



**UNIVERSITÉ SCIENCES ET TECHNOLOGIES LILLE 1**

**THÈSE DE DOCTORAT**

*présentée par Sylvain LENOIR*

*Pour obtenir le grade de*

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE 1**

*Spécialité : Écologie Marine*

*Filière Doctorale : Géosciences, Écologie, Paléontologie, Océanographie*

*École Doctorale : Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement*

*Sujet de thèse :*

---

---

***Impact du réchauffement climatique sur la distribution spatiale  
des ressources halieutiques le long du littoral français:  
observations et scénarios***

---

---

*Soutenue publiquement le 17 Janvier 2011*

*Numéro d'ordre : 40489*

***Membres du Jury :***

***Dr. Grégory BEAUGRAND  
Pr. Jean-Claude DAUVIN  
Pr. Chris Philip REID  
Pr. Gilles BŒUF  
Pr. Alain LEPRÊTRE  
Pr. Pierre CHARDY  
Dr. Christophe LUCZAK  
M<sup>me</sup> Dominique THOMAS***

*Chargé de Recherche, CNRS, Lille  
Professeur, Université de Caen  
Chargé de Recherche Principal, SAFHOS, Plymouth  
Professeur, Université Pierre & Marie Curie  
Professeur, Université Lille1  
Professeur, Université de Bordeaux1  
Maitre de conférences, Université d'Artois  
Responsable OP, CME, Boulogne-sur-Mer*

*Directeur de Thèse  
Directeur de Thèse  
Rapporteur  
Rapporteur  
Examinateur  
Examinateur  
Examinateur invité  
Examinatrice invitée*





## Remerciements

*Je tiens particulièrement à remercier le Dr. Grégory Beaugrand, pour m'avoir accueilli au sein de son équipe et m'avoir donné l'occasion et la chance de travailler à ses côtés durant ces trois années de thèse. Je le remercie pour la formation et les enseignements qu'il m'a donnés durant toutes ces années, de même que pour m'avoir fait partager sa vision globale de l'écologie.*

*Sa passion, sa persévérance, son amour de la rigueur et du travail bien fait, souvent en confrontation avec ma démarche un peu trop brouillonne, m'ont permis d'évoluer et d'améliorer mes capacités au travail. Cela fait cinq ans maintenant que j'apprends tous les jours à son contact, et j'espère que cette relation enrichissante pourra continuer à l'avenir.*

*Je le remercie, également, pour la confiance qu'il a bien voulu me témoigner durant tout ce temps, pour sa patience, sa bonne humeur, sa disponibilité et ses qualités humaines, ainsi que son soutien dans les moments de baisses de motivations.*

*Je remercie, aussi, le Pr. Jean-Claude Dauvin pour avoir codirigé ma thèse. Je le sais gré de m'avoir laissé une grande liberté durant mes travaux de thèse tout en étant toujours présent et disponible pour répondre à mes questions et attentes. Son avis et son expertise ont été très pertinents à des moments clés de la thèse. Il m'a, entre autres choses, permis d'intégrer différentes réflexions scientifiques qui m'ont conduit à avoir une approche plus complète de la recherche.*

*Je tiens à exprimer mes remerciements aux membres du jury, qui ont accepté d'évaluer mon travail de thèse.*

*Merci à monsieur Alain Leprêtre, Pr. des universités de l'Université de Lille 1, d'avoir accepté de présider le jury de cette thèse, et à messieurs les Prs. Chris Reid de la SAFHOS et Gilles Boeuf de l'université de Paris VI, d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce manuscrit.*

*Merci, également, à Madame Dominique Thomas responsable OP à la CME, au Pr. Pierre Chardy de l'Université de Bordeaux1 et au Dr. Christophe Luczak de l'Université d'Artois pour avoir accepté d'examiner mon mémoire et de faire partie du jury de thèse.*

*Je remercie le directeur de recherche monsieur François Schmitt, directeur du LOG, de m'avoir accueilli au sein du Laboratoire. De même que j'adresse mes remerciements à messieurs M. Jean-Marie Dewarumez et au Professeur Sébastien Lefebvre, directeurs de la station marine de Wimereux, pour m'avoir accueilli dans leurs locaux.*

*Je remercie messieurs Vincent Touloumon et Éric Gosselin, directeurs de la CME, pour m'avoir fait une place au sein des Collectivités Maritimes Étaploises et pour m'avoir donné la chance de mieux me rendre compte de la dureté et de la complexité croissante du métier de marin pêcheur.*

*J'adresse mes remerciements à Éric Lécuyer, son implication, ses connaissances et ses heures de travail nous ont permis de mener à bien un projet qui a porté ses fruits.*

*Je remercie également le Docteur Christophe Luczak pour ses différents avis éclairés au sujet du régime alimentaire des oiseaux marins, en particulier, et pour l'ensemble des conseils qu'il a pu me donner au cours de différentes conversations.*

*Je remercie également tout le personnel de la station marine de Wimereux qui de par sa sympathie et sa bonne humeur a participé à la bonne ambiance générale à la station marine.*

*Mes remerciements vont également à tout le personnel de la CME. J'ai eu de la chance, durant ces trois années, de changer à plusieurs reprises de bureau au sein des locaux de la CME, à chaque fois j'y ai retrouvé la même ambiance sympathique et détendue. Je remercie également les marins pêcheurs du Sainte Catherine Labouré, pour m'avoir accueilli à leur bord et fait partager leur passionnant quotidien.*

*J'adresse un grand merci à tous mes amis et collègues rencontrés durant la thèse avec qui j'ai pu partager de bons moments de franches rigolades, d'anthologiques parties de foot sur la plage de Wimereux, des découvertes culturelles, gastronomiques, avec qui le monde a du être refais au moins... Ho là... tellement de fois.*

*J'adresse un merci tout particulièrement à M. Éric Goberville, compagnon de route, compagnon de galères (je devrais même mettre plusieurs « s »), compagnon de foot (j'ai quand même la licence), compagnon de bureau (depuis peu), compagnon de « chambré »... Voilà bien longtemps, nos routes s'étaient croisées une première fois à Bordeaux (même plusieurs fois grâce à la toute nouvelle technologie d'APS !!!!!), pour se séparer par la suite. Mais, apparemment, il était écrit que nous nous retrouverions et qu'une chaleureuse (il y a le mot chat dedans, c'est clair) amitié nous lierait ; les nombreuses péripéties et aventures qui jalonnent notre parcours, dont je passe les détails, me font espérer que cela continuera un bout de temps.*

*Un merci tout spécial au petit Gabriel qui s'est exilé très loin de nous, merci pour ta passion et enthousiasme, parfois un peu trop débordants peut-être pour le pantouflard que je suis, mais ça fait partie de ton charme.*

*J'adresse également de chaleureux remerciements à mes amis d'ici et d'ailleurs, Juliette, Céline (merci pour les corrections) avec qui j'ai partagé les galères (fichue proprio) et les joies de la colocation, Benjamin qui gentiment m'a confié la recette sacrée de son Guacamole et s'en va bien trop loin de nous, oOlivier et le Dr. Rombouts, Mikael et sa bonne humeur, David qui nous doit toujours une séance nanards, Stella, Armonie, Pierre, Sophie, Gaspard, Befä le chat, les amis qui me soutiennent de plus ou moins loin Audrey, Virginie et Kevin, Adrien et Émilie, Magali et Jaï, Syndie, Joëlle et Christophe.*

*Je remercie également mes sœurs, et présente mes excuses pour ne pas avoir participé au déménagement... Je me rattraperai, je ne sais pas encore comment...*

*Un grand merci à mes parents qui m'ont toujours soutenu et encouragé durant ma longue vie d'étudiant. Ils n'ont jamais perdu espoir, bien qu'à un moment ils ont bien dû se demander si j'allais un jour en finir avec les études...*

*Enfin j'adresse des remerciements tout particuliers à Maud pour sa présence et ce qu'elle m'apporte au quotidien. Un grand merci également, pour les heures et nuits passées à m'aider à la rédaction de ce manuscrit.*

---

*La Terre n'est pas un don de nos parents. Ce sont nos enfants qui nous la prêtent*

*Proverbe Amérindien*

*À Malicia, à celui ou celle qui arrive, et à tous les autres.*



---

# Sommaire

## INTRODUCTION GENERALE

1. Impacts du climat .....	6
1.1. Variabilités et Forçages naturels .....	6
1.2. Impact du réchauffement climatique.....	7
2. La Niche Écologique et distribution spatiale des espèces.....	9
3. Modèles d'habitats.....	11
4. Problématique et Objectifs Généraux.....	13

## CHAPITRE II: Un nouveau modèle pour évaluer la probabilité de présence d'une espèce basé uniquement sur des données de présence

1. Résumé du chapitre II.....	16
1.1. Avant-propos .....	16
1.2. Données utilisées .....	17
1.3. Méthode et Analyses effectuées.....	19
1.4. Principaux résultats obtenus.....	20
1.5. Conclusion .....	21
2. Publication: A new model to assess the probability of occurrence of a species based on presence-only data.....	22
2.1. Abstract .....	23
2.2. Introduction.....	24
2.3. Materials and Methods .....	26
2.4. Results .....	39
2.5. Discussion .....	47

## CHAPITRE III: Distribution spatiale modélisée des poissons marins et projections des changements dans l'océan Atlantique Nord

1. Résumé du chapitre.....	53
1.1. Avant-propos .....	53
1.2. Données utilisées .....	54
1.3. Méthode et Analyses effectuées.....	55
1.4. Principaux résultats obtenus.....	56
1.5. Conclusion .....	57
2. Publication: Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean .....	58
2.1. Abstract .....	59
2.2. Introduction.....	60

2.3. Materials and Methods .....	62
2.4. Results .....	72
2.5. Discussion .....	80
Supporting information .....	85
Annexe: atlas climatique des ressources marines de l'Atlantique Nord .....	105

#### **CHAPITRE IV: Les effets du climat sur les proies principales des oiseaux marins en mer du Nord**

1. Résumé du Chapitre IV .....	135
1.1. Avant-propos .....	135
1.2. Données utilisées .....	136
1.3. Méthode et Analyses effectuées .....	137
1.4. Principaux résultats obtenus .....	138
1.5. Conclusion .....	139
2. Publication: The effect of climate on the main fish prey of North Sea seabirds .....	141
2.1. Abstract .....	142
2.2. Introduction .....	143
2.3. Material and Method .....	145
2.4. Results .....	148
2.5. Discussion .....	152
Supporting information .....	159

#### **CHAPITRE V: Réchauffement climatique, *Calanus finmarchicus* et la morue de l'Atlantique**

1. Avant-propos .....	167
2. Données utilisées .....	168
3. Méthode et Analyses effectuées .....	171
4. Principaux résultats obtenus .....	172
5. Discussion .....	179

#### **DISCUSSION, CONCLUSIONS, PERSPECTIVES**

1. Discussion .....	182
1.1. Le modèle NPPEN .....	182
1.2. Impacts du réchauffement climatique sur la distribution spatiale des poissons marins .....	186
1.3. Propagation du réchauffement climatique le long du réseau trophique .....	190
2. Epilogue .....	193
2.1. Conclusions .....	193
2.2. Perspectives .....	195

#### **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

---

# *INTRODUCTION GÉNÉRALE*

Les poissons marins constituent une ressource alimentaire essentielle à l'humanité. D'après les chiffres de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO), la production mondiale des captures de pêches réalisées dans l'Océan<sup>1</sup> en 2006 s'élevait à 81,9 millions de tonnes. La plus grosse partie de cette production (77%) était destinée à l'alimentation humaine (FAO, 2009; Brander, 2007). Cette production n'a eu de cesse d'augmenter pour répondre à l'accroissement de la population et de la demande en poisson. L'accroissement de cette demande est induit par l'augmentation de la part des protéines de poisson dans la quantité mondiale de protéines animales ingérée par habitant de la planète (Botsford *et al.*, 1997 ; FAO, 2009). De plus, toujours selon la FAO (2009), près de 43.5 millions de pêcheurs et d'aquaculteurs travaillent et vivent directement des ressources halieutiques, qui, en production, ont dégagé une valeur marchande évaluée à 78,8 milliards de dollars US en 2006.

L'attrait commercial des ressources halieutiques a mené les professionnels du secteur de la pêche à exercer une pression croissante sur les stocks de poissons, aidés en cela par l'industrialisation de leurs activités ainsi que par la sophistication des instruments de détections et de captures. L'exploitation intensive, à l'échelle industrielle, associée à une absence de mesures de contrôle, de gestion et de conservation, a provoqué un effondrement catastrophique de nombreux stocks de poissons marins (Myers *et al.*, 1997 ; Cook, 2000; Hutchings, 2000; Schrope, 2008). Des espèces telles que la sardine en Californie (Hilborn & Walters, 1992; McFarlane *et al.*, 2005) ou l'anchois au Pérou (Boerema *et al.*, 1965) ont vu, par le passé, leurs stocks pratiquement s'épuiser, avant que des mesures de protections, par limitations des captures, soient mises en places (McFarlane *et al.*, 2005). Pour d'autres espèces, l'interdiction d'exploitation a permis une reconstruction partielle des stocks, comme par exemple celui du hareng en mer du Nord (Fisher & Frank, 2002; ICES, 2005a). Malgré les mesures prises, certains stocks, tels que ceux de la morue de l'Atlantique de Terre-Neuve (Myers *et al.*, 1996) ou de la mer du Nord (Cook *et al.*, 1997), ne se sont pas reconstitués au point de pouvoir supporter une exploitation durable. L'état des lieux, réalisé en 2006 par la FAO, indique que 80% des espèces de poissons exploitées sont soit épuisées, soit exploitées de manière excessive, ou proche de leur rendement maximum, soit encore exploitées alors qu'en cours de relèvement (FAO 2009).

---

<sup>1</sup> L'unique étendue d'eau salée que porte la planète terre peut être nommée « océan mondial » ou « océan planétaire » ou encore plus simplement « Océan », avec une majuscule (Jean-Marie Pères 2007, « Océans et mers », Encyclopédie Universalis)



Ce constat a conduit à la tentative de mise en place de plans de gestion durable des ressources marines rendus possibles grâce à une meilleure connaissance des impacts de la surexploitation sur les populations de poissons (Pauly *et al.*, 2005, Pauly, 2007). Comprendre comment et pour quelles raisons les stocks de poissons fluctuent dans le temps et l'espace, représente un défi que de nombreux scientifiques tentent de relever (Steele & Henderson, 1984 ; Rosenzweig, 1995 ; Jennings *et al.*, 2001). Toutefois, l'étude seule des conséquences de la surpêche sur une espèce ne suffit pas pour expliquer les changements d'abondance et de répartition géographique observés. Récemment, la complexité de l'écosystème a été intégrée au sein des stratégies de gestion des pêches (connues sous l'expression anglaise « Ecosystem Based Fishery Management » EBFM ; Cury *et al.*, 2008). Par cette approche, la gestion d'une espèce cible tient compte des relations de cette espèce avec son environnement, son habitat et les autres espèces du milieu, ciblées ou non (Pikitch *et al.*, 2004).

Si par définition, la variabilité climatique, qu'elle soit d'ordre naturelle ou induite par les activités humaines, est incluse dans les EBFMs (Cury *et al.*, 2008), le rôle et l'importance de ce phénomène dans les fluctuations spatio-temporelles des stocks de poissons font encore débat (Beaugrand & Kirby 2010a). Pour certains scientifiques, il est impossible que seule la variabilité du forçage climatique soit à l'origine de disparitions ou d'épuisements de stocks de l'ampleur de ceux observés (Pauly *et al.*, 2002). Pour d'autres, les fluctuations climatiques expliquent, en grande partie, celles répertoriées dans la production (Brander *et al.*, 2007 ; Brander, 2010; Jennings & Brander, 2010), le recrutement (Jurado-Molina & Livingston, 2002 ; Beaugrand *et al.*, 2003), la distribution, les migrations et les abondances (Roessig *et al.*, 2004; Perry *et al.*, 2005 ; Lehodey *et al.*, 2006) des poissons exploités. En conséquence, les effets de la pêche et du forçage climatique, en particulier du réchauffement global, commencent à être évalués et étudiés de concert (Rose, 2004; Mieszowska *et al.*, 2007 ; Kirby *et al.*, 2009; Perry *et al.*, 2010; Planque *et al.*, 2010).

Les modèles de dynamique des populations, ainsi que ceux destinés à l'évaluation de l'état des stocks exploitables (Hilborn & Walters, 1992 ; Rose, 2004 ; Andrew *et al.*, 2006), sont déjà nombreux et largement utilisés. En revanche, le développement de modèles permettant de comprendre, quantifier ou visualiser l'impact du climat sur les ressources halieutiques, est beaucoup plus récent.

# 1. Impacts du climat

## 1.1. Variabilités et Forçages naturels

Les espèces marines et en particulier les organismes ectothermes, que sont en grande majorité les poissons marins, sont sous l'influence de leur environnement physique (Steele & Henderson, 1984 ; Cushing, 1996; Daskalov, 1999). De fait, les stocks de poissons ont toujours connu des fluctuations, dans le temps et dans l'espace, régies par la variabilité des facteurs hydro-climatiques (Rosenzweig, 1995; Barange & Harris, 2003). Avant même que l'homme n'exerce une pression sur les stocks de poissons via les captures de pêche, ces espèces de poissons connaissaient d'importantes variations naturelles (Poulsen, 2010), en témoignent les séries d'abondance reconstituées de la sardine du Pacifique au large de la Californie (Baumgartner *et al.*, 1992) ou du saumon rouge dans le Pacifique (Finney *et al.*, 2000). En 2007, Enghoff *et al.* (2007) ont montré, à partir de données sédimentaires provenant du Néolithique, et plus précisément de la période comprise entre 7000 et 3000 avant J.C. dénommée « warm Atlantic period », qu'en mer Baltique l'ichtyofaune marine différait grandement de celle du 20<sup>e</sup> siècle. Cette différence s'explique par une température moyenne estivale supérieure de 1,5 à 2,0 °C à la température moyenne estivale actuelle.

Les oscillations météo-océaniques telles que l'Oscillation Nord Atlantique (NAO), représentent également une source de variabilité du climat (Hurrell *et al.*, 2001). Ces patrons de variabilité, de par leur rôle majeur dans la gouvernance des facteurs hydro-climatiques (e.g. régime des vents, champs de pression, précipitations, températures), peuvent exercer un effet significatif sur la variabilité du recrutement (Dippner, 1997; Ottersen & Stenseth, 2001; Brander & Mohn, 2004; Stige *et al.*, 2006), cause primordiale de fluctuations des stocks de poissons (Cushing, 1996). Dans l'océan Pacifique, les phases dites « chaudes » (Trenberth 1997) de l'« El Niño–Southern Oscillation » (ENSO) réchauffent les eaux côtières de près de 8°C et modifient la productivité du zooplancton. Un événement El Niño crée ainsi un habitat caractérisé par un régime thermique plus élevé provoquant des migrations latitudinales et zonales des populations d'anchois et de sardines le long des côtes d'Amérique du sud (Lehodey *et al.*, 2006).

La puissance du forçage naturel peut s'exercer également de façon ponctuelle, rapide, et inattendue, sous la forme d'évènements climatiques exceptionnels de forte magnitude : les changements de régimes<sup>2</sup>. Les conséquences de tels phénomènes sur les poissons marins ont été mises en évidence à de nombreuses reprises (e.g. Hare & Mantua 2000 ; Beaugrand, 2004; de Young *et al.*, 2004 ; Rothschild & Shannon, 2004 ; Beaugrand *et al.*, 2008). Par exemple, suite à un changement de régime au milieu des années 1970 dans la baie de Pavlov en Alaska, les débarquements constitués historiquement de crevettes rouges, ont laissé place à des captures composées essentiellement d'espèces de gadoïdes et de poissons plats. (Botsford *et al.*, 1997). En 2006, Drinkwater (Drinkwater, 2006) explique comment, de 1920 à 1930 dans l'océan Atlantique, une période chaude a provoqué une extension rapide de la limite nord de répartition de nombreuses espèces de poissons telles que la morue de l'Atlantique, l'églefin ou le hareng. L'élargissement brusque, vers des latitudes supérieures, de la distribution des espèces indigènes s'accompagne, en général, d'un phénomène de déplacement latitudinal d'espèces dites « d'eau chaude » à répartition plus subtropicale, comme le chinchard de l'Atlantique, le turbot ou encore la plie cynoglosse (Reid *et al.*, 2001 ; Drinkwater, 2006).

## 1.2. Impact du réchauffement climatique

Le réchauffement climatique global, induit en grande partie par les activités humaines, marque de son empreinte tous les compartiments ou éléments fonctionnels de l'écosphère (Parmesan & Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Walther *et al.*, 2005; Parmesan, 2006 ; Rosenzweig *et al.*, 2008; Beaugrand & Goberville 2010). Il affecte naturellement l'océan qui a emmagasiné près de 84% du surplus de chaleur ajoutée au système climatique (Levitus *et al.*, 2005). Cette accumulation d'énergie thermique a eu pour conséquence un réchauffement global moyen de 0,06°C concernant les premiers trois milles mètres de l'Océan, entre 1948 et 1998.

---

<sup>2</sup> Évènement hydro-climatique majeur à la source de changements rapides et persistants dans la productivité et l'abondance de nombreux organismes composant la communauté marine. Ils se produisent à échelle régionale et impliquent de multiples niveaux trophiques ; voir Bakun, A. (2005) *Regime shifts. The sea* (ed. by A.R. Robinson, Brink, K.), pp 971–1018. Harvard University Press, Cambridge. et Alheit, J. (2007) *Consequences of regime shifts for marine food webs. International Journal of Earth Sciences*.

Une des conséquences les plus spectaculaires du réchauffement planétaire est la réorganisation spatiale des espèces. Des preuves évidentes montrent que le réchauffement provoque le déplacement latitudinal des espèces (Hughes, 2000 ; Parmesan & Yohe, 2003; Deutsch *et al.*, 2008; Muthoni, 2010). Cette réorganisation spatiale touche également les espèces de poissons marins, exploitées ou non (Perry *et al.*, 2005; Brander *et al.*, 2003). Les cas d'apparitions d'espèces dites « tropicales » dans les eaux tempérées et tempérées-froides de l'Atlantique Nord-Est (Quero *et al.*, 1998; Stebbing *et al.*, 2002; Beare *et al.*, 2004a) illustrent bien ce phénomène. D'autres espèces, familières des eaux de la mer du Nord telles que l'entélure (*Entelurus aequoreus* Linnaeus, 1758), ont vu leur abondance exploser et leur limite méridionale supérieure de répartition s'étendre vers le Nord (Kirby *et al.*, 2006; Fleischer *et al.*, 2007; Van Damme & Couperus, 2008). Enfin, certains poissons, déjà durement touchés par l'activité de pêche comme la morue de l'Atlantique, sont repoussés de leur limite sud de répartition, zones où les eaux deviennent trop chaudes (Beaugrand *et al.*, 2003; Mieszkowska *et al.*, 2007).

Les mécanismes, par lesquels le réchauffement climatique réorganise la distribution spatiale des espèces, sont multiples et peuvent agir de façon directe comme indirecte (Brander 2007 ; Stige *et al.*, 2010). L'augmentation de la température de l'environnement a des conséquences directes qui affectent les processus de croissance, de fécondité, et de recrutement (Brander 2007), via notamment la limitation en oxygène des organismes (Pörtner *et al.*, 2001 ; Pörtner & Knust, 2007). Le réchauffement climatique perturbe également la phénologie et les migrations saisonnières de certaines espèces de poissons (Drinkwater, 2005). Indirectement, le réchauffement climatique exerce son impact sur les poissons via le réseau trophique (Beaugrand & Reid, 2003; Edwards & Richardson, 2004), et la composition des assemblages d'espèces de l'écosystème dont ils dépendent pour leurs ressources (Beaugrand *et al.*, 2002b ; Beaugrand *et al.*, 2010). Kirby & Beaugrand (2009) ont également mis en évidence la répercussion et l'amplification de l'impact du réchauffement du climat à travers le réseau trophique depuis le phytoplancton jusqu'aux poissons.

## 2. La Niche Écologique et distribution spatiale des espèces

Le concept de « niche écologique » est un sujet largement discuté dans la littérature (Leibold, 1995). De nombreuses et différentes interprétations de ce concept existent (Peterson, 2001), de même que plusieurs adjectifs pour en décliner ou affiner la définition (niche réalisée, potentielle, fondamentale ; Guisan & Thuiller, 2005). En outre, certains termes largement utilisés ont parfois des définitions aux différences ténues ou des définitions qui chevauchent d'autres notions telles que la notion d'habitat, d'environnement et d'enveloppe écologique. Une certaine confusion peut résulter de cette diversité d'appellations et d'interprétations (Kearney, 2006).

Si le mot « niche » a été utilisé pour la première fois en écologie par le naturaliste Joseph Grinnell (Grinnell, 1917) pour décrire les besoins et contraintes environnementales d'une espèce, le concept de niche écologique a été défini opérationnellement par le zoologiste George Evelyn Hutchinson (Hutchinson, 1957). Celui-ci décrit la niche écologique comme étant « *un volume à  $n$  dimensions, dans lequel chaque point correspond à un état de l'environnement qui permettrait à une espèce d'exister indéfiniment* ». Selon cette définition, l'identification de la niche écologique d'une espèce consiste à identifier la réponse de cette espèce à l'environnement (Leibold, 1995) ou, en d'autres termes, à identifier le domaine de tolérance de l'espèce vis-à-vis des principaux facteurs du milieu (Frontier & Pichot-Viale, 1993).

La niche, au sens d'Hutchinson, est un concept de type mécanistique, reflet des relations entre des éléments du biotope et de la biocénose, ce qui la différencie du concept de niche habitat de Grinnell. De plus, à la niche conceptualisée par Hutchinson, s'oppose le concept de niche d'Elton : « la niche impact » (Leibold 1995). Du point de vue d'Elton (Elton, 1927), la niche écologique décrit les effets immédiats de l'espèce sur son environnement, elle précise le « rôle » de l'espèce au sein de l'écosystème. De par leur définition, ces deux concepts de niche n'ont pas les mêmes types d'approches. La niche au

sens d'Hutchinson est utilisée lors d'une approche autoécologique<sup>3</sup> ou physiologique, vouée à étudier la répartition géographique des espèces à grandes échelles (Guisan & Thuillier, 2005). La niche d'Elton quant à elle, est reliée aux concepts de chaînes alimentaires et de niveau trophique d'une espèce et donc aux relations impliquées à des échelles plus locales (Guisan & Thuillier, 2005). C'est la définition d'Hutchinson, très opérationnelle, qui a été retenue dans le cadre de cette thèse.

Hutchinson (1957) introduit également les concepts de niche fondamentale et de niche réalisée. La niche représente le domaine de tolérance d'une espèce vis-à-vis des facteurs environnementaux. Il s'agit d'une niche théorique. En effet, rares sont les espèces occupant l'intégralité de leur niche (Puilliam, 2000). Les interactions biotiques, telles que la compétition ou la prédation, vont contraindre l'espèce à occuper un espace différent de la niche fondamentale (Helaouët & Beaugrand 2009) : il s'agit de la niche réalisée. Cette niche réalisée est la niche réelle, déterminable à partir de données d'observations empiriques. Néanmoins, dans le cadre d'études à macro-échelle, il est difficile de disposer de suffisamment de données afin d'estimer les contours exacts de la niche réalisée ou encore de déterminer l'ensemble des facteurs décrivant cette niche. Pour ces diverses raisons, le principe de niche écologique potentielle a été préféré, dans ce travail de thèse. La niche écologique potentielle représente une estimation de la niche réalisée, avec un nombre de descripteur réduit.

La quantification de la relation niche écologique et environnement constitue la base à partir de laquelle sont construits les modèles d'habitat en écologie (Guisan & Zimmermann, 2000). Le concept de niche potentielle, au sens d'Hutchinson, est généralement utilisé dans les modèles d'habitats à macro-échelle (Peterson, 2001; Pearson & Dawson, 2003), afin d'évaluer les modifications biogéographiques potentielles, passées et futures des espèces (Kearney *et al.*, 2004 ; Martínez-Meyers *et al.*, 2004 ; Wiens *et al.*, 2009)

---

<sup>3</sup> Frontier *et al.* (2008) définissent l'autoécologie comme étant la science « des réponses biologiques des espèces ou autres taxons aux caractères physico-chimiques de l'environnement, en fonction de leurs physiologies propres et de leurs adaptations potentielles. »

### 3. Modèles d'habitats

Les grands enjeux actuels que sont la conservation d'espèces en danger d'extinction (Araújo *et al.*, 2005; Sanchez-Cordero *et al.*, 2005; Brook *et al.*, 2009), les problèmes liés à l'invasion d'espèces exotiques (Peterson, 2003; Peterson *et al.*, 2008), ou encore la conservation de la biodiversité (Martínez-Meyers *et al.*, 2004; Sanchez-Cordero *et al.*, 2005; Hirzel *et al.*, 2006), nécessitent des outils d'aides à la décision et à la prévision des changements susceptibles de survenir au sein de l'écosystème marin. Ces outils numériques se retrouvent sous les termes équivalents de modèle d'habitat, modèle de niche écologique, ou modèle de distribution spatiale.

Bien que différant de par leur nom ou par la procédure numérique qu'ils utilisent, les modèles d'habitats fonctionnent sur un principe simple et commun : en partant de la distribution connue d'une espèce, ils modélisent la niche écologique potentielle dans le sens que lui confère Hutchinson (1957), permettant ensuite de projeter cette niche dans un espace géographique. Les enveloppes environnementales testées peuvent provenir d'aires géographiques appartenant au passé (Bigg *et al.*, 2008) ou au présent (Hilbert & Ostendorf, 2001; Cheung *et al.*, 2008b), permettant ainsi d'évaluer et de calibrer les modèles. Elles peuvent également représenter un environnement futur potentiel. Dans ce cas, ce sont des scénarios d'évolution du climat qui sont utilisés pour déterminer quelle pourra être à l'avenir, la distribution spatiale des espèces.

Trois grandes familles de modèles se distinguent : (1) les modèles basés sur des données d'abondance ; (2) les modèles basés sur la présence et l'absence ; (3) les modèles basés uniquement sur des données de présence.

Lorsque des données d'abondance ou de présence et d'absence sont disponibles pour estimer la niche, il est possible d'utiliser des modèles régressifs (Guisan *et al.*, 2002) tels que les modèles linéaires généralisés (GLM ; McCullagh & Nelder, 1983), les modèles additifs généralisés (GAM ; Hastie & Tibshirani, 1990), les méthodes utilisant des modèles de réseaux de neurones artificiel (ANN ; Mastorillo *et al.*, 1997), ou encore, les arbres de classification et de régression (CART ; Thuiller, 2003 ; Thuiller *et al.*, 2003). Néanmoins, ces techniques requièrent obligatoirement des variables quantitatives ou binaires (présence et absence). Cette contrainte réduit le champ d'utilisation de ces modèles. En effet, dans le milieu marin, les certitudes à très grande échelle sur l'absence d'une espèce sont rares. Dans ce cas, il convient d'utiliser des modèles basés uniquement sur la présence pour prédire, à partir de leur niche potentielle, la répartition géographique des espèces (Carpenter *et al.*, 1993). Des procédures numériques, telles que BIOCLIM (Busby, 1996), GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Production ; Stockwell & Noble, 1992; Stockwell *et al.*, 2006), DOMAIN (Carpenter *et al.*, 1993), la méthode d'entropie maximale (MAXENT ; Phillip *et al.*, 2006) ou encore l'ENFA (Ecological Niche Factor Analysis ; Hirzel *et al.*, 2002), ont été mises en place et sont largement utilisées. Dans le milieu marin, le RES (Relative Environmental Suitability modèle ; Kaschner *et al.*, 2006) a permis de produire des cartes de distribution spatiale des mammifères et a été adapté, par la suite, aux poissons, pour créer le modèle AquaMaps utilisé par FishBase (Kaschner *et al.*, 2007).

Malgré tout, cette profusion de modèles ne permet pas des projections de la distribution spatiale des ressources halieutiques d'une façon à la fois robuste, facilement mise en place et n'exigeant pas la normalité des variables. L'ENFA reste un modèle paramétrique, DOMAIN et HABITAT fragmentent ou simplifient la forme de la niche écologique lors de son estimation. Les méthodes GARP et MAXENT nécessitent de définir respectivement des règles de décision et des fonctions de seuil. Le RES détermine la réponse des espèces aux facteurs du milieu en utilisant une courbe de réponse de type trapézoïdale, impliquant aussi le choix arbitraire de seuils.



## 4. Problématique et Objectifs Généraux

Ce manuscrit retranscrit les résultats des travaux réalisés en thèse sous la forme d'une compilation d'articles de recherche publiés, soumis ou en préparation.

Le premier objectif était de créer un modèle d'habitat, appelé le Non Parametric Probabilistic Ecological Niche (NPPEN) modèle, basé sur le concept de niche écologique d'Hutchinson, permettant de cartographier la niche et la distribution spatiale potentielle des espèces de poissons marins. Ce modèle se devait d'être à la fois simple, robuste, non-paramétrique et se baser uniquement sur des données de présence. Le résultat recherché devait nous permettre de cartographier la distribution spatiale potentielle passée, présente et future des poissons à partir d'un faible nombre de descripteurs : la température de surface, la bathymétrie, la salinité de surface et le type de sédiments. Le but final étant d'utiliser ce modèle pour formuler des scénarios potentiels d'évolution des ressources marines, exploitées ou non, sur la base des scénarios d'évolution du climat du Groupe d'Expert Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC). Le cas de la morue de l'Atlantique (*Gadus morhua* Linnaeus, 1758) a été étudié.

Le deuxième objectif consistait à tester le modèle NPPEN sur une multitude d'espèces marines à la distribution et aux exigences environnementales différentes. Le but était d'évaluer l'impact du changement climatique sur la distribution spatiale des poissons. L'étude s'est focalisée, dans un premier temps, sur le calcul des gains et pertes potentiels d'habitat (en km<sup>2</sup>) de huit espèces de poissons, exploitées ou non dans l'océan Atlantique Nord. Dans un second temps, un atlas a été produit en partenariat avec des professionnels de la pêche, retraçant les changements potentiels de répartition géographique de 51 espèces marines (poissons, crustacés et céphalopodes) jusqu'en 2100. Ces projections permettront aux professionnels de la pêche de prévoir et d'anticiper les changements potentiels de leurs ressources.

Un troisième objectif consistait à (1) modéliser, grâce à NPPEN, les changements passés et actuels des probabilités de présence de trois espèces de poissons en mer du Nord (zone CIEM 4) : le lançon nordique (*Ammodytes marinus* Raitt, 1934), le sprat européen (*Sprattus sprattus* Linnaeus, 1758) et l'entélure (*Entelurus aequoreus* Linnaeus, 1758) et à (2) évaluer les conséquences de ces changements sur certains prédateurs supérieurs: les oiseaux marins. L'objectif était également d'estimer si, dans le futur, des espèces de poissons à affinités plus méditerranéennes, ou provenant des eaux nord-africaines, telles que l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) et la sardine européenne (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792), pouvaient constituer une alternative aux espèces habituellement consommées par les oiseaux marins.

Enfin, un quatrième objectif consistait à évaluer l'effet de l'incorporation d'un facteur biotique (*Calanus finmarchicus* Gunnerus, 1770) sur la modélisation de la distribution spatiale de la morue. Les modélisations de la niche écologique et de la distribution spatiale de cette espèce, avec et sans incorporation de *C. finmarchicus*, ont été comparées. Suite à cette étude, l'évolution à long-terme de la probabilité de présence de la morue a été examinée dans trois écorégions marines (la région de Terre-Neuve, la mer du Nord et l'Islande) pour prédire la réponse régionale de la morue face au réchauffement climatique global.

Les principaux résultats sont ensuite discutés dans un cinquième et dernier chapitre. Trois axes y sont principalement développés :

- (1) une évaluation, par comparaison avec d'autres modèles d'habitats déjà existants et utilisés par la communauté scientifique, des capacités, avantages et faiblesses du nouveau modèle d'habitat NPPEN;
- (2) une discussion autour des conséquences passées et attendues du réchauffement climatique sur la distribution spatiale des poissons en Atlantique Nord et une comparaison avec les mouvements biogéographiques attendus et observés pour d'autres espèces de communautés différentes (Parmesan & Yohe, 2003) ;
- (3) l'impact des réponses des assemblages de poissons sur certaines espèces d'oiseaux marins.

---

# CHAPITRE II

*Un nouveau modèle pour évaluer la probabilité de présence d'une espèce basé uniquement sur des données de présence*

## 1. Résumé du chapitre II

### 1.1. Avant-propos

Le changement global, et plus particulièrement le réchauffement climatique, ont un impact fort sur les organismes vivants qui peuplent les milieux terrestres et aquatiques (Parmesan & Yohe, 2003; Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007a). Les espèces marines, en grande majorité thermo-conformes, sont directement impactées par le réchauffement des océans. Les conséquences de l'augmentation des températures sur ces organismes sont multiples (Edwards & Richardson, 2004; Stempniewicz *et al.*, 2007; Brander, 2007). Parmi celles-ci, un phénomène de réorganisation spatiale des espèces est observé (Brander *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2005). Dans l'hémisphère Nord, de plus en plus d'espèces sont observées à des latitudes supérieures à leur limite nord de répartition habituelle (Beaugrand *et al.*, 2002a,b ; Harris *et al.*, 2007) ou voient leur abondance exploser, là où elles n'étaient que rarement observées auparavant (Kirby *et al.*, 2006; Van Damme & Couperus, 2008).

Si les effets du changement climatique sur la distribution spatiale des espèces sont de mieux en mieux connus et observés, il est à l'heure actuelle impossible de prédire qu'elle sera cette distribution spatiale à grande échelle dans le futur. Les outils capables de formuler des prédictions, des scénarios d'évolution potentielle de la répartition spatiale des organismes, en réponse au réchauffement climatique, sont soit mal utilisés (les limitations de ces outils ne sont pas prises en compte) soit manquants (Pearson & Dawson, 2003).

Dans cette étude, nous partons du principe qu'une espèce cherche à se maintenir dans un environnement en conformité à sa niche écologique, au sens d'Hutchison (Hutchinson, 1957). Par conséquent, nous nous proposons de développer et de tester un modèle, le modèle Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche (NPPEN), qui évalue dans quelle mesure un espace géographique (passé, présent ou potentiel futur) peut fournir un espace environnemental accueillant pour une espèce (Peterson, 2001). En d'autres termes, ce modèle évalue l'appartenance d'un point géographique, représenté par ses conditions environnementales, à la niche écologique de l'espèce.

Ce type de modèle existe déjà. Toutefois, différentes limitations, telles que le besoin absolu de données de présence et d'absence, la contrainte de normalité des variables, ou encore la nécessité d'utiliser un grand nombre de descripteurs, rendent leur utilisation peu adaptée dans le cadre d'étude à très grande échelle. Le NPPEN cumule les avantages de ne requérir que des données de présences, d'être non-paramétrique, et de pouvoir travailler de façon robuste avec un nombre relativement faible de descripteurs.

Le modèle NPPEN sera appliqué sur une espèce emblématique de l'Atlantique nord : la morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*, L.). Cette espèce est un poisson d'un grand intérêt commercial, très largement exploité. De fait, sa reproduction, sa dynamique des stocks, sa biologie et sa distribution spatiale, ont très souvent été étudiées et comprises. De même, ce gadoïde est certainement celui pour lequel le plus de données d'observations, utilisables, sont disponibles. Enfin, les signes d'un changement, lié au réchauffement climatique, de la distribution spatiale de cette espèce ont déjà été observés (Beaugrand *et al.*, 2003; Drinkwater, 2005; Beaugrand & Kirby, 2010b). De tels éléments font de cette espèce le candidat idéal pour tester les compétences du NPPEN en termes de modélisation spatiale passée, présente et future, basée sur différents scénarios d'évolution du climat.

## 1.2. Données utilisées

### ⊆ *Données abiotiques*

Trois paramètres physiques ont été utilisés pour cette étude : la température de surface (SST), la bathymétrie et la salinité de surface (SSS) (Fig. II.1).

Les données SST utilisées pour modéliser la distribution spatiale de la morue de l'Atlantique de 1960 à 2005 proviennent de la base de données « International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set » (ICOADS, <http://icoads.noaa.gov>; Woodruff *et al.*, 1987). Celles utilisées pour modéliser les probabilités de présence, de 1990 à 2100, sont issues de différents scénarios d'évolution du climat :

- scénarios SRES (Special Report on Emissions Scenarios) A2, B2, produits du modèle ECHAM4 (EC pour European Center and HAM pour Hamburg; (Roeckner *et al.*, 1996),
- scénarios d'évolution SRES B1, A1B et les scénarios COMMIT et PICNTRL, sorties du modèle HadCM3 (Hadley Centre Coupled Model, version 3 ; Gordon *et al.*, 2000),
- scénario d'évolution IPTO4x proposé par le modèle HadGEM1 (Hadley Centre Global Environmental Model, version 1).

Les données de bathymétrie ont été obtenues à partir de la « carte de bathymétrie de l'océan global » (Smith & Sandwell, 1997), elle-même construite grâce à des sondages acoustiques effectués sur des navires et des relevés satellitaires.

Les valeurs annuelles de SSS utilisées (correspondant à une moyenne entre 0 et -10m) proviennent de la climatologie de Levitus (Levitus, 1982), complétées par les données du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM, via le site internet <http://www.ices.dk>), plus précises en zones côtières.

L'aire géographique couverte par les trois variables s'étend des latitudes 30,5°N à 70,5°N et des longitudes 80,5W à 70,5E (Fig. II.1 et Fig. II.2). Sur cette zone, les valeurs des trois variables sont interpolées de façon bilinéaire, avec une résolution de 0,1° longitude x 0,1° de latitude. Ainsi, une grille environnementale couvrant l'Atlantique Nord est construite pour les paramètres bathymétrie et SSS. Concernant les SST, une grille est calculée annuellement pour la période 1960-2005 et pour les décennies futures.

### ⊆ *Données biotiques*

Les données de présence de la morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*, L.) proviennent de la base de données en ligne FishBase (<http://www.fishbase.org>) (Froese & Pauly, 2009), complétée avec des données provenant du Conseil International pour l'Exploitation de la Mer (CIEM ; ICES, 2005b, 2007), de la littérature et des connaissances scientifiques sur la distribution spatiale de cette espèce (Brander *et al.*, 2006 ; Heath & Lough, 2007). Ces observations sont datées et géo-référencées ; elles constituent un jeu de données de 62160 observations (Fig. II.2).

## 1.3. Méthode et Analyses effectuées

### ⊆ *Méthode*

Développement et définition du modèle NPPEN à partir du modèle MRPP (Mielke *et al.*, 1981; Beaugrand & Helaouët, 2008) et choix d'une distance adaptée (Mahalanobis, 1936) (Fig. II.3).

### ⊆ *Analyse 1*

Une comparaison graphique entre les performances du modèle basé sur la distance généralisée de Mahalanobis et la distance de corde a été réalisée. Dans le 1<sup>er</sup> cas, les deux paramètres environnementaux fictifs utilisés étaient non-corrélés; dans le 2<sup>e</sup> cas, ils étaient très fortement corrélés.

### ⊆ *Analyse 2*

À partir des données brutes d'observation et d'homogénéisation, les préférendums de la morue de l'Atlantique ont été estimés pour chacun des paramètres.

### ⊆ *Analyse 3*

Le modèle est utilisé pour caractériser la niche écologique potentielle de la morue de l'Atlantique comme une fonction des paramètres SST, bathymétrie et SSS. Par la suite, la conformité à la niche potentielle estimée, des enveloppes environnementales, passées, présentes et futures de l'Atlantique Nord (basées elles aussi sur SST, bathymétrie et SSS), a été testée. A partir de ce test, des projections de la distribution spatiale de cette espèce sur ces enveloppes ont été réalisées.

## 1.4. Principaux résultats obtenus

### ⊆ *Analyse 1*

Dans le cas de descripteurs environnementaux non-corrélés, les résultats du modèle basé sur des distances différentes (distance de Mahalanobis et distance de corde) sont équivalents. Par contre, dans le cas de facteurs environnementaux très corrélés, le modèle NPPEN basé sur la distance de Mahalanobis est plus performant pour produire une distribution spatiale potentielle proche de la distribution spatiale réelle (Fig. II.4)

### ⊆ *Analyse 2*

La morue de l'Atlantique est une espèce subarctique qui est présente pour des SST se situant entre 2 et 17 °C, avec une fréquence maximale d'observations proche de 8°C. Ce poisson préfère les eaux des régions néritiques. Sa bathymétrie de prédilection se situe vers -200 m et il est rarement observé quand celle-ci est inférieure à -800 m. En accord avec la nature euryhaline de l'espèce, les exigences de la morue en terme de SST s'étalent entre les valeurs 7 et 36, avec un mode observé vers 34.

### ⊆ *Analyse 3*

Le modèle NPPEN permet, à partir des données d'observations, de reconstruire une niche potentielle qui se rapproche de la forme Gaussienne attendue (Fig. II.6). Cette niche potentielle, correctement estimée, permet d'obtenir une cartographie de la distribution spatiale de la morue de l'Atlantique très proche de celle connue (Fig. II.7). Toutefois, l'estimation de la présence de l'espèce, en bordure de niche, semble sous-estimée.

L'évolution passée de la répartition spatiale de la morue de l'Atlantique, estimée par le modèle, retranscrit bien les modifications réellement observées depuis les années 1960 : une baisse de la probabilité de présence en limite sud de la répartition de l'espèce et une augmentation de la probabilité de présence en limite nord de cette répartition (Fig. II.7). L'évolution future, et à long terme, de la répartition spatiale de *Gadus morhua*, modélisée suivant différents scénarios, montre, un potentiel déplacement horizontal général vers le nord des populations de ce poisson. L'intensité et l'incertitude de ce déplacement sont fonctions de l'intensité et de l'incertitude des scénarios utilisés (Figs. II.8 et II.9).



## 1.5. Conclusion

Le nouveau modèle NPPEN, appliqué à l'échelle de l'Atlantique Nord, est capable de fournir des cartes de distribution spatiale de l'espèce *Gadus morhua*, et ce avec l'avantage de n'avoir besoin que des données de présence. Ce modèle étant non-paramétrique, il s'affranchit également du besoin de normalité des variables.

Le NPPEN explique la chute prononcée de l'abondance de la morue en mer du Nord depuis les années 1960. Il se révèle ainsi très utile pour évaluer les changements futurs de la répartition géographique des espèces, dans le contexte du changement climatique, en fonction de scénarios d'évolution du climat. Ce modèle constitue un nouvel outil d'aide à la gestion durable des stocks de la morue de l'Atlantique.

## **2. Publication: A new model to assess the probability of occurrence of a species based on presence-only data**

**A new model to assess the probability of occurrence of a species based on presence-only data**

G. Beaugrand, S. Lenoir, F. Ibañez, C. Manté

*Marine Ecology Progress Series, 2011.(In press)*

## 2.1. Abstract

This study aims to describe a new nonparametric ecological niche model for the analysis of presence-only data, which we use to map the spatial distribution of Atlantic cod and project the potential impact of climate change on this species. The new model, called the Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche (NPPEN) model is derived from a test recently applied to compare the ecological niche of two different species. The analysis is based on a simplification of the Multiple Response Permutation Procedures (MRPP) using the Generalised Mahalanobis distance. For the first time, we propose to test the generalized Mahalanobis distance by a non-parametric procedure so avoiding the arbitrary selection of quantile classes to allow the direct estimation of the probability of occurrence of a species. The model NPPEN was applied to model the ecological niche (*sensu* Hutchinson) of Atlantic cod and therefore its spatial distribution. The modelled niche exhibited high probabilities of occurrence at bathymetry ranging from 0 to 500 m (mode between 100 m and 300 m), at annual sea surface temperature from -1°C to 14°C (mode between 4°C and 8°C) and at annual sea surface salinity ranging from 0 to 36 (mode between 25 and 34). This made the species a good indicator of the subarctic province. Current climate change is having a strong effect on North Sea cod and may have also reinforced the negative impact of fishing on stocks located offshore of North America. The model shows a pronounced effect of current climate change on the spatial distribution of Atlantic cod. Projections for the coming decades suggest that cod may eventually disappear as a commercial species from regions where a sustained decrease or collapse has already been documented. In contrast, the abundance of cod is likely to increase over the Barents Sea.

**Keywords:** Ecological Niche Models; Multiple Response Permutation Procedure; Generalised Mahalanobis distance; Ecological niche; The Atlantic cod

## 2.2. Introduction

The effects of climate change on living systems in both the terrestrial and the marine realms are now well documented (Parmesan & Matthews 2006, Intergovernmental Panel on Climate Change 2007a). In the marine biosphere, current climate change is affecting the abundance, spatial distribution and the phenology of species and altering prey-predator interactions (Beaugrand et al. 2002, Beaugrand et al. 2003, Edwards & Richardson 2004). The effect of climate change is seen from phytoplankton (Reid et al. 1998) to zooplankton (Beaugrand et al. 2007) and fish (Brander et al. 2003, Perry et al. 2005), and translates from the physiological to the ecosystem level (Pörtner & Farrell 2008) affecting coupling between systems (i.e. benthic-pelagic coupling; (Reid & Edwards 2001, Kirby et al. 2008). Pronounced climate change may become a confounding factor of fishing and both driving forces may act in synergy to precipitate the collapse of fish stocks around the world (Beaugrand & Kirby 2010b, a). To better evaluate the effect of climate on a species, it is essential to know its spatial distribution; this information is often lacking in the marine realm.

