être à priori indépendants les uns des autres. En effet, les traits sont quantifiés comme un rapport sans unité entre les parties du corps comparables et ne sont donc pas directement corrélés avec la taille du corps, qui a été considérée comme un trait distinct (donnée disponible dans Fishbase.org, Froese & Pauli 2013). Ces traits fonctionnels (sous forme de ratios) ont ainsi été obtenus par la mesure de variables morphologiques directement sur les photos ou dessins, comme illustré sur la figure 9.



Code	Caractéristiques morphologiques	Détails
BLmax	Longueur maximale du corps	Longueur maximale du corps adulte (d'après *Fishbase*)
Bl	Longueur du corps	Longueur standard (de l'extrémité de la bouche à la nageoire caudale)
Bd	Hauteur du corps	Hauteur maximum du corps
Hd	Hauteur de la tête	Hauteur de la tête au niveau de la verticale de l'œil
Ed	Diamètre de l'œil	Diamètre vertical de l'œil
Eh	Position de l'œil	Distance verticale entre le centre de l'œil et le bas du corps
Mo	Position de la bouche	Distance verticale entre l'extrémité de l'ouverture de la bouche et le bas du corps
Jl	Longueur du maxillaire	Longueur entre l'extrémité avant de la mâchoire supérieure et la commissure de la bouche
PFl	Longueur de la nageoire pectorale	Longueur du plus long rayon de la nageoire pectorale
PFi	Position de la nageoire pectorale	Distance verticale entre l'insertion supérieure de la nageoire pectorale et le bas du corps
CPd	Hauteur de la nageoire caudale	Hauteur maximale de la nageoire caudale
CFd	Hauteur du pédoncule caudal	Hauteur minimale du pédoncule caudal

Figure 9. Mesures des caractéristiques morphologiques. Toutes ces caractéristiques morphologiques ont été mesurées sur une vue latérale des espèces comme illustré sur le schéma ci-dessus. (Adapté de ***P1***, Annexe II Figure S2)

La fonction de nutrition a été caractérisée par la mesure de 4 traits impliquant plusieurs organes (Table 1). Le processus de détection des proies et d'acquisition de la nourriture font généralement intervenir des stimuli visuels (Fernald 1988). L'acuité visuelle peut être estimée en mesurant le diamètre maximal de l'œil (Ed) par rapport à la taille de la tête (Hd) (Taille relative de l'œil (Ed/Hd), Boyle et Horn 2006 ; Winemiller 1991) ainsi que la position verticale des yeux (Ed/Hd). La deuxième étape de la fonction de nutrition est la capture des proies. Pour cela, nous avons caractérisé la taille de la bouche (Gatz 1979 ; Karpouzi et Stergiou 2003), comme la longueur relative du maxillaire par rapport à la hauteur de la tête (Jl/Hd). La position de la bouche est également liée à la position des proies avant la capture et le mode de capture des proies. Elle a été mesurée relativement à la hauteur du corps (Mo/Bd).

La fonction de locomotion est elle aussi complexe, elle implique trois composantes (Webb, 1984 ; Sfakiotakis et al. 1999 ; Blake 2004): l'endurance, l'accélération et la maniabilité. L'endurance est la capacité de nager sur de longues distances. L'accélération se réfère à la capacité des poissons à atteindre rapidement une grande vitesse, ce qui permet soit la capture de proies mobiles, soit d'échapper aux prédateurs. Enfin, la maniabilité reflète la capacité de faire des mouvements précis comme tourner rapidement ou nager vers l'arrière (Blake 2004). Ces capacités ont été décrites par les caractéristiques des nageoires caudales et pectorales et la forme du corps.

Il existe une grande diversité de locomotion chez les poissons. Certaines espèces, comme les Loricaridés ont des déplacements limités en termes de distance mais sont capables de manœuvrer efficacement dans des environnements complexes. À l'inverse, certaines espèces ont la capacité de se déplacer sur de grandes distances et/ou résister à des forts courants (exemple : la truite). Ces adaptations ont des conséquences sur la morphologie du corps et en particulier sur la forme des nageoires pectorales et la nageoire caudale.

Ainsi, nous avons mesurer 3 traits permettant de rendre compte des différents types de nage (Table 1). La nageoire caudale est impliquée principalement dans la propulsion alors que les nageoires pectorales sont impliquées dans l'endurance et les mouvements fins. L'étranglement du pédoncule reflète la puissance des muscles situés à l'arrière du corps et

transmis à la nageoire caudale (Webb 1984). Il peut être estimé comme le ratio entre la largeur maximale et minimale de la nageoire caudale (CFd/CPd). Ce mouvement de pédoncule génère une traînée latérale qui diminue l'efficacité de nage (Blake 2004). Quant aux nageoires pectorales, nous avons caractérisé leur taille (PFl/Bl) et leur position (PFi/Bd, Gatz 1979 ; Villéger et al. 2010). Les espèces très endurantes ont tendance à avoir des nageoires pectorales insérées assez haut et en forme de rame, liées à une efficacité de propulsion élevée et une réduction de la traînée. Au contraire, les espèces qui ont une forte manœuvrabilité ont tendance à avoir des nageoires pectorales arrondies et insérées bas pour augmenter la précision de mouvement (Fulton et al. 2001).

La performance de nage est affectée par les frottements entre l'eau et le corps du poisson. La forme latérale du corps (Hd/Bd) et l'allongement du corps (Bl/Bd) sont importants pour caractériser l'hydrodynamisme des espèces (Table 1). Les espèces à corps fusiformes (Bl >> Bd et/ou HdBd proche de 1), très hydrodynamiques, pourront faire face à un fort courant tandis que les poissons ramassés (Bl = Bd et/ou Hd << Bd) sont moins hydrodynamiques, vivent plutôt dans des eaux calmes.

Table 1. Mesure et description des traits morphologiques (Adapté de ***P1***, Figure S2 Annexe II)

Traits morphologiques	Mesures	Signification écologique
Longueur maximale du corps	*BLmax*	La taille est liée au métabolisme, à la capacité de locomotion et au recyclage des nutriments
Taille relative des yeux	$\frac{Ed}{Hd}$	Acuité visuelle
Position verticale des yeux	$\frac{Eh}{Bd}$	Position des poissons et / ou de ses proies dans la colonne d'eau et Hydrodynamisme
Position de la bouche	$\frac{Mo}{Bd}$	Position de nutrition dans la colonne d'eau
Longueur relative du maxillaire	$\frac{Jl}{Hd}$	Taille de la bouche et force de la mâchoire
Position verticale de la nageoire pectorale	$\frac{PFi}{Bd}$	Utilisation de la nageoire pectorale pour la nage
Taille de la nageoire pectorale	$\frac{PFl}{Bd}$	
Étranglement du pédoncule caudal	$\frac{CFd}{CPd}$	Efficacité de la propulsion de la nageoire caudale
Forme latérale du corps	$\frac{Hd}{Bd}$	Hydrodynamique
Allongement du corps	$\frac{\mathrm{Bl}}{\mathrm{Bd}}$	Hydrodynamisme et position des poissons et / ou de ses proies dans la colonne d'eau

II.2.2. Mesurer des traits morphologiques à partir de photos et dessins scientifiques

Pour chaque espèce nous avons collecté et mesuré sur des photos ou dessins scientifiques valides les traits morphologiques présentés ci-dessus sur ***un*** spécimen ***adulte***. Prendre un individu par espèce permettait de s'assurer d'un effort d'échantillonnage constant entre les espèces. Cette méthode présente l'avantage d'être facilement applicable à une grande majorité des espèces de poissons. En revanche, cela empêche de prendre en compte la

variabilité intra-spécifique. Il est souvent postulé que la variabilité intra-spécifique est négligeable dans des études de macro-écologie (McGill et al. 2006 ; Petchey and Gaston 2006 ; Cianciaruso et al. 2009 ; Violle et al. 2012). Cependant, la variabilité intra-spécifique est parfois importante entre les différents stades de vie et en particulier entre le stade juvénile et adulte (Zhao et al. 2015). Malheureusement, il n'est à l'heure actuelle pas envisageable de construire une base morphologique sur les jeunes poissons, et seuls les adultes peuvent être pris en considération dans les approches à large échelle (Amundsen et al. 2003 ; Mouillot 2014). Pour les espèces qui possèdent un dimorphisme sexuel, nous avons uniquement considéré des individus mâle et adultes, en effet, pour de nombreuses espèces (Cichlidae et Cyprinodontidae, par exemple), il est extrêmement difficile de se procurer des illustrations de femelles.

La constitution de cette base de données de traits fonctionnels a nécessité un long et minutieux travail de collecte d'information. Nicolas Charpin, assistant-ingénieur dans l'équipe AQUAECO (Laboratoire EDB, Université Paul-Sabatier, Toulouse), a effectué ce travail pendant plus de 2 ans (de 2011 à 2013) et a réuni 7801 photos et 1487 dessins scientifiques. Lors du début de ma thèse, la collecte bibliographique était presque entièrement réalisée. J'ai contribué à la fin de cette collecte ainsi qu'à mesurer environ 1/3 des espèces et à vérifier, dans la mesure du possible, les erreurs de mesures.

En effet, j'ai vérifié avec Nicolas les données et corrigé les erreurs de mesures et d'identification. Nous avons procédé par une analyse de la distribution des valeurs pour chaque trait. Pour chaque trait, nous avons identifié les espèces avec des valeurs extrêmes et nous avons remesuré ces espèces pour comparer si ces valeurs étaient dues à des erreurs de mesures ou non. S'il s'avérait qu'une espèce était mal mesurée pour 1 trait, tous les traits étaient mesurés à nouveau sur le dessin/photos et remplacés dans la base de données. Afin d'être plus précis, nous avons refait cette procédure au sein de chaque ordre de poissons, pour identifier des espèces mal mesurées, qui n'étaient pas visibles en considérant toutes les espèces. Cette méthode est empirique et n'a pas permis de corriger toutes les erreurs, mais il était impensable de pouvoir remesurer toutes les espèces.

Pour certaines espèces à la morphologie particulière, des conventions ont été définies pour calculer certains traits. Pour les poissons n'ayant pas de nageoire caudale (par exemple les Anguilliformes), les mesures morphologiques relatives aux nageoires caudales (*CFd* et *CPd*) ont été fixées à 0. Ces espèces n'utilisant pas leur nageoire caudale comme moyen de propulsion, nous avons fixé le ratio CFdCPd à 0. Pour les espèces qui possèdent une bouche ventrale (par exemple les Loricaridés), la position de la bouche (MoBd) a été fixée à 0.

La qualité des photos ou l'état des individus (par exemple : nageoires non étalées ou déchirées) n'ont pas permis de toujours mesurer tous les traits morphologiques. Au final, 163 855 mesures (soit 68.7 %) ont pu être directement déterminées sur les photos ou dessins. Le nombre d'espèces mesurées pour chaque trait varie de 6918 espèces (72.1 %) pour *JlHd* à 8559 espèces (89.2 %) pour *BLmax*. En moyenne, 7592 espèces par traits ont été mesurées soit 79 % du nombre total d'espèces de la base (Table 2).

II.3. Traitement et utilisation des données

II.3.1. Distribution des traits morphologiques

Un premier travail de cette thèse a consisté à analyser la distribution des traits morphologiques. En effet, aucune étude n'avait encore décrit la morphologie externe d'autant d'espèces de poissons d'eau douce simultanément.

La distribution de la valeur des traits nous renseigne sur la gamme de trait « réalisée » comparée à la gamme de trait « théorique » (c'est-à-dire limité par des contraintes anatomiques). En effet, si tous les traits ne peuvent avoir que des valeurs positives, 5 traits (*EdHd ; MoBd ; EhBd ; PFiBd ; HdBd*) sont par définition bornés entre 0 et 1 (par exemple : la taille de l'œil ne peut pas être plus grand que la tête) et les 5 autres (*BLmax ; BlBd ; JlHd ; PFlBd ; CFdCPd*) n'ont a priori pas de borne supérieure (Figure 10). Nos résultats montrent qu'il existe une large gamme de variation des traits morphologiques, occupant plus de 80% de la gamme de variation théorique. La taille de l'œil, par exemple, est en moyenne de 40% de la

taille de la tête et varie de 0 (c'est-à-dire qu'ils n'ont pas d'yeux fonctionnels, par exemple chez les tétras aveugles, *Astyanax mexicanus*, Characidae), jusqu'à 86% (*Fluviphylax simplex*, Poecillidae). Cependant, 95% des espèces ont un diamètre de l'œil compris entre 15 et 65% de la taille de la tête. Pour les traits bornés entre 0 et 1, la distribution couvre entre 84.3 % (*EhBd*) et 93.6% (*MoBd*) de la gamme théorique. Ainsi, ces résultats suggèrent que certaines valeurs de traits aient pu être favorisées au cours de l'évolution, résultant soit d'un conservatisme de traits entre les espèces phylogénétiquement proches ; soit à des convergences morphologiques entre espèces phylogénétiquement distinctes (Münkemüller et al. 2012).

Table 2. Distribution des traits morphologiques au sein de la base *FishMORPH*

		N	Moy	ES	Range	Min	2.5%	Med	97.5%	Max
EdHd	Borné	7676	0.40	0.13	0.87	0.00	0.17	0.40	0.66	0.87
MoBd	Borné	7676	0.38	0.20	0.94	0.00	0.00	0.41	0.71	0.94
JlHd	Non	6918	0.41	0.32	7.06	0.00	0.00	0.37	0.99	7.06
EhBd	Borné	7671	0.55	0.10	0.84	0.16	0.36	0.54	0.75	1.00
BlBd	Non	7705	4.43	2.34	42.60	1.12	2.08	4.00	9.93	43.73
HdBd	Borné	7699	0.57	0.12	0.80	0.19	0.35	0.57	0.83	0.99
PFiBd	Borné	7641	0.28	0.16	0.86	0.00	0.00	0.27	0.66	0.86
PFlBd	Non	7103	0.19	0.06	0.51	0.00	0.08	0.18	0.33	0.51
CFdCPd	Non	7272	2.58	1.04	15.45	0.00	1.23	2.45	4.74	15.45
BL_{Max}	Non	8559	2.54	0.92	6.63	0.00	1.10	2.49	4.61	6.63

Pour chaque trait, il est précisé s'il est borné par des contraintes anatomiques entre 0 et 1 ou non, c'est-à-dire qu'il peut prendre toutes les valeurs positives possibles [0 ; +∝[. N : nombre d'espèces mesurées ; Moy : moyenne ; ES : Erreur Standard ; Min : minimum ; Med : Médiane ; Max : Maximum. La signification des abréviations de chaque trait est disponible dans la Table 1.

En revanche, parmi les traits qui ne sont pas bornés, les valeurs des traits sont très variables. Par exemple, quelques espèces présentent des valeurs élevées d'élongation du corps (*BlBd),* caractéristique des poissons à morphologie fusiforme, comme les Anguilles ou les Salmonidae. Cependant, la majorité des espèces sont regroupées autour de valeurs plus faibles, avec une valeur moyenne de 4.4 (± 2.3, Table 2).

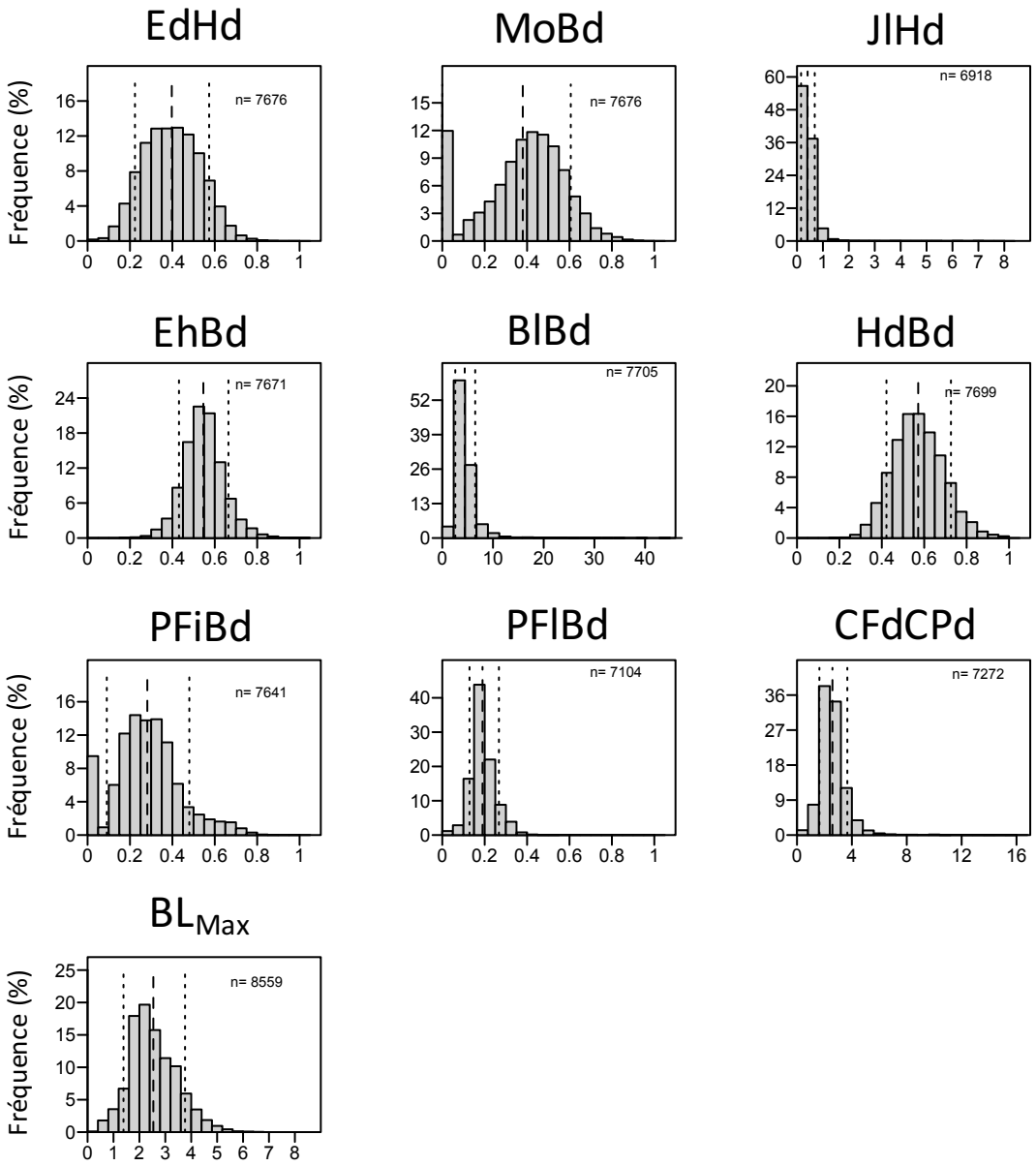


Figure 10. Fréquence de distribution des valeurs de chaque trait morphologique. Pour chaque trait est indiqué la médiane (tirets), le premier et le troisième quartile (pointillés). Le nombre d'espèces mesurées (*n*) est indiqué sur chaque panel. La signification des abréviations de chaque trait est disponible dans la Table 1.

II.3.2. Les traits morphologiques sont-ils conservés au sein de la taxonomie ?

Nous avons testé le conservatisme des traits au sein de la taxonomie sous l'hypothèse que les espèces appartenant à un même groupe taxonomique sont plus proches morphologiquement entre-elles qu'avec des espèces d'un autre groupe taxonomique. Pour cela, nous avons analysé la distribution des traits au sein de la taxonomie à 3 niveaux différents (Ordre, Famille et Genre). Pour les 10 traits considérés, plus on diminue le niveau taxonomique (ordre puis famille puis genre), plus la gamme de valeurs occupées par chaque niveau taxonomique diminue par rapport à la gamme de valeurs de l'ensemble de la base (Annexe I Figure 1). Au niveau des genres par exemple, plus de la moitié ont une gamme de variation inférieure ou égale à 10%, et cela indépendamment des traits considérés (Annexe I Figure 1C).

Table 3. Description par ordres de la base de données *FishMORPH*

Ordres	Nombre de familles	Nombre de genres	Nombre d'espèces	Nombre d'espèces fonctionnellement décrites
Siluriformes	36	429	2209	1939(87.78%)
Cypriniformes	10	384	2128	1887(88.67%)
Perciformes	48	424	1979	1858(93.89%)
Characiformes	19	263	1539	1353(87.91%)
Cyprinodontiformes	10	107	622	596(95.82%)
Osteoglossiformes	8	29	178	160(89.89%)
Clupéiformes	5	48	113	108(95.58%)
Gymnotiformes	5	30	111	106(95.5%)
Salmoniformes	1	11	94	89(94.68%)
Athériniformes	6	21	93	76(81.72%)
Osmériformes	7	22	71	70(98.59%)
Synbranchiformes	3	9	71	53(74.65%)
Scorpaeniformes	5	18	68	65(95.59%)
Béloniformes	3	11	39	35(89.74%)
Pleuronectiformes	5	17	37	30(81.08%)
Tétraodontiformes	1	9	34	31(91.18%)
Acipenseriformes	2	6	26	23(88.46%)
Gonorynchiformes	3	5	23	20(86.96%)
Anguilliformes	3	5	21	17(80.95%)
Syngnathiformes	1	6	19	15(78.95%)
Mugiliformes	1	7	17	17(100%)
Gastérosteiformes	2	5	12	12(100%)
Ésociformes	2	4	10	10(100%)
Polypteriformes	1	2	10	9(90%)
Lépisosteiformes	1	2	6	6(100%)
Percopsiformes	3	4	5	5(100%)
Batrachoidiformes	1	4	5	4(80%)
Élopiformes	2	2	4	4(100%)
Gobiesociformes	1	1	4	4(100%)
Gadiformes	2	3	3	3(100%)
Pristiformes	1	1	3	3(100%)
Amiiformes	1	1	1	1(100%)
Ophidiiformes	1	1	1	1(100%)

II.3.3. Des traits morphologiques à la diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle d'un assemblage peut être décrit comme l'ensemble de la diversité des traits des espèces présentes dans cet assemblage. Dans le cas d'un seul trait, par exemple la taille, les assemblages d'espèces peuvent être décrits et comparés à partir de la distribution de ce trait. Dans ce cas, il est possible de comparer la gamme de variation, la valeur moyenne ou la forme de la distribution (Blanchet et al. 2010). Lorsque le nombre de traits augmente, il est nécessaire de représenter les espèces non pas séparément pour chaque trait, mais comme une combinaison de valeurs de traits dans un espace multidimensionnel (Cornwell 2006 ; Villéger et al. 2008). Les analyses statistiques, telles que les Analyses en Composantes Principales (ACP) permettent de représenter un grand nombre de variables dans un espace à *n*-dimensions où chaque dimension est indépendante des autres. Cette propriété permet ainsi de représenter sur chaque dimension (appelée *composante principale*) une partie de l'information contenue dans les variables brutes (ici les 10 traits fonctionnels). Dans ce type d'analyse, tous les traits sont centrés et réduits de sorte à garder le même poids statistique dans l'analyse.

Cependant, réaliser une telle analyse nécessite de connaître les valeurs des variables (c'est-à-dire les traits) des espèces. Or, dans la base de données, pour plusieurs espèces, nous n'avons pas pu mesurer tous les traits. Afin de conserver ces espèces pour les analyses ultérieures, nous avons utilisé des méthodes d'imputation permettant de prendre en considération ces espèces dans l'ACP. Il existe deux grands types de méthodes d'imputation, qui consistent soit à déterminer une valeur de trait *directement* dans la base de données brute en fonction des valeurs des autres espèces (par exemple MICE, Allison 1999 ; van Buuren & Groothuis-Oudshoorn 2011) ou alors à positionner l'espèce dans un espace en fonction des valeurs de traits qui ont pu être mesurées chez cette espèce (Josse & Husson 2012). Dans ce travail de thèse, nous avons choisi d'utiliser une méthode d'imputation incluse directement dans l'ACP, en utilisant la librairie *FactoMineR* (Lê et al. 2008), disponible pour le logiciel *R v.3.0* (2014). En effet, notre objectif était d'avoir la position des espèces dans le volume multidimensionnel.

Ainsi, j'ai construit un espace multidimensionnel (par une ACP) en ne prenant en compte que les espèces totalement renseignées (6057 espèces, soit 63%). Puis les autres espèces, avec au moins la moitié des traits renseignés ont été positionnées dans l'espace multidimensionnel en fonction de leur valeur de traits mesurés. Faute de données suffisantes, 391 espèces ayant plus de la moitié des traits non-renseignés ne seront pas considérées dans les analyses suivantes. Au final, l'espace fonctionnel permet de caractériser 9170 espèces, distribuées dans 33 ordres de poissons d'eau douce (Table 3). En moyenne, 98.21% des espèces par ordre sont renseignées (Min : 78.65% ; 1er Quartile : 98.55%, Médiane : 100%, 3e Quartile : 100% ; Max : 100%).

II.3.4. Un espace fonctionnel à 5 dimensions pour représenter la diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce

Les cinq premiers axes de l'ACP ont une valeur propre supérieure à 1, c'est-à-dire qu'ils expliquent plus d'information que chaque variable initiale (Table 4). Plus précisément, ils expliquent entre 23.1% (Axe principal 1) et 10.3 % (Axe principal 5) de la variance initiale et à eux 5, 80.5% de la variance initiale. Le choix du nombre d'axes repose sur un compromis entre la qualité des informations et le temps de calcul des indices de diversité (Villéger et al. 2015 ; Maire et al. 2015). Dans mes objectifs de décrire la diversité fonctionnelle dans un espace fonctionnel multidimensionnel de bonne qualité, j'ai ici privilégié la qualité des informations en conservant un 5e axe qui apporte une quantité d'information non-négligeable par rapport aux 4 premiers.

Table 4. Contribution des axes de l'ACP. (Adapté de ***P1***, Figure S2, Annexes II)

A. Valeurs propres et variance des axes de l'ACP

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Axe 5
Valeurs propres	2.31	1.88	1.60	1.23	1.03
Pourcentage de variance expliqué	23.1	18.8	16.0	12.3	10.3
Pourcentage cumulé de variance expliqué	23.1	41.9	57.9	70.2	80.5

B. Contribution des traits éco-morphologiques aux axes de l'ACP.

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Axe 5
EdHd	5.67	<1	**26.8**	**16.3**	7.39
MoBd	**25.4**	3.58	7.68	3.02	<1
JlHd	**20.4**	5.28	<1	<1	2.03
EhBd	11	13.6	**15.5**	2.18	<1
JlHd	6.83	11.6	**16.4**	**18.3**	<1
HdBd	<1	13.4	**29.3**	8.81	2.4
PFiBd	**23.9**	4.75	<1	3.42	1.94
PFlBd	5.24	24	<1	11.1	4.17
CFdCPd	<1	3.52	<1	1.92	**80.6**
BL_{max}	<1	**19.4**	3.44	**34.9**	<1

La contribution de chaque trait est exprimée en pourcentage et les contributions supérieures à 15% sont indiquées en gras. La signification des abréviations de chaque trait est disponible dans la Table 1.

Nous avons testé la robustesse et la qualité de l'espace fonctionnel afin de déterminer la sensibilité aux choix méthodologiques (traits, méthodes d'imputation, ACP). Dans un premier temps nous avons testé la sensibilité de la position des espèces dans l'espace fonctionnel à la liste des traits choisis. Pour cela, nous avons testé la corrélation entre la distance entre les espèces dans un espace fonctionnel construit avec les 10 traits fonctionnels et la distance entre les espèces dans un espace fonctionnel construit avec 9 des 10 traits fonctionnels. Nous avons donc répété l'opération 10 fois, à chaque fois en enlevant un trait différent dans l'analyse. Les résultats montrent que la position relative des espèces reste similaire dans l'espace fonctionnel, même lorsque qu'un trait est enlevé. Cela montre qu'aucun des 10 traits considéré n'influence à lui seul les résultats de l'ACP mais que c'est bien la combinaison des valeurs des traits fonctionnels qui est importante (Annexe I : Figure 2).

Nous avons ensuite analysé la distribution des espèces au sein de l'espace fonctionnel. Pour cela nous avons mesuré la distance entre chaque espèce et son plus proche voisin afin de mettre en évidence des éventuels « trous » dans l'espace fonctionnel. Nous avons calculé que l'intervalle maximal entre 2 espèces voisines est de 11% de la distance mesurée entre les 2 espèces les plus éloignées dans l'espace fonctionnel. En moyenne, cette valeur est de 0.002%, ce qui démontre que la plupart des espèces poissons d'eau douce partagent des caractéristiques morphologiques proches.

II.3.5. Quels indices pour calculer la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle des assemblages ?

Les indices de diversité fonctionnelle

Nous avons mesuré la diversité fonctionnelle comme le volume minimal de l'espace fonctionnel en 5 dimensions (construit à partir des traits fonctionnels) rempli par les espèces d'un assemblage (Figure 11). Bien qu'il existe une multitude d'indices de diversité fonctionnelle, restreindre la diversité fonctionnelle à un seul indice a été motivé par un objectif de comparaison des facettes de la biodiversité, et en particulier avec la diversité taxonomique. Ainsi, définir la diversité fonctionnelle à partir du volume minimal représente le pendant de la diversité taxonomique et permet donc des comparaissons entre diversités taxonomique et fonctionnelle.

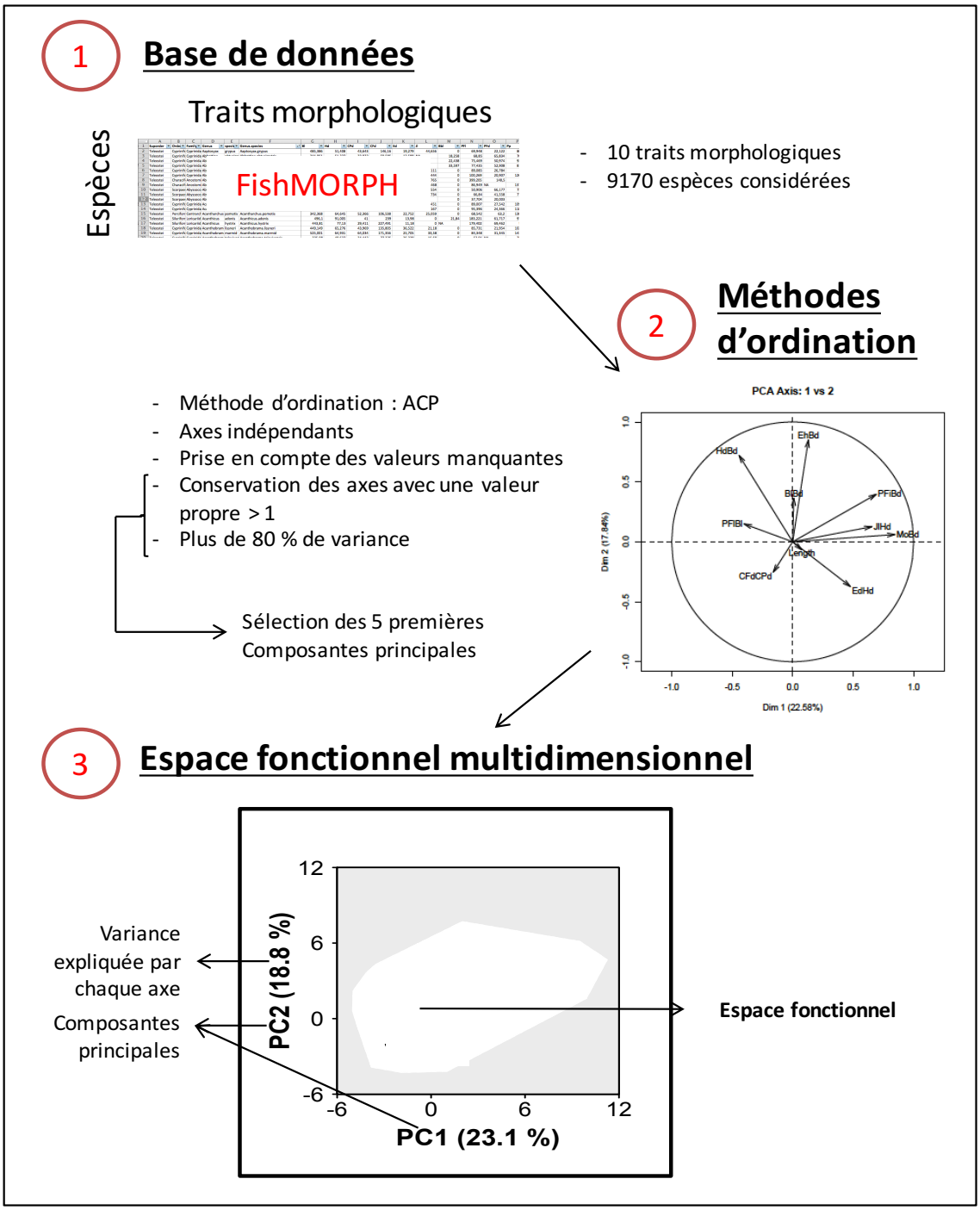


Figure 11. Étapes de construction d'un espace fonctionnel. (1) À partir de la base de données des traits fonctionnels centrés et normés, une Analyse en Composante Principale (ACP) a été réalisée. (2) Les 5 premiers axes de l'ACP ont été sélectionnés afin de (3) construire un espace fonctionnel dans lequel les espèces sont positionnées en fonction de leurs valeurs de traits morphologiques.

Afin de caractériser la diversité fonctionnelle des assemblages, le nombre d'espèces doit être strictement supérieur au nombre de dimensions. J'ai donc conservé uniquement les assemblages de 6 espèces ou plus (pour un volume à 5 dimensions). Au final, 811 assemblages

ont pu être fonctionnellement décrits (Figure 13). En moyenne, 81.5 % des espèces par bassin sont fonctionnellement décrites (1er Quartile : 73.3 % ; Médiane : 83.03% ; 3e Quartile : 91.03%, Figure 13). Nous n'avons pas détecté de différences significatives entre les pourcentages d'espèces fonctionnellement décrites pour les différentes zones biogéographiques (ANOVA, F=2.73, df=5, *P*=0.09, Annexe 1 : Figure 3).

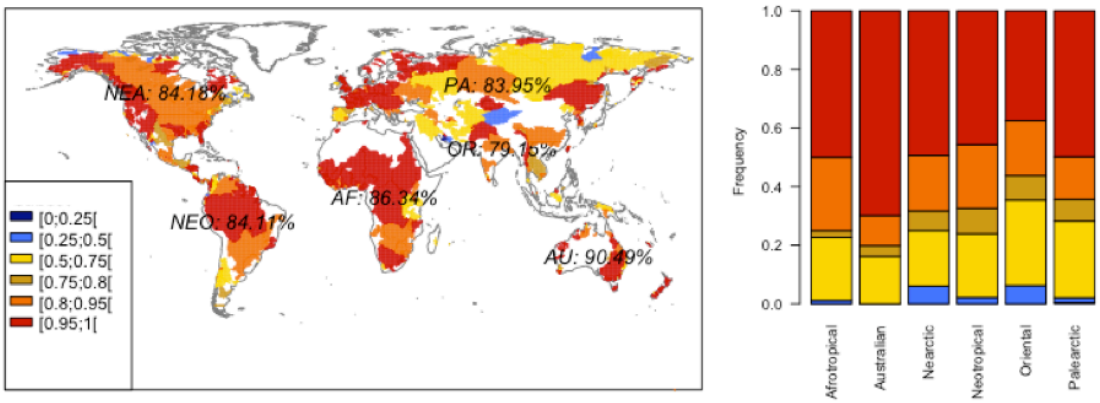


Figure 12. Proportion des espèces de poissons décrites fonctionnellement dans les 1054 bassins versants de la base d'occurrence *FishSPRICH*. Le pourcentage indiqué sur la carte correspond à la moyenne observée par zone biogéographique. AF: Afrotropical ; AU: Australasien ; NEA: Néarctique ; NEO: Néotropical ; OR: Oriental ; PA: Paléarctique.

Les coordonnées des espèces dans l'espace fonctionnel à 5-dimensions ont été utilisées pour toutes les analyses de diversité fonctionnelle historiques (Chapitre 3) ainsi que pour quantifier les impacts des activités humaines (Chapitre 4). Pour déterminer le volume fonctionnel en 5 dimensions, la fonction *convexhull*, disponible dans la librairie *geometry*, ainsi qu'une fonction R adaptée de la fonction *FDind* (FRic, Villéger et al. 2008) a été utilisée.

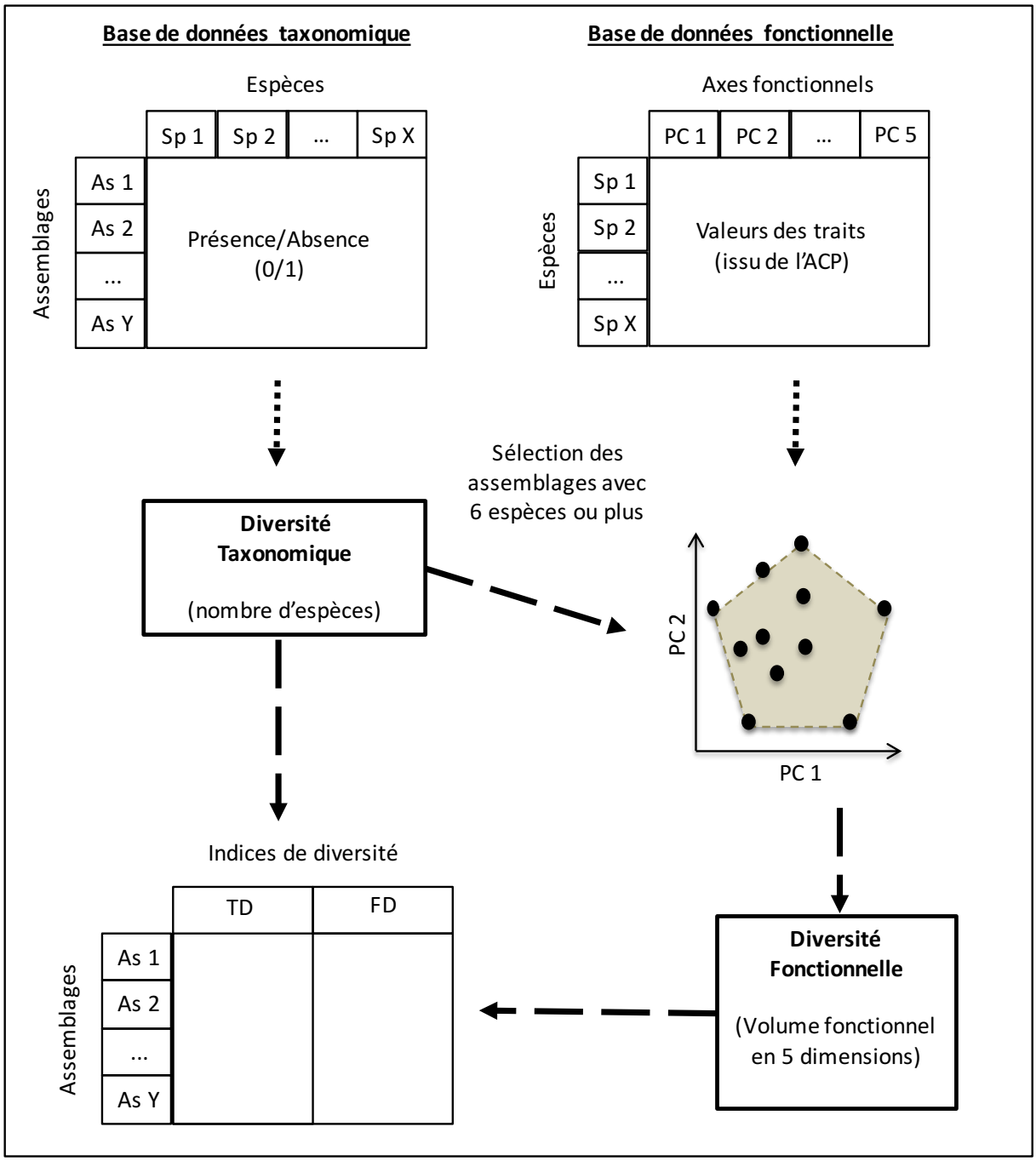


Figure 13. Etapes de construction des indices de diversités taxonomique (TD) et fonctionnelles (FD) pour les assemblages. As : Assemblages ; Sp : Espèces ; PC : Composantes Principales.

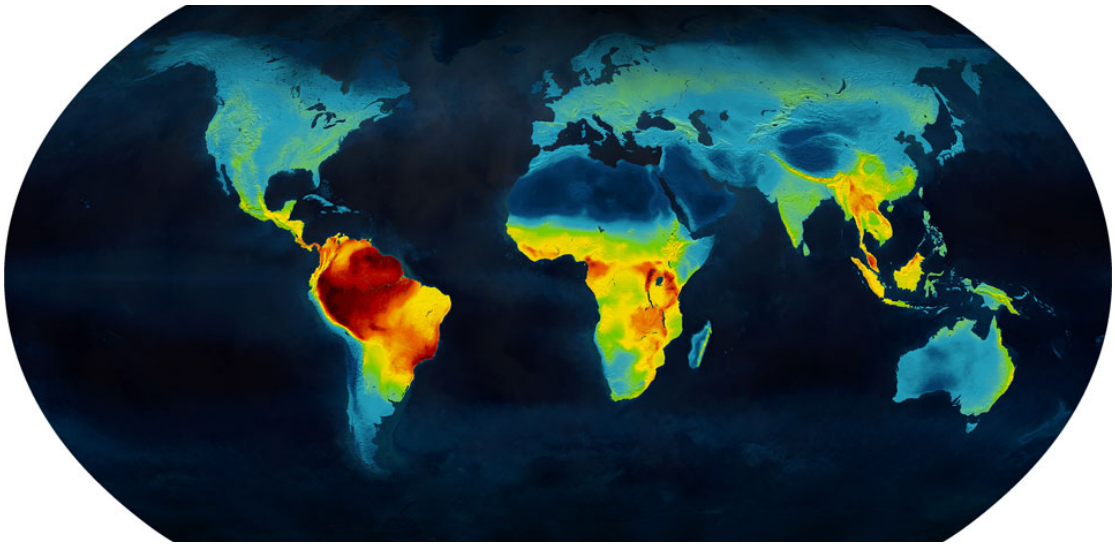
Les indices de diversité taxonomique

Pour chaque assemblage décrit fonctionnellement, nous avons défini la diversité taxonomique comme le nombre d'espèces présentes dans l'assemblage et fonctionnellement décrites. Ainsi, Les espèces utilisées dans la base de données taxonomique correspondent aux 9170 espèces fonctionnellement décrites (Figure 13). Pour chacun, nous avons mesuré la diversité taxonomique historique, comme le nombre d'espèces qui étaient présentes dans le bassin avant introductions et extirpations d'espèces par l'homme. La diversité taxonomique actuelle correspond à la richesse native plus le nombre d'espèces introduites moins les espèces extirpées. De plus, pour chaque occurrence non-native d'une espèce, nous avons identifié comme transloquées, les espèces qui sont natives de la même zone biogéographique ou exotiques, celles qui sont natives d'une autre zone biogéographique.

Chapitre III

LA BIODIVERSITE HISTORIQUE DES POISSONS D'EAU DOUCE

CONGRUENCE ENTRE DIVERSITES TAXONOMIQUE ET FONCTIONNELLE ET ROLE DES DETERMINANTS BIOGEOGRAPHIQUES



Représentation de la biodiversité à l'échelle du globe (© SavingSpecies/Globaïa, 2012)

"**P**lus nous sentons le besoin d'agir, plus nous devons nous efforcer à la réflexion. Plus nous sommes tentés par le confort de la méditation, plus nous devons nous lancer dans l'action."

Albert Jaccard, *Petite philosophie à l'usage des non-philosophes***,** 1999

III.1. Une congruence limitée entre diversités taxonomique et fonctionnelle des poissons d'eau douce

Les patrons de diversité taxonomique des assemblages de poissons d'eau douce ont été largement étudiés à l'échelle mondiale depuis une dizaine d'années (Leprieur et al. 2008 ; Oberdorff et al. 2011 ; Villéger et al. 2011), mais aucune étude n'a pour l'heure comparé ces patrons mondiaux de diversité taxonomique aux patrons de diversité fonctionnelle. En effet, la diversité fonctionnelle reste complexe à mesurer, car elle englobe des facettes multiples (morphologie, anatomie, physiologie, comportement) difficilement accessibles à l'échelle de taxons diversifiés considérés à l'échelle globale. Ainsi, la diversité taxonomique est fréquemment utilisée comme un proxy de la diversité fonctionnelle (Cadotte 2011 ; Naeem 2012). Il est encore nécessaire de déterminer dans quelle mesure la diversité taxonomique reflète la diversité fonctionnelle (Violle et al. 2014), ou du moins, certaines de ses facettes.

Dans cette étude **(*P1*)**, nous avons mesuré les patrons historiques de diversité morphologique des poissons d'eau douce à l'échelle du globe. En couplant la base de traits morphologiques et la base d'occurrences des espèces, nous avons analysé comment se distribuent la diversité taxonomique et la facette morphologique de la diversité fonctionnelle dans les 6 zones biogéographiques.

Plus précisément, nous avons dans un premier temps comparé la dissimilarité taxonomique et fonctionnelle entre les 6 zones biogéographiques. Bien que les zones soient caractérisés par une forte dissimilarité taxonomique (98.8% en moyenne), la dissimilarité fonctionnelle est plus faible (72.4% en moyenne). De plus, la contribution du turnover à la dissimilarité fonctionnelle (*pturn* (voir détails dans l'encadré 1), est de 32 % en moyenne contre presque 100% pour la contribution du turnover à la dissimilarité taxonomique (Table 5). Ainsi, malgré des espèces très différentes, les faunes des 6 zones biogéographiques partagent un ensemble (ou « cœur ») commun de combinaisons de traits fonctionnels mais des niveaux de diversité fonctionnelle différents.

Table 5. Béta diversités fonctionnelle et taxonomique entre les six zones biogéographiques. AF : Afrotropicale ; AU : Australasienne ; NEA : Néarctique ; NEO : Néotropicale ; OR : Orientale ; PA : Paléarctique.

A. Béta-diversité (Indice de Jaccard, Jaccard 1901)

	AF	AU	NEA	NEO	OR	PA
AF	-	0.99	0.99	1.00	0.99	0.99
AU	0.75	-	0.99	0.99	0.97	0.99
NEA	0.77	0.65	-	0.99	0.99	0.98
NEO	0.76	0.96	0.93	-	0.99	0.99
OR	0.54	0.81	0.65	0.44	-	0.96
PA	0.56	0.72	0.67	0.48	0.52	-

La béta diversité taxonomique est au dessus de la diagonale et la béta diversité fonctionnelle au dessous.

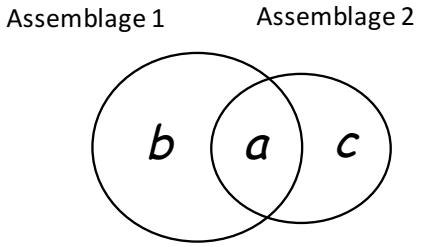
B. Contribution du turnover à la béta-diversité (P_{Turn})

	AF	AU	NEA	NEO	OR	PA
AF	-	0.01	1.00	1.00	1.00	1.00
AU	0.61	-	1.00	1.00	0.96	1.00
NEA	0.60	0.66	-	0.97	1.00	1.00
NEO	0.05	0.01	0.01	-	1.00	1.00
OR	0.57	0.18	0.32	0.95	-	0.99
PA	0.98	0.60	0.97	0.54	0.94	-

Les indices de P_{Turn} (taxonomique et fonctionnelle) sont dérivés de la décomposition de l'indice de Jaccard en ses 2 composantes *turnover* et *nestedness-resultant* par Baselga (2012) (voir détails dans l'encadré 1).

Encadré 1. Décomposer la béta diversité

Nous avons définit la béta diversité pour une paire d'assemblages comme la proportion d'espèces présentes dans un seul assemblage (*b* et *c*) par rapport au nombre total d'espèces dans la paire (*a+b+c*).
Cette mesure correspond à l'**indice de Jaccard** (Jaccard 1901). La béta diversité est maximale et égale à 1 quand aucune espèce n'est commune aux deux assemblages (*a* = 0), alors qu'elle est minimale et égale à 0 lorsque les 2 assemblages ont la même composition (*b* = *c* = 0).



$$\beta_J = \frac{\text{nombre d'espèces uniques}}{\text{nombre total d'espèces}} = \frac{b+c}{a+b+c}$$

Baselga (2012) a décomposé l'indice de Jaccard en ses composantes de **turnover** et **nestedness-resultant** selon les équations suivantes. Le turnover permet de mesurer le remplacement d'espèces entre les assemblages en se basant sur l'assemblage le plus pauvre, indépendamment de la différence de richesse entre les 2 assemblages.

$$\beta_J = \beta_T + \beta_N$$

$$\beta_J = \frac{b+c}{a+b+c}$$

$$\beta_T = \frac{2\times\min(b,c)}{a+2\times\min(b,c)}$$

$$\beta_N = \frac{|b-c|}{a+b+c}\times\frac{a}{a+2\times\min(b,c)}$$

Afin de déterminer la contribution du **turnover** à la béta diversité, nous avons définit le P_{turn}. Cet indice varie de 0 lorsque l'assemblage le plus pauvre ne possède aucune espèce unique et 1 lorsque la dissimilarité est uniquement due au turnover (*a* = 0).

$$p_{Turn} = \beta_T / \beta_j$$

$$p_{Turn} = \frac{2\times\min(b,c)}{a+2\times\min(b,c)} \text{ x } \frac{a+b+c}{b+c}$$

Cette métrique est également adaptable à la diversité fonctionnelle, où les paramètres (*a, b* et *c*) représentent la proportion de volume unique dans chaque assemblage (*b* et *c*) et la proportion de volume partagé par les 2 assemblages (Villéger et al. 2013). Nous l'avons utilisé pour mesurer **les indices historiques de béta diversité taxonomique et fonctionnelle (Article P1)** et quantifier **les changements de béta diversité taxonomique et son changement de contribution du turnover (Article P2)**.