One way to evaluate the spatial distribution of a species is to use Ecological Niche Models (ENMs). ENMs, also known as bioclimatic envelopes, are being more frequently used in the context of global change and are often based on the concept of the ecological realised niche described by Hutchinson (Hutchinson 1957). The realised niche is the environmental envelope in which a species can be found when the effect of dispersal and interspecific relationships are considered. ENMs have been used in conservation to manage endangered species (Sanchez-Cordero et al. 2005), to predict the responses of species to climate change (Berry et al. 2002), to forecast past distribution (Bigg et al. 2008) and to estimate the potential invasion of a non-native species (Peterson & Vieglais 2001). When quantitative data are available, regression techniques such as Generalised Linear Models (GLMs; (McCullagh & Nelder 1983) or Generalised Additive Models (GAMs; Hastie & Tibshirani 1990), ordination or neural networks have been frequently used (Guisan & Zimmermann 2000, Guisan & Wilfried 2005). When only binary (presence-absence) data are available there are far fewer techniques that can be applied (regression techniques such as GAMs can still be utilised). Traditional models such as BIOCLIM (based on multilevel rectilinear envelope) and DOMAIN (based on point-to-point similarity metric) (Carpenter et al. 1993) tend to be

relatively simple, although more sophisticated models have been developed recently such as Ecological Niche Factor Analysis (ENFA; and MAXENT (Philips et al. 2006), which are based upon Principal Component Analysis (PCA) and the principle of maximum entropy, respectively.

The objective of this study is to describe a new nonparametric ENM adapted to presence-only data. This technique is based on a modified version of the Multiple Response Permutation Procedure (MRPP; Mielke et al. 1981) using the Generalised Mahalanobis distance (Ibañez 1981). First, a rationale is presented and the technique described. Second, a simple example of a calculation based on simulated data illustrates the technique and the use of the generalised Mahalanobis distance is justified. Third, we use the technique to model the ecological niche of the Atlantic cod and map its probability of occurrence. Then, we project the probability of cod occurrence for the middle and the end of the 21st century based upon IPCC scenarios for changes in sea surface temperature.

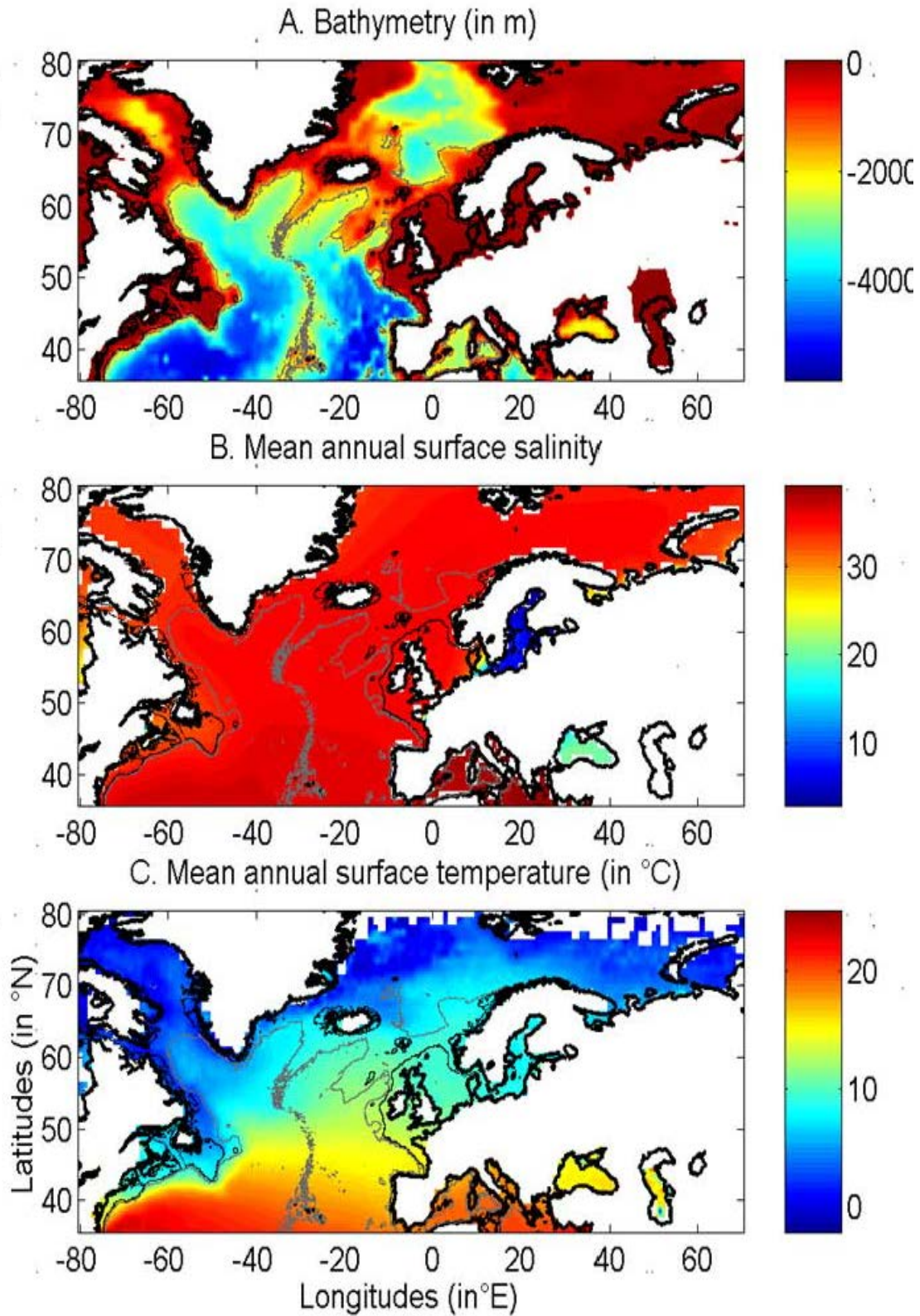
## 2.3. Materials and Methods

### ↳ Physical data

Bathymetry data were obtained from a global ocean bathymetry chart (1 degree longitude x 1 degree latitude) (Smith & Sandwell 1997); this dataset is among the most complete, high-resolution image of sea floor topography currently available. The chart was constructed from data obtained from ships with detailed gravity anomaly information provided by the satellite GEOSAT and ERS-1 (Smith & Sandwell 1997). Bathymetry data were considered because the spatial distribution of Atlantic cod, which occurs mainly over continental shelves (Sundby 2000), is explained partially by this parameter.

Salinity has a strong impact of the distribution of most fishes. Annual Sea Surface Salinity (SSS, average values between 0 and 10 meters) data were obtained from the Levitus' climatology (Levitus 1982). ICES data were used to complete the Levitus dataset in coastal regions where there was no assessment of annual SSS (e.g. some regions of the eastern English Channel). ICES data were downloaded from <http://www.ices.dk>. We did not include temporal changes in salinity because the parameter is not at present well assessed in the Atmosphere-Ocean General Circulation (AO-GCM) models (Martin Visbeck, Personal Communication). Furthermore, the spatial variance in the salinity is much more pronounced than the temporal variance.

The spatial distribution of cod is affected by temperature (Brander 2000, ICES 2007). Sea Surface Temperature (SST; period 1960-2005) data originated from the database International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (ICOADS, longitudes with a spatial resolution of 1° longitude x 1° latitude; <http://icoads.noaa.gov>) (Woodruff et al. 1987). An annual mean was calculated for the period 1960-2005. Data on SST were considered as this parameter has strong impact on the spatial distribution of cod (Brander 2000, ICES 2007). The use of SST to assess the niche of adult cod assumes that climate exerts its major influence on cod through the effects of temperature on larval development and plankton food availability since the pelagic larval stage is a critical life cycle phase affecting recruitment (Beaugrand & Kirby 2010b, a).



**Figure II.1 :** Spatial distribution of bathymetry (A), mean annual sea surface salinity (B) and mean annual sea surface temperature (C). Isobaths 200m (dark grey line) and 2000m (light grey line) are indicated.



To assess the potential impact of changes in SST, data (1990-2100) from the Atmosphere-Ocean General Circulation Model (AO-GCM) ECHAM 4 (EC for European Centre and HAM for Hamburg; (Roeckner et al. 1996) were used; these data are projections of monthly skin temperature equivalent above the sea to SST (<http://ipcc-ddc.cru.uea.ac.uk>). Data used here are modelled data based on scenario A2 (concentration of carbon dioxide of 856 ppm by 2100) and B2 (concentration of carbon dioxide of 621 ppm by 2100) (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b). Scenario SRES (Special Report on Emissions Scenarios) A2 supposes an increase of CO<sub>2</sub> similar to that currently observed. Scenarios SRES A2 and B2 reflect world populations of 15.1 and 10.4 billion people in 2100, respectively (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b).

We also used data from the model HadCM3 (Hadley Centre Coupled Model, version 3) (Gordon et al. 2000). Both scenarios SRES A1B and B1 were used. Scenario A1B reflects a world of rapid economic growth, low population growth and rapid introduction of new and more efficient technology whereas scenario B1 reflects a world with rapid introduction of resource-efficient technologies (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b). Two non-SRES scenarios were also utilised: PICTL (i.e. experiments run with constant pre-industrial levels of greenhouse gasses) and COMMIT (i.e. idealised scenario in which the atmospheric burdens of long-lived greenhouse gasses are held fixed at the 2000 level). The model HadGEM1 (Hadley Centre Global Environmental Model, version 1) was also used with the non-SRES scenario 1PTO4x (1% to quadruple) in which greenhouse gasses increase from pre-industrial levels at rate of 1% per year until the concentration has quadrupled and become constant thereafter (Johns et al. 2006). This is the more pessimistic of all scenarios considered here. Therefore, a total of 7 scenarios (A2, B2, A1B, B1, PICTL, COMMIT and 1PTO4X) was used from 3 different AO-GCMs (ECHAM4, HadCM3, HadGEM1). The best estimate of temperature change is 0.6°C for COMMIT, 1.8 for Scenario B1, 2.4 for Scenario B2, 2.8 for Scenario A1B and 3.4 for Scenario A2 (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b). These forecasted SST datasets were used to examine how the probability of occurrence of cod varied as a function of (1) the intensity of warming and AO-GCMs and (2) identify regions susceptible to be the most influenced by the intensity of warming.

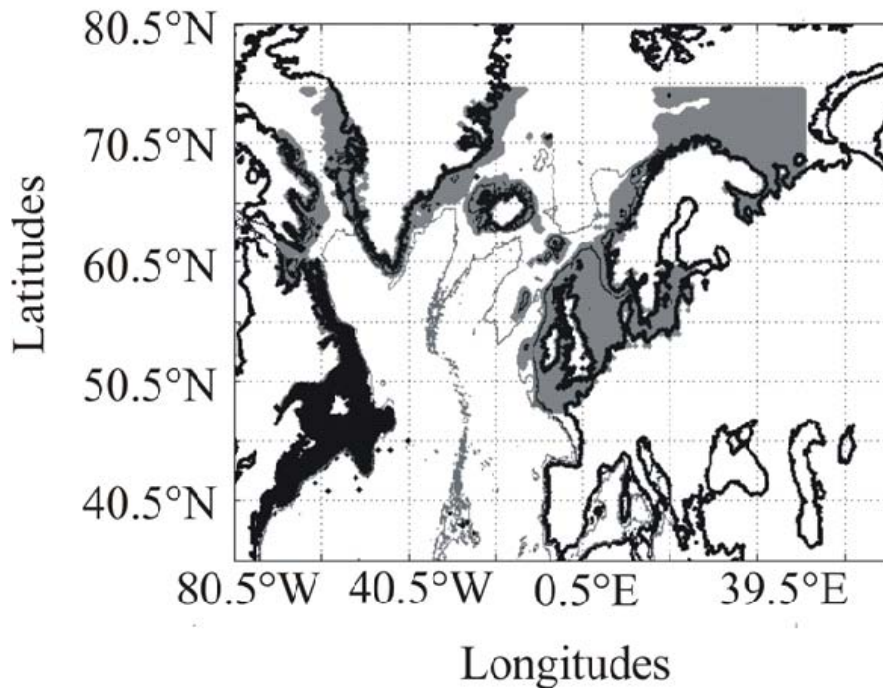


All physical data were interpolated bilinearly on a spatial grid of  $0.1^\circ$  longitude x  $0.1^\circ$  latitude in a spatial domain ranging from  $80.5^\circ\text{W}$  to  $70.5^\circ\text{E}$  and from  $35.5^\circ\text{N}$  to  $70.50^\circ\text{N}$  (Fig. II.1). We used a high spatial resolution to decrease potential bias that could arise from the averaging of bathymetry data in a large geographical cell. The high resolution also enabled to have a better assessment of the probability of cod occurrence along coastline. While only one map of bathymetry and SSS (annual climatology) was generated, a grid for each year of the period 1960 to 2006 was built for SST. Therefore, the spatial distribution of cod varies according to the three abiotic parameters, while year-to-year changes were only a function of SST.

## 5 Fish data

Data of cod occurrence were taken from Fishbase (<http://www.fishbase.org>; Froese & Pauly 2009). This represented a total of 52,630 data. Unfortunately, while high densities of data are present in the dataset on the western side of the North Atlantic this is not the case on the eastern side. Of the 52,630 data taken from Fishbase, only 9,638 data were located to the east of  $30^\circ\text{W}$ . Therefore, we completed the dataset from the knowledge of the spatial distribution of the species (ICES 2005a, Brander et al. 2006, Heath & Lough 2007, ICES 2007) (Fig. II.2). The data largely reflect the occurrence of cod 1 year (<http://www.fishbase.org>), although no distinction was made on age. Data therefore originated from scientific cruises, agencies, museums, university, nongovernmental organization, commercial catches, occasional fishermen and expert knowledge. The total number of datapoints equalled 140,026 observations. For each observation of cod occurrence, information on sea surface temperature, bathymetry and sea surface salinity were added to each datapoint by interpolation of each environmental data from the datasets described above (see section on physical data).

To compare results of our ecological niche model, we used probability data of cod occurrence obtained from the numerical procedure Aquamaps (<http://www.fishbase.org>). This derives from the Relative Habitat Suitability (RES) model that was initially developed for mapping mammal species distribution (Kaschner et al. 2006) and has been adapted subsequently to map the probability of occurrence of all marine organisms. A total of 62160 data points were used to produce the probability map. Although no distinction was made on age the data reflect mainly the occurrence of cod  $\geq 1$  year old (<http://www.fishbase.org>).



**Figure II.2 :** Spatial distribution of observed (Fishbase data, 52,630 datapoints, in black) and inferred (104,642 datapoints, in grey) occurrence data point of the Atlantic cod (*Gadus morhua* Linnaeus, 1758). Isobaths 200m (dark grey line) and 2000m (light grey line) are indicated.

### ⊆ Description of the Non Parametric Probabilistic Ecological Niche model (NPPEN)

The model is derived from a test recently applied to compare the ecological niche of two species (Beaugrand & Helaouët 2008). The analysis is based on Multiple Response Permutation Procedures (MRPP), a test first proposed by Mielke *et al.* (Mielke *et al.* 1981). MRPP has been applied in conjunction to Split Moving Window Boundary analysis to detect discontinuities in time series (Cornelius & Reynolds 1991). This method has also been used to identify abrupt ecosystem shifts (Beaugrand 2004, Beaugrand & Ibanez 2004). Mathematically, MRPP tests whether two groups of observations in a multivariate space are significantly separated. (Mielke *et al.* 1981) gave a full description of the test and Beaugrand & Helaouët (Beaugrand & Helaouët 2008) have recently illustrated an adaptation of the test to compare two ecological niches.

The model we propose to assess the probability of cod occurrence (and its changes in space and time) is in fact a simplification of MRPP. Instead of comparing two groups of observations, our new analysis tests whether one observation belongs to a group of (reference) observations we call here the reference matrix. The reference matrix is represented by a matrix  $X_{n,p}$  with  $n$  the number of (reference) observations and  $p$  the number of variables. Each row of the matrix represents the environmental conditions where a species is detected. It is crucial that the reference matrix covers the entire niche of a species to give a reliable probability (Thuiller 2004); we check this point, which is often forgotten in this kind of exercise, by compiling histograms. The predictive matrix  $Y_{m,p}$  encompasses  $m$  observations of the environment using  $p$  predictors. Each observation of  $Y$ , (environmental conditions) is then tested against  $X$  (range of conditions where the species was detected). The model is applied in 4 main steps:

***Step 1: homogenization of the reference matrix***

The density of cod occurrence reported in some databases (e.g. Fishbase) depends on fishing activities and it is clear that the density of data points is higher in fishing area. Although this suggests that the resource is more abundant in those regions, this is not completely true. This phenomenon can potentially influence the outcome of any ecological niche model. Another phenomenon that can influence the probability is the inaccurate reporting of occurrence since misreports can influence the probability. In an attempt to overcome these drawbacks, we created a virtual cube (*i.e.* three controlling factors) with intervals of sea surface temperature of 1°C between -2°C and 18°C, intervals of bathymetry of 20 m between 0 and 800 m and intervals of annual SSS of 2 between 0 and 40 and retained one data occurrence when more than one observation were detected in the crossed intervals of annual SST, bathymetry and annual SSS. This threshold was fixed to eliminate the impact of one single misreporting. The resolution could, at first sight, appear to be coarse. However, the practice of the ENM indicates that the probability remains similar, even at a lower resolution (see Fig. II.4), which depends on the size of the reference matrix. Here, the size was equal to 140,026 observations. This amount divided by 16,000 (20 SST intervals x 40 bathymetric intervals x 20 SSS intervals) = 8.75 observations per geographical cell. Such a calculation assumes obviously that observations are equally distributed, which was clearly not the case. A resolution of 0.1°C for SST, 1m for bathymetry and 0.1 unit of SSS would appear to be too sensitive as only 0.02 observations per crossed interval are expected if observations were randomly distributed. The determination of the threshold also depends on the uncertainties on the physical variables.

**Step 2: preparation of data**

A matrix called  $Z_{n+1,p}$  is created for each observation of  $Y$  to be tested against  $X$ . For the first observation, the following matrix is constructed:

$$Z_{n+1,p} = \begin{bmatrix} y_{1,1} & y_{1,2} & \cdot & \cdot & y_{1,p} \\ x_{1,1} & x_{1,2} & \cdot & \cdot & x_{1,p} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ x_{n,1} & x_{n,2} & \cdot & \cdot & x_{n,p} \end{bmatrix} \quad (1)$$

With  $x_{i,j}$ , the observations in matrix  $\mathbf{X}$  and  $y_{i,j}$ , an observation of matrix  $\mathbf{Y}$ . The building of matrix  $\mathbf{Z}$  is repeated  $m$  times, corresponding to the  $m$  observations of  $\mathbf{Y}$ .

**Step 3: calculation of the mean multivariate distance between the observation to be tested and the reference matrix**

MRPP was first proposed to be applied with an Euclidean distance, a squared Euclidean distance or a chord distance (Mielke et al. 1981). To first illustrate the technique, we use an Euclidean distance. Obviously, if variables do not have the same unit or dimension, such a distance should be avoided. The Euclidean distance is calculated as follows:

$$d(z_1, z_i) = \sqrt{\sum_{j=1}^p (z_{1,j} - z_{i,j})^2} \quad (2)$$

With  $z_{1,j}$  the first observations for the  $j^{\text{th}}$  variable originally the observation of the variable of matrix  $\mathbf{X}$ ,  $1 \leq j \leq p$ ;  $z_{i,j}$ , the observation  $i$  of the variable  $j$  in matrix  $\mathbf{Z}$  with  $2 \leq i \leq n+1$  and  $1 \leq j \leq p$ . Then, the average observed distance  $\epsilon_o$  is calculated as follows:

$$\epsilon_o = \frac{\sum_{i=1}^n d_i}{n} \quad (3)$$

With  $n$ , the total number of Euclidean distances, equal to the number of observations in the training set  $\mathbf{X}$ .

**Step 4:** calculation of the probability that the observation belongs to the reference matrix

The mean Euclidean distance is tested by replacing each observation of  $\mathbf{X}$  by  $y$  in  $\mathbf{Z}$  from row 2 to  $n+1$ . The number of maximum permutations is equal to  $n$ . After each permutation, the mean Euclidean distance  $\varepsilon_s$  is recalculated, with  $1 \leq s \leq n$ . A probability  $p$  can be assessed by looking at the number of times a simulated mean Euclidean distance is found to be superior or equal to the observed mean Euclidean distance between the observation and the reference matrix  $\mathbf{X}$ .

$$p = \frac{q_{\varepsilon_s \geq \varepsilon_o}}{n} \quad (4)$$

Where the probability  $p$  is the number of times the simulated mean Euclidean distance was found superior or equal to the observed mean distance. When  $p = 1$ , the observation has environmental conditions that represent the centre of the species niche. When  $p = 0$ , the observation has environmental conditions outside the species niche. It is essential to remind here that the niche and its borders have to be correctly assessed. Applying the procedure to each observation of  $\mathbf{Y}_{m,p}$  leads to a matrix  $\mathbf{P}_{m,1}$  of probability. It is important to have a large reference matrix so that the resolution of the probability is as high as possible. The resolution  $R$  of the probability is:

$$R = \frac{1}{n} \quad (5)$$

With  $n$  the number of reference observations in  $\mathbf{X}$ . Ideally,  $R$  should be  $< 0.05$ .

#### ↳ Simple example of application of the model using the Euclidean distance

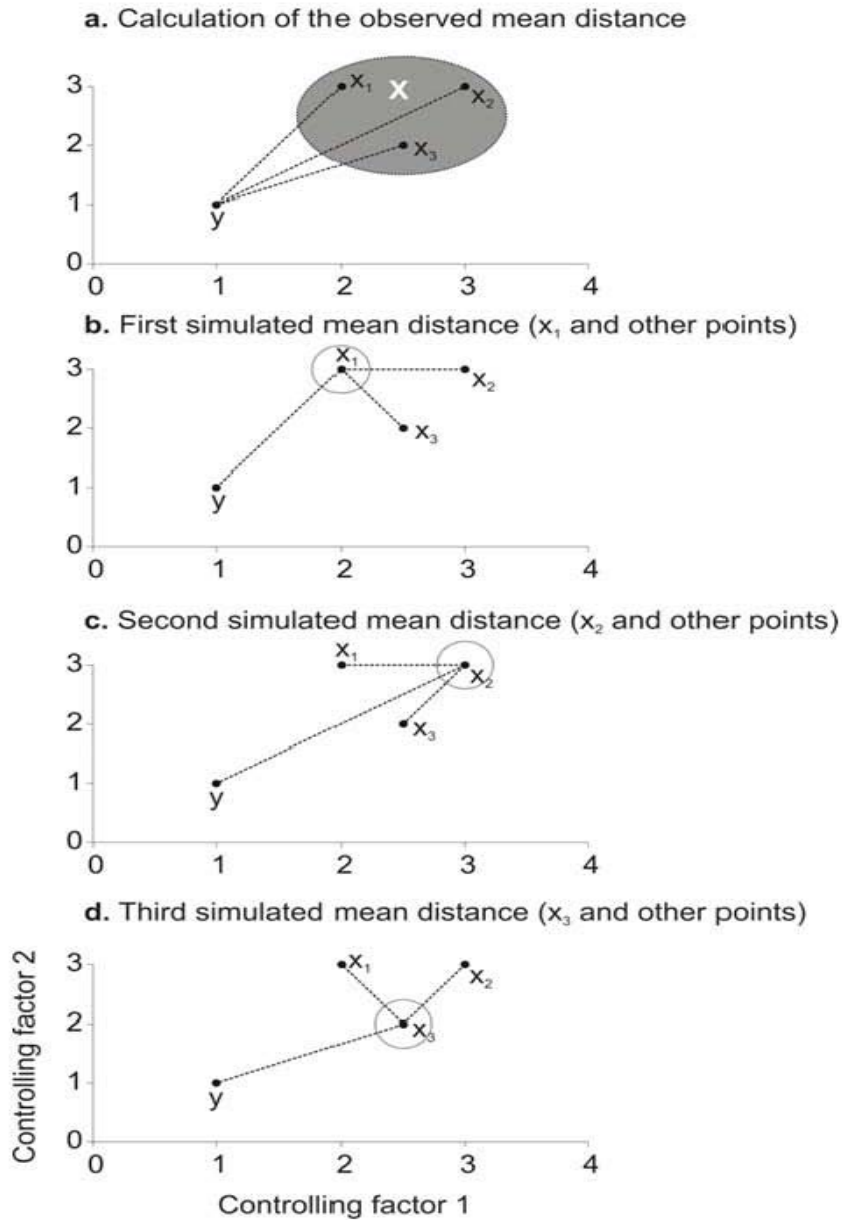
To illustrate the principle of the technique, we present a hypothetical case where the reference matrix  $\mathbf{X}$  has  $n = 3$  observations and  $p = 2$  controlling factors while the predictive matrix  $\mathbf{Y}$  has  $m = 1$  observation (Fig. II.3). Calculations of the three Euclidean distances between  $y$  and the reference observations  $x$  give  $d_{(y,x_1)} = 2.236$ ,  $d_{(y,x_2)} = 2.236$  and  $d_{(y,x_3)} = 1.803$  (Fig. II.3a). The average observed distance  $\varepsilon_o$  is  $= 2.092$ . The simulated distances are  $\varepsilon_{s1} = 1.589$  (Fig. II.3b),  $\varepsilon_{s2} = 1.383$  (Fig. II.3c) and  $\varepsilon_{s3} = 1.140$  (Fig. II.3d). The probability is therefore equal to 0. Observation  $y$  has environmental conditions not compatible with the species ecological niche inferred here from 2 variables.

## 5 Selection of a better coefficient of distance for Step 2

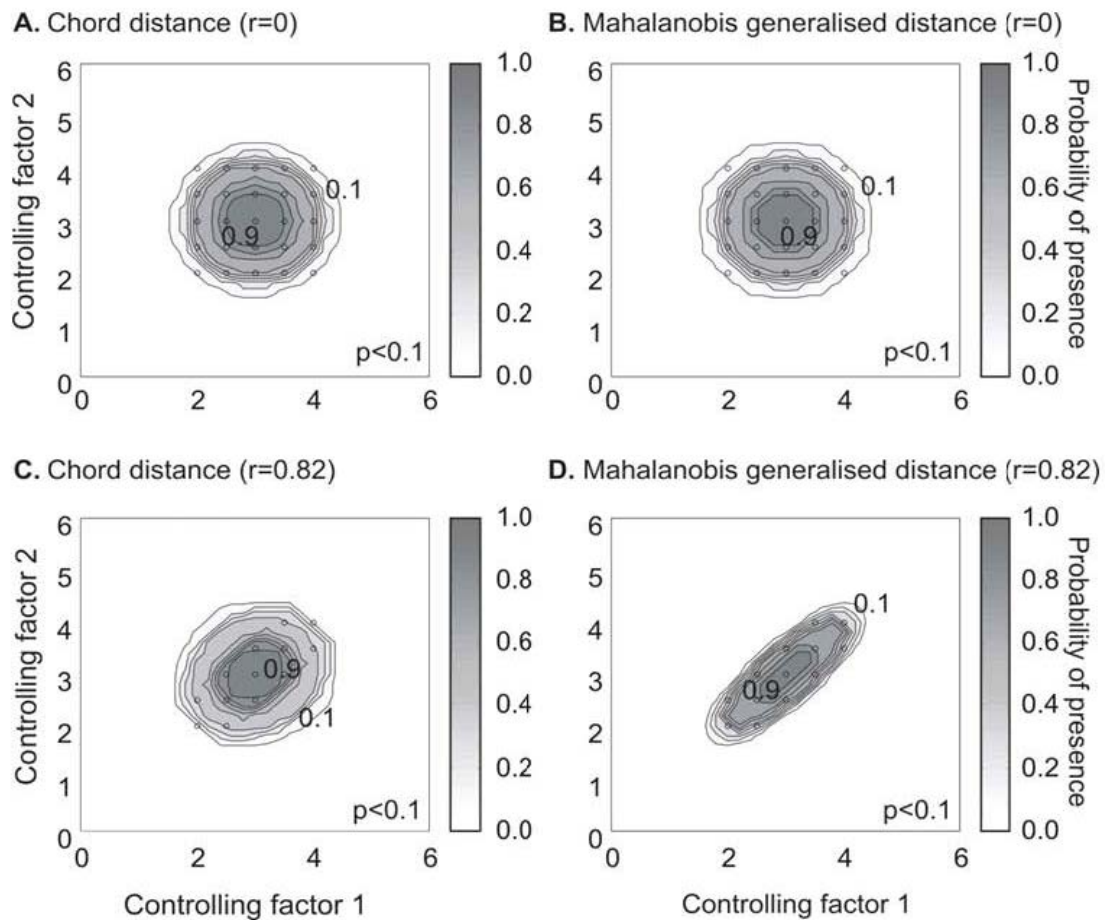
Mielke et al. (Mielke et al. 1981) used mainly the Euclidean, squared Euclidean and chord distances. However, in the context of habitat modelling, the use of the Euclidean (squared or not) distance in step 2 is inappropriate in most (if not all) cases and the chord distance is often a better approach (Beaugrand & Helaouët 2008). The computation of the chord distance is achieved by normalizing each vector of  $Z$  to one prior to the calculation of the Euclidean distances; this is a special kind of scaling (Legendre & Legendre 1998). Each element of the vector is divided by its length, using the Pythagorean formula to ensure that each variable carries the same weight in the analysis. In our study, the normalization of elements of  $Z_{n+1,p}$  (see (1)) would be:

$$Z_{n+1,1}^* = \frac{1}{\sqrt{y_{1,1}^2 + x_{1,1}^2 + \dots + x_{n,1}^2}} \begin{bmatrix} y_{1,1} \\ x_{1,1} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ x_{n,1} \end{bmatrix} \quad (6)$$

Where  $x$  and  $y$  are as in (1). Here however, we prefer the use of the Mahalanobis generalised distance that is independent of the scales of the descriptors (as is the chord distance) but also takes into consideration the covariance (or the correlation) among descriptors (Ibañez 1981).



**Figure II.3 :** Principles of the calculation of the niche model that lead to probability of occurrence of a species. **A.** Hypothetical observations to be tested against a training set (X) composed of three observations in the space of two controlling factors. Three Euclidean distances are first calculated and then the average observed distance between the observation to be tested and the ones of the training set is assessed. **B.** Recalculation of the mean distance after permutation of the first observation ( $x_1$ ) of the training set by the observation to be tested. **C.** Recalculation of the mean distance after permutation of the second ( $x_2$ ) observation of the training set by the observation to be tested. **D.** Recalculation of the mean distance after permutation of the last observation ( $x_3$ ) of the training set X by the observation to be tested. All calculated Euclidean distances are indicated by a dashed line. The number of times the simulated mean distance is found inferior to the observed mean distance defined the probability to find the species in a region.



**Figure II.4** : Fictive examples that show the better performance of the Mahalanobis generalised distance in comparison to the chord distance, justifying the choice of the distance coefficient in the ecological niche model NPPEN. First, the reference matrix is composed of 25 observations with two controlling factors. The correlation between the 2 controlling factors is null (**A** and **B**). **A**. Probabilities based on the chord distance ( $r = 0$ ). **B**. Probabilities based on the Mahalanobis generalised distance ( $r = 0$ ). Second, the reference matrix is composed of 13 observations with 2 parameters. The correlation between the two controlling factors is high ( $r = 0.82$ ; **C** and **D**). **C**. Probabilities based on the chord distance ( $r = 0.82$ ). **D**. Probabilities based on the Mahalanobis generalised distance ( $r = 0.82$ ). Black circles denote the reference observations (reference matrix). High probabilities are located at the centre of the reference matrix, denoting the centre of the ecological niche (*sensu* Hutchinson) and probabilities  $< 0.1$  are situated outside (white colour).



The Mahalanobis generalised distance has been frequently used recently in this context (e.g. Chalenge et al. 2008, Nogués-Bravo et al. 2008). Prior to the calculation of the distance, standardisation of  $\mathbf{Z}$  is accomplished by the following transformation:

$$z_{ij}^* = \frac{z_{ij} - \bar{z}_j}{S_j} \quad (7)$$

Where  $z_{ij}$  are observation  $i$  of the  $j$ th variables in  $\mathbf{Z}$ ,  $\bar{z}_j$  the average value of variable  $j$  and  $S_j$  the standard deviation of variable  $j$  in  $\mathbf{Z}$ . To calculate the Mahalanobis generalized distance between each observation of the environment  $y_i$  ( $1 \leq i \leq m$ ) and all observations of the training set  $x_j$  ( $1 \leq j \leq n$ ), we used a particular form of the generalized distance, giving the distance between any observation and the centroid of a unique group (Ibañez 1981):

$$D_{z_{1,j}, z_{n,p}}^2 = \mathbf{k}' \mathbf{R}^{-1} \mathbf{k} \quad (8)$$

With  $\mathbf{R}_{p,p}$  the correlation matrix of the standardized table  $\mathbf{Z}^*$  (mean 0 and variance 1),  $\mathbf{k}_{1,p}$  is the vector of the differences between values of the  $p$  variables at  $z_{1,j}^*$  of standardized matrix  $\mathbf{Z}^*$  and the mean  $\bar{z}_{i \neq 1, j}^*$  of the  $p$  variables in the standardized matrix  $\mathbf{Z}^*$ . Therefore in Step 3, the Euclidean distance was replaced by the use of the Mahalanobis generalised distance.

## 5 Analyses

### *Analysis 1*

A comparison of the model based on a chord distance and the Mahalanobis generalised distance was performed using an example of 2 variables and in two cases: no correlation between the two variables ( $r=0$ , a training set of 25 observations) and a strong correlation between the two variables ( $r=0.82$ , a training set of 13 observations) (Fig. II.4).

### ***Analysis 2***

The procedure of homogenization was illustrated by compiling histograms of each predictive variable (annual SST, annual SSS, bathymetry) for all geographical cells of the spatial domain covered by this study and for both the original and corrected training (or reference) set (Fig. II.5).

### ***Analysis 3***

The model was then applied to project the spatial distribution of occurrence of Atlantic cod to enable the characterization of its ecological niche (realized niche) as a function of annual SST, annual SSS and bathymetry (Fig. II.6). The ecological niche was then projected in the spatial domain as a combined function of the three environmental parameters (observed annual SST, annual SSS and bathymetry) for the 1960s, the 1990s and the period 2000-2005 (Fig. II.7). Some projections of changes in the spatial distribution of cod occurrence, based on modelled SST (scenario A2 and B2; annual SSS and bathymetry), were provided for the 1990s (for comparison purpose), the 2050s and the 2090s (Fig. II.8).

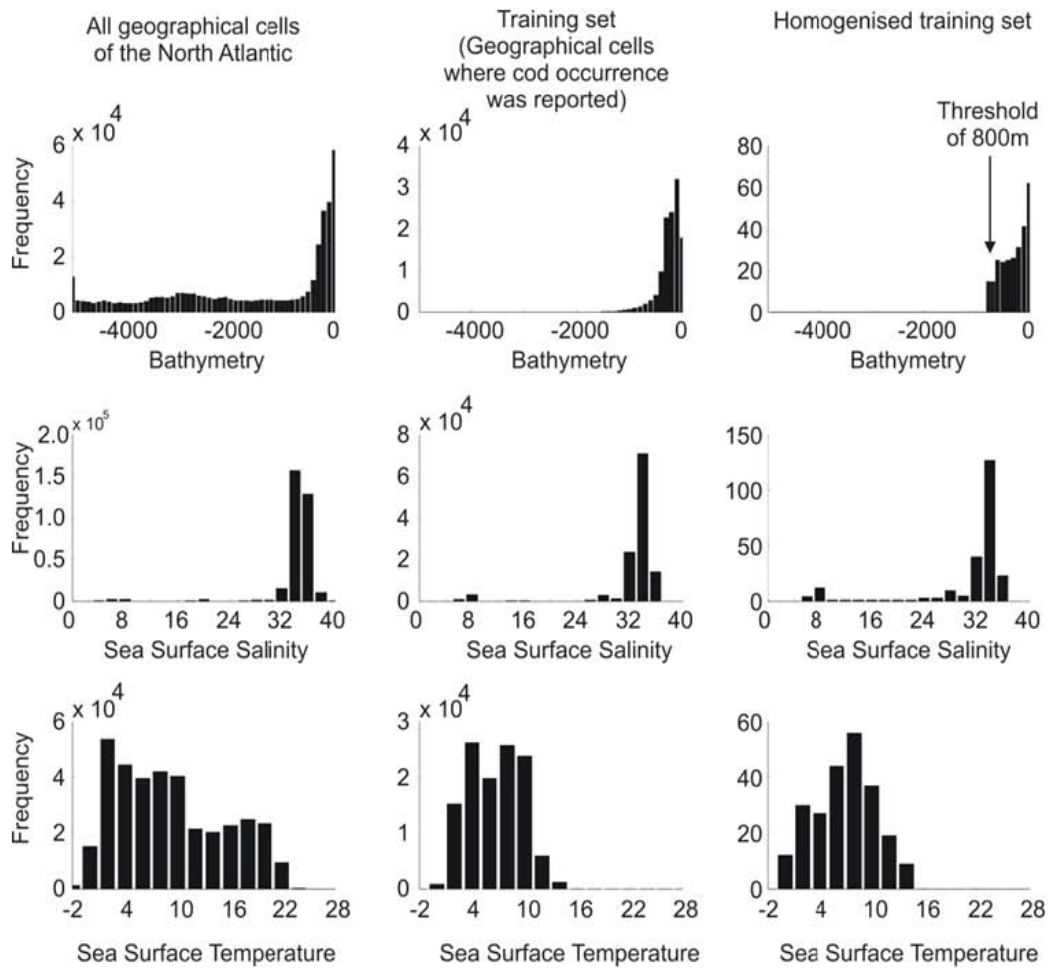
## 2.4. Results

### ⊆ Analysis 1

A simple example of a training set composed of two variables (correlated or not) illustrated well the difference between the chord and the Mahalanobis generalised distances (Fig. II.4). When the correlation between two parameters was not different to 0, the ecological niche model based on the chord distance and the Mahalanobis generalised distance gave similar results (Fig. II.4a-b). However, when the variables of the training set were highly correlated, the model gave improved results when it was based on the Mahalanobis generalized distance (Fig. II.4c-d). This fictional example shows that the chord distance should not be used when ecogeographical variables are correlated. Therefore, we did not calculate the probability of cod occurrence based on this distance.

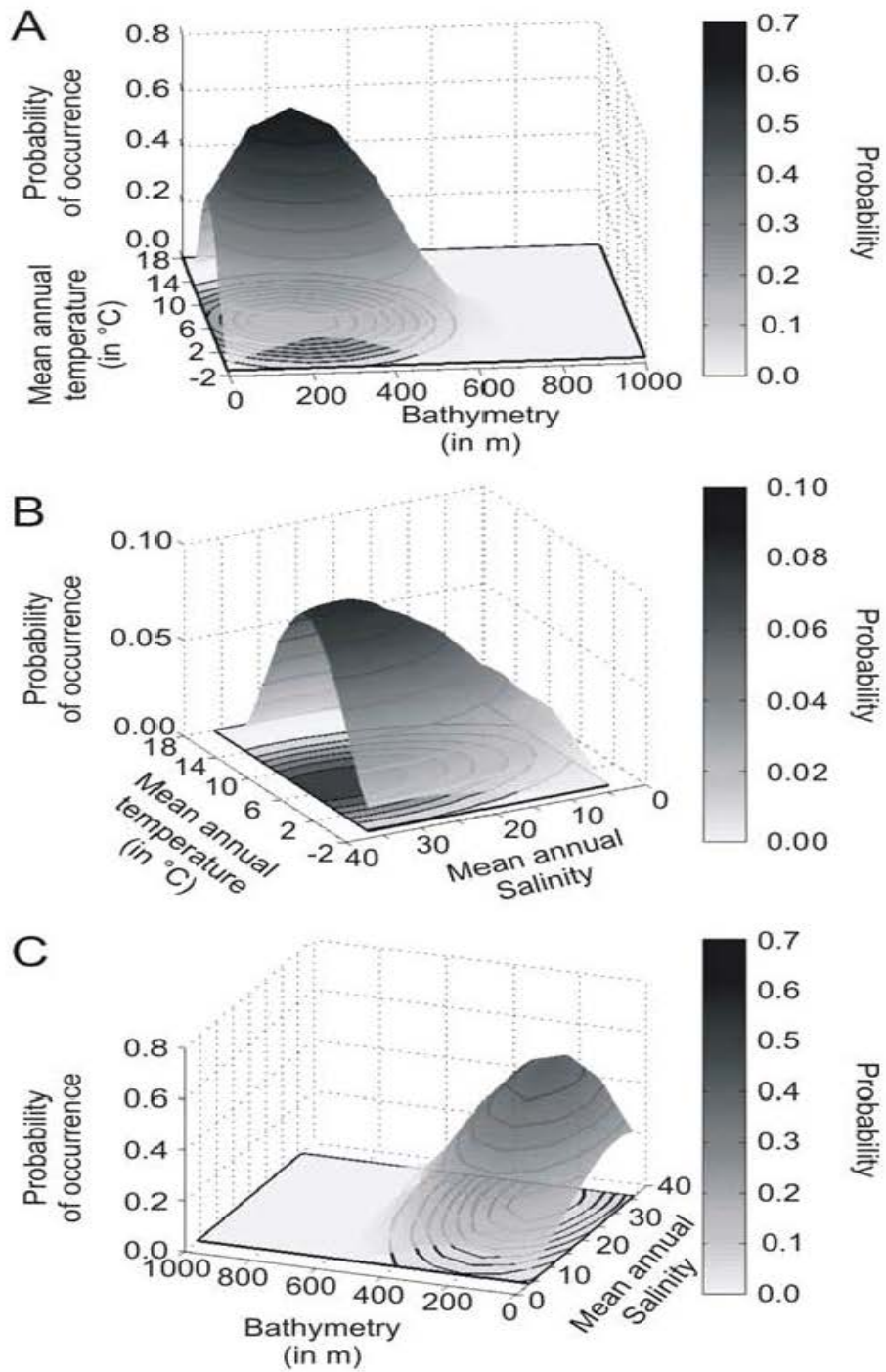
### ⊆ Analysis 2

Cod individuals were mainly reported over neritic regions (Fig. II.5; see also Fig. II.2). Most of the reported cod occurrences (79.87% in the original reference matrix) were in regions shallower than 200 m and the frequency of cod occurrence increased when the region became shallower; the homogenisation procedure did not alter radically the shape of the distribution (Fig. II.5). Only a fraction of the total records (6.41% of reported cod occurrence) were deeper than 800 m, the threshold of bathymetry selected in this study. The sharpness of the continental slope may explain this small percentage since it is likely that the species can make short incursions over the shelf-edge (small mistakes on the spatial coordinates could increase this percentage slightly). Cod are rarely seen in oceanic regions and some authors have proposed a limit of 600 m, which corresponded to 12.48% of the records (Sundby 2000). To be more conservative, the bathymetric threshold was increased to 800m.



**Figure II.5 :** Frequency distribution of bathymetry (upper panels), sea surface salinity (middle panels) and sea surface temperature (lower panels) in the North Atlantic (from 80.5°W to 70.5°E and from 35.5°N to 70.5°N; left panels), in the original reference matrix (i.e. geographical pixels where cod occurrence was detected) and in the homogenised reference matrix (see methods).

The frequency of occurrence showed a mode over 34 for annual SSS, a mode that corresponds to the one identified when all regions of the Atlantic were gathered together. Another smaller mode, more visible after homogenisation, appeared around 8 (Fig. II.5). This mode corresponds to the salinity observed in the Baltic Sea. While annual SSTs in the regions of the North Atlantic vary between -2°C and 22°C, with a mode around 2°C, the range of temperature in which cod occurrences were more frequently reported were over 8°C but range between 2°C and 14°C in the homogenised reference matrix. The procedure of homogenisation (Step 1) made it clear that the thermal optimum of the species is about 8°C.



**Figure II.6 :** Realised niche (*sensu* Hutchinson) of the Atlantic cod. **A.** Probability of cod occurrence as a function of bathymetry and mean annual sea surface temperature. **B.** Probability of cod occurrence as a function of mean annual sea surface salinity and mean annual sea surface temperature. **C.** Probability of cod occurrence as a function of mean annual sea surface salinity and bathymetry.

### 5 Analysis 3

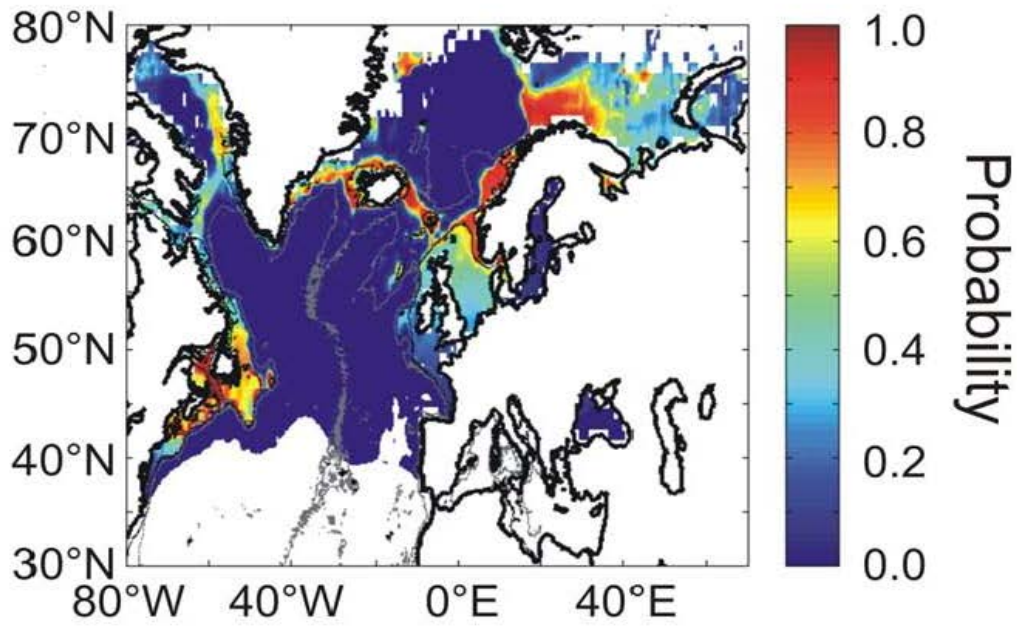
The model NPPEN was first applied to reproduce the ecological niche of Atlantic cod as a function of annual SST (observed data), annual SSS and bathymetry (Fig. II.6). The niche exhibited high probabilities of occurrence at a bathymetry that ranged between 0 and 500 m (mode between 100 m and 300 m), an annual SST between  $-1^{\circ}\text{C}$  and  $14^{\circ}\text{C}$  (mode between  $4^{\circ}\text{C}$  and  $8^{\circ}\text{C}$ ) and an annual SSS ranging between 0 and 36 (mode between 25 and 34) (Fig. II.6).

When projected on the geographical space (Fig. II.7), the modelled spatial distribution of the probability of cod occurrence was congruent with the main location of the cod stocks in the North Atlantic sector (Sundby 2000, Bigg et al. 2008). However, there was a notable exception in the Baltic Sea where low probabilities of cod occurrence were detected (Fig. II.7A). A significant decrease in the probability of cod occurrence was evident between the 1960s and the period 2000-2005 in the North Sea, while no such a change was visible on the western side of the Atlantic at the southern range of the spatial distribution of the species. At the northern edge of the spatial distribution of the species, probabilities of cod occurrence increased along Greenland and especially in the western regions of this country and in the Barents Sea. Probabilities around the Faeroes and Iceland remained stable.

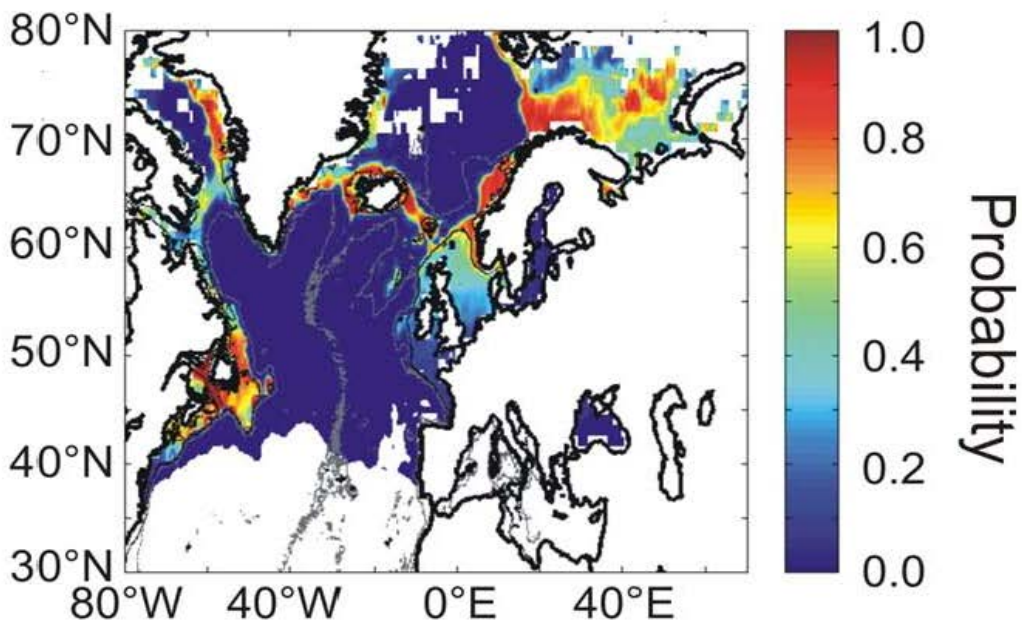
Probabilities of cod occurrence based on modelled annual SST (ECHAM 4, scenario B2) and observed annual SST were similar ( $r=0.95$ ,  $p<0.01$ ). However, some discrepancies were noted on the western side of the Atlantic (Fig. II.8D; see (Beaugrand et al. 2008). Based on modelled data, the probabilities of cod occurrence appear much lower than observed data during the 1990s on the Georges Bank, the Eastern Scotian Shelf and the Grand Bank (Fig. II.8D).

The examination of long-term decadal changes in the probability of cod occurrence projected for this century suggests a clear northward movement of this species (Fig. II.9). Interestingly, the probability of cod occurrence decreased substantially at the southern edge of the range of the species: the North Sea, Georges Bank, Eastern Scotian Shelf, Grand Bank and Newfoundland. The probabilities increased in the Barents Sea and in areas close to Greenland while no major changes were detected for Iceland. A substantial decrease in the probability of cod occurrence is also suggested by the model around the Faeroes at the end of this century if long-term changes in SST follow Scenario B2 (Fig. II.9D).