En effet, la zone Néotropicale abrite plus de 70% de la diversité fonctionnelle mondiale tandis que les autres zones biogéographiques regroupent chacune moins d'1/4 de cette diversité fonctionnelle mondiale. La diversité fonctionnelle de la zone Afrotropicale (20.8%), par exemple, est presque 4 fois plus faible que celle de la zone Néotropicale (76.7%), alors que le nombre d'espèces varie seulement du simple au double (24.8% en zone Afrotropicale contre 42.4% en zone Néotropicale). Cette faible congruence peut être expliquée par des caractéristiques fonctionnelles particulières des espèces présentes dans les différentes zones biogéographiques.

Pour mettre en évidence un rôle potentiel des espèces sur la diversité fonctionnelle, nous avons construit un modèle nul (voir encadré 2) dans lequel nous avons simulé des assemblages où les caractéristiques fonctionnelles des espèces ont été tirées aléatoirement dans le pool mondial d'espèces. Les résultats montrent que dans la zone Néotropicale, les espèces occupent un espace fonctionnel significativement plus grand que celui attendu sous un choix aléatoire des espèces, étant donnée leur nombre (Standardized Effect Size (SES) = 2.22, $P > 0.99$) et à l'inverse, dans 4 des 5 autres zones biogéographiques (Afrotropicale, Orientale, Néarctique et Paléarctique), les espèces occupent un volume fonctionnel plus petit qu'attendu sous un choix aléatoire des espèces, étant donné leur nombre. Seules les espèces de la zone Australasienne occupent un volume non significativement différent de ceux observés dans les assemblages simulés.

Encadré 2. Au fait, un modèle nul c'est quoi

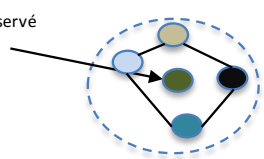
Pour tester des hypothèses écologiques liées à la diversité des assemblages, une technique largement utilisée consiste à tester si la diversité fonctionnelle d'un assemblage est significativement différente d'une diversité fonctionnelle obtenues par tirage aléatoire des espèces dans un ensemble d'espèces donné, défini en fonction de l'hypothèse nulle H0 testée.

Pour ce faire, un grand nombre d'assemblages ont été simulés où les espèces ont été tirées dans un ***ensemble*** d'espèces défini par H0 (ici 999) pour lesquels leur diversité fonctionnelle a été mesurée. La valeur observée ($FD_{Observé}$) est ainsi comparée aux 999 valeurs simulées ($FD_{Simulé}$) en utilisant une statistique (appelée *Standardized effect size*) associée à une *p*-value.

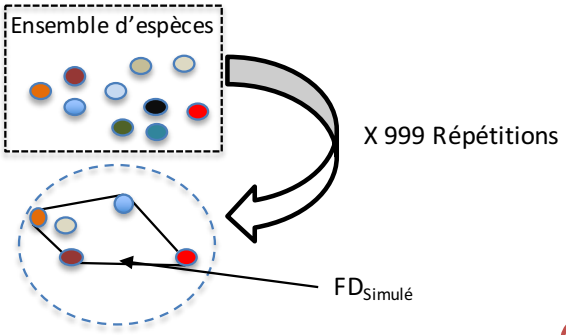
Cette méthode permet de déterminer si la diversité fonctionnelle observée est significativement différente de celles obtenues par tirage aléatoire des espèces.

Les espèces d'un assemblage occupent un volume significativement plus important que sous H0 si, au moins, 97.5% des valeurs obtenues aléatoirement sont inférieures à la valeur observée ($P > 0.975$). À l'inverse, les espèces d'un assemblage occupent un volume significativement plus petit que sous H0 si, au maximum 2.5% des valeurs obtenues aléatoirement sont inférieures à la valeur observée ($P < 0.025$).

1 Mesure de la diversité fonctionnelle de l' **assemblage observée** ($FD_{Observé}$)



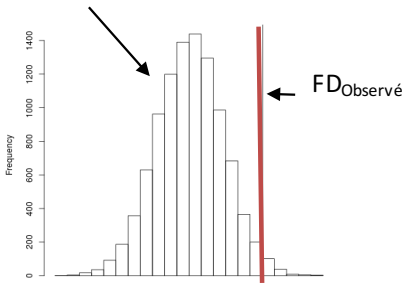
2 Simulation d' **assemblages aléatoires** ($FD_{Simulé}$)



- L'ensemble d'espèces doit être adapté ***à l'hypothèse nulle*** **(H0)**
- *Le nombre d'espèces* est **constant** et **égal** au nombre d'espèces de l'assemblage considéré

3 **Comparaison** des 999 $FD_{Simulés}$ au $FD_{Observé}$

Valeurs des 999 $FD_{Simulés}$



4 **Standardized effect sizes (SES)**

SES = ($FD_{Observé}$ – Moyenne($FD_{Simulé}$)/Écart-type($FD_{Simulé}$)

p-value = (nombre de $FD_{Simulés}$ > $FD_{Observé}$)/ nombre de $FD_{Simulés}$

Avec nombre de $FD_{Simulés}$ = 999

La très forte diversité fonctionnelle de la zone Néotropicale peut être expliquée par des caractéristiques fonctionnelles uniques de certains ordres, c'est-à-dire peu redondantes avec celles des autres ordres de poissons (voir encadré 3). En effet, les *Siluriformes*, l'ordre le plus diversifié de la zone Néotropicale, ont 60% de leur diversité fonctionnelle qui n'est partagée avec aucun autre ordre présent dans cette zone biogéographique, contribuant ainsi à la forte diversité fonctionnelle de cette zone. À l'inverse, les zones peu diversifiées fonctionnellement, comme la zone Néarctique et la zone Paléarctique abritent des faunes appartenant à des ordres fonctionnellement redondants entre eux. Ainsi, nous avons montré que les patrons de diversité fonctionnelle à cette large échelle sont influencés par 1) une distribution inégale de certains ordres entre les différentes zones biogéographiques et par 2) des caractéristiques fonctionnelles uniques de certaines espèces au sein de ces ordres.

Encadré 3. L'unicité fonctionnelle
(D'après ***P1***)

L'unicité fonctionnelle (F_{uniq}) mesure la proportion de volume fonctionnel occupé par un ordre qui n'est pas redondant avec les autres ordres. Cette mesure est dérivée des métriques de béta diversité fonctionnelle, en particulier celle du turnover fonctionnel (Villéger et al. 2013).

Elle a été mesurée pour chaque ordre de poisson (o) au sein de chaque zone biogéographique (r) selon la formule suivante:

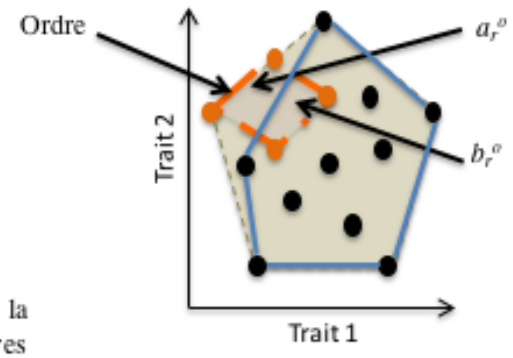
$$F_{uniq} = \frac{a_r^o}{a_r^o + b_r^o}$$

Avec a_r^o le volume occupé par l'ordre o dans la zone r et b_r le volume partagé avec tous les autres ordres présents dans la zone biogéographique.

F_{uniq} varie de 0, lorsque toutes les espèces d'un même ordre sont redondantes avec les autres espèces de la zone biogéographique ($a_r^o = 0$), à 1, si toutes les espèces d'un même ordre possèdent des caractéristiques fonctionnelles uniques dans la zone biogéographique considérée ($b_r^o = 0$).

Nous avons mesuré l'unicité fonctionnelle à partir d'une fonction adaptée de la fonction 'functional.beta.core' (librarie '*betapart*' sous R).

Illustration de l'unicité fonctionnelle



Enfin, dans un contexte de changements globaux, nous avons quantifié la vulnérabilité de la diversité fonctionnelle de chaque zone biogéographique comme la proportion d'espace fonctionnel susceptible d'être perdue en cas d'extinction des espèces endémiques ou considérées comme en danger par l'IUCN (IUCN 2014, voir encadré 4). De façon surprenante, les patrons de vulnérabilité fonctionnelle n'étaient pas corrélés aux patrons de diversité fonctionnelle. En effet, la zone Néotropicale, bien que très diversifiée, est caractérisée par une faible vulnérabilité. La disparition de toutes ses espèces en danger se traduirait par une perte de moins de 10% de la diversité fonctionnelle abritée par cette zone. Au contraire, les zones de l'hémisphère Nord (Néarctique et Paléarctique) possèdent des diversités fonctionnelles plus vulnérables face à l'extinction d'espèces en danger et pourraient perdre 35 à 45% de leur diversité fonctionnelle suite à l'extinction des espèces en danger.

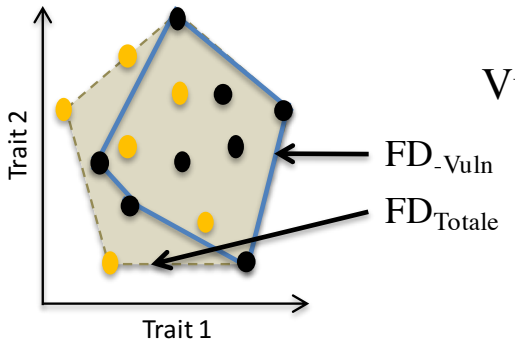
Encadré 4. La vulnérabilité fonctionnelle
(D'après ***P1***)

La vulnérabilité fonctionnelle mesure la proportion de diversité fonctionnelle qui serait perdue si toutes les espèces dites « vulnérables » disparaissaient.

Dans l'article ***P1***, nous avons défini les espèces « vulnérables » comme les espèces classées dans les catégories 'CR','EN','VU' et 'NT' par l'IUCN ainsi que les espèces endémiques, qui peuvent être potentiellement menacées par les pressions anthropiques.

Nous avons calculé la vulnérabilité fonctionnelle comme le ratio de la différence entre la diversité fonctionnelle (FD_{Totale}) et la diversité fonctionnelle calculée sans les espèces vulnérables (FD_{-Vuln}) et la diversité fonctionnelle observée des assemblages.

Plus la vulnérabilité augmente, plus la perte de diversité fonctionnelle serait grande en cas d'extinction de ces espèces.



$$\text{Vulnérabilité} = \frac{FD_{Totale} - FD_{-Vuln}}{FD_{Totale}}$$

Espèce « vulnérable »

Espèce non « vulnérable »

Cette étude a des implications en termes de conservation de la biodiversité. En particulier, nous pensons que les zones renfermant, soit une forte diversité fonctionnelle, soit une forte vulnérabilité fonctionnelle, devraient faire l'objet de mesures de conservation à large échelle. En effet, la zone Néotropicale abrite plus de 75% de la diversité fonctionnelle mondiale et une forte proportion de caractéristiques morphologiques uniques au monde. Conserver les écosystèmes de cette zone est donc essentiel pour maintenir la diversité des traits morphologiques des poissons à l'échelle du globe. D'autre part, les zones Néarctique et Paléarctique, doivent faire l'objet de mesures de conservation concernant les espèces en danger, car la disparition des espèces en danger pourrait conduire à une perte de 35 à 45% de leur diversité fonctionnelle, ce qui pourrait potentiellement affecter le fonctionnement des écosystèmes aquatiques Néarctiques et Paléarctiques (Cardinale et al. 2006 ; Hidasi-Neto 2012 ; Gallagher et al. 2013 ; Bellwood 2012 ; Naeem 2012).

MANUSCRIT P1

Scientific Report
Volume 6, 2016, 22125

Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread

Authors:

Toussaint A.[1], Charpin N. [1], Brosse S. [1§] & Villéger S. [2§]

Abstract

Worldwide biodiversity assessments have mainly focused on species richness but little is known about the diversity of species roles, i.e. functional diversity, while this is a key facet to understanding the consequences of global changes on the ecosystem services to human societies. Here, we report the world pattern of functional diversity of freshwater fish using a database encompassing morphological characteristics of more than 9,000 species. The Neotropical realm hosts more than 75% of global functional diversity while other realms each host less than 25%. This discrepancy is mediated by high functional uniqueness in some diversified Neotropical fish orders. Surprisingly, functional diversity patterns were weakly related to functional vulnerability. In the Neotropics the loss of threatened species will cause a limited loss of functional diversity (<10%) whereas in the Nearctic and Palearctic realms, decline of the functional diversity will reach 43% and 33%, respectively, conferring a high functional vulnerability to these realms. Conservation of the Neotropical fish diversity is a key target to maintain world fish functional diversity, but this should not hide the pressing need to conserve the vulnerable fish faunas of the rest of the world, in which functional diversity is to a large extent supported by threatened species.

Key words: macroecology; global biodiversity; taxonomic diversity; ecomorphology

[1] CNRS, UPS, ENFA, UMR 5174 EDB (Laboratoire Évolution et Diversité Biologique), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse, France
[2] Laboratoire Écosystèmes Marins Côtiers, UMR 5119 CNRS-UM2-IFREMER-IRD-UM1, Université Montpellier 2, CC 093, F-34095 Montpellier Cedex 5, France
[§] Co- senior authorship

Introduction

Owing to the sixth mass extinction crisis[1], colossal efforts have been devoted to assessing biodiversity, but to date, most worldwide biodiversity assessments have focused on the taxonomic component of biodiversity[2–5]. These worldwide assessments on taxonomic diversity have revealed that species richness varies strongly across the world for most clades, e.g. birds[5], plants[6] or fishes[7], with a decreasing richness gradient from the equator to the poles[2]. For the freshwater fish fauna, the Neotropical realm (South and Central Americas) includes more than 4,000 fish species, while the Palearctic realm (Eurasia, Middle-East and North-Africa) contains fewer than 600[8]. Besides this taxonomic facet, functional diversity (FD, i.e. the range of biological traits[9]) is a measure of the range of functions performed by organisms, and therefore a good way to approach the role of biodiversity in sustaining ecosystem services[9–15], as well as the detrimental effects of human disturbances on the erosion of biodiversity[12]. FD is expected to increase with taxonomic diversity (TD) because of the higher probability of including a larger range of biological traits when more species are present[16,17], but the influence of TD on FD is still unclear, as the lack of large-scale assessments of functional traits on a large range of species limits our capacity to run global scale studies on FD[18,19].

Here, we assess for the first time the FD of the native freshwater fish faunas over the 6 terrestrial biogeographic realms of the world. Functional diversity was measured as morphological diversity [20–21]. Although these traits are not all directly linked to the actual roles played by fish in ecosystems (e.g. nutrient recycling[22], trophic control of other taxa[23]), they remain informative to describe features related to food acquisition and locomotion[24–26], and remain the only traits measurable for almost all fish species with a reasonable effort. We here measured 10 morphological traits on 9,170 fish species (see Supplementary Fig. S1 for details).

We quantified the extent to which FD, calculated as the volume filled by the species in the multidimensional space defined by morphological traits, differs between the biogeographic realms. Then, we tested the contribution of each fish order to each realm's functional diversity by measuring the functional uniqueness of each order within the realm (F_{uniq}, i.e. proportion of the functional space of the realm filled only by this order). Finally we assessed functional vulnerability to species loss as the proportion of FD supported by species listed as 'threatened' by the IUCN[27] (i.e. status is "critically endangered", "endangered" or "vulnerable"), and by species endemic to a single river drainage basin and not listed as "least concern" or "near threatened" by the IUCN[27, 28].

Results and discussion

Neotropics host more than three-quarters of the world fish functional diversity

We report a threefold lower functional turnover (mean ± SD: 0.324 ± 0.206) than taxonomic turnover between realms (0.982 ± 0.022). Thus, despite strong species turnover between realms, the same core of biological attributes is shared between realms (Fig. 1B, Supplementary Fig. S2). Such a pattern of functional nestedness between realms hosting different suites of species has been reported for two other vertebrate taxa, passerine birds[21] and coral reef fish[19].

Besides this shared functional core, we show here a clear spatial discrepancy of fish FD among realms. The Neotropics host more than three-quarters of the world FD (76.7 %) whereas the two other tropical speciose realms, namely the Oriental and the Afrotropical realms, each hosts only one-fifth (17.8 % and 20.8 %, respectively, Fig. 2). Hence, the twofold higher TD in Neotropics compared to the Afrotropics turns into a fourfold higher FD. A similar trend was observed between Neotropical and Oriental realms, confirming that the Neotropical fauna is functionally hyperdiverse (Fig. 2). Hence, the Neotropics, which represent less than 15% of the world's continental surface, host more than 75% of the world freshwater fish FD. In contrast, it is surprising to note that the FD of the Afrotropics is close to that of the Palearctic realm, while the latter hosts less than half as many species[8]. Similarly, the Australian realm hosts a FD close to that of the Nearctic although it only hosts half as many species (Fig. 1A, Fig. 2).

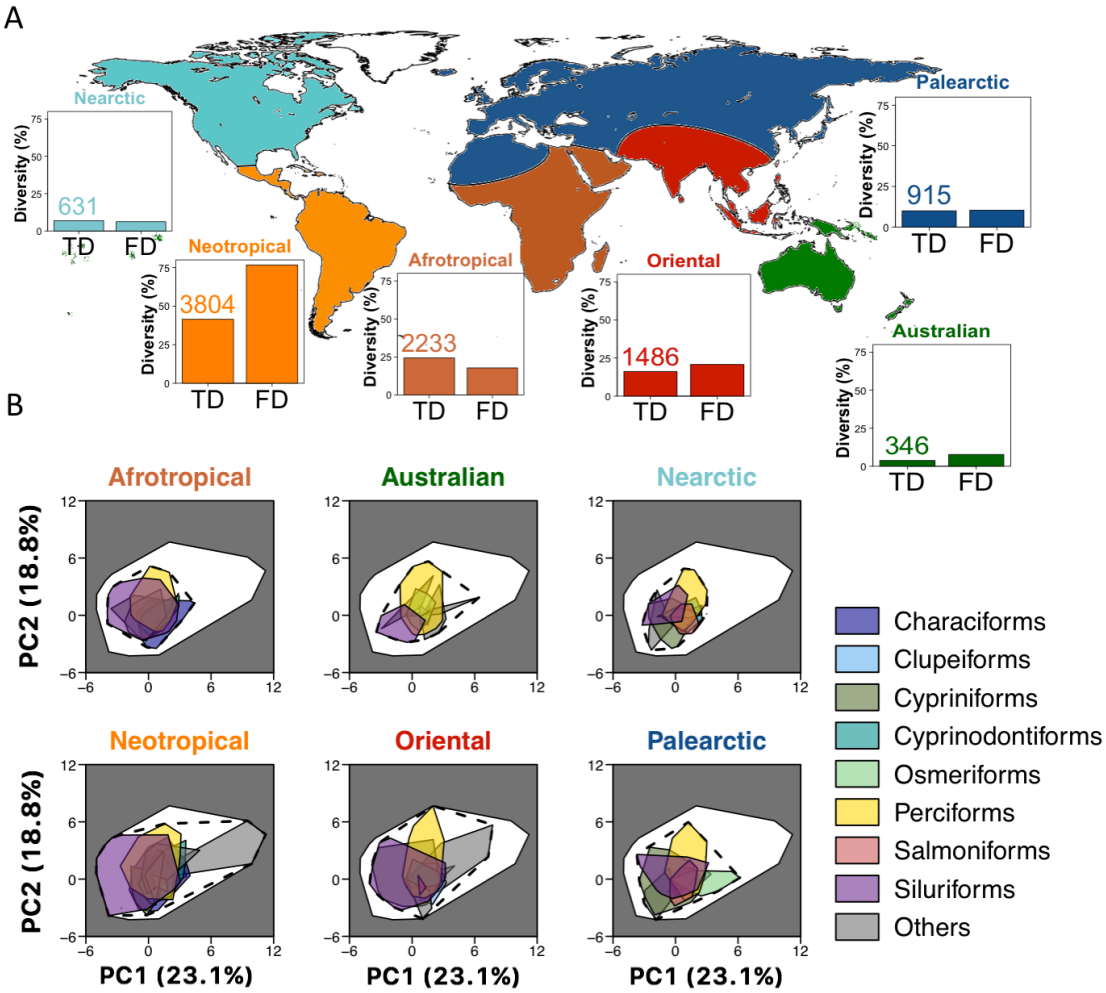


Figure 1. Fish taxonomic and functional diversity in the 6 biogeographic realms
(A) The six realms are displayed on the map. For each realm, the taxonomic (TD) and the functional diversity (FD) are represented as a percentage of the world taxonomic or functional diversity. The number of species in each realm is given above the TD bar. (B) Functional space of the world freshwater fishes is the white area in the 2-dimensions space made by first and second principal component (PC) axes summarizing the 5-dimensions functional space built based on 10 morphological traits (see other projections in Supplementary Fig. S2). The percentage of variance explained by each PC axis is given in brackets (see also Supplementary Figs. S2 and S3). Fish functional diversity in each realm is illustrated by the polygon delimited by the black dashed line. The coloured polygons within it show the functional diversity of the most speciose fish orders. The map was generated using 'maps' and 'mapproj' libraries, available in R 3.0 (http://www.r-project.org).

The weak association we report between TD and FD suggests that the diversity of species traits present in a realm is not a random subset of the pool of traits values at the world scale. Indeed, we found that the Neotropical fish fauna has a significantly higher FD than expected given its TD (Standardized Effect Size (SES) = 2.21, P > 0.99) whereas the FD of Afrotropical (SES = -2.46, P < 0.01) and Oriental realms (SES = -2.50, P < 0.01) were significantly lower than expected (Fig. 2). FD did not differ from random expectation for Australian fauna (SES = -0.79, P = 0.22) whereas a significantly lower FD was reported for Nearctic (SES = -1.32, P < 0.05) and Palearctic realms (SES = -1.54, P < 0.05).

The functional overdispersion of the Neotropical fish fauna could be due to (i) either a few functionally diversified orders that fill most of the functional space (the remaining functionally poor orders being nested in the functionally rich orders), or (ii) a high functional dissimilarity between orders, i.e. each order filled a unique part of the realm FD. On the other hand, the functional clustering of the Afrotropical and Oriental realms could be driven by (i) a low functional diversity of all orders and/or (ii) a high functional similarity (i.e. redundancy) between orders.

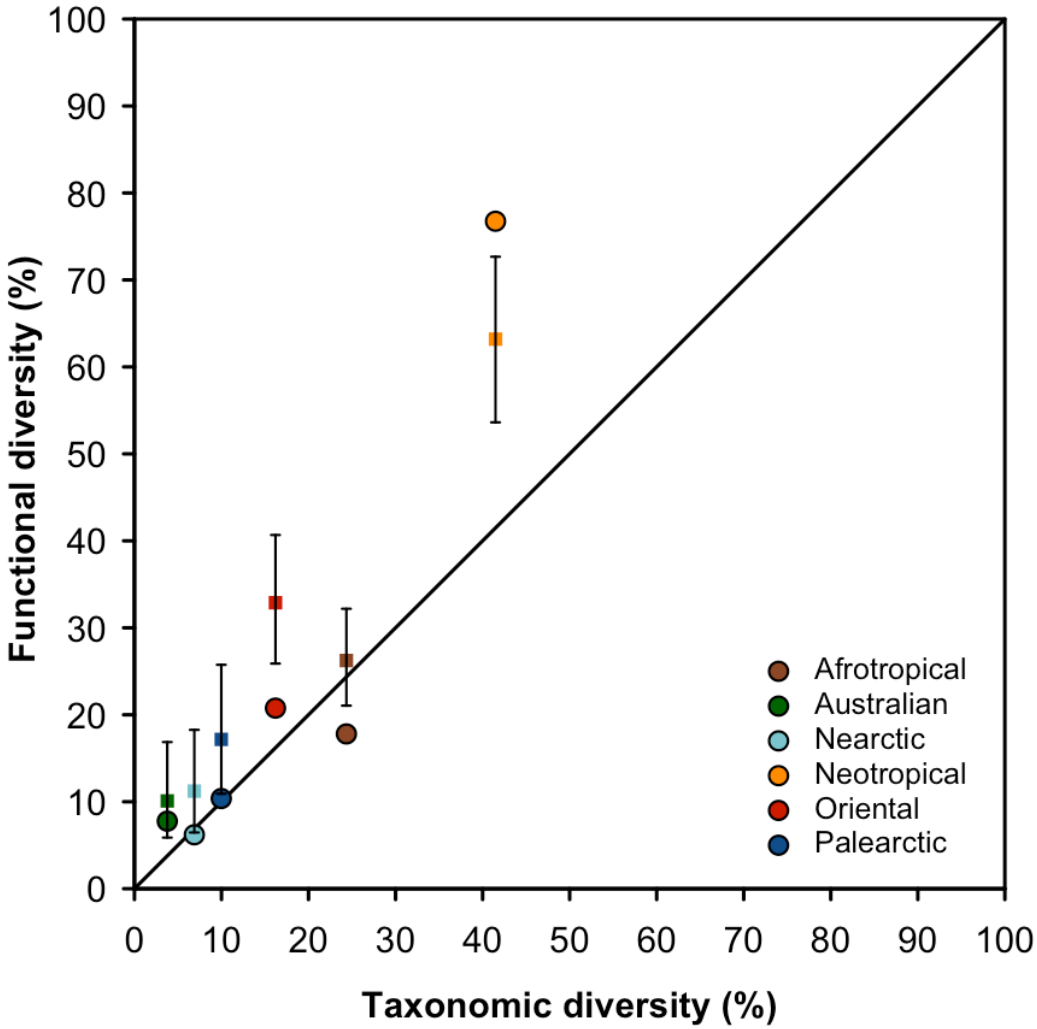


Figure 2. Taxonomic and functional facets of fish biodiversity in the 6 biogeographic realms
Functional diversity (FD) and taxonomic diversity (TD) are expressed as a percentage of the world functional and taxonomic diversity of freshwater fish. The effect of species identity on functional diversity is represented by the mean (colored squares) and associated 95 % confidence interval (black whiskers) computed on 999 values of a null model. This null model simulated realm assemblages using random sampling in the world pool of species, while conserving the taxonomic structure of the realm fauna (i.e. number of species per order). Observed values of FD above the whiskers indicate a significant functional overdispersion, whereas values below the whiskers indicate significant functional clustering. The solid line represents the identity line FD = TD. Each color refers to one realm.

Differences in functional diversity are driven by the functional uniqueness of a few fish taxa

Although the FD of orders at the global scale was correlated to their TD (Spearman's rank correlation rho = 0.31, n = 46, $P < 0.05$), the functional uniqueness (F_{uniq}) of orders was independent of order TD (Spearman's rank correlation rho = -0.04, n = 46, P = 0.76). Indeed, the realm FD results not only from the global FD of each order (Fig. 1), but also from the degree of functional uniqueness between orders (Fig. 3). The functional clustering for all realms except the Neotropics is thus due to the low functional uniqueness of their most speciose orders (Fig. 3). This is particularly striking for the Afrotropics, where the two most speciose orders (Perciforms and Cypriniforms) that together account for more than 60% of the Afrotropical species richness, contribute marginally to the realm FD (5.2 and 2.6 %, respectively) because of their low F_{uniq} (26.2 and 0.4%, respectively, Fig. 3). This was verified for the Perciforms, despite the recent and intense radiation of cichlids (the most species rich family of Perciforms in the Afrotropics) promoted by the recent opening of the rift lakes (e.g. Malawi, Tanganyika, Victoria) that produced hundreds of phylogenetically closely related species[29]. Although the great lakes cichlids radiations have generated diverse morphological adaptations[29], the resulting morphological features did not strongly differ from those already experienced within the African fish fauna, hence explaining the low functional uniqueness of the Afrotropical fish orders.

In contrast, the Neotropical fish fauna hosts species with unique functional attributes such as i) extremely elongated fish with a large terminal mouth and a high caudal peduncle throttling, corresponding to mobile surface predators such as some of the Beloniforms, or ii) dorso-ventraly flattened fishes, with a ventral mouth located below the head and a small caudal peduncle throttling, mainly corresponding to benthic algae browsers with limited swimming efficiency such as some Loricariid species (see Supplementary Fig. S3). The Loricariids belong to the Siluriforms that is the most speciose order in the Neotropics and they strongly contribute to the high FD of the realm due to their high F_{uniq} (62.5 %, Fig. 3). Indeed Neotropical Siluriforms have an impressive body size range (from less than 5 cm to more than 200 cm), a wide span of diet (from algae browsing in the Loricaridae, to ichthyophagy in the Pimelodidae, and even parasitism in the Trichomycteridae, see Supplementary Fig. S3), and of habitat associated with diverse body shapes from flattened to extremely elongated[30]. Such a high FD of Siluriforms is not observed in the other realms, explaining their low functional uniqueness (6.6 % in Oriental, 7.4 % in Nearctic and 7.1 % in Palearctic realms, Fig. 3) despite their contribution to realm TD (e.g. 373 Siluriforms species in the Afrotropical realm).

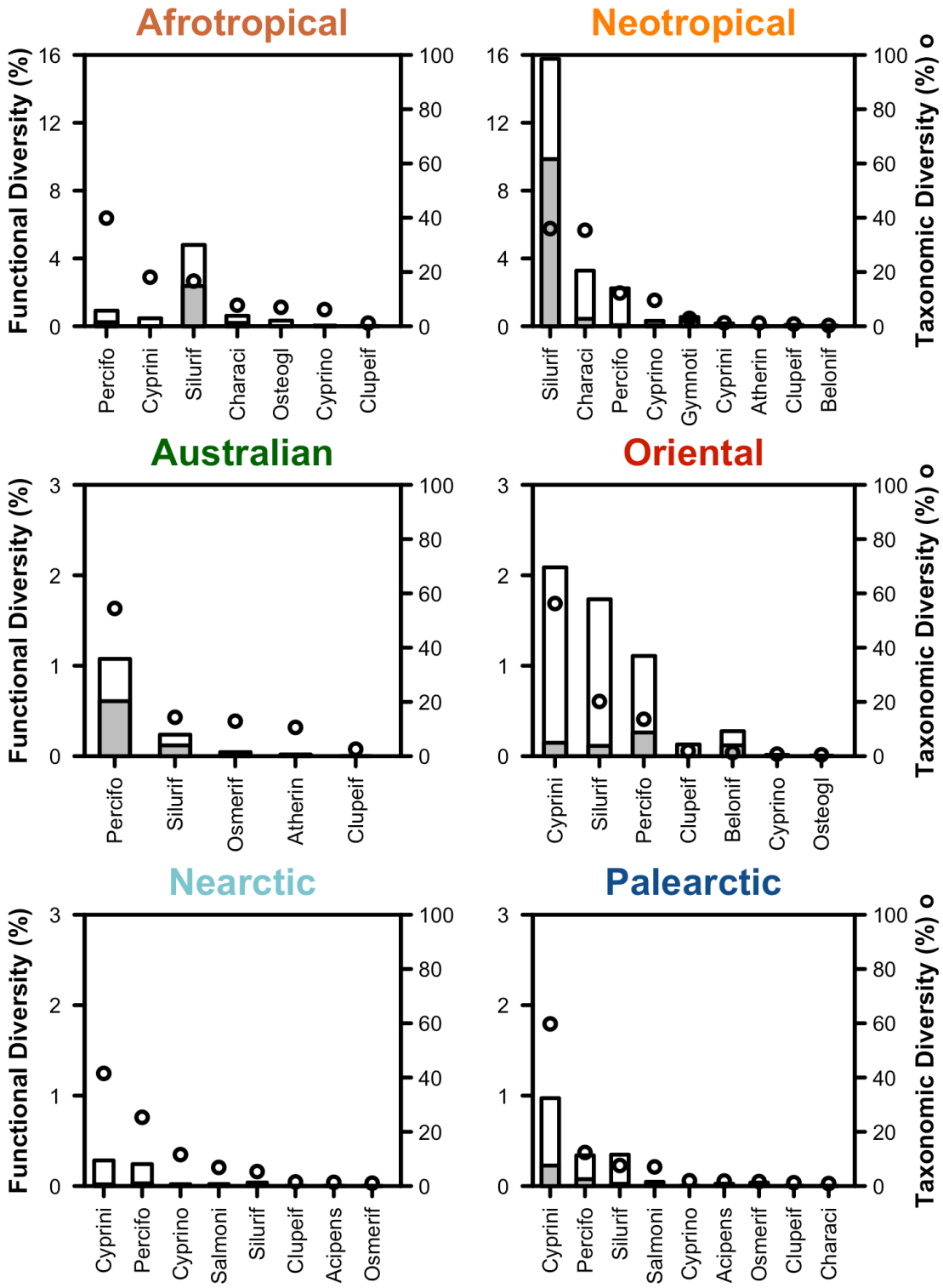


Figure 3. Functional diversity and uniqueness of fish orders within realms

The functional diversity (FD) of each fish order in each realm is given as the percentage of the world FD (bars). The part of FD of each order non-filled by any other order in the realm (Functional uniqueness, F_{uniq}) is the ratio between the grey part and the FD of each order. Note that the FD scale differs between realms. The orders are sorted by decreasing TD in each realm and the black dots indicate the percentage of the realm TD represented by each order. Only the 13 most speciose orders in the world are represented (Acipens: Acipenseriforms; Atheri: Atheriforms; Belonif: Beloniforms; Characi: Characiforms; Clupei: Clupeiforms; Cyprini: Cypriniforms; Cyprino: Cyprinodontiforms; Gymnoti: Gymnotiforms; Osteogl: Osteoglossiforms; Osmerif: Osmeriforms; Percifo: Perciforms; Salmoni: Salmoniforms; Silurif: Siluriforms).

Functional vulnerability peaks in the Nearctic and Palearctic realms, despite their low functional diversity

The loss of FD through species extinction is expected to be marked when threatened species support unique functions, as shown in alpine plants, tropical trees, coral reef fishes and bird regional assemblages[19,31,32]. For freshwater fish, the vulnerability of FD to the extinction of threatened species differed among realms by a sixfold factor (Fig. 4), and was neither correlated to the realm FD (Spearman's rank correlation rho = -0.43, P = 0.42) nor to the number of threatened species (Spearman's rank correlation rho = -0.08, P = 0.92). The loss of FD due to the simulated extinction of threatened species was marked in the Nearctic and Palearctic realms (43.6 and 33.5 %, respectively, Fig. 4), while it was low (from 7.47 to 14.1 %) in the Afrotropical, Australian, Neotropical and Oriental realms. Within this last group, the Neotropics are characterized by a vulnerability of FD to species loss lower than expected given the number of threatened species (SES = -2.32, P < 0.001, Table 1). In contrast, in the Nearctic realm the vulnerability of FD was significantly higher than expected given the number of threatened species (SES = 3.47, P > 0.999, Table 1). A similar trend although not significant was found in the Palearctic realm (SES = 0.84, P = 0.66, Table 1). While being the least functionally diverse, the Nearctic and Palearctic realms are the most vulnerable to species loss (Table 1). Although there is a large number of threatened species (743 species accounting for 31 % of the Afrotropical fish fauna), the Afrotropical vulnerability is low whereas in the Nearctic and Palearctic realms, fewer species are threatened (147 and 317 species, respectively), but they differ functionally from the rest of the fauna (e.g. sturgeons and eels) and thus lead to a high vulnerability of the functional diversity of this realm. As for alpine plants, tropical trees and coral reef fishes[32], the threatened species support vulnerable functions, testifying that the imminent extinction of a few endangered species will cause a marked decline of functional diversity across the world faunas.

In addition, when considering only the most threatened species, i.e. those listed as critically endangered (CR), endangered (EN) or vulnerable (VU) by the IUCN, we found that these species account for most of the functional vulnerability in the Nearctic (94.4%) and Oriental (70.5%) realms and to a lower proportion in the Palearctic (51.4%) and even less than 25% in the 3 others realms. In those last realms, most of the vulnerability is supported by endemic species that are potentially threatened although being not evaluated yet (Fig. 4, Table 1). Extending the IUCN evaluation of threats to the world fish fauna is therefore a prerequisite to determine the role played by the most threatened species in the maintenance of the functional diversity over more than half of the world continental areas.

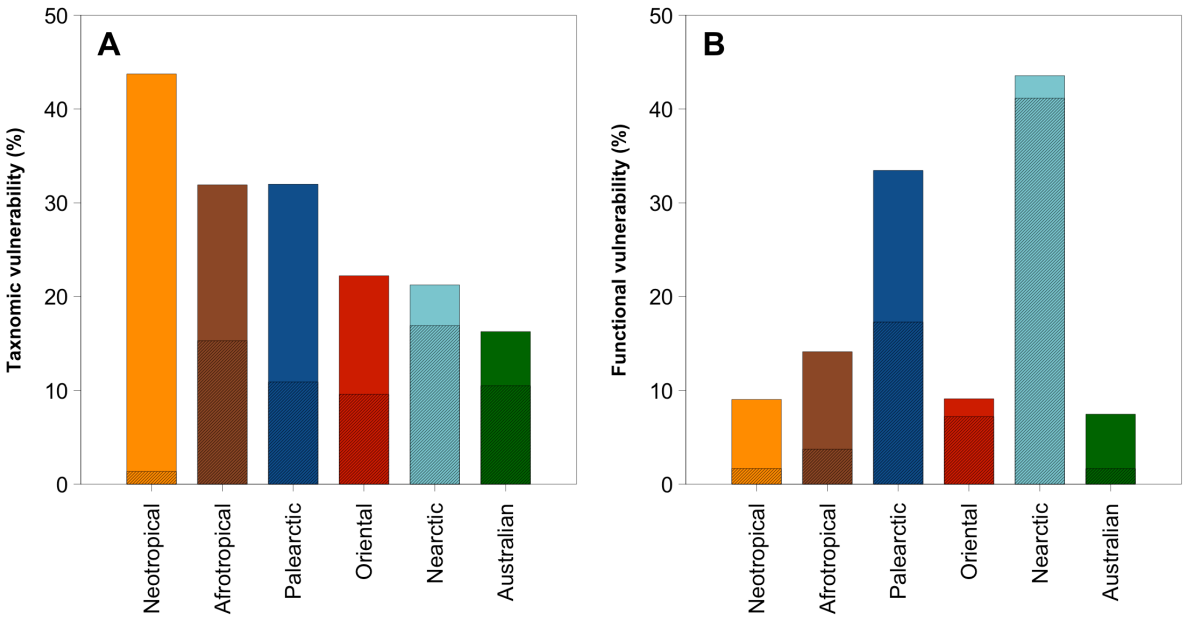


Figure 4. Vulnerabilities of taxonomic and functional diversity to extinction of threatened species (A) Taxonomic vulnerability. Bars represent the proportion of threatened species (i.e. species with an IUCN status "CR", "EN" or "VU" or species occurring in only one drainage basin across the world which IUCN status was not "Near threatened" nor "Least concern"). The hatched part of each bar represents the taxonomic vulnerability due only to the most threatened species (i.e. the species listed as "CR", "EN" or "VU" by the IUCN). (B) Functional vulnerability. Bars represent the loss of functional diversity (FD) if threatened species become extinct. The hatched part of each bar represents the functional vulnerability due only to the most threatened species (i.e. the species listed as "CR", "EN" or "VU" by the IUCN).

Table 1. Functional Vulnerability (FV) supported by the threatened species in the six biogeographic realms

	Threatened species					Most threatened species				
	Nb. of species	FV (%)	SES	*P* value		Nb. of species	FV (%)	SES	*P* value	
Afrotropical	743	14.12	-0.85	0.26	ns	356	3.73	-0.91	0.12	ns
Australian	62	7.47	-0.91	0.21	ns	40	1.66	-1.03	0.12	ns
Nearctic	147	**43.56**	**3.47**	**>0.999**	***	117	**41.15**	**4.05**	**>0.999**	***
Neotropical	1680	**9.03**	**-2.32**	**<0.001**	***	52	1.67	0.74	0.91	ns
Oriental	350	9.11	-0.84	0.21	ns	151	7.2	0.31	0.71	ns
Palearctic	317	33.46	0.84	0.66	ns	108	17.29	1.02	0.88	ns

For each realm, we computed the vulnerability of FD to the loss of threatened species as the proportion of the FD of the realm that will remain if all threatened species got extinct (see details in Methods). In each realm, the number of threatened species is indicated (Nb. of species). Two levels of threat were considered. The "threatened species" are the species listed as CR, EN and VU by IUCN, and the endemic species (i.e. species occurring in only one drainage basin across the world) not listed as "near threatened" nor "least concern" by the IUCN. The "Most threatened species" are only the species listed as CR, EN and VU by IUCN. The observed vulnerability value was compared to the expected vulnerability given number of threatened (or most threatened) species in each realm, i.e. 999 values of FD loss simulated with a random extinction of the same number of species than the number actually listed as threatened (or most threatened) in the realm. Standardized Effect Size (SES) was calculated as the difference between the observed loss in FD and the mean of the random loss of FD divided by the standard error of the random loss of FD. A negative SES means that the observed loss of FD is higher (i.e. more negative) than expected if extinctions were random whereas a positive SES means that the loss of FD observed is lower than expected. The significance of the difference from null expectations was tested using a two-tailed test (α<0.05). *ns*: non-significant; * $p < 0.025$ or $p > 0.975$; ** $p < 0.01$ or $p > 0.99$; *** $p < 0.001$ or $p > 0.999$. The FV values significantly different from the null expectation are in bold font.

Conclusion

Assessing functional diversity and its determinants on large scale is pivotal in biodiversity mapping[11]. Indeed, the species number is not a good surrogate for functional diversity as illustrated by the contrasting FD observed here between the two most speciose realms, namely the Neotropics and the Afrotropics. Moreover, FD does not match with functional vulnerability because of the particular functional attributes of threatened species in the Palearctic and Nearctic realms. These mismatches between TD and FD and between FD and functional vulnerability stress the need to consider multiple biodiversity facets in efficient conservation planning. More precisely, future conservation efforts should focus on the vulnerable realms, namely the Nearctic and Palearctic, but also in the Neotropics

to protect the habitats hosting the functionally most original species across the world. Such conservation actions should be taken without delay, as the vulnerable functions are overrepresented among the already-listed threatened species. In addition, as the endemic species which status are still unknown also contribute to a high proportion of functional diversity over more than half of the world continental surface, studies at the species level are urgently needed to evaluate the threats they are facing. Considering more specifically freshwater fish, that constitute an emblematic case of massive introductions of non-native species[3], it is urgent to assess whether the patterns reported here for historical native fish faunas have been blurred by the biotic exchanges between continents for the last centuries. Towards effective assessments of biodiversity-ecosystem services relationships, the large-scale patterns reported here should be completed by local assessments of the key ecological roles played by fish in aquatic ecosystems.

Methods

Fish occurrence database

We considered the 6 terrestrial biogeographic realms (Afrotropical, Australian (including Oceania), Nearctic, Neotropical, Oriental and Palearctic) commonly used for freshwater fish [8,33–35]. The number and identity of the species occurring in each realm was obtained using the database on freshwater fish occurrences[34] that contains 9,170 freshwater fish species out of the ca. 13,000 strictly freshwater fish species described [30], and hence covers 77 % of the documented world freshwater fish fauna.

Fish pictures collection

We here developed the most comprehensive fish functional database existing to date. It encompasses 9,170 freshwater fish species out of the ca. 13,000 described strictly freshwater fish species (i.e. 77 % of the world freshwater fish fauna). We ran an extensive literature review to collect at least one lateral view picture of each species, which were used to measure morphological characteristics (Supplementary Fig. S1a). For all the species present in the taxonomic database we aimed at measuring 10 functional traits describing species strategies for food acquisition and locomotion (Supplementary Fig. S1 and [24]). Fish size was described using the log-transformed maximum body length (values taken from FishBase[36]). In addition to size, 9 morphological traits were measured on side view pictures (Supplementary Fig. S1a) collected during an extensive literature review from more than 200 scientific literature sources including peer-reviewed articles, books and scientific websites. We collected at least one picture (validated photograph or scientific drawing) per species. Only good quality pictures and scientific side view drawings of entire adult animals were

kept. Juveniles were not considered as morphological changes can occur during ontogeny. In the event of sexual dimorphism, we only considered male morphology, as female pictures are scarce for most species (especially for Perciforms and Cyprinodontiforms). Using lateral view pictures did not permit to collect as much external morphological information as fresh animals (e.g. oral gape surface, body transversal shape). It would nevertheless be very demanding to collect fresh or museum specimens for more than 9,000 species, and using lateral view pictures was the most efficient way to collect morphological measures for more than 70% of the world freshwater fish fauna.

Functional traits

For each specimen, 11 morphological measurements were recorded (see Supplementary Fig. S1a) using ImageJ software (http://rsb.info.nih.gov/ij/index.html) and were then used to compute 9 unitless ratios describing the morphology of the fish head (including mouth and eye), body, pectoral and caudal fins (Supplementary Fig. S1b). The 10 functional traits (9 unitless ratios and size) selected are commonly used in assessment of fish functional diversity (e.g.[25,26,37]). Complementary functional traits (e.g. gut length, oral gape area and shape, fecundity) were not included because they are only available for a few species. The quality of the pictures did not allow measurement of all 11 morphological traits in all species, but more than 80 % of the species were functionally characterized within each taxonomic order. All nine morphological traits were measured for almost two-thirds of the resulting morphological database (6,030 species) and overall 18 % of the morphological measurements were not obtained.

Some species have unusual morphologies (species without tail, flatfishes) that prevent from measuring some morphological traits. We thus defined rules for these few exceptions as in [26]: (i) for species with no visible caudal fin (e.g. Sternopygidae, Anguilidae, Plotosidae), Caudal Peduncle Throttling was set to 1 (assuming CFd=CPd, see Supplementary Fig. S1b), (ii) for the species with the mouth positioned under the body (e.g. Loricaridae, some Balitoridae such as Gastromyzon) mouth vertical position (Mo) was set to 0, (iii) for the species without pectoral fins (e.g. Synbranchiforms and some Anguiliforms) Pectoral fin vertical position (PFl/Bd) was set to 0.; iv) for flatfishes Bd was the body width as the fish lies on one side of its body. We hence assumed that Pleuronectiforms are functionally closer to dorso-ventrally flattened fishes (e.g. Gastromyzon) than to laterally compressed fishes (e.g. Symphysodon).

Other traits, such as ecological, behavioural or physiological traits were not considered in this study, because there is currently no database available at the world scale.

Functional space

The 10 functional traits were ordered in a multidimensional functional space by means of Principal Components Analysis using a regularized algorithm designed for ordination analysis to handle the missing values[38]. The first 5 axes account for 80.5% of the total variance (each selected axis had an eigenvalue > 1) (Supplementary Fig. S4) and were retained to build a 5-dimensional functional space. We assessed the robustness of our findings using sensitivity procedure. We tested the effect of trait identity on the functional distance between species by rerunning all analyses using all combinations of nine functional traits out of ten. The results were hardly affected by this procedure (Mantel tests r > 0.900, P < 0.001). Thus, our findings are not affected by functional trait selection.

Threatened species

Two types of threatened species were considered, the "most threatened" and the "potentially threatened". The "most threatened" species were identified as the species listed as critically endangered ('CR'), endangered ('EN') and vulnerable ('VU') in the most recent IUCN Red List assessment[27]. The IUCN Red List of threatened species although being the most objective and authoritative system for classifying species in terms of the risk of extinction at the global scale, remains affected by spatial disparities in species evaluation. To deal with incompleteness of the IUCN assessment (52.5 % of the species occurring in our database have not been IUCN evaluated, see Supplementary Table S1), strictly endemic species (species occurring in only one drainage basin across the world[28,30,34]) which IUCN status was not "near threatened (NT)" nor "least concern (LC)" were considered as "potentially threatened". Those species with limited spatial distribution have been recognized as prone to extinction following human disturbance[4,28,39]. Thus, a total of 3,443 (37.5 %) species out of the 9,170 species were considered as threatened.

Biodiversity indices

Taxonomic diversity (TD) was calculated as the number of species in each realm (or in each order). Functional diversity (FD) was assessed with the functional richness index (FRic[40]), computed as the volume of the minimum convex hull that includes all the species in the 5-dimensional functional space. The higher the FD, the higher the richness of combinations of functional trait values in the species pool considered. FD and TD indices were computed for all species in each realm, and for all orders within each realm.

Statistical analyses

To test whether observed functional diversity of a realm was significantly different from functional diversity of a random subset of species, we used null models based on randomization of species pools. To simulate a realistic pool of species in each realm, the number of species per taxonomic order was kept constant in the random choice process (999 iterations). The standardized effect size (SES) was used to measure the difference between observed values (obs) and null expectation (rand): $\mathrm{SES} = (\mathrm{FD_{obs}} - \mathrm{mean}(\mathrm{FD_{rand}}))/\mathrm{sd}(\mathrm{FD_{rand}})$. The significance of the difference from null expectations was tested using a two-tailed test ($\propto < 0.05$). When $\mathrm{FD_{obs}}$ is lower than 97.5 % of $\mathrm{FD_{rand}}$ values, the assemblage is considered as functionally clustered. When $\mathrm{FD_{obs}}$ is greater than 97.5 % of $\mathrm{FD_{rand}}$ values, the assemblage is considered as functionally overdispersed.

The dissimilarity in FD and TD between realms was measured as taxonomic and functional turnover[41]. Taxonomic turnover measures the replacement of species between two assemblages independently of the difference in species richness[41]. Similarly, functional turnover measures the replacement of functional volume independently of the difference in functional richness. Taxonomic and functional turnover were calculated using the same formula: $\frac{2*\min(b,c)}{a+2*\min(b,c)}$, where a is the number of species (or the volume) shared by the two assemblages and b and c the number of unique species (or the unique volume) hosted by the two assemblages[41,42]. Both taxonomic and functional turnover varies from 0, when the two assemblages are completely similar, to 1 when the two assemblages shared no species (taxonomic) or no portion of the functional space.

The functional uniqueness of each fish order o in each realm r was computed as the proportion of the functional space filled only by the order considered: $F_{uniq} = \frac{a_r^o}{a_r^o + b_r^o}$, where a_r^o is the volume filled only by focal order o and b_r is the volume shared with all other orders present in realm r. Taxonomic and functional turnover, and F_{uniq} were computed using the 'functional.beta.core' function from the 'betapart' R package[43].

The functional vulnerability (FV) to threatened species loss in each realm was computed as the proportion of the FD of the realm that will remain if all threatened species got extinct: $FV_{obs} = (FD_{obs} - FD_{not\ threatened})/ FD_{obs}$. Functional vulnerability is null when species not threatened contribute fully to the FD of the realm and tends to the 100% if all the most extreme combinations of traits are supported only by threatened species.

To test the significance of the observed functional vulnerability given the number of threatened species we designed a null model based on a random choice of the species expected to be lost (999 iterations). The standardized effect size (SES) was used to measure the difference between predicted FD loss values due to extinction of threatened species (FV_{obs}) and null expectation of FD loss (rand): $\mathrm{SES} = (\mathrm{FV_{obs}} - \mathrm{mean}(\mathrm{FV_{rand}}))/\mathrm{sd}(\mathrm{FV_{rand}})$. The significance of the difference from null expectations was tested using a two-tailed test ($\propto < 0.05$). A p-value lower than 0.025 indicates that threatened species are functionally distinct and over-contribute to FD whereas a p-value higher than 0.975 indicates that threatened species are redundant with other species of the realm FD.

We then ran the same analyses considering only the most threatened species, i.e. those listed as "critically endangered", "endangered" or "vulnerable" by the IUCN[27].

All statistical analyses were performed with R software version 3.0[44].

Author Contributions A.T., S.B and S.V. designed the study, discussed the results and wrote the manuscript. N.C. and A.T. built the database and A.T. performed the analyses.

Acknowledgements We thank F. Leprieur and C. Violle for their comments that helped us to improve a first version of this manuscript and Peter Winterton for correcting the English. This work was supported by the EU BioFresh Project (7th Framework European Program, Contract No. 226874) and by the 'Laboratoires d'Excellence' (LABEX) entitled TULIP (ANR-10-LABX-41) and CEBA (ANR-10-LABX-25-01). A.T. was supported by the French National Centre of Scientific Research (CNRS, Contract No. 360776).

Competing interests The authors declare no competing financial interests

References

1. Barnosky, A. D. et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471, 51–57 (2011).
2. Gaston, K. J. Global patterns in biodiversity. Nature 405, 220–227 (2000).
3. Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T. & Brosse, S. Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. PLoS Biol. 6, e28 (2008).
4. Pimm, S. L. et al. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. Science 344, 1246752 (2014).
5. Jetz, W., Sekercioglu, C. H. & Böhning-Gaese, K. The Worldwide Variation in Avian Clutch Size across Species and Space. PLoS Biol. 6, e303 (2008).

6. Devictor, V. et al. 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 (2010).
7. Oberdorff, T. et al. Global and Regional Patterns in Riverine Fish Species Richness: A Review. Int. J. Ecol. 2011, 1–12 (2011).
8. Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M. L. J. & Tedesco, P. A. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. Hydrobiologia 595, 545–567 (2007).
9. Violle, C. et al. Let the concept of trait be functional! Oikos 116, 882–892 (2007).
10. Cadotte, M. W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. J. Appl. Ecol. 48, 1079–1087 (2011).
11. Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M. & Mason, N. W. H. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. PLoS One 6, e17476 (2011).
12. Cardinale, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59–67 (2012).
13. Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., MacDonald, A. A. M., Marushia, R. G. & Mirotchnick, N. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. Ecol. Lett. 15, 637–648 (2012).
14. Díaz, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 104, 20684–20689 (2007).
15. D'agata, S. et al. Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. Curr. Biol. 24, 555–560 (2014).
16. Tilman, D., Knops, J., Wedin, D. & Reich, P. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. Science. 277, 1300–1302 (1997).
17. Cornwell, W. K., Schwilk, L. D. W. & Ackerly, D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. Ecology 87, 1465–71 (2006).
18. Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J. & Kattge, J. The emergence and promise of functional biogeography. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 111, 13690–13696 (2014).
19. Mouillot, D. et al. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 111, 13757–13762 (2014).
20. Azzurro, E. et al. External morphology explains the success of biological invasions. Ecol. Lett. 17, 1455–1463 (2014).
21. Ricklefs, R. E. Species richness and morphological diversity of passerine birds. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 109, 14482–14487 (2012).
22. McIntyre, P. B. et al. Fish distributions and nutrient cycling in streams: Can fish create biogeochemical hotspots? Ecology 89, 2335–2346 (2008).
23. Brandl, S. J. & Bellwood, D. R. Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community. J. Anim. Ecol. 83, 661–670 (2014).
24. Winemiller, K. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. Ecol. Monogr. 61, 343–365 (1991).
25. Bellwood, D. R., Goatley, C. H. R., Brandl, S. J. & Bellwood, O. Fifty million years of herbivory on coral reefs: fossils, fish and functional innovations. Proc. Biol. Sci. 281, 20133046 (2014).

26. Villéger, S., Ramos Miranda, J., Flores Hernández, D. & Mouillot, D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. Ecol. Appl. 20, 1512–1522 (2010).
27. IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. http://www.iucnredlist.org. Downloaded on 19 November 2015 (2015)
28. Tedesco, P. A. et al. Patterns and processes of global riverine fish endemism. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 977–987 (2012).
29. Albertson, R. C., Markert, J. A., Danley, P. D. & Kocher, T. D. Phylogeny of a rapidly evolving clade: the cichlid fishes of Lake Malawi, East Africa. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 96, 5107–5110 (1999).
30. Nelson, J. S. Fishes of the World. (Wiley, 2006).
31. Thuiller, W. et al. The European functional tree of bird life in the face of global change. Nat. Commun. 5, 3138 (2014).
32. Mouillot, D. et al. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. PLoS biol. 11, e1001569 (2013)
33. Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T. & Brosse, S. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 108, 18003–18008 (2011).
34. Brosse, S. et al. Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. Hydrobiologia 700, 343–349 (2013).
35. Leprieur, F. et al. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. Ecol. Lett. 14, 325–334 (2011).
36. Froese, R. & Pauly, D. Fishbase. World Wilde Web electronic publication. Available at: http://www.fishbase.org (accessed on 8 May 2013) (2013).
37. Pease, A. A., Taylor, J.M., Winemiller, K.O. & King, R.S. Ecoregional, catchment, and reach-scale environmental factors shape functional-trait structure of stream fish assemblages. Hydrobiologia 753, 265–283 (2015).
38. Josse, J. & Husson, F. Handling missing values in exploratory multivariate data analysis methods. J. Soc. Fr. Statistique. 153, 79–99 (2012).
39. Vitousek, P. M. Human Domination of Earth's Ecosystems. Science. 277, 494–499 (1997).
40. Villéger, S., Mason, N. W. H. & Mouillot, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology 89, 2290–2301 (2008).
41. Baselga, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 1223–1232 (2012).
42. Villéger, S. & Brosse, S. Measuring changes in taxonomic dissimilarity following species introductions and extirpations. Ecol. Indic. 18, 552–558 (2012).
43. Baselga, A. & Orme, C. D. L. betapart: an R package for the study of beta diversity. Methods Ecol. Evol. 3, 808–812 (2012).
44. R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. (2014). at http://www.r-project.org/

Chapitre IV

DES CHANGEMENTS DE BIODIVERSITE CAUSÉS PAR DES PRESSIONS ANTHROPIQUES CROISSANTES

© Caroline Dutemps (2012)

"Il ne faut pas sous-estimer la capacité de la nature à sauver sa peau. Ce qui au fond, est rassurant."

Jean-Marie Pelt, *La plus belle histoire des plantes*, 2002

IV.1 Les activités humaines induisent des changements complexes de diversité taxonomique

IV.1.1. Les introductions d'espèces non-natives conduisent à des changements contrastés de dissimilarité entre les assemblages

Suite aux extinctions et aux invasions biologiques provoquées directement ou indirectement par les activités humaines, les assemblages de poissons sont devenus de plus en plus similaires entre eux à travers le globe, phénomène décrit comme une homogénéisation globale des faunes de poissons (Rahel 2000 ; Olden 2004 ; Villéger et al. 2011 ; Baiser et al. 2012). Pourtant, cette tendance moyenne globale cache des situations locales contrastées. En effet, Villéger et al. (2011) reportent que seulement 30% des paires de bassins versants à travers le globe sont soumises à une homogénéisation biotique, alors que 50% ne changent pas et même 20% présentent un patron de différentiation, c'est-à-dire que les paires d'assemblages deviennent de plus en plus différentes au cours du temps.

Afin de comprendre comment les changements de compositions d'espèces des assemblages (dus aux introductions et aux extirpations d'espèces) peuvent expliquer de telles situations contrastées, nous proposons dans cette étude de décomposer le concept de béta diversité (Baselga 2012). En effet, si le changement de béta diversité relate un changement de proportion en espèces communes, la béta diversité résulte de 2 processus complémentaires (Harrison et al. 1992 ; Baselga et al. 2007) : le remplacement d'espèces (appelé en anglais *turnover*) et la différence de richesse entre deux assemblages (appelé *nestedness*-resultant en anglais) (Baselga 2010, 2012 ; Carvalho et al. 2012). Bien qu'il existe un intense débat sur la définition mathématique de ces indices (Baselga & Leprieur 2015 ; Schmera & Podani 2016), le turnover défini par Baselga (2012) permet de mesurer la proportion d'espèces qui peut être remplacée d'un assemblage à l'autre, indépendamment de l'influence des différences de richesse spécifique entre les assemblages. Cette propriété est essentielle, en particulier dans le cas d'assemblages dont la richesse en espèces peut

être très contrastée comme c'est le cas pour les assemblages de poissons d'eau douce (de 1 à plus de 1000 espèces selon les basins versants). En utilisant l'indice de Jaccard et sa décomposition, il est donc possible de comprendre les processus à l'origine des changements de béta diversité (encadré 1, Chapitre III).

Dans cette étude **(*P2*)** nous avons donc décomposé les patrons de changements de béta diversité en changements de turnover et changements de nestedness-resultant afin de déterminer le rôle de chaque composante dans le changement global de dissimilarité entre les paires d'assemblages (Villéger & Brosse 2012). Nous avons développé une métrique (le *pturn*) qui permet de mesurer la contribution du turnover au changement de béta diversité. Grâce à cet indice, nous avons quantifié l'influence relative des différents déterminants conduisant les paires d'assemblages à s'homogénéiser ou à se différencier au cours du temps. Enfin, nous avons déterminé dans quelle mesure la richesse en espèces natives, mais également le nombre espèces introduites et extirpées ont affecté ces changements.

Nous avons montré que 82% des paires d'assemblages qui s'homogénéisent subissent également une diminution de la contribution du turnover ainsi que 61% des paires qui se différencient. Ainsi, l'augmentation du nombre d'espèces partagées s'est accompagnée d'une diminution du nombre d'espèces uniques dans l'assemblage le plus pauvre. Cette situation découle de la forte dissimilarité historique entre les assemblages (proche de 100% en moyenne à l'échelle du globe). Le nombre d'espèces historiquement partagées entre bassins versants est en effet très faible (voire nul pour près de 50% des paires d'assemblages) donc la contribution du turnover est maximale dans ces paires et ne peut que diminuer sous l'effet des introductions.

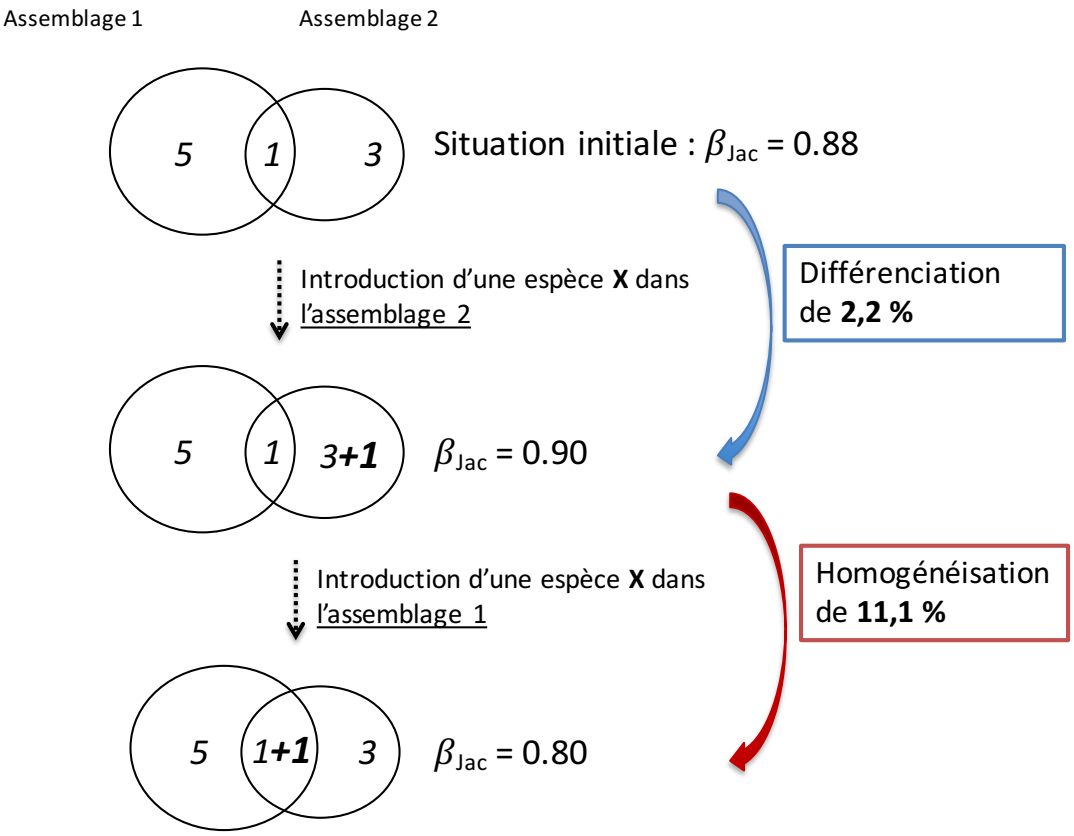
En ce qui concerne les paires d'assemblages qui se différencient, nous avons montré que ce sont également les introductions d'espèces qui expliquent ces changements. Cependant, nous montrons qu'une situation de différenciation se produit dans une paire d'assemblage lorsque les 2 assemblages reçoivent des espèces non-natives différentes. Ainsi, la proportion d'espèces propre à chaque assemblage va

augmenter (augmentant ainsi la dissimilarité) et s'accompagner d'une augmentation ou d'une diminution de la contribution du turnover, selon si c'est le bassin le plus pauvre (augmentation de la contribution du turnover) ou le plus riche qui a reçu le plus d'espèces non-natives (diminution de la contribution du turnover).

Nous avons ainsi mis en évidence que les changements de dissimilarité taxonomique sont principalement dus d'une part à une forte dissimilarité historique entre les assemblages partageant peu d'espèces en commun, et d'autre part au faible nombre d'espèces non-natives introduites dans de nombreux bassins. En effet, au sein de chaque zone biogéographique, seules quelques espèces ont été introduites dans de nombreux bassins, ce qui contribue à augmenter la part d'espèces partagées. Cette situation est responsable de l'homogénéisation des assemblages couplée à une diminution de la contribution du turnover. Enfin, les situations de différentiations peuvent être considérées comme transitoires, dues à l'introduction récente de très peu d'espèces (voire d'une seule, cf. encadré 5). Par conséquent si le nombre d'occurrences de ces espèces introduites augmente, comme attendu via l'extension de leur aire de distribution au cours du processus d'invasion (Lockwood et al. 2005), ces cas de faible différentiation risquent fortement de devenir des cas de forte homogénéisation. Cela pourrait ainsi se traduire par une forte homogénéisation globale des faunes de poissons qui serait actuellement tempérée par ces situations transitoires de différenciations. En effet, en testant des scénarii d'introductions futures d'espèces, Villéger et al. (2014) montre une augmentation globale de l'homogénéisation des faunes de poissons d'eau douce.

Encadré 5. Exemple théorique illustrant le caractère transitoire des cas de différenciation.

Soit une situation initiale entre 2 assemblages telle que a = 1 ; b = 5 et c = 3 et l'introduction d'une espèce **X** dans l'assemblage 2**. L'espèce X est absente historiquement des 2 assemblages**. Une telle situation conduit à une différentiation (analogue à celle observée fréquemment chez les poissons). Si cette espèce **X** est par la suite introduite dans l'assemblage 1, cela conduit à une situation d'homogénéisation. Les valeurs sont arbitraires mais traduisent une situation analogue à celles observées pour les assemblages des poissons d'eau douce, à savoir peu d'espèces partagées (a) et une forte dissimilarité historique (β_{Jac} = 0.88)



MANUSCRIT P2

Global Ecology and Biogeography
Volume 23, 2014, Pages 574-584

Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity

Authors

Toussaint A.[1], Beauchard O.[2], Oberdorff T.[3], Brosse S.[1] & Villéger S.[4]

Abstract

Aim Taxonomic dissimilarity between assemblages can result from two processes – the replacement of species (turnover) and differences in richness – but it remains unclear how anthropogenic drivers (introductions and extirpations) affect these processes. Here, we investigate how historical patterns and anthropogenic drivers shape the changes in dissimilarity and its turnover component in freshwater fish assemblages both in historical (i.e. pre-industrial) times and at the present day.

Location World-wide.

Methods We used a global database of fish assemblages in 1054 river basins throughout the world to quantify the change in turnover through its contribution to taxonomic dissimilarity between the two periods. We then used random forests to disentangle the relative roles of historical distinctiveness, species introductions and species extirpations on changes in dissimilarity and on the contribution of its turnover component.

Results The pairs of basins exhibited a decrease in the turnover contribution to taxonomic dissimilarity of 82% and 61% in homogenized and differentiated pairs, respectively. The historical number of shared species and its change after species introductions and extirpations accounted for more than 60% of the change in dissimilarity and in the turnover contribution in the six biogeographical realms.

Main conclusions The historically high distinctiveness between pairs of basins, due to a low number of shared species, has promoted high levels of taxonomic dissimilarity. The world-wide changes in taxonomic dissimilarity among fish assemblages are to a large extent coupled to a decrease in the contribution of taxonomic turnover to taxonomic dissimilarity. Hence, the dissimilarity between assemblages declines with decreasing species replacement. These changes are mainly explained by introductions of a small set of widespread non-native species, which promote an increase in the number of shared species. Besides historical distinctiveness, species introduction processes can determine whether assemblages become more homogenized or more differentiated. Our results suggest that taxonomic differentiation can quickly turn to homogenization as the number of species introductions increase.

[1] CNRS, UPS, ENFA, UMR 5174 EDB (Laboratoire Évolution et Diversité Biologique), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse, France
[2] Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ), P.O. Box 140, 4400 AC Yerseke, Netherlands
[3] Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR IRD Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques BOREA 207, Département Milieux et Peuplements Aquatiques, F-75231 Paris, France
[4] Laboratoire Écosystèmes Marins Côtiers, UMR 5119 CNRS-UM2-IFREMER-IRD-UM1, Université Montpellier 2, CC 093, F-34095 Montpellier Cedex 5, France

Key-words : Beta diversity, differentiation, freshwater fish, homogenization, macroecology, partitioning, turnover

Introduction

Human activities and the subsequent environmental disturbances are the major drivers of changes in species composition (Elton, 1958; Vitousek *et al.*, 1997). Anthropogenic pressures such as overexploitation and habitat degradation have undoubtedly contributed to the extirpation of some species from at least part of their native range, and have even driven some endemic species to extinction (Angermeier *et al.*, 1994; Pimentel *et al.*, 2000; Scott & Helfman, 2001). Human activities have also led to the transportation of species (intentionally or otherwise) and to their establishment in areas where they were not naturally present, bypassing biogeographical barriers (Vitousek *et al.*, 1997; Butchart *et al.*, 2010). The global number of introductions of non-native species has followed the development of intercontinental exchanges for about 150 years, and may therefore increase further through the intensification of global trade (Blanchet *et al.*, 2009).

The addition and removal of species through non-native introductions and native-range extirpations have changed the species composition of local assemblages throughout the world (Rahel, 2007). An intensification of non-native species introductions (e.g. Vander Zanden, 2005) coupled with an accelerated loss of endemic species (Vitousek *et al.*, 1996, 1997) led McKinney & Lockwood (1999) to define the concept of biotic homogenization as the replacement of many endemic species with a few widespread species. This concept then became extended to the changes in dissimilarity between assemblages (i.e. changes in beta diversity due to introductions and extirpations), whether they are due to a decrease in dissimilarity (homogenization) or an increase (differentiation) (Olden & Rooney, 2006).

Changes have been measured for various taxa across the globe and they reveal an overall trend toward biotic homogenization (e.g. Rahel, 2000; Winter *et al.*, 2009; Villéger *et al.*, 2011). Some of these studies nevertheless revealed strong geographical discrepancies in the strength of changes in beta diversity and even, in some cases, in their direction (e.g. Leprieur *et al.*, 2008a; Villéger *et al.*, 2011).

Most previous measurements of changes in beta diversity have used the difference in Jaccard dissimilarity, i.e. the change over time in the percentage of species not shared by a pair of species assemblages (Olden & Rooney, 2006; Villéger & Brosse, 2012). As pointed out by Baselga (2010, 2012) and Carvalho *et al.* (2012), however, beta diversity results from the sum of two independent components: the replacement of species between assemblages (the turnover component) and the difference in richness between assemblages (the nestedness-resultant component).

These decompositions have been used to disentangle the biogeographical processes that drive the patterns of dissimilarity in species composition of different taxa (see Baselga *et al.*, 2011, for amphibians; Leprieur *et al.*, 2011, for freshwater fish; Boieiro *et al.*, 2013, for ground beetles). Their contributions to the change in dissimilarity between historical and current situations have been little studied to date (Baiser *et al.*, 2012), and we believe that their relative importance should shed light on the drivers of changes in dissimilarity (Villéger & Brosse, 2012).

Our aim here was to unravel the contributions of the turnover and nestedness-resultant components to the changes in dissimilarity among freshwater fish assemblages at a global scale. Fish have been intensively exploited and transported through human activities for about two centuries, leading to a decrease in dissimilarity between assemblages across the world (Villéger *et al.*, 2011). This overall homogenization hides more complex patterns, with a third of the basin pairs experiencing homogenization, a third exhibiting no changes and a third experiencing differentiation (Villéger *et al.*, 2011). We therefore investigated the determinants of the discrepancies observed in changes in dissimilarity. We first used the decomposition proposed by Baselga (2012) to measure changes in the contribution of the turnover to dissimilarity. We then determined the relative contributions of historical species richness, species introductions and species extirpations to the changes in assemblage dissimilarity and turnover.

Materials and methods

Partitioning changes in taxonomic dissimilarity

We used the Jaccard index (Jaccard, 1901) to calculate taxonomic dissimilarity from presence–absence data (Rahel, 2000; Olden & Rooney, 2006; Villéger & Brosse, 2012). Consider two species assemblages with compositions such that *a* is the number of species shared by the two assemblages, and *b* and *c* are the species present only in each assemblage with, by convention, $b \geq c$ (Koleff *et al.*, 2003). The Jaccard dissimilarity (β_{diss}) is the proportion of species not shared:

$$\beta_{\text{diss}} = \frac{\text{Number of unshared species}}{\text{Total number of species}} = \frac{b+c}{a+b+c}.$$

Taxonomic dissimilarity results from the sum of two processes, one of which is species turnover (Baselga, 2012). Two distinct frameworks have been proposed to calculate the contribution of turnover to Jaccard dissimilarity – those of Baselga (2012) and of Carvalho *et al.* (2012). In the framework of Carvalho *et al.* (2012), turnover is measured using the β_{-3} index (Williams, 1996), which is not independent of the total species richness in the pair of assemblages (i.e. $a + b + c$). According to the typology of beta diversity measures proposed by Anderson *et al.* (2011), Carvalho's framework allows the measurement of a directional turnover in assemblage structure (e.g. through time or along an environmental gradient). In Baselga's (2012) framework, the turnover component of dissimilarity is measured using an index similar to the β_{sim} index that accounts only for the richness of the poorer assemblage and is thus independent of total species richness in the assemblage pair (see below). Baselga's framework is designed to measure spatial turnover between assemblages, without considering the environmental or distance gradients between them, and thus measures a non-directional variation in assemblage structure (Anderson *et al.* 2011).

Our aim here was to measure the temporal change in spatial taxonomic dissimilarity for all pairs of assemblages, as well as the temporal change in the contribution of turnover to this spatial dissimilarity. We therefore needed a framework: (1) in which

the contribution of turnover to dissimilarity reflects the relative proportion of shared versus unique species in each community (i.e. it must depend on *a*, *b* and *c*), so that a change in any of these components induces a change in the contribution of turnover to dissimilarity; and (2) in which, if no species are shared by the two communities (*a* = 0), dissimilarity is entirely driven by turnover. This second criterion ensures that the contribution of turnover to dissimilarity is not influenced by differences in species richness when no species are shared, and thus that temporal changes in the contribution of turnover to dissimilarity can only occur when dissimilarity remains maximal. Indeed, if two assemblages were historically totally distinct and remain totally distinct in the current situation, the contribution of turnover to this maximal dissimilarity must not change even if different unique non-native species are introduced (or native species extirpated). Baselga's (2012) framework, which meets these two key criteria, was therefore preferred over the framework of Carvalho *et al.* (2012) framework.

In Baselga's (2012) framework, turnover measures species replacement independently of total species richness, $\beta_{\text{turnover}} = \frac{2\times c}{a+(2\times c)}$. It is smallest when the poorer assemblage contains all the species that are present in the richer assemblage (*c* = 0), and largest when the two assemblages have no species in common (*a* = 0). The nestedness-resultant component measures the contribution to dissimilarity that is not due to turnover. It is influenced by the difference in species richness between the two assemblages (Baselga, 2012).

This partitioning allows the relative contribution of species replacement (i.e. taxonomic turnover) to taxonomic dissimilarity (beta diversity) to be assessed and thus allows these two ecologically important concepts to be compared (Koleff *et al.*, 2003; Anderson *et al.*, 2011). We propose a quantification of the relative contribution of taxonomic turnover to taxonomic dissimilarity, hereafter called p_{turn}:

$$p_{\text{turn}} = \frac{\beta_{\text{turnover}}}{\beta_{\text{diss}}} = \frac{2\times c}{a+(2\times c)} \times \frac{a+b+c}{b+c}$$

The p_{turn} index is defined only when dissimilarity is not null, i.e. when at least one species is not shared by the two assemblages ($c > 0$); This condition is met in most real cases, even at small spatial scales. The value of p_{turn} ranges from 0 to 1: it is minimal when $c = 0$, which means that the two assemblages are nested and thus that turnover is null. In such a situation, dissimilarity is therefore due only to the difference in species richness, regardless of its level. The value of p_{turn} is maximal either when $b = c$, which means that the two assemblages have the same species richness and consequently that turnover equals dissimilarity, or when $a = 0$, which means that the two assemblages exhibit no common species and thus that both dissimilarity and turnover are maximal.

The changes in pairwise taxonomic dissimilarity and the contribution of turnover to taxonomic dissimilarity (hereafter called $\delta\beta_{\text{diss}}$ and δp_{turn}, respectively) between historical times (species composition before human influence) and the present day are then:

$$\delta\beta_{\text{diss}} = (\beta_{\text{diss}})_{\text{current}} - (\beta_{\text{diss}})_{\text{historical}}, \text{ and}$$

$$\delta p_{\text{turn}} = \frac{(\beta_{\text{turnover}})_{\text{current}}}{(\beta_{\text{diss}})_{\text{current}}} - \frac{(\beta_{\text{turnover}})_{\text{historical}}}{(\beta_{\text{diss}})_{\text{historical}}}.$$

If we note e, the change in the number of species shared by the two assemblages ($e \geq -a$), and f and g, the changes in the number of non-shared species in the richer and the poorer assemblages, respectively ($f \geq -b$; $g \geq -c$), then:

$$\delta\beta_{\text{diss}} = \frac{b+f+c+g}{a+e+b+f+c+g} - \frac{b+c}{a+b+c},$$

$$\delta\beta_{\text{turnover}} = \frac{2\times\min(b+f,c+g)}{a+e+2\times\min(b+f,c+g)} - \frac{2\times c}{a+2\times c}, \text{ and}$$

$$\delta p_{\text{turn}} = \frac{2\times\min(b+f,c+g)}{a+e+2\times\min(b+f,c+g)} \times \frac{a+e+b+f+c+g}{b+f+c+g} - \frac{2\times c}{a+2\times c} \times \frac{a+b+c}{b+c}.$$

Both turnover and dissimilarity change range from −1 to +1 (Villéger & Brosse, 2012), as do the change in the contribution of turnover to dissimilarity. These two indices both depend on the historical species richness shared (or not) by the two assemblages (*a*, *b* and *c*) and on the associated changes due to species introductions and extirpations (*e*, *f* and *g*).

Simultaneously assessing changes in taxonomic dissimilarity and the relative contribution of turnover can help to disentangle the interlaced consequences of species introductions and extirpations (Fig. 1):

- Homogenization (i.e. decrease in β_{diss}) coupled with a decreased contribution of turnover reveals an increase in the proportion of shared species and no decrease in the richness difference between assemblages, corresponding to an increase of the contribution of the 'nestedness-resultant' component, as defined by Baselga (2012). This could result, for instance, from the introduction of the same species into both assemblages (Fig. 1, bottom left).
- Homogenization coupled with an increased contribution of turnover reveals an increase in the proportion of shared species and a decrease in the richness difference between assemblages. This can occur when the number of species introduced into the two assemblages exceeds the number of species introduced only in the poorer assemblage, while extirpation may occur in the richer assemblage (Fig. 1, top left).
- Differentiation (i.e. increase in β_{diss}) coupled with an increased contribution of turnover reveals a decrease in the proportion of shared species and a decrease in the richness difference between assemblages. This can occur when the poorer assemblage receives non-native species, while the richer assemblage loses some of its non-shared species (Fig. 1, top right).
- Differentiation coupled with a decreased contribution of turnover reveals a decrease in the proportion of shared species and no decrease in the richness difference between assemblages. This could be the case when the richer assemblage receives non-native species and the poorer one loses some of its non-shared species (Fig. 1, bottom right).

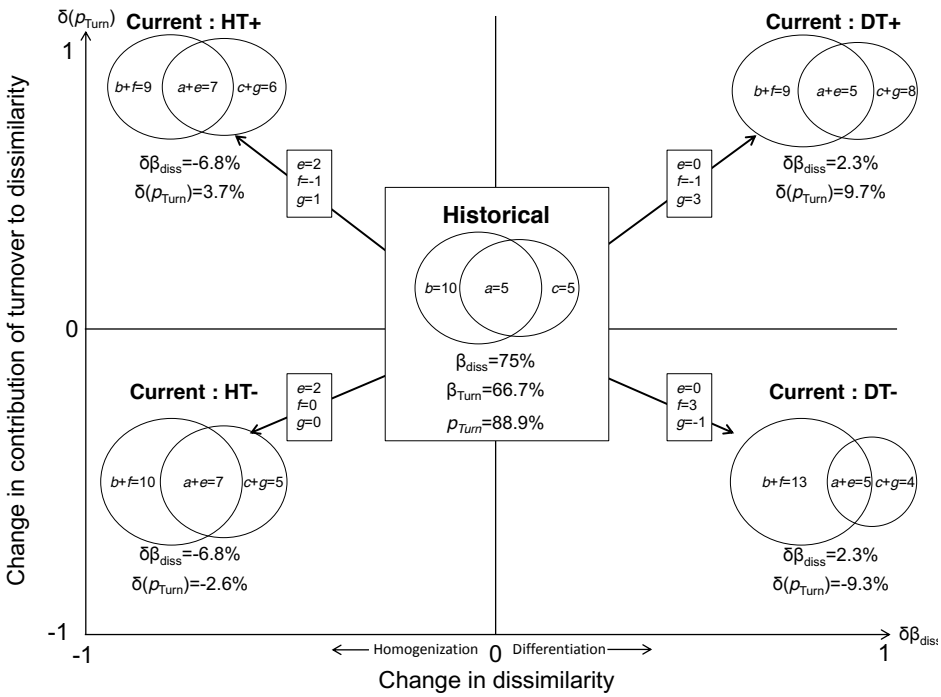


Figure 1 Change in taxonomic dissimilarity ($\delta\beta_{diss}$) versus change in contribution of taxonomic turnover to taxonomic dissimilarity (δp_{turn}) between historical and current situations. Taxonomic dissimilarity between two assemblages is represented using the classical Venn's diagram representation where ovals represent species assemblages, their size being scaled to their respective number of species and the size of their intersection symbolizing the number of species shared by the two assemblages. A hypothetical historical situation is illustrated in the centre of Fig.1, *a* is the number of species historically shared, *b* and *c* are the numbers of species historically present only in each of the two assemblages. Four contrasting current situations corresponding to different levels of introduction and extirpation in the two assemblages considered are provided in the four corners. *e* is the change in the number of species shared. *f* and *g* are the changes in the number of species present only in the richer and poorer assemblages, respectively. The resulting homogenisation (H) or differentiation (D) as well as the increase or decrease of contribution of turnover (T+ and T−) are indicated for each current situation. Nil values (0, 0 coordinates) account for no change in taxonomic dissimilarity between the historical and the current situation.

Identifying the determinants of change in dissimilarity for the world's freshwater fish fauna

We used a database of 9722 fish species occurring in 1054 river basins, covering more than 80% of the earth's continental surface (Brosse *et al.*, 2013). Native and non-native status was recorded for each species occurrence. Both historical composition (before human intervention, i.e. before the industrial period) and current assemblages (historical composition + non-natives − extirpated) are therefore available (Leprieur *et al.*, 2008a; Villéger *et al.*, 2011). We computed the

change in taxonomic dissimilarity and the change in the relative contribution of turnover to dissimilarity from the historical to the current situation for all pairs of basins in each of the six biogeographical realms: Afrotropical, Australian (including Oceania), Nearctic, Neotropical, Oriental and Palaearctic.

To investigate the determinants of changes in dissimilarity and contribution of turnover, we split the pairs of assemblages into five groups according to the sign of the change. HT+ and HT− refer to the basin pairs exhibiting a pattern of homogenization associated with a decrease (HT−) or increase (HT+) in the contribution of turnover. NC refers to basins that experienced no change in taxonomic dissimilarity over time. DT+ and DT− refer to the basin pairs experiencing differentiation and a decrease (DT−) or increase (DT+) in the contribution of turnover.

The relative importance of the historical situation (i.e. the number of species shared or not by the pair of assemblages) and of introduction and extirpation processes (i.e. respective changes in the number of non-shared or shared species) in discriminating these five types of change was determined using a random forest modelling method (Breiman, 2001). The random forest algorithm has been widely used in ecology to carry out multivariate analyses without making assumptions about the input variables. The importance of each predictor was measured using the Gini index (Strobl *et al.*, 2007). Analyses were carried out using the RANDOMFOREST package (Liaw & Wiener, 2002) in R (R Development Core Team, 2011). Following the recommendations of Breiman (2001), 500 trees were generated to obtain a reliable estimation of the contribution of each predictor.

The predictors exhibiting a relative contribution greater than 10% (as measured by the Gini index) were used to construct a synthetic decision tree to illustrate how these variables discriminate the five types of change. We then calculated the frequency of each of the five groups of combinations of change in dissimilarity and change in contribution of turnover in each leaf of this synthetic tree.

Results

Historical taxonomic dissimilarity and taxonomic turnover among assemblages

For freshwater fish, historical dissimilarities were characterized by a large proportion of non-shared species (*b* and *c*), which represent on average more than 95% of the total species richness in assemblage pairs (Table 1). The number of species in common (*a*) was very low; with a median value of 1 species in the Palaearctic and Nearctic realms and a median value of 0 in the other four realms. The number of species present only in the richer assemblage of the pair (*b*) was on average 9.9 times higher than the number of species present only in the poorer assemblage (*c*) (Table 1).

Of the 116,124 pairs of assemblages in the six realms, 2% (2741 pairs) were nested ($c = 0$; $b > 0$) and only 106 pairs (0.1% of pairs) were identical ($b = c = 0$). As a consequence, the average values of the Jaccard dissimilarity index for the historical time-point were higher than 90% in the six realms (see Appendix S1 in Supporting Information). These assemblage dissimilarities were mainly due to the turnover component, which accounted for more than 90% of the overall dissimilarity (Appendix S1).

Table 1 Median and range (in square brackets) of the historical number of fish species shared (*a*), or not (*b* and *c*) between pairs of assemblages, and their respective changes (*e*, *f* and *g*) after species introductions and extirpations. See text and Fig. 1 caption for the detailed meanings of parameters *a*, *b*, *c*, *e*, *f* and *g*.

	Basins	*a*	*b*	*c*	*e*	*f*	*g*
Afrotropical	109	0 [0; 135]	61 [0; 793]	8 [0; 396]	0 [0; 8]	1 [−26; 12]	1 [−27; 12]
Australian	179	0 [0; 37]	16 [0; 69]	7 [0; 47]	0 [−1; 10]	2 [−5; 13]	1 [−6; 13]
Nearctic	207	1 [0; 139]	36 [0; 243]	7 [0; 106]	0 [−5; 49]	3 [−25; 60]	0 [−13; 51]
Neotropical	155	0 [0; 610]	34 [0; 1798]	9 [0; 564]	0 [−1; 9]	0 [−5; 17]	2 [−4; 17]
Oriental	59	0 [0; 247]	50 [2; 691]	10 [0; 260]	0 [−6; 14]	2 [−12; 31]	0 [−10; 11]
Palaearctic	345	1 [0; 76]	23 [0; 340]	6 [0; 91]	0 [−3; 26]	3 [−16; 33]	0 [−8; 33]

Changes in taxonomic dissimilarity and contribution of turnover

Around half of the basin pairs (49.8%) experienced a change in dissimilarity as well as a change in the contribution of turnover to dissimilarity. For each of the six realms, we found a significant positive correlation between dissimilarity and turnover changes (Spearman's rank correlation coefficient ranged from 0.138 to 0.472, p <0.001, Fig. 2). Because these values were rather low, however, all types of change combining dissimilarity and turnover occurred (Fig. 2).

Among the homogenized basin pairs, 82% underwent a decrease in turnover contribution (Fig. 2). For this subset of pairs, significant positive correlations were found between dissimilarity and changes in the turnover contribution in each biogeographical realm (Table 2). Similarly, 61% of the basin pairs that showed differentiation over time exhibited a decrease in the turnover contribution, as well as a negative correlation between change in taxonomic dissimilarity and the change in the turnover contribution (Table 2).

Table 2 Spearman's correlation coefficient and associated Mantel's test between the change in taxonomic dissimilarity and the change in the contribution of turnover to taxonomic dissimilarity for the basin pairs experiencing taxonomic homogenization or differentiation. (***P < 0.001).

	Homogenization			Differentiation		
Realm	ρ	*P*	*n*	*ρ*	*P*	*n*
Afrotropical	0.423	***	697	−0.312	***	1,048
Australian	0.209	***	2,910	−0.176	***	3,775
Nearctic	0.230	***	7,746	−0.077	***	5,418
Neotropical	0.290	***	1,097	−0.089	***	1,871
Oriental	0.227	***	385	−0.194	***	315
Palaearctic	0.085	***	16,779	−0.243	***	16,185

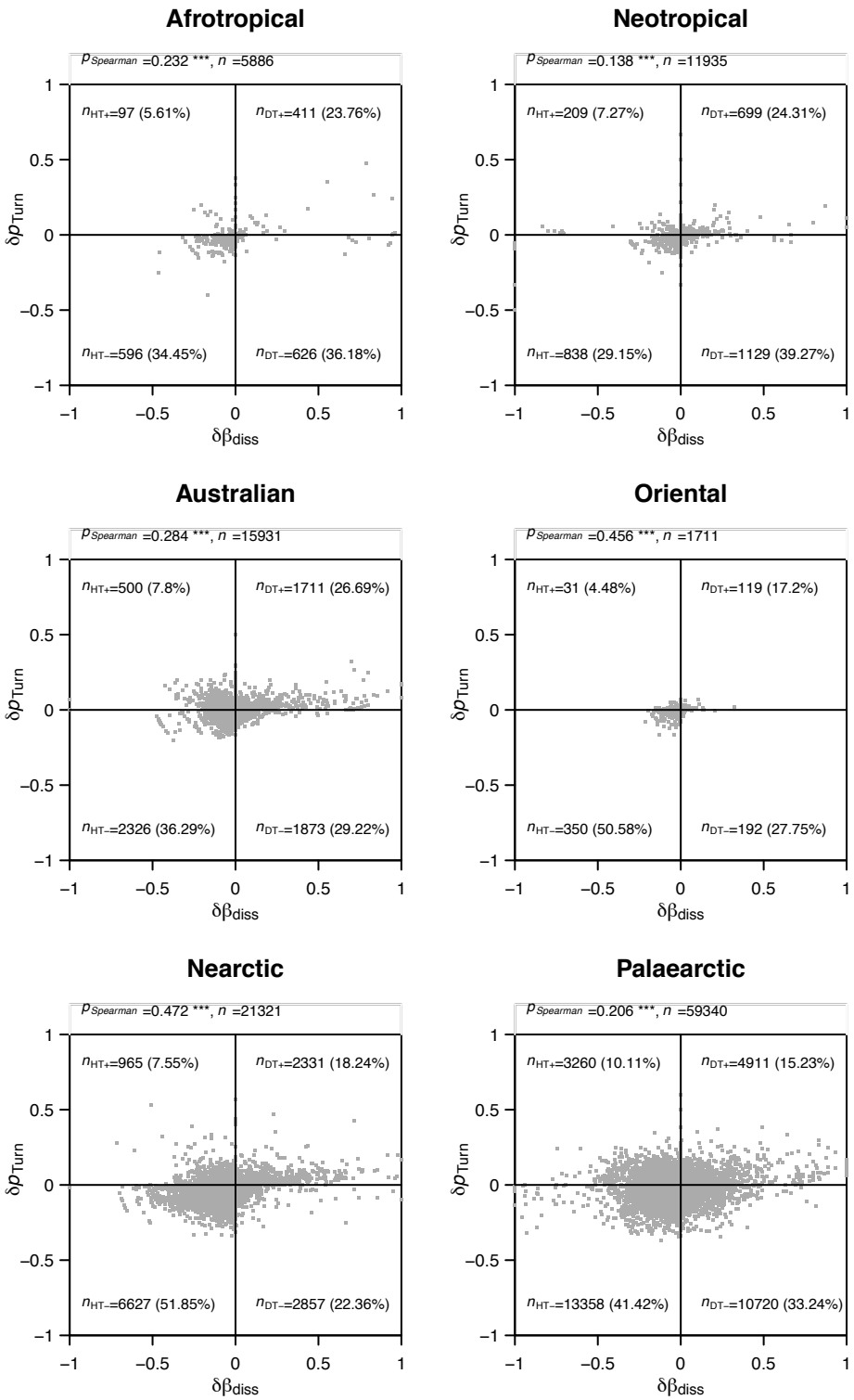


Figure 2 Relationship between change in taxonomic dissimilarity ($\delta\beta_{diss}$) and change in contribution of taxonomic turnover to taxonomic dissimilarity (δp_{turn}). Number of basin pairs (*n*), Spearman's correlation coefficient, and associated Mantel test are provided for each of the 6 realms (***P < 0.001). For each panel, the number of basin pairs in each of the four non-null combinations of direction of change is

indicated, as well as the percentage of each of the four combinations given in parentheses.

Influence of historical situation, introductions and extirpations on the change in taxonomic dissimilarity and the turnover contribution

The random forest analyses provided a relevant discrimination of the determinants of change in dissimilarity, with a small proportion of wrong classifications (i.e. < 3%; Fig. 3). The ranking of the determinants of change was similar among the six realms. Three main variables discriminated the five types of change. The number of historically shared species (*a*) and the associated change in number of shared species following species introductions and/or extirpations (*e*) provided the greatest contribution to the classification tree (Gini index > 25% for each variable in each realm; Fig. 3). In contrast, the number of historically non-shared species (*b* and *c*) only weakly discriminated the five types of change (Gini index < 10% in all six realms). The change in the number of species present only at the poorer site (*g*) represented the third most important variable, with a Gini index ranging from 10% to 20% (Fig. 3).

The random forest analysis identified the variables *a*, *e* and *g* as the most important for sequentially discriminating the five types of change in taxonomic dissimilarity (Fig. 4). The number of species shared historically (*a*) and the change in shared species following the introduction of non-native species and species extirpation (*e*) discriminated assemblage pairs exhibiting no change (NC) from homogenized pairs (HT−, HT+). In the cases of homogenization, dissimilarity decreased in 97% of the pairs when $e > 0$. Additionally, for $a > 0$, the change in the number of species present only in the poorer assemblage (*g*) discriminated two groups among differentiated pairs: for $e = 0$ and $g > 0$ (non-shared species introduction), 87.5% of pairs differentiated and showed an increase in the contribution of turnover, whereas for $e = 0$ and $g \leq 0$ (non-shared species extirpation), differentiation was accompanied by a decrease in the contribution of turnover. Similar decision trees were built for each biogeographical realm, and provided similar results (see Appendix S2).

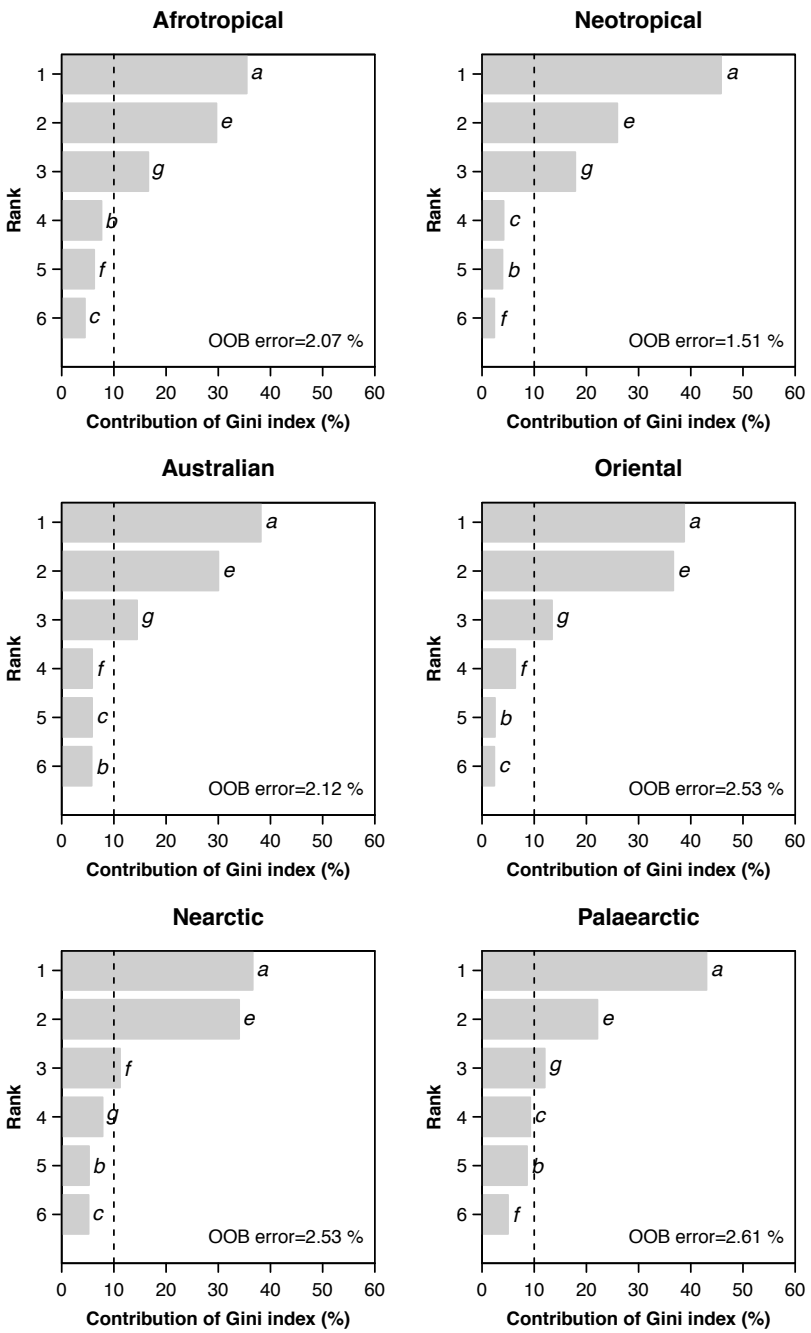


Figure 3 Relative contribution of historical situation and introduction and extirpation processes to the change in taxonomic dissimilarity and the change in the contribution of taxonomic turnover to dissimilarity. Values are percentages of contribution to the Gini index given by the random forest model for each realm. *a* is the number of species shared historically and *b*, *c* are the number of historically unique species in the richer and the poorer assemblages, respectively. *e* is the change in the number of shared species through introduction and extirpations. *f* and *g* are, the changes through introduction and extirpations in the number of species unique to *b* and *c*, respectively. The dashed line indicates the 10% contribution threshold. The percentage of error of the model (or percentage of incorrect classification) is given by the out-of-bag (OOB) error.

Discussion

Studying patterns of beta diversity is fundamental for understanding the ecological processes that shape differences in species assemblages, and for assessing the impact of human activities on biodiversity (Olden & Rooney, 2006; Devictor *et al.*, 2010; Leprieur *et al.*, 2011). Human-mediated species introductions and extirpations are known to affect freshwater fish faunas and push them towards global homogenization (Rahel, 2000; Leprieur *et al.*, 2008a; Olden *et al.*, 2008; Villéger *et al.*, 2011). Beyond this overall decrease in taxonomic dissimilarity, both homogenization and differentiation have occurred among fish assemblages in North America (Rahel, 2000), Europe (Clavero & García-Berthou, 2006; Leprieur *et al.*, 2008b) and on a global scale (Villéger *et al.*, 2011).

Here, we highlight the complexity of dissimilarity changes when adding and/or removing species. Such heterogeneous situations arise from the complex nature of assemblage dissimilarity, which combines two independent components, namely the turnover component (i.e. species replacement from one assemblage to another, independently of species richness) and the nestedness-resultant component (Baselga, 2012; Qian & Ricklefs, 2012). Exploring changes in the contribution of turnover to taxonomic dissimilarity give us an opportunity to provide mechanistic explanations of the changes that follow anthropogenic disturbance (Koleff *et al.*, 2003; Villéger & Brosse, 2012). More precisely, we have shown here how assessing both dissimilarity and turnover changes can shed light on the relative effects of historical contingency, species extirpations and introduction pressure on an important facet of biodiversity.