**A. 1960-1969**

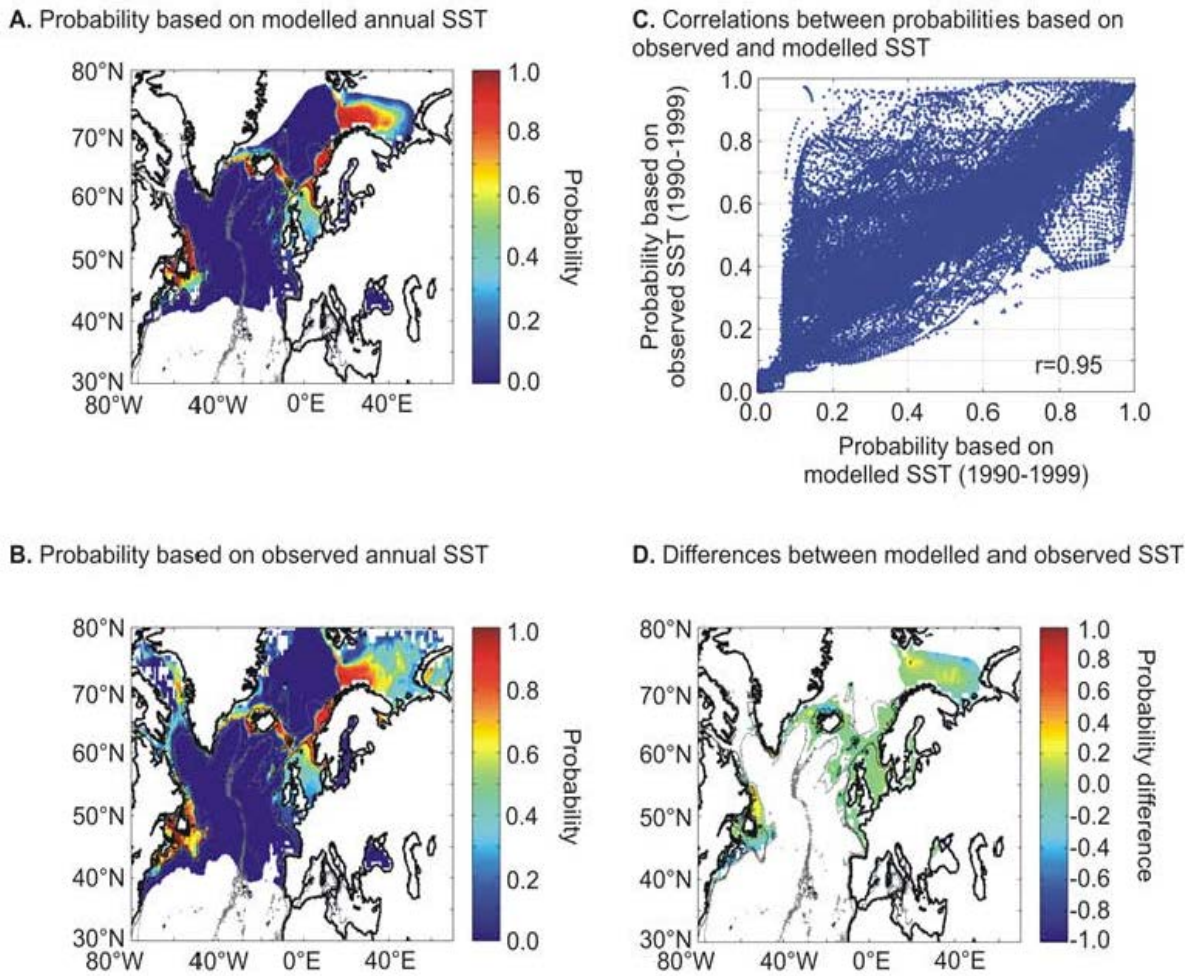


**B. 2000-2005**



**Figure II.7 :** Modelled spatial distribution in the probability of cod occurrence. **A.** Probability of cod occurrence for the period 1960–1969. **B.** Probability of cod occurrence for the period 2000–2005.



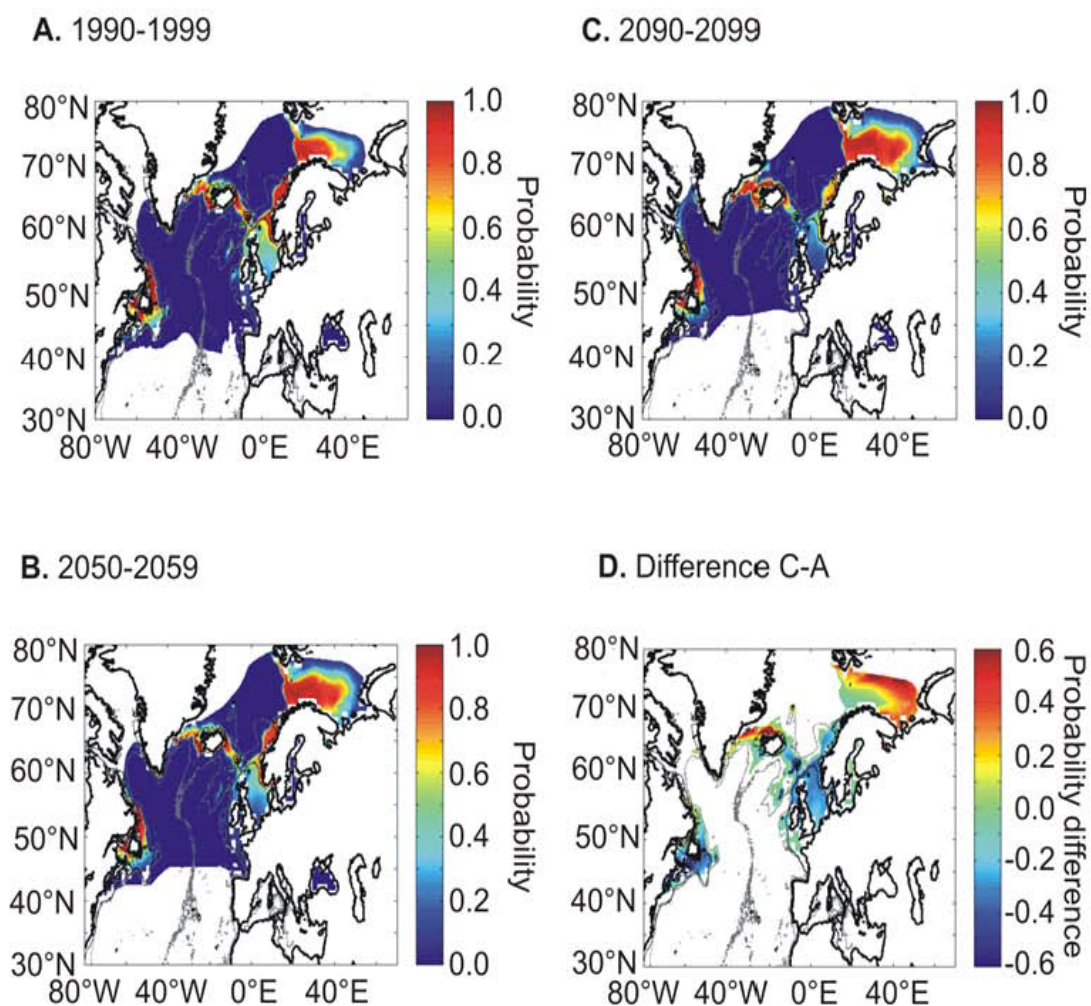


**Figure II.8 :** Modelled spatial distribution in the probability of cod occurrence for the period 1990–1999. **A.** From modelled annual SST (ECHAM 4, scenario B2). **B.** From observed annual SST. **C.** Relationships between probabilities based on observed and modelled (ECHAM 4, scenario B2) annual SST. The Pearson coefficient of correlation is indicated. Probabilities assessed from Scenario A2 gave similar conclusions. **D.** Difference between probability of cod occurrence based on modelled SST (A) and probability of occurrence based on observed SST (B).

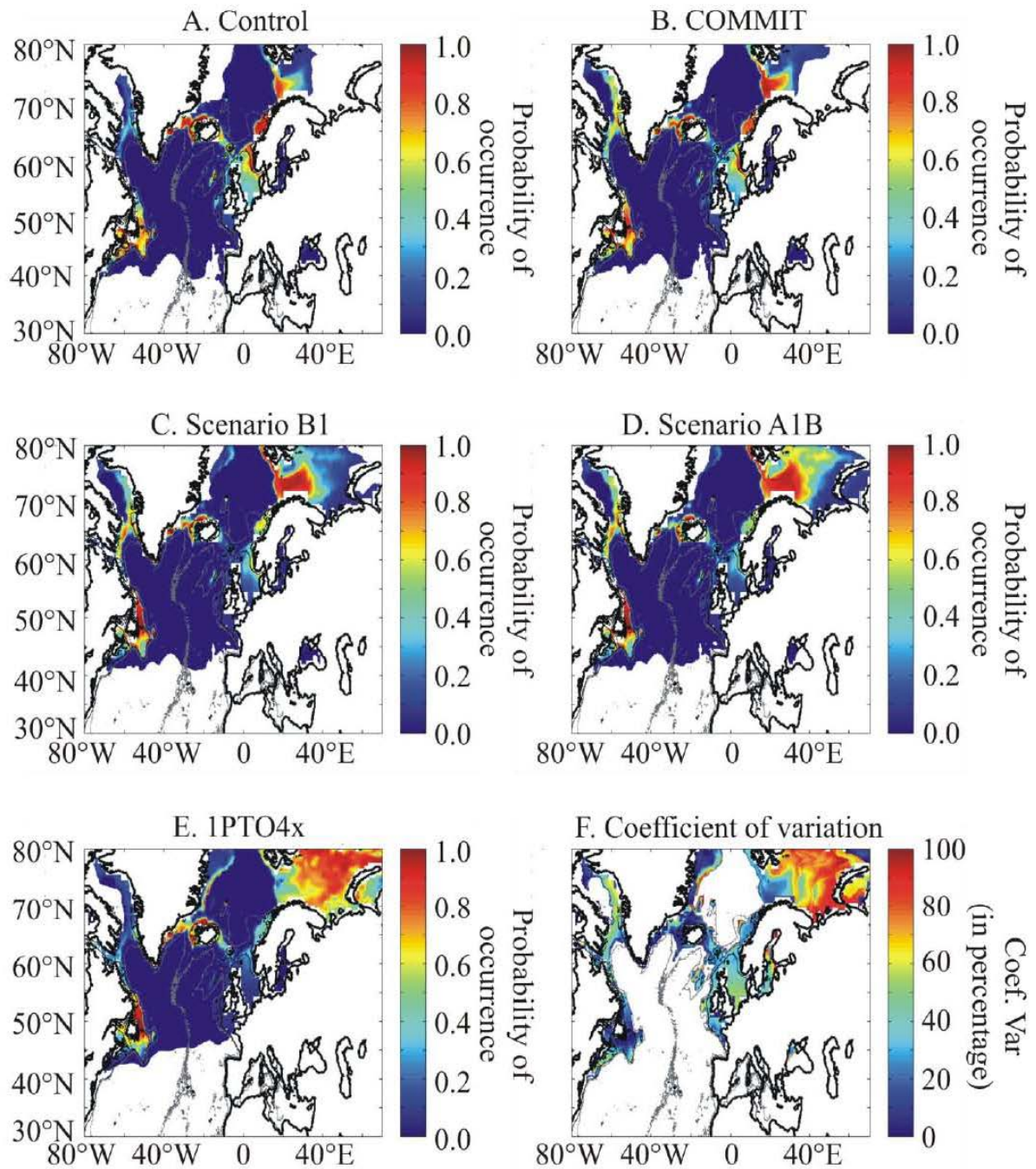
The probability of cod occurrence was sensitive to the intensity of warming (Fig. II.10). This sensitivity was not constant in space. Major changes occurred in areas located at the southern or northern limit of the spatial distribution of the species. When the level of anthropogenic warming remained unchanged (Fig. II.10A-B), the probability of cod occurrence remained high in regions located at the southern limit (or low at the northern limit) of the spatial distribution of the species. However, even with a moderate scenario (Scenario B1, Fig. II.10C), the probability of cod occurrence decreased in key regions such as the North Sea and the Georges Banks. When the level of anthropogenic warming increased, this had a pronounced influence in regions such as the North Sea and the Eastern Scotian Shelf (Fig. II.10D-E).



The coefficient of variation calculated per geographical cell using all 7 simulations issued from the three models (ECHAM4, HadCM3, HadGEM1) showed the areas where the changes are expected to be the most prominent (Fig. II.10F). This analysis showed that modifications are expected to be pronounced at the periphery of the current spatial distribution of species. High values were observed in the Barents Sea where a strong increase in the probability of cod occurrence is expected in the case of an intense warming and to a lesser extent in areas such as the North Sea and the Georges Bank.



**Figure II.9 :** Projected long-term decadal changes in the probability of cod occurrence from modelled annual SST (Scenario B2). **A.** Period 1990–1999. **B.** Period 2050–2059. **C.** Period 2090–2099. Probabilities assessed from Scenario A2 gave similar conclusions. **D.** Difference of modelled probability of occurrence between periods 2090–2099 and 1990–1999.



**Figure II.10** : Projected long-term decadal changes in the probability of cod occurrence for the period 2090–2099. **A.** scenario ‘Control’. **B.** Scenario COMMIT. **C.** SRES scenario B1. **D.** SRES scenario A1B. **E.** 1PTO4x. **F.** Coefficient of variation (Coef. Var) based on the 7 scenarios and 3 atmosphere-ocean general circulation models (see methods). The intensity of warming increases from A to E.

## 2.5. Discussion

To predict how the spatial distribution of marine species may change with climate, it is essential to understand the factors that limit their distributions. One way to achieve this is to use ecological niche models. However, only a limited number of models can deal with presence-only data. The models BIOCLIM and HABITAT use a rectilinear volume and a convex envelope (*i.e.* a closed polygonal chain), respectively (Carpenter et al. 1993). The drawbacks to these simple models are the imposed shapes, which can be the cause of a non-justified exclusion or inclusion of a geographical point from the predicted distribution (Carpenter et al. 1993). The model DOMAIN can solve this problem by the use of a point-to-point similarity metric. However, the metrics used (*e.g.* the Gower metric; Carpenter et al. 1993, Legendre & Legendre 1998) does not take into account the correlation between descriptors (Legendre & Legendre, 1998). Furthermore, a threshold is used to map the modelled distribution of the species. The RES model (Kaschner et al. 2006) uses a trapezoid shape that constitutes a good compromise between species with a shorter or a unimodal ecological niche and migratory species with larger or a bimodal niche (Kaschner et al. 2006). However, the bounds of this trapezoid need to be precisely defined, implicating often arbitrary choices and thus it requires a good knowledge of the species. While the Ecological Niche Factor Analysis (ENFA; Hirzel et al. 2002) could be adapted for our study, this technique requires the multinormality of the ecogeographical variables to extract the eigenvectors to calculate the marginality and the specialization factors and thereby a transformation of the ecogeographical variables is often needed (*e.g.* Box-Cox) prior to the analysis. Finally, the statistical technique MAXENT (Philips et al. 2006), which is based on the maximum-entropy principle, also requires accurate threshold definition and showed some application restrictions.

NPPEN offers a number of advantages on the above existing methods. Firstly, contrary to models such as RES (Kaschner et al. 2006) or the mixed model of Cheung and colleagues (Cheung et al. 2008a), our simple model does not need an *a priori* knowledge of the species biology. Our technique is also based on a non-parametric test that does not require the multinormality of the ecogeographical variables. Although the use of the Generalised Mahalanobis distance is not new in this kind of model (Farber & Kadmon 2003, Cayuela 2004, Etherington et al. 2009), this is the first time that this distance metric is embedded into a

non-parametric test. For example, Cayuela (Cayuela 2004) rescaled the Mahalanobis distance into quantiles to produce a map of probability and Nogués-Bravo et al. (Nogués-Bravo et al. 2008) converted the distance into quartiles. Ibañez (Ibañez 1981) or Farber & Kadmon (Farber & Kadmon 2003) tested this distance by approximating this measure by a  $\chi^2$  distribution with  $n-1$  degrees of freedom. Legendre & Legendre (Legendre & Legendre 1998) also described the conversion of the  $D^2$  by the Hotelling  $T^2$  (Hotelling 1931) statistic and its test by the F statistic. These tests require the distribution to be multinormal. Although these authors stated that the test can tolerate some degrees of deviation from this assumption, it can be seen from histograms that the bathymetry data (Fig. II.5) were very far from the normality. Finally, the procedure does not need the selection of arbitrary thresholds and is fully statistical. The technique simply tests whether an observation belongs to a group of observations called here a training set or a reference matrix. NPPEN therefore can be used very quickly as an exploratory analysis to give a first approximation of the spatial distribution of a species. The test is also appropriate for many species for which no information on the physiology exists. The only caveat is that our model, as others, does not fully resolve the problem of autocorrelation (SAR). The spatial autocorrelation can inflate significantly the probabilities inferred from ENMs (Bahn & McGill 2007). We think that presence-only technique of ENMs are much less subject to this problem than other types of ENMs (e.g. GLM). The problem is that only few studies considered local functions of autocorrelation (Beaugrand & Ibañez 2002, Dormann et al. 2007). Most corrections applied are based on global function of autocorrelation with underlying assumption of isotropy (e.g. the Moran' index, global semivariograms), which is rarely the case in biogeography (Beaugrand & Ibañez 2002).

Our technique is currently restricted to presence-only data. Although some adjustments could be made to apply the method (e.g. calculate the test for different category of abundance), it is probably preferable in such a case to use other techniques such as Generalised Linear Model (GLM; McCullagh & Nelder 1983) or Generalised Additive Models (GAM; Hastie & Tibshirani 1990). Guisan & Zimmermann (Guisan & Zimmermann 2000) provided an extended review on the different techniques used to assess the spatial distribution of a species. Perhaps, another limitation of the technique lies in the fact that it should only be employed with a limited number of ecogeographical variables. If a high number of variables are used it would be preferable to use a principal component analysis



prior to the application of the test, or use the Mahalanobis distance factor analysis (MEDIFA; (Calenge et al. 2008) to better understand the contribution of the ecogeographical variables; this can also be done *a posteriori* by calculating the correlation (here, the rank correlation coefficient of Spearman or Kendall (Legendre & Legendre 1998) between the modeled probability and each environmental factor. NPPEN might also be subjected to what could be described as a “border effect”. Indeed, the modelling of the niche of Atlantic cod (see Fig. II.6) showed a reduction in the probability of cod occurrence towards shallow regions, which is unexpected based upon our knowledge of the species (Sundby 2000). Indeed, the technique works in such a way that maximum probability is concentrated towards the middle of the niche. Therefore some borders of the multidimensional niche might be underestimated. Although this problem is difficult to circumvent, it could be overcome partially by modelling the absence of the species (*i.e.* estimate the probability of the absence of the species). Probabilities issued from such a modelling approach would be less sensitive to the border effect discussed above and would be complementary, *i.e.* by assessing the fundamental niche whereas the ENMs applied on presence data estimate the realized niche (Pulliam 2000, Helaouët & Beaugrand 2009).

Modelling the absence of a species has never been done, as far as we know, however, this could be as interesting as modelling the presence of a species, especially in the case of an exploited species such as Atlantic cod. Indeed, modelling the probability of absence is very informative for policymakers and fisheries scientists. It should not be assessed from a map of probability of presence however, but instead should be based on physiological evidence (Bigg et al. 2008, Helaouët & Beaugrand 2009). When presence-only data are available to model the spatial distribution of cod, several known scientific facts and physiological evidence exist that could be used in NPPEN. First, the species is generally found where the bathymetry is shallower than 800 m (see Fig. II.5). While some authors found a sharp decrease in the frequency of occurrence of this species at 400 m and an absence from 600 m (Bigg et al. 2008), this is not a sharp constraint and so we can be conservative. From field and experimental studies, we know that cod are unable to reproduce at salinities below 11 because their sperm become immobile and their eggs sink (Brander, Personal Communication), therefore we can predict confidently that cod will cease to reproduce in areas where salinity falls below these levels. For temperature, different thresholds could be used. Beaugrand *et al.* (Beaugrand et al. 2008) found a pronounced increase in the variance of the Atlantic cod when the thermal

regime was between 9 and 12°C with maximum variance between 9 and 10°C. Brander (2005) in a synthesis report on this species found maximum spawning temperatures of 12.7°C in Georges Bank. Pepin et al. (1997) found a sustained decrease in the percentage of egg survival in laboratory between 10° and 12°C. Here also, it would be logical to select the threshold of 12.7°C (as monthly SST) in order to remain conservative.

Our model explains in part the pronounced decrease observed in the abundance of cod in the North Sea (Brander et al. 2006) although the decline modelled from our study seems less pronounced. Two main phenomena could explain this result. First, our model does not incorporate information on plankton. Recent studies have shown however that plankton amplifies the effect of temperature change (Beaugrand & Kirby 2010b, a). If plankton exacerbates the effect of climate, our model could be too conservative. Second, overfishing has exerted a sustained pressure on the stock that has probably increased its sensitivity to climate change (Hsieh et al. 2006). It is also expected that these two phenomena act in synergy to reduce the size of the stock (Kirby & Beaugrand 2009). Our model only explains in part the collapse of cod observed in eastern part of North America (e.g. The Georges Bank, the Eastern Scotian Shelf and Newfoundland). This is mainly observed when our model is based on modelled SST data (Fig. II.8). Recently, Beaugrand & Kirby (Beaugrand & Kirby 2010a) also show that some plankton indicators decreased at the same time than the observed collapse of cod stocks in these regions. However, the region is complex and some other plankton variables were unable to explain completely this collapse. Here also, overfishing has had a well-documented effect (Myers et al. 1996, Hsieh et al. 2006). The stock may resist sustained pressure up to a point when environmental conditions become less favorable and trigger the collapse of the stock. While it is impossible to compensate directly for both the direct and indirect effects of global warming on the ocean, the consideration of change in the carrying capacity of the ecosystem in the management of the species should be made more explicit in ecosystem fisheries based management (Pikitch et al. 2004).

Finally, projections suggest substantial changes in the spatial distribution of cod at the scale of the North Atlantic Ocean. Our projections indicate that cod should decrease to the level of commercial extinction in the North Sea and in regions on the eastern side of North America (e.g. Georges Bank, the Scotian Shelf and Newfoundland) where collapses have already been detected. These results tend to suggest that the rebuilding of cod stocks in the North Sea might be difficult. Instead, our effort should perhaps be made on what resource is likely to present or to develop over the next decades to enable fishermen to anticipate changes in the resources should climate continue to warm.

### **Acknowledgements**

We thank Dr Richard R Kirby for helpful comments on an early version of the manuscript. We are grateful to past and present members and supporters of the FishBase website

(<http://www.FishBase.org>), whose continuous efforts have allowed the establishment of the fish data set. We thank Dr Keith Brander for helpful comments on an early version of the manuscript. The research was supported by the French Agency of Research and Technology (ANRT, grant CIFRE 862/2007).

---

# CHAPITRE III

*Distribution spatiale modélisée des poissons marins et  
projections des changements dans l'océan Atlantique Nord*



# 1. Résumé du chapitre III

## 1.1. Avant-propos

Les stocks de poissons fluctuent dans le temps et l'espace. Comprendre pourquoi et comment ces stocks varient, représente un enjeu majeur pour les politiques de gestion durable des ressources et pour les professionnels du secteur de la pêche (Rosenzweig, 1995; Barange & Harris, 2003). De nombreux outils existent pour évaluer et prédire les changements dans la dynamique des stocks liés à l'exploitation ou aux processus intraspécifiques, telle la relation stock-recrutement. En revanche, l'étude de l'impact du climat et plus particulièrement du réchauffement climatique, n'est encore que rarement intégrée dans les plans de gestion durable des ressources marines. La nature systémique de la gestion de ces ressources est une vision récente (Cury *et al.*, 2008). Pourtant, de nombreuses études ont mis en évidence les conséquences multiples du réchauffement climatique sur l'écosystème marin (Edwards & Richardson, 2004; Brander, 2007; Stempniewicz *et al.*, 2007; Kirby & Beaugrand, 2009). La redistribution des espèces est l'une de ces conséquences, régulièrement observée (Beaugrand *et al.*, 2002 ; Harris *et al.*, 2007). De la même façon, l'augmentation régionale de l'abondance de certaines espèces est expliquée par l'augmentation des températures de l'eau dans ces régions (Kirby *et al.*, 2006; Van Damme & Couperus, 2008). Les poissons marins exploités connaissent également ces changements (Quero *et al.*, 1998; Brander, 2003 ; Drinkwater 2005; Perry *et al.*, 2005).

L'objectif de cette étude était de mettre en lumière l'impact prépondérant du climat et du réchauffement climatique sur la distribution spatiale de huit espèces de poissons. Pour ce faire, la niche écologique des espèces a été retracée à partir de leurs préférendums, eux-mêmes évalués uniquement à partir de données de présence des espèces. Le modèle NPPEN a été utilisé pour cartographier la répartition géographique passée, présente et potentielle de ces poissons, en fonction de trois paramètres environnementaux (SST, bathymétrie et SSS). Le modèle NPPEN a pu ainsi être testé sur différents types de jeux de données (complet ou incomplet, homogène ou non...). La robustesse des résultats a été estimée par comparaison avec ceux d'un autre modèle : le modèle Relative Environmental Suitability (RES, Kaschner *et al.*, 2006). Au final, des cartes illustrant les pertes et gains possibles pour chacun des poissons ont été produites.

## 1.2. Données utilisées

### ⊆ *Données biotiques*

Huit espèces de poissons ont été choisies pour leur importance commerciale, et en fonction de leurs préférences bathymétriques (espèces pélagiques, démersales ou benthiques) et thermiques (espèces d'eaux tempérées, tempérées-chaudes ou tempérées-froides) :

- (1) le chinchard de l'Atlantique (*Trachurus trachurus* Linnaeus, 1758),
- (2) l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758),
- (3) le sprat européen (*Sprattus sprattus* Linnaeus, 1758),
- (4) le lieu jaune (*Pollachius pollachius* Linnaeus, 1758),
- (5) la sole commune (*Solea solea* Linnaeus, 1758)
- (6) l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus* Linnaeus, 1758)
- (7) le lieu noir (*Pollachius virens* Linnaeus, 1758),
- (8) le turbot (*Psetta maxima* Linnaeus, 1758).

Les données de présence de ces espèces ont été récupérées, comme mentionné dans le chapitre II, à partir de la base de données en ligne FishBase (Froese & Pauly, 2009), complétée avec des données provenant du Conseil International pour l'Exploitation de la Mer (CIEM, 2005b, 2007), de la littérature et des connaissances scientifiques sur la distribution spatiale de ces espèces. Ces observations sont datées et géo-référencées.

### ⊆ *Données abiotiques*

Comme dans le chapitre II, les jeux de données des trois paramètres physiques considérés ont été compilés : la température de surface (SST) de 1960 à 2005, la bathymétrie, la salinité de surface (SSS).

Seuls les scénarios d'évolution du climat SRES A2 et B2 du modèle ECHAM4 ont été inclus pour modéliser la distribution potentielle future des espèces.

La zone géographique couverte par les trois variables s'étend des latitudes 25°N à 85°N et des longitudes 80°W à 65°E (Fig. III.1). Suivant la même procédure que dans le II<sup>e</sup> chapitre, les valeurs des trois variables sont interpolées de façon bilinéaire avec une résolution 0,1° de latitude et de longitude, pour créer un jeu de cartes environnementales similaires : une carte de bathymétrie, une carte de SST et une carte de SSS, par année, de 1960 à 2100.

### 1.3. Méthode et Analyses effectuées

#### ⊆ *Méthodes*

Le NPPEN, décrit dans le chapitre II, a été utilisé.

#### ⊆ *Analyse 1*

À partir des données brutes d'observation et d'homogénéisation, les préférendums des huit espèces ont été évalués pour chacun des paramètres (Fig. III.2 et Fig. III.S9).

#### ⊆ *Analyse 2*

Une évaluation des capacités du modèle à reconstruire la niche écologique d'une espèce a été menée. Un cas idéal de référence (R) a été défini à partir de données d'observations de l'espèce, couvrant de façon homogène chaque gradient environnemental (Fig. III.3a). Ce cas idéal (R) est comparé à des cas simulés (S) pour lesquels les données d'observation de l'espèce se répartissent le long des gradients environnementaux de façon : proche de l'homogénéité (Fig. III.3b), bimodale symétrique (Fig. III.3c) et bimodale asymétrique (Fig. III.3d). Les différences moyennes entre les différents cas (S) et le cas de référence (R) sont calculées.

#### ⊆ *Analyse 3*

Le NPPEN a été appliqué pour modéliser la niche écologique des huit espèces de poissons considérées dans l'étude. Puis, ces niches écologiques ont été projetées dans l'espace environnemental (SST, bathymétrie, SSS) pour différentes périodes : 1960–1969, 2000–2005, 2050–2059, 2090–2099 (Fig. III.5).

#### ⊆ *Analyse 4*

Les résultats de la modélisation de la distribution spatiale des huit espèces par le NPPEN ont été comparés, par corrélation, à ceux obtenus avec le modèle Relative Environmental Suitability (RES ; Kaschner *et al.*, 2006). Cette comparaison a été réalisée pour la période 1960–2005. Le degré de liberté requis pour avoir une corrélation significative ( $p=0,05$ ) a été calculé afin d'évaluer l'impact de l'autocorrélation lorsque les cartes de distribution des deux modèles sont comparées (Table III.1 ; Beaugrand & Helaouët, 2008).

### § *Analyse 5*

Les probabilités de présence (p) des huit espèces de poissons ont été converties en données binaires (si  $p \geq 0,2$  alors p devient p=1; si  $p < 0,2$  alors p devient p=0) pour construire des cartes de distribution de « présence » modélisée par période. Les différences entre ces cartes des périodes 2000–2005 et 1960–1969 puis des périodes 2090–2099 et 1960–1969 ont été calculées. La surface des aires géographiques, pour lesquelles ces différences n'étaient pas égales à 0, a été assimilée à un trapèze et a été estimée dans le but d'évaluer les zones géographiques potentiellement « perdues » ou « gagnées » par chacune des espèces (Fig. III.6, Table III.2).

## 1.4. Principaux résultats obtenus

### § *Analyse 1*

L'étude des préférendums thermiques a confirmé les contraintes et exigences environnementales différentes pour les espèces étudiées. Ce résultat permet de souligner l'importance de chacun des descripteurs environnementaux pour la distribution spatiale des poissons marins.

### § *Analyse 2*

Le modèle NPPEN semble, malgré un nombre réduit ou un manque d'homogénéité des données d'observations, capable de retranscrire de façon proche de la réalité, la niche écologique des espèces. Les limites de distribution des données, le long des gradients environnementaux, paraissent jouer un rôle plus important que le nombre et l'homogénéité de ces données.

### § *Analyse 3*

Les cartes de distribution obtenues coïncident avec les distributions connues réelles pour les huit espèces considérées. Trois types de répartitions géographiques sont retrouvés : (1) la mer du Nord et la mer Celtique (sprat européen, turbot et lieu jaune); (2) le sud de la mer du Nord, la Manche et la façade Atlantique de l'Europe (anchois européen, sole commune et chinchard de l'Atlantique) et (3) du sud de la mer du Nord au nord la mer de Barents (lieu noir et églefin).

#### § *Analyse 4*

L'étude de la corrélation, entre les résultats issus du modèle NPPEN et ceux du modèle RES, montre que ces deux techniques, différentes dans leur interprétation de la forme de la niche écologique (forme trapézoïdale et forme Gaussienne), produisent des résultats équivalents en termes de réalisme.

#### § *Analyses 5 et 6*

Selon le modèle, toutes les espèces étudiées semblent poussées vers des latitudes supérieures par le réchauffement des eaux. Si certaines de ces espèces paraissent pouvoir s'établir durablement à ces nouvelles latitudes, d'autres comme le lieu jaune pourraient ne pas trouver des conditions environnementales en rapport avec leurs exigences. Au final, le bilan des changements de répartition attendus révèle que les espèces à niche écologique plus étroite risqueront d'avoir le bilan le plus négatif.

### **1.5. Conclusion**

Le modèle NPPEN confirme, dans ce chapitre, sa capacité à prédire la distribution spatiale des poissons marins à l'échelle de l'Atlantique Nord, et ce à partir uniquement de données de présence. Contrairement au RES, le NPPEN a l'avantage de ne pas considérer la niche comme ayant une forme trapézoïdale mais comme suivant une forme théorique Gaussienne, plus en rapport avec la définition donnée par Hutchison (Hutchinson, 1957). De plus, même si la pertinence des résultats augmente avec le nombre de données de présence, un nombre plus restreint de données peut suffire à produire de bons résultats, dès lors qu'il permet de bien délimiter les contours de la niche écologique des espèces.

La cartographie de la répartition spatiale potentielle des huit espèces de poissons étudiées montre que, dans un océan plus chaud, une tendance générale de déplacement de ces populations de poissons vers des latitudes supérieures, est attendue. La vitesse et l'intensité de ce déplacement seront fonction, d'une part, de la vitesse et de l'intensité du réchauffement climatique ; et d'autre part de la possibilité qu'auront les espèces à trouver des enveloppes environnementales en adéquation avec leur niche écologique. Ainsi, certaines espèces à la niche écologique plus étroite, tel le lieu jaune, risquent de se raréfier dans le futur.

## **2. Publication: Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean**

**Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean**

*Running head: Niche modelling and fish biogeography*

S. Lenoir, G. Beaugrand, É. Lécuyer

*Global Change Biology 17(1) 2010*

## 2.1. Abstract

The objectives of this work were to examine the past, current and potential influence of global climate change on the spatial distribution of some commercially exploited fish and to evaluate a recently proposed new Ecological Niche Model (ENM) called **Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche model (NPPEN)**. This new technique is based on a modified version of the test called Multiple Response Permutation Procedure (MRPP) using the generalized Mahalanobis distance. The technique was applied in the extratropical regions of the North Atlantic Ocean on 8 commercially exploited fish species using three environmental parameters (sea surface temperature, bathymetry and sea surface salinity). The numerical procedure and the model allowed a better characterisation of the niche (*sensu* Hutchinson) and an improved modelling of the spatial distribution of the species. Furthermore, the technique appeared to be robust to incomplete or bimodal training sets. Despite some potential limitations related to the choice of the climatic scenario (A2 and B2), the type of physical model (ECHAM 4) and the absence of consideration of biotic interactions, modelled changes in species distribution explained some current observed shifts in dominance that occurred in the North Atlantic sector, and particularly in the North Sea. Although projected changes suggest a poleward movement of species, our results indicate that some species may not be able to track their climatic envelop and that climate change may have a prominent influence on fish distribution during this century. The phenomenon is likely to trigger locally major changes in the dominance of species with likely implications for socio-economical systems. In this way, ENMs might provide a new management tool against which changes in the resource might be better anticipated.

**Keywords:** ecological niche modelling, climate change, marine fish distribution, ecological niche, projections, biogeography

## 2.2. Introduction

Fish stocks fluctuate in space and time and the better understanding of these fluctuations have occupied scientists for several decades (Rosenzweig 1995; Barange & Harris 2003; Brander 2007). While it has been difficult to identify causes for some stock fluctuations, changes have often been attributed to stochastic events (Hsieh *et al.* 2005), hydro-climatic anomalies (Edwards *et al.* 2002; Lehodey *et al.* 2006), climate change (Drinkwater 2006; Brander 2007) or both direct and indirect anthropogenic impacts (Hutchings 2000; Jennings *et al.* 2001; Pauly *et al.* 2005). Among anthropogenic pressures, overfishing is an important driver of change in marine fish stocks, acting probably in synergy with climate forcing (Hsieh *et al.* 2006; Brander 2007).

The impact of climate warming on marine ecosystems has become prominent (Root *et al.* 2003; Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b; Rosenzweig *et al.* 2008). Among these effects, there is a central and growing concern about possible changes in species geographical distribution (Parmesan & Yohe 2003; Deutsch *et al.* 2008; Thuiller *et al.* 2008). For example, northward movements in calanoid copepod zooplankton have been observed in the North Atlantic Ocean at a mean rate of up to  $23.16 \text{ km.y}^{-1}$  for some species assemblages in a period of 48 years (Beaugrand *et al.* 2009). These changes in plankton composition were paralleled by a northward migration of both commercial and un-commercial fish species (e.g. Quero *et al.* 1998; Stebbing *et al.* 2002; Brander *et al.* 2003; Beare *et al.* 2004a; Perry *et al.* 2005).

Despite the recognition of the importance of ecosystem processes to better manage fish stocks (e.g. Ecosystem Based Fisheries Management; see Cury *et al.* 2008), current management plans rarely consider that the carrying capacity of the ecosystem may fluctuate and that the natural spatial distribution of the target species may vary. The biosphere is now experiencing a period of rapid and sustained climate change that might even accelerate in the future (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b). A fundamental challenge for future sustainable exploitation and conservation is to dispose of valid estimations of potential changes in future species distributions (Pearson & Dawson 2003; Schwartz *et al.* 2006; Thuiller 2007). To do so, an increasing number of statistical tools (e.g. bioclimatic envelop models, ecological niche modelling; Guisan & Zimmermann 2000; Thuiller 2003; Austin



2007) have been developed to determine the potential response of species to global warming in both the terrestrial (Harrison *et al.* 2006; Murphy & Breed 2007; Huntley *et al.* 2008) and the marine realms (Guinotte *et al.* 2006; Beaugrand & Helaouët 2008; Cheung *et al.* 2008a). Based on the Hutchinsonian concept and the relation between species niche and distribution (Hutchinson 1957; Pulliam 2000), these models project the multidimensional distribution of species into an environmental (or Euclidean) space or into a geographical space (Soberón & Peterson 2005; Austin *et al.* 2006; Hirzel *et al.* 2006).

The aim of this work is to formulate different scenarios of changes in the spatial distribution of some North Atlantic fish in response to ocean warming. First, the ecological niche (*sensu* Hutchinson, 1957) of eight exploited fish in the North Atlantic is characterised. Second, the spatial distribution of these species is modelled for the period 1960–1969. Third, an evaluation of the consequences of changes in temperature on spatial distribution of species is carried out during the period 1960–2005. Fourth, scenarios of changes in the spatial distribution of these species are proposed for the middle and the end of this century using two moderate scenarios (A2 and B2). Results are commented in the context of global climate change and associated to the pronounced influence of fishing on exploited resources and marine ecosystems.

## 2.3. Materials and Methods

### 5 Biological Data

Eight species were chosen according to their economic importance, their scientific interest and perhaps more importantly the information available for each of them. Each selected species had a minimum of a least 813 records (Supplementary Table III.1). Some were pelagic, demersal or benthic. Species chosen were (Supplementary Table III.1) (a) Atlantic horse mackerel, (b) European anchovy, (c) European sprat, (d) pollack, (e) common sole, (f) haddock, (g) saithe, and (h) turbot. The Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) was not investigated in this paper as it has been recently described in detail in Beaugrand *et al.* (submitted) using the same statistical approach and in Bigg *et al.* (2008) using the model MAXENT (Phillips *et al.* 2006). Current information on the spatial distribution of these species is presented by Fig. III.S1. They came from two sources: The Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO; <http://www.fao.org/fi/figis/maps/compilat.htm>) and FishBase (Froese & Pauly 2009; <http://www.FishBase.org>). More information on the spatial and temporal coverage of the datapoints can be found for each species in Supporting Information (Figs. III.S2 to III.S9).

Biological data were uniquely composed of occurrence data (Fig. III.1(a)). These data came from three different sources: (1) FishBase (Froese & Pauly 2009) using data from the Ocean Biogeographic Information System (OBIS; <http://www.iobis.org>); (2) ICES-FishMap online atlas (<http://www.ices.dk/marineworld/fishmap/ices/>); (3) experts' knowledge. Each occurrence was spatially located (as longitude and latitude) and most of them had information on year. No distinction was made between fish sex and age, and observations retained for the analyses always resulted from catch of post-larval stages and occurrence data taken from 1960 onwards.

## 5 Environmental data

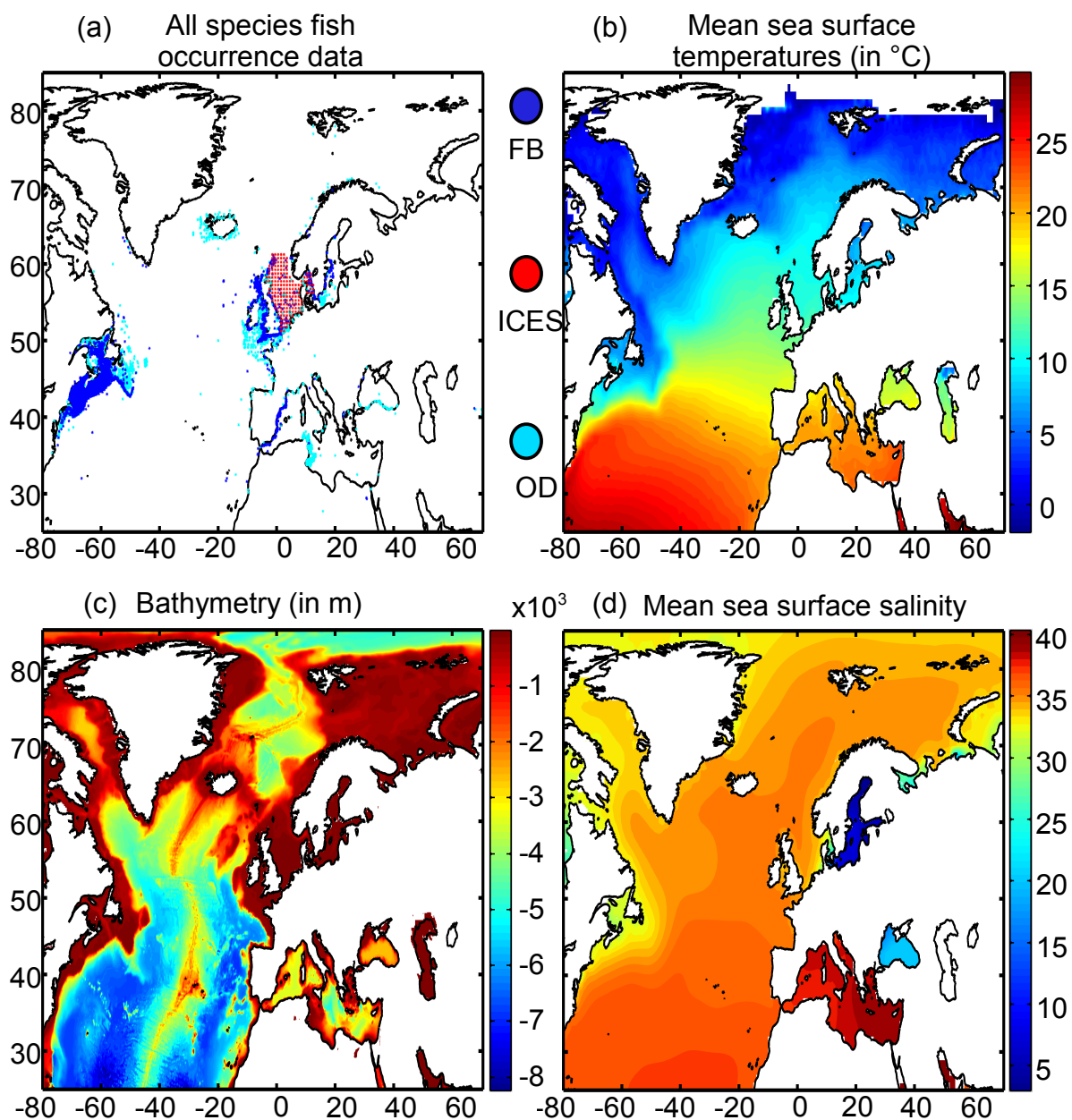
A set of environmental data was selected to model the spatial distribution of fish.

### *Annual Sea Surface temperature*

Annual Sea Surface Temperatures (SST) were chosen because this parameter has strong impacts on a large range of biological processes and on the spatial distribution of marine fish (Tåning 1948; Crisp 1959; Pörtner *et al.* 2001). This parameter remains relevant for benthic or demersal fish because these species still have a pelagic stage in the life cycle. This larval stage is a critical life cycle phase affecting recruitment (see Cushing 1996). Many studies have shown that the environment exerts its major influence on fish through the effects of temperature on larval development and plankton food availability (e.g. Beaugrand *et al.* 2003; Drinkwater *et al.* 2010). Correlation between SST and temperatures at 100 m (data from the World Ocean Atlas 2005; Antonov *et al.* 2005) was equal to 0.96. The intercept identified by linear regression indicates that we have to subtract 1.85°C from the SST value to achieve the 100 m temperature at the scale of our study. Therefore, at the scale of our study, consideration of temperature at 100m or deeper would not radically affect our conclusions. Observed annual SST from 1960 to 2005 used in this study came from the database International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (ICOADS, <http://icoads.noaa.gov>; Woodruff *et al.* 1987; Fig. III.1(b)). Forecasted annual SST originated from the ECHAM 4 model (EC for European Centre and HAM for Hamburg; Roeckner *et al.* 1996). The present data were chosen by the IPCC on the basis of criteria among which are physical plausibility and consistency with global projections. Data utilised here are modelled data based on scenario A2 and B2 (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007b). These data were averaged for two decadal periods: 2050–2059 and 2090–2099.

### *Bathymetry*

Bathymetry was selected as this parameter strongly influences the potential habitat of marine fish (Louisy 2002). This factor is frequently integrated in ENMs (Hedger *et al.* 2004; Kaschner *et al.* 2006). Bathymetric data originated from the global ocean bathymetry map (1° longitude × 1° latitude). The map was constructed from data obtained from ships with detailed gravity anomaly information provided by the satellite GEOSAT and ERS-1 (Smith & Sandwell 1997; Fig. III.1(c)).



**Figure III.1** : Spatial distribution of both biotic and abiotic data. **(a)** Spatial distribution of occurrence points for the eight species selected in the study. Points of fish occurrence were reported in blue dots for FishBase (FB), red dots for ICES (ICES) and cyan dots for other sources (OD); each dot represents the occurrence of fish post-larval stages without sex distinction; **(b)** spatial distribution in the mean sea surface temperature (1960–2005); **(c)** spatial distribution in the bathymetry; **(d)** spatial distribution in the annual sea surface salinity (climatology).

### ***Average Sea surface salinity***

Capacity of dispersal can be modulated by Sea Surface Salinity through the ability of fish to osmoregulate (Schmidt-Nielsen 1990). Annual Sea Surface Salinity (SSS, average values between 0 and 10 meters, Fig. III.1(d)) data were obtained from the Levitus' climatology (Levitus 1982). ICES data (<http://www.ices.dk>) were used to complete the Levitus' dataset in coastal regions where there is no assessment of annual SSS (e.g. some regions of the eastern English Channel).

## **5 Statistical procedures**

### ***Step 1: interpolation of environmental data***

Both observed and projected annual SST, bathymetry and annual SSS were interpolated linearly on a  $0.1^\circ \times 0.1^\circ$  spatial grid to fit more closely the coasts on the maps. The spatial domain ranged from  $110^\circ\text{W}$  to  $70.5^\circ\text{E}$  and from  $50^\circ\text{S}$  to  $90^\circ\text{N}$ . However, only the part of the North Atlantic ranging from  $80^\circ\text{W}$  to  $70.5^\circ\text{E}$  and from  $25^\circ\text{N}$  to  $85^\circ\text{N}$  was investigated for fish spatial projections. This represented a total of 2,530,206 geographical cells.

### ***Step 2: attribution of environmental parameters at each fish occurrence point***

The environmental stratum (i.e. the combination of three environmental parameters or triplet; Guisan & Zimmermann 2000) for each occurrence point and each fish were recovered from the environmental datasets. When the date of an observation was unknown, an average was used for the time period 1960–2005 to attribute a mean environmental combination at the geographical location. This average is unlikely to affect strongly the thermal niche of the species, which is much more influenced by the spatial than the temporal variance in SST (Beaugrand *et al.* 2008). In the same way, when the date of trawl or observation was available in the form of a time period (e.g. catch data from 1985 to 1995), the environmental stratum was averaged for this time period. This pre-processing of the data led to eight matrices (we called training sets or reference matrices  $Z_{n,p}$ ), one matrix per species, each having  $n$  observations with three environmental parameters (see Supplementary Table III.1 for the values of  $n$  for each species;  $p=3$ ).

**Step 3: corrected training set**

The ENM uses the above matrices to evaluate the probability of occurrence of each species. However, as they stand, the reference matrices could be biased towards regions more investigated than others due to concentration of fishing activities or scientific campaigns. To consider this potential drawback, the reference matrices were corrected prior to the application of the model. This procedure was similar to what is performed in the programme RASTERIZ included in the GARP Modelling System (GMS; Stockwell & Peters 1999) and was implemented to give the same weight to regions of small or massive occurrence densities. A three-dimensional matrix was defined. The first dimension, reflecting SST, varied between 0°C and 30°C with an increment of 1°C. The second dimension, integrating bathymetry, ranged between 0 and 6000m with a resolution of 10 m. The third dimension, for SSS, extended from 0 to 40 with an increment of 2. Each cell of the matrix could be considered as a class of environmental stratum. When data were present in a stratum, the stratum was kept for further analyses. This procedure eliminated the potential effect of the concentration of sampling in an area (Beaugrand *et al.* submitted). After having applied the procedure, the matrices  $Z_{n,p}$  become  $Z_{m,p}$  with  $m \leq n$ .

**Step 4: representation of the ecological niche of each species**

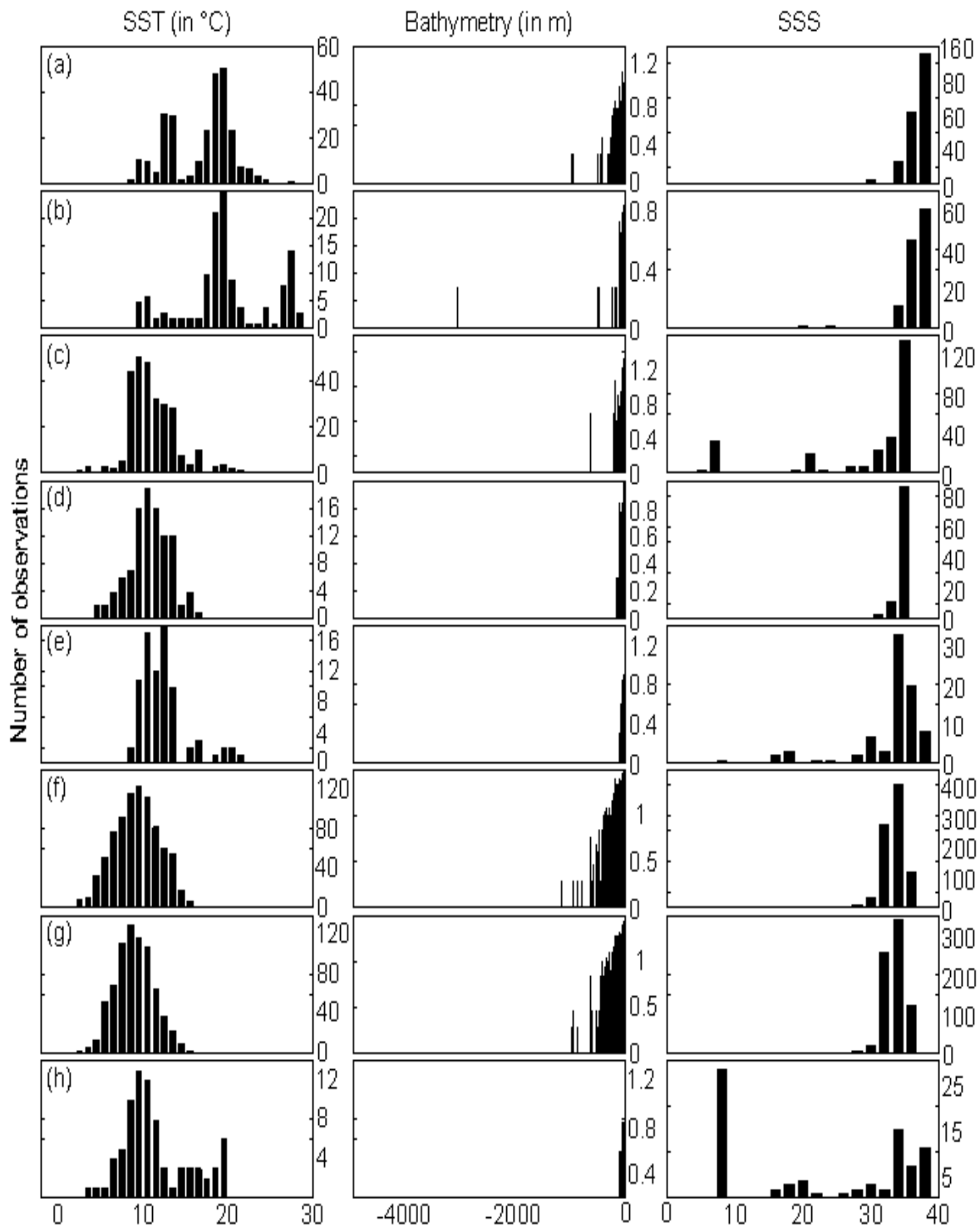
An important assumption in most ENMs used to model the potential species habitat is to have beforehand correctly determined the contour(s) of the ecological niche of the species (Lacoste & Salanon 2001). Many ENMs are based on the Hutchinson's concept (Hutchinson, 1957) of the ecological niche. Hutchinson (1957) defined the niche of a species as a multidimensional envelop of environmental factors in which the species is capable to maintain its population. As the niche is often inferred from the spatial distribution of organisms, ENMs assess the realised niche (Helaouët & Beaugrand 2009). When the niche is incompletely estimated, most ENMs fail to give a reliable modelling of the potential distribution. Estimating the ecological niche of a species can be made in different ways (Soberón & Peterson 2005). Here we used the environmental triplets (i.e. the environmental conditions where the species were detected) to model the spatial distribution of each species.

**Step 5: calculation of the probability of fish occurrence**

An increasing number of ENMs has been recently developed to model the spatial distribution of species and forecast potential modification in the context of global climate change (Guisan & Zimmermann 2000; Thuiller 2003; Austin 2007). Here, we used the Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche model (NPPEN) recently developed and described in details by Beaugrand *et al.* (submitted). The model tests whether or not an observation (i.e. the  $j$  geographical cells of our environmental grids;  $j=2,530,206$ ), characterised by an environmental stratum ( $p$  variables;  $p=3$ ), belongs to a reference matrix, here matrix  $Z_{m,p}$ . Mathematically, the technique is nonparametric using a modified version of the Multiple Response Permutation Procedure (MRPP; Mielke *et al.* 1981). The technique utilises the Generalised Mahalanobis distance (Mahalanobis 1936), which enables the correlation between variables to be considered (Farber & Kadmon 2003). The distance was therefore calculated as follows:

$$D_{x,Z}^2 = (x - \bar{Z})' R^{-1} (x - \bar{Z}) \quad (1)$$

With  $\mathbf{x}$  the vector of length  $p$ , representing the values of the three environmental triplets to be tested ( $j=2,530,206$ ),  $\mathbf{R}_{p,p}$  the correlation matrix of reference matrix  $Z_{m,p}$  and  $\bar{Z}$  the average environmental condition inferred from  $Z_{m,p}$ . There were as many calculations of the Mahalanobis generalised distance as environmental triplets to be tested ( $j=2,530,206$ ). These triplets were chosen in such a way to cover the entire ecological niche of the species or its entire spatial distribution (see Figs. III.S1, III.1 and III.4). Many ecological niche models are based on the Mahalanobis generalised distance (Farber & Kadmon 2003; Calenge *et al.* 2008; Nogués-Bravo *et al.* 2008). However, the novelty lies in the fact that the model offers a new way to calculate the probability of the Mahalanobis generalised distance using a non parametric procedure.



**Figure III.2 :** Ecological niches estimated after hoogenization (i.e. correction) of the original training set according to three environmental parameters: sea surface temperature (SST, left panels), bathymetry (middle panels) and sea surface salinity (SSS, right panels). (a) Atlantic horse mackerel, (b) European anchovy, (c) European sprat, (d) pollack, (e) common sole, (f) haddock, (g) saithe and (h) turbot. The number of observations was log10 transformed for bathymetry.



To calculate the probability of significance of the distance, each observation of the reference matrix  $\mathbf{Z}_{m,p}$  was permuted to become the observation to be tested and the original tested observation was included to the reference matrix. The Mahalanobis generalised distance was then recalculated for each permutation. The number of total permutations was equal to  $m$ . A probability  $w$  can then be assessed by looking at the number of times the simulated distance was found to be superior or equal to the observed distance between the observation and the reference matrix  $\mathbf{Z}_{m,p}$ . The probability was calculated as follows:

$$w = \frac{q_{d_s \geq d_o}}{m} \quad (2)$$

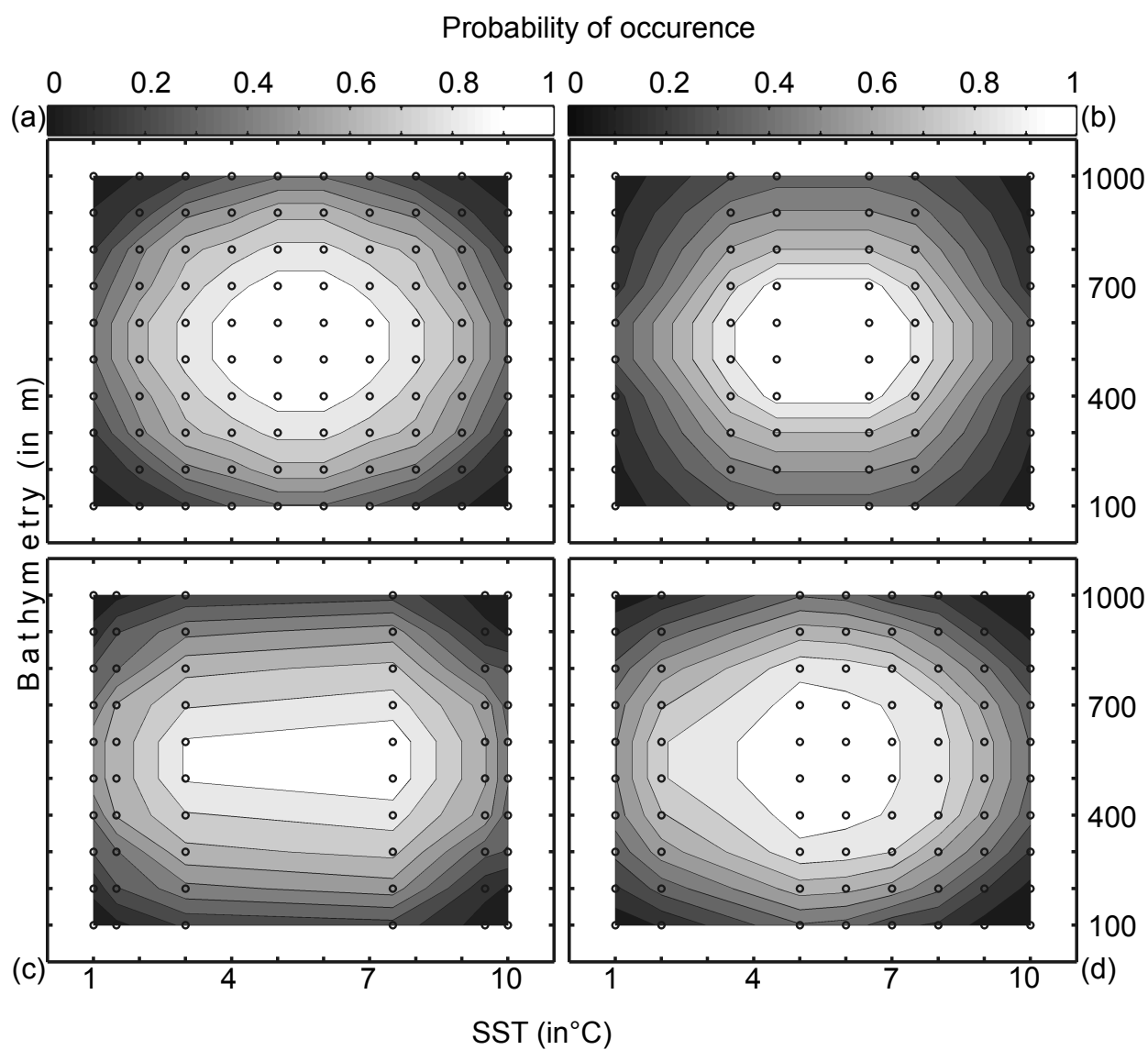
Where the probability  $w$  was the number of times the simulated Mahalanobis generalised distance  $d_s$  was found to be superior or equal to the observed mean distance  $d_o$ . When  $w$  tends towards 1, the observation has environmental conditions that represent the centre of the species niche. When  $w$  tends towards 0, the observation has environmental conditions outside the species niche. It is important to have a large reference matrix  $\mathbf{Z}_{m,p}$  so that the resolution of the probability is as high as possible. Such a procedure was performed for each of the  $j=2,530,206$  observations and all 8 species.

**Step 6:** *Evaluation of the model as a function of different simulated training sets*

The model can be used to assess the ecological niche of a species. Before calculating the spatial pattern of changes in the probability of fish occurrence, we evaluated how the model reacted to different kind of simulated training sets: (1) homogeneous (considered here as the set of reference); (2) nearly-homogeneous; (3) symmetrical bimodal; (4) asymmetrical bimodal (see Fig. III.3), therefore simulating some observed ecological niches (see Fig. III.2). The mean difference  $D$  between the set of reference  $R$  and the simulated training set  $S$  was assessed as follows:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^n |R_i - S_i|}{n} \quad (3)$$

With  $0 \leq D \leq 1$ ,  $n$  the number of probabilities to be compared,  $R_i$  the  $i^{\text{th}}$  probability of the set of reference and  $S_i$  the  $i^{\text{th}}$  probability of the simulated training set.



**Figure III.3 :** Probability of occurrence calculated using NPPEN from two variables (bathymetry and annual sea surface temperature (SST)). **(a)** Reference training set with occurrence points (as circle) and associated probability (shaded grey), **(b)** simulated training set 1 (central gap in occurrence points), **(c)** simulated training set 2 (large central gap and slight asymmetry in occurrence points) and **(d)** simulated training set 3 (pronounced asymmetry in occurrence points).

**Step 7: Application of the model for different sets of environmental conditions**

The model was then applied on the corrected training set (see Step 3) with as environmental variables, the bathymetry and annual SSS (assumed to be constant over the period) and both observed and projected annual SST. Spatial distributions (see Figs. III.4 and III.S12 to III.S19) were provided for the period 1960–1969, the period 2000–2005 (observed SST data) and the decades 2050s and 2090s (projected SST data, see Fig. III.S11 to III.S19).

**Step 8: Statistical analyses of the results****Comparison of the models NPPEN and AquaMap**

For each species, a correlation analysis was applied to compare the maps of probability of fish occurrence inferred from the AquaMap approach of Kaschner and colleagues (a modified version of the Relative Environmental Suitability model of Kaschner et al. 2006) and the model NPPEN. This comparison was performed on maps based on annual SST averaged for the period 1960–2005. To evaluate the impact of spatial autocorrelation when the correlation was calculated between maps, the minimum degree of freedom needed to have a significant correlation ( $p=0.05$ ) was also assessed (Beaugrand & Helaouët 2008).

**Quantification of long-term changes in potential species distribution**

To quantify the potential long-term changes in species distribution, probabilities of occurrence for the periods 1960–1969, 2000–2005 and 2090–2099 (scenarios A2 and B2) were converted into binary data. The presence was considered as certain when the probability of occurrence for a species was  $\geq 0.2$  (threshold selected by trial and error; different thresholds were selected and gave similar conclusions) and a value of 1 was attributed. Below this threshold, a 0 was ascribed. The differences between the 2000–2005 and 1960–1969 and the period 2090–2099 (for scenarios A2 and B2) and 1960–1969 were then calculated. A positive difference (quantified in km<sup>2</sup>) was interpreted as a gain of potential habitat and inversely. The surface A was calculated by assimilating the geographical cell to an isosceles trapeze:

$$A = \frac{g+s}{4(g-s)} \sqrt{(g+l-s+r)(g-l-s+r)(g+l-s-r)(l+s+r-g)} \quad (4)$$

With  $g$  being the longitudinal distance (in km) between the two minimum latitudes of the trapeze,  $s$  the longitudinal distance (in km) between the two maximum latitudes of the trapeze,

l the distance between the maximum and minimum latitude on the western part of the trapeze and r the distance between the maximum and minimum latitude on the eastern part of the trapeze. The four distances were assessed as follows (Beaugrand & Ibañez, 2002):

$$d(i,j)=6377.221 \times h_{i,j} \quad (5)$$

With  $d_{i,j}$  being the geographical distance between point i and j, the constant the Earth radius and  $h_{i,j}$  computed as follows (Beaugrand & Ibañez 2002):

$$h_{i,j} = ar \cos \left( \sin \varphi_i \sin \varphi_j + \cos \varphi_i \cos \varphi_j \cos g \right) \quad (6)$$

With  $\varphi_i$  the latitude (in radians) at point i,  $\varphi_j$  the latitude (in radians) at point j and g the difference in longitude between i and j.

## 2.4. Results

### 5 Estimation of the realised niche from uncorrected and corrected reference matrices

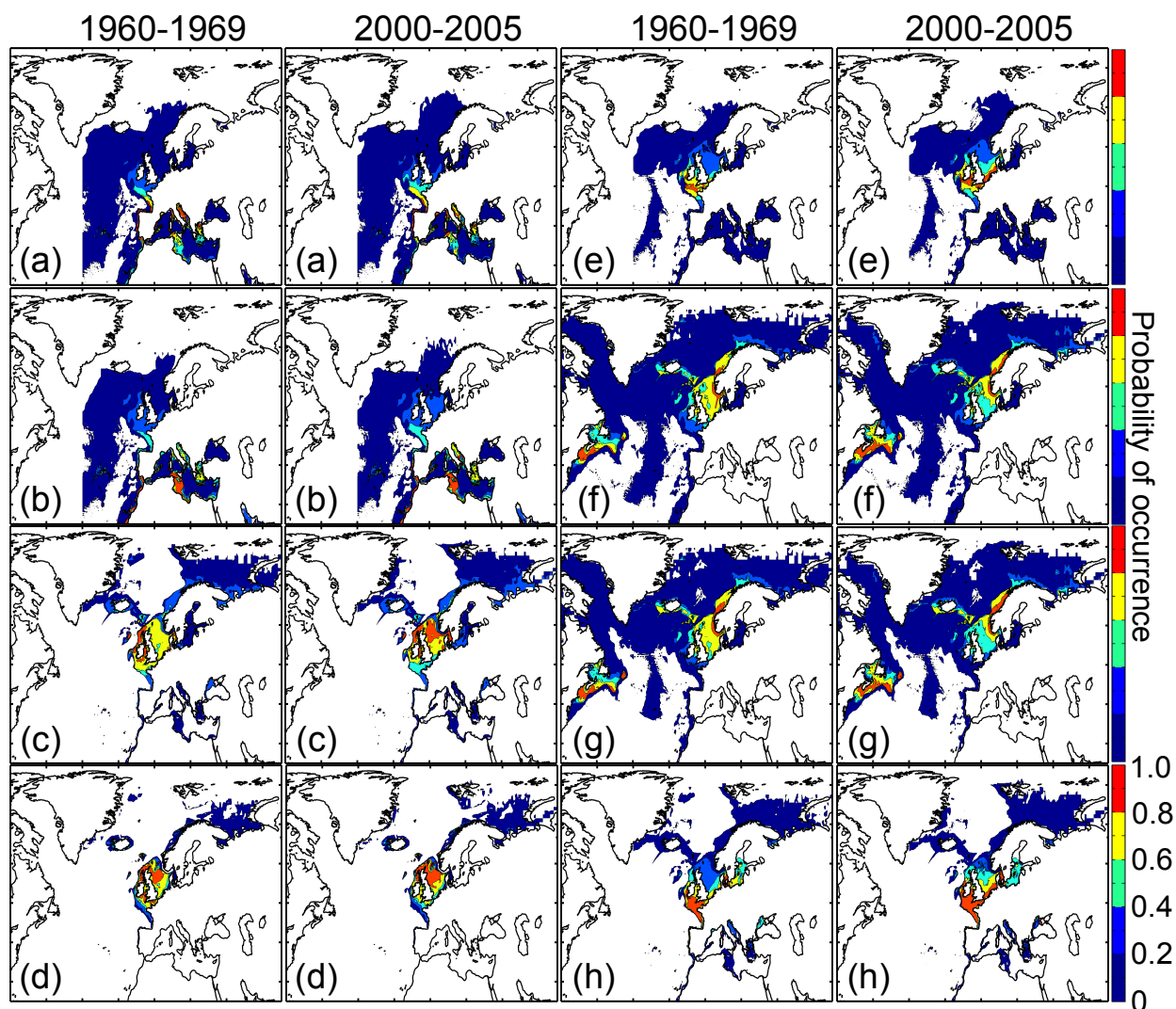
Data occurrences from the uncorrected training sets were first used to determine the realised niche of each fish (Fig. III.S10). The contours of these niches depended on species. Some species exhibited a unimodal distribution close to a normal distribution. For example, the examination of the thermal tolerance of haddock (Fig. III.S10(f)) showed a preferendum ranging between 5°C and 15°C and an optimum around 9.75°C. Pollack was more stenotherm, found between 9°C and 15°C with a thermal optimum at about 12.75°C (Fig. III.S10(d)). However, for other species and parameters, the distribution could be multimodal (e.g. Atlantic horse mackerel and European anchovy; see Fig. III.S10(a), (b)). For all species, the bathymetric distribution did not follow a normal distribution. The frequencies of occurrence were maximal for the first 200 meters (i.e. continental shelf). The contours of the niche for annual SSS were not as well defined as for the other parameters because the

amplitude of variation in the region was not generally important. All species showed mainly a maximum of occurrence between 30 and 40. Pollack was less euryhaline than species such as common sole and turbot (Fig. III.S10(e), (h)). The different salinity profiles exhibited by the species highlighted the importance of the parameter as a predicting variable in NPPEN.

Multiple modes are less conform to our common idea of the ecological niche. They can be related to the absence of a specific habitat or to the presence of oversampled or undersampled regions. They could also be due to seasonal migration such as the one performed by sardine. Indeed most often, data used in ENMs do not originate from rigorous sampling protocol (Legendre & Legendre 1983). To consider this bias, the training set was corrected, which resulted in an improvement of most environmental preferendums (Fig. III.2). However, the procedure of correction did not modify substantially the environmental profiles of species, indicating that the profiles were here not too much influenced by the heterogeneity of the spatial information. Most optimums were refound (Fig. III.2). In the case of poorer occurrence dataset (e.g. turbot; Figs. III.S10(h) and 2(h)), the correction allowed contours of the salinity preferendum to be completed. This homogenisation procedure enabled some response curves to be better balanced. Such a correction was essential as most ENMs, as ours, are highly sensitive to the determination of the niche

### 5 Sensitivity of the model to bimodality and sampling density

Previous results showed that some species exhibited multimodal responses (Figs. III.S10 and 2). To evaluate the influence of such patterns on our model, we simulated training sets characterised by different types of bimodality and sampling density (Fig. III.3). This comparison was made by simulating the values of two environmental parameters: SST and bathymetry. When the density of sampling was regular and in case of unimodality, the highest probabilities were observed at the centre of the sampling points and declined progressively towards the edge of the distribution (Fig. III.3(a)). This training set was considered here as a reference to evaluate simulated incomplete, heterogeneous and bimodal training sets. The model was robust to incomplete or heterogeneous training sets (Fig. III.3). The mean difference ranged from 0.0940 (Fig. III.3(b)), 0.0732 (Fig. III.3(c)) to 0.0622 (Fig. III.3(d)). These results suggest that the model was quite robust to altered training set that could be related to incomplete sampling coverage or an unrepresented biotope.



**Figure III.4 :** Estimated probability of occurrence using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 in the North Atlantic Ocean. **(a)** Atlantic horse mackerel, **(b)** European anchovy, **(c)** European sprat, **(d)** pollack, **(e)** common sole, **(f)** haddock, **(g)** saithe and **(h)** turbot. The western boundary of the model was fixed to 40°W. This was arbitrary selected for species (but haddock and saithe), which are only found on the eastern side of the Atlantic Ocean.

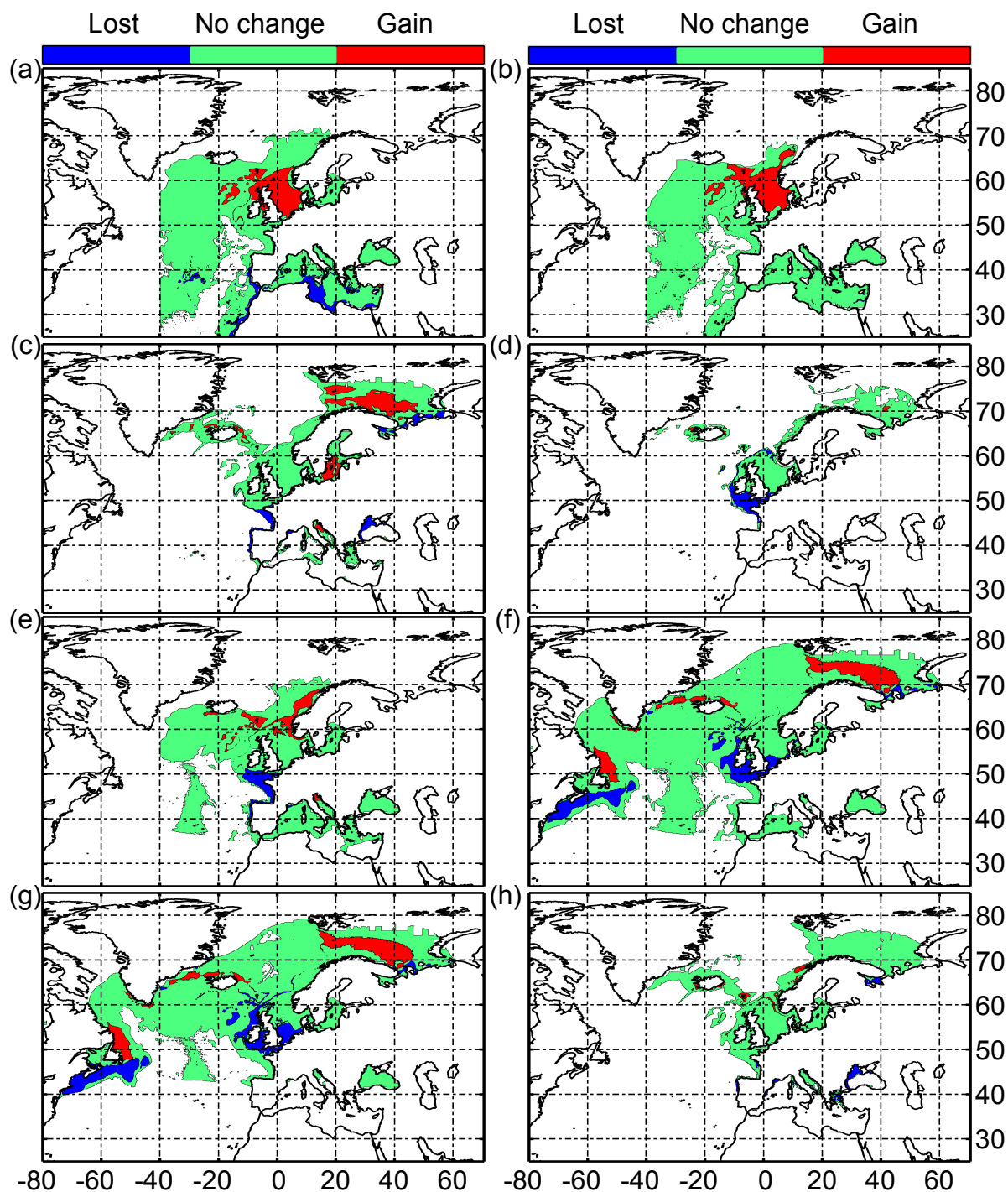
### 5 Modelled spatial distribution of fish species (contemporaneous spatial patterns)

The examination of the modelled spatial distribution for the 8 species considered in this study indicated the presence of three groups (Fig. III.4, period 1960–1969): (1) species with a spatial distribution mainly centred in the Celtic Sea and/or the North Sea (called temperate species; European sprat, pollack and turbot); (2) species with a spatial distribution from southerly regions to the North Sea (called warm-temperate species; Atlantic horse mackerel, European anchovy and common sole); (3) species with a spatial distribution ranging from the North Sea to the Barents Sea (called subarctic species; haddock and saithe). These results showed that the North Sea and more generally regions close to the British Isles represented a biogeographical crossroad between the Atlantic Arctic and the Atlantic Westerlies Wind (temperate) biomes (Longhurst 1998). The probability of fish occurrence calculated from NPPEN exhibited substantial differences with the maps produced by the FAO (Fig. III.S1).

### 5 Comparison of the spatial distribution inferred from NPPEN and AquaMap

We compared the spatial distribution of fish occurrence modelled by NPPEN for the 1960s and the period 2000–2005 with outputs from AquaMap (Kaschner *et al.* 2006) by correlation analysis (Table III.1). The strength of the correlations, similar for the two periods (190–1969, mean correlation: 0.5075; 2000–2005, mean correlation: 0.53), depended on species. Although all coefficients of correlation were significant, the amount of variance explained ranged from 1.44% for European anchovy to 56.25% for haddock (Table III.1). The minimum degree of freedom needed to have a significant correlation was calculated to evaluate in which measure the spatial autocorrelation could have influenced the results. For example, the high correlation found with haddock remained significant ( $p=0.05$ ) with only 5 degree of freedom (Table III.1). The reduction of the degree of freedom ranged from 5 to 255 (European anchovy). In general, the correlation between the two models tended to increase with the number of occurrence data in the reference matrix (correlation calculated between the decimal logarithm of the number of data after simplification of the training set in Supplementary Table III.1 and correlation coefficients in Table III.1; 1960–1969:  $r_p=0.53$ ,  $p=0.17$ ; 2000–2005:  $r_p=0.45$ ,  $p=0.27$ ).





**Figure III.5 :** Maps showing areas where a substantial increase (in red) or decrease (in blue) in the probability of occurrence (changes > 0.2, see 'Materials and methods') is expected between the 2090s and the 1960s. Green areas denote no substantial change or changes < 0.2. (a) Atlantic horse mackerel, (b) European anchovy, (c) European sprat, (d) pollack, (e) common sole, (f) haddock, (g) saithe and (h) turbot. The western boundary of the model was fixed to 40°W. This was arbitrary selected for species (but haddock and saithe), which are only found on the eastern side of the Atlantic Ocean.



**Table III.1 :** Correlations between the spatial patterns in the probability of fish occurrence between the model NPPEN and AquaMap (Kaschner *et al.* 2006) for the period 1960-1969 and 2000-2005. n: degree of freedom;  $r_p$ : Pearson linear coefficient of correlation; p: probability; n.f.: minimum degree of freedom needed to have a significant correlation at  $p=0.05$ .

Row	FAO species names	NPPEN 1960/1969 - AquaMap				NPPEN 2000/2005 - AquaMap			
		N	$r_p$	p	n.f.	n	$r_p$	p	n.f.
(a)	Atlantic Horse mackerel	63,021	0.49	<0.01	14	62,904	0.54	<0.01	11
(b)	European Anchovy	58,831	0.12	<0.01	255	58,722	0.14	<0.01	184
(c)	European Sprat	30,582	0.47	<0.01	15	30,503	0.47	<0.01	16
(d)	Pollack	19,865	0.71	<0.01	5	19,854	0.68	<0.01	6
(e)	Common Sole	41,029	0.52	<0.01	12	40,883	0.60	<0.01	8
(f)	Haddock	86,820	0.75	<0.01	5	86,286	0.72	<0.01	5
(g)	Saithe	76,009	0.61	<0.01	8	75,689	0.61	<0.01	8
(h)	Turbot	26,923	0.39	<0.01	23	26,796	0.48	<0.01	15

**Table III.2 :** Thermal preference and the expected area (in km<sup>2</sup>) gained or lost by the species between the period 2000-2005 and 1960-1969 and 2090-2099 and 1960-1969 for both scenarios A2 and B2. The balance was calculated (in km<sup>2</sup>) as the difference between gained and lost area (see Materials and Methods).

Row	FAO names	species	Thermal preference	Period 2000/2005 – 1960/1969			Period 2090/2090 – 1960/1969 Scenario A2			Period 2090/2099 – 1960/1969 Scenario B2		
				Gain	Lost	Balance	Gain	Lost	Balance	Gain	Lost	Balance
(a)	Atlantic mackerel	horse	Warm temperate	173,865	56,125	117,740	956,524	969,816	-13,291	918,117	737,099	181,017
(b)	European anchovy		Warm temperate	375,539	29,205	346,334	1,020,267	39,302	980,965	984,187	17,768	966,419
(c)	European sprat		Temperate	285,696	83,857	201,839	601,395	419,186	182,209	598,114	328,168	269,946
(d)	Pollack		Temperate	36,505	47,779	-11,274	101,459	352,090	-250,631	56,010	315,461	-259,451
(e)	Common sole		Warm temperate	105,455	23,381	82,074	430,869	430,972	-102	435,829	321,902	113,926
(f)	Haddock		Sub-Arctic	341,083	266,414	74,668	899,733	1,311,603	-411,870	794,319	1,189,764	-395,445
(g)	Saithe		Sub-Arctic	281,311	278,110	3,200	908,634	1,503,825	-595,190	796,864	1,295,440	-498,576
(h)	Turbot		Temperate	59,873	101,639	-41,766	154,142	334,280	-180,138	147,409	216,425	-69,016

## 5 Observed changes in species distribution

All species but haddock exhibited a northward movement or an increase in the probability of occurrence at the northern edge of their spatial distribution between the 1960s and the period 2000–2005 (Fig. III.4). The probability of occurrence of European sprat increased substantially in the North Sea in 2000–2005. The reduction in the probability at the southern edge of all species was not evident with the exception of European sprat, saithe and haddock (e.g. the southern part of the North Sea). Between the 1960s and the period 2000–2005, the potential habitat of warm-temperate species increased (Table III.2). Among them, the potential habitat of European anchovy increased substantially (balance of change: 346,334 km<sup>2</sup>). Both subarctic and temperate species exhibit a weak or a moderate increase between the 1960s and the period 2000–2005 or a moderate decrease for pollack and turbot (Table III.2).

## 5 Changes in species distribution

Modelled spatial distributions based on projected IPCC changes in SST (scenario B2) suggest that northward movements in fish may accelerate in the future with the exception of pollack in the North Sea (Fig. III.S10). These movements will be generally associated with a reduction located at the southern edge of the species spatial distribution (Fig. III.S10). The projections suggest that the potential habitat of European anchovy will increase (Fig. III.5, Table III.2). Results are less obvious for common sole or Atlantic horse mackerel and suggested either a weak decrease (Scenario A2, Table III.2) or a moderate increase (Scenario B2, Table III.2). Atlantic horse mackerel and European anchovy are expected to move northwards along the European shelf-edge and in the North Sea (Figs. III.S10 and III.5, Table III.2). The potential habitat of temperate species is expected to decrease substantially (Fig. III.5, Table III.2) with the exception of European sprat that is expected to migrate to the Barents Sea. However, this species might eventually disappear from the central part of the North Sea at the end of the century (Fig. III.S10). The model suggests that the potential habitat of subarctic species may diminish considerably (Fig. III.5, Table III.2). The reduction of the potential habitat in the North Sea may not be overcome by the increase in potential habitat over the Barents Sea. Projections based on scenario A2 and B2 for subarctic species gave very similar conclusions (Table III.2).

## 2.5. Discussion

Our use of an ENM to determine the potential geographical range of a species excludes fundamental biotic interactions or processes related to resource availability. Indeed, process models enable physiological constraints, population dynamics, life history traits and trophic interactions to be considered (Speirs *et al.* 2006). However, such detailed knowledge is rarely available (Carpenter *et al.* 1993). The large scale at which our study was conducted overcomes partly this drawback, trophic interactions being for example more important at a local scale (Pearson & Dawson 2003). We chose to base our projections on a limited number of parameters for the following reasons: (1) too many parameters increase the risk of multicollinearity, which could prevent the calculation of the Mahalanobis generalised distance; (2) the number of samples needed in the reference matrix increases when the number of parameters augments; (3) A high number of parameters would also increase the uncertainties of the model. We did not consider habitat characteristics (e.g. sediment type), essential for common sole and turbot. Indeed, it was assumed that climate exerts its major influence on fish through the effects of temperature on larval development since the larval stage is a critical life cycle phase affecting recruitment (Cushing 1996). Although adult species selected in this study are pelagic, demersal or benthic, all have a pelagic stage. Therefore, our result should be more interpreted as reflecting the potential habitat of a species, without the influence of the type of sediments (Amara *et al.* 2004) or processes such as trophic interactions or dispersal (Pulliam 2000).

It should be reminded that the optimal part of the realised niche (*sensu* Hutchinson, 1957) was inferred from the frequency of occurrence of each species in a particular stratum. A clear assumption in our technique, as in other modelling techniques based on presence-only data, is that the maximum frequency of occurrence occurs at the optimal part of the realised niche. It is thereby expected that a too scarce sampling may deform the realised niche and bias our projection. This is the reason why we based on projection on a large number of datapoints (Supplementary Table III.1) and represented the realised niche of all species to examine if the whole niche was covered (Figs. III.S10 and III.2). Furthermore, the technique is not sensitive to spatial scarcity of the data but rather to an incomplete assessment of the preferendum of a species. We have to know sufficiently well the niche to project the spatial distribution of the species.

The quality of the data is a fundamental parameter affecting the dependability of results of ENMs (Stockwell & Peterson 2002). Contrary to the terrestrial realm, the marine biosphere is more difficult to sample and the joint information on presence and absence is rare. Therefore, ENMs requiring presence/absence data such as Generalised Additive Models (GAM; Hastie & Tibshirani 1990) or Generalised Linear Models (GLM; McCullagh & Nelder 1983) although representing powerful tools and often producing better predictions than presence-only evaluators (Brotons *et al.* 2004) are inappropriate. Ecological Niche Factor analysis (ENFA; Hirzel 2001), AquaMap (Kaschner *et al.* 2006), the maximum entropy modelling (MAXENT; Phillips *et al.* 2006), BIOCLIM, HABITAT and DOMAIN are some of the techniques applied when only-presence data are available (Carpenter *et al.* 1993).

The comparison of the model NPPEN with the one of Kaschner *et al.* (2006) indicated that although for some species the correlation was high (see Table III.1), substantial differences might occur for some species (e.g. European anchovy and pollack). Such differences may be related to the inherent property of the model (e.g. the difference of objectivity between the two techniques), the number and the choice of the environmental parameters or the number of samples (see the correlations between the two models and the number of samples) to have a representative training set. AquaMap is more dependent on expert knowledge and the contour of the trapezoidal model is often fixed from biological expertise. One of the main advantages of the technique NPPEN is that it is nonparametric, contrary to ENFA (Hirzel *et al.* 2006), does not require the selection of underlying functions as in MAXENT (Phillips *et al.* 2006) and parametrisation or the attribution of thresholds as in AquaMap (Kaschner *et al.* 2006), ENFA and MAXENT. However, the analysis is dependent, as most of the current available techniques, upon a correct assessment of the ecological niche and is highly dependent of the quality of the training set (especially the contour of the niche, see Fig. III.3). A too high number of outliers might have a strong influence on probability (Beaugrand *et al.* submitted). This drawback can be overcome by the use of the procedure of homogenisation with an increasing threshold (threshold of presence data in an environmental stratum  $\geq 2$ ). However, caution is needed as the homogenisation can lead to an underassessment of the width of the niche.

The probability from our model is unlikely to have been strongly influenced by spatial autocorrelation (SAC; Segurado *et al.* 2006; Dormann 2007), likely to occur in environmental parameters such as annual SST. Spatial autocorrelation increases the Type I error rate which leads to the incorrect rejection of the null hypothesis of no effect. SAC is likely to affect more strongly regression techniques such as GLMs and GAMs and some adjustments are being developed to overcome this problem (Dormann *et al.* 2007). However, the impact of SAC remains uncertain for some authors (Diniz-Filho *et al.* 2003). The determination of SAC was not undertaken in this study. However, the step of homogenisation (or adjustment of the training set) we applied in this study have probably strongly limit the influence of SAC on probability. Such procedure, which reduces pseudo-replication, is congruent with recommendations of some authors (Brito *et al.* 1999; Stockwell & Peters 1999; Guisan & Zimmermann 2000; Segurado *et al.* 2006).

The influence of climate change on marine ecosystems and more particularly on species distribution has become prominent (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007a). In this context, there is an urgent need to better assess the spatial distribution of species for conservation and management issues (Parmesan 2006). The new model NPPEN was used to estimate the past, current and potential future changes in species distribution of some marine fish commercially exploited in the North Atlantic sector. The new maps of spatial distribution provide quantitative information on spatial distribution often presented as categorical or binary maps (FAO; <http://www.fao.org/fi/figis/maps/compilat.htm> and (Louisy 2002). The new model also gives alternative views on quantitative spatial distribution recently provided by Cheung *et al.* (2008a, 2008b, 2009) using a new dynamic bioclimate envelope model or by the method AquaMap (Kaschner *et al.* 2006) used in FishBase (Froese & Pauly 2009).

One important assumption when modelled SST data is that there is no discrepancy between observed SST (ICOADS) and modelled SST (ECHAM 4). Beaugrand *et al.* (2008) compared observed ICOADS and ECHAM 4 modelled data for the period 1990–2005. Modelled and observed data on annual SST were highly positively correlated in the area covered by this study ( $r=0.95$ ,  $p<0.0001$ ,  $n=1809$ ), showing that the model ECHAM 4 captures relatively well the complexity of the hydro-climatic environment of the North Atlantic at a decadal scale. All modelled spatial distributions explain current observed large-scale changes in fish distribution (e.g. Perry *et al.* 2005; Rose 2005; Kirby *et al.* 2006; Hiddink & Ter Hofstede 2008; Cheung *et al.* 2008b, 2009). Overall, results show a migration of marine resources polewards at rate varying among species, agreeing with other studies based on observational data (Quero *et al.* 1998; Brander *et al.* 2003; Perry *et al.* 2005; Kirby *et al.* 2006). Northward movements are clearly detected for most species with potential habitat gained at the northern edge of the spatial distribution and potential habitat lost at their southern edge. Brander (2003) also noted this northward movement for commercial gadoid and flatfish. They found however some examples of southward shifts that he explained by local hydrodynamical characteristics (e.g. sardine in upwelling regions off Portugal). Furthermore, Perry *et al.* (2005) investigating long-term spatial changes in 36 species found that about two-thirds of both commercial and non-commercial species shifts their spatial distribution northwards in the North Sea as a response to sea temperature warming. The authors observed that some species moved in deeper regions, suggesting that some species may adapt to temperature warming by moving vertically. This effect was not accounted for in our statistical model.

Perhaps more interestingly, our results indicate that some species may not be able to track their environmental envelop and could loss a significant amount of their habitats (Fig. III.5 and Table III.2: pollack) as they might be restricted by other specific local or regional constraints related to the bathymetry (e.g. flatfish). Of some interests, the model explains the pronounced increase in the abundance of European sprat in the Baltic Sea and the North Sea since the 1990s, which has had some influence on some seabird species (Österblom *et al.* 2008; Wanless *et al.* 2005). For example, the increase in the stock of European sprat in the Baltic Sea has led to a decrease in energetic content (Österblom *et al.* 2006). These authors showed how this loss in quality food caused loss in fledging mass of common guillemot chicks. Our model could be applied on sandeels to examine whether a decrease in the probability of occurrence of this species paralleled the increase in European sprat.

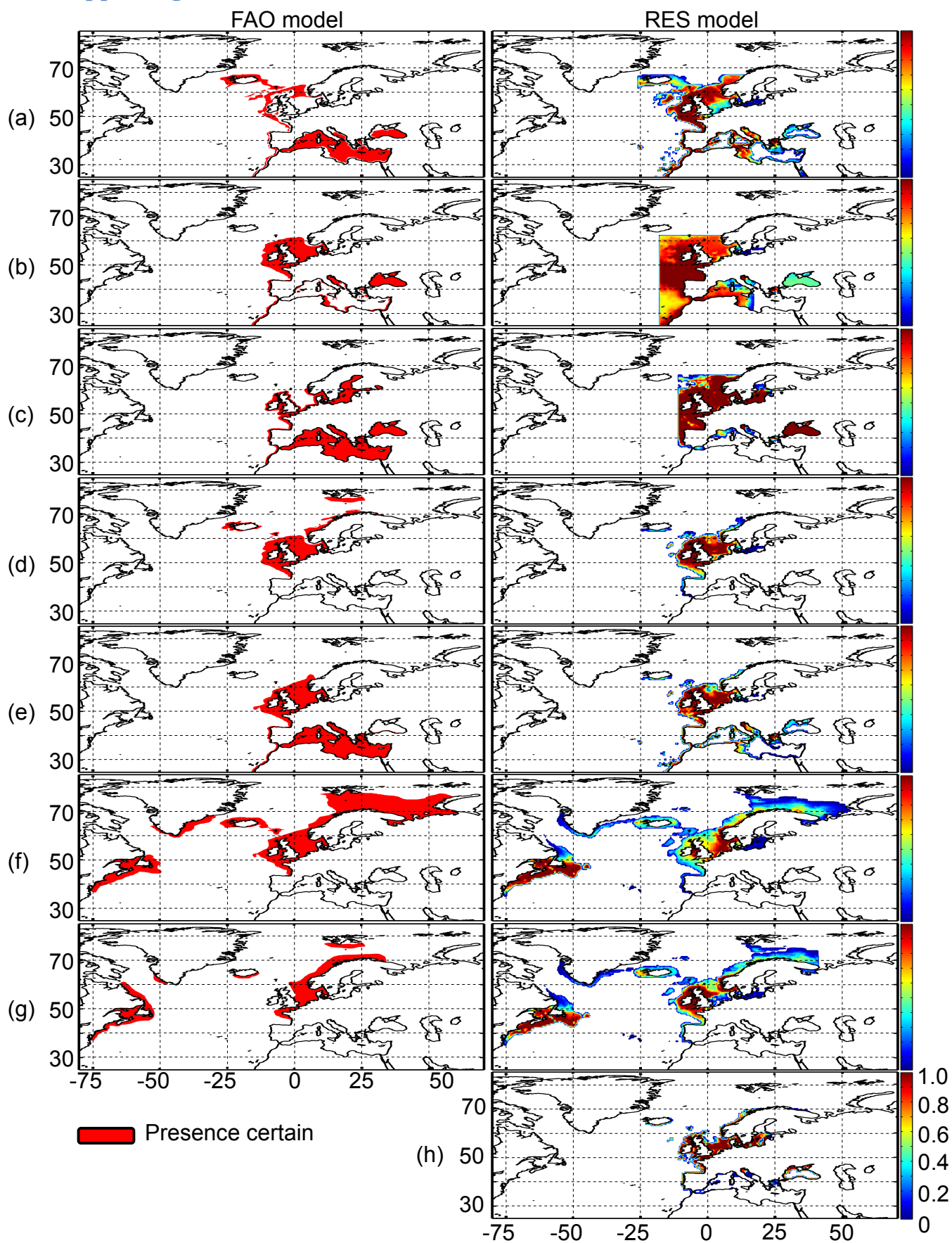
Our results show that the general latitudinal movement in fish distribution detected for past decades may accelerate (Fig. III.S11, Table III.2). More sustained warming could trigger more rapid northward shifts. Associated with fishing, climate-induced shifts could have a strong impact on socio-economical systems by precipitating the collapse of some stocks, especially at the southern edge of current species distribution (Beaugrand *et al.* 2008). Other regions (e.g. the Barents Sea) will see a pronounced increase in their potential habitat. However, relaxed fishing pressure due to an improved ecosystem carrying capacity might mitigate the potential for growth in fish stocks (e.g. gadoids in the Barents Sea). The uncertainties related to these projections are obviously high and perhaps more importantly cannot at present be assessed with confidence. These uncertainties are related to the climatic scenario itself (scenario A2 and B2), the uncertainties of the physical model (here the ECHAM 4 model) and limitations of our own model. Many other uncertainties remain and the complexity of the system makes it difficult to consider these maps as exact predictions but rather as projections of potential distribution in the absence of biotic interactions, dispersal and processes related to population dynamics which cannot be realistically considered with our current level of knowledge. Nevertheless, ENMs might provide a new management tool against which changes in the resource might be better anticipated and improve sustainable exploitation strategy in the context of rapid global climate change associated to pronounced anthropogenic impact on the marine biosphere.

### **Acknowledgments**

We are grateful to all past and present members and supporters of the FishBase website (<http://www.FishBase.org>), whose continuous efforts have allowed the establishment of the fish data set. We thank Dr Keith Brander for helpful comments on an early version of the manuscript. The research was supported by the French Agency of Research and Technology (ANRT, grant CIFRE 862/2007).



Supporting Information



**Figure III.S1** : Spatial distribution of species selected in this study inferred from the FAO geographical distribution model (left) and the AquaMap approach (right, Kaschner *et al.*, 2006). (a) Atlantic horse mackerel, (b) European anchovy, (c) European sprat, (d) pollack, (e) common sole, (f) haddock, (g) saithe and (h) turbot. The FAO model illustrates the predicted distribution area of marine fish from a GIS approach. Red areas represent regions where the presence of the species is considered as certain. No FAO map for turbot was available. The RES model represents the probability of species presence (between 0 and 1).