For freshwater fish faunas, each combination of change in taxonomic dissimilarity and in the contribution of turnover occurred within each biogeographical realm. Although significant, the strength of the correlation between change in taxonomic dissimilarity and change in the contribution of turnover remains low, confirming that these two indices provide complementary information on changes in beta diversity among assemblages. Homogenization associated with a decrease in the turnover contribution was the most frequent combination of change in dissimilarity and

contribution of turnover in all realms. Such a situation represents, for example, more than 87% of cases of homogenization in the Nearctic realm. In contrast, for pairs experiencing differentiation, the proportions of increased and decreased contributions of turnover were much more balanced in all realms (around 40% and 60%, respectively).

These contrasting situations are not only explained by species introductions and/or extirpations, but also by the historical composition of assemblages, supporting previous studies (Rahel, 2000; Villéger *et al.*, 2011). Indeed, the historical situation plays a major role, with the number of historically shared species (*a*) being the factor best explaining changes in species dissimilarity. The importance of the historical situation is due to the high turnover between freshwater fish faunas, which results from the inability of freshwater fish to cross dry land or salt water (Hugueny, 1989). Fish assemblages from each river basin are therefore isolated from their neighbours, creating an insular aquatic system that is prone to independent evolution (Rosenzweig, 1995, 2001; Burridge *et al.*, 2008). The isolation of assemblage has been triggered by extinction events such as glaciations, to which riverine freshwater fish are especially sensitive, rendering recolonization after glacial periods a long and stochastic process (Leprieur *et al.*, 2011; Oberdorff *et al.*, 2011). These processes explain why historical situations are characterized by the rarity of shared species among basins, as underlined by the relatively high proportion of basin pairs without any species in common (almost 50%). Historical dissimilarity and historical turnover are therefore maximal in these pairs (Baselga, 2012). The introduction of the same species in the two assemblages thus leads to a decrease both in taxonomic dissimilarity and in the turnover contribution. To illustrate this, 41% of the basin pairs that showed this trend (HT−; Fig. 4) were historically entirely dissimilar. For basin pairs which shared at least one species historically, the number of shared species remains lower than the number of unshared species (Table 1), and even in this case the introduction of at least one species in common will have more impact on the change in dissimilarity than the introduction of different species in the two assemblages.

The world's freshwater fish faunas are currently undergoing changes in taxonomic dissimilarity across all biogeographical realms, leading to homogenization for most basin pairs that experience species introductions (Villéger *et al.*, 2011). Introductions of the same species in numerous basins are the main cause of worldwide homogenization. As underlined by Gozlan *et al.* (2010), a few species, such as the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) and the common carp (*Cyprinus carpio*) have been widely introduced across the world, mainly for commercial and recreational purposes. The dominance of cases of homogenization, coupled with the decrease in the contribution of turnover found in this study (Fig. 2, bottom left), highlights the impact of the intentional introduction of a few species over large areas.

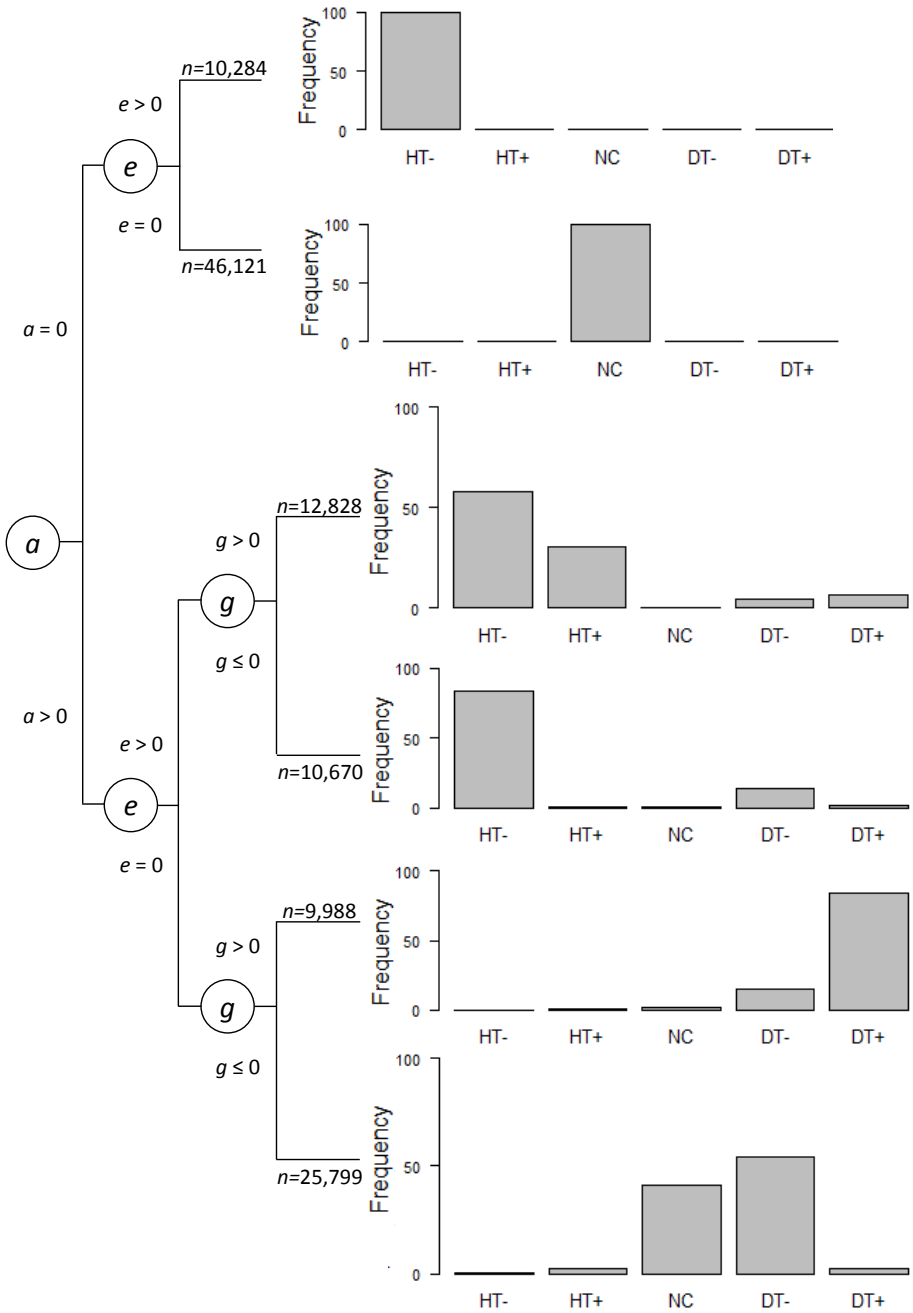


Figure 4 Decision tree illustrating how the three most important variables obtained with the random forest analysis discriminate the different groups of change in dissimilarity and contribution of turnover. NC means no change in dissimilarity, DT− and DT+ are cases of taxonomic differentiation (i.e. increase in dissimilarity) coupled to decrease and increase in the contribution of turnover to dissimilarity, respectively. HT− and HT+ are cases of taxonomic homogenization coupled to decrease and increase in the contribution of turnover to dissimilarity, respectively. *a* is the number of species shared historically and *e* and *g* are changes in the number of shared species, and the number of species unique to the poorer assemblage. Panels at the end of each branch show the proportion of basin pairs in each combination of change in dissimilarity and contribution of turnover among all the pairs from the six realms combined (*n* = 116,124 pairs). The *n* value associated to each branch is the number of pairs of assemblages. The case *a* > 0 and *e* < 0 is not represented because of its scarcity (< 0.01%) in the six realms.

As well as the predominant homogenization trend, cases of differentiation have also been reported at both global (Villéger *et al.*, 2011) and regional scales (Leprieur *et al.*, 2008b). Such situations result from introductions and/or extirpations that only occur in one of the two assemblages without affecting the number of shared species ($a > 0$ and $e = 0$). This leads to a slight increase in dissimilarity (differentiation) that can be associated with either an increase or a decrease of the turnover contribution (Fig. 4). Indeed, turnover variation is controlled by the proportion of non-shared species in the poorer assemblage (g). Hence, species introduction ($g > 0$) tends to increase the turnover contribution by reducing the difference in richness between assemblages. In contrast, when the richer assemblages receives non-native species without introduction into the poorer assemblage ($g = 0$) or with species extirpation there ($g < 0$), the contribution of turnover decreases.

Considering global patterns of homogenization and differentiation from a dynamic point of view opens new considerations about the outcome of 'single' introductions (i.e. species introduced in only one assemblage of a pair). Single introductions can be considered as isolated species that are under an initial invasion stage and that, if established, might undertake the next step of the invasion process (Lockwood *et al.*, 2007). Hence, the differentiating role of early invaders will become a homogenization trend when the species disperses (either alone or with human assistance) to other nearby basins. Differentiation is traditionally considered the opposite of homogenization (Olden & Poff, 2004; Leprieur *et al.*, 2008b; Villéger *et al.*, 2011), but it could quickly turn into homogenization under higher propagule pressure or invasion progress. In this context, differentiation could be considered as an indicator metric of homogenization risk, and it might therefore be used to focus management actions on vulnerable areas in order to prevent future homogenization. In the modern world, where increasing global trade will promote the introduction of non-native species in relatively unaffected areas such as the Neotropical or the Afrotropical realms (Leprieur *et al.*, 2008a), particular attention should be given to increases of dissimilarity as they can rapidly change toward a homogenization situation. Moreover, many assemblages of other taxa (e.g. plants, birds) are also experiencing the introduction of non-native species and the extirpation of native

species, but the intensity and nature (e.g. deliberate versus accidental introduction) of these two processes differ between taxa and spatial scales. The historical patterns of dissimilarity and the turnover contribution are also likely to vary between studies. The framework presented here could therefore help to better assess the effects of global changes on the beta component of biodiversity.

Acknowledgements

This work was supported by the EU BioFresh Project (7th Framework European Program. Contract No. 226874). E.D.B. is part of the 'Laboratoires d'Excellence' (LABEX) entitled TULIP (ANR-10-LABX-41) and CEBA (ANR-10-LABX-25-01). We are grateful to two anonymous referees for their comments that helped us to improve this manuscript.

Supporting information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1 Mean historical and current taxonomic dissimilarity and turnover between basin pairs in each realm.

Appendix S2 Decision tree illustrating how the three most important variables obtained with the random forest analysis discriminate the different groups of change in dissimilarity and contribution of turnover in the six realms.

References

Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, **14**, 19–28.

Angermeier, P.L. & Karr, J.R. (1994) Biological integrity versus biological diversity as policy directives. *BioScience*, **44**, 690–697.

Baiser, B., Olden, J.D., Record, S., Lockwood, J.L. & McKinney, M.L. (2012) Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 4772–4777.

Baselga, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 1223–1232.

Baselga, A., Recuero, E., Parra-Olea, G. & García-París, M. (2011) Phylogenetic patterns in zopherine beetles are related to ecological niche width and dispersal limitation. *Molecular Ecology*, **20**, 5060–5073.

Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography, 19, 134–143.

Blanchet, S., Leprieur, F., Beauchard, O., Staes, J., Oberdorff, T. & Brosse, S. (2009) Broad-scale determinants of non-native fish species richness are context-dependent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 2385–2394.

Boieiro, M., Carvalho, J.C., Cardoso, P., Aguiar, C.A.S., Rego, C., de Faria e Silva, I., Amorim, I.R., Pereira, F., Azevedo, E.B., Borges, P.A.V. & Serrano, A.R.M. (2013) Spatial factors play a major role as determinants of endemic ground beetle beta diversity of Madeira Island Laurisilva. *PLoS ONE*, **8**, e64591.

Breiman, L. (2001) Random forests. *Machine Learning*, **45**, 5–32.

Brosse, S., Beauchard, O., Blanchet, S., Dürr, H.H., Grenouillet, G., Hugueny, B., Lauzeral, C., Leprieur, F., Tedesco, P.A., Villéger, S. & Oberdorff, T. (2013) Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia*, **700**, 343–349.

Burridge, C.P., Craw, D., Jack, D.C., King, T.M. & Waters, J.M. (2008) Does fish ecology predict dispersal across a river drainage divide? *Evolution*, **62**, 1484–1499.

Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., *et al.* (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, **328**, 1164–1168.

Carvalho, J.C., Cardoso, P. & Gomes, P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 760–771.

Clavero, M. & García-Berthou, E. (2006) Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, **16**, 2313–2324.

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.

Elton, C.S. (1958) *The ecology of invasion by animals and plants*. Methuen, London.

Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., & Copp, G. H. (2010) Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. Journal of Fish Biology, 76, 751–786.

Hugueny, B. (1989) West African rivers as biogeographic islands: species richness of fish communities. *Oecologia*, **79**, 236–243.

Jaccard, P. (1901) Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, **37**, 547–579.

Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.J. (2003) Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 367–382.

Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T. & Brosse, S. (2008a) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology*, **6**, e28.

Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2008b) Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, **14**, 291–300.

Leprieur, F., Tedesco, P.A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H.H., Brosse, S. & Oberdorff, T. (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, **14**, 325–334.

Liaw, A. & Wiener, M. (2002) Classification and regression by randomForest. *R News*, **2**, 18–22.

Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2007) *Invasion ecology*. Blackwell, Oxford.

McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 450–453.

Oberdorff, T., Tedesco, P.A., Hugueny, B., Leprieur, F., Beauchard, O., Brosse, S. & Dürr, H.H. (2011) Global and regional patterns in riverine fish species richness: a review. *International Journal of Ecology*, **2011**, 1–12.

Olden, J.D. & Poff, N.L. (2004) Ecological processes driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, **85**, 1867–1875.

Olden, J.D. & Rooney, T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113–120.

Olden, J.D., Kennard, M.J. & Pusey, B.J. (2008) Species invasions and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 25–37.

Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, **50**, 53–65.

Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2012) Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global patterns of species turnover. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 341–351.

R Development Core Team (2011) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Rahel, F.J. (2000) Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, **288**, 854–856.

Rahel, F.J. (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, **52**, 696–710.Rahel, F.J. & Olden, J.D. (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, **22**, 521–533.

Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Rosenzweig, M.L. (2001) The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research*, **3**, 361–367.

Scott, M.C. & Helfman, G.S. (2001) Native invasions, homogenization, and the mismeasure of integrity of fish assemblages. *Fisheries*, **26**, 6–15.

Strobl, C., Boulesteix, A.-L., Zeilers, A. & Hothorn, T. (2007) Bias in random forest variable importance measures: illustrations, sources and a solution. *BMC Bioinformatics*, **8**, 25.

Vander Zanden, M.J. (2005) The success of animal invaders. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **102**, 7055–7056.

Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T. & Brosse, S. (2011) Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **108**, 18003–18008.

Villéger, S. & Brosse, S. (2012) Measuring changes in taxonomic dissimilarity following species introductions and extirpations. *Ecological Indicators*, **18**, 552–558.

Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L. & Westbrooks, R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**, 468–478.

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494–499.Williams, P.H. (1996) Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **263**, 579–588.

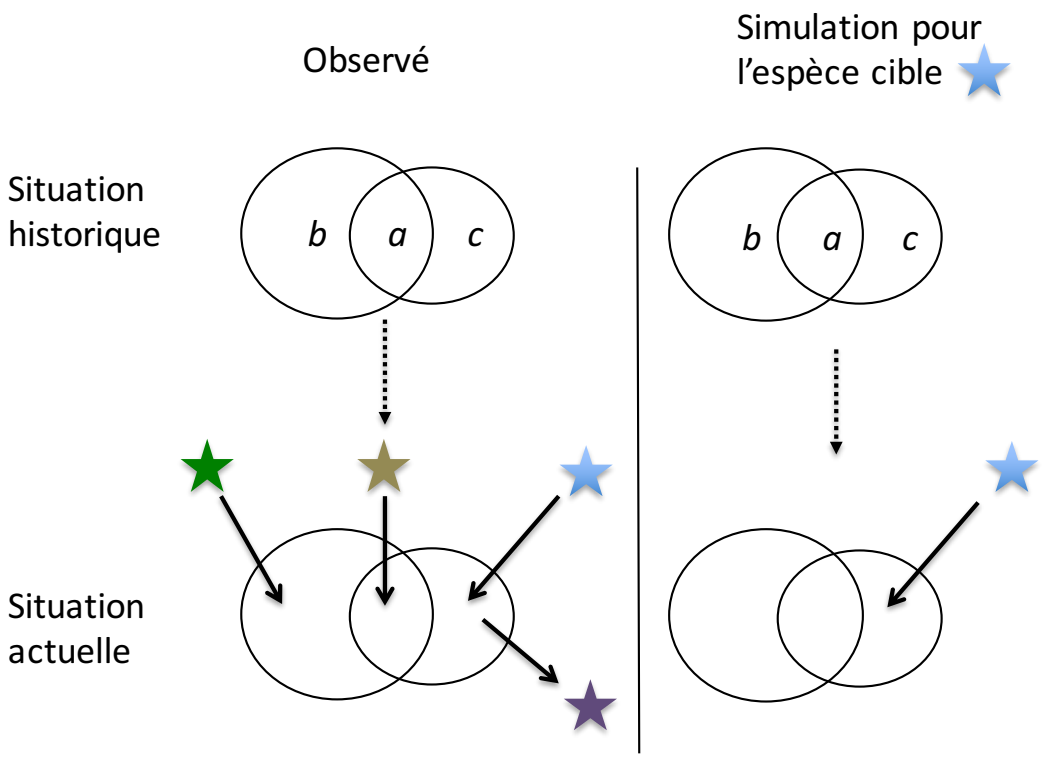
Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didžiulis, V., Hejda, M., Hulme, P.E., Lambdon, P.W., Pergl, J., Pyšek, P., Roy, D.B. & Kühn, I. (2009) Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **106**, 21721–21725.

IV.1.2. Des « coupables » parmi les espèces non-natives

Suite à cette étude, nous avons cherché à quantifier les effets de chaque espèce non-native sur les patrons globaux de changement de béta diversité, de manière à identifier les espèces responsables des patrons actuels d'homogénéisation biotique **(P3)**. Pour cela, nous avons quantifié l'effet des espèces les plus fréquemment introduites sur les changements de dissimilarité taxonomique observés dans les bassins versants, en simulant des assemblages où seules les occurrences de l'espèce non-native ont été considérées (les autres introductions et extirpations ne sont pas considérées, voir exemple encadré 6).

Encadré 6. Tester l'effet de chaque espèce dans les changements de béta diversité taxonomique

Pour chaque espèce non-native (Espèce cible), nous avons mesuré les changements entre la situation historique et une situation actuelle hypothétique où seules les occurrences de l'espèce cible ont été considérées (exemple ci-dessous). Les autres cas d'introductions et d'extirpations ne sont alors pas pris en compte. L'effet de chaque espèce cible correspond à la moyenne des changements de béta diversité entre toutes les paires d'assemblages d'une même zone biogéographique. Les équations ci-dessous sont adaptées à l'exemple illustré et ne concerne qu'une paire d'assemblages, d'après Villéger & Brosse (2012).



$$\beta_{Observé,historique} = \frac{b+c}{a+b+c}$$

$$\beta_{Observé,actuel} = \frac{(b+1)+(c+2-1)}{(a+1)+(b+1)+(c+2-1)}$$

$$\delta\beta_{Observé} = \beta_{Observé,actuel} - \beta_{Observé,historique}$$

$$\beta_{Espèce_cible,actuel} = \frac{b+(c+1)}{a+b+(c+1)}$$

$$\delta\beta_{Espèce_cible} = \beta_{Espèce_cible,actuel} - \beta_{Observé,historique}$$

Les résultats de notre étude montrent que l'effet des espèces introduites sur les changements de dissimilarité est très variable. Une grande partie des espèces introduites ont un effet négligeable en terme de changement de dissimilarité, alors que quelques espèces provoquent une forte homogénéisation (>10%) et sont

responsables de l'essentiel du processus d'homogénéisation globale. Ces espèces comptent parmi les plus introduites à travers le monde, comme la carpe commune (*Cyprinus carpio*), la gambusie (*Gambusia ssp.*) ou la truite fario (*Salmo trutta*). Elles sont connues pour avoir une forte propension à devenir envahissantes (Gherardi and Acquistapace 2007; Rahel 2007; Lauzeral et al. 2011).

Cependant, l'occurrence des espèces introduites n'est pas le seul facteur influençant les changements de béta diversité. Les processus d'homogénéisation et de différentiation sont des processus complexes prenant en compte la composition historique des 2 bassins mais également l'identité et l'origine des espèces introduites (McKinney 2004 ; Rahel 2010). En effet, à l'échelle régionale les espèces transloquées (espèces non-natives introduites dans un ou des bassins appartenant à la zone biogéographique d'origine de l'espèce) ont tendance à favoriser une homogénéisation des assemblages, alors que les espèces exotiques (espèces non natives introduites hors de leur zone biogéographique d'origine) conduisent plutôt vers des situations de différentiation (en Europe, Leprieur et al. 2008a ou en Amérique du Nord, Olden et al. 2011). Nous montrons que ce phénomène peut être généralisé à une échelle globale. Cela s'explique par le fait que les espèces transloquées sont déjà présentes au sein de la zone biogéographique et leur introduction entraine une homogénéisation de toutes les paires contenant les bassins versants où l'espèce était présente historiquement (Leprieur et al. 2011). Ce processus diminue aussi la contribution du turnover à la béta diversité (Cf. **P2**). À l'inverse, les espèces exotiques vont dans un premier temps (lorsque l'espèce est encore peu rependue dans la zone considérée) engendrer une situation de différentiation car elles ne seront en général présentes que dans l'un des deux assemblages pour l'essentiel des paires de bassins.

Nous avons ainsi montré que peu d'espèces pouvaient être à l'origine d'un processus d'homogénéisation global et que l'introduction d'espèces non-natives est le principal déterminant de ce changement. Bien que relativement faible aujourd'hui, ce phénomène pourrait drastiquement augmenter, en particulier si la pression

d’introduction augmente (Vander Zanden 2005 ; Hulme 2009). Sous ce scenario d’expansion de l’aire de distribution des espèces introduites, les espèces qui entretenaient de la différentiation pourraient alors générer des situations d’homogénéisation et conduire à une forte homogénéisation globale des faunes de poissons d’eau douce à l’échelle du globe (encadré 5).

MANUSCRIT P3

Biological Invasions
Volume 18, 2016, Pages 1295-1304

Worldwide freshwater fish homogenization is driven by a few widespread non-native species

Authors

Toussaint A.[1], Beauchard O.[2], Oberdorff T.[3], Brosse S. [1§] & Villéger S.[4 §]

Abstract

Introduction of non-native species have changed the composition of freshwater fish assemblages throughout the world and hence the dissimilarity between them, either toward homogenization (i.e. decrease in dissimilarity) or differentiation (i.e. increase in dissimilarity). However, there is still no assessment of individual contributions of non-native species to this overall trend at the global scale. Here, we disentangle individual non-native species effect from the global effect of the whole introduced species pool at the biogeographic realm scale and test which determinant can explain the effect of non-native species on changes in assemblage dissimilarity. Our results show that the contribution of introduced species on changes in dissimilarity is highly variable and all directions of changes are observed through the introduction process, i.e. either toward homogenization, differentiation or no change. Overall, only a few widespread species contribute to the worldwide homogenization pattern, whereas most of introduced species slightly contribute to the global change in dissimilarity. The effect of species on change in dissimilarity was influenced by the introduction pressure but also by whether introduced species were translocated (i.e. introduced to other basins within their biogeographic realm) or exotic (i.e. introduced from other biogeographic realms). Homogenization is strongly determined by the species translocated within a realm and only by few widespread exotic species whereas the majority of exotics contribute to a differentiation effect. Nevertheless, under future intensified human pressure, the exotic species spread across realms is predicted to increase and their differentiation effect might turn towards homogenization, and might trigger the global homogenization trend.

Keywords: freshwater fish; introduction; beta-diversity; translocation; exotic species

[1] CNRS, UPS, ENFA, UMR 5174 EDB (Laboratoire Évolution et Diversité Biologique), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse, France
[2] Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ), P.O. Box 140, 4400 AC Yerseke, Netherlands
[3] Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR IRD Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques BOREA 207, Département Milieux et Peuplements Aquatiques, F-75231 Paris, France
[4] Laboratoire Écosystèmes Marins Côtiers, UMR 5119 CNRS-UM2-IFREMER-IRD-UM1, Université Montpellier 2, CC 093, F-34095 Montpellier Cedex 5, France
§ Co-senior authorship

Introduction

Human activities have strongly altered species composition and richness of the freshwater ecosystems over the world (Vitousek 1997; Butchart et al. 2010; Leprieur et al. 2008a). The increase of global trade and economic activities during the last two centuries have promoted intentional and unintentional dissemination of species throughout the world (Taylor and Irwin 2004; La Sorte and McKinney 2007; Leprieur et al. 2008a). At the end of the 20th century at least 624 freshwater fish species have been established into areas located outside their natural range (Gozlan et al. 2010), due of trading, aquaculture and game fishing purpose (Rahel 2007). As a consequence, more than half of the river basins in the world currently host at least one non-native fish species (Leprieur et al. 2008a), with consequent changes of large scale faunal dissimilarities among fish species assemblages (Villéger et al. 2011).

Native species extirpations have also modified the species composition of river basins throughout the world (Rahel 2007), but to a lower extent than introductions of non-native species (Olden et al. 2011; Villéger et al. 2011). Indeed, in most regions the number of non-native species introduced exceeds the number of extirpations, which ultimately leads to an increase in local species richness (Sax and Gaines 2003; Cassey and Lockwood 2007; Cadotte et al. 2009).

Besides this change in alpha diversity among river basin assemblages, the addition or deletion of species also alters the compositional dissimilarity between assemblages, i.e. beta-diversity (Olden et al. 2006; Rahel 2007), either inducing a decrease of dissimilarity (i.e. homogenization) or an increase of dissimilarity (i.e. differentiation). Numerous studies on changes in dissimilarity between the river basin assemblages in freshwater fish fauna have reported a global trend toward homogenization (McKinney & Lockwood 1999; Leprieur et al. 2008a; Olden et al. 2008; Villéger et al. 2011), although differentiation has also been reported in a non-negligible number of river basins (Villéger et al. 2011). The direction of change in dissimilarity (i.e. homogenization or differentiation) and its intensity is mainly determined by the historical richness of the assemblages, their historical dissimilarity and the number of the non-native species introduced (Villéger et al. 2011; Toussaint et al. 2014).

In most studies on freshwater fish, all non-native species were pooled to compute the changes in alpha- and/or beta-diversity (Alcaraz et al. 2005; Blanchet et al. 2010; Gozlan et al. 2010; Britton et al. 2011; Clavero 2011). However, at the global scale, the biogeographic regions (also called realms) are characterized by distinct freshwater fish fauna (Lévêque et al. 2008) and the effects of non-native species on change in dissimilarity is likely to be uneven among them within a realm since the most occurring ones may exhibit a higher probability of being transplanted and since their origin may favour their spread (Villéger et al. 2011; Toussaint et al. 2014; Villéger et al. 2014). Indeed, two types of non-native species can be considered based on their realm of origin: *i)* 'exotic' species when the species introduced is native from another realm or *ii)* 'translocated' species when the species is native from the realm. For instance, Leprieur et al. (2008b) showed for European freshwater fish assemblages that translocated species drove assemblages towards homogenization whereas exotic species promoted differentiation.

In the current context of increasing non-native species occurrences, it is urgent to go one step further and we here discriminate the non-native species according to their biogeographic origin, and identify the non-native species that contribute the most to the overall trend toward homogenization of freshwater fish faunas. To this aim, we assessed the role played by each introduced species on change in dissimilarity among fish assemblages. Then, we quantified how their introduction type (i.e. 'exotic' or 'translocated') status and the number of times they were introduced explained the effect of each non-native species on change in dissimilarity in each biogeographic realm.

Methods

Database

We used a global database of 1,054 river basins across the world (Brosse et al. 2013) for which the native and non-native status in each basin has been recorded for 9,722 freshwater fish species. Therefore, historical (pre-industrial period, before human-mediated species introductions) and current compositions of assemblages (historical composition + non-native species – extirpated species) are known (Leprieur et al. 2008a; Villéger et al. 2011).

For each non-native species, we determined its realm of origin, i.e. the realm where the species was historically present. We studied changes in taxonomic dissimilarity among fish assemblages in the six biogeographic realms: Afrotropical, Australian (including Oceania), Nearctic, Neotropical, Oriental, and Palearctic (Lévêque et al. 2008). In addition, each occurrence of a non-native species was classified as 'translocated' if the species was historically present in another river basin from the same realm, or as 'exotic', if the species did not historically occur in the realm.

Measuring change in taxonomic dissimilarity

For each pair of river basins belonging to the same realm, we computed dissimilarity using the Jaccard dissimilarity index (Jaccard 1901) as follow:

$$\beta_{Jaccard} = \frac{\text{Number of unshared species}}{\text{Total number of species}} = \frac{b+c}{a+b+c}$$

With *b* and *c* the number of species present only in each river basin assemblages and *a* the number of species shared by the two assemblages (Villéger and Brosse 2012).

These measures were assessed for historical and current periods to compute a change in taxonomic dissimilarity from historical to current period. A negative change in taxonomic dissimilarity reveals that the species assemblages of a pair of river basins become more similar from historical to current period. This change is called homogenization. On the contrary, the differentiation refers to basin pairs that become more dissimilar with time. For each realm we then computed the mean change in dissimilarity among all pairs of basins. These analyses were performed using the *betapart* package (Baselga and Orme 2012).

Assessing the effect of each non-native species

We assessed the effect of each non-native species on taxonomic dissimilarity independently of other species introductions; this was done for each pair of river basins as the change in Jaccard's dissimilarity between the historical situation and a hypothetical current situation where only the occurrences of the focal non-native species were kept (i.e. introductions of other non-native species and extirpations were ignored). Then, we computed the average change in dissimilarity among all river basin pairs in a realm to produce an indicator

translating the independent effect of each non-native species in a realm. The sign of the effect gives the direction of the change due to the introduction of each non-native species. A positive effect indicates that the non-native species drives the overall change in dissimilarity toward differentiation whereas a negative value indicates that the non-native species drives the overall change in dissimilarity toward homogenization.

Determinants of the effect of each non-native species

We performed linear models to measure the contribution of the following drivers to the effect of each non-native species on change in dissimilarity in each biogeographic realm. The drivers we considered were *i)* the number of river basins of the realm in which the non-native species was historically present (i.e. the occurrence as native, which is positive for a translocated species and nil for an exotic species), *ii)* the introduction type (i.e. translocated or exotic), and *iii*) the number of river basins in which the non-native species was introduced (i.e. the occurrence of introduction). This analysis was run independently for each biogeographic realm, and both simple effects and pairwise interaction between drivers were considered. For each biogeographic realm, influential outliers were removed from analyses according to the cut-off for Cook's distance (Cook 1977) defined as $D = 4/(n - k - 1)$, where n is the number of observations and k is the number of variables in the model (Hair et al. 2009). All analyses were carried out using R, v. 3.0.2 (R Core Team 2014).

Results

The 20 most frequently introduced species in each realm represented only a small fraction of the introduced species in the Nearctic and Palearctic realms (8.9 and 11.8%, respectively), but account for more than half of the introduction events. Indeed, those 20 species account for 52 and 60% of the total number of non-native introductions within the Nearctic (691/1330 introduction events) and Palearctic (851/1407) realms, respectively. In the four remaining realms, the 20 most frequently introduced species account for 28.6 (in the Neotropics) to 45.5% (in the Afrotropics) of the number of species introduced in each realm. As for northern realms, the 20 species account for more than half of the introduction events.

This proportion reached 74% (691/1222) of the introduction events in the Neotropics, 76% (113/149) in Oriental, 82% (128/156) in Afrotropical and 91% (369/406) in Australian realms. These introductions of non-native species have impacted the dissimilarity of more than 60% of river basin pairs in Afrotropical (64%) and Neotropical (62%) realms, and more than 80% of basin pairs in Australian (90%), Nearctic (83%), Oriental (80%) and Palearctic (81%) realms (Figure 1).

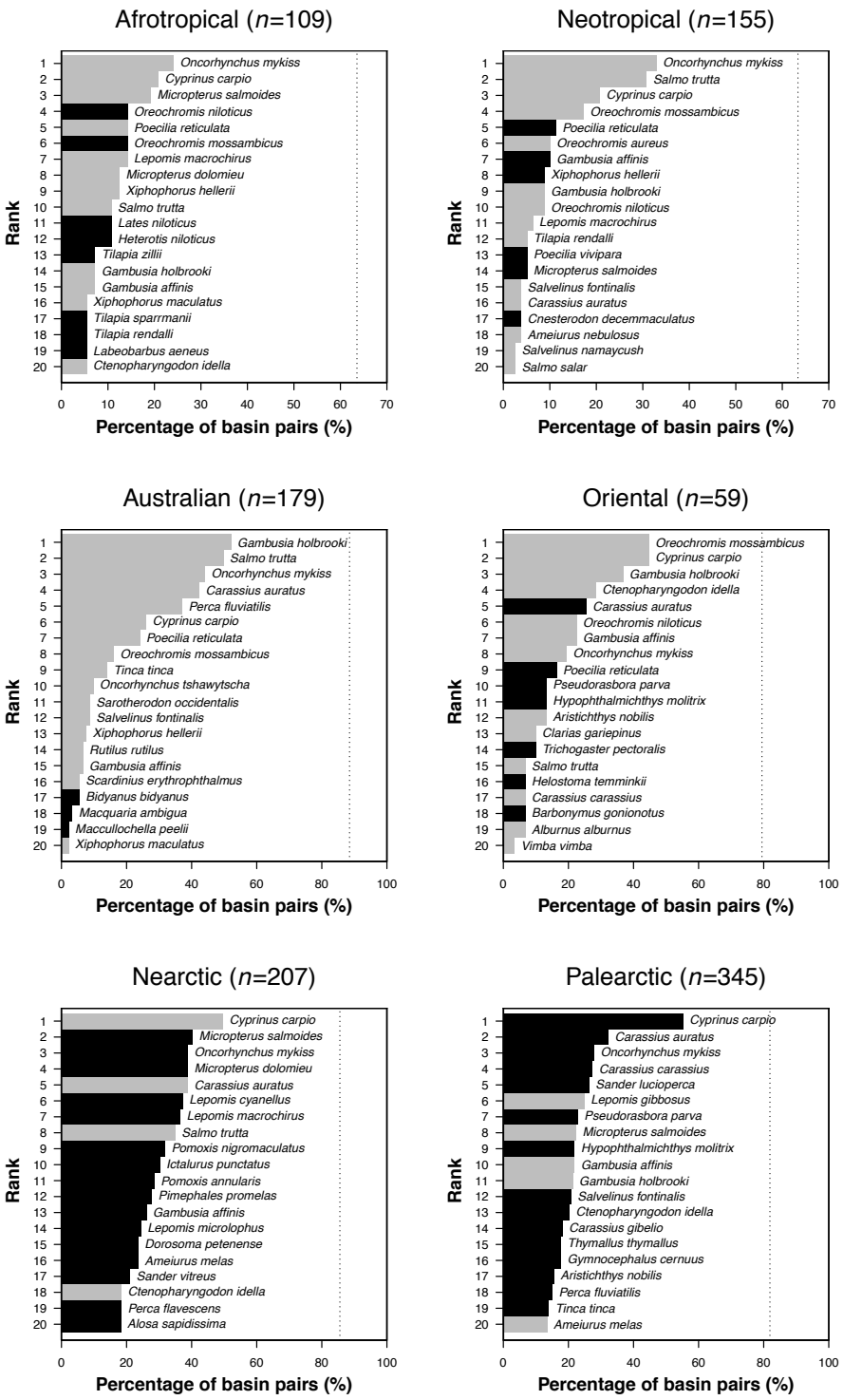


Figure 1. Freshwater fish species introduced in the six biogeographic realms. Species are ranked according to their decreasing frequency of occurrence as non-native in the realm. The bars represent the percentage of river basin pairs where the considered species is introduced. Only the twenty most frequently introduced species in each realm are represented for clarity. 'Exotic' species (i.e. native from another realm) are in grey, and 'translocated' species (i.e. native from the same realm) are in black (e.g. carp, *Cyprinus carpio*, occurs as translocated species in 55% of the Palearctic river basin pairs). The dotted line represents the percentage of basin pairs which have received at least one non-native species in each realm. The number of river basins considered in each realm is indicated under brackets.

The effect of each of the twenty most frequently introduced non-native species on changes in dissimilarity was highly variable between species and realms both in terms of direction of change and intensity (Figure 2). A non-native species introduced in different realms can have opposite effects, either towards homogenization or differentiation (Figure 2). For instance, the brown trout (*Salmo trutta*) drove Australian and Neotropical realms toward homogenization whereas it was responsible from differentiation in the Oriental and Nearctic realms (Figure 2).

In the Australian, Neotropical and Palearctic realms, the two most introduced species contributed strongly to homogenization (Figure 2). On the contrary, in the other three realms, the non-native species having the strongest effect on change in dissimilarity were not the one with the highest number of introductions. For instance, in the Oriental realm, the eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) had the strongest homogenization effect (-0.14%, Figure 2), while being less frequently introduced than the common carp (*Cyprinus carpio*) or the Mozambique tilapias (*Oreochromis mossambicus*) that accounted for only 0.001% and 0.01% of change in dissimilarity (Figure 2). A similar trend was found in the Nearctic realm where the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) has a strong homogenization effect (-0.23%) although being less frequently introduced than the common carp that hardly affected changes in dissimilarity (-0.0001%, Figure 2). This was confirmed by Table 1 which shows that the occurrence of introduction was not the only driver explaining the homogenization effect of each non-native species. Indeed, in all the biogeographic realms except the Australian, the introduction type (i.e. translocated or exotic) and/or the native occurrence of the species significantly affected (directly or interacting with the occurrence of introduction) the homogenization effect of each non-native species. Moreover, the native occurrences of the species in the realm has a significant effect, or interact with the occurrence of introduction, in all those 5 realms (Table 1), testifying for the strong homogenization effect of translocated species (Figure 2).

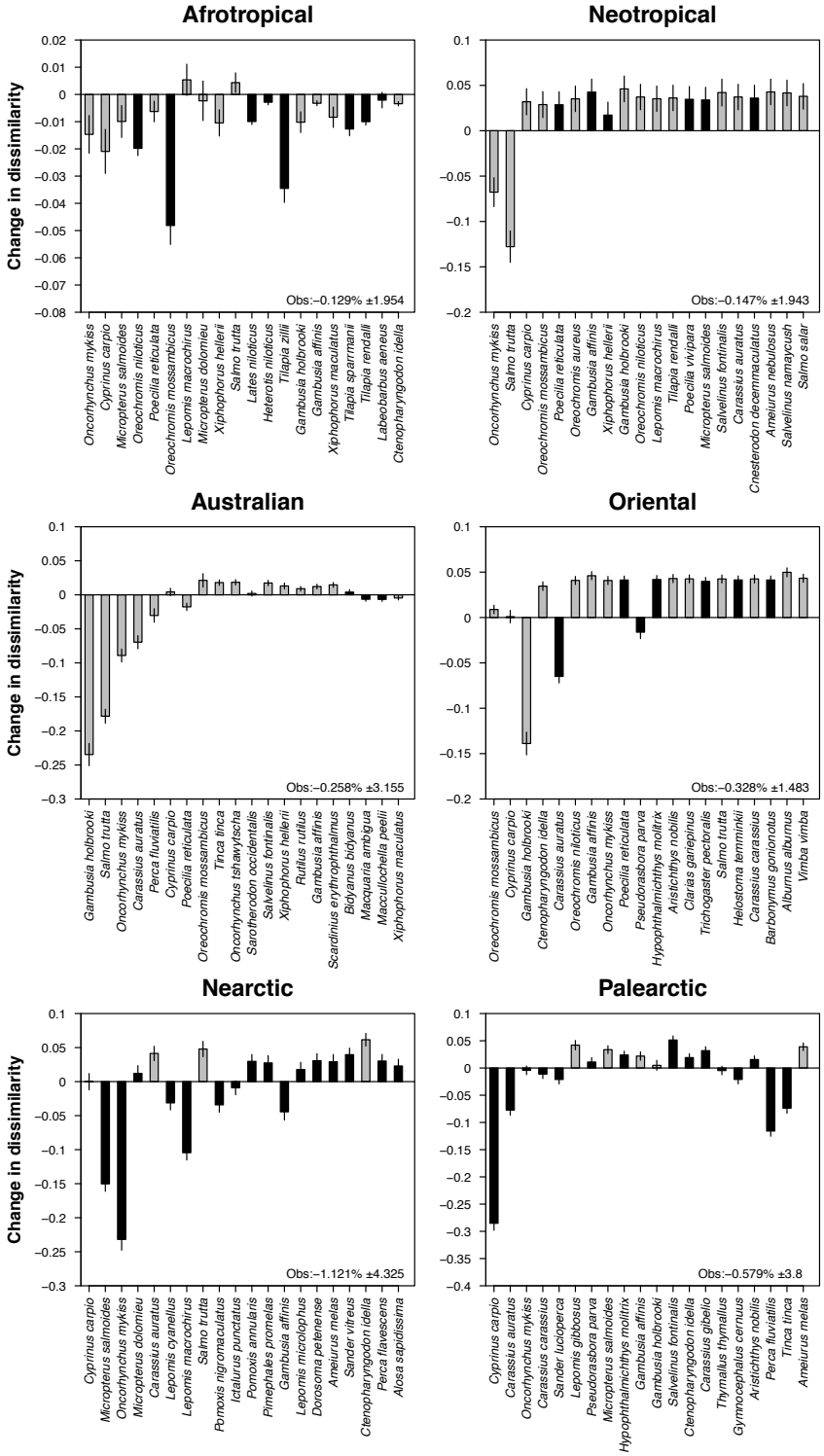


Figure 2. Effect of the introduced species to the change in dissimilarity in each realm. Species are ranked according to their decreasing frequency of occurrence as non-native in the realm. Vertical bars represent the change in dissimilarity caused by each non-native species (i.e. if it has been the only non-native species introduced, see methods for details). The observed value of the percentage of change in dissimilarity while considering all the non-native species (*obs*) is given for each biogeographic realm (mean ± standard deviation). Note that the *obs* value can be lower than the individual species effect sum. Positive values indicate an increase of dissimilarity (differentiation), whereas negative values indicate a decrease (homogenization). Bars for translocated and exotic species are filled in black and grey, respectively.

Table 1. Analysis of variance testing the influence of the occurrence of the species as native, as introduced and of the type of introduction (translocated vs. exotic) on the change in dissimilarity due to each non-native species in the six biogeographic realms.

Biogeographic realm	Variables	*df*	Sum of Squares	*F*	*P*	
Afrotropical						
	Native occur.	1	2111.94	50.89	<0.001	***
	Intro. occur.	1	37.51	0.90	0.347	*ns*
	Intro. type	1	1927.74	46.45	<0.001	***
	Native occur. X Intro. occur.	1	200.59	4.83	0.034	*
	Intro. type X Intro. occur.	1	110.14	2.65	0.111	*ns*
	Residuals	41	41.50			
Australian						
	Native occur.	1	21.97	0.85	0.363	*ns*
	Intro. occur.	1	1186.97	45.76	<0.001	***
	Intro. type	1	49.32	1.90	0.175	*ns*
	Native occur. X Intro. occur.	1	25.75	0.99	0.325	*ns*
	Intro. type X Intro. occur.	1	7.02	0.27	0.606	*ns*
	Residuals	43	25.94			
Nearctic						
	Native occur.	1	382.71	15.50	<0.001	***
	Intro. occur.	1	803.48	32.53	<0.001	***
	Intro. type	1	314.79	12.75	<0.001	***
	Native occur. X Intro. occur.	1	253.97	10.28	0.002	**
	Intro. type X Intro. occur.	1	134.04	5.43	0.021	*
	Residuals	211	24.70			
Neotropical						
	Native occur.	1	1097.16	93.91	<0.001	***
	Intro. occur.	1	461.79	39.53	<0.001	***
	Intro. type	1	4425.14	378.78	<0.001	***
	Native occur. X Intro. occur.	1	0.56	0.05	0.827	*ns*
	Intro. type X Intro. occur.	1	147.70	12.64	0.001	***
	Residuals	70	11.68			
Oriental						
	Native occur.	1	205.78	170.96	<0.001	***
	Intro. occur.	1	504.07	418.77	<0.001	***
	Intro. type	1	319.95	265.81	<0.001	***
	Native occur. X Intro. occur.	1	444.24	369.06	<0.001	***
	Intro. type X Intro. occur.	1	0.13	0.11	0.744	*ns*
	Residuals	26	1.20			
Palearctic						
	Native occur.	1	1652.22	69.82	<0.001	***
	Intro. occur.	1	1602.82	67.73	<0.001	***
	Intro. type	1	1501.86	63.46	<0.001	***
	Native occur. X Intro. occur.	1	1096.24	46.32	<0.001	***
	Intro. type X Intro. occur.	1	264.84	11.19	0.001	***
	Residuals	174	23.67			

The contribution of the native occurrences (Native occur.), the occurrence of the species as non-native (Intro. occur.) and the introduction type (Intro. type) on change in dissimilarity was tested using linear model. Analyses were run independently for each biogeographic realm, and both simple effects and pairwise interactions between drivers were considered. *ns*: non-significant (P>0.05); *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001.

Discussion

Among the 624 freshwater fish species introduced over the world (Rahel 2007; Gozlan et al. 2010; Lauzeral et al. 2011), fourteen have been introduced into at least one river basin in the six realms, and 90 non-native species have been introduced in realms other than their native one (Rahel 2007; Villéger et al. 2015). Leprieur et al. (2008a) emphasized the role of human activities, which promoted the introduction of species of economic interest, leading to the introduction of a few species over large areas. Those widespread processes have received attention in previous local studies on homogenization patterns reporting the important role of a small pool of species of interest as part of human activities (Rahel 2000; Clavero and García-Berthou 2006; Rahel 2007). Although a few non-native species can synergistically contributed to the global trends of freshwater fish homogenization, we showed here that the overall pattern could hide contrasted species individual contributions.

Indeed, analysing species individual effects enabled to highlight strong discrepancies among species and among realms, suggesting that non-native species contributed differently to the homogenization process. Among the 61 most frequently introduced species in the world (i.e. the global pool made by the 20 most frequently introduced species in each of the six realms, that account for 69 % of the global number of introductions, Figure 1), only 10 non-native species (*Carassius auratus, Cyprinus carpio, Gambusia holbrooki, Micropterus salmoides, Oncorhynchus mykiss, Oreochromis mossambicus, Oreochromis niloticus, Perca fluviatilis, Salmo trutta, Tilapia zillii*) had an effect toward homogenization higher than 10 % of the realm homogenization level. Those species are all known to be highly invasive, often reaching high abundances (Gherardi and Acquistapace 2007; Rahel 2007; Lauzeral et al. 2011), but we nevertheless found a low correlation between the number of introductions and the effect of each of these species on change in dissimilarity (Table 1). This suggested that the number of introduction was not the only determinant of the potential effect on change in dissimilarity. This was particularly striking for common carp (*Cyprinus carpio*), which although being the most frequently introduced species in Oriental, Nearctic and Palearctic realms, had only a weak impact on change in dissimilarity in Nearctic and Oriental realms. On the contrary, this species had a strong effect toward homogenization in the Palearctic realm. A similar pattern was observed for several species (e.g. *Oreochromis*

mossambicus or *Tilapia sp.*), suggesting that the identity or the occurrence of the species itself did not explain its role in the change in dissimilarity.

Indeed, the type of introduction (i.e. translocated *vs* exotic) was a significant predictor of the changes in dissimilarity in five out the six biogeographic realms. The translocated species had a strong effect on homogenization patterns because they were historically already present as native species. Hence, their introduction in more basins of the realm could only lead to homogenization for all the basin pairs where the species was historically present. Such a situation is one of the major drivers of homogenization worldwide (Olden & Poff 2004; Toussaint et al. 2014).

In contrast, exotic species were often introduced in a few basins and some of them then spread in nearby basins (Arthington 1991; Lintermans 2004). Exotic species hence tend to favour differentiation at the early stages of invasion, as shown by Leprieur et al. (2008b) for Western Europe. Nevertheless, when those species expand over their invasion area, the number of river basin pairs where they occur increases and can contribute to homogenization (Toussaint et al. 2014). This reversal effect was observed, for instance, for eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) that quickly invaded large areas in Australian and Oriental realms since its initial introduction in the early 20th century (Welcomme 1988; Milner and Petts 1994; Pyke 2008; Ayres and Clunie 2010), and hence currently has a strong homogenization effect in those realms (Figure 2).

Focusing conservation efforts in controlling a few species that have a prominent effect on the global homogenization process (e.g. *Carassius auratus, Cyprinus carpio, Gambusia holbrooki, Micropterus salmoides, Oncorhynchus mykiss, Oreochromis mossambicus, Oreochromis niloticus, Perca fluviatilis, Salmo trutta, Tilapia zillii*) may be more relevant to counteract the current homogenization trend and its local detrimental effects on species community integrity. We should nevertheless be aware that the homogenization rate of an area results from complex combinations of individual species homogenization and differentiation effects. Therefore, the homogenization strength measured here at the species individual level did not represent the complete species effect when considering other non-native species introductions. Nevertheless, our approach and results provide

interesting perspectives to optimize management and conservation efforts by focusing on a limited number of species influencing global homogenization patterns.

Overall, our results confirm and generalize to a global scale the previous local or regional studies on the consequences of fish introductions on changes in dissimilarity (Rahel 2000, 2007; Clavero & Garcia-Berthou 2006; Leprieur et al. 2008b). We also pointed out that a few freshwater fish species widely introduced across the world have largely contributed to the observed changes. Those species are characterized by their large distribution over considered areas, and are hence either the species introduced for a long time, such as common carp in the Palearctic (Welcomme 1988; Balon 2004), or brown trout in the Nearctic (Crawford and Muir 2008), or recent introductions of fast spreading species, such as *Gambusia* spp. in Australia (Welcomme 1988; Milner and Petts 1994; Pyke 2008; Ayres and Clunie 2010).