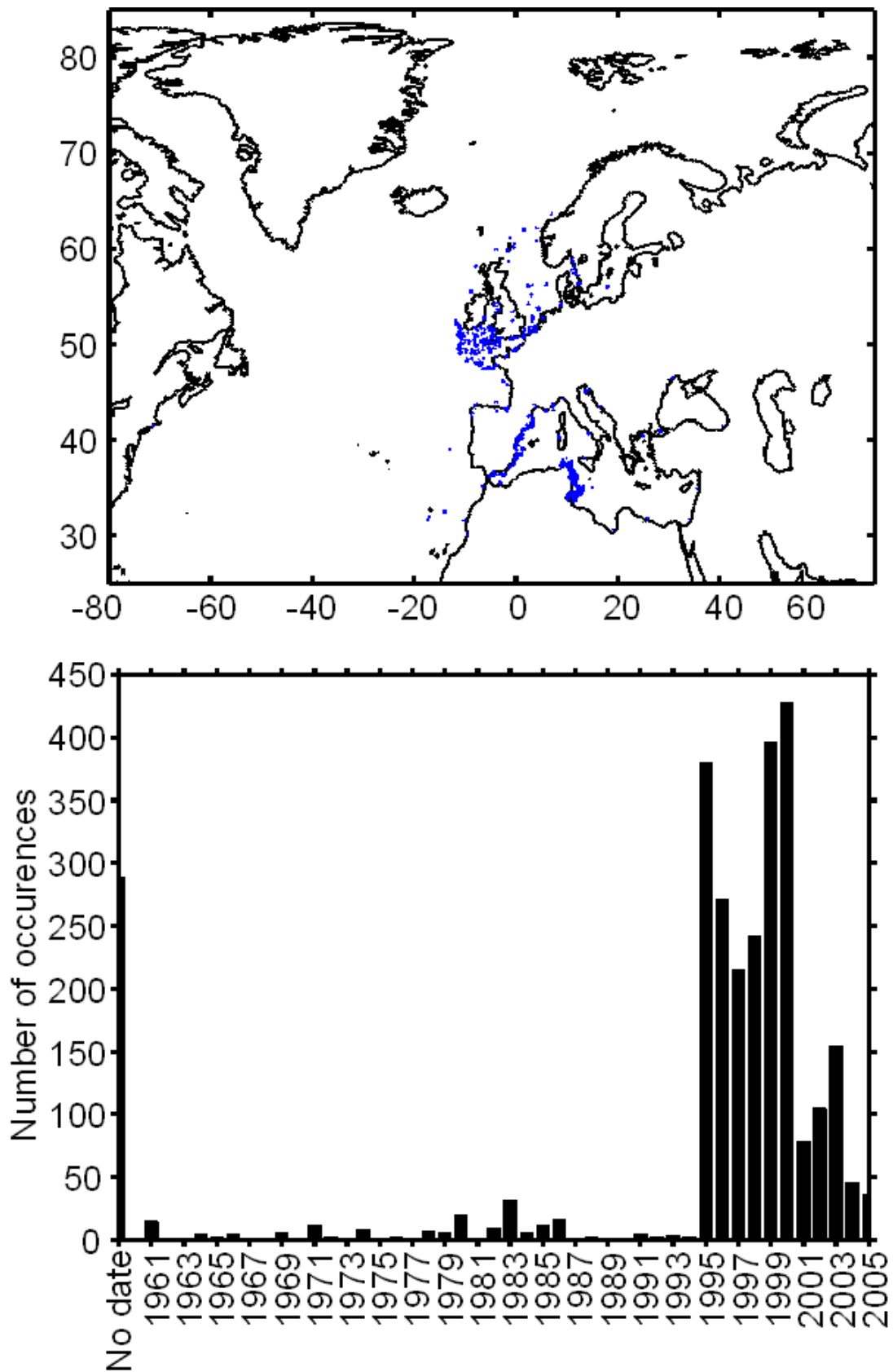
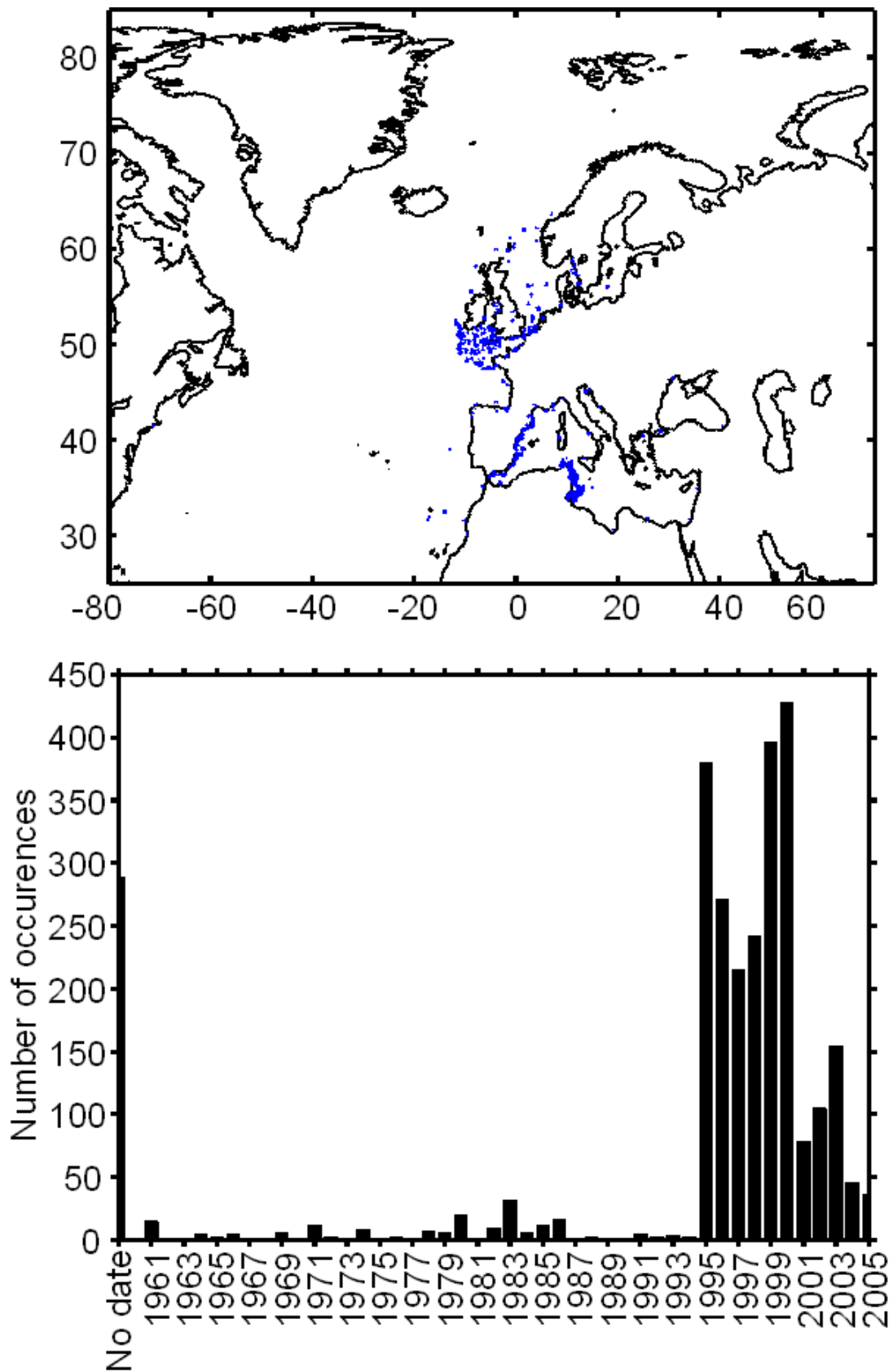
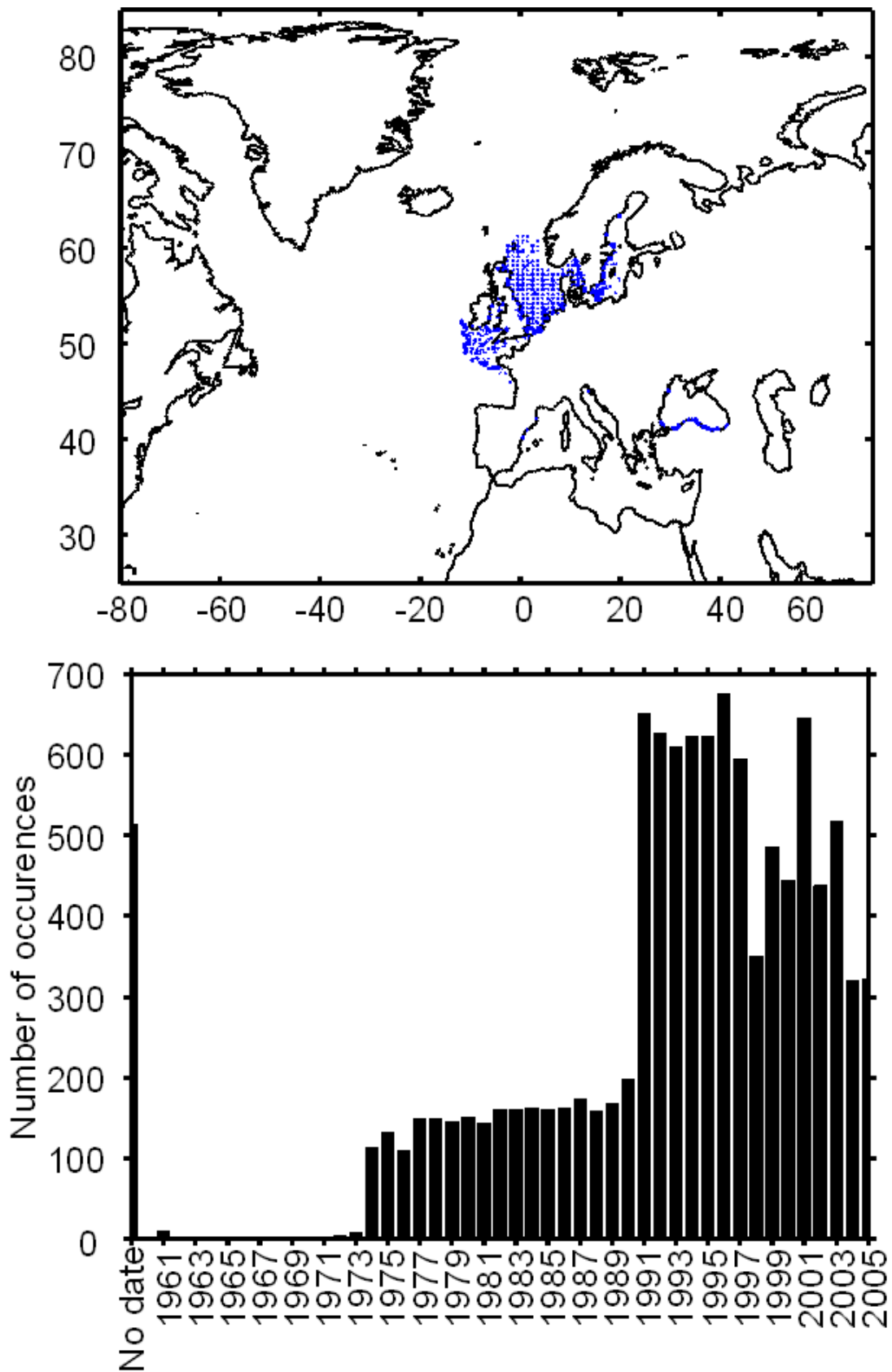


Figure III.S2 : Spatial and temporal distribution of occurrences datapoints for Atlantic horse mackerel used to assess the spatial distribution of species.



**Figure III.S3** : Spatial and temporal distribution of occurrence datapoints for European anchovy used to assess the spatial distribution of species.



**Figure III.S4** : Spatial and temporal distribution of occurrence datapoints for European sprat used to assess the spatial distribution of species.

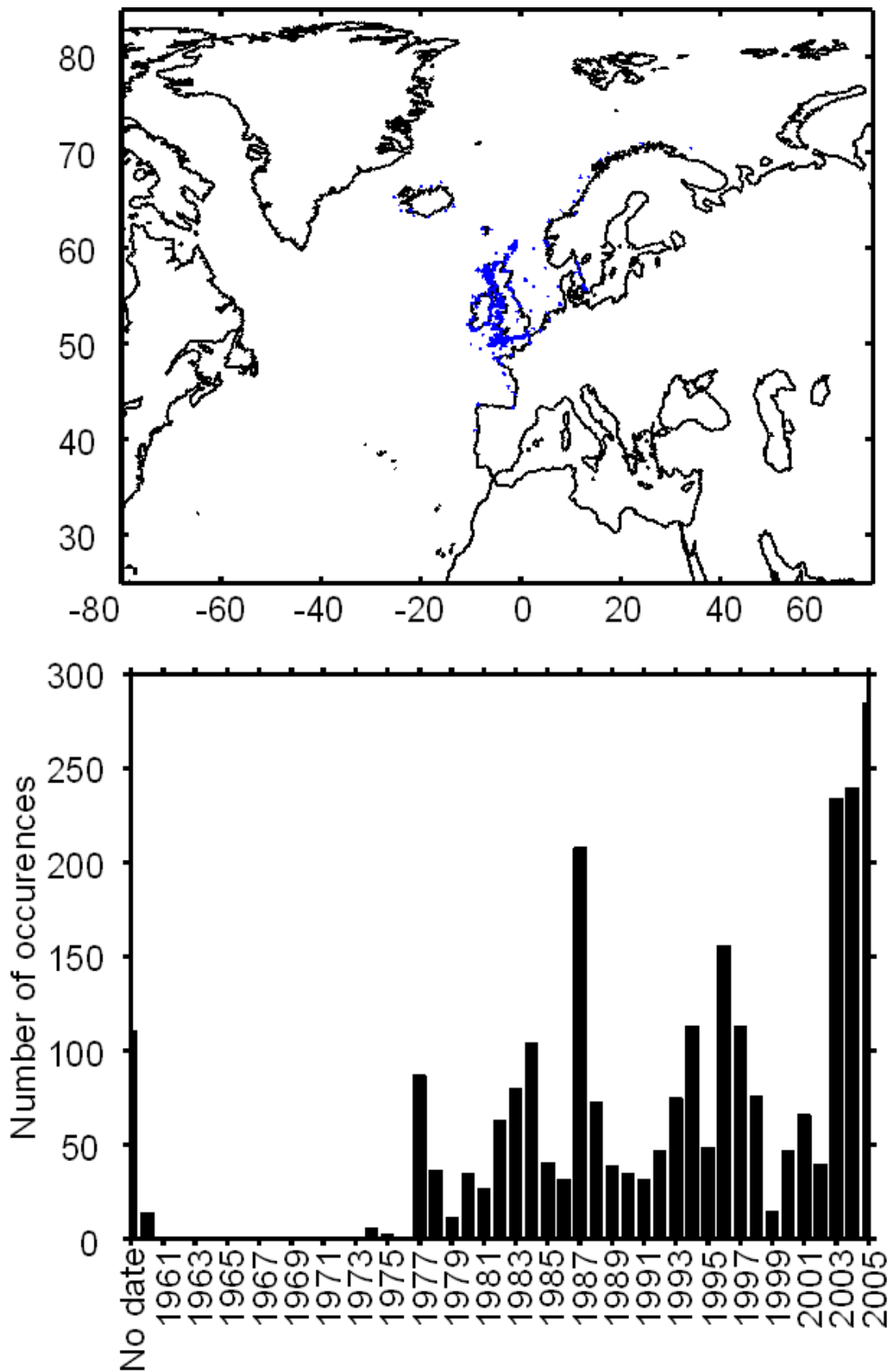
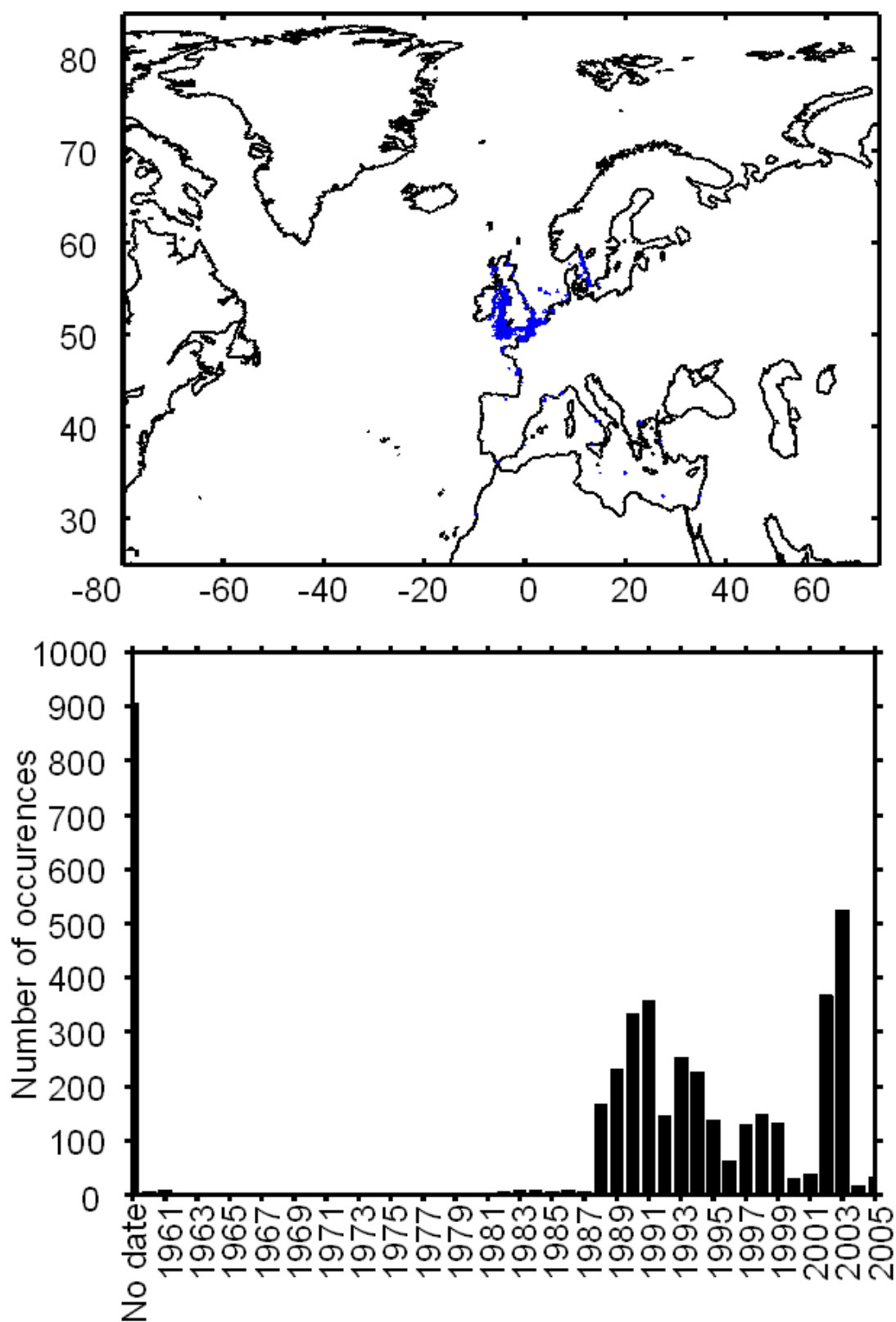


Figure III.55 : Spatial and temporal distribution of occurrence datapoints for pollack used to assess the spatial distribution of species.



**Figure III.S6** : Spatial and temporal distribution of occurrence datapoints for common sole used to assess the spatial distribution of species.

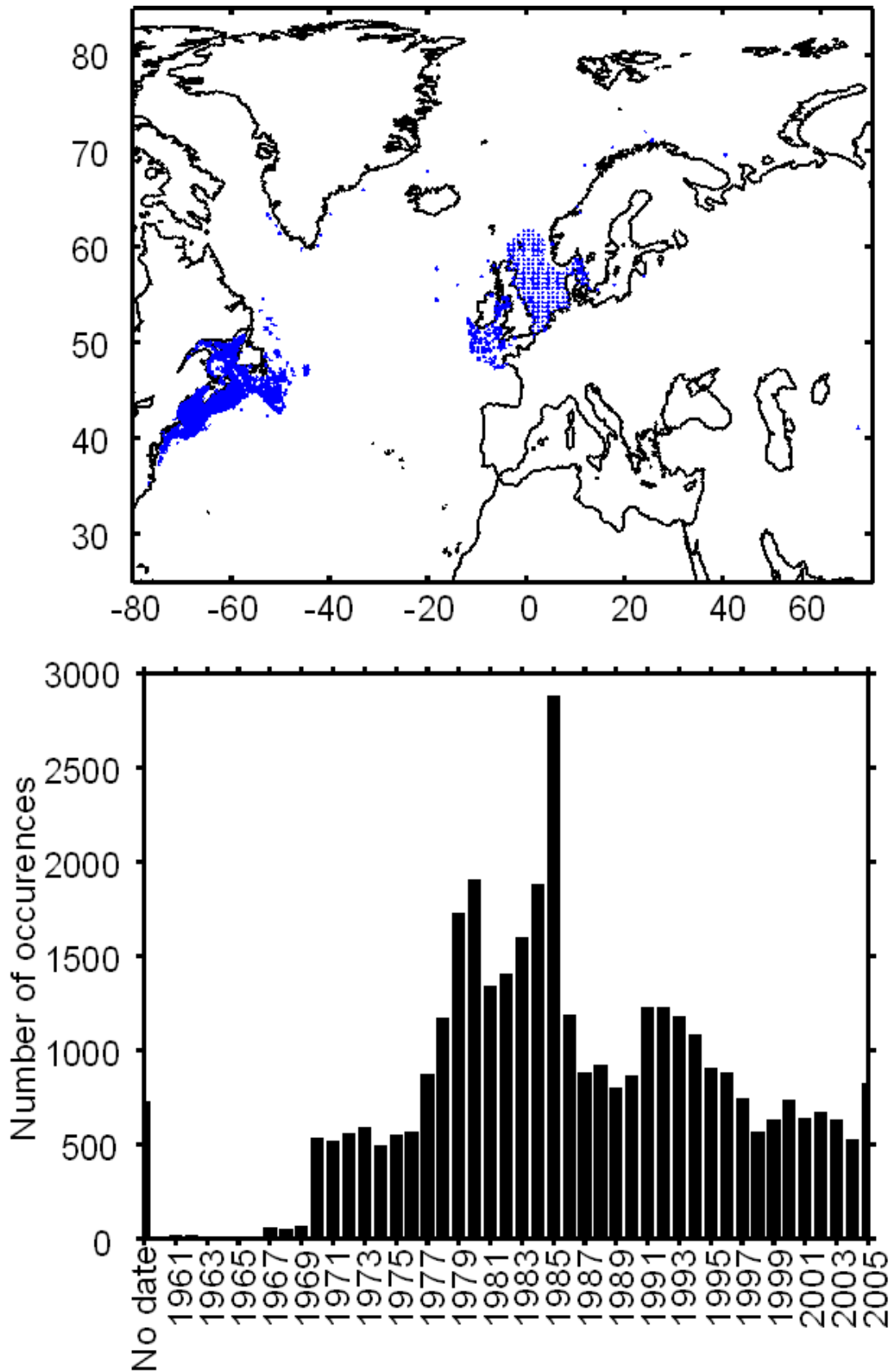


Figure III.S7 : Spatial and temporal distribution of occurrence datapoints for haddock used to assess the spatial distribution of species.

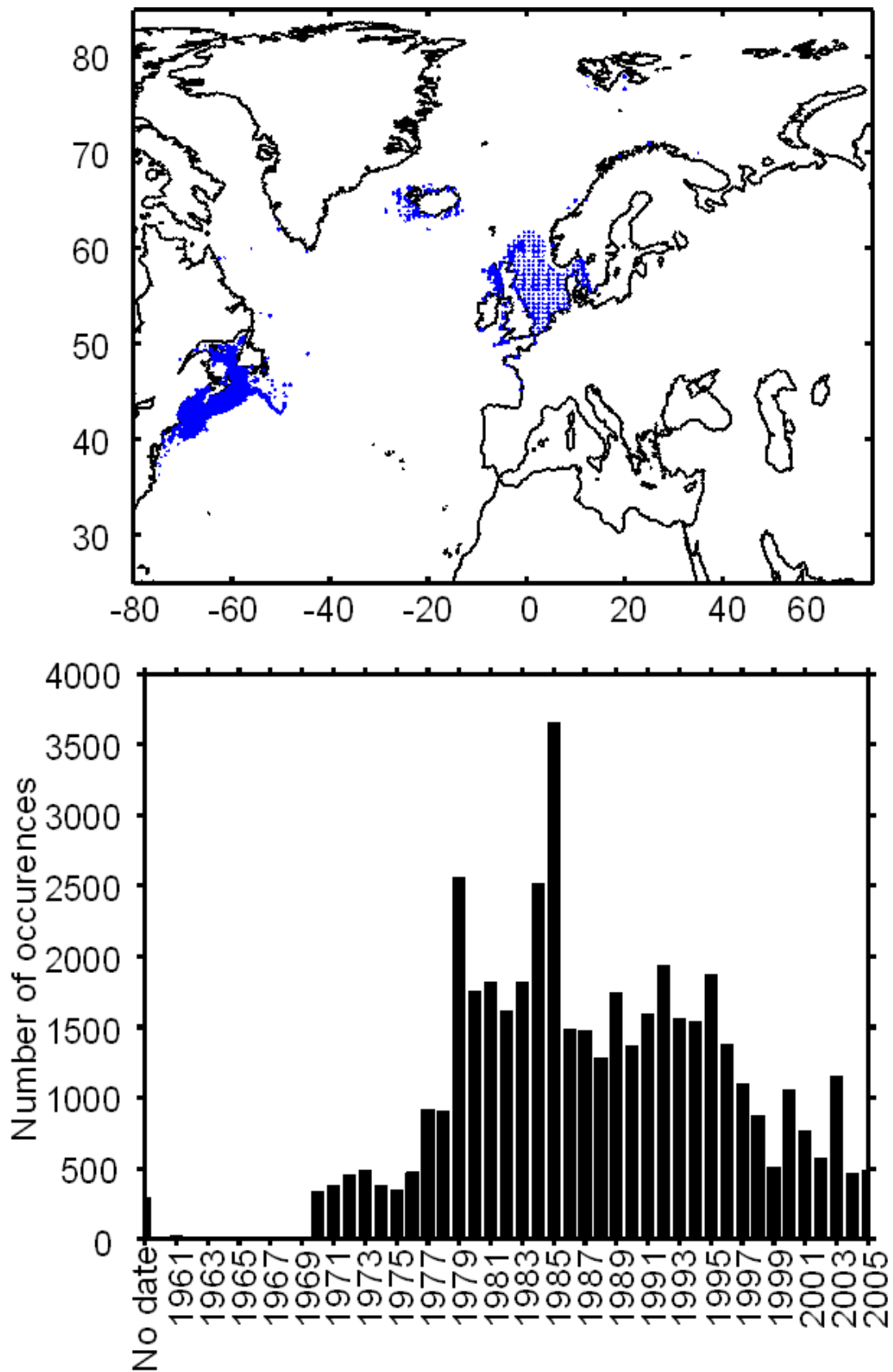


Figure III.S8 : Spatial and temporal distribution of occurrence datapoints for saithe used to assess the spatial distribution of species.



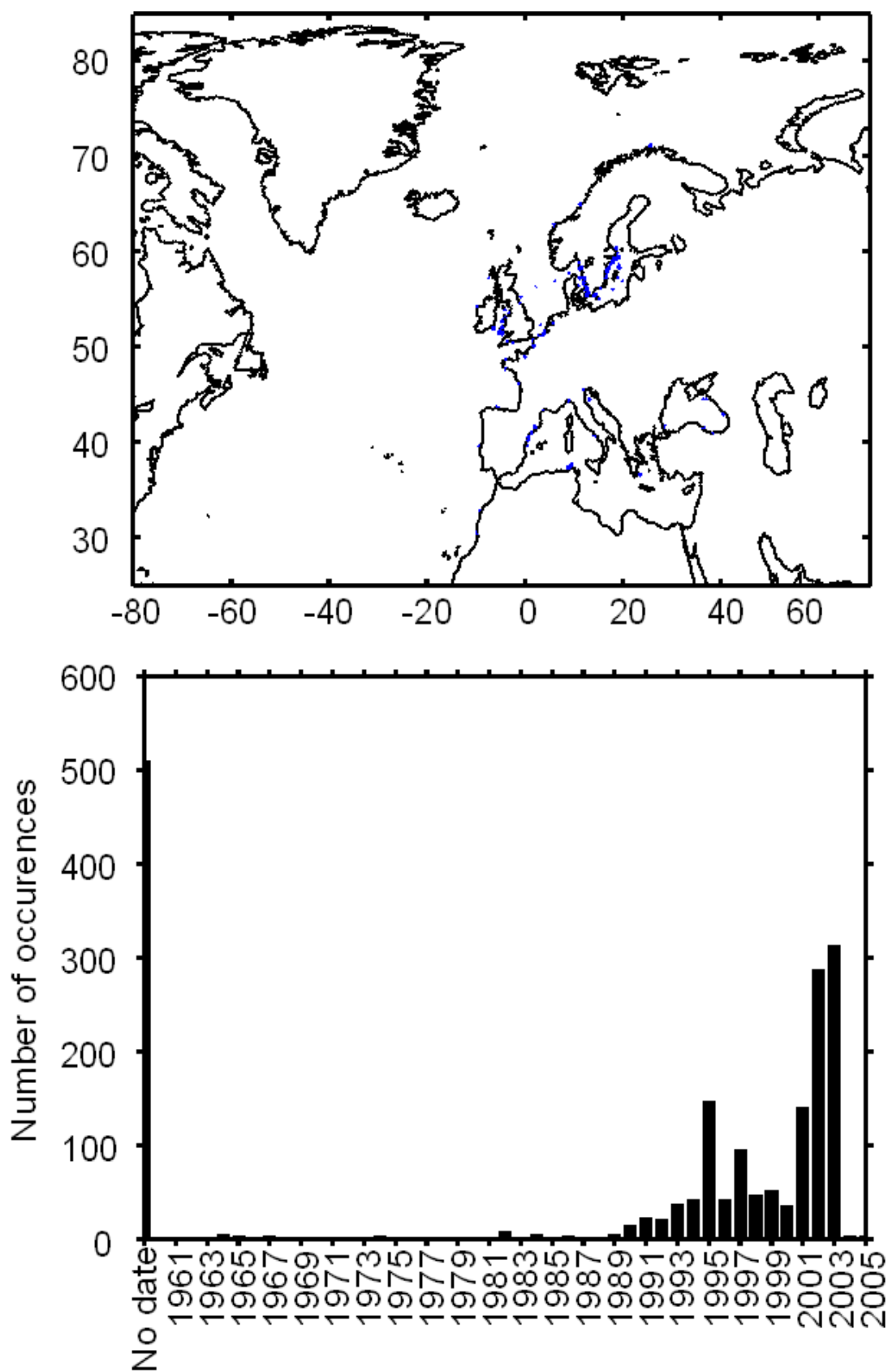
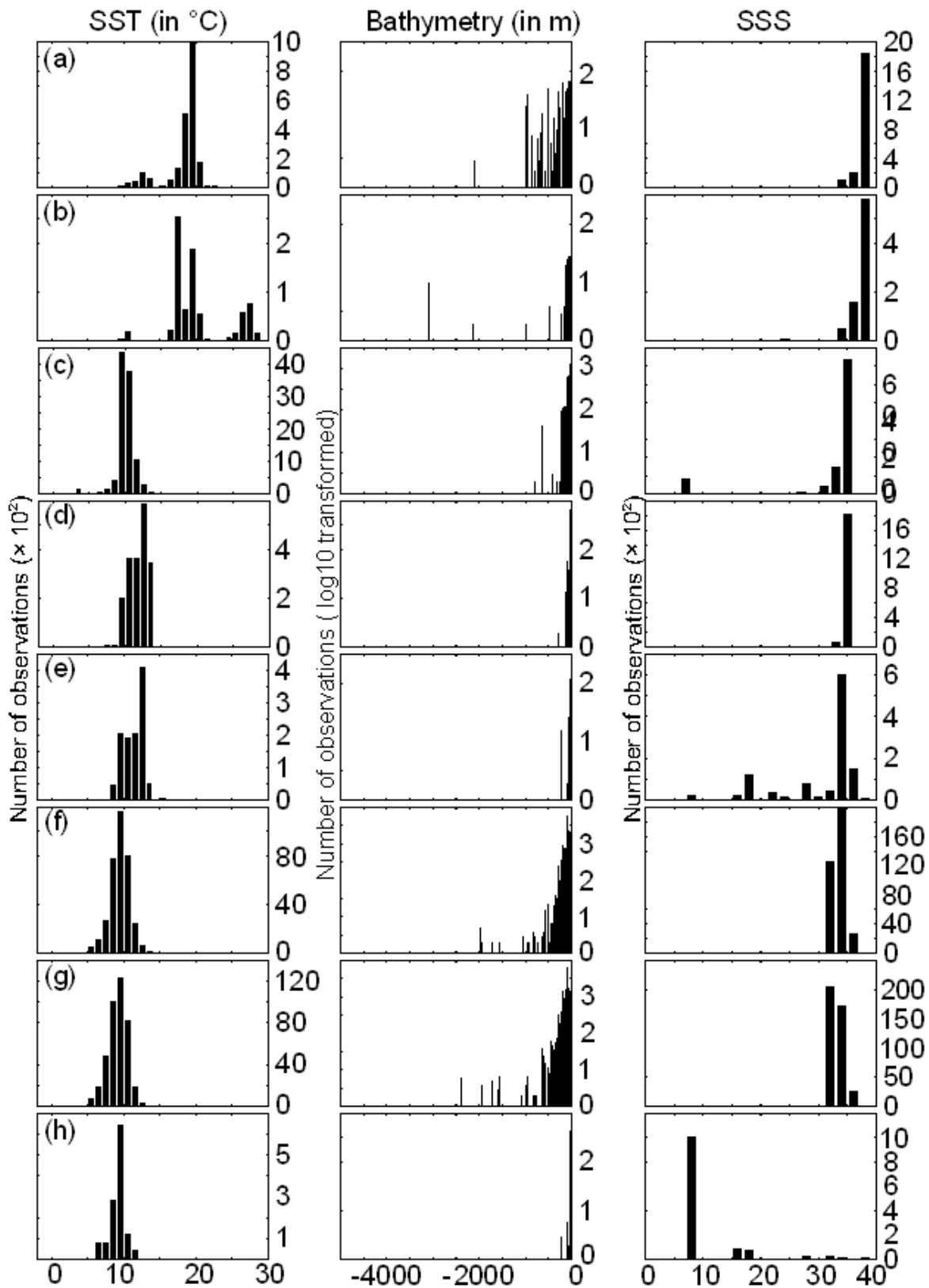
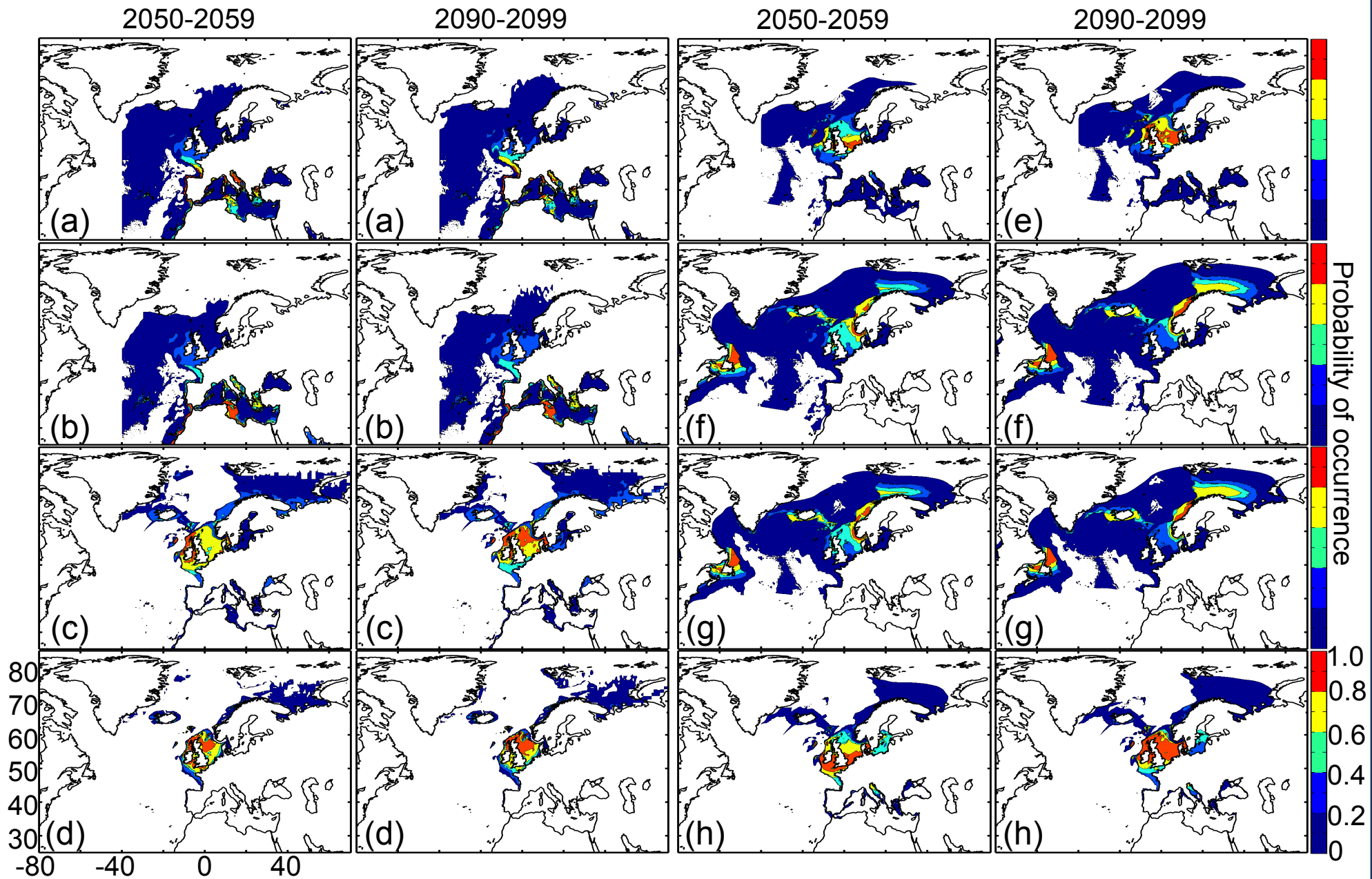


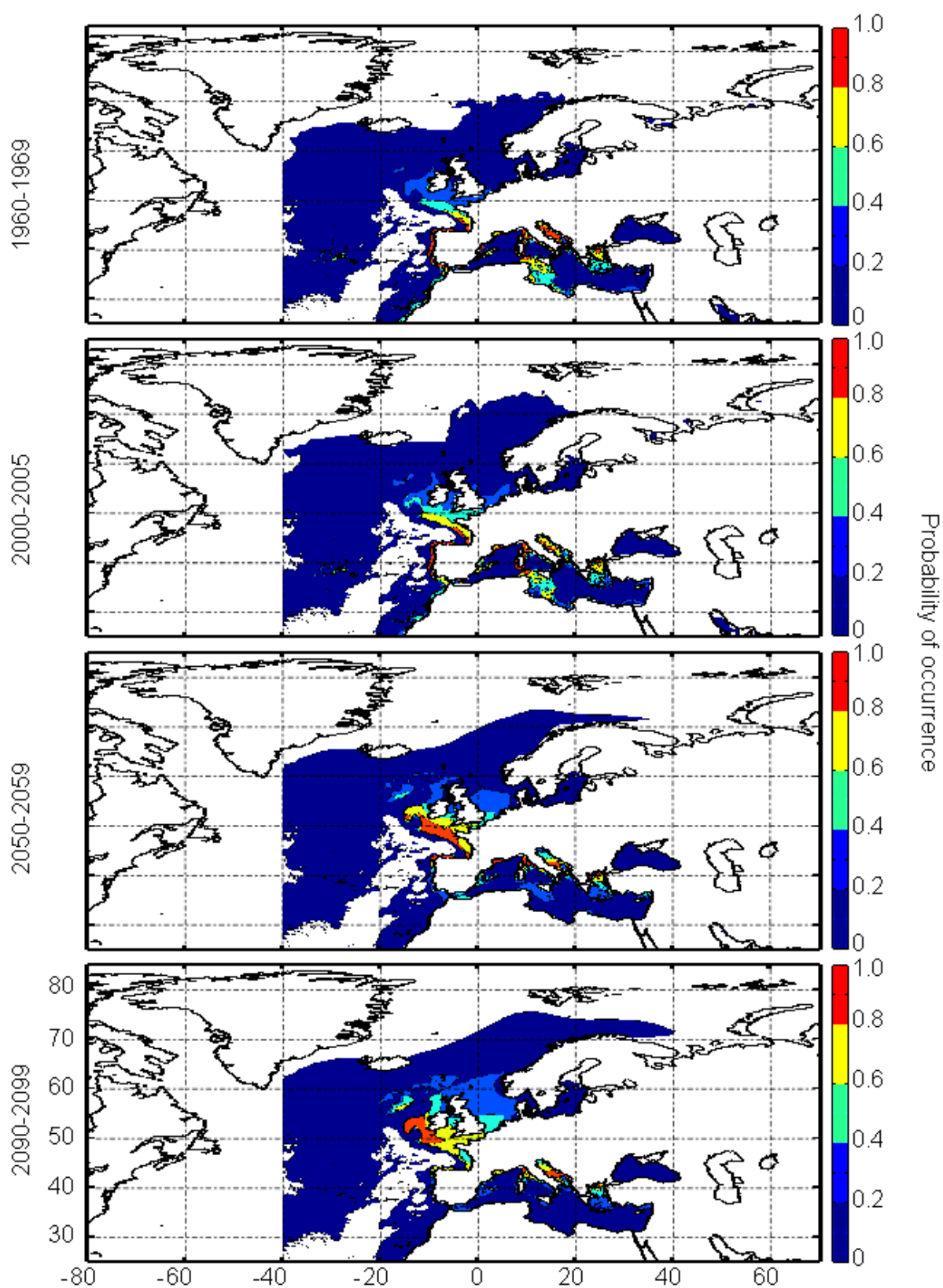
Figure III.S9 : Spatial and temporal distribution of occurrence datapoints for turbot used to assess the spatial distribution of species.



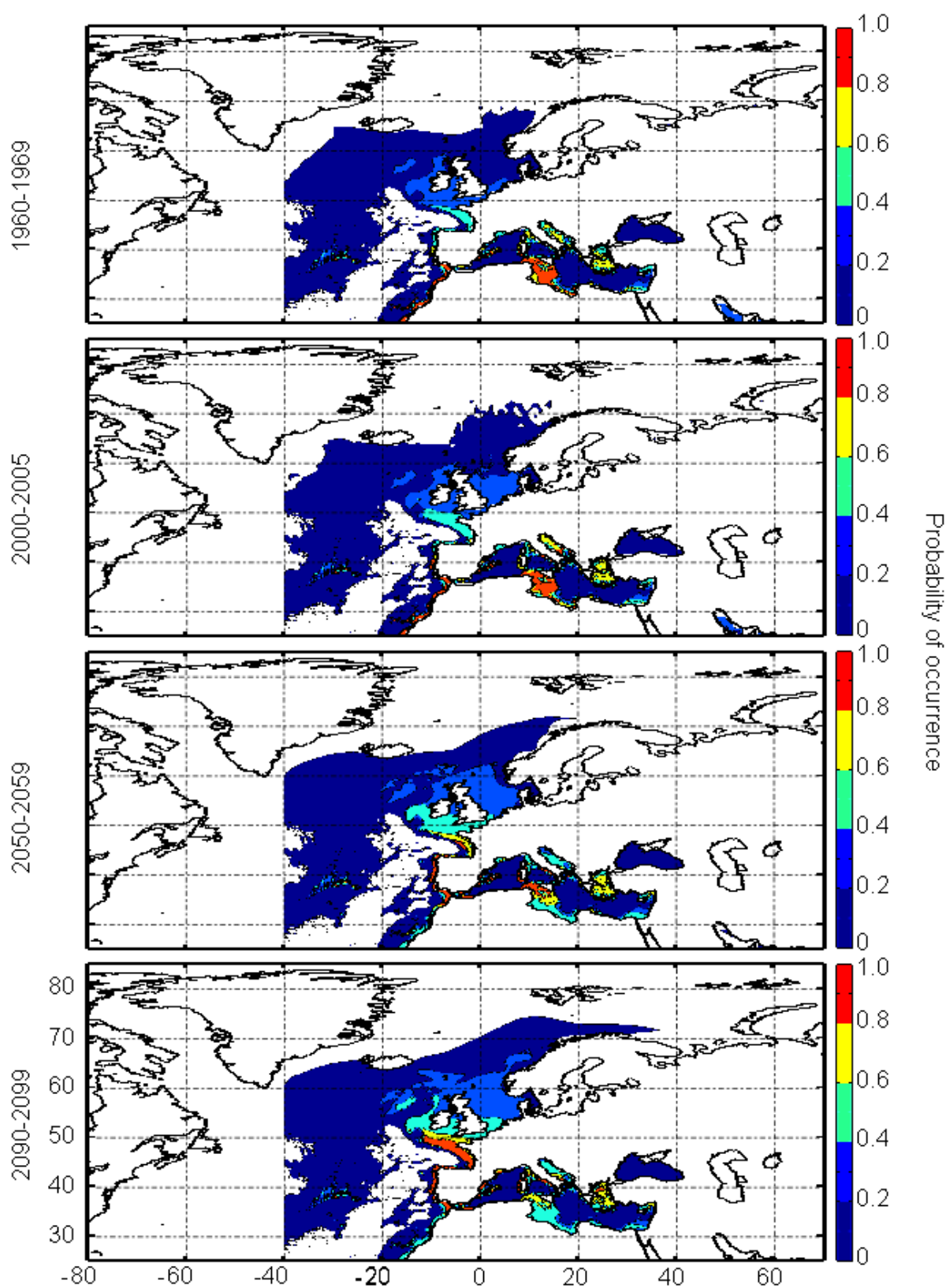
**Figure III.S10** : Ecological niches (*sensu* Hutchinson 1957) estimated from the occurrence data of the original (uncorrected) training set and as a function of three environmental parameters: annual sea surface temperature (SST, left panels), bathymetry (middle panels) and annual sea surface salinity (SSS, right panels). **(a)** Atlantic horse mackerel, **(b)** European anchovy, **(c)** European sprat, **(d)** pollack, **(e)** common sole, **(f)** haddock, **(g)** saithe and **(h)** turbot.



**Figure III.S11** : Estimated probability of occurrence using the model NPPEN for the decade 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean. (a) Atlantic horse mackerel, (b) European anchovy, (c) European sprat, (d) pollack, (e) common sole, (f) haddock, (g) saithe and (h) turbot. The western boundary of the model was fixed to 401W. This was arbitrary selected for species (but haddock and saithe) which are only found on the eastern side of the Atlantic Ocean.

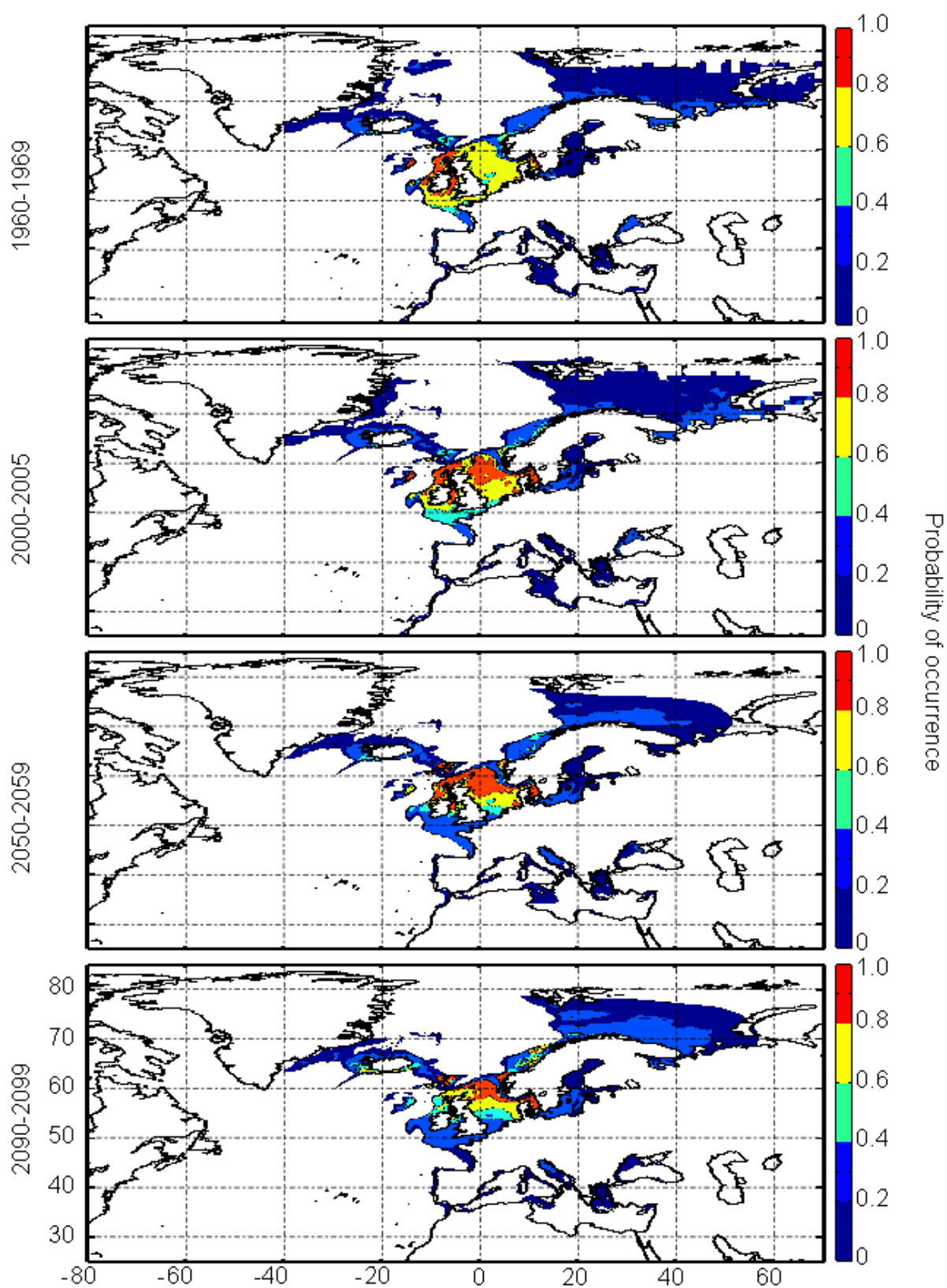


**Figure III.S12** : Estimated probability of occurrence of Atlantic horse mackerel using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 and for the decades 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean.