Intercontinental fish exchanges should decrease owing to the development of national and international laws regulating the transport and introduction of exotic species (Costello et al. 2005; Hulme et al. 2009). But under the current accelerated rates of non-native species spread within realms (Britton and Gozlan 2013), exotic species are expected to establish over larger areas in the near future, and then turn their differentiation effect toward homogenization. Thus, this would favour a global homogenization, as forecasted by Villéger et al. (2015) using mathematical simulations. From a conservation point of view, the origin, as well as the occurrence of the non-native species should be considered to better control the forthcoming changes in taxonomic dissimilarity across realms. Controlling the spread of a few species might significantly reduce the global homogenization trend. Such actions are nevertheless pending for a better assessment of the ecological consequences of homogenization, that to date, remain largely unknown (France and Duffy 2006; Olden 2006).

Acknowledgments:

This work was supported by the EU BioFresh Project (7th Framework European Program. Contract No. 226874). AT thanks the French National Centre of Scientific Research for financial support. EDB is part of the “Laboratoire d’Excellence” (LABEX) entitled TULIP (ANR-10-LABX-41) and CEBA (ANR-10-LABX-25-01).

References:

Alcaraz C, Vila-Gispert A, García-Berthou E (2005) Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. Divers Distrib 11:289–298

Arthington AH (1991) Ecological and genetic impacts of introduced and translocated freshwater fishes in Australia. Can J Fish Aquat Sci 48:33–43

Ayres R, Clunie P (2010) Toward a national emergency response system for freshwater fish incursion. Canberra, Australia

Balon EK (2004) About the oldest domesticates among fishes. J Fish Biol 65:1–27

Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. Methods Ecol Evol 3:808–812

Blanchet S, Grenouillet G, Beauchard O, et al. (2010) Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. Ecol Lett 13:421–31

Britton JR, Gozlan RE (2013) Geo-politics and freshwater fish introductions: How the Cold War shaped Europe's fish allodiversity. Glob Environ Chang 23:1566–1574

Britton JR, Gozlan RE, Copp GH (2011) Managing non-native fish in the environment. Fish Fish 12:256–274

Brosse S, Beauchard O, Blanchet S, et al. (2013) Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. Hydrobiologia 700:343–349

Butchart SHM, Walpole M, Collen B, et al (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. Science 328:1164–1168

Cadotte MW, Hamilton MA, Murray BR (2009) Phylogenetic relatedness and plant invader success across two spatial scales. Divers Distrib 15:481–488

Cassey P, Lockwood J (2007) The varying role of population abundance in structuring indices of biotic homogenization. J Biogeogr 35:884–892

Clavero M (2011) Assessing the risk of freshwater fish introductions into the Iberian Peninsula. Freshw Biol 56:2145–2155

Clavero M, García-Berthou E (2006) Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. Ecol Appl 16:2313–2324.

Cook RD (1977) Detection of influential observation in linear regression. Technometrics 19:15–18

Costello C, McAusland C, Solow A, Springborn M (2005) International trade and the risk of biological invasions. Santa Barbara, California

Crawford SS, Muir AM (2008) Global introductions of salmon and trout in the genus Oncorhynchus: 1870-2007. Rev Fish Biol Fish 18:313–344

France KE, Duffy JE (2006) Diversity and dispersal interactively affect predictability of ecosystem function. Nature 441:1139–1143

Gherardi F, Acquistapace P (2007) Invasive crayfish in Europe: The impact of Procambarus clarkii on the littoral community of a Mediterranean lake. Freshw Biol 52:1249–1259

Gozlan RE, Britton JR, Cowx I, Copp GH (2010) Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. J Fish Biol 76:751–786

Hair JF, Black WC, Babin BJ, et al (2009) Multivariate data analysis (7th Edition). Upper Saddle River, New Jersey

Hulme P, Roy D, Cunha T, Larsson T (2009) A pan-European inventory of alien species: rationale, implementation and implications for managing biological invasions. In: Handbook of alien species in Europe. Springer, pp 1–14

Jaccard P (1901) Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. Bull la Société Vaudoise des Sci Nat 37:547–579

La Sorte FA, McKinney ML (2007) Compositional changes over space and time along an occurrence–abundance continuum: anthropogenic homogenization of the North American avifauna. J Biogeogr 34:2159–2167

Lauzeral C, Leprieur F, Beauchard O, et al (2011) Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: A test with non-native freshwater fish. Glob Ecol Biogeogr 20:407–414

Leprieur F, Beauchard O, Blanchet S, et al (2008a) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. PLoS Biol 6:e28

Leprieur F, Beauchard O, Hugueny B, et al (2008b) Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. Divers Distrib 14:291–300

Lévêque C, Oberdorff T, Paugy D, Stiassny MLJ & Tedesco PA (2008) Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. Hydrobiologia 595:545–567

Lintermans M (2004) Human-assisted dispersal of alien freshwater fish in Australia. New Zeal J Mar Freshw Res 38:481–501

McKinney M, Lockwood J (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends Ecol Evol 14:450–453

Milner AM, Petts GE (1994) Glacial rivers: physical habitat and ecology. Freshw Biol 32:295–307

Olden J (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. J Biogeogr 2027–2039

Olden J, Poff N (2004) Ecological processes driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. Ecology 85:1867–1875

Olden JD, Kennard M, Pusey B (2008) Species invasions and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. Glob Ecol Biogeogr 17:25–37

Olden JD, Lockwood J, Parr C (2011) Biological invasions and the homogenization of faunas and floras. In: Conservation biogeography. John Wiley and Sons, pp 224–243

Olden JD, Poff NL, McKinney ML (2006) Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. Biol Conserv 127:261–271

Pyke GH (2008) Plague Minnow or Mosquito Fish? A Review of the Biology and Impacts of Introduced Gambusia Species. Annu Rev Ecol Evol Syst 39:171–191

R Development Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna. Austria.

Rahel F (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. Freshw Biol 52:696–710

Rahel F (2000) Homogenization of Fish Faunas Across the United States. Science 288:854–856

Sax DF, Gaines SD (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. Trends Ecol Evol 18:561–566

Taylor BW, Irwin RE (2004) Linking economic activities to the distribution of exotic plants. Proc Natl Acad Sci USA 101:17725–17730

Toussaint A, Beauchard O, Oberdorff T, et al (2014) Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity. Glob Ecol Biogeogr 23:574–584

Villéger S, Blanchet S, Beauchard O, et al (2011) Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. Proc Natl Acad Sci USA 108:18003–18008
Villéger S, Blanchet S, Beauchard O, et al (2015) From current distinctiveness to future homogenization of the world's freshwater fish faunas. Divers Distrib 21:223–235
Villéger S, Brosse S (2012) Measuring changes in taxonomic dissimilarity following species introductions and extirpations. Ecol Indic 18:552–558
Vitousek PM (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. Science 277:494–499
Welcomme RL (1988) International introductions of inland aquatic species. Rome, Italy

IV.2. Un changement de diversité fonctionnelle inattendu par sa force et son ampleur

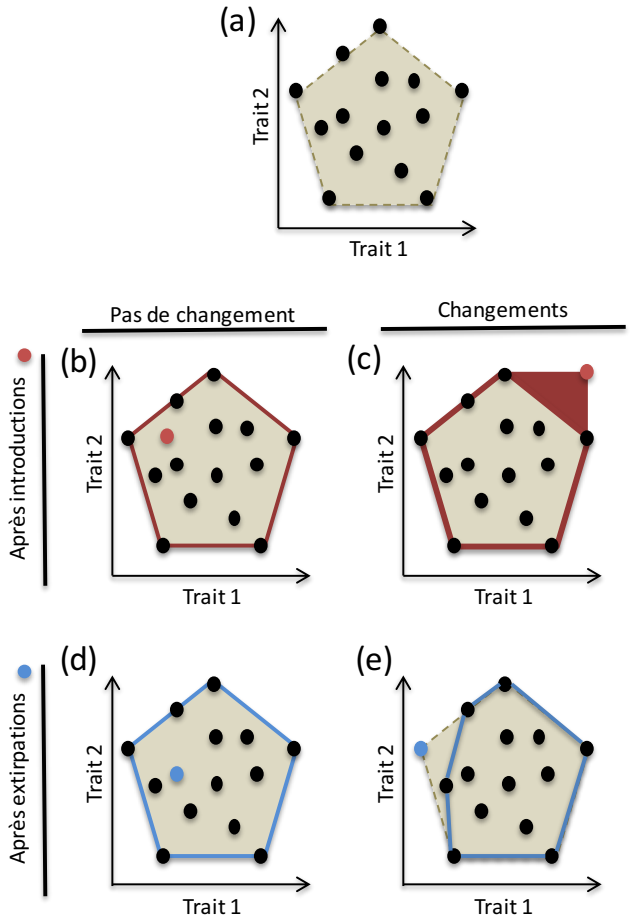
Les changements de composition taxonomique (que ce soit via des extinctions et/ou des introductions d'espèces) peuvent s'accompagner de modifications fonctionnelles majeures au sein des assemblages (Diaz & Cabido 2001 ; Petchey & Gaston 2006 ; Halpern et al. 2008 ; Cianciaruso et al. 2009 ; Devictor et al. 2010). Néanmoins, les conséquences des introductions et des extirpations sur la diversité fonctionnelle des assemblages peuvent être multiples (encadré 7) et restent aujourd'hui largement inconnues pour de nombreux taxons, particulièrement à large échelle.

Dans cette étude **(P4)**, nous avons donc testé les conséquences des introductions et des extirpations sur les changements de diversité fonctionnelle, en comparant ces changements à ceux observés pour la diversité taxonomique.

Encadré 7. Conséquences des introductions et des extirpations sur la diversité fonctionnelle

Les conséquences des introductions et extirpations d'espèces sur les changements de diversité fonctionnelle peuvent s'exprimer de différentes façons.

À partir d'une situation historique (a), l'introduction d'une espèce peut ne conduire à aucun changements de diversité fonctionnelle (b) ou à une augmentation de la diversité fonctionnelle (c). De même, l'extirpation d'une espèce peut n'avoir aucun effet (d) ou conduire à une diminution de celle-ci (e).



Nous avons montré que sous l'effet des introductions d'espèces non-natives et des extirpations d'espèces natives, les assemblages ont augmenté leur diversité taxonomique de 20%, en moyenne, mais que la diversité fonctionnelle a augmenté, elle, de 150 % en moyenne. Cela atteste du profond changement de diversité fonctionnelle observé à travers le monde. En revanche, ce changement n'est que peu affecté par les extirpations, ce qui renforce l'effet prédominant des introductions d'espèces non-natives sur les changements de biodiversité.

Cependant, ce changement moyen cache une forte variabilité des changements de diversité fonctionnelle au niveau mondial (écart-type = 10.49 et intervalle de confidence à 95% [1-13.76]) mais aussi au sein de chaque zone biogéographique. Bien qu'ils soient fortement corrélés aux changements de diversité taxonomique (Test de Spearman, Rho = 0.94, $P < 0.001$), la forme et l'intensité de la relation entre le changement de diversités taxonomique et fonctionnelle diffèrent selon les zones biogéographiques. Nous démontrons que l'augmentation de la diversité taxonomique se traduit par une forte augmentation de la diversité fonctionnelle. En effet, la pente de la relation entre les 2 indices de biodiversité est comprise entre 8.8 pour la zone Afrotropicale et 17.8 pour la zone Néotropicale. Dans les zones Néarctique et Paléarctique, nous observons même une relation polynomiale d'ordre 2 entre ces 2 indices. Ainsi, les changements de composition d'espèces ont conduit à des changements drastiques de la diversité fonctionnelle historique. Ces résultats témoignent d'une vulnérabilité de la diversité fonctionnelle historique des assemblages de poissons d'eau douce face aux changements de composition d'espèces.

Nous montrons que le nombre d'espèces introduites et la diversité taxonomique historique expliquent en grande partie ces changements de diversité fonctionnelle. Dans les zones fortement impactées par l'introduction d'espèces non-natives, telles que les zones Néarctique ou Paléarctique, les espèces introduites (et en particulier les espèces exotiques) portent des traits fonctionnels différents de ceux portés par les espèces natives de ces zones biogéographiques. Ainsi, les espèces exotiques (c'est-à-dire native d'une autre zone biogéographique) contribuent à augmenter en forte proportion la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce.

En revanche, ce type de patrons ne se retrouve pas dans les autres zones biogéographiques malgré les changements de diversité fonctionnelle observés. Cela peut s'expliquer par le fait que la majorité des espèces introduites dans le monde proviennent de la zone Néarctique et Paléarctique et que ces zones sont caractérisées par une faible diversité fonctionnelle historique et redondante avec les autres zones biogéographiques (cf. **P1**). Un tel résultat est observé dans les zones Néotropicale et Australasienne, ce qui peut expliquer que les

changements de diversité fonctionnelle soient moins prononcés que dans les zones Néarctique ou Paléarctique.

Ces changements de composition d'espèces ont ainsi modifié considérablement les patrons de diversité fonctionnelle historique pour une grande partie des assemblages dans le monde. L'augmentation des échanges entre de plus de pays dans le monde, et en particulier entre les pays du Sud, peut favoriser les risques d'introduction d'espèces non-natives qui peuvent conduire à de fortes augmentations de la diversité fonctionnelle globale dans les décennies à venir. De plus, dans un contexte de réchauffement climatique, il est attendu à un changement de composition des assemblages et une introduction d'espèces originaires des mêmes zones (i.e. translocations) qui pourraient également contribuer à modifier les patrons de diversité fonctionnelle.

Couplé à cette introduction d'espèces non-native, il est aussi attendu une augmentation du nombre d'extirpations d'espèces au cours du XXIe siècle, ce qui peut potentiellement jouer un rôle plus important, voir majeur, dans les changements de diversité fonctionnelle. Ainsi, la somme des conséquences des introductions et extirpations seraient à même de modifier en profondeur les patrons historiques, en particulier si les espèces extirpées portent des traits fonctionnels uniques. Cependant, il est encore difficile de prédire comment la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce va évoluer. Cela pourrait entrainer un turnover de la diversité fonctionnelle avec un changement de position moyenne des assemblages au sein de l'espace fonctionnel et ainsi conduire à une modification du fonctionnement des écosystèmes. Afin de mettre en évidence cette hypothèse, les études futures devront quantifier les changements de diversité fonctionnelle en terme de changements de béta diversité, afin de quantifier en quelles mesures les patrons d'homogénéisation taxonomiques se traduisent en termes de changements de béta diversité fonctionnelle.

MANUSCRIT P4 (En préparation)

Non-native species introductions led to a worldwide marked increase in functional diversity of freshwater fishes

Authors

Toussaint A.[1], Charpin N.[1], Beauchard O.[2], Oberdorff T.[3], Brosse S. [1§] & Villéger S.[4 §]

Abstract

Human activities profoundly modified the composition of species assemblages (i.e. taxonomic diversity, TD) across the world but the functional consequences (i.e. functional diversity, FD) of these changes remain largely unknown at global scale. We here measured the fish morphological attributes for more than 9,000 freshwater fish species across the world and quantified the functional diversity changes caused by species introductions and extirpations in 811 river basins dispersed throughout the world. Over the two last centuries, river basins gained on average 20% of species, but this 1.2-fold increase in taxonomic diversity translated into a 2.5-fold increase in FD, testifying for the profound functional changes experienced by the world freshwaters. The FD response to invasion showed a steeper increase than the TD changes in all realms, with slopes higher than 13 for the Australian and the Neotropical realms and even polynomial in the four others realms with second-order polynomial coefficients from 4.7 to 11. Those changes were hardly affected by extirpations but were mainly driven by non-native species introductions. Exotic species (i.e. introduced from other biogeographic realms) contributed more than translocated species (i.e. native from the same biogeographic realm) to these increases in functional diversity of the assemblages in the highly invaded Nearctic and Palearctic realms whereas they did not contribute significantly in the others realms. Forthcoming studies need to understand how these changes of functional diversity turn at local scale and potentially imperiled the stability and functioning of freshwater ecosystems.

Keywords: macroecology ; global biodiversity ; freshwater fish; functional diversity ; non-native species

[1] CNRS, UPS, ENFA, UMR 5174 EDB (Laboratoire Évolution et Diversité Biologique), Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse, France
[2] Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ), P.O. Box 140, 4400 AC Yerseke, Netherlands
[3] Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR IRD Biologie des Organismes et Écosystèmes Aquatiques BOREA 207, Département Milieux et Peuplements Aquatiques, F-75231 Paris, France
[4] Laboratoire Écosystèmes Marins Côtiers, UMR 5119 CNRS-UM2-IFREMER-IRD-UM1, Université Montpellier 2, CC 093, F-34095 Montpellier Cedex 5, France
§ Co-senior authorship

Introduction

Human activities have increasingly modified the composition of species assemblages throughout the world due to introduction of non-native species and extirpation of native species (Hobbs et al. 2006; Leprieur et al. 2008; Winter et al. 2009; Villéger et al. 2011). Although biodiversity is decreasing on a global scale under intensification of human pressures, local and regional diversity increases are common because the number of species introductions often exceeds the number of extirpations (Sax & Gaines 2008; Winter et al. 2009; Baiser & Lockwood 2011). Indeed, more than 400 freshwater fish species have been introduced in at least one river basin where they did not occur historically (Gozlan 2010) and these non-native species have contributed to increase species richness in more than 50% of the world river basins (Leprieur et al. 2008).

Even if the consequences of introductions and extirpations on ecosystem functioning are still debated (Lawton 1994; Naeem et al. 1994; Strayer 2012), it is unlikely that changes in the richness of species can reliably predict changes in ecosystem functioning because species play distinct roles (Naeem et al. 2012). Therefore, it is pivotal to go further than taxonomic approach and now consider the functional traits of the species to assess the impacts of species introductions and extirpations on functional diversity which is a better predictor of ecosystem functioning than taxonomic diversity (Mouillot et al. 2013).

For freshwater fish assemblages, the functional consequences of species introductions and extirpations induced by human activities remain to date largely unknown. Indeed, the changes in functional diversity result from interaction between the historical functional diversity of each assemblage and the functional traits of the introduced and extirpated

species. If the species introduced or extirpated exhibit particular functional attributes, the functional diversity of assemblages could be affected by even small change in species richness (Azzurro et al. 2014, Villéger et al. 2010). On the contrary, if introduced species are redundant with native species, functional diversity could remain stable even if species richness varies strongly. Historical functional diversity and numbers of introduction and extirpation events vary across and within continents and thus changes in taxonomic diversity are expected to be poor predictor of changes in functional diversity (Mouillot et al. 2013, Villéger et al. 2014). Therefore, to fully understand the consequences of species introductions and extirpations it is pivotal to assess changes in functional diversity and to identify their drivers. Such a challenge is particularly urgent for freshwater ecosystems which host a huge biodiversity with more than 13,000 fish species currently describe, i.e. 25% of all vertebrate species (Nelson 2006; Froese & Pauli 2013), while the freshwater organisms are the most imperiled faunas worldwide (Leidy and Moyle 1998; Ricciardi and Rasmussen 1999; Jenkins 2003).

Here we used a functional database encompassing 10 morphological traits measured for more than 9,000 freshwater fish species (i.e. more than 75% of freshwater fish worldwide) to measure to which extent introductions and extirpations modified the historical patterns of fish functional diversity in more than 800 river basins throughout the world, and whether these changes are consistent with the taxonomic changes experienced by the world river basins. We disentangle the determinants of changes in functional diversity throughout the relative contribution of historical functional diversity and the functional traits of the non-native species and extirpated species. Moreover, due to the functional distinctiveness between biogeographic realms (Toussaint et al. 2016b), we tested whether the native origin

of the non-native species can affect differently the changes in functional diversity. Thus, we differentiated the non-native species native from another realm (called hereafter 'exotic') and those introduced within the same realm (called hereafter 'translocated').

Results and discussion

The introduction of non-native species and extirpation of native species led to a global increase over the two last centuries in both taxonomic (TD) and functional diversity (FD) of freshwater fishes (Figure 1a, b). However, the magnitude of the changes in fish FD (measured as a ratio between current and historical FD) largely exceeded the changes in TD (measured as a ratio between current and historical TD) (Figure 1c). The changes in FD ranges from 0.15-fold to 138.67-fold of their historical FD while the change in fish TD range from 0.65-fold to 5.12-fold of their historical TD (Table 1). Moreover, fish FD has more than doubled in more than one-sixth (17.6%) of the river basins across the world contrasting with the 2.5% of river basins that showed the same increase in TD (Figure S2). On average, the river basins experienced an increase of 20% in species richness, but this 1.2-fold increase in TD translates into a 2.5-fold increase in FD (Paired t-test: $t = 5.34$, $df = 810$, $P < 0.001$, Table 1), testifying for the profound functional changes experienced by a substantial proportion of the world freshwater ecosystems.

Furthermore, while a positive correlation between change in FD and change in TD was expected, the slope of this trend was surprisingly steep in all the six realms (Figure 2, Table S1). The relationship between change in TD and change in FD was linear for the Australian and the Neotropical realms with slopes higher than 13 and was even polynomial in the four others realms with second-order polynomial coefficients from 4.7 to 11 (Figure 2, Table S1).

These relationships demonstrate that changes in historical species composition can dramatically increase the fish FD in a river basin. For instance, the San Jose del Cabo river in USA or the Oum-er-Rbia (the longest Morocco river) rivers experienced an increase of their TD of 1.25 and 1.14, respectively, but such increase turns to a 42.58 and 14.38 increase in FD, respectively. This testifies that even slight changes in species richness can cause marked increases in FD.

The historical species richness and the number of introduced species were the main determinants driving the changes in FD in the six biogeographic realms, whereas the number of extirpations remained a non-significant predictor in the six biogeographic realms (Table 2). Moreover, the proportion of exotic species (i.e. species natives from others biogeographic realms) among the number of non-native species introduced is a significant predictor in the two most invaded realms (i.e. Nearctic and Palearctic) and in the Australian realm. These results reinforced the predominant contribution of non-native species and often of exotic species, to changes in biodiversity, already demonstrated for changes in taxonomic diversity (Leprieur et al. 2008, Villéger et al. 2011).

Thus, the assemblages with low historical TD appeared strongly sensitive to introduction of non-native species. For instance, among the ten most impacted river basins worldwide ($\delta FD>35$), all river basins hosted historically less than 20 species. Contrastingly, the richest river basins are less vulnerable to non-natives species introduction and show changes in FD comparable to those observed for TD (e.g. Congo: $\delta FD=1.01$; $\delta TD=1.01$; Mekong: $\delta FD=1.01$; $\delta TD=1.04$; Yangtze: $\delta FD=1.01$; $\delta TD =1.02$ or Amazon: $\delta FD=1.001$; $\delta TD = 1.002$).

Moreover, in Nearctic and Palearctic realms, and to a lesser extent in the Oriental realm, the high levels of change in FD were due to the introduction of non-native species with functional traits significantly differing from those of the native fauna. Indeed, the distance in the functional space between the centroid of all the native species of a biogeographic realm and the centroid of only the non-native species (CD) were significantly greater than the distance between the centroid of the functional volume of the native biogeographic realm and the centroid of a random selection of native species belonging to the biogeographic realm in the functional space (H0) (SES(CD) = 4.25, $p > 0.999$; SES(CD)= 2.22, $p > 0.976$; SES(CD)= 3.46, $p > 0.999$, respectively; Table S2). Moreover, such a result is reinforced by the functional traits of exotic species that were functionally distant from the functional traits of the native freshwater fish fauna for the two most invaded realm (SES(CD)Exotic = 3.10, $p > 0.988$ for Nearctic and SES(CD)Exotic = 3.65, $p > 0.999$ for Palearctic, Table S2). This testified that exotic species contributed to the increase in FD of the assemblages in these realms. For instance, the introduction of the giant East European catfish (Silurus glanis) in western European rivers, historically free from siluriforms (Copp et al 2009), caused a marked change in the FD of these rivers. A similar inflation was also due to the introduction of the Pterygoplichthys in southern Nearctic and Oriental rivers that do not historically host Loricarids (Page et al. 2006; Hossain et al. 2008).

In contrast, in the Australian and the Neotropical realms non-native species even have functional traits values closer to native species than expected under H0 (FD(SES) = -1.40, $p < 0.025$; FD(SES) = -1.38, $p < 0.025$, respectively; Table 3) but the CD of the non-native species pool did not significantly differed from those expected under H0 (SES(CD) = -0.36, $p = 0.365$; SES(CD) = 0.58, $p = 0.739$, respectively; Table S2). This could be explained by the origin of

non-native species, mainly from Nearctic and Palearctic, characterized by a low historical FD and hence highly redundant with the native functional diversity of the other biogeographic realms (Toussaint et al. 2016b). Such a pattern is verified for these two realms where the exotic species shared closer functional traits values than expected under H0 (Table 3) and hence tend to slightly increase FD of the assemblages in these realms (Figure 2). Finally, in the Afrotropical realm, the non-native species functional traits values non significantly different to the functional traits of native species neither in terms of FD nor in CD in the functional space (Table 3).

According to the current predictions on invasion trends, mainly mediated by economic exchanges between countries (Taylor & Irwine 2004, Leprieur et al. 2008), the number of non-native species introduction will probably increase worldwide in the next decades (Essl et al. 2010; Vander Zanden 2005; Hulme et al. 2009; Villéger et al 2015). Moreover, whereas the non-native species were mainly introduced for aquaculture until the end of the 1980's (Gozlan 2010), the vast majority of introductions are now related to the ornamental aquarium trade and considered as a significant source of present and future invasions across the world (Padilla and Williams 2004; Copp et al. 2007; Strayer 2010; Strecker et al. 2011; Chucholl 2013). Thus, the non-native species support distant function traits relative to the different human uses (i.e. aquaculture, ornamental, angling, Moyle and Marchetti 2006). For instance, aquarium fish releases in North-America involved exotic species such as neon tetras, guppies and/or mollies native from tropical area (Gertzen et al. 2008; Rixon et al. 2005; Strecker et al. 2011) may become more successful at establishing in higher latitudes under climate change scenarios (Rahel and Olden 2008; Chang et al. 2009).

Moreover, extirpations of native species are predicted to increase in the next decades (VanderZanden 2005, Hulme et al. 2009, Villéger et al 2015). Extirpation of vulnerable species are likely to lead to loss of functional diversity since the vulnerable species supported unique functional attributes (Mouillot et al. 2013; Toussaint et al. 2016b; Leitao et al. 2016). Forthcoming studies should also quantify to which extent the introductions and extirpations have affected the functional dissimilarity between assemblages and quantify in which extent the global taxonomic homogenization reported by Villéger et al. (2011) and Toussaint et al. (2016a) translates in terms of functional beta-diversity changes.

To conclude, our results call for caution when using taxonomic diversity as a benchmark for measuring consequences of human activities since it appears to be less responsive than its functional counterparts. Further studies should address the influence of observed changes in functional diversity in terms of ecosystem stability and functioning.

Methods

Fish occurrence database The number and identity of the species occurring in each river basin was obtained using a database on freshwater fish occurrences per river basin (Brosse et al. 2013). This database encompassed 1,054 river basins across the world. For each basin, the historical taxonomic composition (i.e. before human disturbances) and the changes (i.e. introductions of non-native species and extirpations of native species) until current period were measured. The non-native species refers to the non native species introduced and established in the considered river basin. We considered the 6 terrestrial biogeographic realms (Afrotropical, Australian (including Oceania), Nearctic, Neotropical, Oriental and

Palearctic) commonly used for freshwater fish (Lévêque et al. 2007; Leprieur et al. 2011; Brosse et al. 2013).

Functional traits We used the most comprehensive functional database existing to date for describing freshwater fish species (Toussaint et al. 2016b). This database encompasses 9,170 freshwater fish species out of the ca. 13,000 described strictly freshwater fish species (Nelson 2006), and hence covers 77 % of the documented world freshwater fish fauna. Each species is described with ten functional traits (see Toussaint et al. 2016b for details). Briefly, body size was estimated using maximum body length registered on Fishbase (www.fishbase.org ; Froese & Pauli 2013). Nine morphological traits describing the shape and position of the external anatomical characteristics of fishes (i.e. head, eyes, mouth, pectoral and caudal fins) were measured on side view picture, using one specimen by species. Some species have unusual morphologies (species without tail, flatfishes) that prevent from measuring some morphological traits. We thus defined rules for these few exceptions as in Villéger et al. (2010). Complementary functional traits (e.g. gut length, oral gape area and shape, fecundity) were not included because they are only available for a few species.

Functional space The ten functional traits were ordered in a multidimensional functional space by means of Principal Components Analysis using a regularized algorithm designed for ordination analysis to handle the missing values (Josse and Husson 2012). The first 5 axes, which account for 80.5% of the total variance and all had an eigenvalue > 1) (Figure S1), were retained to build a 5-dimensional functional space.

Sensitivity analyses. We assessed the robustness of the functional space to each functional trait using sensitivity procedure. We tested the effect of each functional trait on the functional distance between species by rerunning all analyses using all combinations of nine functional traits out of ten. The results were hardly affected by this procedure (Mantel tests $r > 0.900$, $P < 0.001$). Thus, the functional space was not influenced by one trait and the functional space result from a combination of 10 functional traits. Thus our findings were not affected by functional trait selection.

Biodiversity indices Taxonomic diversity (TD) was calculated as the number of species in each river basin. Functional diversity (FD) was assessed with the functional richness index (FRic, Villéger et al. 2008), computed as the volume of the minimum convex hull that includes all the species in the 5-dimensional functional space. The higher the FD, the higher the range of functional trait values in the species pool considered. Because the FD was calculated as a multidimensional volume in 5-dimensions, we considered only the assemblages that host at least 6 species historically. Thus, 811 river basin assemblages out of the 1,054 available in the occurrence database (Brosse et al. 2013) were considered in this study.

For each assemblage, the consequences of species introductions and extirpations on TD (and FD) were assessed as the relative changes from the historical to the current period.

$$\delta\mathrm{TD} = \frac{\mathrm{TD}_{\mathrm{Current}}}{\mathrm{TD}_{\mathrm{Historic}}}$$

TDHistoric represented the number of species historically occurring in each basin and the TDCurrent represented the number of species currently present, namely after introductions and extirpations.

As for δTD, the changes in FD (δFD) are calculated as the ratio between the current and the historic situation.

$$\delta\mathrm{FD} = \frac{\mathrm{FD}_{\mathrm{Current}}}{\mathrm{FD}_{\mathrm{Historic}}}$$

Change lower than 1 (in TD or FD) means that assemblage diversity has decreased between the two periods, whereas change greater than 1 means that assemblage diversity has increased.

Relationship between δFD and δTD. We tested the relationship between δFD and δTD in the six biogeographic realms independently, using linear and polynomial regressions to account for potential curvilinear relationship. The significance of both linear and quadratic models was assessed using the F-statistic. The additional information provided by the quadratic model was assessed on the basis of percentage of explained variance (R2) and the small sample size-corrected (AICc). Linear and quadratic models were compared based on their AICc and the model with the lowest AICc was considered as the most parsimonious. In case of the two models were equivalent (i.e. ΔAICc = AICcQuadratic – AICcLinear, between 0 and 2), models with less parameters (i.e. linear model) were chosen (Burnham & Anderson 2004).

Determinant of changes in FD. To go further than looking to the effect of change in TD to change in FD, we tested the contribution of five potential determinants to explain the changes in FD: the historic FD, the number of non-natives species, the percentage of exotic species (i.e. species native from other biogeographic realm) among the non-native species introduced in the river basin, the number of extirpations and the biogeographic realm to

which the basin belongs. We used linear models to built all possible combinations of these five variables including the pairwise interactions. The model was simplified by investigating change in the Akaike Information Criterion (AIC) after stepwise selection of the terms.

Non-native species pool. For each biogeographical realm, we tested whether the non-native species are functionally different from the functional diversity of the native freshwater fish fauna, given the number of non-native species introduced, throughout two indices: 1) the functional diversity (FD) was computed as the volume of the minimum convex hull in the 5-dimensional functional space that includes all non-native species introduced in a given biogeographic realm and 2) the centroid distance (CD) was computed as the distance between the centroid of the non-native species pool and the centroid of the biogeographic realm native fauna. These two indices allowed us to measure if the pool of non-native species 1) hosted a functional diversity different than a functional diversity expected under a random selection of native species, given the number of non-native species (FD) and 2) localized in a different position in the functional space (CD) than the position expected under a random selection of native species, given the number of species.

For each biogeographic realm, to test whether the functional diversity and position in the functional space of the non-native species pool introduced in the realm was significantly different from functional diversity (and centroid distance) of a random subset of native species belonging to the realm, we used null models based on randomization of species pools. We simulated 999 assemblages of native species sorted in the biogeographic realm and for each, we measured FD (called $\mathrm{FD_{rand}}$) and CD (called $\mathrm{CD_{rand}}$). For each simulated assemblage, the number of sorted species was equal to the number of non-native species introduced in the realm considered. The standardized effect size (SES) was used to measure

the difference between observed values ($\mathrm{FD_{obs}}$ and $\mathrm{CD_{obs}}$) and null expectation ($\mathrm{FD_{rand}}$ and $\mathrm{CD_{rand}}$): $\mathrm{SES} = (\mathrm{IND_{obs}} - \mathrm{mean}(\mathrm{IND_{rand}}))/\mathrm{sd}(\mathrm{IND_{rand}})$ where IND is the name of used index (either FD or CD). The significance of the difference from null expectations was tested using a two-tailed test ($\propto < 0.05$). When $\mathrm{FD_{obs}}$ (or $\mathrm{CD_{obs}}$) is lower than 97.5 % of $\mathrm{FD_{rand}}$ (or $\mathrm{CD_{rand}}$) values, the functional diversity (and centroid distance) of the non-native species is lower than expected under random species pool. When $\mathrm{FD_{obs}}$ (or $\mathrm{CD_{obs}}$) is greater than 97.5 % of $\mathrm{FD_{rand}}$ (and $\mathrm{CD_{rand}}$) values, the functional diversity (or centroid distance) of the non-native species is higher than expected under random species sorting.

Because exotic species could host different functional traits than translocated species, we we tested whether the exotic species introduced in a realm are functionally different from the functional diversity of the native freshwater fish fauna, given the number of non-native species introduced, throughout FD and CD, following the same framework than for all non-native species.

All statistical analyses were performed with R software version 3.0 (R Development Core Team, 2014).

Author Contributions A.T., S.B and S.V. designed the study, discussed the results and wrote the manuscript. A.T., N.C., S.B. and S.V. built the fish functional database, O.B., S.B. and T.O. built the fish occurrence database and A.T. performed the analyses.

References

Albouy, C., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mouchet, M., Mercier, L., Culioli, J., Tomasini, J., Le Loc'h, F. & Mouillot, D. (2011) Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Marine Ecology Progress Series*, **436**, 17–28.

Azzurro, E., Tuset, V.M., Lombarte, A., Maynou, F., Simberloff, D., Rodríguez-Pérez, A. & Solé, R. V. (2014) External morphology explains the success of biological invasions. *Ecology Letters*, **17**, 1455–1463.

Baiser, B. & Lockwood, J.L. (2011) The relationship between functional and taxonomic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 134–144.

Bellwood, D.R., Goatley, C.H.R., Brandl, S.J. & Bellwood, O. (2014) Fifty million years of herbivory on coral reefs: fossils, fish and functional innovations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**, 20133046.

Blanchet, S., Grenouillet, G., Beauchard, O., Tedesco, P.A., Leprieur, F., Dürr, H.H., Busson, F., Oberdorff, T. & Brosse, S. (2010) Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecology letters*, **13**, 421–431.

Brosse, S., Beauchard, O., Blanchet, S., Dürr, H., Grenouillet, G., Hugueny, B., Lauzeral, C., Leprieur, F., Tedesco, P., Villéger, S. & Oberdorff, T. (2013) Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia*, **700**, 343–349.

Burnham, K.P., & Anderson, D.R. (2004). Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research*, **33**, 261-304.

Cadotte, M.W., Cardinale, B.J., & Oakley, T.H. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 17012-17017.

Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079–1087.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D. a, Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.

Casal, C.M.V. (2006). Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions*, 8, 3-11.

Chang, A. L., Grossman, J. D., Spezio, T. S., Weiskel, H. W., Blum, J. C., Burt, J. W. Muir, A. A., Piovia-Scott, J., Veblen, K. E. & Grosholz, E. D. (2009) Tackling aquatic invasions: risks and opportunities for the aquarium fish industry. *Biological Invasions,* 11, 773-785.

Chucholl, C. (2013). Invaders for sale: trade and determinants of introduction of ornamental freshwater crayfish. *Biological Invasions*, **15**, 125-141.

Copp, G.H., Templeton, M. & Gozlan, R.E. (2007) Propagule pressure and the invasion risks of non-native freshwater fishes: a case study in England. *Journal of Fish Biology*, **71**, 148-159.

Essl, F., Dullinger, S., Rabitsch, W., Hulme, P.E., Hülber, K., Jarošík, V., Kleinbauer, I., Krausmann, F., Kühn, I., Nentwig, W., Vilà, M., Genovesi, P., Gherardi, F., Desprez-Loustau, M.-L., Roques, A. & Pyšek, P. (2011) Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 203–207.

Farré, M., Tuset, V.M., Maynou, F., Recasens, L. & Lombarte, A. (2013) Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological Indicators*, **29**, 159–166.

Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. & DeClerck, F. (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, **12**, 22–33.

Flynn, D.F.B., Mirotchnick, N., Jain, M., Palmer, M.I. & Naeem, S. (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, **92**, 1573–1581.

Froese, R. & Pauly, D. (2013) Fishbase. World Wilde Web electronic publication. Available at: http://www.fishbase.org (accessed on 8 May 2013).

Gertzen, E., Familiar O., Leung, B. (2008). Quantifying invasion pathways: fish introductions from the aquarium trade. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* **65**, 1265-1273.

Gozlan, R.E. (2008) Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish and Fisheries*, **9**, 106–115.

Gozlan, R.E., Britton, J.R., Cowx, I. & Copp, G.H. (2010) Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, **76**, 751–786.

Hobbs, R., Arico, S. & Aronson, J. (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 1–7.

Hossain, M. Y., Rahman, M. M., Ahmed, Z. F., Ohtomi, J., & Islam, A. B. M. S. (2008). First record of the South American sailfin catfish Pterygoplichthys multiradiatus in Bangladesh. *Journal of Applied Ichthyology*, **24**, 718-720.

Hulme, P.E., Pysek, P., Nentwig, W. & Vilà, M. (2009) Ecology. Will threat of biological invasions unite the European Union? *Science*, **324**, 40–41.

IUCN (2014) *The IUCN Red List of Threatened Species*, http://www.iucnredlist.org. Downloaded on 17 November 2014.

Isbell, F., Tilman, D., Polasky, S., & Loreau, M. (2015). The biodiversity-dependent ecosystem service debt. *Ecology letters*, **18**, 119-134.

Josse, J. & Husson, F. (2012) Handling missing values in exploratory multivariate data analysis methods. *Journal de la Société Française de Statistiques*, **153**, 79–99.

Keeler, B.L., Polasky, S., Brauman, K.A., Johnson, K.A., Finlay, J.C., O'Neill, A., et al. (2012). Linking water quality and well-being for improved assessment and valuation of ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 18619-18624.

Laliberté, E., & Tylianakis, J.M. (2012). Cascading effects of long-term land-use changes on plant traits and ecosystem functioning. *Ecology*, **93**, 145-155.

Lawton, J.H. (1994) What do species do in ecosystems? *Oikos*, **71**, 367–374.

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.

Leprieur, F., Tedesco, P.A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H.H., Brosse, S. & Oberdorff, T. (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, **14**, 325–334.

Leitao, R.P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonc, A.F.P., Mouillot, D. (2016) Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc. R. Soc. B.*, **283**, 20160084.

Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M.L.J. & Tedesco, P.A. (2007) Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**, 545–567.

Levine, J.M. & Antonio, C.M.D. (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, **87**, 15–26.

Lombarte, A., Gordoa, A., Whitfield, A.K., James, N.C. & Tuset, V.M. (2012) Ecomorphological analysis as a complementary tool to detect changes in fish communities following major perturbations in two South African estuarine systems. *Environmental Biology of Fishes*, **94**, 601–614.

Lyashevska, O. & Farnsworth, K.D. (2012) How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecological Indicators*, **18**, 485–492.

Matsuzaki, S.S., Sasaki, T. & Akasaka, M. (2013) Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 1071–1082.

Montaña, C.G. & Winemiller, K.O. (2010) Local-scale habitat influences morphological diversity of species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river. *Ecology of Freshwater Fish*, **19**, 216–227.

Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., et al. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biol*, **11**, e1001569.

Moyle, P.B. & Marchetti, M.P. (2006) Predicting Invasion Success: Freshwater Fishes in California as a Model. *BioScience*, **56**, 515-524.

Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**, 734–737.

Naeem, S. & Wright, J.P. (2003) Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6**, 567–579.

Nelson, J.S. (2006) *Fishes of the World*, 4th ed. (ed. by J.W.& Sons) Wiley, New York, NY.

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.

Padilla, D.K. & Williams, S. L. (2004) Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 131-138.

Page, L. M., & Robins, R. H. (2006). Identification of sailfin catfishes (Teleostei: Loricariidae) in south eastern Asia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, **54**, 455-457.

Pease, A.A., Taylor, J.M., Winemiller, K.O. & King, R.S. (2015) Ecoregional, catchment, and reach-scale environmental factors shape functional-trait structure of stream fish assemblages. *Hydrobiologia*, **753**, 265–283.

Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, **5**, 402–411.

R Development Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available at http://www.r-project.org/.

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

Rixon, C.A.M., Duggan, I.C., Bergeron, N.M.N., Ricciardi, A. & MacIsaac, H. J. (2005). Invasion risks posed by the aquarium trade and live fish markets on the Laurentian Great Lakes. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 1365-1381.

Safi, K., Cianciaruso, M. V, Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K. & Diniz-Filho, J.A.F. (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **366**, 2536–2544.

Sax, D. & Gaines, S. (2008) Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11490–11497.

Strayer, D.L. (2010). Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater biology*, **55**, 152-174.

Strecker, A.L., Campbell, P.M., & Olden, J.D. (2011). The aquarium trade as an invasion pathway in the Pacific Northwest. *Fisheries*, **36**, 74-85.

Taylor, B.W. & Irwin, R.E. (2004) Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 17725–17730.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y.C., et al. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.

Thuiller, W., Lavorel, S., Sykes, M.T. & Araújo, M.B. (2006) Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions*, **12**, 49–60.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C.L. Nowak, M.A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371,** 65-66.

Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., & Villéger, S. (2016a) Worldwide freshwater fish homogenization is driven by a few widespread non-native species. *Biological Invasions*, **18**, 1295-1304

Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S., Villéger, S., (2016b) Global functional diversity of freshwater fish in concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Scientific Report*, **6**, 22125

Van Kleunen, M., Weber, E. & Fischer, M. (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, **13**, 235–245.

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.

Villéger, S., Ramos Miranda, J., Flores Hernández, D. & Mouillot, D. (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, **20**, 1512–1522.

Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T. & Brosse, S. (2011) Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 18003–18008.

Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T. & Brosse, S. (2014) From current distinctiveness to future homogenization of the world's freshwater fish faunas. *Diversity and Distributions*, **21**, 223–235.

Winemiller, K. (1991) Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, **61**, 343–365.

Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didziulis, V., Hejda, M., Hulme, P.E., Lambdon, P.W., Pergl, J., Pysek, P., Roy, D.B. & Kühn, I. (2009) Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 21721–21725.

Tables

Table 1. Changes in taxonomic and functional diversity of freshwater fish assemblages following native species extirpations and non-native species introductions.

Biogeographic realms	Change in Functional Diversity (δFD)	Change in Taxonomic Diversity (δTD)	Ratio δFD/δTD
Afrotropical (n=83)	1.30±1.58 [1.00-1.69]	1.05±0.15 [1.00-1.29]	1.15±0.84 [0.97-1.33]
Australian (n=136)	2.91±4.27 [1.00-7.70]	1.18±0.20 [1.00-1.62]	2.20±2.60 [0.99-6.05]
Nearctic (n=164)	3.47±11.15 [0.99-9.86]	1.25±0.54 [1.00-2.45]	1.86±3.80 [0.85-4.77]
Neotropical (n=138)	2.12±4.31 [1.00-5.26]	1.08±0.17 [1.00-1.43]	1.70±2.85 [0.99-4.15]
Oriental (n=48)	1.53±1.92 [1.00-4.37]	1.05±0.14 [1.00-1.40]	1.33±1.26 [0.98-2.98]
Palearctic (n=241)	2.94±10.54 [1.00-3.85]	1.24±0.34 [1.00-1.89]	1.83±4.98 [0.88-2.51]
World (n=811)	2.65±8.07 [1.00-7.24]	1.17±0.34 [1.00-1.74]	1.78±3.61 [0.89-4.96]

Both changes in taxonomic and functional diversity were calculated as the ratio between the current and historical values of these indices, respectively (i.e. values higher than 1 indicate an increase from historical to current situation). For each biogeographic realm and the world, the mean and standard deviation are shown in the first row and the confidence interval at 95% in the second row for each biodiversity metric. The number of river basins (n) is indicated in brackets.

Table 2. Determinants of changes in functional diversity of freshwater fish assemblages following native species extirpations and non-native species introductions.

Biogeographic realm	Variables	*df*	Sum of Squared	F value	P value	
Afrotropical	FD historic (log)	1	6.81	73.55	<0.001	***
	Nb. Non-natives species (log+1)	1	0.93	9.99	0.005	**
	Prop. Exotic species	1	0.15	1.59	0.220	ns
	FD historic (log) x Nb. Non-natives species (log+1)	1	1.08	11.68	0.002	**
	FD historic (log) x Proportion of Exotic species	1	0.47	5.03	0.035	*
	Nb. Non-natives species (log+1) x Prop. Exotic species	1	0.01	0.02	0.901	ns
	Residuals	22	2.04			
Australian	FD historic (log)	1	33.97	271.78	<0.001	***
	Nb. Non-natives species (log+1)	1	11.19	89.61	<0.001	***
	Prop. Exotic species	1	2.39	19.14	<0.001	***
	FD historic (log) x Nb. Non-natives species (log+1)	1	2.25	17.97	<0.001	***
	FD historic (log) x Proportion of Exotic species	1	2.41	19.26	<0.001	***
	Nb. Non-natives species (log+1) x Prop. Exotic species	1	0.07	0.53	0.467	ns
	Residuals	90	11.25			
Nearctic	FD historic (log)	1	55.50	422.05	<0.001	***
	Nb. Non-natives species (log+1)	1	23.58	179.30	<0.001	***
	Proportion of Exotic species	1	1.90	14.46	<0.001	***
	FD historic (log) x Nb. Non-natives species (log+1)	1	15.55	118.25	<0.001	***
	FD historic (log) x Proportion of Exotic species	1	0.74	5.59	0.020	*
	Nb. Non-natives species (log+1) x Prop. Exotic species	1	0.77	5.84	0.017	*
	Residuals	101	13.28			
Neotropical	FD historic (log)	1	27.23	97.03	<0.001	***
	Nb. Non-natives species (log+1)	1	0.14	0.49	0.487	ns
	FD historic (log) x Nb. Non-natives species (log+1)	1	2.25	8.01	0.007	**
	Residuals	43	12.07			
Oriental	FD historic (log)	1	7.17	28.33	<0.001	***
	Nb. Non-natives species (log+1)	1	2.25	8.91	0.007	**
	FD historic (log) x Nb. Non-natives species (log+1)	1	0.14	0.56	0.462	ns
	Residuals	23	5.82			
Palearctic	FD historic (log)	1	49.58	448.27	<0.001	***
	Nb. Non-natives species (log+1)	1	23.76	214.82	<0.001	***
	Proportion of Exotic species	1	0.64	5.80	0.017	*
	FD historic (log) x Nb. Non-natives species (log+1)	1	18.32	165.69	<0.001	***
	FD historic (log) x Proportion of Exotic species	1	2.04	18.45	<0.001	***
	Nb. Non-natives species (log+1) x Prop. Exotic species	1	0.01	0.01	0.961	ns

For each biogeographic realm, the contributions of four variables and their pairwise interactions to the change in functional diversity were assessed using a linear model. Predictor variables were: historical functional diversity (FD historic (log)), the number of non-native species (Nb. Non-natives species (log+1)), the proportion of exotic species (i.e. native from another realm, Prop. Exotic species) and the number of extirpated species (Nb. ext. species (log+1)). FD historic, Nb. Non-natives species and Nb. ext. species were log-transformed. A complete model was built and simplified using an AIC-stepwise procedure. The best models (with the lowest AIC) are presented here.

Table 3. Functional diversity of non-native species and exotics species introduced in each realm

Biogeographic realms	Pool	Number of species	Observed	SES	P values
Afrotropical					
	Introductions	44	17.50	-1.04	0.031
	Exotics	18	1.88	-0.93	0.064
Australian					
	Introductions	52	35.30	**-1.40**	**0.016**
	Exotics	33	8.97	**-1.24**	**0.006**
Nearctic					
	Introductions	220	368.16	-0.11	0.493
	Exotics	46	61.61	0.89	0.869
Neotropical					
	Introductions	70	63.72	**-1.38**	**0.004**
	Exotics	27	7.39	**-0.97**	**0.008**
Oriental					
	Introductions	56	97.61	-0.29	0.464
	Exotics	29	20.21	-0.65	0.248
Palearctic					
	Introductions	168	279.01	-0.39	0.411
	Exotics	32	20.41	-0.36	0.441

For each biogeographic realm, the observed functional diversity of all the non-native species (Introductions) and of only the non-native species native from other biogeographic realm (Exotic) introduced in the realm were compared to the functional diversity of the native species of the realm using a null model. We simulated 999 assemblages of the same species richness where species were randomly sorted among the native species pool belonging to the realm. The standardized effect size (SES) was used to measure the difference between observed values ($\mathrm{FD_{obs}}$) and null expectation ($\mathrm{FD_{rand}}$): $\mathrm{SES} = (\mathrm{FD_{obs}} - \mathrm{mean}(\mathrm{FD_{rand}}))/\mathrm{sd}(\mathrm{FD_{rand}})$. A negative SES means that the observed FD of the non-native species pool (all introduced species or exotic species) is lower than expected under a random choice of the same number of species in the native species pool (H0) whereas a positive SES means that the observed FD is higher than expected under H0. The significance of the difference from null expectations was tested using a two-tailed test ($\alpha < 0.05$). The SES values significantly different from the null expectation ($p < 0.025$ or $p > 0.975$) are in bold font. See Table S2, in Supplementary Material, the same analysis on the centroid distance (CD) for all non-native species and exotic species.