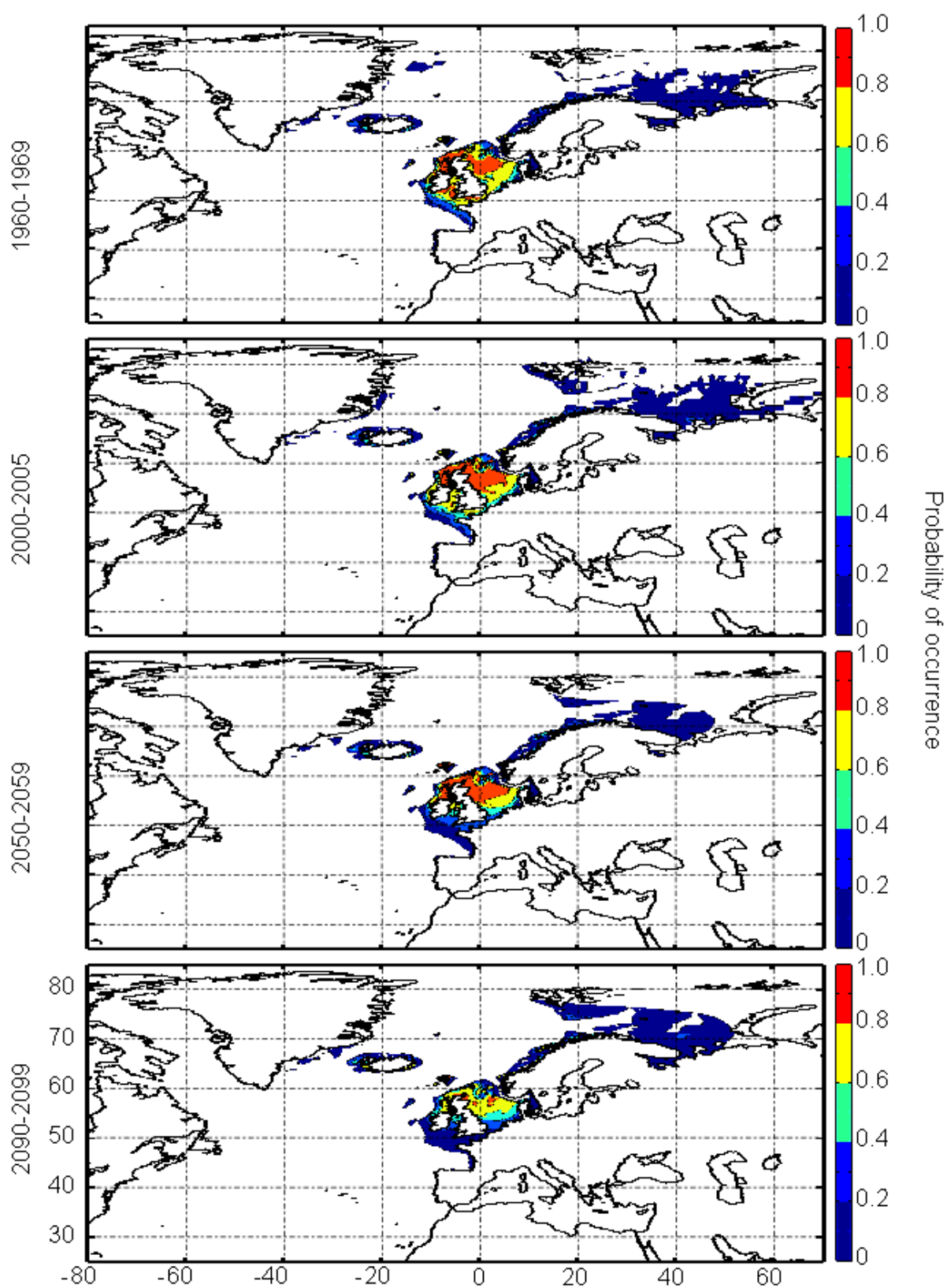


**Figure III.S13** : Estimated probability of occurrence of European anchovy using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 and for the decades 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean.

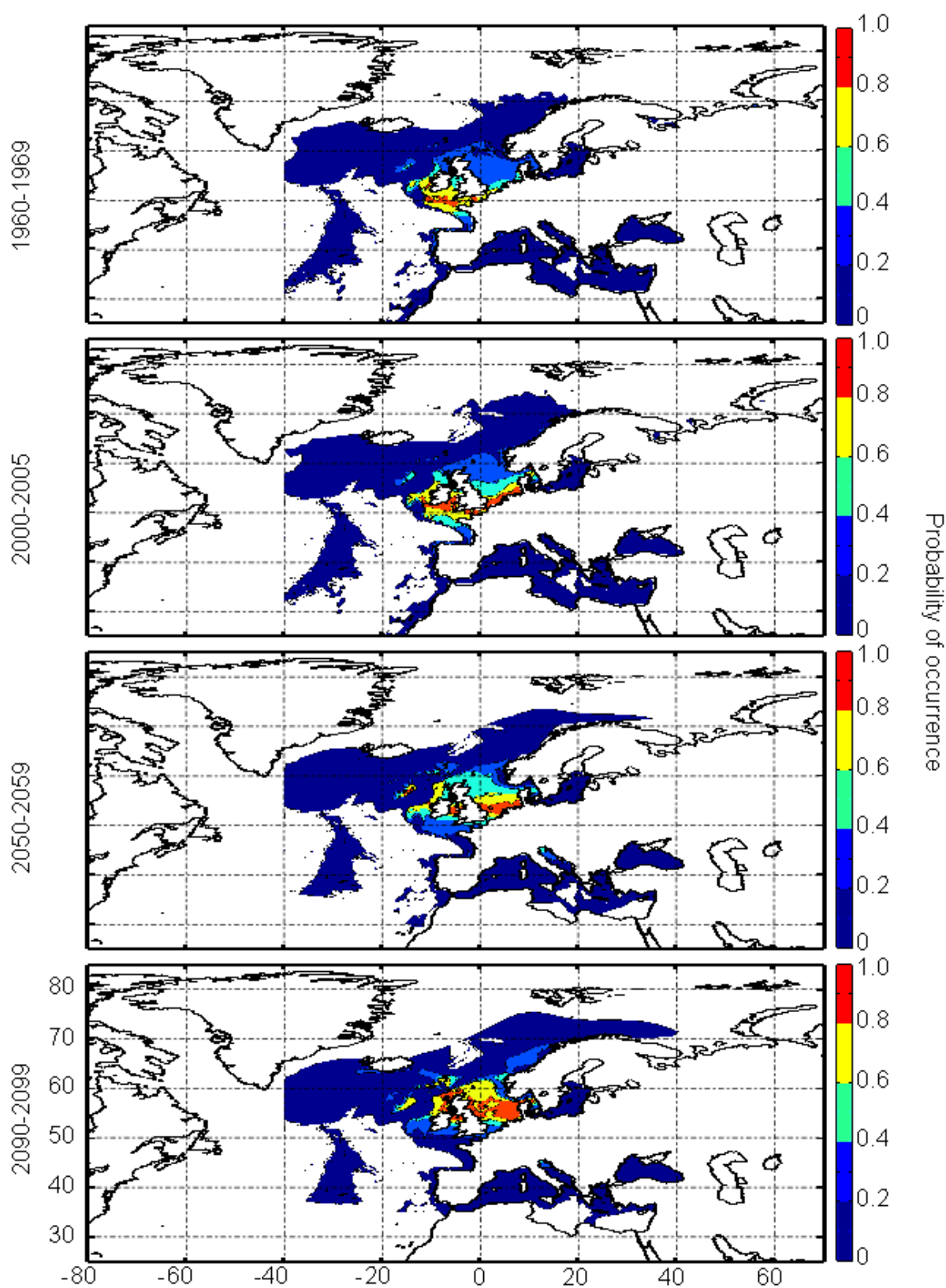




**Figure III.S14** : Estimated probability of occurrence of European sprat using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 and for the decades 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean.

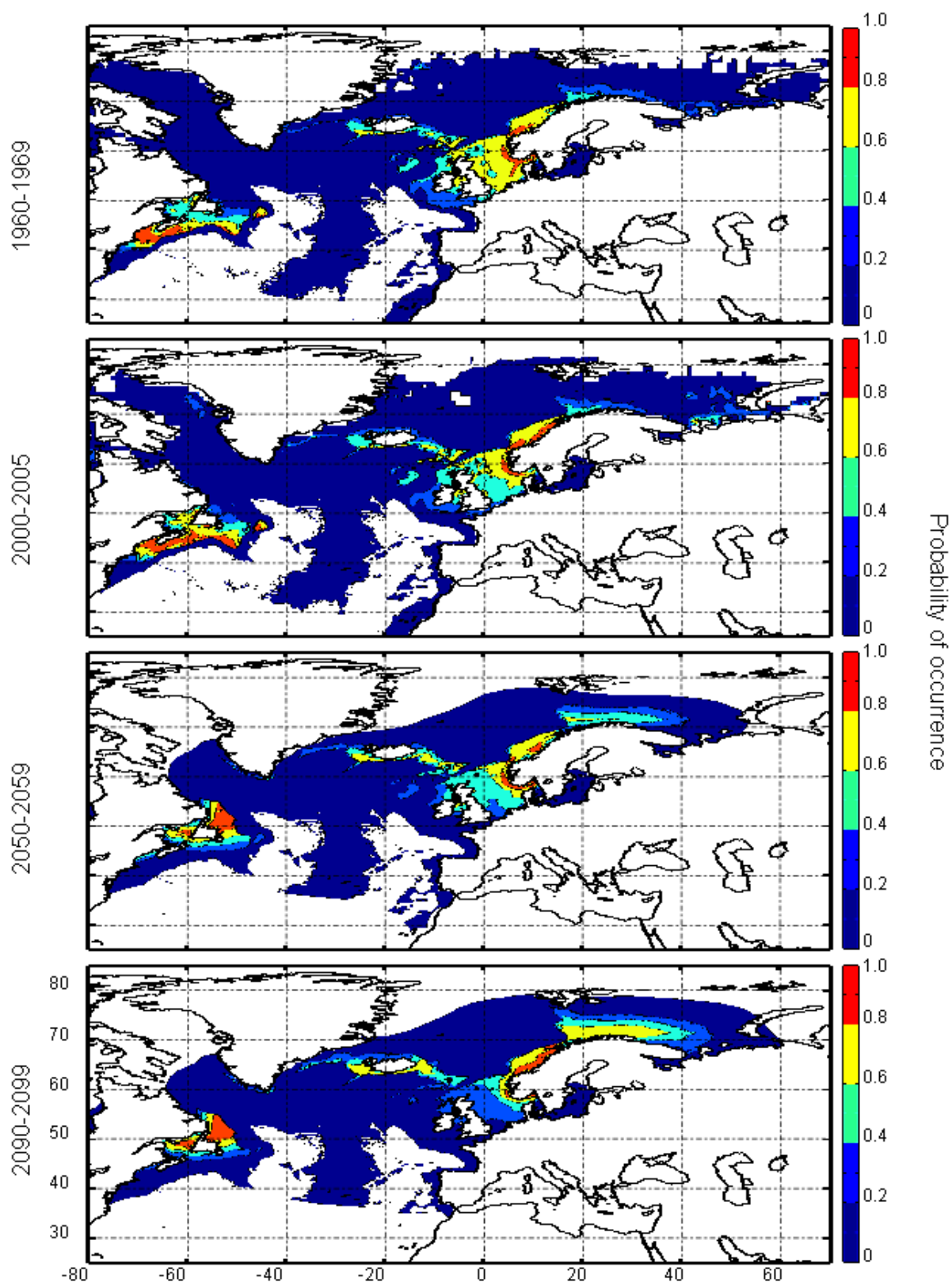


**Figure III.S15** : Estimated probability of occurrence of pollack using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 and for the decades 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean.

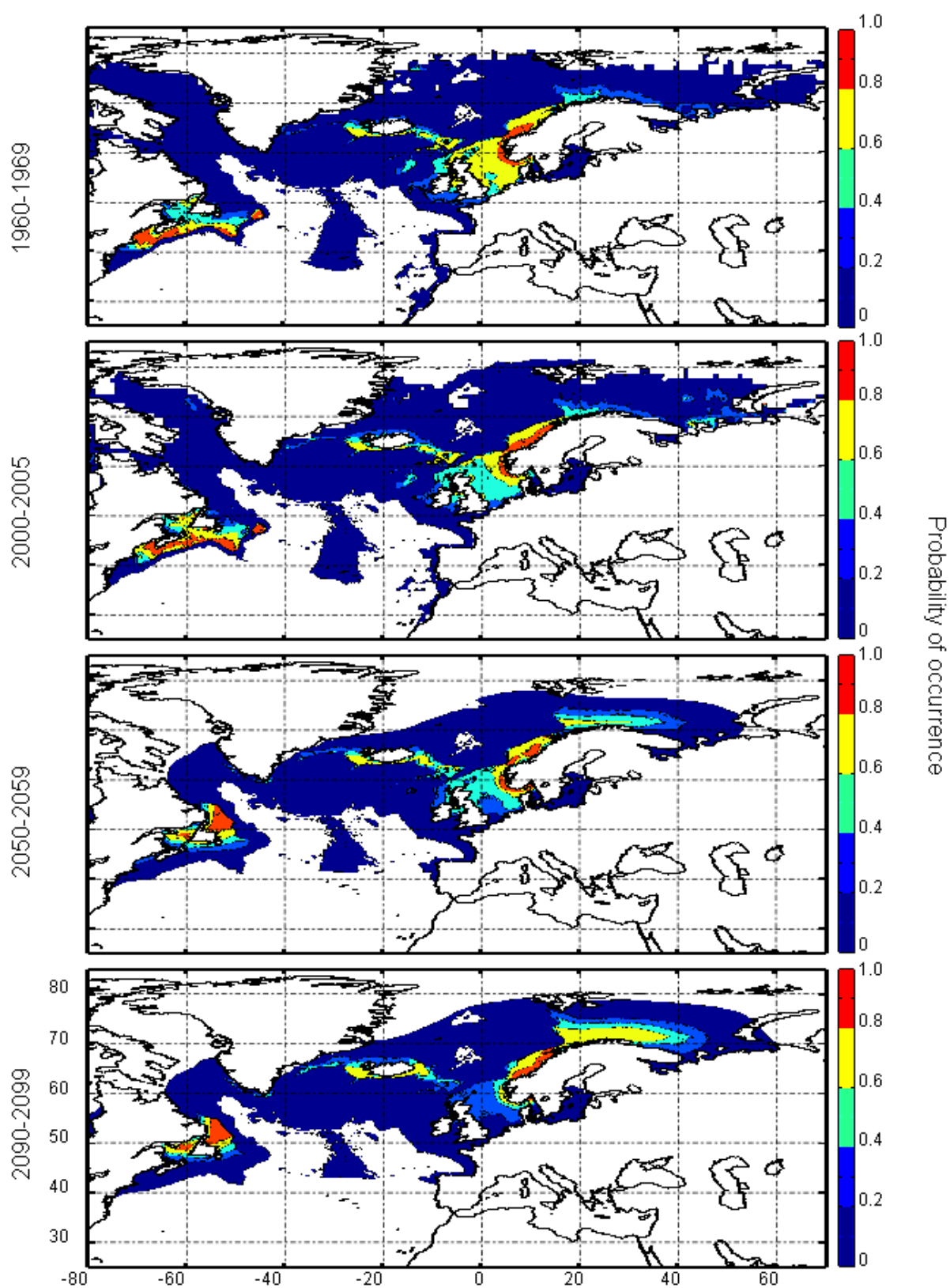


**Figure III.S16** : Estimated probability of occurrence of common sole using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 and for the decades 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean.

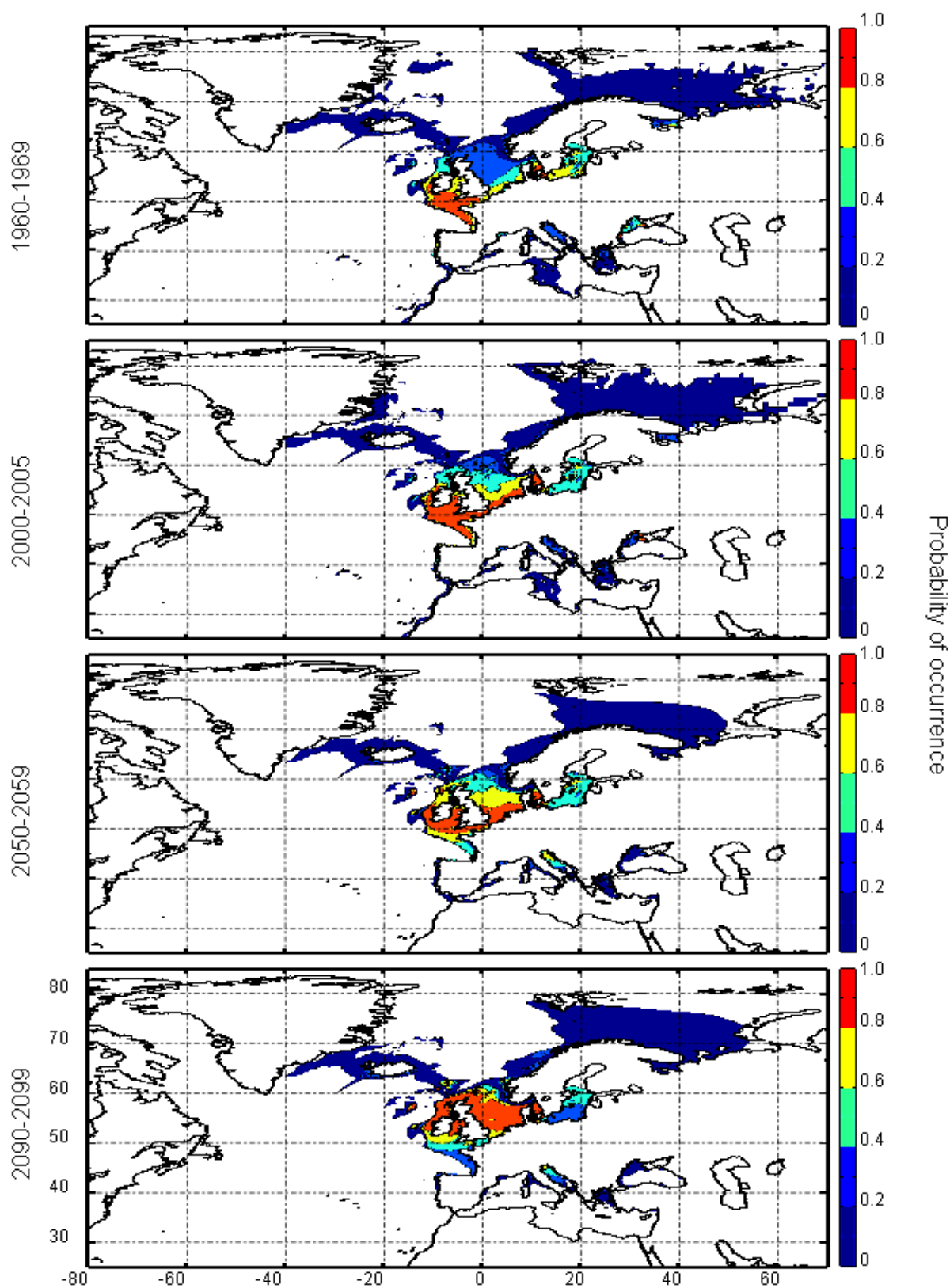




**Figure III.S17** : Estimated probability of occurrence of haddock using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 and for the decades 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean.



**Figure III.S18** : Estimated probability of occurrence of saithe using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 and for the decades 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean.



**Figure III.S19** : Estimated probability of occurrence of turbot using the model NPPEN for the decade 1960–1969, the time period 2000–2005 and for the decades 2050–2059 and 2090–2099 (scenario B2) in the North Atlantic Ocean.

**Table III.S1** : List of marine fish species used in this study with their official FAO and scientific names. The bathymetric preference for each species was obtained from Louisy (2002) and FishBase (Froese & Pauly, 2009; <http://www.FishBase.org>). The number of occurrence points before (left) and after (right) the attribution of environmental variables is indicated, showing the reduction in the data because of missing environmental data.

Row	FAO species names	Scientific names	Bathymetric preferences	Number of data Before/After
(b)	European anchovy	<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnæus, 1758)	Pelagic	1,631/ 813
(c)	European sprat	<i>Sprattus sprattus sprattus</i> (Linnæus, 1758)	Pelagic	11,072/ 9,866
(d)	Pollack	<i>Pollachius pollachius</i> (Linnæus, 1758)	Benthopelagic	2,596/ 1,910
(e)	Common sole	<i>Solea solea</i> (Linnæus, 1758)	Demersal	4,322/ 1,137
(f)	Haddock	<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (Linnæus, 1758)	Demersal	36,733/ 35,584
(g)	Saithe	<i>Pollachius virens</i> (Linnæus, 1758)	Demersal	45,212/ 40,787
(h)	Turbot	<i>Psetta maxima</i> (Linnæus, 1758)	Demersal	1,864/ 1,308

Supplementary Table III.1 Lenoir *et al.*

*Annexe :*

*Atlas climatique des ressources marines de l'Atlantique Nord*

Conjointement à cette étude, il a été réalisé un atlas des distributions spatiales et des changements attendus de ces distributions pour 51 espèces marines en Atlantique Nord, en utilisant le nouveau modèle NPPEN. Cet atlas est le fruit d'une collaboration avec SEAFISH industrie. Une présentation de l'atlas et un exemple des cartes de distribution y figurant ont été inclus en annexe, à la fin de ce chapitre.

# **A climatic atlas of North Atlantic marine resources with a special emphasis on the English Channel and the North Sea**

Sylvain Lenoir, Grégory Beaugrand

<sup>1</sup> Centre National de la Recherche Scientifique, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences'  
UMR LOG CNRS 8187, Station Marine, Université des Sciences et Technologies de Lille – Lille 1, BP 80,  
62930 Wimereux, France

E-mail: [sylvain.lenoir@ed.univ-lille1.fr](mailto:sylvain.lenoir@ed.univ-lille1.fr), [Gregory.Beaugrand@univ-lille1.fr](mailto:Gregory.Beaugrand@univ-lille1.fr)

Report Contract for SEAFISH

31 Décembre 2008

How the two documents should be cited:

Beaugrand G, Lenoir S (2008) A climatic atlas of North Atlantic marine resources with a special emphasis on the English Channel and the North Sea. Introduction and description of the procedures. Technical Report. Centre National de la Recherche Scientifique. Station Marine de Wimereux. Université des Sciences et Technologies de Lille 1. 17 pages.

Lenoir S, Beaugrand G (2008) A climatic atlas of North Atlantic marine resources with a special emphasis on the English Channel and the North Sea. Technical Report. Centre National de la Recherche Scientifique. Station Marine de Wimereux. Université des Sciences et Technologies de Lille 1. 515 pages.

# **A climatic atlas of North Atlantic marine resources with a special emphasis on the English Channel and the North Sea**

## **Introduction and description of the procedures**

Grégory Beaugrand, Sylvain Lenoir

<sup>1</sup> Centre National de la Recherche Scientifique, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences'  
UMR LOG CNRS 8187, Station Marine, Université des Sciences et Technologies de Lille – Lille 1, BP 80,  
62930 Wimereux, France

E-mail: [Gregory.Beaugrand@univ-lille1.fr](mailto:Gregory.Beaugrand@univ-lille1.fr), [sylvain.lenoir@ed.univ-lille1.fr](mailto:sylvain.lenoir@ed.univ-lille1.fr)

Report Contract for SEAFISH

31 Décembre 2008

How the two documents should be cited:

Beaugrand G, Lenoir S (2008) A climatic atlas of North Atlantic marine resources with a special emphasis on the English Channel and the North Sea. Introduction and description of the procedures. Technical Report. Centre National de la Recherche Scientifique. Station Marine de Wimereux. Université des Sciences et Technologies de Lille 1. 17 pages.

Lenoir S, Beaugrand G (2008) A climatic atlas of North Atlantic marine resources with a special emphasis on the English Channel and the North Sea. Technical Report. Centre National de la Recherche Scientifique. Station Marine de Wimereux. Université des Sciences et Technologies de Lille 1. 515 pages.

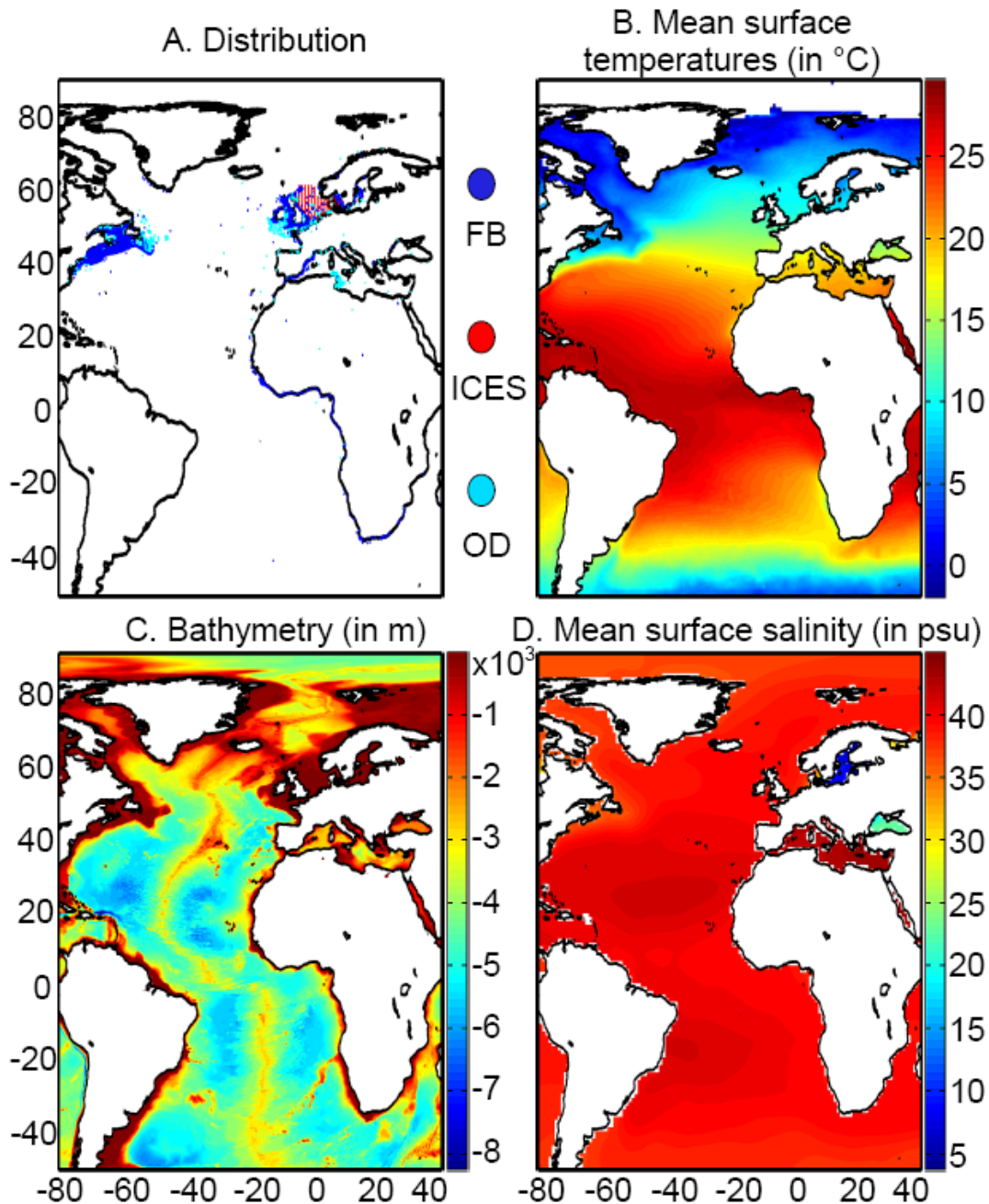
The main objectives of this project were to model the spatial distribution of the main commercially exploited marine species in the North Atlantic sector with a special emphasis on the English Channel and the North Sea. Using a new type of model based on the use of the Generalised Mahalanobis distance and a Multiple Response Permutation Procedure, we propose scenarios of changes in the spatial distribution of 51 marine resources based on a climatic moderate scenario (Scenario B2; concentration of carbon dioxide of 621 ppmv by 2100). Results are presented as maps of probability of presence based on the decades 1960s, 2000s (observed and projected temperature), 2010s, 2020s, 2030s, 2040s, 2050s and 2090s (projected temperature). Overall, results show a migration of marine resources polewards at rate varying among species. It should be noted that some species will not have the possibility to move northwards as they might be restricted by other specific local or regional constraints related to the characteristics of the substrate (e.g. flatfish). A confidence index on projection is attached on each map for each species. It is based on the number of available data on which the ecological niche model is applied. Our project is intended to provide a first insight on the potential changes that could appear if climate continues to warm at a moderate rate. More sustained warming could trigger more rapid northward shifts. This atlas should be considered as a guideline against which changes in the resource might be better anticipated. Many uncertainties remain and the complexity of the system makes it difficult to consider these maps as exact predictions but rather as projections of potential distribution in the absence of biotic interactions which cannot be considered with our current level of knowledge.



## Materials and methods

## Fish data

Data of cod occurrence was taken from Fishbase (<http://www.fishbase.org>), ICES and other smaller datasets (Fig. 1). While high densities of data are present in the dataset on the western side of the North Atlantic, it is not so for the eastern side.



**Figure 1** A. Spatial distribution in the data of presence of a fish reported found in the databases ICES, Fishbase or other smaller datasets (OD). B. Mean observed sea surface temperature for the period 1960-2005. C. Mean bathymetry in the Atlantic Ocean. D. Mean sea surface salinity in the Atlantic Ocean.

### Figure 1. Physical data

Our projections are based on three abiotic parameters: bathymetry; salinity and sea surface temperature (use often as a proxy for conditions at the larval stage).

Bathymetry data originated from a global ocean bathymetry map (1 degree longitude x 1 degree latitude)(Smith & Sandwell 1997). This dataset is among the most complete, high-resolution image of sea floor topography currently available. The map was constructed from data obtained from ships with detailed gravity anomaly information provided by the satellite GEOSAT and ERS-1(Smith & Sandwell 1997). Bathymetry data were considered because the spatial distribution of the Atlantic cod is in part explained by this parameter as the species occurs mainly over continental shelves (Louisy 2002) (**Fig. 1**).

Annual Sea Surface Salinity (SSS, average values between 0 and 10 meters) data was obtained from the Levitus' climatology (Levitus 1982). ICES data were used to complete the Levitus dataset in coastal regions where there is no assessment of annual SSS (e.g. some regions of the eastern English Channel). ICES data were downloaded from <http://www.ices.dk>. Salinity was considered because it has a strong impact of the distribution of most fishes (**Fig. 1**).

Sea Surface Temperature (SST) data originated from the database International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (ICOADS, longitudes with a spatial resolution of 1° longitude x 1° latitude; <http://icoads.noaa.gov>)(Woodruff et al. 1987). An annual mean was calculated for the period 1960-2005. Data on SST were considered as this parameter has strong impact on the spatial distribution of cod (Brander 2000, Intergovernmental Panel on Climate Change 2007) (**Fig. 1**).

All physical data were bilinearly interpolated on a spatial grid of 0.1° longitude x 0.1° latitude at a global scale. While only one map of bathymetry and SSS (annual climatology) was generated, a grid for each year of the period 1960 to 2100 was built for SST (observed and projected). Therefore, spatial distribution in the probability of presence of a fish varies according to the three abiotic parameters while year-to-year changes are only function of SST.

Mean values of bathymetry, sea surface temperature and salinity are presented for the North Atlantic in **Fig. 2**.

### Description of the Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche model (NPPEN)

The model is derived from a test recently applied to compare the ecological niches (*sensu* (Hutchinson 1957)) of two species (Beaugrand & Helaouët 2008). The analysis is based on Multiple Response Permutation Procedures (MRPP), a test first proposed by Mielke et al. (Mielke et al. 1981). MRPP has been applied in conjunction to Split Moving Window Boundary analysis to detect discontinuities in time series (Cornelius & Reynolds 1991). This method has also been utilised to identify abrupt ecosystem shifts (Beaugrand 2004, Beaugrand & Ibanez 2004). Mathematically, MRPP tests whether two groups of observations in a multivariate space are significantly separated. (Mielke et al. 1981 gave a full description of the test and Beaugrand & Helaouët {Beaugrand, 2008 #2205} have recently illustrated the procedure in details in an adaptation of the technique to compare two ecological niches.

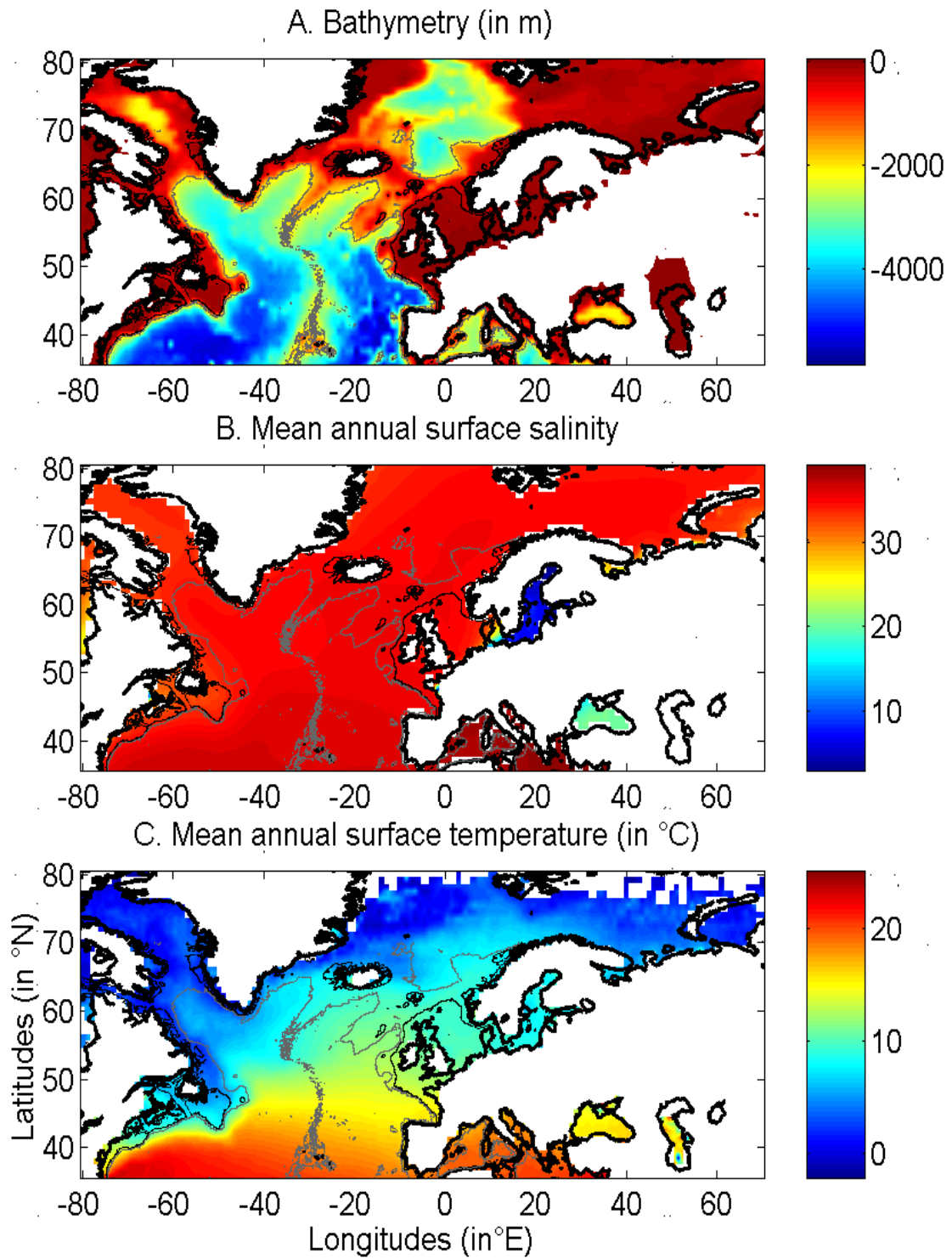


Figure 2 Spatial distribution of bathymetry (A), mean annual sea surface salinity (B) and mean annual sea surface temperature (C) in the North Atlantic Ocean. Isobaths 200m (dark grey line) and 2000m (light grey line) are indicated.

The model we propose to assess the probability of occurrence of cod (and its changes in space and time) is in fact a simplification of MRPP. Instead of comparing two groups of observations, the analysis tests whether one observation belongs to a group of (reference) observations we call here the reference matrix. The reference matrix is represented by a matrix  $\mathbf{X}_{n,p}$  with  $n$  the number of (reference) observations and  $p$  the number of variables. Each row of the matrix represents the environmental conditions where a species was detected. It is crucial that the reference matrix covers the entire niche (*sensu* Hutchinson) of a species to give reliable probability (Thuiller et al. 2004). This point, perhaps too often forgotten in this kind of exercise, was checked for each of the 51 species used in this paper. The predictive matrix  $\mathbf{Y}_{m,p}$  encompasses  $m$  observations of the environment using also  $p$  predictors. Each observation of  $\mathbf{Y}$ , encompassing information on environmental conditions, will be tested against  $\mathbf{X}$  (range of conditions where the species was detected). The model is applied in 4 main steps:

**Step 1:** homogenization of the reference matrix

In contrast to the terrestrial realm where the presence of a species can be more easily (visually) detected (at least for some species), this is not so for many species in the pelagic realm and especially for fish. The density of fish occurrence reported in the datasets depends on fishing activities. It is clear that the density of data points is higher in fishing area. Although this indicates to some extent that the resource is more abundant in those regions, this is not completely true. This phenomenon can potentially influence the outcome of any ecological niche model. Another phenomenon that can influence the probability is the wrong report of data occurrence. This can appear and it is not always possible to go through all individual observations. Misreports can profoundly influence the probability. In an attempt to overcome these drawbacks, we created a virtual cube (i.e. three controlling factors) with intervals of sea surface temperature of 1°C between -2°C and 18°C, intervals of bathymetry of 20m between 0 and 800m and intervals of salinity of 2 between 0 and 40 and retained one data occurrence when more than one observation were detected in the crossed intervals of SST, bathymetry and salinity. This threshold of two was fixed to eliminate the impact of one misreport. The resolution could, at first sight, appear to be coarse. However, the practice of the ecological niche model shows that the probability remains similar, even at low resolution (see Fig. 4).

**Step 2:** preparation of data

A matrix called  $\mathbf{Z}_{n+1,p}$  is created for each observation of  $\mathbf{Y}$  to be tested against  $\mathbf{X}$ . For the first observation, the following matrix is constructed:

$$\mathbf{Z}_{n+1,p} = \begin{bmatrix} y_{1,1} & y_{1,2} & \cdot & \cdot & y_{1,p} \\ x_{1,1} & x_{1,2} & \cdot & \cdot & x_{1,p} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ x_{n,1} & x_{n,2} & \cdot & \cdot & x_{n,p} \end{bmatrix} \quad (1)$$

With  $x_{i,j}$ , the observations in matrix  $\mathbf{X}$  and  $y_{i,j}$ , an observation of matrix  $\mathbf{Y}$ . The building of matrix  $\mathbf{Z}$  is repeated  $m$  times, corresponding to the  $m$  observations of  $\mathbf{Y}$ .

**Step 3:** calculation of the mean multivariate distance between the observation to be tested and the reference matrix

MRPP was first proposed to be applied with an Euclidean distance, a squared Euclidean distance or a chord distance (Mielke et al. 1981). To first illustrate the technique, we use an Euclidean distance. Obviously, if variables do not have the same unit or dimension, such a distance should be avoided. The Euclidean distance is calculated as follows:

$$d(z_1, z_i) = \sqrt{\sum_{j=1}^p (z_{1,j} - z_{i,j})^2} \quad (2)$$

With  $z_{1,j}$  the first observations for the  $j^{\text{th}}$  variable originally the observation of the variable of matrix  $\mathbf{X}$ ,  $1 \leq j \leq p$ ;  $z_{i,j}$ , the observation  $i$  of the variable  $j$  in matrix  $\mathbf{Z}$  with  $2 \leq i \leq n+1$  and  $1 \leq j \leq p$ . Then, the average observed distance  $\mathcal{E}_O$  is calculated as follows:

$$\mathcal{E}_O = \frac{\sum_{i=1}^n d_i}{n} \quad (3)$$

With  $n$  the total number of Euclidean distances, equal to the number of observations in the training set  $\mathbf{X}$ .

**Step 4:** calculation of the probability that the observation belongs to the reference matrix

The mean Euclidean distance is tested by replacing each observation of  $\mathbf{X}$  by  $y$  in  $\mathbf{Z}$ . The number of maximal permutations is equal to  $n$ . After each permutation, the mean Euclidean distance  $\mathcal{E}_S$  is recalculated, with  $1 \leq s \leq n$ . A probability  $p$  can be assessed by looking at the number of times a simulated mean Euclidean distance is found to be superior or equal to the observed mean Euclidean distance between the observation and the reference matrix  $\mathbf{X}$ .

$$p = \frac{q_{\mathcal{E}_s \geq \mathcal{E}_O}}{n} \quad (4)$$

Where the probability  $p$  is the number of times the simulated mean Euclidean distance was found superior or equal to the observed mean distance. When  $p = 1$ , the observation has environmental conditions that represent the centre of the species niche (*sensu* Hutchinson). When  $p = 0$ , the observation has environmental conditions outside the species niche. It is essential to remind here that the niche and its borders have to be correctly assessed. Applying the procedure to each observation of  $\mathbf{Y}_{m,p}$  leads to a matrix  $\mathbf{P}_{m,1}$  of probability. It is important to have a large reference matrix so that the resolution of the probability is as high as possible. The resolution  $R$  of the probability is:

$$R = \frac{1}{n} \quad (5)$$

With  $n$  the number of reference observations in  $\mathbf{X}$ . Ideally,  $R$  should be  $< 0.05$ .

### Simple example of application of the model using the Euclidean distance

To illustrate the principle of the technique, we present a hypothetical case where the reference matrix  $\mathbf{X}$  has  $n = 3$  observations and  $p = 2$  controlling factors while the predictive matrix  $\mathbf{Y}$  has  $m = 1$  observation (Fig. 3). Calculations of the three Euclidean distances between  $y$  and the reference observations  $x$  give  $d_{(y \cdot x_1)} = 2.236$ ,  $d_{(y \cdot x_2)} = 2.236$  and  $d_{(y \cdot x_3)} = 1.803$ . The average observed distance  $\mathbf{E}_O$  is  $= 2.092$ . The simulated distances are  $\mathbf{E}_{S_1} = 1.589$ ,  $\mathbf{E}_{S_2} = 1.383$  and  $\mathbf{E}_{S_3} = 1.140$ . The probability is therefore equal to 0. Observation  $y$  has environmental conditions not compatible with the species ecological niche inferred here from 2 variables.

### Selection of a better coefficient of distance for Step 2

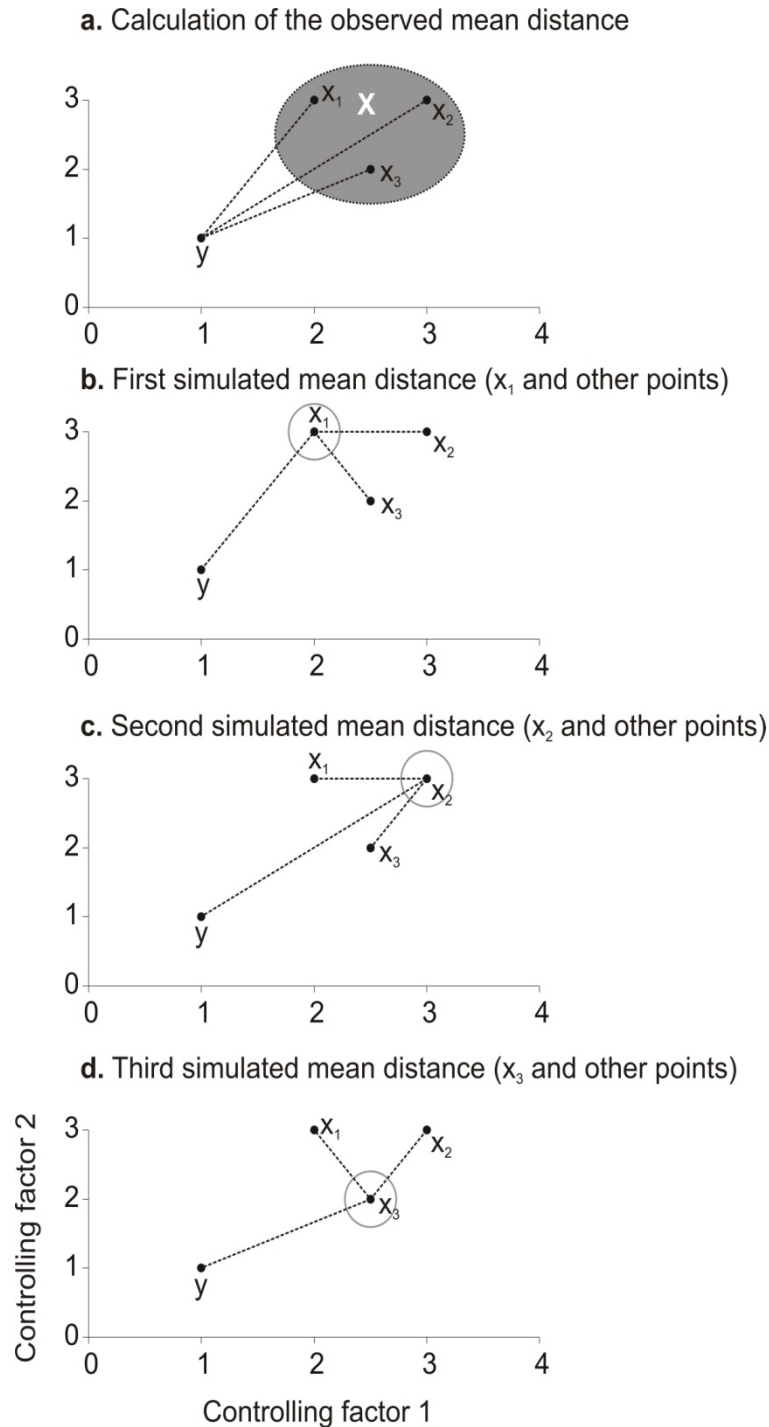
Mielke et al (1981) used mainly the Euclidean, squared Euclidean and chord distances. However in the context of ecological niche modeling, the use of the Euclidean (squared or not) distance in step 2 is not appropriate in most (if any) cases. The chord distance can be used (Beaugrand & Helaouët 2008). The computation of this distance is done by normalizing each vector of  $\mathbf{Z}$  to one prior to the calculation of the Euclidean distances. The normalization is a special kind of scaling (Legendre & Legendre 1998). Each element of the vector is divided by its length, using the Pythagorean formula. This transformation ensured that each variable had the same weight in the analysis. In our study, the normalization of elements of  $\mathbf{Z}_{n+1,p}$  (see (1)) would be:

$$\mathbf{Z}_{n+1,1}^* = \frac{1}{\sqrt{y_{1,1}^2 + x_{1,1}^2 + \dots + x_{n,1}^2}} \begin{bmatrix} y_{1,1} \\ x_{1,1} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ x_{n,1} \end{bmatrix} \quad (6)$$

Where  $x$  and  $y$  are as in (1). Here however, we prefer the use of the Mahalanobis generalised distance that is independent of the scales of the descriptors (as is the chord distance) but also takes into consideration the covariance (or the correlation) among descriptors (Ibañez 1981). The Mahalanobis generalised distance has been frequently used recently in this context (e.g. (Calenge et al. 2008, Nogués-Bravo et al. 2008)). The Prior to the calculation of the distance, standardisation of  $\mathbf{Z}$  is accomplished by the following transformation:

$$z_{ij}^* = \frac{z_{ij} - \bar{z}_j}{s_j} \quad (7)$$

Where  $z_{ij}$  are the observations  $i$  of the  $j^{\text{th}}$  variables in  $\mathbf{Z}$ ,  $\bar{z}_j$  the average and  $s_j$  the standard deviation of each variable  $j$  in  $\mathbf{Z}$ .



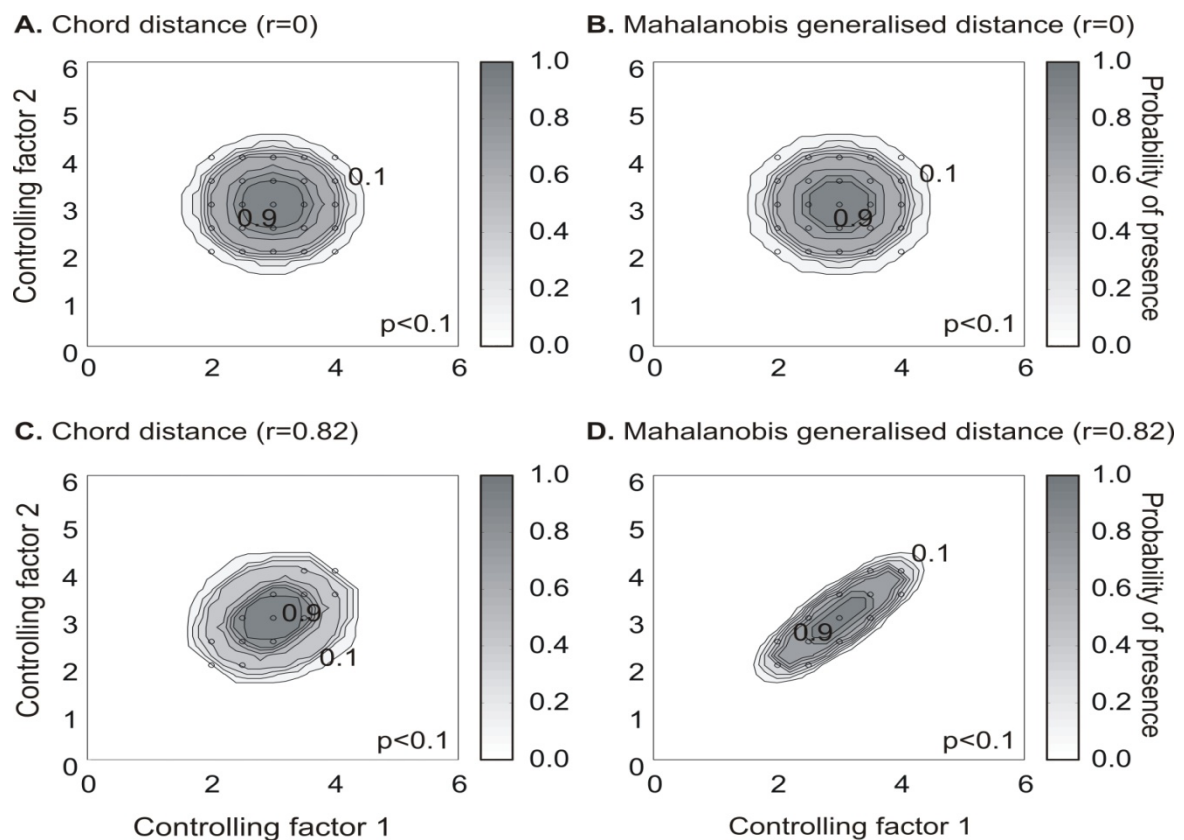
**Figure 3** Principles of the calculation of the niche model that lead to probability of occurrence of a species. **a.** An hypothetical observation to be tested against a training set (X) composed of three observations in the space of two controlling factors. Three Euclidean distances are first calculated and then the average observed distance between the observation to be tested and the ones of the training set is assessed. **b.** Recalculation of the mean distance after permutation of the first observation ( $x_1$ ) of the training set by the observation to be tested. **c.** Recalculation of the mean distance after permutation of the second ( $x_2$ ) observation of the training set by the observation to be tested. **d.** Recalculation of the mean distance after permutation of the last observation ( $x_3$ ) of the training set X by the observation to be tested. All calculated Euclidean distances are indicated by a dashed line. The number of times the simulated mean distance is found inferior to the observed mean distance defined the probability to find the species in a region.