FIGURE LEGEND

Figure 1. Changes in taxonomic and functional diversity of the world freshwater fish assemblages following native species extirpations and non-native species introductions. (**a)** Changes in taxonomic diversity (δTD**),** and **(b)** changes in functional diversity (δFD) were calculated as the ratio between the current and historical fish diversity for each river basin (i.e. values higher than 1 indicate an increase from historical to current situation; NC means "No change"). **(c)** Classes of changes in functional diversity vs changes in taxonomic diversity (δFD/δTD). River basins in grey did not experience non-native species introductions nor native species extirpations. For each metric, the world map shows the spatial distribution of the indices (at the left) and the proportion of basins in each class of the metric in each realm is shown besides.

Figure 2. Relation between the changes in functional diversity and taxonomic diversity of freshwater fish assemblages following native species extirpations and non-native species introductions. Changes in TD and FD were calculated as the ratio between current and historical values of indices. For each biogeographic realm, the relationship between δFD and δTD was tested using linear and polynomial regressions to account for potential curvilinear relationship, and the most parsimonious model (i.e. with the lowest AICc) was kept. Equation of the best model and its R^2 value are given at the top of each plot. See Table S1 in appendix for detail for both linear and polynomial model summaries. The dotted line represents the identity line (δFD = δTD).

Figure 1 :

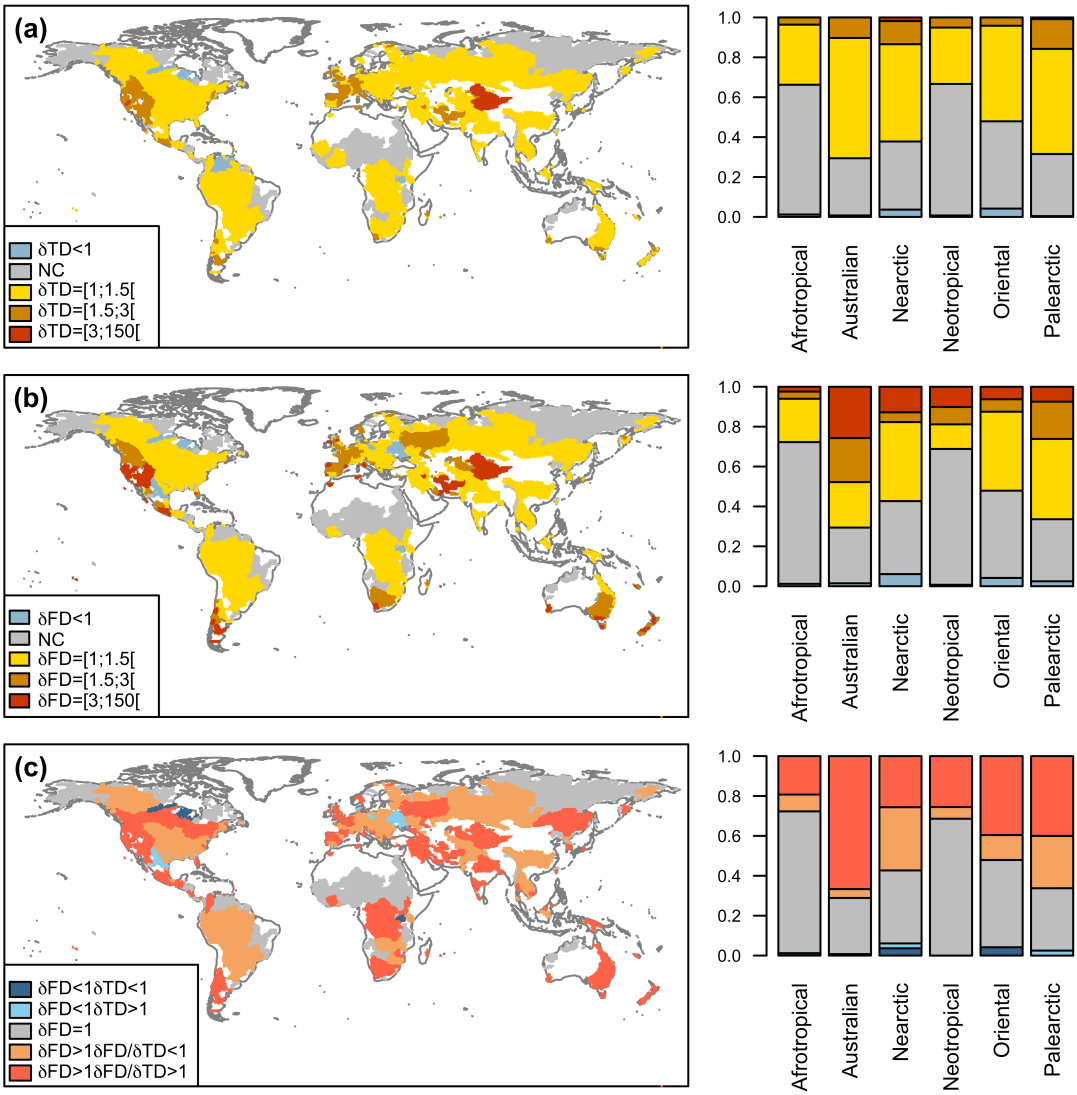
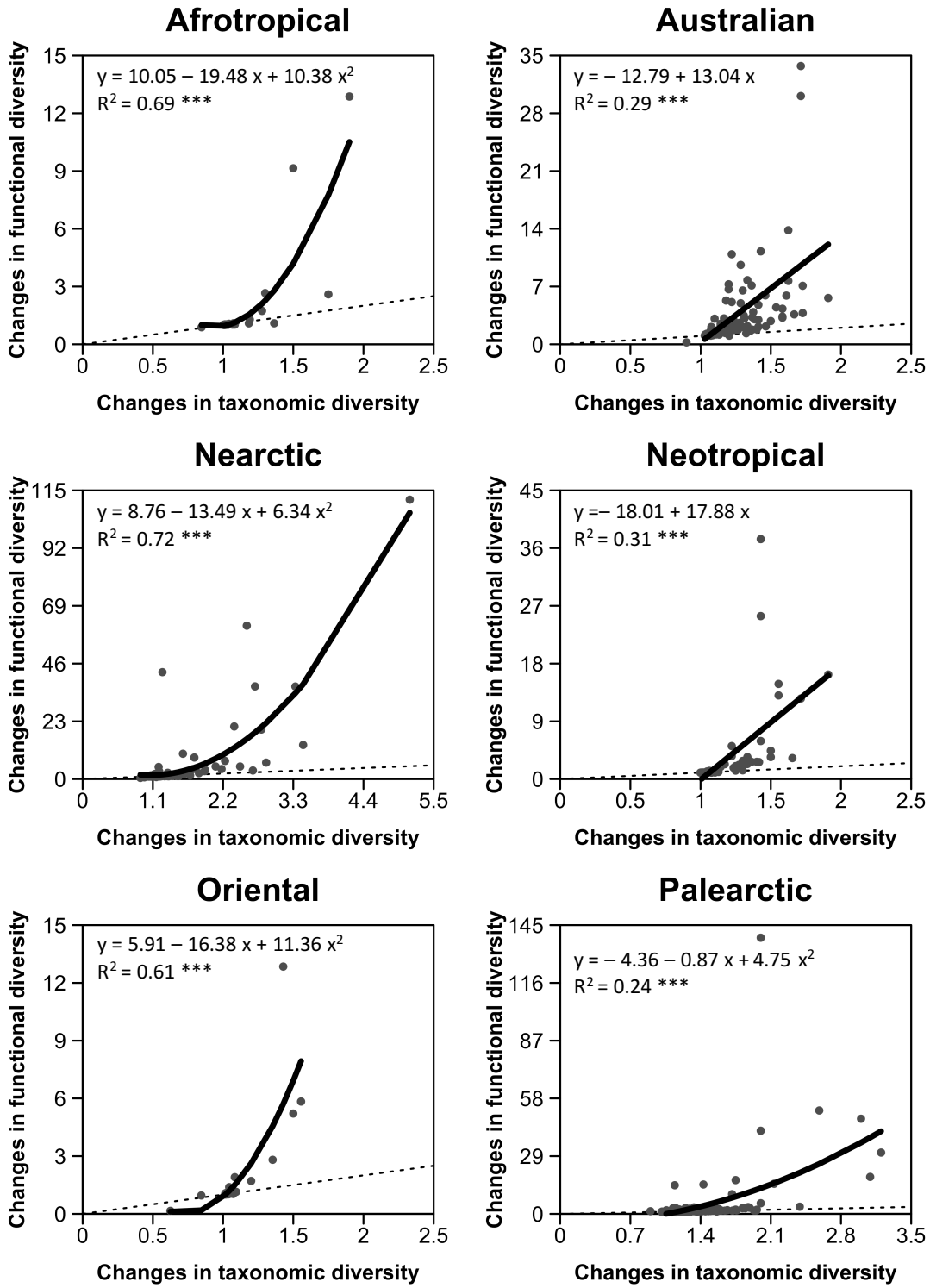

(a)
δTD<1
NC
δTD=[1;1.5[
δTD=[1.5;3[
δTD=[3;150[
(b)
δFD<1
NC
δFD=[1;1.5[
δFD=[1.5;3[
δFD=[3;150[
(c)
δFD<1δTD<1
δFD<1δTD>1
δFD=1
δFD>1δFD/δTD<1
δFD>1δFD/δTD>1
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Afrotropical
Australian
Nearctic
Neotropical
Oriental
Palearctic

Figure 2 :


Afrotropical
y = 10.05 – 19.48 x + 10.38 x2
R2 = 0.69 ***
Australian
y = – 12.79 + 13.04 x
R2 = 0.29 ***
Nearctic
y = 8.76 – 13.49 x + 6.34 x2
R2 = 0.72 ***
Neotropical
y =– 18.01 + 17.88 x
R2 = 0.31 ***
Oriental
y = 5.91 – 16.38 x + 11.36 x2
R2 = 0.61 ***
Palearctic
y = – 4.36 – 0.87 x + 4.75 x2
R2 = 0.24 ***
Changes in functional diversity
Changes in taxonomic diversity

Chapitre V

SYNTHÈSE
&
PERSPECTIVES

© 2015 Walter Bonomo

"Le besoin de comprendre, aussi bien au niveau d'un événement banal que d'une réalité plus globale, paraît être une nécessité fondamentale de l'être humain."

Hubert Reeves, *Je n'aurai pas le temps***,** 2008

Dans un contexte de changements globaux, il est urgent de caractériser l'impact des activités humaines sur les changements de composition d'espèces (Vitousek et al. 1996 ; Dudgeon et al. 1996 ; Leprieur et al. 2008a), mais également sur le fonctionnement des écosystèmes (Diaz et al. 2007). De plus en plus d'études tendent à prendre en compte le rôle écologique des organismes dans le fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al. 2005 ; Villéger et al. 2008 ; Violle et al. 2014). Les relations entre diversités taxonomique et fonctionnelle ont fait l'objet de nombreuses études depuis le début des années 90, mais les résultats restent contrastés selon les taxa et les échelles spatiales étudiées (Lamouroux et al. 2002 ; McGill et al. 2006 ; Diaz et al. 2007 ; Safi et al. 2011 ; Pease et al. 2015). Ce manque de congruence réside en partie dans la difficulté de définir pour beaucoup de taxa quels sont les traits fonctionnels qui relatent au mieux la diversité fonctionnelle des assemblages. En effet, les traits fonctionnels utilisés pour décrire la diversité fonctionnelle sont très variables selon les études, même au sein de chaque taxon. Pour les poissons, par exemple, aussi bien des traits morphologiques (Gatz 1979 ; Webb 1984 ; Montaña & Winemiller 2010), anatomiques ou écologiques (Balon 1975 ; Winemiller & Rose 1992) sont utilisés, tous ayant pour objectif de décrire la diversité fonctionnelle.

En fait, ces études reflètent l'hétérogénéité des informations disponibles sur les caractéristiques écologiques des espèces. Parmi les traits fonctionnels disponibles pour les poissons d'eau douce, les caractéristiques morphologiques sont aujourd'hui les seuls traits disponibles pour des études macro-écologiques afin d'appréhender la diversité fonctionnelle pour une large gamme d'espèces.

Je dresserai d'abord une synthèse des résultats obtenus dans cette thèse, pour proposer des perspectives qui me semblent nécessaires pour compléter les résultats obtenus ici et mener plus avant ce travail de thèse.

V.1. Synthèse : Une congruence limitée entre diversités taxonomique et fonctionnelle pour les assemblages de poissons d'eau douce.

Afin de caractériser le rôle des activités humaines, en particulier sur la diversité fonctionnelle, il a été indispensable en premier lieu de décrire et comprendre les patrons de diversité fonctionnelle historique (c'est-à-dire antérieurs aux activités humaines) en relation avec les patrons de diversité taxonomique (Guégan et al. 1998 ; Oberdorff et al. 2011).

V.1.1. La diversité fonctionnelle historique contraste avec la diversité taxonomique à l'échelle globale

Le premier résultat important de ce travail de thèse a été de mettre en évidence un manque de congruence entre diversité taxonomique et diversité fonctionnelle chez les poissons d'eau douce à l'échelle des grandes zones biogéographiques (Article **P1**).

Ce résultat montre que le nombre d'espèces ne permet pas d'inférer les autres facettes, en particulier la facette morphologique de la diversité fonctionnelle et renforce l'idée que pour mesurer la biodiversité, il est nécessaire de prendre en compte plusieurs facettes (Naeem et al. 1994 ; Tilman et al. 1997 ; Farré et al. 2013 ; Lombarte et al. 2012 ; Montaña and Winemiller 2010). Ce résultat corrobore d'autres études sur les poissons d'eau douce à une échelle spatiale plus limitées, par exemple en Europe (Villéger et al. 2013) ou sur d'autres taxons tels les oiseaux de l'ordre des Passériformes (Ricklefs 2012).

Au delà d'une compréhension historique des patrons de biodiversité, ces résultats peuvent contribuer à des applications en termes de gestion et de conservation de la biodiversité. En effet, nous avons démontré que la diversité fonctionnelle ne présage pas de la vulnérabilité fonctionnelle. La forte diversité fonctionnelle de la zone Néotropicale serait peu affectée par une extinction de ses espèces les plus vulnérables alors que les zones Paléarctique et Néarctique seraient susceptibles de perdre plus d'un tiers de leur diversité fonctionnelle, alors qu'elles abritent déjà une faible diversité fonctionnelle et taxonomique. Ce type de résultat

est cohérent avec d'autres études du même type sur les poissons récifaux, où également la diversité taxonomique n'est pas corrélée à la diversité fonctionnelle (Parravicini et al. 2014). Cela témoigne que la diversité fonctionnelle est portée par des espèces vulnérables (soit par leur faible aire de répartition soit considérées comme tel par l'IUCN) dans les zones à faible diversité fonctionnelle. Un tel résultat suggère que, au delà de protéger les zones à forte diversité taxonomique, comme les points chauds de biodiversité, notre étude montre que même les zones de faible diversité sont susceptibles de connaître une forte perte de leur diversité fonctionnelle dans un contexte de changement global et une perte attendue d'espèces au cours de ce siècle (Vander Zanden 2005 ; Hulme et al. 2009 ; Essl et al. 2010).

V.1.2. Les espèces non-natives ont fortement contribué à modifier les patrons historiques de biodiversité

Dans un second temps, nous avons quantifié l'impact des activités humaines sur la diversité taxonomique et fonctionnelle d'un clade sous pressions anthropiques fortes. Ces travaux font suite à plusieurs études publiées depuis une dizaine d'années qui visent à comprendre les impacts des activités humaines sur les changements taxonomiques de compositions des assemblages de poissons à larges échelles spatiales (Olden & Poff 2004 ; Olden & Rooney 2006 ; Leprieur et al. 2008a ; Olden & Kennard 2010 ; Villéger et al. 2011). Il a été démontré que les introductions d'espèces non-natives, plus fréquentes que les extirpations d'espèces natives, ont contribué à augmenter localement la diversité taxonomique, en particulier dans les zones fortement anthropisées, telles que l'Europe de l'Ouest ou l'Amérique du Nord (Leprieur et al. 2008a). Ces changements ont également induit un changement de la ressemblance entre les faunes de poissons d'eau douce à l'échelle globale (Villéger et al. 2011). Cependant, à ce stade, les patrons globaux montrés par Villéger et al. (2011) restaient contrastés entre des situations d'homogénéisation (c'est-à-dire une augmentation de la ressemblance) et des situations de différentiation (c'est-à-dire une diminution de la ressemblance).

Nous avons démontré que les processus d'homogénéisation et de différentiation sont dus principalement au même phénomène, à savoir de nombreuses d'introductions d'espèces non-

natives (Article **P2**). Nous avons surtout pu mettre en évidence le caractère transitoire des situations de différentiation qui pourraient sous l'effet de l'augmentation des introductions d'espèces de part le monde se transformer en situations d'homogénéisation et ainsi conduire à une forte homogénéisation globale des faunes de poissons partout dans le monde.

De plus, nous avons également montré que toutes les espèces non-natives n'avaient pas eu le même effet sur ces changements (Article **P3**). Quelques espèces, largement introduites partout dans le monde, expliquent à elles seules, une grande part de ces changements. Ces résultats mettent en lumière le rôle majeur des activités humaines et soulignent la nécessité de régulation et de contrôle des espèces introduites pour limiter les changements de composition des assemblages de poissons d'eau douce.

Les espèces non-natives n'ont pas seulement contribué à modifier les patrons de diversité taxonomique, elles ont également fortement modifié les patrons de diversité fonctionnelle (Article **P4**). En effet, nous avons mis en évidence une augmentation de la diversité fonctionnelle des assemblages de poissons d'eau douce de 150%, en moyenne, soit plus de 7 fois plus importante que l'augmentation de la diversité taxonomique, qui est d'environ 20%. Un tel changement s'explique par les traits fonctionnels des espèces non-natives qui sont différents de ceux des faunes natives, en particulier dans les zones fortement impactées comme la zone Néarctique et Paléarctique. Les traits fonctionnels des espèces exotiques introduites dans ces zones contribuent également à renforcer la forte augmentation de la diversité fonctionnelle puisque qu'elles portent des traits fonctionnels éloignés des traits fonctionnels des espèces natives.

De plus, les changements observés de diversité fonctionnelle sont accentués dans les assemblages historiquement pauvres en diversité fonctionnelle. En effet, les espèces non-native introduites dans ces bassins versants ont des traits fonctionnels distinct des espèces natives. Ces assemblages sont donc les plus vulnérables face aux changements de composition des assemblages.

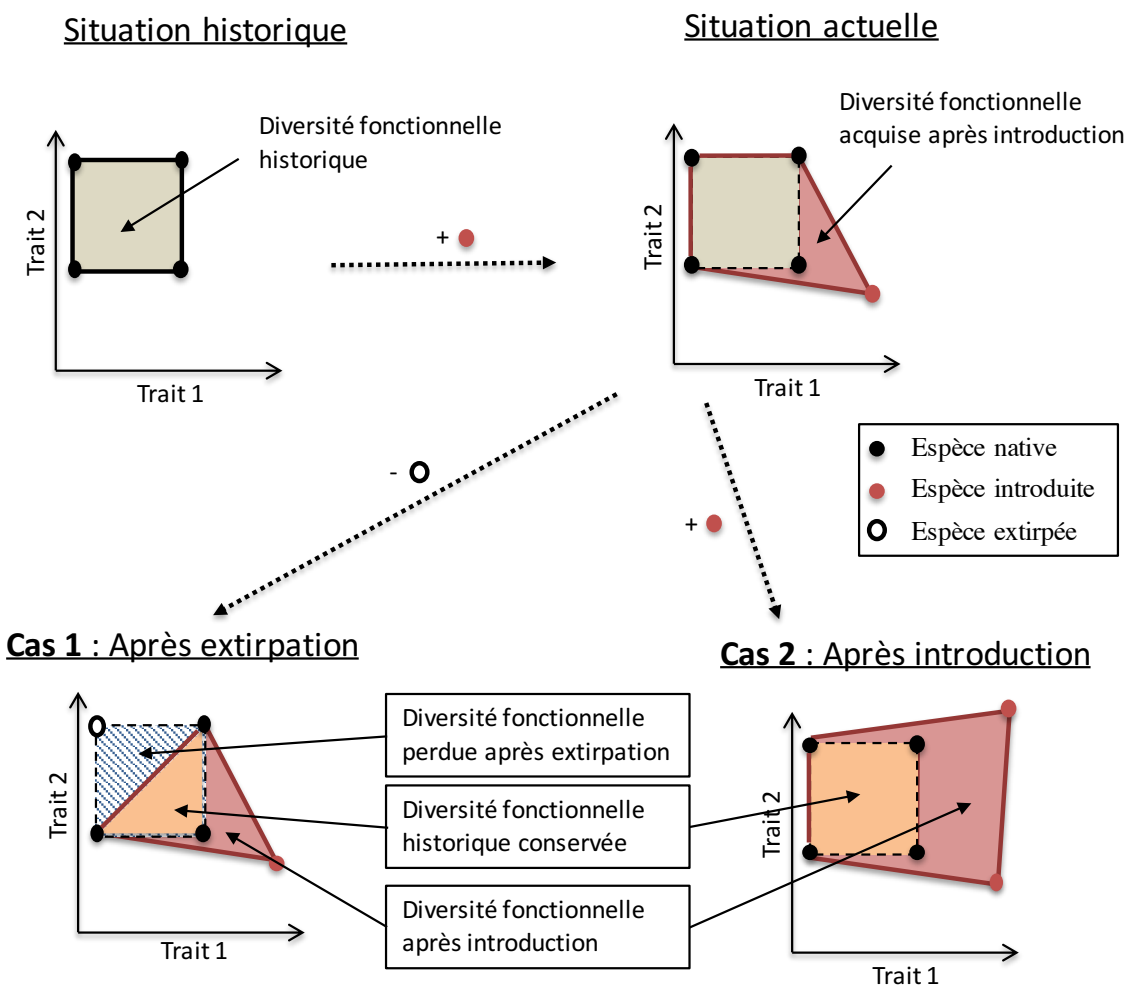
Dans un contexte d'augmentation des échanges internationaux, qui se traduit, entre autres par un développement du commerce d'aquariophile, les patrons des zones Néarctique et Paléarctique pourraient se généraliser aux autres zones biogéographiques dans les décennies à venir. En zone Orientale, par exemple, où le commerce aquariophile se développe considérablement (Padilla & Williams 2004), de futures introductions futures pourraient concerner des espèces ayant des traits fonctionnels extrêmes, puisque ces formes originales sont recherchées pour leur aspect esthétique (par exemple des Cichlidae tels que le scalaire *Pterophyllum scalare* ou le discus *Symphysodon discus* ou des Loricaridae du genre *Ancistrus* ou *Sturiosoma*), qui différent fortement des caractéristiques morphologiques des espèces natives. Cela est donc susceptible conduire à une augmentation drastique de la diversité fonctionnelle dans les basins recevant ces espèces.

De plus, dans un contexte de sixième crise massive d'extinction, plusieurs études s'accordent sur une augmentation du nombre d'extirpations d'espèces au cours du XXIe siècle (Vander Zanden 2005 ; Hulme et al. 2009 ; Essl et al. 2010), ce qui peut potentiellement jouer un rôle majeur dans les changements de diversité fonctionnelle, en particulier dans les zones où les espèces vulnérables supportent une grande partie de la diversité fonctionnelle, comme en zone Néarctique et Paléarctique (Article **P1**).

En fonction des changements futurs (introductions et/ou extirpations) les conséquences sur la diversité fonctionnelle peuvent se manifester de différentes façons, soit par un changement de position moyenne de la diversité fonctionnelle des assemblages au sein de l'espace fonctionnel (cas 1, encadré 8), soit par une augmentation encore plus importante de la diversité fonctionnelle (cas 2, encadré 8). Ainsi, l'effet combiné des introductions et extirpations à venir seraient à même de modifier en profondeur les patrons historiques, en particulier si les espèces extirpées portent des traits fonctionnels uniques.

Encadré 8. Illustration de changements de la diversité fonctionnelle d'un assemblage sous l'effet combiné des introductions et des extirpations d'espèces.

Soit un assemblage historique à 4 espèces qui possède une diversité fonctionnelle donnée (situation historique). Après introduction d'une espèce non-native, la diversité fonctionnelle augmente (situation actuelle). Cette situation est analogue à celle observée pour les assemblages de poissons d'eau douce. J'illustre ici 2 cas de changements potentiels futurs, à savoir un cas où une espèce serait extirpée (Cas 1) et un cas où une seconde espèce serait introduite, sans extirpation (Cas 2). Pour chaque cas, les indices de biodiversité (alpha et béta) relatent le changement temporel entre la situation historique et chacune des situations futures.



Changements depuis la situation historique	Situation actuelle	Cas 1	Cas 2
Alpha diversité taxonomique	Faible	Nul	**Fort**
Alpha diversité fonctionnellle	**Fort**	Faible	**Fort**
Béta diversité fonctionnelle	**Fort**	**Fort**	**Fort**
Contribution du turnover à la béta diversité fonctionnelle	Nul	**Fort**	Nul

V.2. Perspective 1 : Comprendre les patrons historiques de diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce et prédire leurs changements futurs.

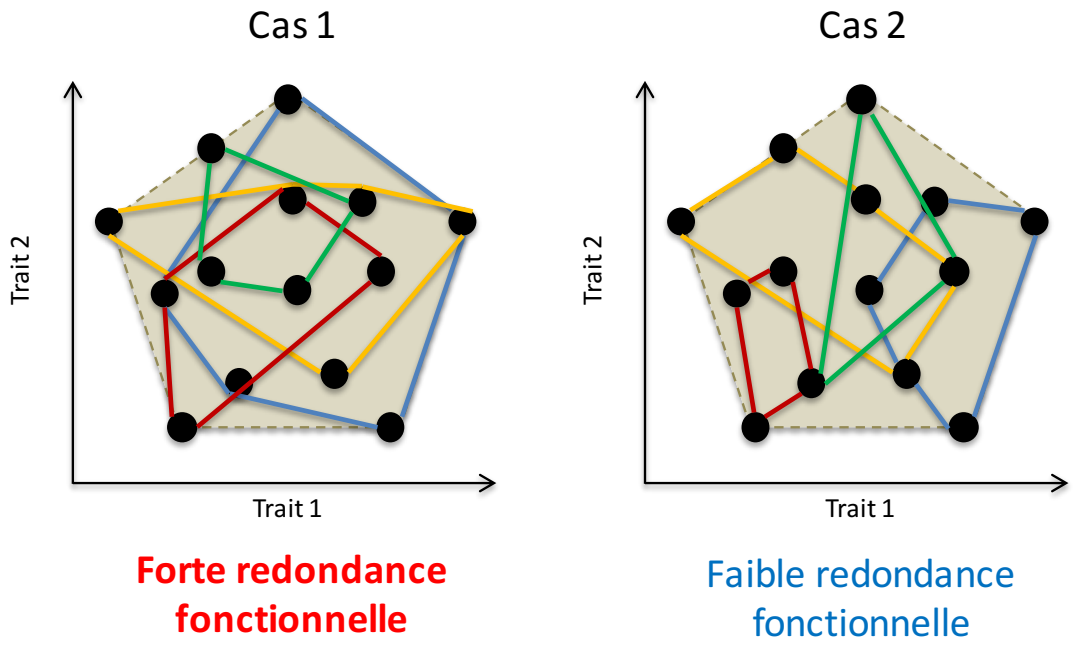
V.2.1. Caractériser la diversité fonctionnelle historique à l'échelle des bassins versants.

Afin d'affiner les patrons historiques de diversité fonctionnelle, j'envisage pour la suite de comparer les patrons de diversité fonctionnelle à ceux de diversité taxonomique à l'échelle des bassins versants pour tester dans quelles mesures le manque de congruence entre diversités taxonomique et fonctionnelle, observé à l'échelle des zones biogéographiques, se traduit à l'échelle des bassins versants.

En effet, la diversité fonctionnelle d'une zone biogéographique peut être inégalement répartie entre les assemblages des différents bassins versants (encadré 9). En effet, pour une même diversité fonctionnelle régionale, les différents assemblages peuvent abriter des diversités fonctionnelles locales très différentes. Pour cela, j'envisage d'étudier le niveau de redondance entre les assemblages (la béta diversité fonctionnelle) ainsi que sa décomposition en turnover et nestedness-resultant (Villéger et al. 2013).

Chaque assemblage d'une zone biogéographique peut abriter une forte alpha diversité fonctionnelle et partager entre eux une forte proportion de leur diversité fonctionnelle (c'est-à-dire une faible béta diversité, caractérisée par une faible contribution du turnover, encadré 9, cas 1). À l'inverse, chaque assemblage d'une zone biogéographique peut abriter une faible alpha diversité fonctionnelle et partager entre eux une faible proportion de leur diversité fonctionnelle (c'est-à-dire une forte béta diversité, caractérisée par une forte contribution du turnover, encadré 9, cas 2). Il n'est cependant pas possible d'inférer ces patrons à partir des résultats à l'échelle des zones biogéographiques, il serait alors intéressant de mener cette étude pour assemblages de poissons d'eau douce à l'échelle des bassins versants.

Encadré 9. Illustration théorique de l'organisation de la diversité fonctionnelle des assemblages au sein de la diversité fonctionnelle d'une zone biogéographique.
Soit un espace fonctionnel fixe représentant la diversité fonctionnelle d'une zone biogéographique (espace brun) et 4 assemblages théoriques (en couleur). Dans les 2 cas, les assemblages possèdent le même nombre d'espèces. Dans le cas 1, les assemblages partagent une forte diversité fonctionnelle (forte redondance fonctionnelle) alors que dans le cas 2, chaque assemblage abrite une forte diversité fonctionnelle unique. Ainsi, pour une même diversité fonctionnelle régionale, les indices d'alpha et béta diversité peuvent être très contrasté.



Indices de diversité	Cas 1	Cas 2
Alpha	**Forte**	Faible
Béta	Faible	**Forte**
Contribution du turnover	Faible	**Forte**

Étudier ces 2 facettes (alpha et béta) en relation avec leur pendant taxonomique peut permettre d'adapter les stratégies de conservation de la biodiversité à l'échelle régionale. En effet, selon si les patrons reflètent l'une ou l'autre des situations, la vulnérabilité de la diversité fonctionnelle sera différemment répartie entre les assemblages (encadré 9). Si chaque bassin

versant abrite une proportion unique de diversité fonctionnelle, cela témoignerait d'une forte vulnérabilité fonctionnelle, où tous les bassins versants devraient être conservés afin de maintenir la diversité fonctionnelle de la zone biogéographique. À l'inverse, une forte redondance sécuriserait d'avantage la diversité fonctionnelle d'une zone biogéographique qui serait partagée par plusieurs assemblages.

V.2.2. Prendre en compte le rôle des variables environnementales et historiques

J'envisage également de tester la contribution des variables environnementales, relatives aux trois grandes hypothèses généralement utilisées pour expliquer les patrons de diversité taxonomique au grain du bassin versant : aire-espèce ; énergie et histoire (Guégan et al. 1998 ; Oberdorff et al. 2011).

En effet, si la diversité fonctionnelle se révèle n'être pas uniquement déterminée par la diversité taxonomique, il se peut que les conditions environnementales aient également pu influencer les traits fonctionnels des espèces (Schleuter et al. 2012 ; Ordonez & Svenning 2016). Les processus historiques, par exemple, ont pu contribuer à conserver une faune taxonomiquement diversifiée (par exemple une forte diversité d'ordres) en maintenant des connexions avec les bassins voisins (Reyjol et al. 2007 ; Oberdorff et al. 2011 ; Tedesco et al. 2012). Ces processus pourraient également avoir contribué à maintenir une forte diversité fonctionnelle par la coexistence d'espèces appartenant à des ordres différents et ainsi morphologiquement différents. À l'inverse, dans un bassin versant isolé, l'extinction d'espèces, portant potentiellement des traits fonctionnels uniques, pourrait conduire à une diminution de la diversité taxonomique, étant donné la richesse spécifique. Ce type de patrons a pu être mis en évidence pour la diversité fonctionnelle d'assemblages de poissons d'eau douce à l'échelle régionale (Paese et al. 2015), mais mérite d'être testée pour les différentes zones biogéographiques du globe.

Nous pouvons également envisager que d'autres facteurs, tels que le climat ou la topographie des bassins aient pu contribuer à favoriser ou à l'inverse à éliminer certains traits fonctionnels (Swenson & Weiser 2010 ; Swenson et al. 2012 ; Šímová et al. 2014). Cela rejoint des hypothèses communément testées à plus petite échelle sur les communautés locales où une

communauté abritant des espèces fonctionnellement proches est souvent perçue comme le résultat de filtres environnementaux (Weiher & Keddy 1995 ; Gaston & Blackburn 2002). Ainsi, les caractéristiques climatiques et/ou topographiques pourraient influencer des traits fonctionnels particuliers, adaptés à ces conditions.

Ainsi, cette étude pourrait aider à comprendre comment les conditions environnementales ont contribué à modeler des variations de diversité fonctionnelle entre les bassins versants, étant donnée leur richesse spécifique, non seulement en terme de richesse spécifiques mais également en terme de diversité fonctionnelle.

V.2.3. Quelles sont les conséquences fonctionnelles de l'homogénéisation taxonomique ?

J'ai étudié dans l'article **P4** les conséquences des introductions d'espèces non-natives et des extirpations d'espèces natives sur les changements de diversité fonctionnelle en caractérisant les changements de la facette alpha de la diversité fonctionnelle, c'est à dire pour chaque assemblage, indépendamment des autres. Cependant, comme pour la facette taxonomique, ces changements ont également pu affecter la béta diversité fonctionnelle, c'est-à-dire le changement du degré de redondance fonctionnelle entre les assemblages.

En étudiant le changement de béta diversité d'un point de vue taxonomique, il a été démontré que les introductions d'espèces non natives sont le principal moteur de l'homogénéisation des faunes de poissons (Villéger et al. 2011 ; Article **P2**). D'un point de vue fonctionnel, la béta diversité fonctionnelle peut aussi permettre de mieux comprendre les conséquences des introductions et des extirpations.

Au vu des résultats issus de l'étude sur les changements de diversité fonctionnelle (**P4**), je prédis que, sous l'effet des introductions, les bassins historiquement pauvres fonctionnellement aient tendance à partager de plus en plus de diversité fonctionnelle avec les bassins plus riches, qui abritent déjà une forte diversité fonctionnelle. Ainsi, je m'attends à observer une homogénéisation fonctionnelle plus marquée que l'homogénéisation

taxonomique, comme cela a déjà été démontré sur les assemblages de poissons d'eau douce européens (Villéger et al. 2014).

V.2.4. Prendre en compte les scenarios de changements globaux pour prédire et anticiper les changements de dissimilarité fonctionnelle à l'échelle du globe.

Au delà des constatations des modifications actuelles de biodiversité, il serait utile de tester comment les futures introductions ou extirpations d'espèces pourraient affecter les patrons de diversité fonctionnelle observés. En effet, sous des pressions anthropiques croissantes, le nombre d'espèces non-natives est susceptible de fortement augmenter (Tonn 1990 ; Pimm 2014). En particulier dans des zones encore peu impactées, comme en Amérique du Sud ou en Afrique qui abritent encore relativement peu d'espèces non-natives.

La structure fonctionnelle des assemblages étant susceptible de représenter, au moins en partie le rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes (Farré et al. 2013 ; Lombarte et al. 2012 ; Montaña and Winemiller 2010), les changements futurs de composition d'espèces sous l'effet des invasions et des extirpations peuvent par conséquent affecter les services écosystémiques fournis aux sociétés humaines.

Il est donc nécessaire d'anticiper les situations à venir en simulant l'effet de futures introductions et/ou extirpations d'espèces sur la diversité fonctionnelle des bassins. Ce type de simulation a permis de prédire une augmentation importante de l'homogénéisation taxonomique chez les assemblages de poissons d'eau douce (Villéger et al. 2014). Il serait ainsi intéressant de reprendre ces simulations de changements futurs et d'en déduire les changements attendus en termes de diversité fonctionnelle.

La prédiction les changements attendus de diversité fonctionnelle sous différents scenarii d'invasion et d'extirpation pourrait constituer un outil aidant à anticiper les changements de fonctionnement des écosystèmes, ce qui constitue un challenge aussi bien pour la conservation de la biodiversité que pour la conservation des services écosystémiques fournis par la biodiversité aux sociétés humaines.

V.3. Perspective 2 : Intégrer d'autres facettes pour enrichir la compréhension des patrons de biodiversité des poissons d'eau douce à larges échelles

Nos conclusions sont ici basées sur une approche morphologique de la diversité fonctionnelle des poissons d'eau douce et restent aveugles face aux autres rôles que les espèces natives et non-natives peuvent jouer dans le fonctionnement des écosystèmes. Il serait cependant présomptueux de se limiter uniquement aux caractéristiques morphologiques pour inférer l'ensemble de la diversité fonctionnelle, qui ne représente qu'une partie du rôle fonctionnel des espèces dans leur environnement (Ricklefs 2004 ; Wainwright 2007). Ainsi, j'envisage ce travail comme une première étape, complémentaire à la diversité taxonomique, qui nécessite d'être approfondie et complétée avec d'autres métriques et d'autres traits fonctionnels, en particulier des traits écologiques qui pourraient permettre d'affiner les patrons et les conclusions écologiques.

J'envisage alors plusieurs perspectives pour améliorer la base de données des traits morphologiques (*FishMORPH*), par exemple en intégrant des mesures de variabilité intra spécifique ou en intégrant d'autres traits fonctionnels pouvant être mesurés sur les espèces.

Enfin, le manque de congruence entre la diversité taxonomique et fonctionnelle ouvre la perspective d'inclure la troisième facette de la biodiversité à larges échelles, à savoir la diversité phylogénétique.

V.3.1. Prendre en compte la variabilité intra spécifique

Une limite à ce travail est de ne pas avoir pris en compte la diversité intra-spécifique. Les caractéristiques morphologiques peuvent être variables entre les individus et il serait nécessaire de plus souvent quantifier le rapport entre variabilité intra- et inter-spécifiques (Münkemüller et al. 2012). Un nombre croissant d'études semblent montrer que la variabilité intra-spécifique n'est pas négligeable (Violle et al. 2012 ; Hulshof et al. 2013) et peut

représenter jusqu'à 25% de la variation des traits au sein d'une communauté (Jung et al. 2010). Chez les poissons d'eau douce, il existe une variabilité intra-spécifique non négligeable pour certaines espèces, aussi bien entre adultes mais surtout entre les juvéniles et les adultes (Zhao et al. 2015). Ces différences semblent être particulièrement marquées du fait de changements de régime au cours de la vie, mais nombre d'espèces changent de préférences écologiques au cours de leur vie, ce qui est susceptible d'affecter leur morphologie (Amundsen et al. 2003 ; Johansson et al. 2006 ; Zimmerman et al. 2009). Cependant, prendre en compte cette variabilité nécessite de connaître la morphologie des juvéniles de chaque espèce, une information qui est indisponible pour une majorité des espèces.

Cependant, une approche réalisable à court terme à partir de bases bibliographiques serait de mesurer la variabilité intra-spécifique au sein des adultes afin de mesurer la variance fonctionnelle intra-spécifique. En effet, j'ai co-encadré le stage d'un étudiant en M1 (Adrien Solacroup) sur ce sujet, ce qui a permis de quantifier cette variabilité intra-spécifique sur des traits morphologiques au sein des poissons Guyanais et Français (Annexe IV : Figure 1). Une première analyse montre que la variabilité intra-spécifique de la plupart des espèces testées est inférieure à la variabilité inter-spécifique. De plus, nous ne montrons pas de différences significatives entre une faune tempérée et tropicale, ce qui suggère que la variabilité intra-spécifique et inter-spécifique est constante, du moins entre ces 2 faunes. La généralisation et l'approfondissement de ce travail pourrait permettre de prendre en compte cette variabilité dans les modèles (Cianciaruso et al. 2009 ; Siefert et al. 2015 ; Münkemüller 2012) et ainsi pouvoir quantifier l'importance de la variation intra-spécifique au sein des assemblages de poissons d'eau douce.

V.3.2. Enrichir la base de données morphologiques avec d'autres traits anatomiques, morphologiques et écologiques

Pour les plantes, par exemple, de récentes études ont montré que le nombre optimal de traits pour caractériser fonctionnellement les espèces étaient entre 3 et 5 (Eklöf et al. 2013 ; Laughin 2014 ; Diaz et al. 2016). Pour les animaux, il est difficile de définir la nature et le nombre idéal de traits fonctionnels en raison de la complexité des fonctions des organismes hétérotrophes

(Lefcheck & Duffy 2015). Certains traits sont fortement corrélés entre eux tels que le poids et la taille. Par exemple, j'ai réalisé une étude en collaboration avec Luc Allard sur les relations taille-poids des poissons des petits cours d'eau de Guyane, qui révèle une relation allométrique très marquée entre poids et taille des poissons, indépendamment de l'ordre de poisson considéré (Allard et al. 2015). Cependant, d'autres traits sont de bons candidats pour venir enrichir le concept de diversité fonctionnelle.

Frimpong & Angermeier (2010) identifient plusieurs grandes catégories de traits utilisés en écologie des communautés de poissons, comme les traits morphologiques et physiologiques, les traits d'histoire de vie, les modes de reproduction, la position dans les chaines trophiques ou encore les associations des poissons avec les différents types de milieux. D'autres traits également pourraient s'avérer être de bons candidats comme ceux de défense à la prédation (forme du corps, épines, plaques osseuses ou encore le taux de toxines dans les organes) qui sont rarement considérés comme dans les analyses pour mesurer le rôle fonctionnel des poissons.

La fonction de nutrition par exemple pourrait être enrichie de mesures ayant trait au fonctionnement des organismes. La digestion et l'absorption de nutriments informent sur le type de régime alimentaire (Wrainwright 1988 ; Kramer 1995 ; Pease et al. 2012). Par exemple la taille du tractus digestif peut être relié à la capacité de digestion donc sur ce qu'ingèrent et assimilent les espèces (Zandona et al. 2015). C'est un trait très variable sous l'effet des régimes alimentaires entre les espèces mais également entre les individus d'une même espèce (exemple de la perche, Olsson et al. 2007).

De même, la gamme de tolérance thermique peut être relié à l'activité biologique des espèces (Peck et al. 2009). En effet, chaque espèce possède des seuils de température au delà desquels la survie n'est pas possible (Mora & Maya 2006). Dans un contexte de changement climatique, cette métrique a fait l'objet de nombreuses études en écologie aquatique, notamment à l'échelle des populations (Mora & Maya 2006 ; Comte et al. 2013). Prendre en compte la gamme de tolérance comme trait fonctionnel pourrait se révéler informatif, en particulier

pour étudier les conséquences des espèces non-natives dans un contexte de changement climatique (Peck et al. 2009).

Enfin, la capacité de respiration est également un trait fonctionnel qu'il serait utile de prendre en compte (Dolédec et al. 2011). Tous les poissons ne sont pas dotés de la même capacité physiologique pour capter l'oxygène (Dolédec et al. 2011). Certains tolèrent le manque d'oxygène, comme la carpe *Cyprinus carpio* ou le poisson rouge *Carassius auratus* ou au contraire développent des stratégies pour respirer dans l'air par l'intermédiaire d'un organe de respiration annexe : cavité buccale chez les anguilles ou encore le labyrinthe, situé au-dessus de la cavité branchiale, comme chez les Gourami (*Trichopsis sp.*) ou les combattants (*Betta sp.*).

Cependant, tous ces traits ne sont connus que pour une petite minorité des espèces et ne peuvent à l'heure actuelle être intégrés dans des études de macro-écologie. Pourtant, intégrer ces traits supplémentaires permettrait de tester si certains types de traits (morphologiques, anatomiques, histoire de vie) sont plus sensible aux variables historiques et aux changements actuels (Olden et al. 2006 ; Mims et al. 2012 ; Paese et al. 2012). Cela permettrait d'avoir une image globale des patrons de traits fonctionnels à l'échelle des assemblages et nous permettrait de mieux comprendre le rôle joué par les espèces au sein des assemblages, donc de mieux appréhender les conséquences des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes.

V.3.3. Prendre en compte la relation de parenté entre les espèces

La diversité phylogénétique qui considère les relations de parentés entre les espèces, est une des facettes de la biodiversité. Elle a un intérêt direct en termes de conservation des espèces (Winter et al. 2009 ; Thuillier 2014 ; Mouillot et al. 2016) et en particulier pour conserver l'héritage de l'évolution des espèces (« Tree of Life », Thuillier 2014 ; Mouillot et al. 2016).

Pour les poissons, il n'existe pas encore de phylogénies complètes (« super-arbre ») décrivant les relations de parentés entre les espèces. Cependant, de plus en plus d'études tendent à combler ce déficit, notamment celle de Betancur et al. (2013) qui regroupe plusieurs milliers d'espèces de poissons, dont 2000 espèces de poissons d'eau douce, environ, correspondent à nos espèces fonctionnellement décrites. Cette diversité phylogénétique pourrait être utilisée pour tester dans un premier temps le conservatisme des traits fonctionnels au sein de la phylogénie et s'il se révèle fort, pouvoir ainsi inférer les valeurs de traits fonctionnels d'espèces écologiquement mal connues.

Bien que des relations positives entre diversités phylogénétique, fonctionnelle et taxonomique soient attendues, la forme précise de ces relations ainsi que leurs déterminants environnementaux restent encore méconnus pour beaucoup de taxa (Losos 2008). En effet, des assemblages avec la même richesse spécifique peuvent différer en termes de diversité phylogénétique en raison de leurs différentes histoires évolutives (Webb 2002 ; Winter et al. 2009), comme cela a été montré pour la diversité fonctionnelle. Safi et al. (2011) proposent un cadre conceptuel ou la diversité phylogénétique est considérée comme une mesure de l'évolution des traits fonctionnels dans le temps. Ainsi, dans ce cadre de travail, il est possible d'étudier comment le temps a agit sur l'évolution et la divergence des traits fonctionnels et ainsi comprendre comment des assemblages abritent des espèces fonctionnellement et/ou phylogénétiquement distincts.

Dans une perspective d'étude des différentes facettes de la biodiversité, si la diversité phylogénétique est faiblement corrélée aux diversités taxonomique et fonctionnelle à cause des convergences entre espèces de clades différentes et/ou des radiations évolutives dans certains clades, alors utiliser la diversité phylogénétique comme une troisième facette de la biodiversité et la comparer aux autres facettes de la biodiversité peut s'avérer nécessaire dans l'optique de conserver l'ensemble des facettes de la biodiversité.

Références bibliographiques

Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S.C., Bussing, W., Stiassny, M.L.J., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J. V, Heibel, T.J., Wikramanayake, E., Olson, D., Lopez, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Perez, M.H.S. & Petry, P. (2008) Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *Bioscience*, 58, 403-414.

Allard, L., Toussaint, A., Vigouroux, R., & Brosse, S. (2015). Length-weight relationships of 58 fish species in French Guiana streams. *Journal of Applied Ichthyology*, 31, 567-570.

Allison, P. D. (1999). Multiple imputation for missing data: A cautionary tale.

Amundsen, P. A., Bøhn, T., Popova, O. A., Staldvik, F. J., Reshetnikov, Y. S., Kashulin, N. A., & Lukin, A. A. (2003). Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild. *Hydrobiologia*, 497, 109-119.

Azzurro, E., Tuset, V. M., Lombarte, A., Maynou, F., Simberloff, D., Rodríguez-Pérez, A., & Solé, R. V. (2014). External morphology explains the success of biological invasions. *Ecology letters*, 17, 1455-1463.

Baiser, B., Olden, J. D., Record, S., Lockwood, J. L., & McKinney, M. L. (2012). Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 4772-4777.

Balian, E. V., Segers, H., Martens, K., & Lévéque, C. (2008). The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. In Freshwater Animal Diversity Assessment (pp. 627-637). Springer Netherlands.

Balon, E. K. (1975). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32, 821-864.

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B. & Ferrer, E. A. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51–57.

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134-143.

Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from turnover and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1223-1232.

Baselga, A., & Leprieur, F. (2015). Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 1069-1079.

Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808-812.

Baselga, A., Jiménez-Valverde, A., & Niccolini, G. (2007). A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology letters*, 3, 642-645.

Beatty, S. J., & Morgan, D. L. (2013). Introduced freshwater fishes in a global endemic hotspot and implications of habitat and climatic change. *BioInvasions Records*, 2, 1-9.

Bellwood, D. R., Renema, W., & Rosen, B. R. (2012). Biodiversity hotspots, evolution and coral reef biogeography. *Biotic evolution and environmental change in Southeast Asia*, 82, 216-245.

Berra, T. M. (2001). Freshwater fish distribution. Academic Press.

Betancur-R., R., Broughton, R.E., Wiley, E.O., Carpenter, K., López, J.A., Li, C., Holcroft, N.I., Arcila, D., Sanciangco, M., II, J.C.C., Zhang, F., Buser, T., Campbell, M.A., Ballesteros, J.A., Roa-Varon, A., Willis, S., Borden, W.C., Rowley, T., Reneau, P.C., Hough, D.J., Lu, G., Grande, T., Arratia, G. & Ortí, G. (2013). The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Currents Tree of Life*, 0732988.

Blake, R. W. (2004). Fish functional design and swimming performance. *Journal of fish biology*, 65, 1193-1222.

Blanchet, S., Grenouillet, G., Beauchard, O., Tedesco, P.A., Leprieur, F., Dürr, H.H., Busson, F., Oberdorff, T. & Brosse, S. (2010) Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecology letters*, 13, 421–431.

Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100, 223-231.

Boyle, K. S., & Horn, M. H. (2006). Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine ecology*, 319, 65-69.

Brauman, K. A., Daily, G. C., Duarte, T. K. E., & Mooney, H. A. (2007). The nature and value of ecosystem services: an overview highlighting hydrologic services. *Annual Revue of Environmental Resources*, 32, 67-98.

Briones, R. M. (2006). Projecting future fish supplies using stock dynamics and demand. *Fish and Fisheries*, 7, 303-315.

Brosse, S., Beauchard, O., Blanchet, S., Dürr, H., Grenouillet, G., Hugueny, B., Lauzeral, C., Leprieur, F., Tedesco, P., Villéger, S. & Oberdorff, T. (2013) Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia*, 700, 343-349.

Brown, J. H. (1995). Macroecology. University of Chicago Press.

Brown, J. H., & Lomolino, M. V. (2000). Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 87-92.

Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E. a, Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., mcgeoch, M. A, mcrae, L., Minasyan, A., Hernández Morcillo, M., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C. & Watson, R. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–1168.

Byrnes, J. E., Reynolds, P. L., & Stachowicz, J. J. (2007). Invasions and extinctions reshape coastal marine food webs. *PloS one*, 2, e295.

Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48, 1079-1087.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D. a, Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.

Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., & Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989-992.

Carvalho, J. C., Cardoso, P., & Gomes, P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 760-771.

Castillo-Rivera, M., Kobelkowsky, A., & Zamayoa, V. (1996). Food resource partitioning and trophic morphology of Brevoortia gunteri and B. patronus. *Journal of Fish Biology*, 49, 1102-1111.

Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, 12, 693-715.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M. & Palmer, T.M. (2015) Accelerated modern human – induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sciences Advances*, 1, 1–5.

Chapin, F.S., Sala, O.E., Burke, I.C., Grime, J.P., Hooper, D.U., Lauenroth, W.K., Lombard, A., Mooney, H.A., Mosier, A.R., Naeem, S., Pacala, S.W., Roy, J., Steffen, W.L., Tilman, D. (1998) Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Bioscience,* 48, 45-52.

Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.

Chase, J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136, 489–98.

Christensen, M. R., Graham, M. D., Vinebrooke, R. D., Findlay, D. L., Paterson, M. J., & Turner, M. A. (2006). Multiple anthropogenic stressors cause ecological surprises in boreal lakes. *Global Change Biology*, 12, 2316-2322.

Cianciaruso, M. V., Batalha, M. A., Gaston, K. J., & Petchey, O. L. (2009). Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90, 81-89.

Cincotta, R. P., Wisnewski, J., & Engelman, R. (2000). Human population in the biodiversity hotspots. *Nature*, 404, 990-992.

Clavero, M. (2011). Assessing the risk of freshwater fish introductions into the Iberian Peninsula. *Freshwater Biology*, 56, 2145-2155.

Clavero, M., & García-Berthou, E. (2006). Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, 16, 2313-2324.

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.

Cooke, S. J., & Cowx, I. G. (2004). The role of recreational fishing in global fish crises. *BioScience*, 54, 857-859.

Cornwell, W. K., Schwilk, L. D. W. & Ackerly, D. D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology,* 87, 1465–1471.

Costanza, R., Perrings, C., & Cleveland, C. J. (Eds.). (1997). The development of ecological economics. Cheltenham: Edward Elgar.

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, 8, 1175-1182.

Culp, J. M., Armanini, D. G., Dunbar, M. J., Orlofske, J. M., Poff, N. L., Pollard, A. I., Yates A. G. & Hose, G. C. (2011). Incorporating traits in aquatic biomonitoring to enhance causal diagnosis and prediction. I*ntegrated environmental assessment and management*, 7, 187-197.

Cummings, J. H. (1973). Dietary fibre. *Gut*, 14, 69-81.

Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *American Naturalist*, 27-49.

Daily, G. (1997). Nature's services: societal dependence on natural ecosystems. Island Press.

Darwin, C. (1859). The origin of species. London: Murray.

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.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS biology*, 4, 1300-1305.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., et al. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167-171.

Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 20684-20689.

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

Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., O'malley, R. E., & Thomson, D. (1998). The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, 151, 264-276.

Dolédec, S., & Statzner, B. (2010). Responses of freshwater biota to human disturbances: contribution of J-NABS to developments in ecological integrity assessments. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 286-311.

Doledec, S., Phillips, N., & Townsend, C. (2011). Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshwater Biology*, 56, 1670-1688.

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 of the Cambridge Philosophical Society*, 81, 163–182.

Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N.P., Dalsgaard, B., de Sassi, C., Galetti, M., Guimarães, P.R., Lomáscolo, S.B., González, A.M.M., Pizo, M. A., Rader, R., Rodrigo, A., Tylianakis, J.M., Vázquez, D.P., Allesina, S., (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology letters*, 16, 577-583.

Elton, C.S. (1958) The ecology of invasion by animals and plants, Methuen. London.

Ernst, R., Linsenmair, K. E., & Rödel, M. O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 133, 143-155.

Eros, T., Heino, J., Schmera, D., & Rask, M. (2009). Characterising functional trait diversity and trait–environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology*, 54, 1788-1803.

Eschmeyer, W. (2005). CAS. Ichthyology-Catalog of fishes, California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA.

Farré, M., Tuset, V. M., Maynou, F., Recasens, L., & Lombarte, A. (2013). Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological indicators*, 29, 159-166.

Fernald, R. D. (1988). Aquatic adaptations in fish eyes. In Sensory biology of aquatic animals (pp. 435-466). Springer New York.

Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. & DeClerck, F. (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22–33.

Food Agriculture Organization (FAO) (2007). Agriculture organization of the united nations. The state of food insecurity in the world. Available at: http://www.fao org/publications/sofi/2007/en/,accessed, 26.

Food Agriculture Organization (FAO) (2012). Agriculture organization of the united nations. The state of food insecurity in the world. Available at: http://www.fao org/publications/sofi/2012/en/,accessed, 26.

Frimpong, E.A. & Angermeier, P.L. (2009) fishtraits: a database of ecological and life-history traits of freshwater fishes of the United States. *Fisheries*, 34, 487–493.

Froese, R. & Pauly, D. (2013). Fishbase: World Wilde Web electronic publication. Available at: http://www.fishbase.org (accessed on 8 May 2013).

Fullerton, A.H., Burnett, K.M., Steel, E.A., Flitcroft, R.L., Pess, G.R., Feist, B.E., Torgersen, C.E., Miller, D.J. & Sanderson, B.L. (2010) Hydrological connectivity for riverine fish: measurement challenges and research opportunities. *Freshwater Biology*, 55, 2215-2237.

Fulton, C., Bellwood, D., & Wainwright, P. (2001). The relationship between swimming ability and habitat use in wrasses (Labridae). *Marine Biology*, 139, 25-33.

Gallagher, R. V., Hughes, L., & Leishman, M. R. (2013). Species loss and gain in communities under future climate change: consequences for functional diversity. *Ecography*, 36, 531-540.

Gaston, K. J. (1996). Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 197-201.

Gaston, K.J, Blackburn, T. (2008). Pattern and process in macroecology. John Wiley & Sons.

Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.

Gatz Jr, A. J. (1979). Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, 60, 711-718.

Gatz Jr, A. J. (1981). Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes. *American Midland Naturalist*, 106, 10-21.

Gherardi, F., & Acquistapace, P. (2007). Invasive crayfish in Europe: the impact of Procambarus clarkii on the littoral community of a Mediterranean lake. *Freshwater Biology*, 52, 1249-1259.

Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., & Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of fish biology*, 76, 751-786.

Green, R. H., & Vascotto, G. L. (1978). A method for the analysis of environmental factors controlling patterns of species composition in aquatic communities. *Water Research*, 12, 583-590.

Griffiths, D. (2010). Pattern and process in the distribution of North American freshwater fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 46-61.

Groombridge, B., & Jenkins, M. D. (2002). World Atlas of Biodiversity. Prepared by the UNEP World Conservation Monitoring Centre. Unversity of California Press, Berkeley.

Guégan, J., Lek, S. & Oberdorff, T. (1998) Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature*, 391, 382–384.

Habit, E., Gonzalez, J., Ruzzante, D. E., & Walde, S. J. (2012). Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions*, 18, 1153-1165.

Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C. & Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319, 948-952.

Harrison, S., Ross, S.J. & Lawton, J.H. (1992). Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151–158.

Hawkins, B.A., Field, R.,Cornell, H.V.,Currie,D.J.,Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.

Hector, A., & Hooper, R. (2002). Darwin and the first ecological experiment. *Science*, 295, 639-640.

Heino, J. (2011). A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshwater Biology*, 56, 1703-1722.

Heino, J. (2013). The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. *Biological Reviews*, 88, 166-178.

Helfman, G. S. (2007). Fish conservation: a guide to understanding and restoring global aquatic biodiversity and fishery resources. Island Press.

Hermoso, V. & Clavero, M. (2011) Invasive species and habitat degradation in Iberian streams: an analysis of their role in freshwater fish diversity loss. *Ecological applications*, 21, 175–188.

Hermoso, V., Linke, S., Prenda, J., & Possingham, H. P. (2011). Addressing longitudinal connectivity in the systematic conservation planning of fresh waters. *Freshwater Biology*, 56, 57-70.

Hidasi-Neto, J., Barlow, J., & Cianciaruso, M. V. (2012). Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of forest structure. *Animal Conservation*, 15, 407-415.

Hilton-Taylor, C., Pollock, C. M., Chanson, J. S., Butchart, S. H., Oldfield, T. E., & Katariya, V. (2009). State of the world's species. Wildlife in a Changing World–An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species, 15.

Hoagstrom, C. W., & Berry, C. R. (2008). Morphological diversity among fishes in a Great Plains river drainage. *Hydrobiologia*, 596, 367-386.

Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K. O., & Birnbaum, J. S. (2007). Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34, 324-338.

Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2008). Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 27, 37-47.

Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., & Schmid, B. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75, 3-35.

Hugueny, B., Oberdorff, T., & Tedesco, P. A. (2010). Community ecology of river fishes: a large-scale perspective. In American Fisheries Society Symposium (Vol. 73, pp. 29-62).

Hulme P, Roy D, Cunha T, Larsson T (2009) A pan-European inventory of alien species: rationale, implementation and implications for managing biological invasions. In: Handbook of alien species in Europe. Springer, New York, pp 1–14.

Hulme, M. (1992). A 1951–80 global land precipitation climatology for the evaluation of general circulation models. *Climate Dynamics*, 7, 57-72.

Hulshof, C. M., Violle, C., Spasojevic, M. J., McGill, B., Damschen, E., Harrison, S., & Enquist, B. J. (2013). Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science*, 24, 921-931.

Huston, M. A. (1999) Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. *Oikos*, 86, 393–401.

IUCN (2014) The IUCN Red List of Threatened Species. (<http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 17 November 2014).

Jaccard, P. (1901) Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et des Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 37, 547–579.

Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R., & Olden, J. D. (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.

Jansson, R. (2003). Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, 583-590.

Jenkins, K. M., & Boulton, A. J. (2003). Connectivity in a dryland river: short-term aquatic microinvertebrate recruitment following floodplain inundation. *Ecology*, 84, 2708-2723.

Johansson, F., Rådman, P., & Andersson, J. (2006). The relationship between ontogeny, morphology, and diet in the Chinese hook snout carp (Opsariichthys bidens).

Ichthyological Research, 53, 63-69.

Josse, J., & Husson, F. (2012). Handling missing values in exploratory multivariate data analysis methods. *Journal de la Société Française de Statistique*, 153, 79-99.

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of ecology*, 98, 1134-1140.

Karpouzi, V. S., & Stergiou, K. I. (2003). The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of fish biology*, 62, 1353-1365.

Keast, A., & Webb, D. (1966). Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 23, 1845-1874.

Keck, B. P., Marion, Z. H., Martin, D. J., Kaufman, J. C., Harden, C. P., Schwartz, J. S., & Strange, R. J. (2014). Fish functional traits correlated with environmental variables in a temperate biodiversity hotspot. *PloS one*, 9, e93237.

Kerr, J. T. (1997). Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology*, 11, 1094-1100.

Kottelat, M., & Freyhof, J. (2007). Handbook of European freshwater fishes (Vol. 13). Cornol: Publications Kottelat.

Kramer, D. L., & Bryant, M. J. (1995). Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet—the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes*, 42, 129-141.

Lamanna, C., Blonder, B., Violle, C., Kraft, N.J.B., Sandel, B., Šímová, I., Donoghue, J.C., Svenning, J.-C., McGill, B.J., Boyle, B., Buzzard, V., Dolins, S., Jorgensen, P.M., Marcuse-Kubitza, a., Morueta-Holme, N., Peet, R.K., Piel, W.H., Regetz, J., Schildhauer, M., Spencer, N., Thiers, B., Wiser, S.K. & Enquist, B.J. (2014) Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 13745-13750.

Lamouroux, N., Poff, N. L., & Angermeier, P. L. (2002). Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology*, 83, 1792-1807.

Laughlin, D. C. (2014). The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*, 102, 186-193.

Lauzeral, C., Leprieur, F., Beauchard, O., Duron, Q., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2011). Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: a test with non-native freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 407-414.

Lê, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*. 25. pp. 1-18.

Lefcheck, J. S., & Duffy, J. E. (2015). Multitrophic functional diversity predicts ecosystem functioning in experimental assemblages of estuarine consumers. *Ecology*, 96, 2973-2983.

Lefcheck, J. S., J. E. K. Byrnes, F. Isbell, L. Gamfeldt, J. N. Griffin, N. Eisenhauer, M. J. S. Hensel, A. Hector, B. J. Cardinale, and J. E. Duffy. 2015b. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications,* 6,6936.

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.

Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2008a). Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biol,* 6, e28.

Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2008b). Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, 14, 291-300.

Leprieur, F., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., & Oberdorff, T. (2011). Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology letters*, 14, 325-334.

Lévêque, C., Balian, E. V., & Martens, K. (2005). An assessment of animal species diversity in continental waters. In Aquatic Biodiversity II (pp. 39-67). Springer Netherlands.

Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M. L. J., & Tedesco, P. A. (2008). Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. In Freshwater animal diversity assessment (pp. 545-567). Springer Netherlands.

Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 223-228.

Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 133-137.

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.

Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H., & Metacommunity Working Group. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, 26, 482-491.

Lombarte, A., Gordoa, A., Whitfield, A. K., James, N. C., & Tuset, V. M. (2012). Ecomorphological analysis as a complementary tool to detect changes in fish communities following major perturbations in two South African estuarine systems. *Environmental biology of fishes*, 94, 601-614.

Loreau, M., & Mazencourt, C. (2013). Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology letters*, 16, 106-115.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804–808.

Losos, J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003.

Lujan, N. K., Roach, K. A., Jacobsen, D., Winemiller, K. O., Vargas, V. M., Ching, V. R., & Maestre, J. A. (2013). Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient. *Journal of Biogeography*, 40, 1715-1728.

Lundberg, P., Ranta, E., & Kaitala, V. (2000). Species loss leads to community closure. *Ecology Letters*, 3, 465-468.

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution, 373-387.

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography (Vol. 1). Princeton University Press.

Magurran, A. E. (2005). Species abundance distributions: pattern or process? *Functional Ecology*, 19, 177-181.

Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 728-740.

Maitland, P. S., 2000. Freshwater Fishes of Britain and Europe. Hamlyn, London.

Marzin, A., Verdonschot, P.F.M., 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.

Mason, N. W., & de Bello, F. (2013). Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24, 777-780.

May, R. M. (2011). Why worry about how many species and their loss? *PLoS Biol*, 9, e1001130.

Mayfield, M. M., & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology letters*, 13, 1085-1093.

Mazel, F., Guilhaumon, F., Mouquet, N., Devictor, V., Gravel, D., Renaud, J., & Thuiller, W. (2014). Multifaceted diversity–area relationships reveal global hotspots of mammalian species, trait and lineage diversity. *Global ecology and biogeography*, 23, 836-847.

McGill, B. J., Maurer, B. A., & Weiser, M. D. (2006). Empirical evaluation of neutral theory. Ecology, 87, 1411-1423.

McKinney, M. L. (2004). Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America*. Global Ecology and Biogeography*, 13, 47-53.

McNaughton, S. J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, 515-525.

Millenium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and human well-being: wetlands and water. World Resources Institute, Washington, DC.

Mims, M.C. & Olden, J.D. (2012) Fish assemblages respond to altered flow regimes via ecological filtering of life history strategies. *Freshwater Biology*, 58, 50–62.

Montaña, C. G., & Winemiller, K. O. (2010). Local-scale habitat influences morphological diversity of species assemblages of cichlid fishes in a tropical floodplain river. *Ecology of freshwater Fish*, 19, 216-227.

Moodley, D., Geerts, S., Richardson, D. M., & Wilson, J. R. (2013). Different traits determine introduction, naturalization and invasion success in woody plants: Proteaceae as a test case. *PloS one*, 8, e75078.

Mooney, H. A., Hamburg, S. P., & Drake, J. A. (1986). The invasions of plants and animals into California. In Ecology of biological invasions of North America and Hawaii (pp. 250-272). Springer New York.

Mora, C., & Maya, M. F. (2006). Effect of the rate of temperature increase of the dynamic method on the heat tolerance of fishes. *Journal of Thermal Biology*, 31, 337-341.

Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G., & Worm, B. (2011). How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biol*, 9, e1001127.

Mouillot, D., Parravicini, V., Bellwood, D.R., Leprieur, F., Huang, D., Cowman, P.F., Albouy, C., Hughes, T.P., Thuiller, W., Guilhaumon, F. (2016) Global marine protected areas fail to secure the Tree of Life on coral reefs. *Nature Communications*, 7, 10359.

Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzales, J., Bender, M. G., Chabanet, P., Floeter, S. R., Friedlander, A., Vigliola, L., & Bellwood, D. R (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 13757-13762.

Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., & Mason, N. W. (2011). Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS one*, 6, e17476.

Moyle, P. B., & Senayake, F. R. (1984). Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. *Journal of Zoology*, 202, 195-223.

Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffers, K., & Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 743-756.

Naeem, S. (2002). Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology*, 83, 1537-1552.

Naeem, S., & Wright, J.P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology letters*, 6, 567-579.

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

Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., & Woodfin, R.M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734-737.

Nelson, J. S. (2006). Fishes of the World. John Wiley & Sons.

Oberdorff, T., Hugueny, B., & Guégan, J.F. (1997). Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of biogeography*, 24, 461-467.

Oberdorff, T., Tedesco, P.A., Hugueny, B., Leprieur, F., Beauchard, O., Brosse, S., & Dürr, H. H. (2011). Global and regional patterns in riverine fish species richness: a review. *International Journal of* Ecology, 2011, Article ID 967631.

Olden, J.D., & Poff, N (2004) Ecological processes driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology,* 85, 1867–1875.

Olden, J.D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33, 2027-2039.

Olden, J.D., & Rooney, T. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 31, 113–120.

Olden, J.D., & Kennard, M.J. (2010). Intercontinental comparison of fish life history strategies along a gradient of hydrologic variability. In *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques.* American Fisheries Society, Symposium (Vol. 73, pp. 83-107).

Olden, J.D., Kennard, M.J. & Pusey, B. (2008) Species invasions and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 25–

37.

Olden, J. D., Poff, N. L., & McKinney, M. L. (2006). Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation*, 127, 261-271.

Olsson, P., Folke, C., Galaz, V., Hahn, T., & Schultz, L. (2007). Enhancing the fit through adaptive co-management: creating and maintaining bridging functions for matching scales in the Kristianstads Vattenrike Biosphere Reserve Sweden. *Ecology and society*, 12, 28.

Ordonez, A., & Svenning, J. C. (2016). Strong paleoclimatic legacies in current plant functional diversity patterns across Europe*. Ecology and Evolution*.

Padilla, D. K., & Williams, S. L. (2004). Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 131-138.

Parker, J. D., Duffy, J. E., & Orth, R. J. (2001). Plant species diversity and composition: experimental effects on marine epifaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 224, 55-67.

Parravicini, V., Villéger, S., McClanahan, T.R., Arias-González, J.E., Bellwood, D.R., Belmaker, J., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A.M., Guilhaumon, F., Vigliola, L., Kulbicki, M. & Mouillot, D. (2014) Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecological Letters*, 17,1101–1110

Pausas, J. G., & Verdú, M. (2010). The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, 60, 614-625.

Pease, A. A., González-Díaz, A. A., Rodiles-Hernández, R., & Winemiller, K. O. (2012). Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, 57, 1060-1075.

Pease, A. A., Taylor, J. M., Winemiller, K. O., & King, R. S. (2015). Ecoregional, catchment, and reach-scale environmental factors shape functional-trait structure of stream fish assemblages. *Hydrobiologia*, 753, 265-283.

Peck, L. S., Clark, M. S., Morley, S. A., Massey, A., & Rossetti, H. (2009). Animal temperature limits and ecological relevance: effects of size, activity and rates of change. *Functional Ecology*, 23, 248-256.

Pennings, S. C., & Silliman, B. R. (2005). Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. Ecology, 86, 2310-2319.

Peres-Neto, P. R., & Cumming, G. S. (2010). A multi-scale framework for the analysis of fish metacommunities. In American Fisheries Society Symposium (Vol. 73, pp. 000-000).

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9, 741-758.

Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience*, 50, 53–65.

Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological economics*, 52, 273-288.

Pimm, S. L., G. J. Russell, L. Gittelman, and T. M. Brooks. (1995) The future of biodiversity. *Science,* 269, 347-350.

Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M. & Sexton, J.O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. Science, 344, 1246752.

Podani, J., & Schmera, D. (2016). Once again on the components of pairwise beta diversity. *Ecological Informatics*, 32, 63-68.

Preston, F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, 43, 185-215.

R Development Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna. Austria.

Rahel, F. (2000) Homogenization of Fish Faunas Across the United States. *Science*, 288, 854–856.

Rahel, F. (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology*, 52, 696–710.

Ramankutty, N., & Foley, J. A. (1999). Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global biogeochemical cycles*, 13, 997-1027.

Raup, D.M. (1991) Extinctiom Bad Genes or Bad Luck? 210 pp. Norton, New York.

Reis, R. E., Kullander, S. O., & Ferraris, C. J. (2003). Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs.

Reyjol, Y., Hugueny, B., Bianco, P. G., & Pont, D. (2008). Congruence between riverine fish species richness and endemism at the biogeographical scale: the role of history. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 1311-1314.

Reyjol, Y., Hugueny, B., Pont, D., Bianco, P. G., Beier, U., Caiola, N. & Virbickas, T. (2007). Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 65-75.

Ricklefs, R. E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology letters*, 7, 1-15.

Ricklefs, R. E. (2012). Species richness and morphological diversity of passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 14482-14487.

Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156-162.

Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R. D., Brito, D., Armour-Marshall, K., & Diniz-Filho, J. A. F. (2011). Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2536-2544.

Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., Weller, S. G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 305-332.

Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., Wall, D. H., (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.

Sales, J., & Janssens, G. P. J. (2003). The use of markers to determine energy metabolizability and nutrient digestibility in avian species. *World's Poultry Science Journal*, 59, 314-327.

Sanderson, E. W., Jaiteh, M., Levy, M. A., Redford, K. H., Wannebo, A. V., & Woolmer, G. (2002). The Human Footprint and the Last of the Wild The human footprint is a global map of human influence on the land surface, which suggests that human beings are stewards of nature, whether we like it or not. *BioScience*, 52, 891-904.

Sax, D. F., & Gaines, S. D. (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 561-566.

Schleuter, D., Daufresne, M., Veslot, J., Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Brosse, S., Beauchard, O. & Argillier, C. (2012) Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1083–1095.

Schuldt, A., Assmann, T., Bruelheide, H., Durka, W., Eichenberg, D., Härdtle, W., Kröber, W., Michalski, S.G. & Purschke, O. (2014). Functional and phylogenetic diversity of woody plants drive herbivory in a highly diverse forest. *New Phytologist*, 202, 864-873.

Schwartz, M. W., Brigham, C. A., Hoeksema, J. D., Lyons, K. G., Mills, M. H., & Van Mantgem, P. J. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122, 297-305.

Sfakiotakis, M., Lane, D. M., & Davies, J. B. C. (1999). Review of fish swimming modes for aquatic locomotion. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, 24, 237-252.

Sibbing, F. A., & Nagelkerke, L. A. (2000). Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10, 393-437.

Simberloff, D., & Stiling, P. (1996). Risks of species introduced for biological control. *Biological conservation*, 78, 185-192.

Simon, K. S., & Townsend, C. R. (2003). Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater biology*, 48, 982-994.

Šímová, I., Violle, C., Kraft, N. J., Storch, D., Svenning, J. C., Boyle, B., & Piel, W. H. (2015). Shifts in trait means and variances in North American tree assemblages: species richness patterns are loosely related to the functional space. *Ecography*, 38, 649-658.

Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., MacDonald, A. A. M., Marushia, R. G., & Mirotchnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15, 637-648.

Stergiou, K. I., & Karpouzi, V. S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in fish biology and fisheries*, 11, 217-254.

Strayer, D. L. (2012). Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 15, 1199-1210.

Strayer, D. L., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 344-358.

Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2010). Plant geography upon the basis of functional traits: an example from eastern North American trees. *Ecology*, 91, 2234-2241.

Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Kerkhoff, A.J., Boyle, B., Weiser, M.D., Elser, J.J., Fagan, W.F., Forero-Montaña, J., Fyllas, N., Kraft, N.J.B., Lake, J.K., Moles, A.T., Patiño, S., Phillips, O.L., Price, C. a., Reich, P.B., Quesada, C. a., Stegen, J.C., Valencia, R., Wright, I.J., Wright, S.J., Andelman, S., Jørgensen, P.M., Lacher, T.E., Monteagudo, A., Núñez-Vargas, M.P., Vasquez-Martínez, R. & Nolting, K.M. (2012). The biogeography and filtering of

woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 798-808.

Taylor, B. W., & Irwin, R. E. (2004). Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 17725-17730.

Tedesco, P. A., Leprieur, F., Hugueny, B., Brosse, S., Dürr, H. H., Beauchard, O., & Oberdorff, T. (2012). Patterns and processes of global riverine fish endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 977-987.

Srinivasan, U.T., Carey, S.P., Hallstein, E., Higgins, P.A.T., Kerr, A.C., Koteen, L.E., Smith, A.B., Watson, R., Harte, J., Norgaard, R.B. (2008) The debt of nations and the distribution of ecological impacts from human activities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 1768–1773.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 8245-8250.

Thuiller, W., Pironon, S., Psomas, A., Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Lavergne, S., Pearman, P.B., Renaud, J., Zupan, L. & Zimmermann, N.E. (2014) The European functional tree of bird life in face of global change. *Nature Communications*, 5, 3118.

Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 80, 1455-1474.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302.

Tonn, W. M. (1990). Climate change and fish communities: a conceptual framework. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119, 337-352.

Turner, J. R., Gatehouse, C. M., & Corey, C. A. (1987). Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, 195-205.

van Buuren S and Groothuis-Oudshoorn K (2011). mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software*, 45, 1-67.

Vander Zanden, M. J. (2005). The success of animal invaders. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 7055-7056.

Verberk, W. C., Siepel, H., & Esselink, H. (2008). Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 53, 1722-1738.

Villéger, S. & Brosse, S. (2012) Measuring changes in taxonomic dissimilarity following species introductions and extirpations. *Ecological Indicators*, 18, 552–558.

Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2011). Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 18003-18008.

Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2013). From current distinctiveness to future homogenization of the world's freshwater fish faunas. *Diversity and Distributions*, 21, 223-235.

Villéger, S., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2014). Functional homogenization exceeds taxonomic homogenization among European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1450-1460.

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.

Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20, 1512-1522.

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27, 244-252.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116, 882-892.

Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 13690-13696.

Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., & Westbrooks, R. (1997a). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84, 468-478.

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997b). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.

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.

Wainwright, P. C. (1988). Morphology and ecology: functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology*, 635-645.

Wainwright, P.C. (2007). Functional versus morphological diversity in macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 381-401.

Ward, J. V., Malard, F., & Tockner, K. (2002). Landscape ecology: a framework for integrating pattern and process in river corridors. *Landscape Ecology*, 17, 35-45.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeek, M. A. & Donoghue, M. J. 2002 Phylogenies and community ecology. *Annual Revue of Ecological Systematic*, 33, 475–505.

Webb, C. T., Hoeting, J. A., Ames, G. M., Pyne, M. I., & LeRoy Poff, N. (2010). A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters*, 13, 267-283.

Webb, P. W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American zoologist*, 24, 107-120.

Weiher, E. & Keddy, P. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.

Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 366, 2403–13.

Whittaker, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities [Birds and vascular plants]. *Evolutionary biology*, 10, 1-67.

Whittaker, R. J., Willis, K. J., & Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453-470.

Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, 19, 639-644.

Wiescher, P. T., Pearce-Duvet, J. M., & Feener, D. H. (2012). Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, 169, 1063-1074.

Williamson, M. (1988). Relationship of species number to area, distance and other variables. In Analytical biogeography (pp. 91-115). Springer Netherlands.

Winemiller, K. O. (1991). Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*,48, 343-365.

Winemiller, K. O., & Rose, K. A. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 2196-2218.

Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., & Hulme, P. E. (2009). Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 21721-21725.

Woodward, G., Perkins, D. M., & Brown, L. E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365, 2093-2106.

Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J.B.C. Lotze, H.K., Micheli, F.,Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J.&Watson, R. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314, 787-790.

Wright, D. H. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 496-506.

Zandonà, E., Auer, S. K., Kilham, S. S., & Reznick, D. N. (2015). Contrasting Population and Diet Influences on Gut Length of an Omnivorous Tropical Fish, the Trinidadian Guppy (Poecilia reticulata). *PloS one*, 10, e0136079.

Zhao, S., Fang, J., Peng, C., Tang, Z., & Piao, S. (2006). Patterns of fish species richness in China's lakes. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 386-394.

Zhao, T., Grenouillet, G., Pool, T., Tudesque, L., & Cucherousset, J. (2015). Environmental determinants of fish community structure in gravel pit lakes. *Ecology of Freshwater Fish*.

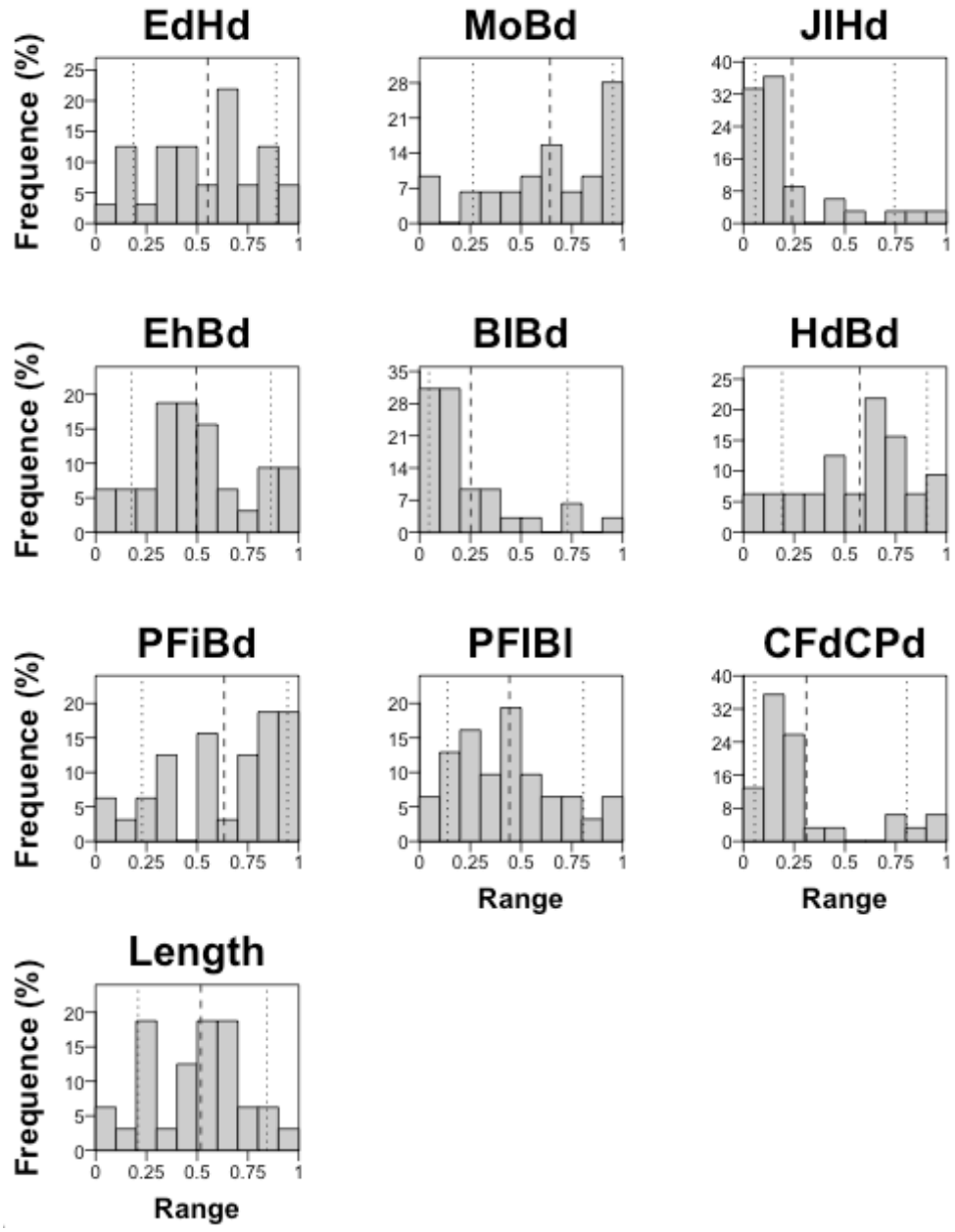
Zimmerman, M. S., Schmidt, S. N., Krueger, C. C., Vander Zanden, M. J., & Eshenroder, R. L. (2009). Ontogenetic niche shifts and resource partitioning of lake trout morphotypes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 1007-1018.

Annexes

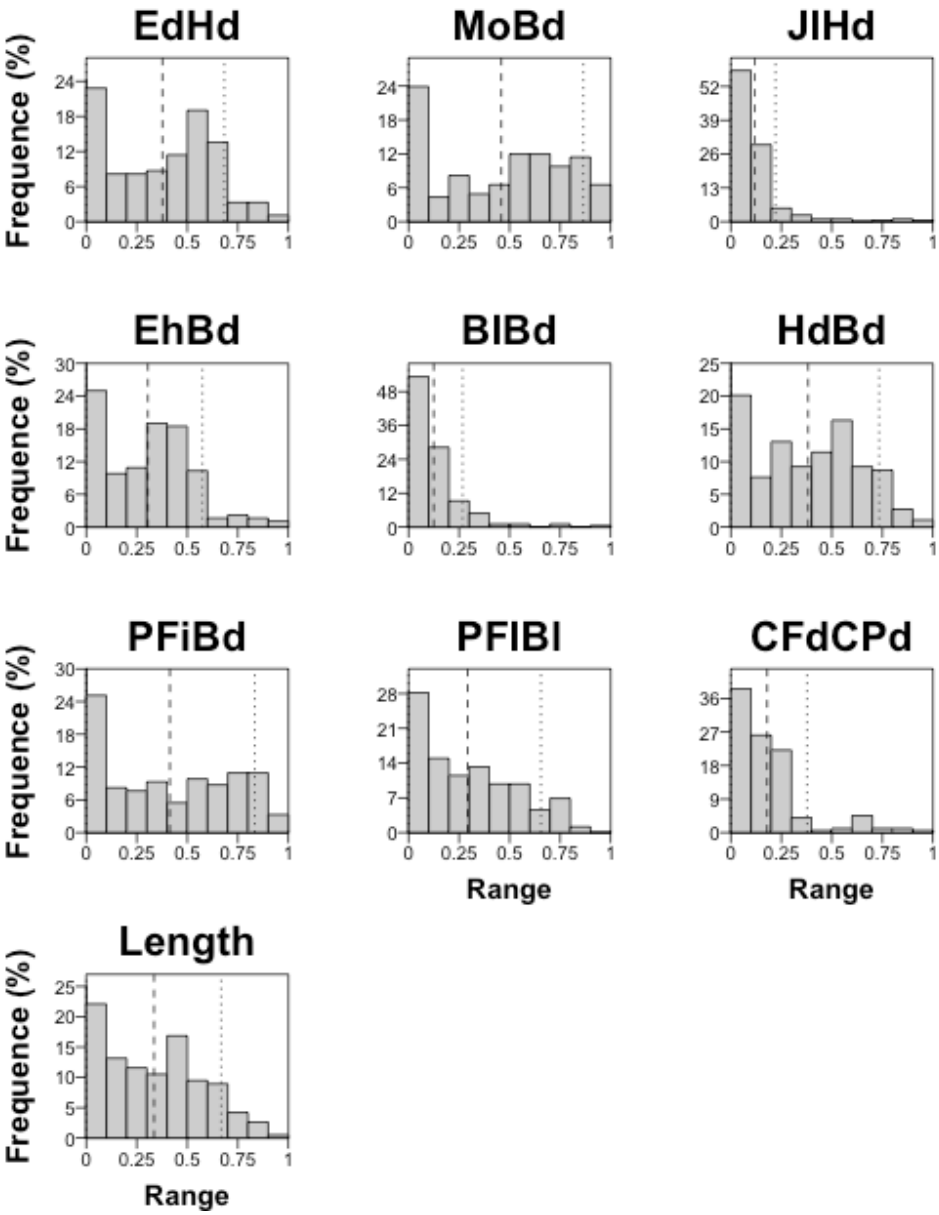
Annexe I. (relatif au Chapitre II : Bases de données).

Figure 1. Proportion de la gamme maximale occupée par un clade pour chaque trait morphologique. Pour chaque trait, il est représenté la proportion de chaque clade (ordres (A), familles (B) ou genres (C)) en fonction de leur proportion de la gamme maximale observée pour ce trait (Range). Pour chaque trait est indiqué la moyenne (tirets), le premier et le neuvième décile (pointillés). La signification des abréviations de chaque trait est disponible dans la Table 1.

(A)



(B)


EdHd
MoBd
JlHd
EhBd
BlBd
HdBd
PFiBd
PFlBl
CFdCPd
Length
Frequence (%)
Range

(C)

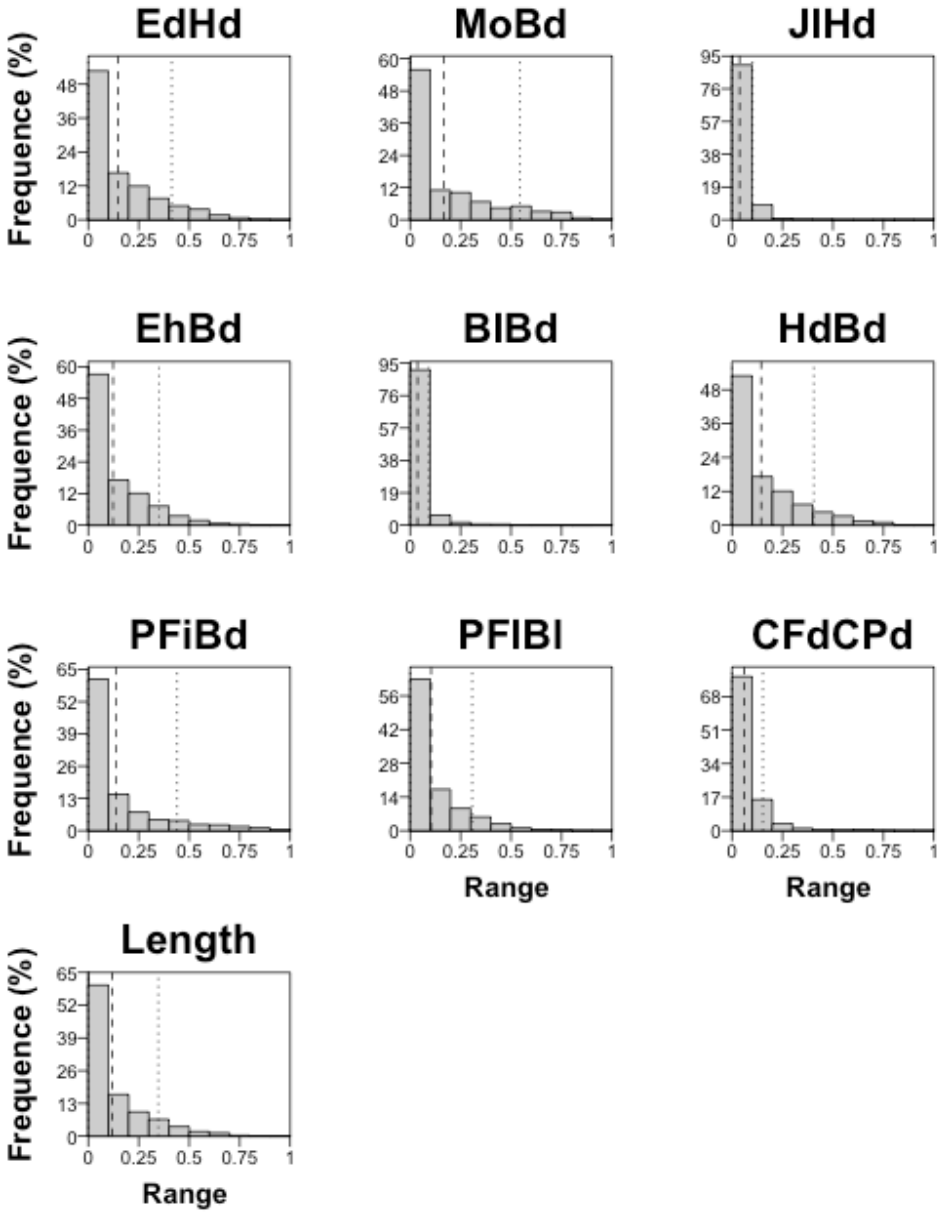

EdHd
MoBd
JlHd
EhBd
BlBd
HdBd
PFiBd
PFlBl
CFdCPd
Length
Frequence (%)
Range

Figure 3. Analyse de sensibilité testant l'effet de chaque trait sur la distance fonctionnelle entre les espèces. Chaque panel montre la corrélation entre la distance fonctionnelle entre espèces considérant les 10 traits fonctionnels et la distance fonctionnelle entre espèces considérant 9 traits. Les corrélations entre matrices de distances ont été testés en utilisant des tests de Mantel (tous sont significatifs, P<0.001) et les corrélations entre les deux distributions ont été testées en utilisant un test de Spearman. La signification des abréviations de chaque trait est disponible dans la Table 1.

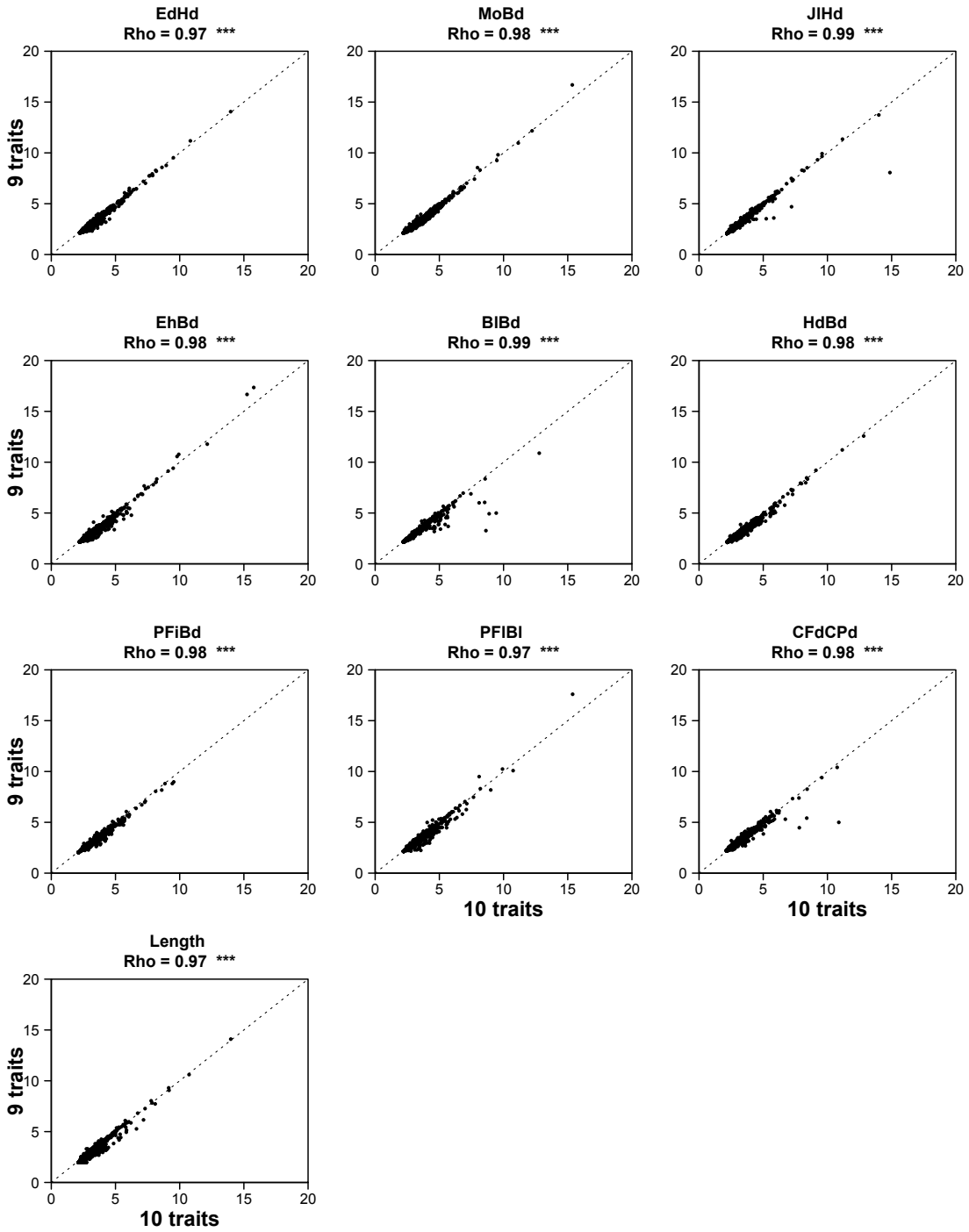
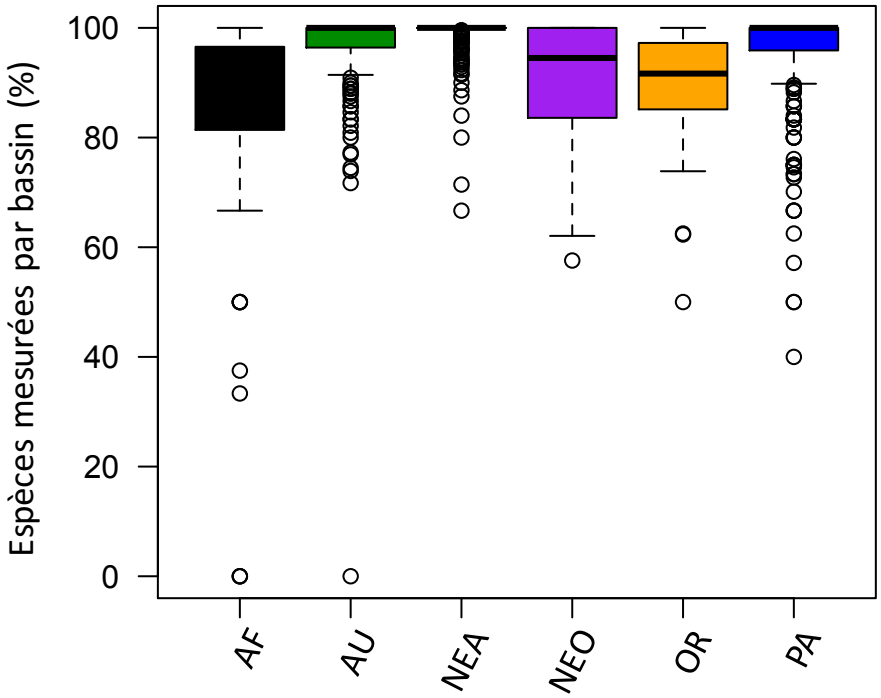
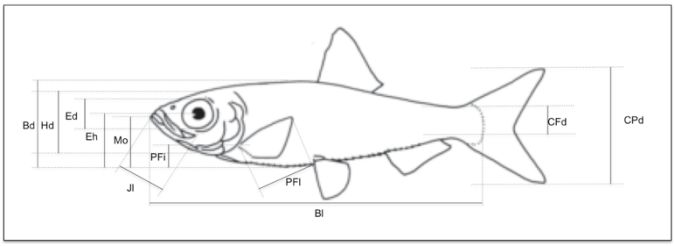


Figure 3. Pourcentage d'espèces mesurées par bassins versants pour chaque zone biogéographique. AF : Afrotropicale ; AU : Australasienne ; NEA : Néarctique ; NEO : Néotropicale ; OR : Orientale ; PA : Paléarctique.