To calculate the Mahalanobis generalized distance between each observation of the environment  $y_i$  ( $1 \leq i \leq m$ ) and all observations of the training set  $x_j$  ( $1 \leq j \leq n$ ), we used a particular form of the generalized distance, giving the distance between any observation and the centroid of an unique group (Dagnélie 1975):

$$D_{z_1, z_{n,p}}^2 = k' R^{-1} k \quad (8)$$

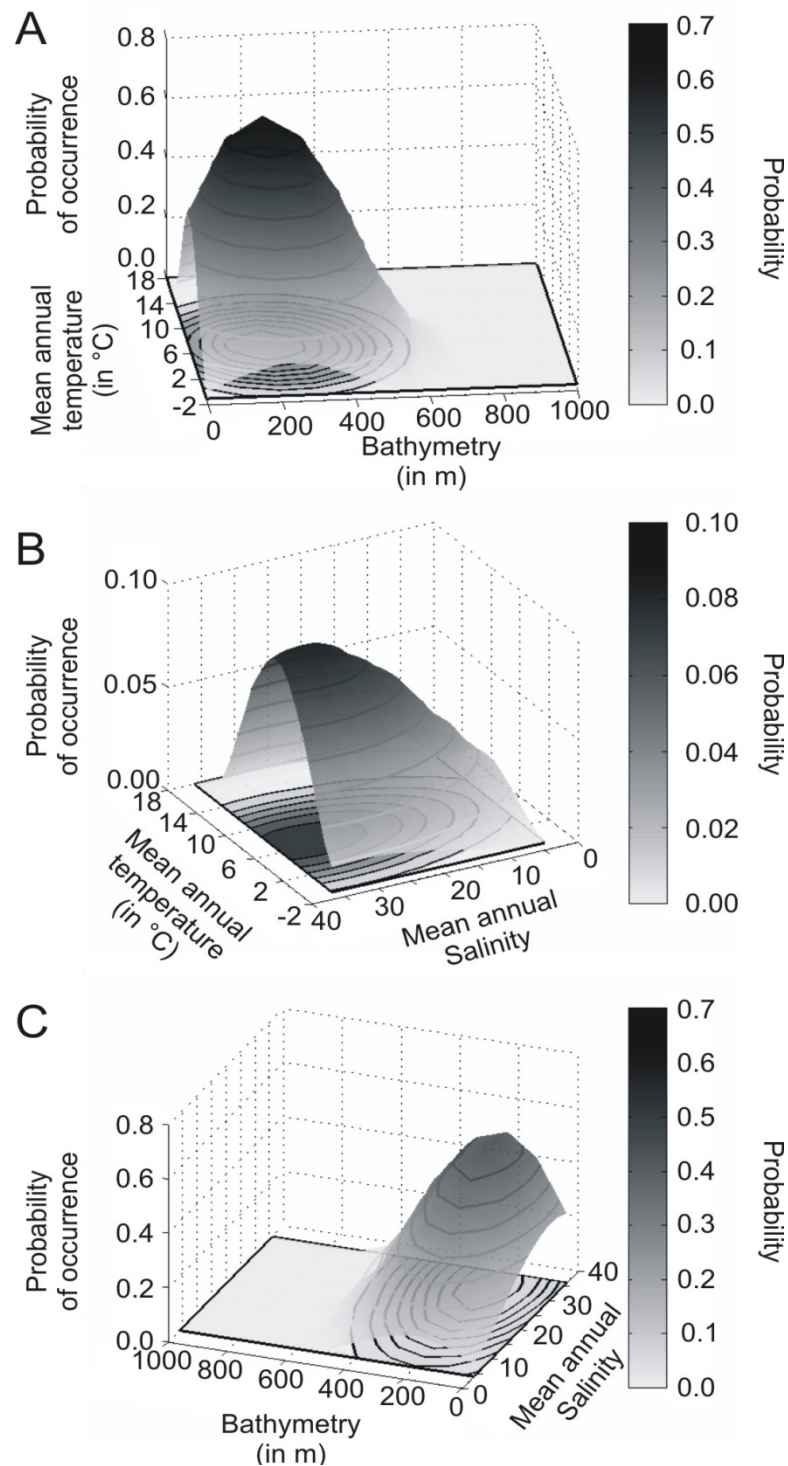
With  $R_{p,p}$  the correlation matrix of the standardized table (mean 0 and variance 1)  $Z^*$ ,  $k_{1,p}$  is the vector of the differences between values of the  $p$  variables at  $z_1^*$  of standardized matrix  $Z^*$  and the mean  $\bar{z}_{i \neq 1, j}^*$  of the  $p$  variables in the standardized matrix  $Z^*$ . Therefore in Step 3, the Euclidean distance was replaced by the use of the Mahalanobis Generalised distance. Furthermore, comparison between the chord and the Mahalanobis generalized distance shows that when correlation between two parameters are significantly different to 0, the ecological niche model performs better when it is based on the Mahalanobis generalized distance (Fig. 4).



**Figure 4** Fictive examples that show the better performance of the Mahalanobis generalised distance in comparison to the chord distance, justifying the choice of the distance coefficient in the ecological niche model NPPEN. First, the reference matrix is composed of 25 observations with two controlling factors. The correlation between the 2 controlling factors is null (**A** and **B**). **A**. Probabilities based on the chord distance ( $r = 0$ ). **B**. Probabilities based on the Mahalanobis generalised distance ( $r = 0$ ). Second, the reference matrix is composed of 13 observations with 2 parameters. The correlation between the two controlling factors is high ( $r = 0.82$ ; **C** and **D**). **C**. Probabilities based on the chord distance ( $r = 0.82$ ). **D**. Probabilities based on the Mahalanobis generalised distance ( $r = 0.82$ ). Black circles denote the reference observations (reference matrix). High probabilities are located at the centre of the reference matrix, denoting the centre of the ecological niche (*sensu* Hutchinson) and probabilities  $< 0.1$  are situated outside (white colour).



Maps of probability of presence are then assessed from the knowledge of the three abiotic factors and by linear interpolation in the space of the ecological niche. **Figure 5** presents the modelled ecological niche for Cod (*Gadus morhua* L.).



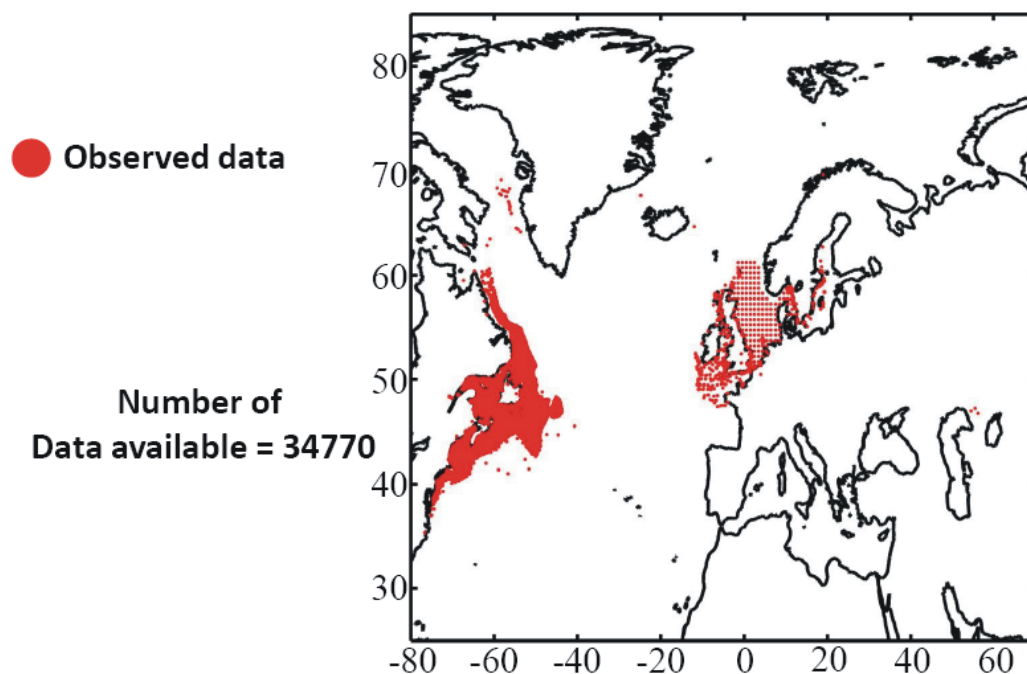
**Figure 5** Realised niche (*sensu* Hutchinson) of the Atlantic cod. **A.** Probability of cod occurrence as a function of bathymetry and mean annual sea surface temperature. **B.** Probability of cod occurrence as a function of mean annual sea surface salinity and mean annual sea surface temperature. **C.** Probability of cod occurrence as a function of mean annual sea surface salinity and bathymetry.

### Description of the climatic atlas

It was possible to apply the technique on 51 species of commercially exploited marine species (see Species Summary pages 15 and 16)

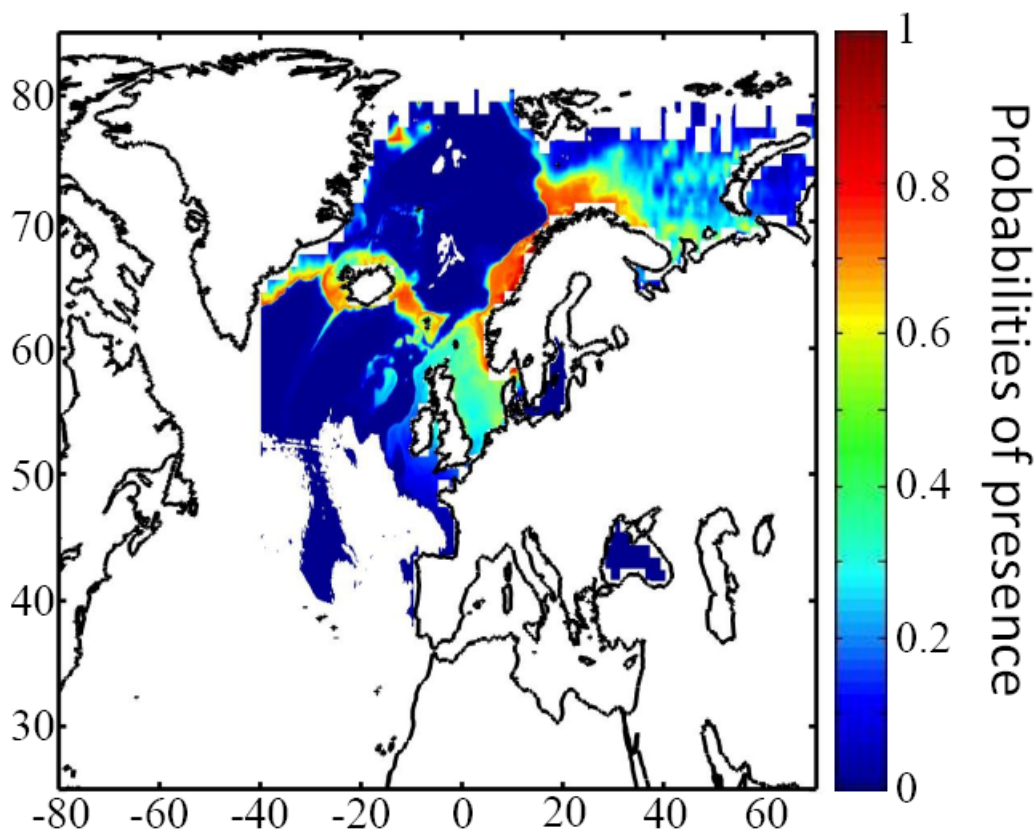
The attempt to use the model on other species was not satisfactory because of a lack of occurrence data or a too incomplete coverage of the ecological niche. A confidence index was set up and used on each map in a first attempt to assess the robustness of projections. The values of the index were based on the number of presence data on which the model was applied. The index was expressed in four categories. A value of 1, 2, 3, 4 means that the model was applied on <100, 200-500, 500-1000, >1000 occurrence data, respectively. Projections are likely to be more reliable for an index of 4 (e.g. the Atlantic cod).

For each of the 51 species, nine figures are attached. The first figure shows the spatial distribution of presence data used to apply the ecological niche model (**Fig. 6**). The total number of samples on which the model is utilised is indicated on the left of the figure (**Fig. 6**).



**Figure 6** Spatial distribution of occurrence data for the Atlantic cod.

Other maps (from two to nine) present modelled probability of presence (between 0 and 1) for the decades 1960s (observed data), 2000s, 2010s, 2020s, 2030s, 2040s, 2050s and 2090s (scenario B2). A null probability means that the physical conditions are incompatible with the presence of the species while a probability of 1 means that the presence of the species is certain. **Figure 7** shows an example for the Atlantic cod (1960s).



**Figure 7** Spatial distribution in the probability of presence for the Atlantic cod for the period 1960-1969.

### Conclusions

The documents present a first outline on the potential changes in the spatial distribution of 51 commercially exploited species up to 2100 using a moderate scenario (Scenario B2, ECHAM 4). It is the result of an investigation of the relationships between climate and marine resources. Future developments should include a multimodel and a multiscenario approach to attach a better confidence interval on the projections. Two scientific papers are in preparation for submission. The delay in submitting the two papers is explained by a methodological development in 2008. The originally double approach using a parametric and a non-parametric technique has been replaced by a new technique combining strength of the two procedures: the use of the Mahalanobis technique and its test by a non-parametric procedure called MRPP and published in 2008 (Beaugrand et Helaouët 2008, *Marine Ecology Progress Series*; volume 363; pages 29-37). The two papers will be soon submitted in good scientific journals and are provisionally entitled:

- Beaugrand G, Lenoir S, Ibañez F, Manté C (submit) Modelling the probability of occurrence of the Atlantic cod.
- Lenoir S, Beaugrand G, Lécuyer E. (submit) Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean.

## References

- Beaugrand G (2004) The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography* 60:245–262
- Beaugrand G, Helaouët P (2008) Simple procedures to assess and compare the ecological niche of species. *Marine Ecology Progress Series* 363:29-37
- Beaugrand G, Ibanez F (2004) Monitoring marine plankton ecosystems (2): long-term changes in North Sea calanoid copepods in relation to hydro-meteorological variability. *Marine Ecology Progress Series* 284:35-47
- Brander K (2000) Effects of environmental variability on growth and recruitment in cod (*Gadus morhua*) using a comparative approach. *Oceanologica Acta* 23:485-496
- Calenge C, Darmon G, Basille M, Loison A, Jullien J-M (2008) The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology* 89:555-566
- Cornelius JM, Reynolds JF (1991) On determining the statistical significance of discontinuities within ordered ecological data. *Ecology* 72:2057-2070
- Dagnélie P (1975) *Theorie et methodes statistiques, Applications agronomiques*. . In: *Les methodes de l'inférence statistique 2e ed, Vol 2*. Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, p 463
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology* 22:415-427
- Ibañez F (1981) Immediate detection of heterogeneities in continuous multivariate, oceanographic recordings. Application to time series analysis of changes in the bay of Villefranche sur Mer. *Limnology and Oceanography* 26:336-349
- Intergovernmental Panel on Climate Change WGI (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability, Vol.* Cambridge University Press, Cambridge
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, Vol. Elsevier Science B.V., The Netherlands
- Levitus S (1982) *Climatological Atlas of the World Ocean*. In: office USGp (ed) NOAA ProfPap, Vol 13, Washington DC, p 173
- Louisy P (2002) *Guide d'identification des poissons marin: Europe et Méditerranée, Vol*, Milan
- Mielke PW, Berry KJ, Brier GW (1981) Application of Multi-Response Permutation Procedures for examining Seasonal changes in monthly mean Sea-Level pressure patterns. *Monthly Weather Review* 109:120-126
- Nogués-Bravo D, Rodriguez J, Hortal J, Batra P, Araujo MB (2008) Climate Change, Humans, and the Extinction of the Woolly Mammoth. *PLoS Biology* 6:685-692
- Smith WHF, Sandwell DT (1997) Global Sea Floor Topography from Satellite Altimetry and Ship Depth Soundings. *Science* 277:1956-1962
- Thuiller W, Brotons L, Araujo MB, Lavorel S (2004) Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography* 27:165-172
- Woodruff S, Slutz R, Jenne R, Steurer P (1987) A comprehensive ocean-atmosphere dataset. *Bulletin of the American meteorology society* 68:1239-1250

# A Climatic Atlas of marine fishes in the North Atlantic Ocean

**Sylvain Lenoir** <sup>(1)(3)</sup>

**Grégory Beaugrand** <sup>(2)(3)</sup>

<sup>(1)</sup>*sylvain.lenoir@ed-univ.lille1.fr*

<sup>(2)</sup>*gregory.beaugrand@ed-univ.lille1.fr*

<sup>(3)</sup>*Centre National de la Recherche Scientifique,  
Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences,  
UMR LOG CNRS 8187, Station marine de Wimereux,  
Université des Sciences et Technologie de Lille –Lille1  
28, Avenue Foch, BP 80, 62930 Wimereux, France*



Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

# Species summary

Common name	Scientific name	Pages
1. Atlantic cod	<i>Gadus morhua</i>	17-26
2. Atlantic halibut	<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	27-36
3. Atlantic horse mackerel	<i>Trachurus trachurus</i>	37-46
4. Blue withing	<i>Micromesistius poutassou</i>	47-56
5. Blue ling	<i>Molva dipterygia</i>	57-66
6. Brill	<i>Scophthalmus rhombus</i>	67-76
7. Common sole	<i>Solea solea</i>	77-86
8. Common spiny lobster	<i>Palinurus elephas</i>	87-96
9. Common whelk	<i>Buccinum undatum</i>	97-106
10. Dab	<i>Limanda limanda</i>	107-116
11. East Atlantic red gurnard	<i>Aspitrigla cuculus</i>	117-126
12. Edible crab	<i>Cancer pagurus</i>	127-136
13. European anchovy	<i>Engraulis encrasicolus</i>	137-146
14. European Cuttlefish	<i>Sepia officinalis</i>	147-156
15. European hake	<i>Meluccius merluccius</i>	157-166
16. European lobster	<i>Homarus gammarus</i>	167-176
17. European pilchard	<i>Sardina pilchardus</i>	177-186
18. European seabass	<i>Dicentrarchus labrax</i>	187-196
19. European sprat	<i>Sprattus sprattus sprattus</i>	197-206
20. Flounder	<i>Platichthys flesus</i>	207-216
21. Greater Spotted Dogfish	<i>Scyliorhinus stellaris</i>	217-226
22. Greenland halibut	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	227-236
23. Grey gurnard	<i>Eutrigla gurnardus</i>	237-246
24. Haddock	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	247-256
25. Herring	<i>Clupea harengus</i>	257-266



Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.



# Species summary

Common name	Scientific name	Pages
26. John dory	<i>Zeus faber</i>	267-276
27. Lesser-spotted catshark	<i>Scyliorhinus canicula</i>	277-286
28. Ling	<i>Molva molva</i>	287-296
29. Mackerel	<i>Scomber scombrus</i>	297-306
30. Megrin	<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	307-316
31. Monkfish	<i>Lophius piscatorius</i>	317-326
32. Nephrops	<i>Nephrops norvegicus</i>	327-336
33. Northern shortfin squid	<i>Illex illecebrosus</i>	337-346
34. Piked (Spur) dogfish	<i>Squalus acanthias</i>	347-356
35. Piper gurnard	<i>Trigla lyra</i>	357-366
36. Plaice	<i>Pleuronectes platessa</i>	367-376
37. Pollack	<i>Pollachius pollachius</i>	377-386
38. Pouting	<i>Trisopterus luscus</i>	387-396
39. Saithe	<i>Pollachius virens</i>	397-406
40. Scallops	<i>Pecten maximus</i>	407-416
41. Scallops	<i>Chlamys varia</i>	417-426
42. Scallops	<i>Aequipecten opercularis</i>	427-436
43. Smooth-hound	<i>Mustelus mustelus</i>	437-446
44. Starry smooth-hound	<i>Mustelus asterias</i>	447-456
45. Striped red mullet	<i>Mullus surmuletus</i>	457-466
46. Thornback ray	<i>Raja clavata</i>	467-476
47. Tope shark	<i>Galeorhinus galeus</i>	477-486
48. Tub gurnard	<i>Trigla lucerna</i>	487-496
49. Turbot	<i>Psetta maxima</i>	497-506
50. Whiting	<i>Merlangius merlangus</i>	507-516
51. Witch	<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	517-526



Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

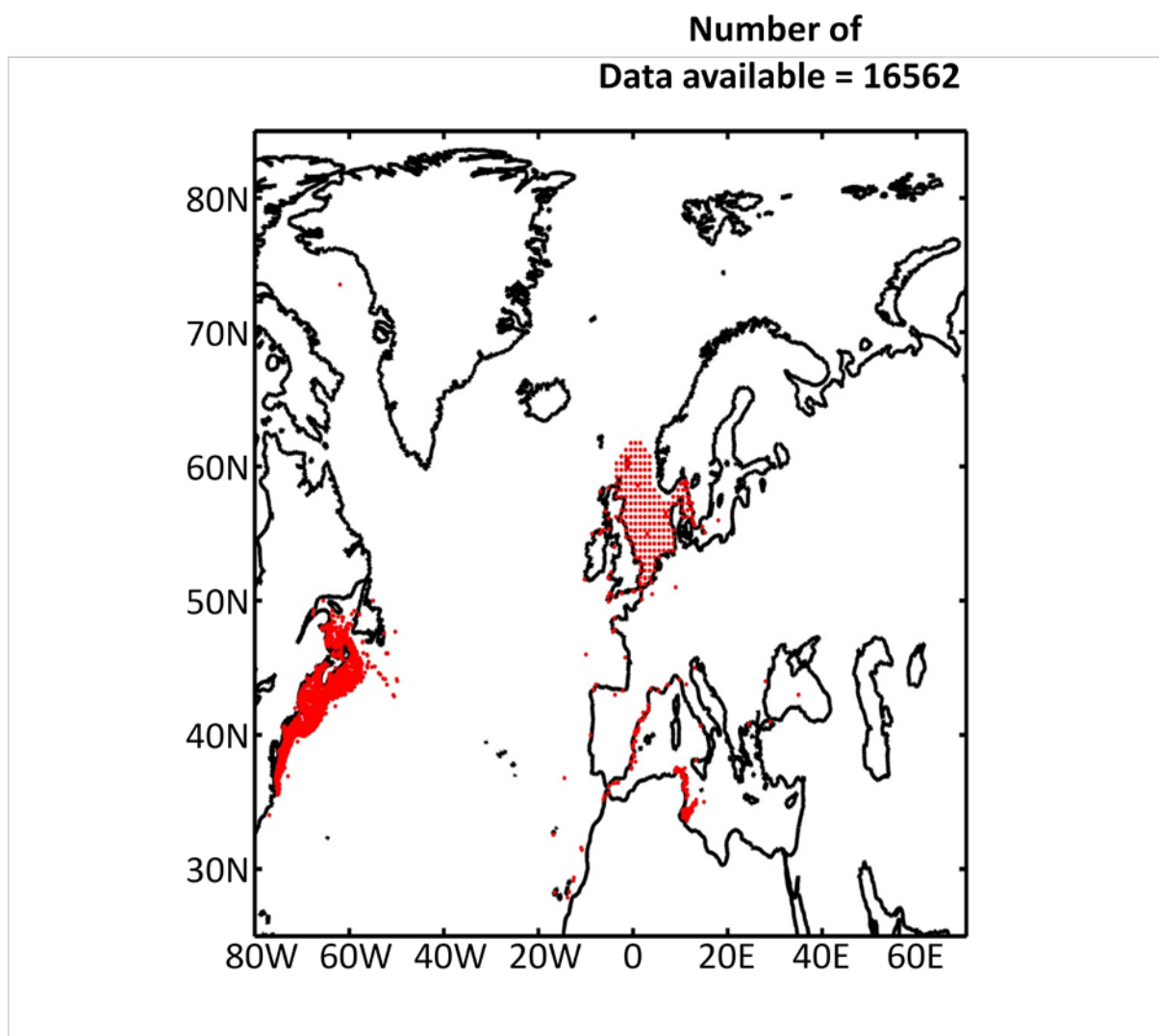
# Mackerel

*Scomber scombrus*

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

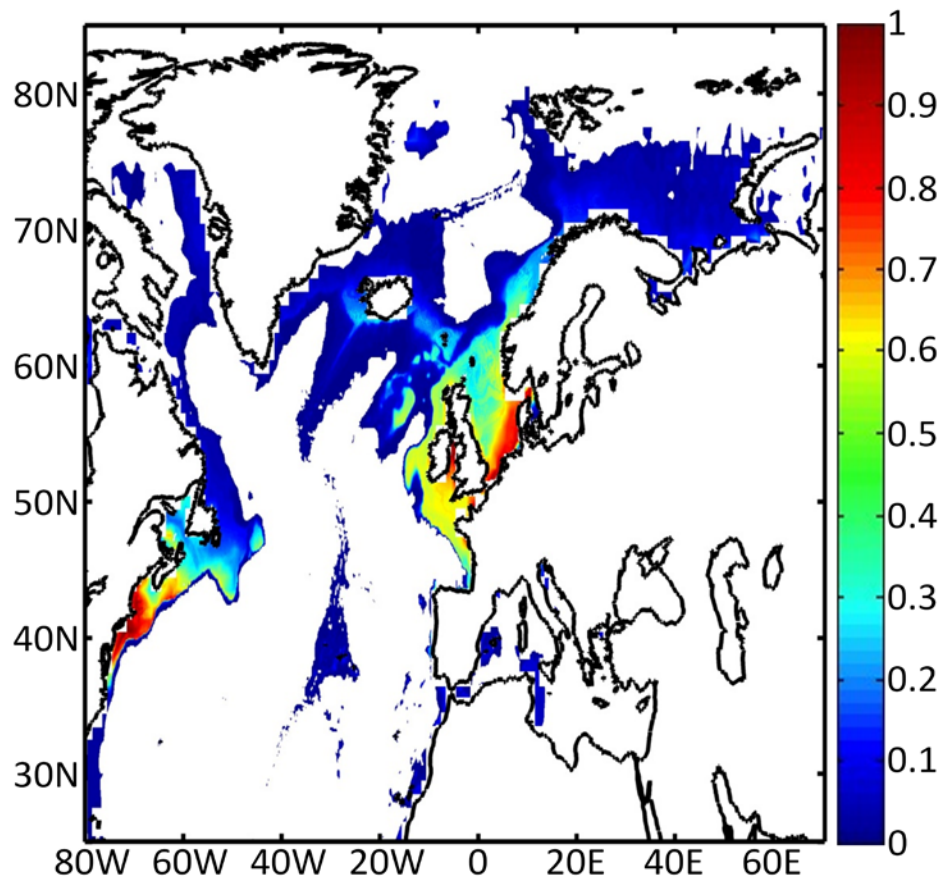


# Data available for Mackerel



Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

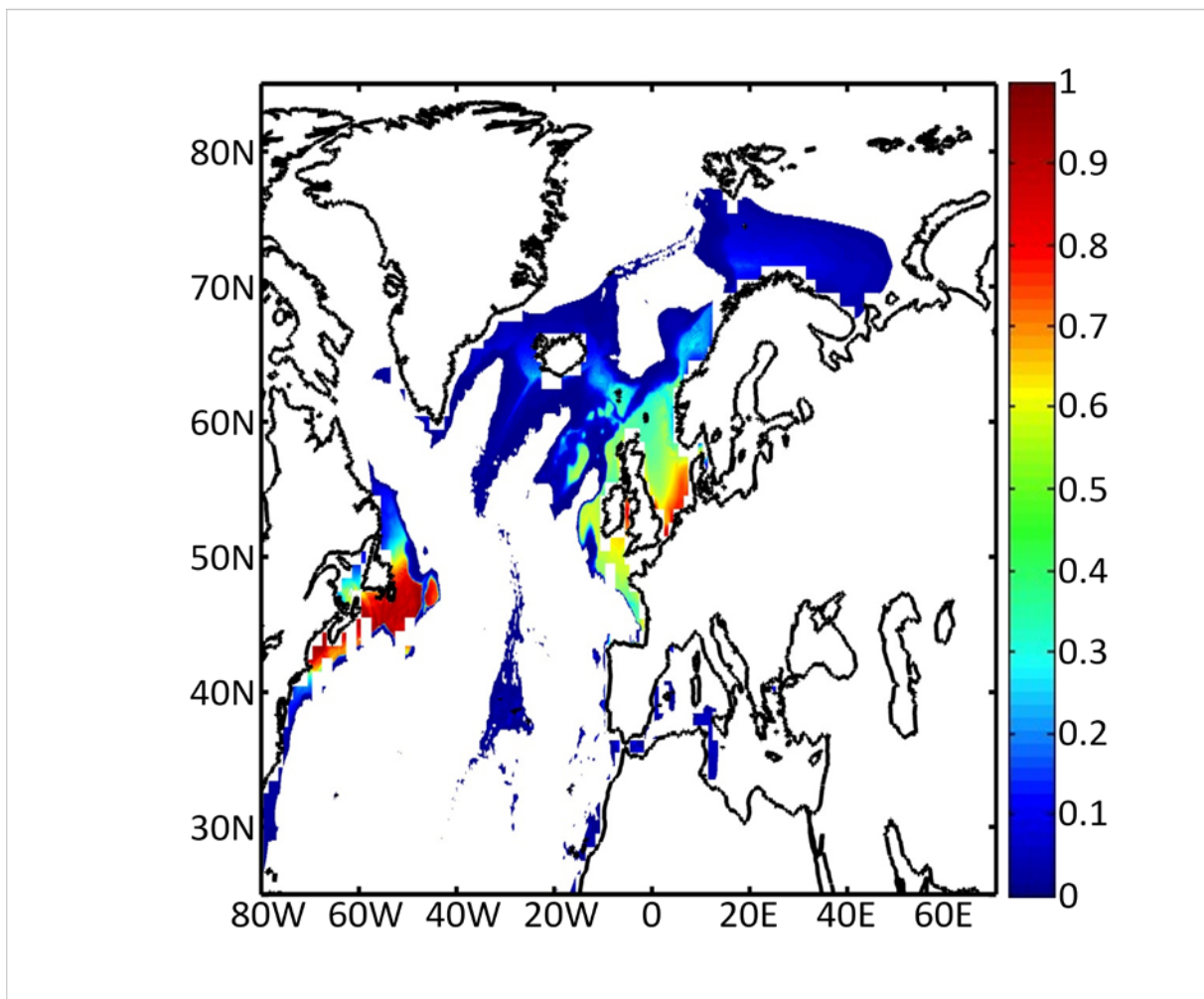
# Projected Probabilities for the decade 1960-1969 for Mackerel



**Confidence Index on Projection = 4/4**

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

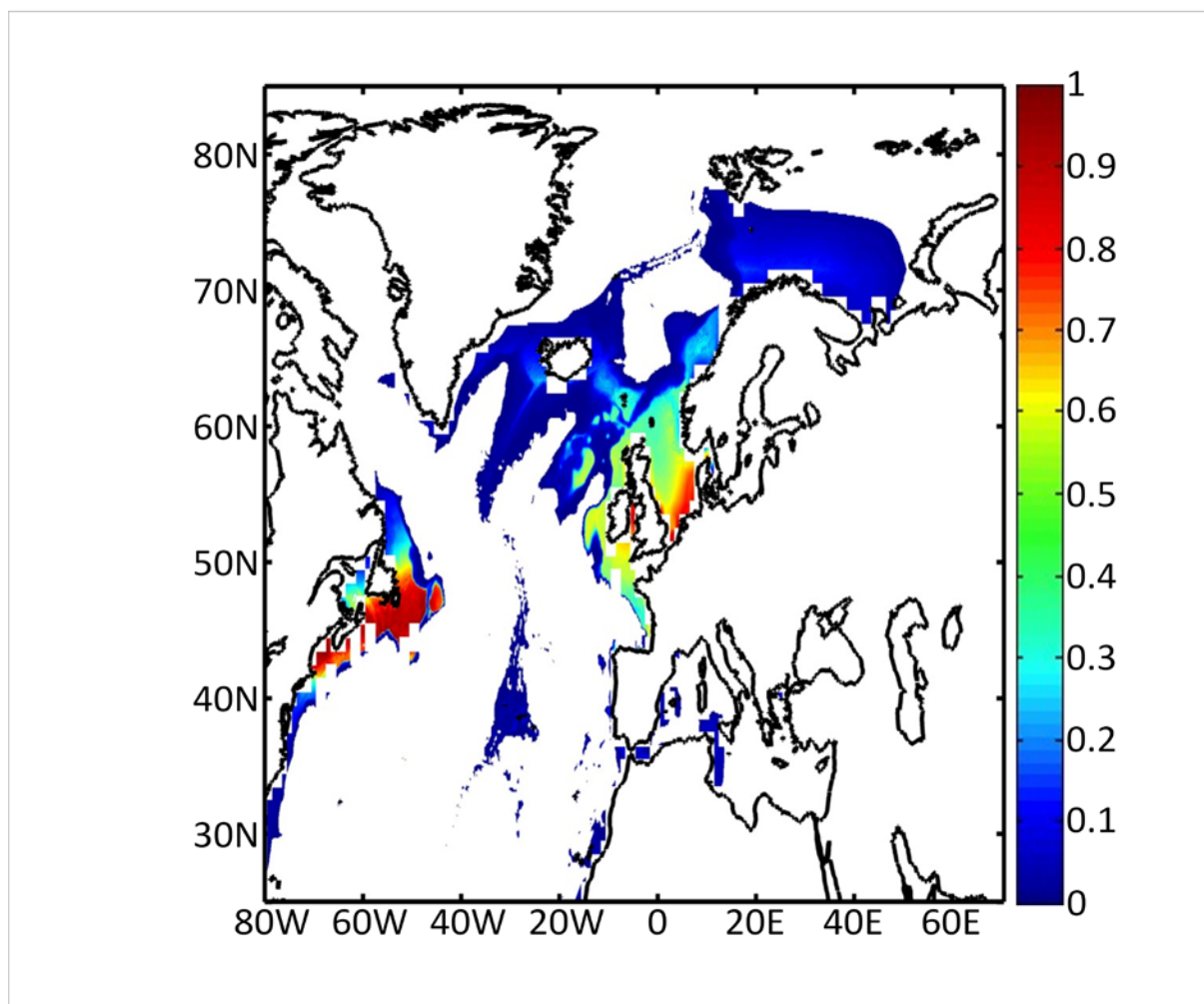
# Projected Probabilities for the decade 2000-2009 for Mackerel



**Confidence Index on Projection = 4/4**

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

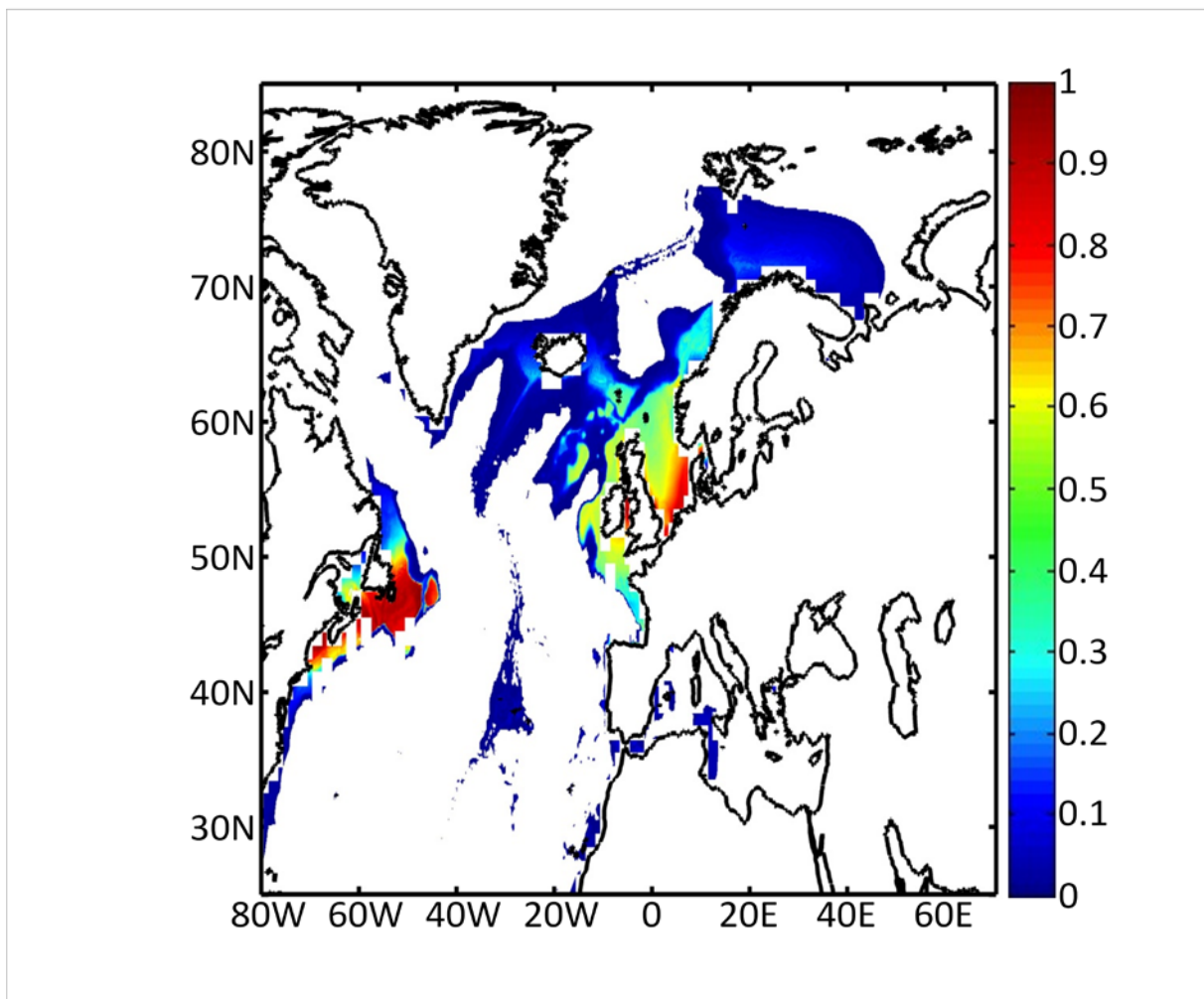
# Projected Probabilities for the decade 2010-2019 for Mackerel



**Confidence Index on Projection = 4/4**

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

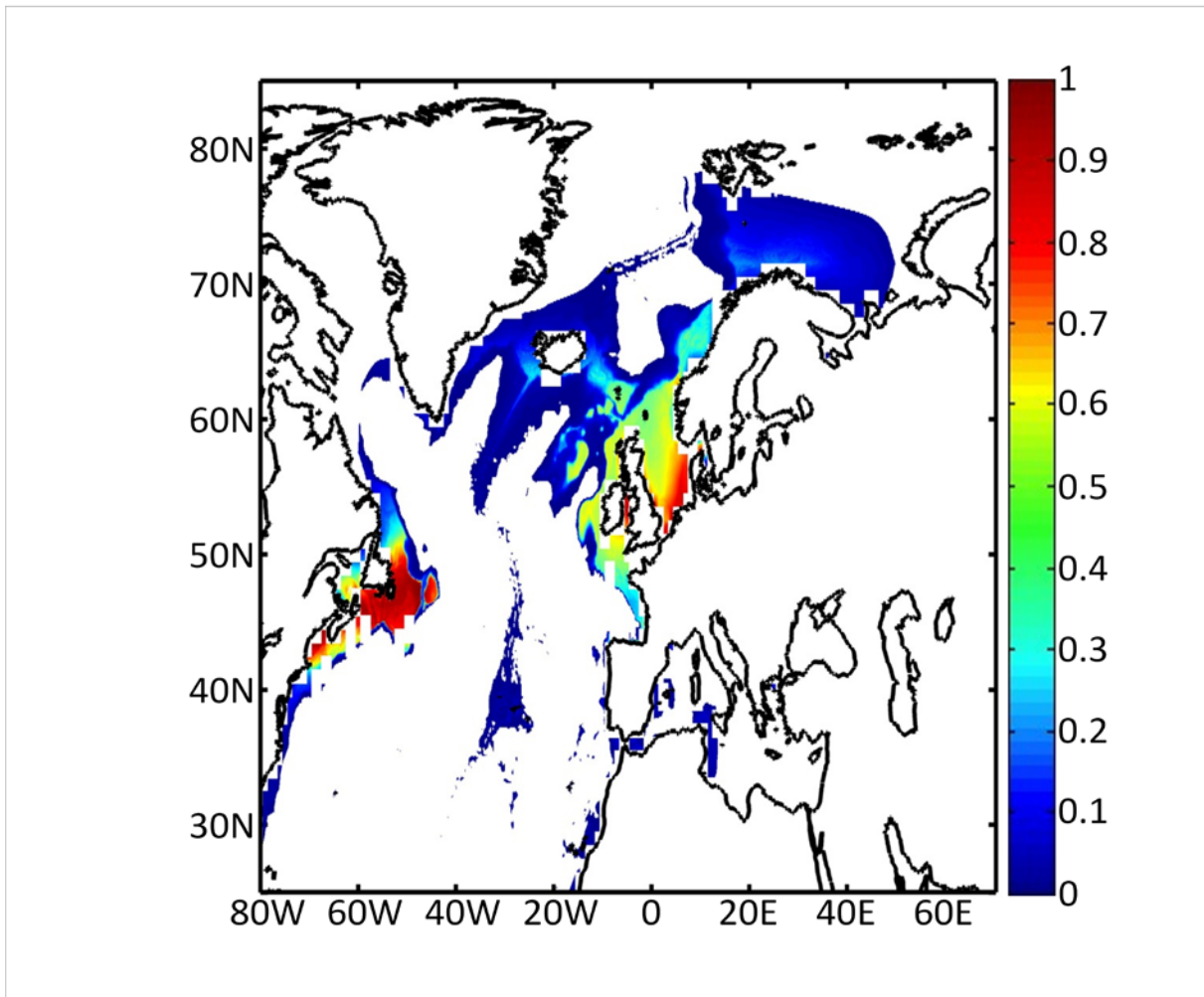
# Projected Probabilities for the decade 2020-2029 for Mackerel



**Confidence Index on Projection = 4/4**

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

# Projected Probabilities for the decade 2030-2039 for Mackerel

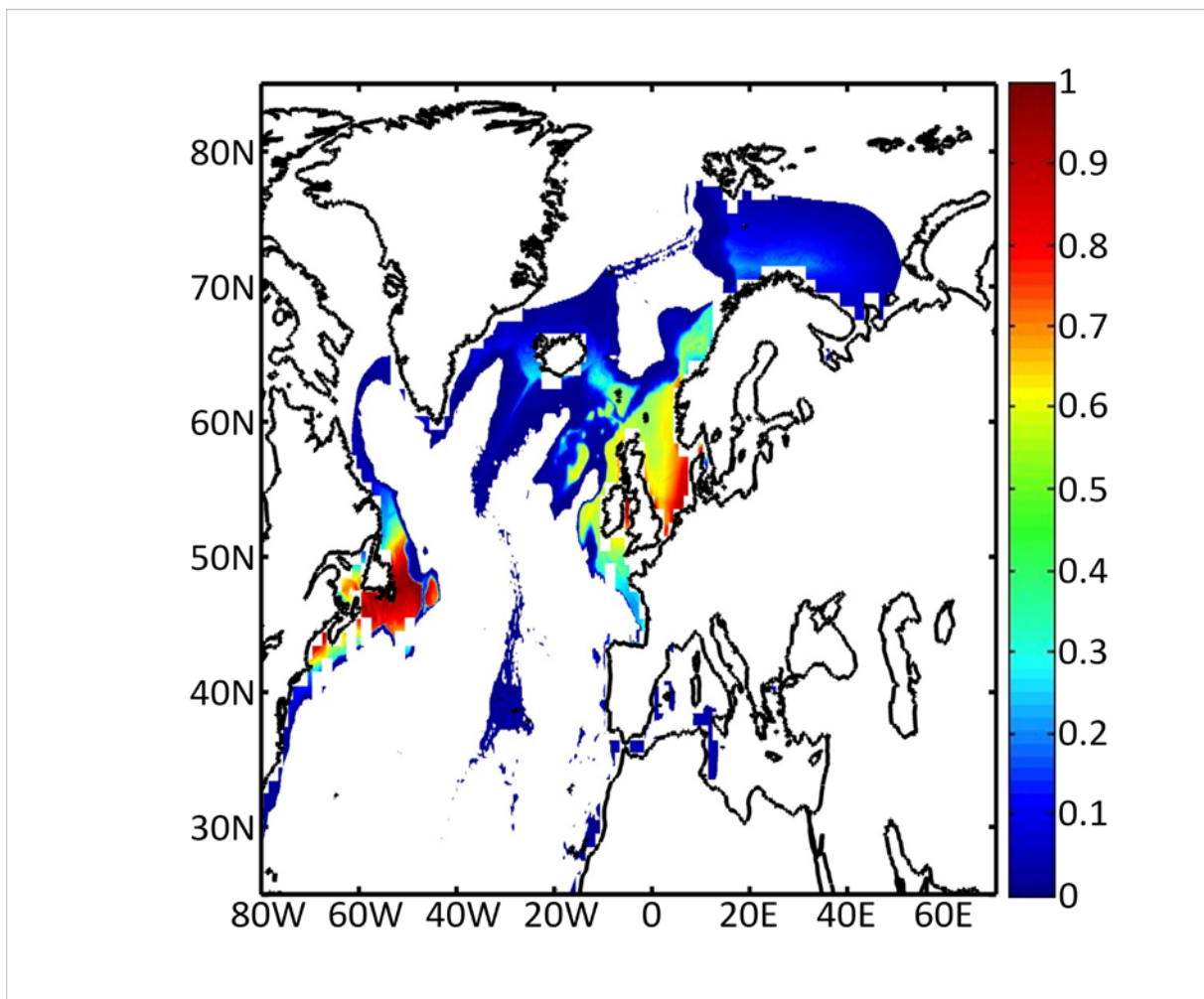


**Confidence Index on Projection = 4/4**

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.