Annexe II. D'après Manuscrit 1 :

Figure S1. Morphological measurements (a) and functional traits (b) measured on each fish species



a. Morphological measurements

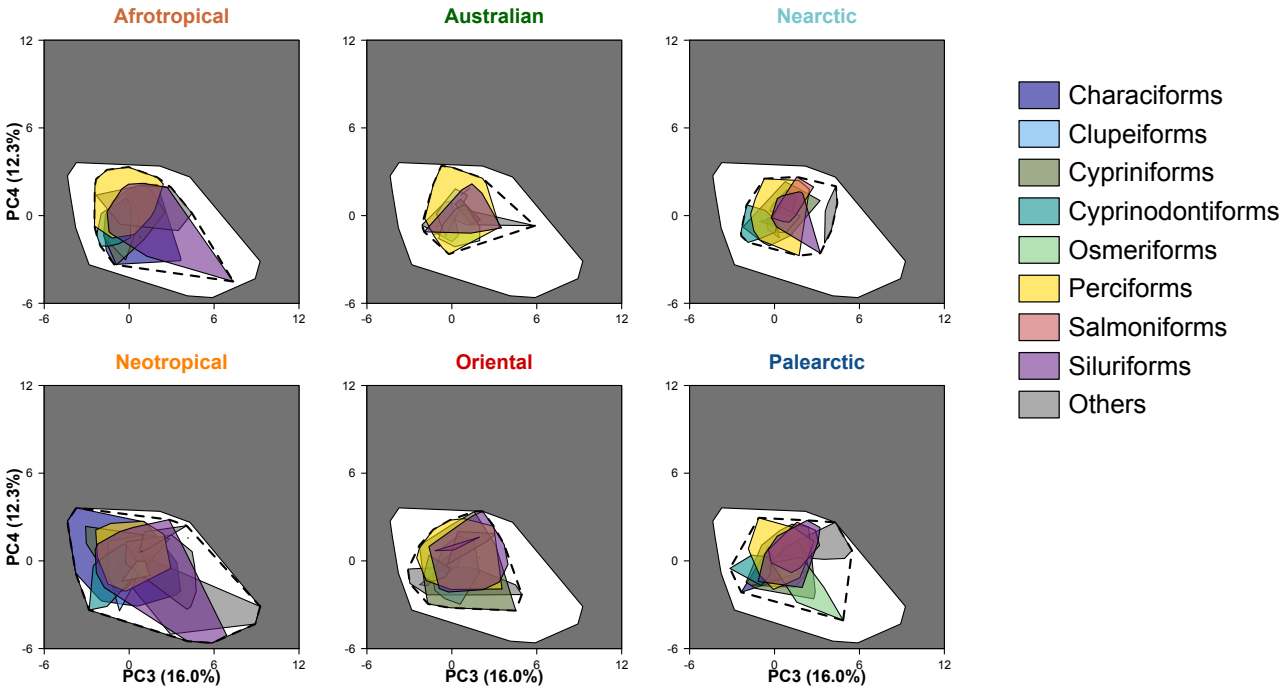
Code	Name	Protocol for measurement
Blmax	Maximum Body length	Maximum adult length
Bl	Body length	Standard length (snout to caudal fin basis)
Bd	Body depth	Maximum body depth
Hd	Head depth	Head depth at the vertical of eye
CPd	Caudal peduncle depth	Minimum depth of the caudal peduncle
CFd	Caudal fin depth	Maximum depth of the caudal fin
Ed	Eye diameter	Vertical diameter of the eye
Eh	Eye position	Vertical distance between the centre of the eye to the bottom of the body
Mo	Oral gape position	Vertical distance from the top of the mouth to the bottom of the body
Jl	Maxillary jaw length	Length from snout to the corner of the mouth
PFl	Pectoral fin length	Length of the longest ray of the pectoral fin
PFi	Pectoral fin position	Vertical distance between the upper insertion of the pectoral fin to the bottom of the body

All measurements were made on pictures except Blmax values, which were downloaded from Fishbase.org

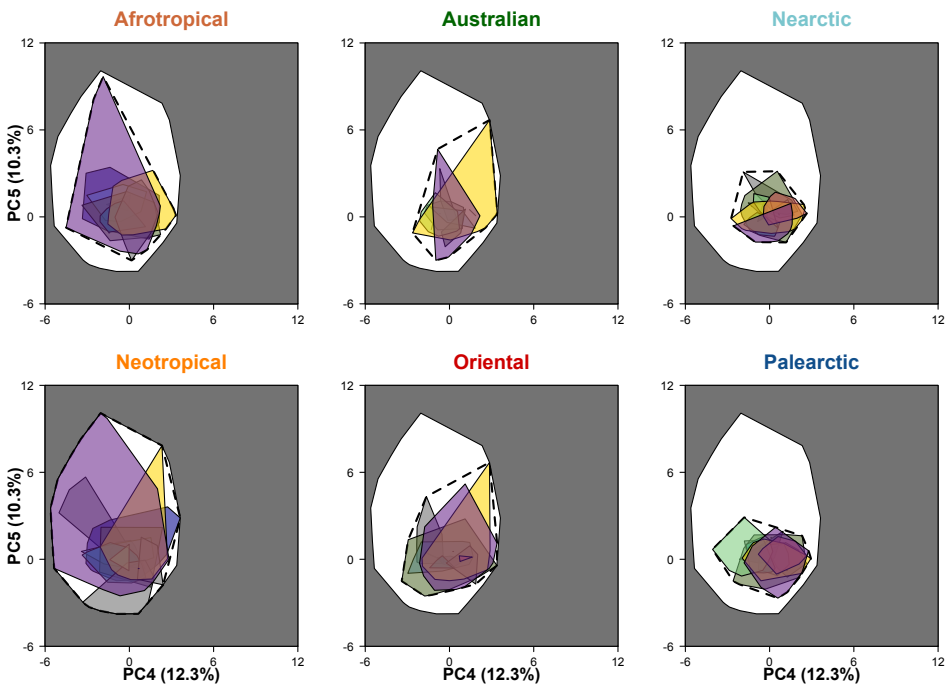
b. Functional traits

Functional traits	Formula	Potential link with fish functions
Body length	$BLmax$	Size is linked to metabolism, trophic impacts, locomotion ability, nutrient cycling
Body elongation	$\frac{Bl}{Bd}$	Hydrodynamism
Eye vertical position	$\frac{Eh}{Bd}$	Position of fish and/or of its prey in the water column
Relative Eye size	$\frac{Ed}{Hd}$	Visual acuity
Oral gape position	$\frac{Mo}{Bd}$	Feeding position in the water column
Relative maxillary length	$\frac{Jl}{Hd}$	Size of mouth and strength of jaw
Body lateral shape	$\frac{Hd}{Bd}$	Hydrodynamism and head size
Pectoral fin vertical position	$\frac{PFi}{Bd}$	Pectoral fin use for swimming
Pectoral fin size	$\frac{PFl}{Bd}$	Pectoral fin use for swimming
Caudal peduncle throttling	$\frac{CFd}{CPd}$	Caudal propulsion efficiency through reduction of drag

Figure S2. Fish functional diversity in the 6 biogeographic realms for the first 5 PCA axes. The functional space filled by all the species of a realm is delimited by the dashed black line. The colored polygons within it show the functional richness of the 8 main fish orders. The white area represents the space filled by the global pool of freshwater fish species. The percentage of variance explained by each axis is given in brackets (see also Figure S4).



(a) PC axes 3 and 4.



(b) PC axes 4 and 5.

Figure S2. Fish functional diversity in the 6 biogeographic realms for the first 5 PCA axes. The functional space filled by all the species of a realm is delimited by the dashed black line. The colored polygons within it show the functional richness of the 8 main fish orders. The white area represents the space filled by the global pool of freshwater fish species. The percentage of variance explained by each axis is given in brackets (see also Figure S4).

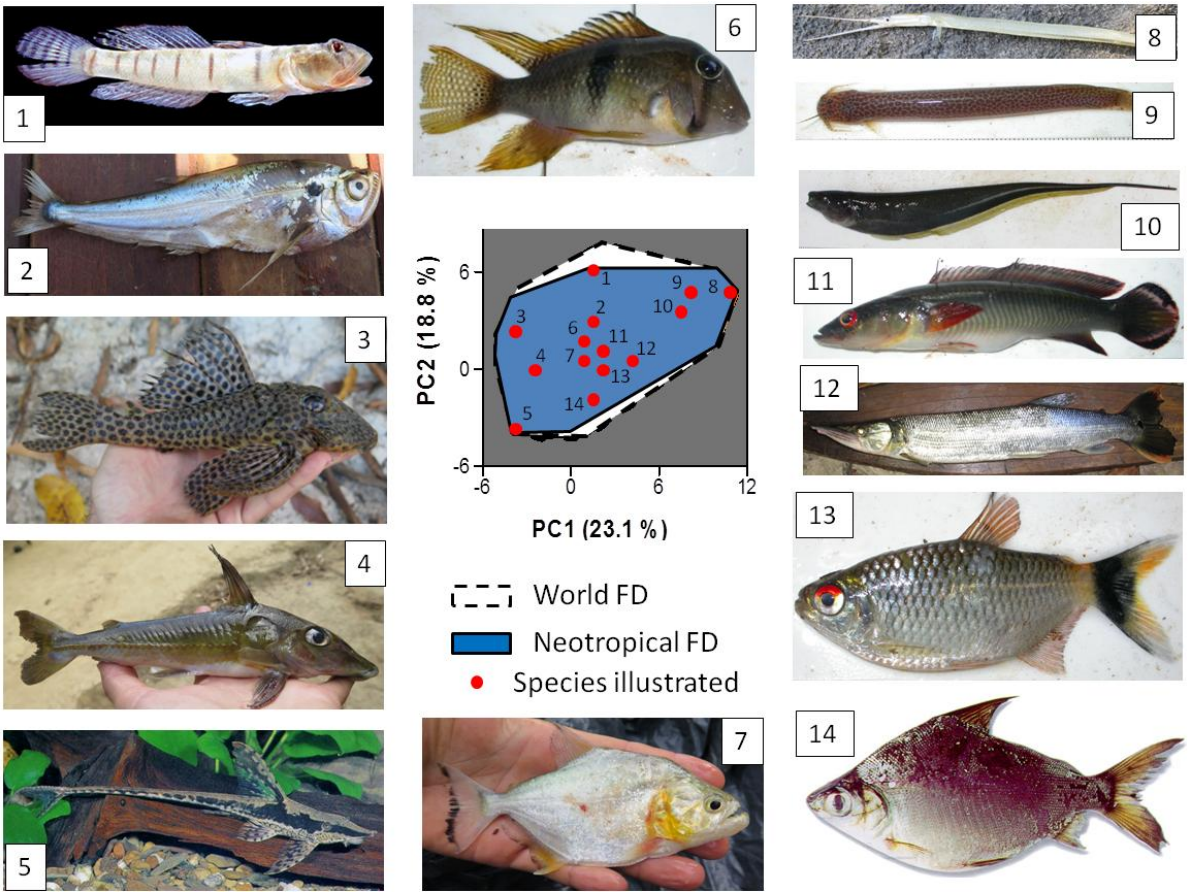


Table S1: Number of species for each IUCN threat level. CR: critically endangered, EN: endangered, VU: vulnerable, NT: near threatened, LC: least concern, DD: data deficient, NE: not evaluated)

	CR	EN	VU	NT	LC	DD	NE
Afrotropical	19	39	85	27	434	102	1622
Australian	0	4	10	4	29	6	328
Nearctic	14	24	25	7	242	47	333
Neotropical	3	8	23	4	95	23	3685
Oriental	30	37	82	28	379	83	936
Palearctic	19	21	34	7	186	51	673

Figure S4. Results of the Principal Components Analysis on functional traits. A. Eigenvalues and percentages of variance explained by each axis. B. Percentage of contribution of each functional trait to each axis.

A.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5
Eigenvalues	2.31	1.88	1.60	1.23	1.03
Percentage of variance	23.1	18.8	16.0	12.3	10.3
Cumulative percentage of variance	23.1	41.9	57.9	70.2	80.5

B.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5
Relative Eye size	5.67	<1	**26.8**	**16.3**	7.39
Oral gape position	**25.4**	3.58	7.68	3.02	<1
Relative maxillary length	**20.4**	5.28	<1	<1	2.03
Eye vertical position	11	13.6	**15.5**	2.18	<1
Body elongation	6.83	11.6	**16.4**	**18.3**	<1
Body lateral shape	<1	13.4	**29.3**	8.81	2.4
Pectoral fin vertical position	**23.9**	4.75	<1	3.42	1.94
Pectoral fin size	5.24	24	<1	11.1	4.17
Caudal peduncle throttling	<1	3.52	<1	1.92	**80.6**
Maximum body length	<1	**19.4**	3.44	**34.9**	<1

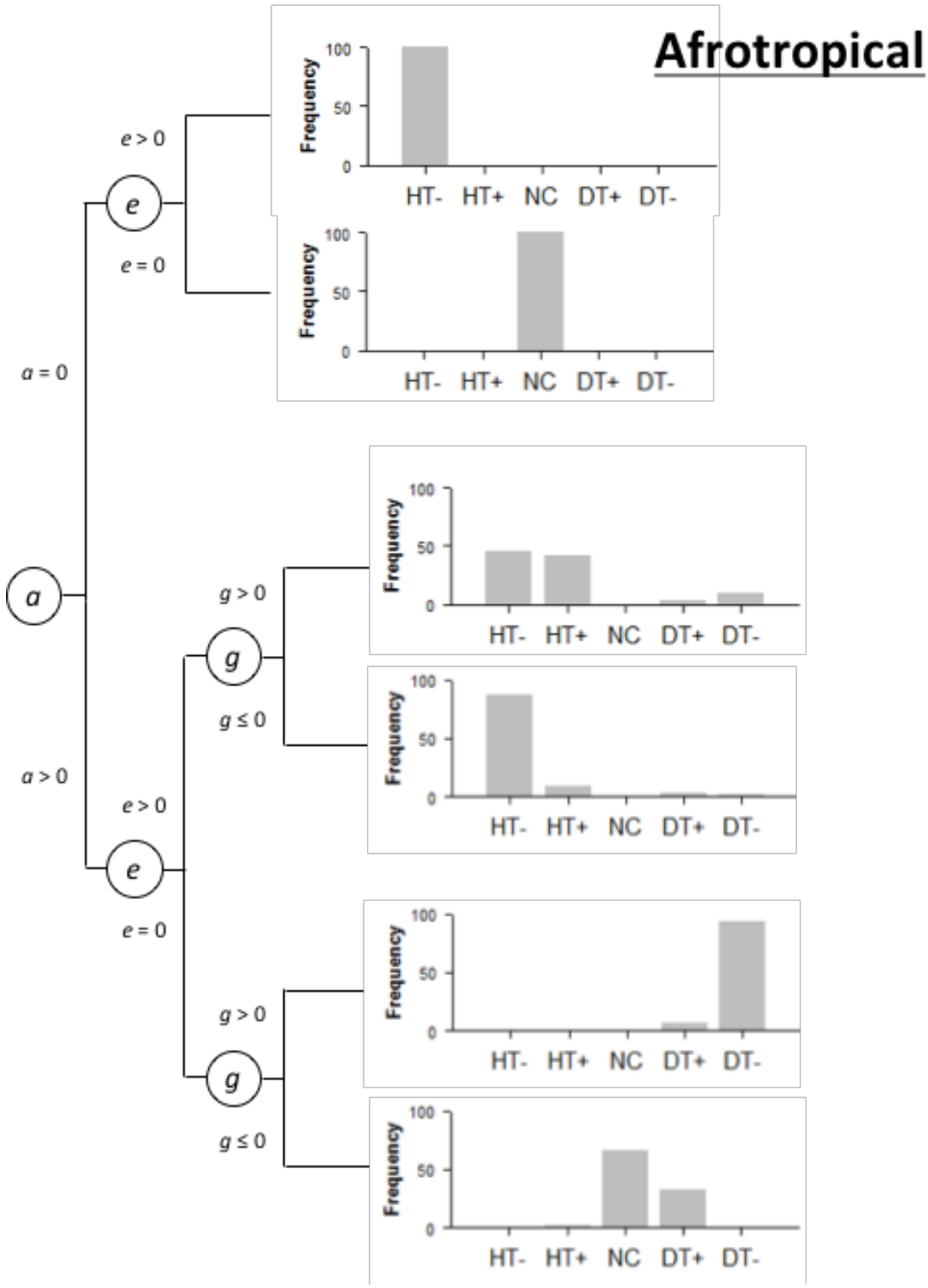
The contribution of each functional trait to the first 5 axes is expressed as percentages and values higher than 15% are in bold font.

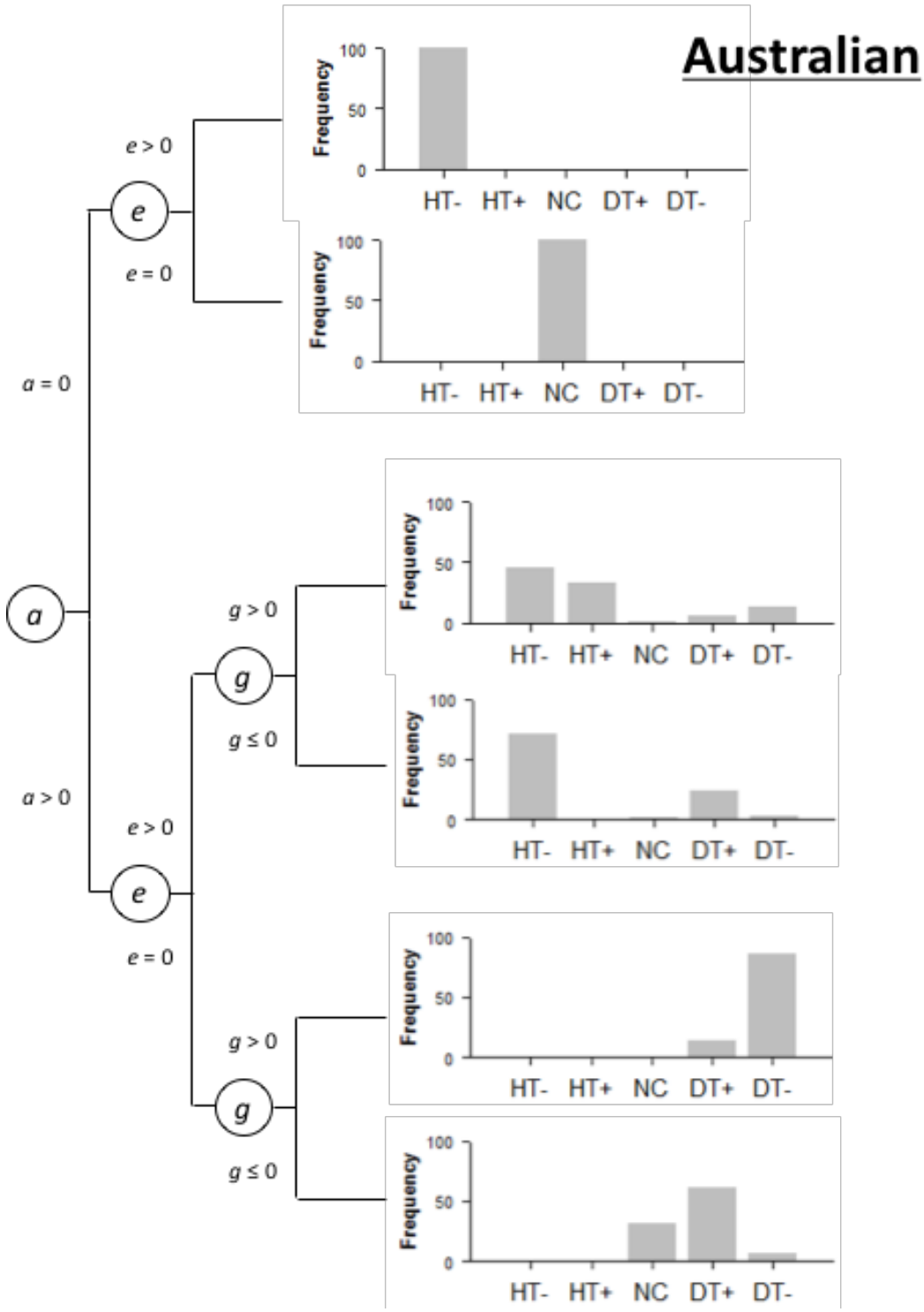
ANNEXE III. D'après Manuscrit 2 :

Table S1 Mean historical and current taxonomic dissimilarity and turnover in freshwater fish assemblages between basin pairs in six biogeographical realms. The proportional contribution of taxonomic turnover to the dissimilarity is shown in parentheses.

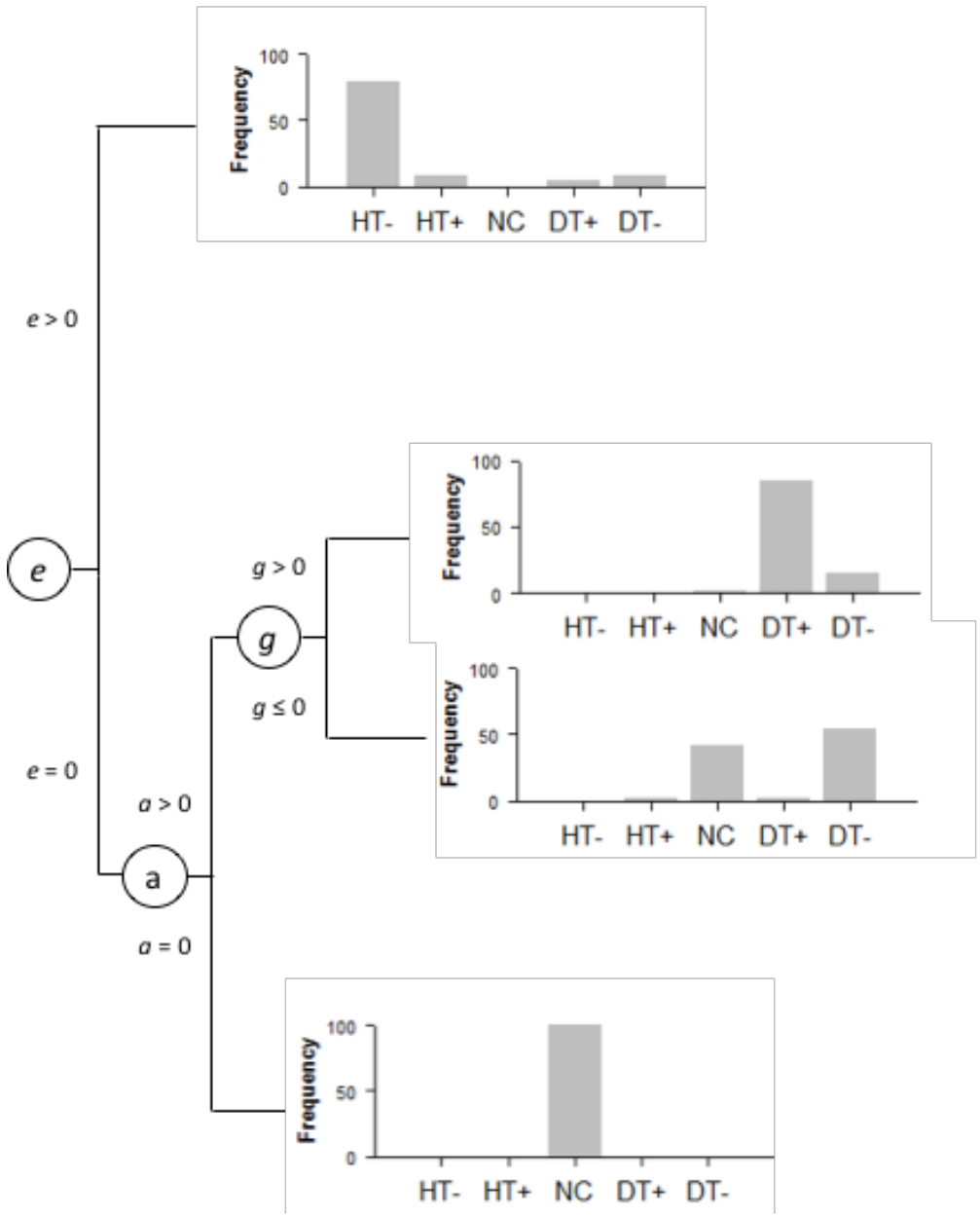
	Historical			Current		
Realm	Dissimilarity	Turnover		Dissimilarity	Turnover	
Afrotropical	0.956	0.916	(96%)	0.954	0.912	(96%)
Australian	0.932	0.884	(95%)	0.929	0.878	(95%)
Nearctic	0.919	0.833	(91%)	0.909	0.802	(88%)
Neotropical	0.962	0.923	(96%)	0.961	0.919	(96%)
Oriental	0.955	0.908	(95%)	0.951	0.899	(94%)
Palaearctic	0.922	0.851	(92%)	0.916	0.834	(91%)

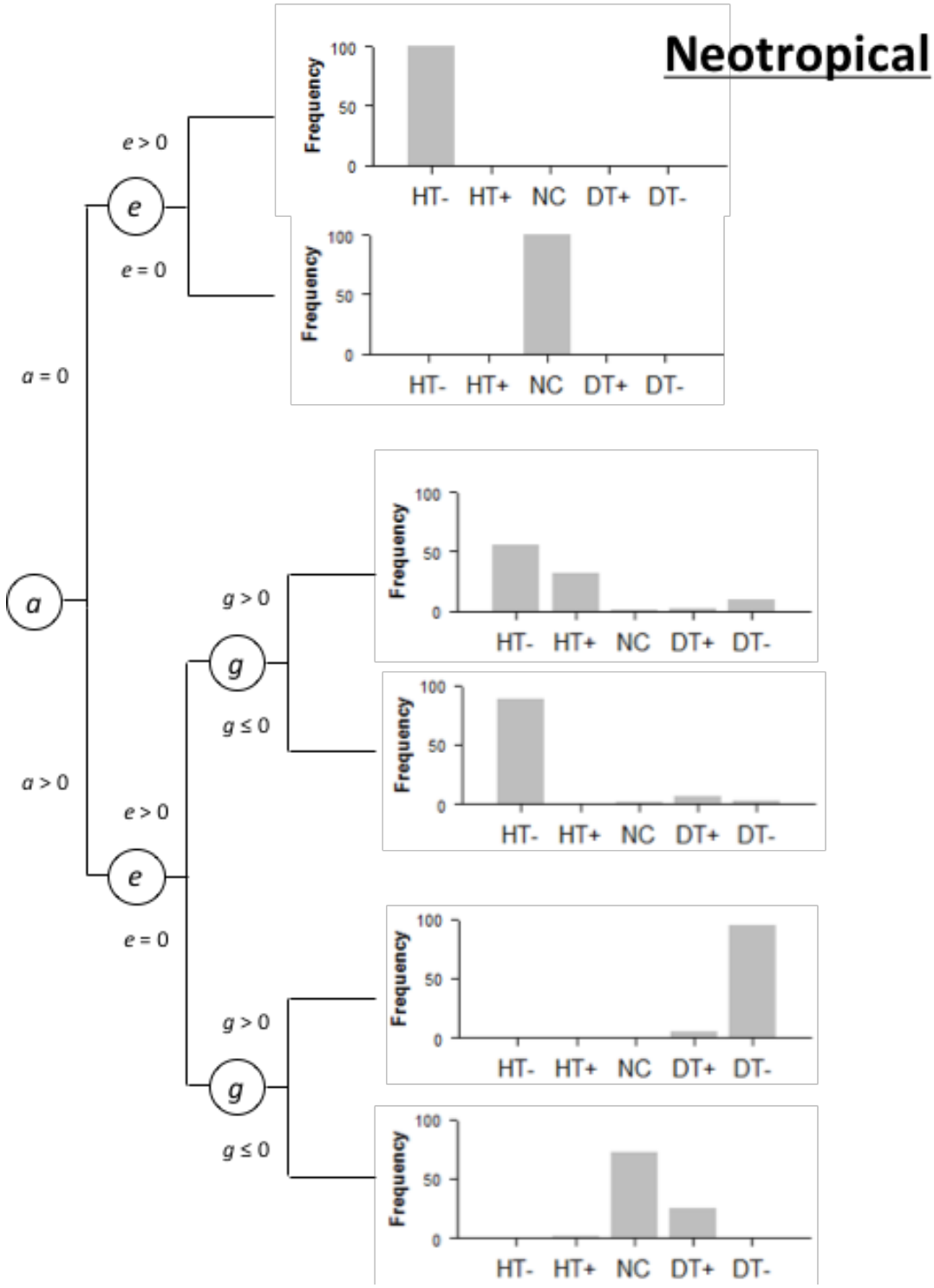
Figure S1 Decision tree illustrating how the three most important variables obtained with the random forest analysis of freshwater fish assemblages discriminate the different groups of change in dissimilarity and contribution of turnover in each of six realms (Afrotropical, Australian, Nearctic, Neotropical, Oriental and Palaearctic). Variable *a* is the number of species shared historically, and *e* and *g* are changes in the number of shared species and the number of species unique to the poorest assemblage, respectively. Panels at the end of each branch show the proportion of basin pairs in each combination of change in dissimilarity and contribution to turnover for each realm. See text for a detailed explanation of the five groups in each panels (HT−, HT+, NC, DT−, DT+).


Afrotropical
a
a = 0
a > 0
e
e > 0
e = 0
g
g > 0
g ≤ 0
Frequency
100
50
0
HT-
HT+
NC
DT+
DT-

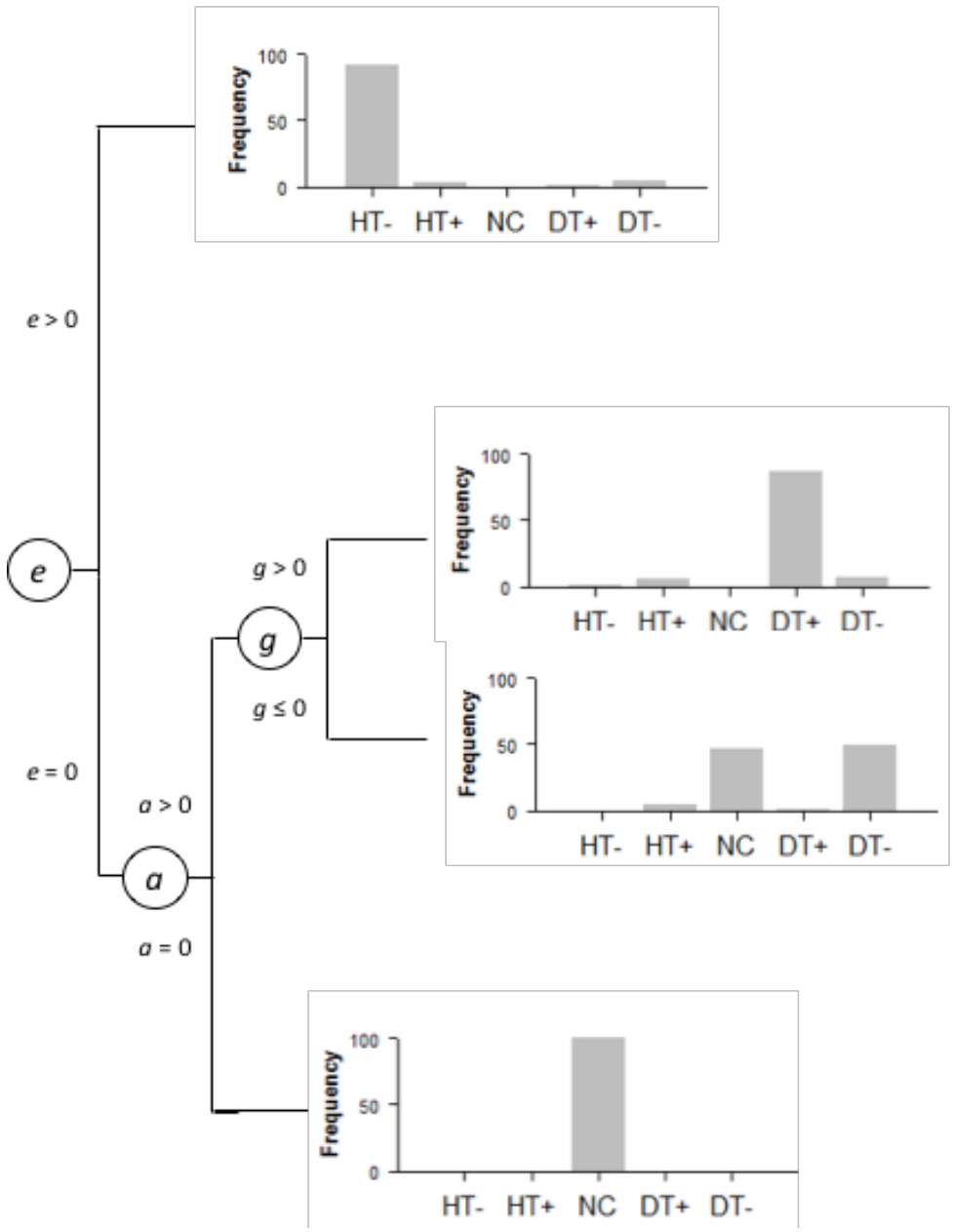

Australian
a
a = 0
a > 0
e
e > 0
e = 0
g
g > 0
g ≤ 0
Frequency
100
50
0
HT-
HT+
NC
DT+
DT-

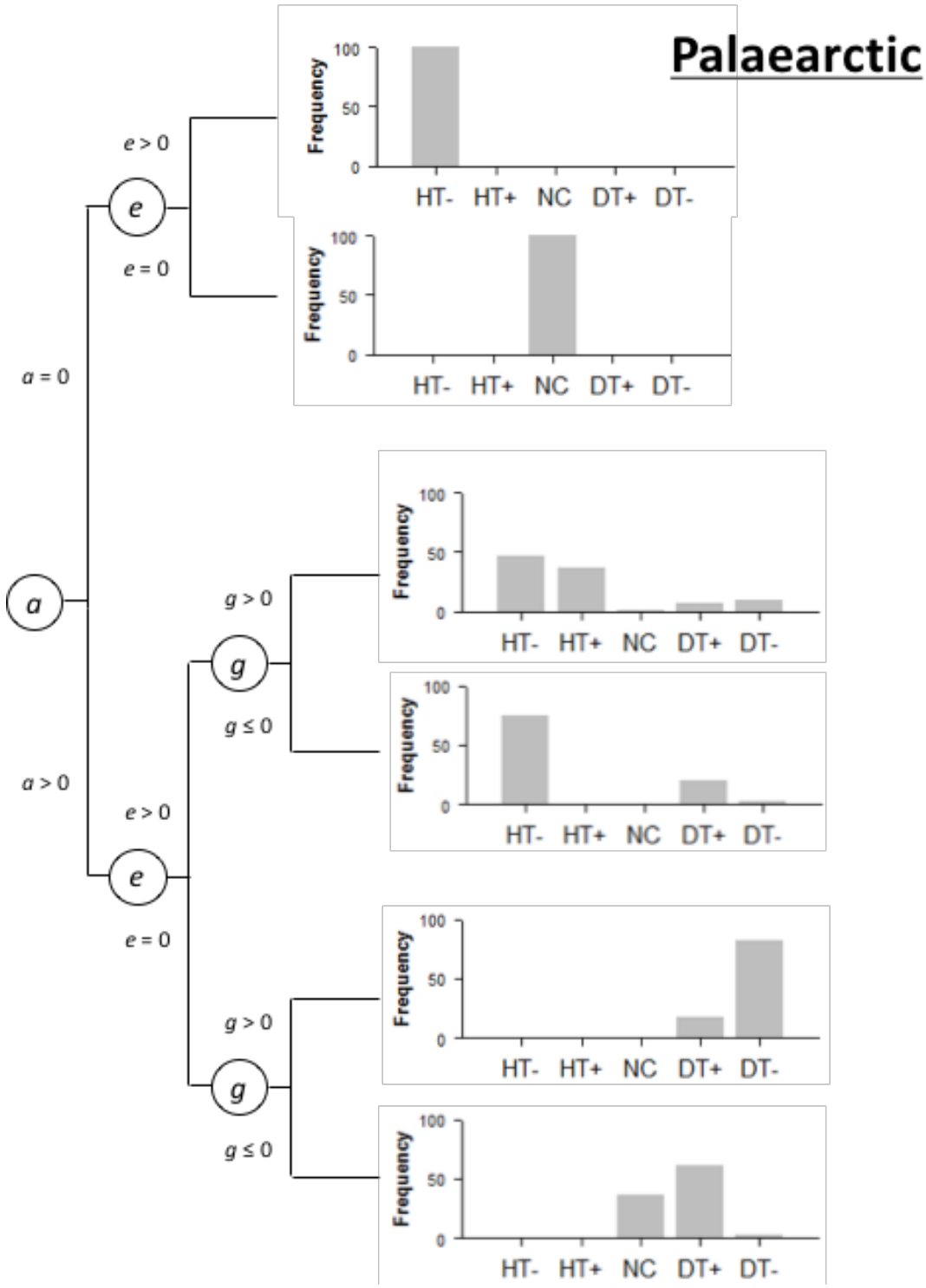
Nearctic




Neotropical
a
a = 0
a > 0
e
e > 0
e = 0
g
g > 0
g ≤ 0
Frequency
100
50
0
HT-
HT+
NC
DT+
DT-

Oriental




Palaearctic
a
a = 0
a > 0
e
e > 0
e = 0
g
g > 0
g ≤ 0
Frequency
100
50
0
HT-
HT+
NC
DT+
DT-

ANNEXE IV. D'après Manuscrit 4 :

Figure S1. Results of the Principal Components Analysis on functional traits. A. Eigenvalues and percentages of variance explained by each axis. B. Percentage of contribution of each functional trait to each axis.

A.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5
Eigenvalues	2.3	1.9	1.6	1.2	1.0
Percentage of variance	23.1	18.8	16.0	12.3	10.3
Cumulative percentage of variance	23.1	41.9	57.9	70.2	80.5

B.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5
Relative Eye size	5.6	<1	**26.8**	**16.3**	7.4
Oral gape position	**25.4**	3.6	7.7	3.0	<1
Relative maxillary length	**20.4**	5.3	<1	<1	2.0
Eye vertical position	11.0	13.6	**15.5**	2.2	<1
Body elongation	6.8	11.6	**16.4**	**18.3**	<1
Body lateral shape	<1	13.4	**29.3**	8.8	2.4
Pectoral fin vertical position	**23.9**	4.8	<1	3.4	1.9
Pectoral fin size	5.2	24.0	<1	11.1	4.2
Caudal peduncle throttling	<1	3.5	<1	1.9	**80.6**
Maximum body length	<1	**19.4**	3.4	**34.9**	<1

The contribution of each functional trait to the first 5 axes is expressed as percentages and values higher than 15% are in bold font.

Figure S2. Distribution of the changes in functional and taxonomic diversity. For each index, the changes were calculated as the ratio between the current and historical situation. A change greater than 1 means an increase of the index whereas a change lower than 1 mean a decrease of the index. Left panel represent the distribution of the changes in functional diversity and the right represents the distribution of the changes in taxonomic diversity. Only the 456 river basins that experimented a change by introduction and/or extirpation were considered in the analysis.

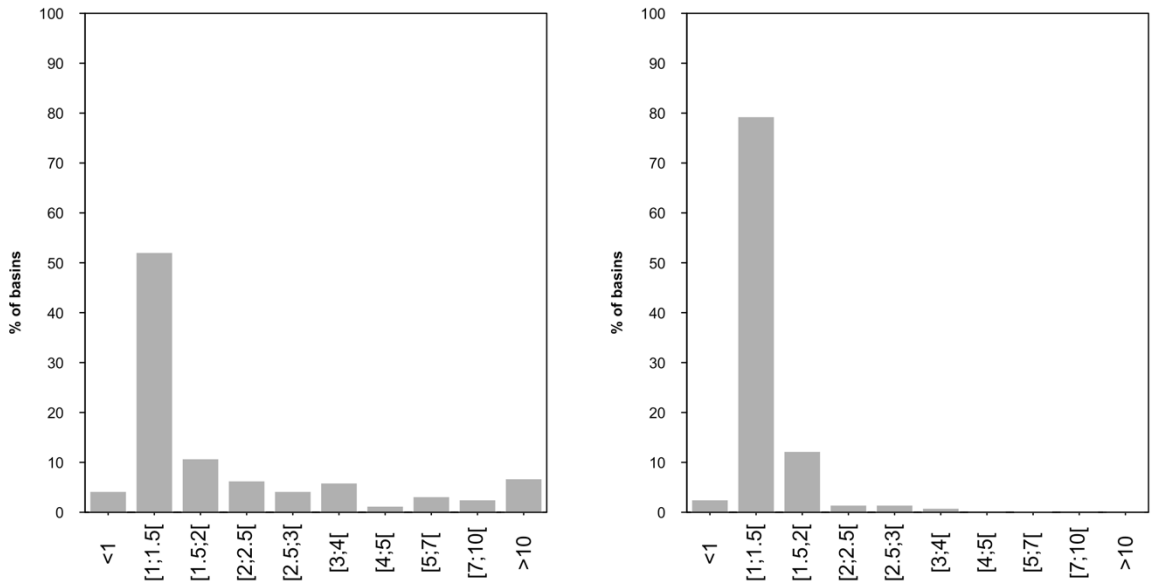


Table S1. Comparison of linear and polynomial model fitting the relation between the changes in TD and the changes in FD following native species extirpations and non-native species introductions.

Biogeographic realms	Model	Variables	Estimate	SD	t value	P value
Afrotropical	Linear	Intercept	-7.48	0.74	-10.06	<0.001
		Changes in taxonomic diversity	8.39	0.70	11.92	<0.001
		AICc				233.05
		R^2				0.64
	Polynomial	Intercept	10.42	4.16	2.51	0.014
		Changes in taxonomic diversity	-19.97	6.53	-3.06	0.003
		Changes in taxonomic diversity ^{2}	10.54	2.42	4.36	<0.001
		AICc				217.55
		dAICc				15.5
		R^2				0.71
Australian	Linear	Intercept	-11.47	1.74	-6.60	<0.001
		Changes in taxonomic diversity	12.10	1.44	8.40	<0.001
		AICc				728.90
		R^2				0.35
	Polynomial	Intercept	4.49	9.75	0.46	0.646
		Changes in taxonomic diversity	-13.12	15.24	-0.86	0.391
		Changes in taxonomic diversity ^{2}	9.63	5.79	1.66	0.099
		AICc				728.23
		dAICc				0.67
		R^2				0.36
Nearctic	Linear	Intercept	-16.07	1.43	-11.20	<0.001
		Changes in taxonomic diversity	15.55	1.04	14.84	<0.001
		AICc				1120.94
		R^2				0.58
	Polynomial	Intercept	7.85	2.74	2.85	0.005
		Changes in taxonomic diversity	-12.75	3.06	-4.15	<0.001
		Changes in taxonomic diversity ^{2}	6.22	0.64	9.59	<0.001
		AICc				1048.89
		dAICc				72.05
		R^2				0.73
Neotropical	Linear	Intercept	-14.98	1.83	-8.16	<0.001
		Changes in taxonomic diversity	15.77	1.67	9.43	<0.001
		AICc				730.94
		R^2				0.40
	Polynomial	Intercept	-3.80	11.33	-0.33	0.737
		Changes in taxonomic diversity	-2.41	18.28	-0.13	0.895
		Changes in taxonomic diversity ^{2}	7.09	7.09	0.99	0.319
		AICc				732.05
		dAICc				1.10
		R^2				0.40
Oriental	Linear	Intercept	-8.80	1.36	-6.44	<0.001
		Changes in taxonomic diversity	9.83	1.28	7.63	<0.001
		AICc				165.18
		R^2				0.56
	Polynomial	Intercept	5.86	5.02	1.16	0.249
		Changes in taxonomic diversity	-16.12	8.69	-1.85	0.07
		Changes in taxonomic diversity ^{2}	11.21	3.71	3.01	0.004
		AICc				158.73
		dAICc				6.45
		R^2				0.63
Palearctic	Linear	Intercept	-15.02	2.22	-6.76	<0.001
		Changes in taxonomic diversity	14.44	1.71	8.40	<0.001
		AICc				1762.05
		R^2				0.23
	Polynomial	Intercept	0.26	6.36	0.04	0.967
		Changes in taxonomic diversity	-5.77	8.08	-0.71	0.475
		Changes in taxonomic diversity ^{2}	5.91	2.31	2.56	0.011
		AICc				1757.58
		dAICc				4.48
		R^2				0.25

For each realm independently, we compared linear and polynomial model between the changes in FD and the changes in TD. The models were compared based on their AICc, the best models have a significant lower AIC (differences between AIC (dAICc) > 2). If dAICc <2, the two models are similar, and the simplest model was retained (here, the linear model will be preferred).

Table S2. Position of the functional volume of non-native species and exotics species pools introduced in each realm

Biogeographic realms	Pool	Number of species	Observed	SES	P values
Afrotropical					
	Introductions	44	2.40	1.41	0.907
	Exotics	18	2.46	1.20	0.895
Australian					
	Introductions	52	2.33	-0.36	0.365
	Exotics	33	2.39	-0.10	0.483
Nearctic					
	Introductions	220	2.34	**4.25**	**0.999**
	Exotics	46	2.64	**3.10**	**0.988**
Neotropical					
	Introductions	70	2.59	0.58	0.739
	Exotics	27	3.05	1.61	0.913
Oriental					
	Introductions	56	2.73	**2.22**	**0.976**
	Exotics	29	2.64	1.22	0.881
Palearctic					
	Introductions	168	2.46	**3.46**	**0.999**
	Exotics	32	2.42	**3.65**	**0.999**

For each biogeographic realm, the observed distance in the functional space between the centroid of all the native species and the centroid of only the non-native species (Introductions) (or only the non-native species native from other biogeographic realm (Exotic)) ($\mathrm{CD_{obs}}$) was compared to the distance between the centroid of all the native species and the centroid of a random selection of native species belonging to the realm ($\mathrm{CD_{rand}}$). We simulated 999 assemblages of the same species richness where species were randomly sorted among the native species pool belonging to the realm. The standardized effect size (SES) was used to measure the difference between observed values ($\mathrm{CD_{obs}}$) and null expectation ($\mathrm{CD_{rand}}$): $\mathrm{SES} = (\mathrm{CD_{obs}} - \mathrm{mean}(\mathrm{CD_{rand}}))/\mathrm{sd}(\mathrm{CD_{rand}})$. A negative SES means that the observed CD of the non-native species pool (all introduced species or exotic species) is lower than expected under a random choice of the same number of species in the native species pool (H0) whereas a positive SES means that the observed CD is higher than expected under H0. The significance of the difference from null expectations was tested using a two-tailed test ($\alpha < 0.05$). The SES values significantly different from the null expectation ($p < 0.025$ or $p > 0.975$) are in bold font.

ANNEXE V. (Relatif au Chapitre V : Synthèse et Perspectives)

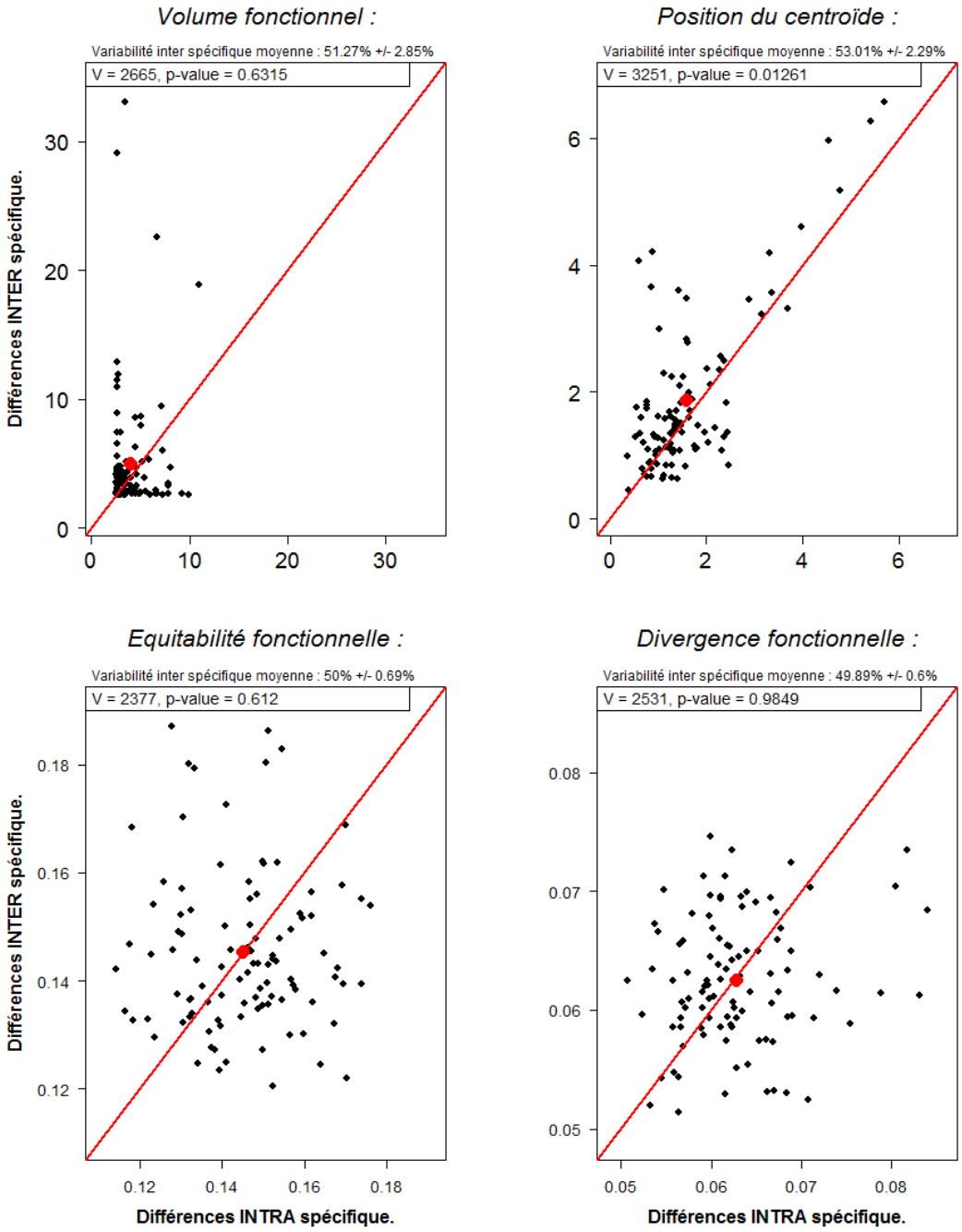



Figure 1. Différences moyennes des communautés focales Européennes entre difference inter et intra spécifiques pour les quatre indices fonctionnels (volume, position du centroïde, équitabilité et divergence) Le point rouge correspond à la différence moyenne (dont la valeur ainsi que l'intervalle de confiance sont renseignées au-dessus du graphique) pour les 100 communautés focales. La droite rouge est la droite identité renseignant une différence moyenne autant due à la variabilité inter- qu'intra-spécifique. Les valeurs dans l'encadré correspondent aux résultats des tests de Wilcoxon testant la différence entre la variabilité interspécifique moyenne et la valeur fixe de 50%. (D'après Adrien Solacroup, stagiaire M1, 2014).