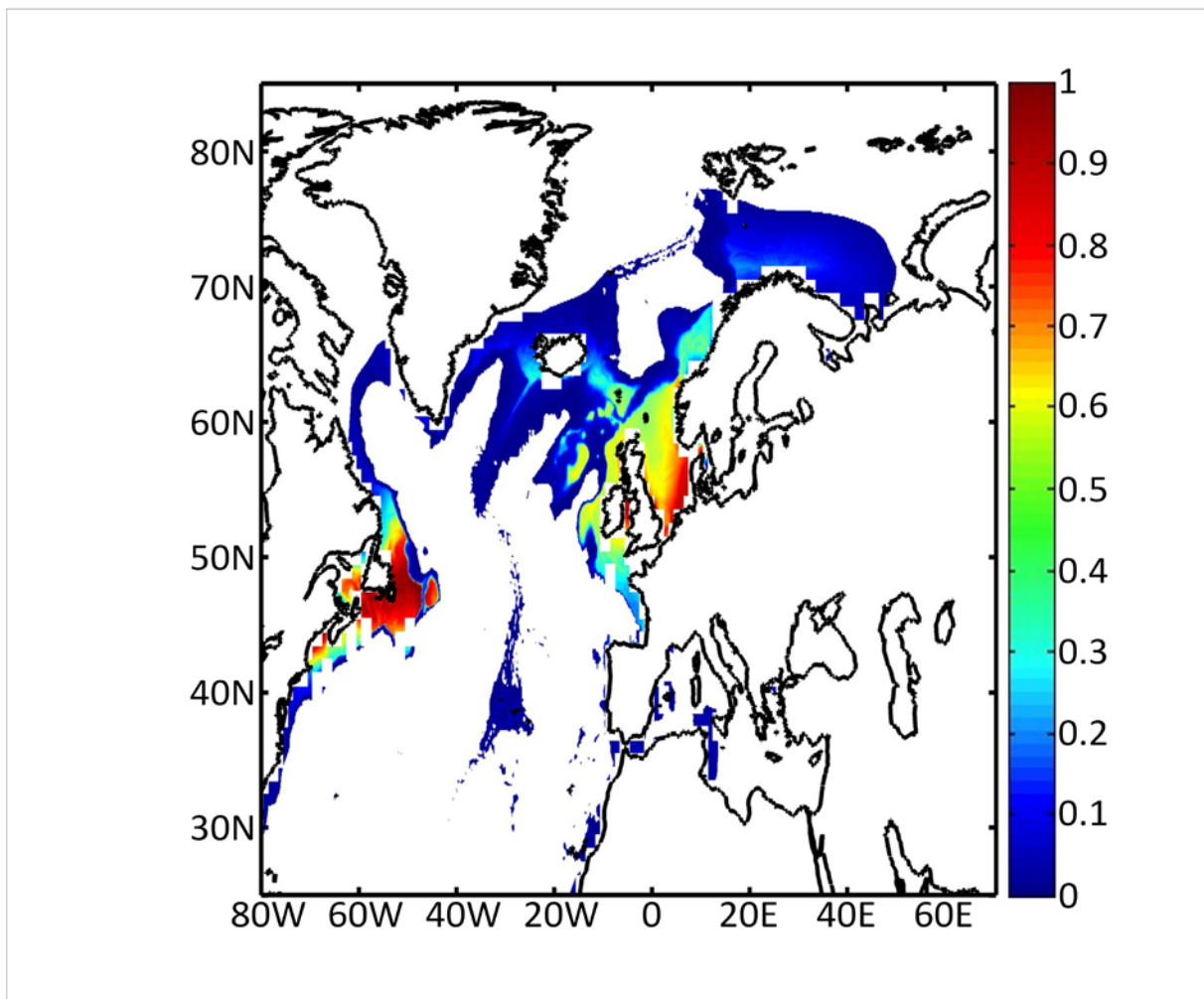
# Projected Probabilities for the decade 2040-2049 for Mackerel



**Confidence Index on Projection = 4/4**

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

# Projected Probabilities for the decade 2050-2059 for Mackerel

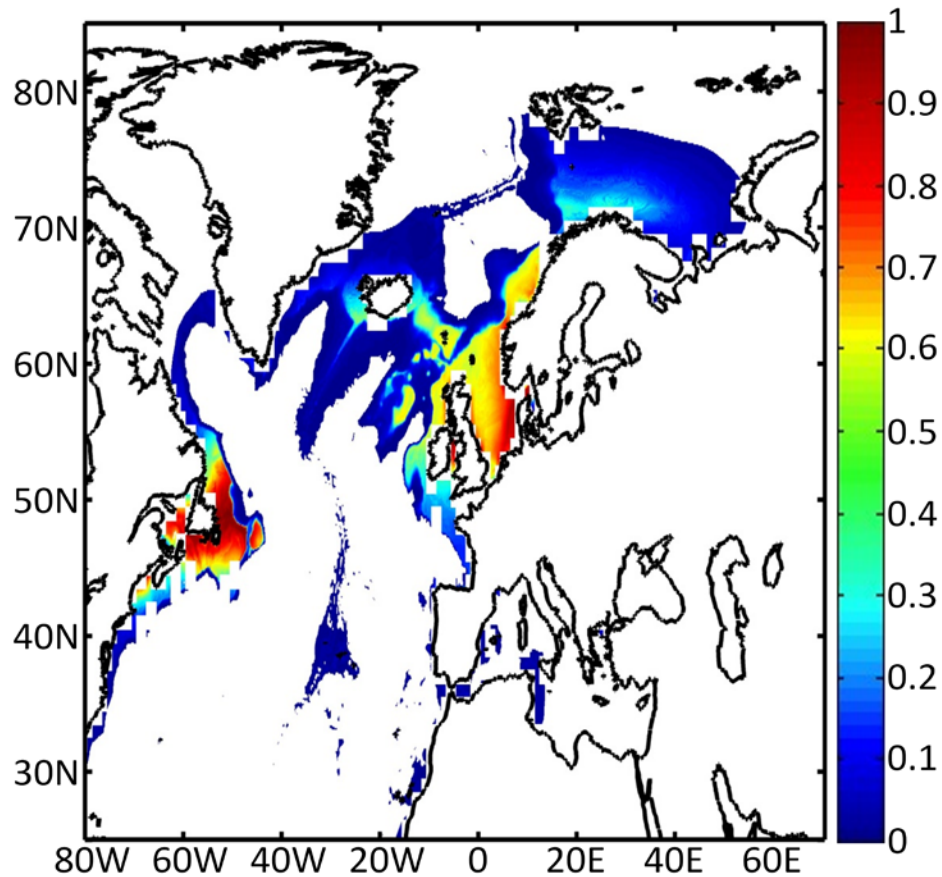


**Confidence Index on Projection = 4/4**

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.



# Projected Probabilities for the decade 2090-2099 for Mackerel



**Confidence Index on Projection = 4/4**

Copyright © 2008 – Sylvain Lenoir and Beaugrand Grégory.

---

# CHAPITRE IV

*Les effets du climat sur les proies principales des oiseaux marins  
en mer du Nord*

# 1. Résumé du Chapitre IV

## 1.1. Avant-propos

L'écosystème mer du Nord connaît depuis les années 1980 de profonds et rapides changements dans sa trophodynamique (Kirby & Beaugrand, 2009). Ces changements, provoqués par le réchauffement climatique, atteignent la phénologie (Edward & Richardson, 2004) et la biogéographie des espèces résidentes (Stebbing *et al.*, 2004 ; Genner *et al.*, 2004 ; Perry *et al.*, 2005). Les effets du réchauffement concernent l'ensemble du réseau trophique tout au long duquel ces effets se répercutent (Frederiksen *et al.*, 2004 ; Kirby & Beaugrand, 2009). Au sommet du réseau trophique, les prédateurs supérieurs sont considérés comme des indicateurs de l'état de l'écosystème marin (Wanless, 2007). Parmi eux, les oiseaux marins nichant sur les côtes de la mer du Nord, types Alcidés et Laridés, ont connu récemment des chutes importantes de leur taux de reproduction. Ces baisses sont liées à des modifications dans la qualité et la disponibilité des proies préférentielles, en particulier le lançon nordique (Wanless *et al.*, 2007). Cette raréfaction du lançon nordique est accompagnée par une augmentation d'abondance d'autres poissons à valeur énergétique bien plus faible comme l'entélure (Wanless *et al.*, 2005, 2007). Cette réorganisation de la composition spécifique du régime alimentaire des oiseaux marins est imputable au réchauffement des eaux de la mer du Nord (Harris *et al.*, 2007, 2008). Les conditions de vie de cette zone deviendront moins favorables à la présence du lançon nordique. En revanche, elles favoriseront d'autres espèces aux exigences environnementales plus en adéquation avec ces conditions de vie, nouvellement disponibles.

Dans cette étude, les distributions spatiales passées, présentes et futures potentielles des espèces de poissons disponibles et capturées par les oiseaux marins, tels que le Guillemot de Troïl ou la mouette tridactyle, ont été modélisées grâce au NPPEN. Ces espèces sont le lançon nordique (*Ammodytes marinus* Raitt, 1934), le sprat européen, (*Sprattus sprattus* Linnaeus, 1758) et l'entélure (*Entelurus aequoreus* Linnaeus, 1758). La possible immigration en mer du Nord de deux autres espèces, plus méditerranéennes, l'anchois (*Engraulis encrasilocus* Walbaum, 1792) et la sardine européenne (*Sardina pilchardus* Linnaeus, 1758) a également été évaluée. L'objectif était d'estimer si la substitution de proies à haute valeur énergétique par des espèces de bien plus faible qualité, observée dans le régime alimentaire des oiseaux marins de mer du Nord, allait perdurer avec le réchauffement climatique. Un second objectif consistait à évaluer si les espèces, à la distribution spatiale généralement

située plus au sud, et dont l'arrivée en mer du Nord est prédite, peuvent constituer une ressource de substitutions valable pour les oiseaux marins.

## 1.2. Données utilisées

### ⊆ *Données biotiques*

Trois espèces de poissons ont été choisies pour leur importance en terme de ressource alimentaire et de nombre de captures pour les oiseaux marins de la mer du Nord : le lançon nordique (*Ammodytes marinus* Raitt, 1934), le sprat européen (*Sprattus sprattus* Linnaeus, 1758) et l'Entélure (*Entelurus aequoreus* Linnaeus, 1758). Deux autres espèces, à la distribution plus méditerranéenne ou subtropicale, et également source de nourriture pour les oiseaux marins dans ces régions, ont été ajoutées : la sardine européenne (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792) et l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758).

Excepté pour la sardine européenne, les données de présence de ces espèces ont été récupérées, comme pour les précédents chapitres, à partir de la base de données en ligne FishBase (Froese & Pauly, 2009) complétée avec des données provenant, du Conseil International pour l'Exploitation de la Mer (CIEM, 2005b, 2007), de la littérature et des connaissances scientifiques sur la distribution spatiale de ces espèces. Ces observations sont datées et géo-référencées. En ce qui concerne la sardine européenne, le manque de données d'observation exploitables, nous a conduits à définir la niche écologique de cette espèce à partir de sa distribution connue. La sardine européenne a été considérée comme se répartissant le long du golfe de Gascogne, entre la mer Celtique et le sud de la mer du Nord au nord, et les eaux nord-africaines (côtes de la Mauritanie) au sud, en incluant la mer Méditerranée.

### ⊆ *Données abiotiques*

Les paramètres physiques qui ont été utilisés sont : la température de surface (SST), la bathymétrie et la salinité de surface (SSS). De plus, un troisième descripteur environnemental, la nature sédimentaire du fond, a été utilisé pour le lançon nordique qui passe une partie de son temps de vie (la nuit et la période hivernale) enfoui dans le sédiment.

Les données de bathymétrie et de SSS proviennent des mêmes sources que celles utilisées dans les chapitres II et III. Par contre, les données de SST incluses pour modéliser la distribution spatiale passée et présente des espèces sont issues d'une base de données ICOADS mise à jour : les données SST couvrent dorénavant la période de 1960 à 2008. Les SST utilisées pour prédire la répartition potentielle des espèces dans le futur sont celles des scénarios SRES A2 et B2 du modèle ECHAM4 pour la période de 1990 à 2100. Les informations concernant la nature du sédiment proviennent du « Service Hydrogéographique et Océanographique de la Marine » (SHOM, Fig. IV.S1).

La zone géographique couverte par les variables environnementales s'étend des latitudes 25°N à 85°N et des longitudes 80°O à 65°E. Les valeurs des variables sont interpolées de façon bilinéaire avec une résolution de 0,1° de latitude et de longitude. L'étude de l'évolution annuelle des probabilités de présence des espèces s'est focalisée sur la mer du Nord (zone CIEM IV), délimitée par les longitudes 4°O et 9°E et par les latitudes 51°N et 62°N.

### 1.3. Méthode et Analyses effectuées

#### ⊆ *Méthode*

Les méthodes utilisées, le NPPEN et l'homogénéisation, ont été décrites dans les sections précédentes.

#### ⊆ *Analyse 1*

À partir des données brutes d'observation et après homogénéisation pour le lançon nordique, le sprat européen, l'entélure et l'anchois européen, les préférendums environnementaux ont été évalués pour chacun des paramètres (préférendums thermiques : Fig. IV.1 ; préférendums de salinité : Fig. IV.S2 ; les différents préférendums bathymétriques n'ont pas été représentés).

### § *Analyse 2*

Deux procédures de validation des résultats produits par le modèle ont été menées. Une première consistait à utiliser le modèle avec seulement 50% des données d'observations puis à comparer les résultats obtenus (corrélation en rang de Spearman) avec les 50% des données d'observation restantes, pour le lançon nordique, le sprat européen et l'entélure (Fig. IV.S3). Le peu de données disponibles pour la sardine et l'anchois européens n'a pas permis d'effectuer cette étape de validation sur ces espèces. La deuxième procédure visait à comparer l'évolution annuelle, en zone CIEM IV, de la biomasse des reproducteurs (SSB) du lançon nordique, aux probabilités annuelles de présence calculées par le NPPEN dans cette zone, de 1983 à 2006 (Fig. IV.S4).

### § *Analyse 3*

Le modèle NPPEN a été utilisé pour cartographier la distribution spatiale de chacune des espèces pour les périodes 1960–1969, 2000–2008 puis 2050–2059 et 2090–2099 scénarios SRES A2 et B2 (Fig. IV.2 et Figs. IV.S5 à IV.S9). Puis, les probabilités de présence annuelles de chacune des espèces ont été calculées en mer du Nord (Fig. IV.3).

## 1.4. Principaux résultats obtenus

### § *Analyse 1*

L'étude des préférendums thermiques a permis de mettre en évidence les différences entre les espèces sélectionnées en fonction de leurs limites et leur domaine de tolérance thermiques (Fig. IV.1). La niche thermique a été estimée entre 8 et 12°C pour le lançon nordique, entre 7 et 17°C pour le sprat européen, entre 7 et 14°C pour l'entélure, entre 9 et 28°C pour l'anchois européen et entre 13 et 23°C pour la sardine européenne. Toutes les espèces affichent des préférendums de salinité compris entre 30 et 35, mis à part le sprat européen qui est une espèce présente en mer Baltique.

### § *Analyse 2*

Les données de présence observées, pour le lançon nordique, le sprat européen et l'entéluire apparaissent, en majorité, là où les probabilités modélisées de présence de l'espèce sont grandes (Fig. IV.S3). L'évolution annuelle passée des SSB du lançon nordique et les probabilités produites par le NPPEN sont corrélées avec un  $r = 0,63$  ( $p < 0,001$ ).

### § *Analyse 3*

Les cartes de distribution potentielle, basées sur les périodes 1960–1969 et 2000–2008 (Fig. IV.2), associées à l'évolution annuelle des probabilités de présence (Fig. IV.3) illustrent les changements dans la disponibilité de la proie préférée des oiseaux marins : le lançon nordique. Le modèle décrit, également, une augmentation réellement observée de l'entéluire, espèce représentant une ressource alternative de piètre qualité pour les oiseaux. Dans le futur, le sprat européen et l'entéluire verront leur population se maintenir jusqu'au milieu du siècle, pour décliner par la suite. Le lançon nordique verra sa population disparaître petit à petit de la mer du Nord. Enfin, si l'anchois européen semble pouvoir coloniser le sud de la mer du Nord, la sardine européenne semble ne jamais pouvoir s'y établir (Figs. IV.2 et IV.3).

## 1.5. Conclusion

Les résultats du modèle NPPEN confirment bien les changements, déjà observés, dans la disponibilité des proies des oiseaux marins de la mer du Nord. Le lançon nordique, ressource très prisée, possède une niche thermique centrée sur 10°C. Le réchauffement des eaux de la mer du Nord rend cette zone défavorable à sa survie. Les limites de la niche thermique de cette espèce ne lui permettent pas de conserver des populations aussi abondantes que celles qu'elle a connues dans une mer du Nord plus froide. Le sprat européen et l'entéluire ont une niche centrée vers 12°C et aux limites supérieures bien plus importantes de celles du lançon nordique. Ainsi, le réchauffement climatique a permis à ces deux espèces de voir leurs populations augmenter par le passé, et leur permettra de conserver les mêmes niveaux d'abondances jusqu'au milieu du siècle. Par la suite, les températures de la mer du Nord se



réchaufferont au point de sortir des limites des préférendums thermiques du sprat européen et de l'entélure.

Cette réorganisation spatiale des poissons à disposition des oiseaux marins, en mer du Nord, a donc pu induire, ou tout au moins participer, à la chute du succès de reproduction de ces oiseaux. En effet, le lançon nordique disparaissant en raison du réchauffement des eaux et de la mer du Nord associée à une pression de pêche importante, l'entélure bien que de piètre qualité énergétique, constitue une alternative de pêche. Toutefois, la quantité d'énergie nécessaire à la reproduction des oiseaux est, dans le cas d'un régime composé d'une grande quantité d'entélure, beaucoup plus difficilement atteinte. Dans le futur, la sardine et l'anchois européens, proies valables pour les oiseaux en Méditerranée et sur les côtes atlantiques françaises, ne pourront remplacer le lançon nordique dans le régime alimentaire des oiseaux en mer du Nord. La sardine européenne ne trouvera jamais de conditions satisfaisantes pour s'établir en mer du Nord et les populations d'anchois européen, n'atteindront pas un niveau d'abondance suffisant avant la fin du siècle.

## 2. Publication: The effect of climate on the main fish prey of North Sea seabirds

**The effect of climate on the main fish prey of North Sea seabirds**

*Short title: Climate effects on main seabird prey*

S. Lenoir, G. Beaugrand, M. Jaffré, R. R. Kirby

*Proceeding of the Royal society of London B (submitted)*

## 2.1. Abstract

Climate change has been a source of major alteration of the trophodynamics of the North Sea ecosystem since the 1960s. One manifestation of change has been a decline in seabird breeding success due to climate-induced changes in their preferred fish prey of lesser sandeels (*Ammodytes marinus*) and European sprat (*Sprattus sprattus*), together with a recent increase in the abundance of snake pipefish (*Entelurus aequoreus*), which is a poor food for seabirds. Here, we apply an ecological-niche model comprising four environmental variables (sea surface temperature, bathymetry, salinity, sea bottom sediment type) to model changes in the abundance of these three fish in the North Sea to the end of the 21<sup>st</sup> century, and to determine whether a climate-induced change in their abundance will be compensated by the appearance of the European sardine and anchovy in the North Sea, two warmer water southern fish species. Our analyses indicate that a decrease in the abundance of the lesser sandeel observed at the end of the 1980s and the 1990s will intensify towards the middle and the end of the 21<sup>st</sup> century and the sprat will show a severe decline from 2050-2100; these changes are likely to further compromise seabird breeding success in the North Sea. Furthermore, our model suggests that it is unlikely that either the European sardine (*Sardina pilchardus*) or the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*), which might be consumed by some seabirds, will counteract the changes in abundance of their current preferred pelagic fish prey.

**Keywords:** climate change, ecological-niche model, fish, seabirds, sea surface temperature

## 2.2. Introduction

Climate warming has become unequivocal (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b) and over the last 40 years the ocean has absorbed 84% of the heat added to the climate system (Levitus *et al.* 2005). Several significant correlations between changes in climate and in the abundance of marine species, ranging from plankton to fish and seabirds (Aebischer *et al.* 1990; Beaugrand & Reid 2003; Frederiksen *et al.* 2006), suggest that marine ecosystems have responded quickly to a warming of temperature (Richardson & Shoeman 2004; Beaugrand *et al.* 2009; Drinkwater *et al.* 2010). For example, a sustained climate-induced change occurred in the trophodynamics of the North Sea ecosystem during the 1980s (Kirby *et al.* 2009) that altered the phenology (Edwards & Richardson 2004) and the biogeography of many species (Stebbing *et al.* 2002; Genner *et al.* 2004; Perry *et al.* 2005) across several trophic levels (Frederiksen *et al.* 2004; Kirby & Beaugrand 2009), and including the breeding success of seabirds such as black-legged kittiwakes and common guillemots (Wanless *et al.* 2005 ; Harris *et al.* 2007; Harris *et al.* 2008).

North Sea seabird breeding success appears to be controlled partially by the abundance (Poloczanska *et al.* 2004; Frederiksen *et al.* 2005), distribution (Shealer 2002; Grémillet & Boulinier 2009) composition and nutritional quality of the prey the parent birds feed to their chicks on the nest (Wanless *et al.* 2005; Harris *et al.* 2008). As a consequence, an observed reduction in the breeding success of some North Sea seabird colonies has been attributed to dietary changes (Wanless *et al.* 2005; Harris *et al.* 2008). In particular, three species of fish in the North Sea, the lesser sandeel (*Ammodytes marinus*), the European sprat (*Sprattus sprattus*) and the snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) seem to be important determinants of North Sea seabird breeding success (Harris *et al.* 2007, Harris *et al.* 2008); While the lesser sandeel and the European sprat, which are high energy fish, are the preferred prey, the snake pipefish, although frequently recorded in the diet of seabirds since 2004, and found discarded at nest sites, is a poor food for young chicks (Harris *et al.* 2008). Changes in the abundance and nutritional value of lesser sandeels and sprats, and in the abundance of snake pipefish, due to a combination of overfishing and the effects of hydroclimatic change (Frederiksen *et al.* 2004) seem to have acted synergistically to compromise North Sea seabird breeding success recently (Wanless *et al.* 2005; Wanless 2007).

To further explore the possible effect of hydroclimatic change on the North Sea ecosystem with regard to the main fish prey of North Sea seabirds we applied a recently developed ecological niche model to forecast past and future spatial changes in the probability of occurrence of North Sea sandeels, sprats, and snake pipefish (Beaugrand et al in press; Lenoir et al in press). We took into account sea surface temperature (SST), bathymetry, sea surface salinity (SSS) (see electronic supplementary material, figure IV.S1), and, in the case of sandeels, bottom-sediment type (figure IV.S2). We then applied our model to determine whether future changes in the hydroclimatic regime of the North Sea may lead to a future increase in the abundance of two warm-water southern fish species, the European sardine (*Sardina pilchardus*) and the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). In a similar way to which climate altered the dietary composition of common guillemots (*Uria aalge*) in the California Current (Veit *et al.* 1996; Oedekoven *et al.* 2001), an increase in the abundance of sardine and anchovy in the North Sea could potentially compensate any decrease in the abundance of North Sea sprats and sandeels.

## 2.3. Material and Method

### ⊆ Biological data

Sandeel, European sprat, snake pipefish, European anchovies and European sardine data (post-larval stages) were obtained from the Ocean Biogeographic Information System (OBIS; available at: <http://www.iobis.org/>), the Global Information Biodiversity Service (GBIF; available at: <http://data.gbif.org/>), and the ICES-FishMap online atlas (available at: <http://www.ices.dk/marineworld/fishmap/ices/>). Both temporal and spatial data are available for the majority of occurrences with the exception of the sardine where, due to reduced spatial coverage, we determined the current spatial range based upon expert knowledge and examination of the OBIS data. First, we determined the minimum and maximum latitudinal occurrence of the sardine by examining the OBIS data. Second, we completed the occurrence point between 20°N and 54°N in each node of a spatial grid of 0.1° longitude x 0.1° latitude where bathymetry was between 0 and 3000m (North Atlantic, including the Mediterranean Sea and the North Sea).

### ⊆ Environmental data

Mean annual SST for the period 1960-2008 were obtained from the International Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set (ICOADS, <http://icoads.noaa.gov>; Woodruff *et al.* 1987) and from the ECHAM 4 model (EC for European Centre and HAM for Hamburg; for modelled SST data based upon climate change scenarios A2 (scenario of a divided world) and B2 (scenario of a divided world, but more ecologically friendly; Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b). The SST data are therefore modelled data based on scenario A2 (a concentration of carbon dioxide of 856 ppm by 2100, which represents an increase of CO<sub>2</sub> similar to that currently observed) and B2 (a concentration of carbon dioxide of 621 ppm by 2100) and they reflect world populations of 15.1 and 10.4 billion people in 2100, respectively (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b). For comparison purposes SST were also averaged for the decades, 1960–1969, 2050–2059 and 2090–2099, and for the period 2000–2008.

In addition to hydroclimatic change, other physical habitat variables that influence the distribution of fish species are sea surface salinity (SSS) (electronic supplementary material, figure IV.S1) (Schmidt-Nielsen 1990) and bathymetry (Louisy 2002), and, for species such as the sandeel that has a benthic phase, the bottom-sediment type. We obtained data for mean annual SSS from both Levitus' climatology (Levitus 1982) and ICES (<http://www.ices.dk>; Lenoir *et al.* 2010); we did not include temporal changes in SSS for two reasons, firstly, spatial variance in salinity is much more pronounced than the temporal variance and secondly, temporal variance is poorly assessed in the Atmosphere-Ocean General Circulation (AO-GCM) models (Martin Visbeck, Personal Communication). We obtained bathymetry data from the global ocean bathymetry map (Smith & Sandwell 1997) and for the sandeel we obtained data on bottom-sediment type from the "Service Hydrogéographique et Océanographique de la Marine" (SHOM). (electronic supplementary material, figure IV.S2).

#### 5 Calculation of thermal niches

We used occurrence data to assess the thermal niche (*sensu* Hutchinson, Hutchinson 1957) of each species by calculating the number of individuals recorded per degree of annual SST (figure IV.1).

#### 5 Mapping of species occurrence

We used the non-parametric probabilistic ecological niche model (NPPEN; Beaugrand *et al.* in press; Lenoir *et al.* 2010, and electronic supplementary material 1), to assess the probability of species occurrence and to map their potential spatial distribution. Briefly, the technique tests whether environmental conditions within a cell in a geographical space belong to the estimated ecological niche of a species. The model tests whether or not an observation (i.e. the  $j$  geographical cells of our environmental grids), characterised by an environmental stratum ( $p$  variables), belongs to a reference matrix, here matrix  $Z_{m,p}$ . Mathematically, the technique is nonparametric using a modified version of the multiple response permutation procedure (MRPP; Mielke *et al.* 1981).

The technique uses the Generalised Mahalanobis distance (Mahalanobis, 1936), which enables the correlation between variables to be considered (Farber & Kadmon 2003). The distance was calculated as follows:

$$D_{x,Z}^2 = (x - \bar{Z})' R^{-1} (x - \bar{Z}) \quad (1)$$

With  $\mathbf{x}$  the vector of length  $p$ , representing the values of the three/four environmental strata to be tested ( $j=2,530,206$ ),  $\mathbf{R}_{p,p}$  the correlation matrix of reference matrix  $\mathbf{Z}_{m,p}$  and  $\bar{Z}$  the average environmental condition inferred from  $\mathbf{Z}_{m,p}$ . The significance of the Generalised Mahalanobis distance was then assessed using a simplified version of the MRPP (Beaugrand *et al.* in press; Lenoir *et al.* 2010).

#### 5 Long-term changes in the probability of fish occurrence

Long-term spatial changes in the probability of fish occurrence were calculated for the five species on an annual basis from 1960 to 2100. Maps of species occurrence were built for the period 1960–1969, 2000–2008, 2050–2059 and 2090–2099 within the North Sea spatial domain ranging from 4°W to 9°E and from 51°N to 62°N (figures IV.2–IV.3; electronic supplementary material, figures IV.S3–IV.S7).

#### 5 Validation of the model

We used correlation analysis (Spearman's rank correlation) to validate the modelled spatial distributions of each fish species by comparing the probabilities of occurrence modelled by NPPEN with the percentage of the number of actual presence data points in the North Sea for 2000–2008 (figure IV.4). Only half of the data, not incorporated to the model, were used for validation. We also use correlation analysis to compare the long-term changes in spawning stock biomass (SSB) of the lesser sandeel (two-year old fish) to the annual average probabilities of occurrence modelled by NPPEN in the ICES subarea IV for the period 1983–2003 (figure IV.5). No SSB data were available for the four other species in this area.



## 2.4. Results

Figure IV.1 shows the thermal niche of lesser sandeel, sprat, snake pipefish, European anchovy and European sardine superimposed upon the mean annual thermal regime of the North Sea for the four time periods we considered. The thermal niches of the snake pipefish and the sprat range between 7 to 14°C and 7 to 17, respectively. In contrast, the lesser sandeel has a colder and narrower thermal niche between 8 and 12°C. The warmer thermal niches of the European anchovy and European sardine lie between 9 and 28°C and 13 and 23°C, respectively. Our results suggest that the thermal regime of the North Sea may soon exceed the thermal niche of the lesser sandeel (figure IV.1a) and may become too warm for the snake pipefish during the second half of the century under both scenarios A2 and B2 (figure IV.1c). In contrast, while the thermal niche of sprat continues to match the thermal regime of the North Sea throughout the 21<sup>st</sup> century, the warming of the North Sea may lead to a reduction in their probability of occurrence (figure IV.1b). Interestingly, the extent of North Sea warming appears to be insufficient to lead to a significant increase in abundance of either the European anchovy or the European sardine by the end of the 21st century (figure IV.1d,e).

The long-term changing spatial probabilities of fish occurrence modelled by NPPEN for the periods 1960–1969, 2000–2008, 2050–2059 and 2090–2099 (Scenario B2) revealed a northward movement of all species by 2090–2099 (figure IV.2). In the North Sea, the probability of occurrence of lesser sandeel decreases progressively from the 1960s onwards and, while the model predicts a transient increase in the probability of occurrence of sprat and snake pipefish around the beginning of the 21<sup>st</sup> century, both sprat and snake pipefish show a decline in abundance after 2050 in the central North Sea, although the probability of sprat occurrence remains moderate along northern Scottish coasts. With respect to changes in the probability of occurrence of the two warm water southern fish species, we found that neither species achieve a high level of abundance during the modelled period. The European sardine appears to not increase in its probability of occurrence in the North Sea even by the end of the 21st century, despite an increase along the European shelf-edge, and while the probability of occurrence of anchovy in the North Sea is predicted to increase by the middle of this century, the increase is only moderate (figure IV.2). We found similar results when Scenario A2 was utilised (figures IV.S3–IV.S7).

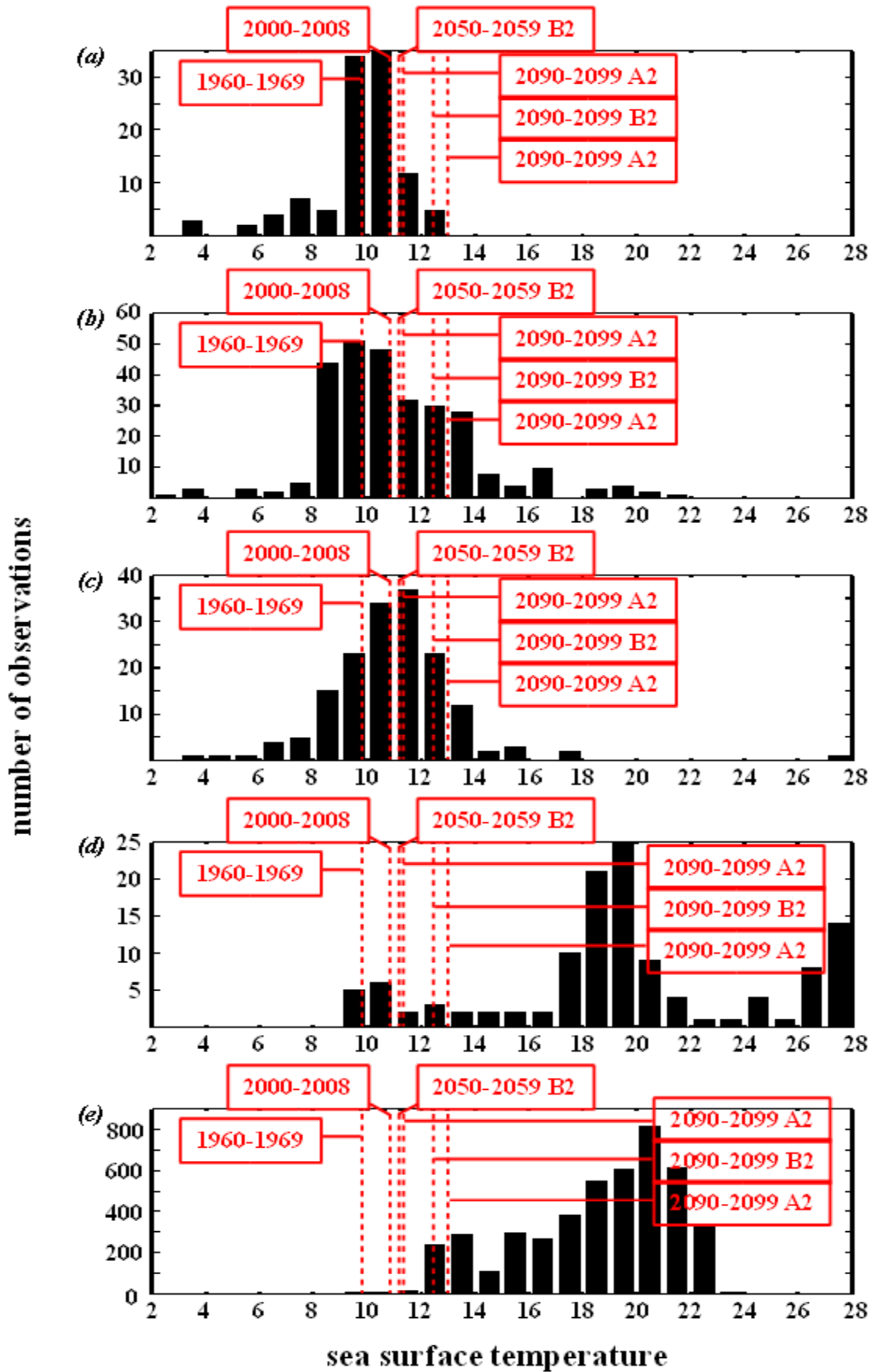
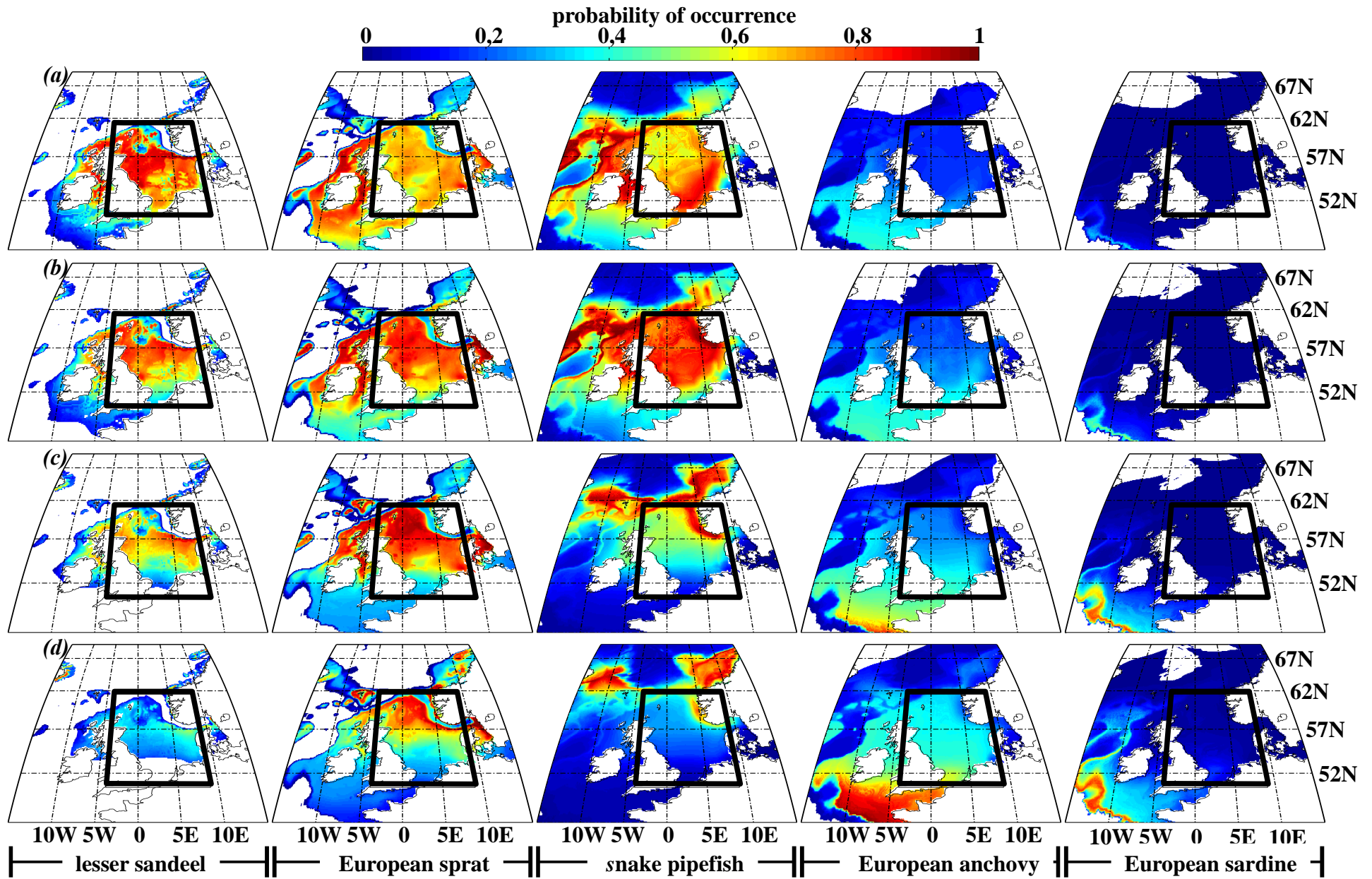


Figure IV.1 : Estimated thermal niche for (a) lesser sandeel, (b) European sprat, (c) snake pipefish, European anchovy (d) and European sardine (e). Mean SST for the North Sea were added for time periods 1960–1969, 2000–2008 and both A2 and B2 scenarios for the time periods 2050–2059 and 2090–2099.

The examination of the long-term change in the probability of fish occurrence in the North Sea revealed a strong increase in two phases at the end of the 1980s and the 1990s for snake pipefish, sprat, and a pronounced decrease in the probability of occurrence of lesser sandeel at the end of the 1990s (figure IV.3a). The probability of the occurrence of European anchovy increased slightly at the end of the 1980s. No alteration in the probability of sardine occurrence was detected for the period 1960–2008. When we applied the same model to the period 2009–2100 we found that the occurrence probability of lesser sandeel decreased steadily from 1990 to 2100 (figure IV.3b). In contrast, the probability of occurrence of sprat and snake pipefish levelled off during the first half of the century, following an initial increase at the beginning of the century, to be followed by a decline in their probability of occurrence from 2050 to 2100. The probability of occurrence of the European anchovy increased from 0.18 at the beginning of the 21<sup>st</sup> century to 0.40 by its end (figure IV.3b). The European sardine would not reach value of 0.05 in occurrence probability before the end of the century.

We found a strong correlation (ranging from  $r=0.80$  to  $r=0.83$ ) between the observed and modelled occurrence for lesser sandeel, sprat and snake pipefish in the North Sea (figure IV.4); the coefficient of correlation ranged from  $r=0.80$  to  $r=0.83$ . Our comparison between temporal changes in Spawning Stock Biomass (SSB) of the lesser sandeel (1981–2006) and modelled data also revealed a strong correlation between the long-term changes in SSB and the probability of occurrence modelled by NPPEN (figure IV.5). Unfortunately, it was impossible to provide a similar comparative analysis for the European anchovy or the European sardine due to the very low abundance of these species in the North Sea during our study period



**Figure IV.2 :** Estimated probability of occurrence using NPPEN for the time periods 1960–1969 (a), 2000–2008 (b), 2050–2059 (c) and 2090–2099 using scenario B2 (d) for, from left to right: lesser sandeel, European sprat, snake pipefish, European anchovy and European sardine.

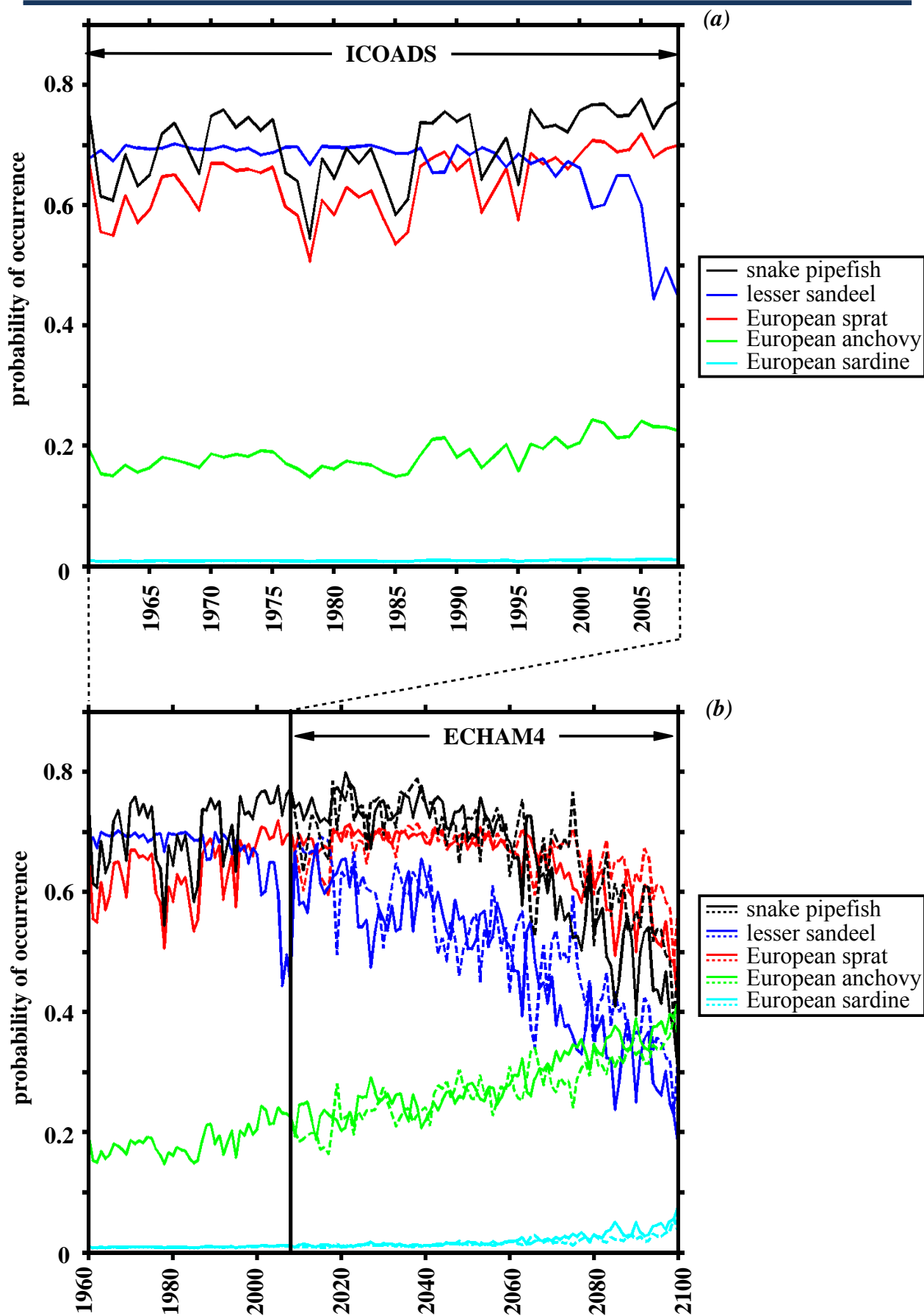


Figure IV.3 : Long-term changes in the annual mean of the probability of occurrence in the North Sea (bounding box), for snake pipefish (black lines), European sprat (red lines), lesser sandeel (blue lines), European anchovy (green lines) and European sardine (cyan lines) from 1960 to 2008 (a) based on ICOADS temperature database and from 2009 to 2100 (b) based on ECHAM4 temperature scenarios (solid line for scenario A2 and dashed line for scenario B2).

## 2.5. Discussion

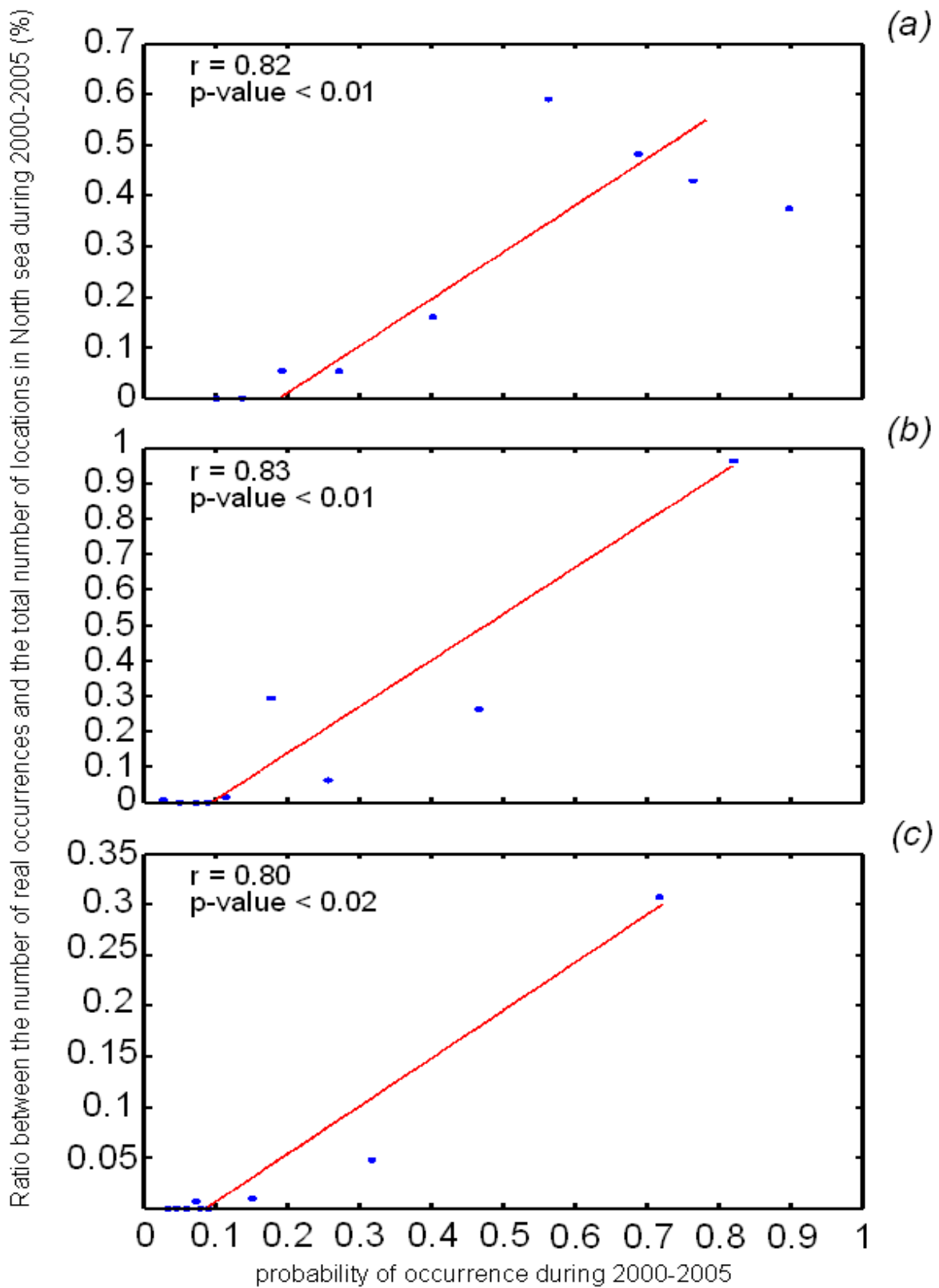
Small planktivorous fish such as sandeel, sprat, anchovy and sardine are an important trophic group in marine ecosystems where they facilitate the transfer of energy from lower trophic levels, the plankton, to higher trophic levels such as large predatory fish and seabirds. Our analysis of sandeels and sprats in the North Sea from 1960 to the end of the 21<sup>st</sup> century suggests that a continued warming of the North Sea will cause the probability of occurrence of both species to decline as sea temperature exceeds their thermal niches and the fish move northwards and decline in abundance as a consequence. Encouragingly, our analyses of the probability of occurrence of sandeel, sprat and snake pipefish predicted changes in the abundance of these species that have already been observed at the end of the 20<sup>th</sup> century and the first decade of the 21<sup>st</sup> century. Our model predicted that the probability of occurrence of both the lesser sandeel and sprat should decrease in the North Sea in two phases, the first at the end of the 1980s and the second at the end of the 1990s and this coincides with two periods of intensification in warming in the North Sea (Beaugrand *et al.* 2008). The NPPEN model also predicted a transient increase in snake pipefish in the North Sea during the first decade of the 21<sup>st</sup> century and this parallels an observed increase in their abundance in the northeastern part of the North Atlantic, which was linked to increased SST (Kirby *et al.* 2006), and also with reports of their increased presence in the diet of North Sea seabirds during this time (Harris *et al.* 2007). The transient increase in snake pipefish predicted by NPPEN during 2000–2008 could therefore, arguably reflect the changing thermal regime of the North Sea providing a temporary window of opportunity favouring this species.

The lesser sandeel and sprat are important prey species for several North Sea seabirds and changes in the abundance of these fish are considered to influence the breeding success of birds such as guillemots (*Uria aalge*, P.), kittiwakes (*Rissa tridactyla*, L.) and Atlantic puffins (*Fratercula arctica*, L.) (Lewis *et al.* 2001; Wanless *et al.* 2005). During the first half of the 21<sup>st</sup> century, our model indicates that an increase or sustained probability of occurrence of North Sea sprat could compensate any reduction in North Sea sandeels (figure IV.2b). Furthermore, even by the end of the 21<sup>st</sup> century the reduction in the probability of occurrence of sprat is more moderate along Scottish coasts of the North Sea, which might help sustain seabird colonies albeit at lower numbers than at present. However, a much more pronounced warming (see Scenario A2, and electronic supplementary material, figure IV.S4) might



precipitate the decrease in the probability of sprat occurrence especially over coastal areas. Such a scenario would extend the foraging journeys of adult seabirds, increasing the time that chicks are left unattended at the nest, further affecting seabird breeding success (Wanless *et al.* 2005). As kittiwakes are surface feeders unlike guillemots, which are pursuit divers, a reduction in coastal sprat may influence kittiwakes especially; guillemots less constrained in their foraging depths may be less likely to encounter food limitation (Wanless *et al.* 2005).

In the North Sea, the reduction in the biomass of cod has already been related to a decrease in the abundance of suitable plankton prey during the fish-larval stage (Beaugrand & Kirby 2010a,b). During the second half of the 21<sup>st</sup> century our analyses suggest that the breeding success of North Sea seabirds may be affected similarly by a reduction in prey occurrence. The North Sea supports a breeding population of about 20 seabird species and among these kittiwakes and puffins may be highly sensitive to the disappearance of lesser sandeels that comprise an important component of their diets (Lewis *et al.* 2001; Poloczanska *et al.* 2004; Frederiksen *et al.* 2005; Daunt *et al.* 2008). As the North Sea warms due to hydroclimatic change it might be expected that warmer water, southern species will colonise suitable habitats in the North Sea (Hiddink & Ter Hofstede 2008). Indeed, colonisation by warm water species newly recorded in the North Sea has already been observed in the both the plankton and the benthos (Beaugrand *et al.* 2009; Lindley *et al.* 2010). Bear and colleagues (Beare *et al.* 2004b) noticed that although anchovies and sardines were very rarely observed during the period 1925-1994 in the northern part of the North Sea, they became more prevalent after 1995. Warmer water fish species have occurred in the North Sea before. For example from 1900 to 1950, there was a commercial fishery in the region for Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (MacKenzie and Myers 2007). In the 1930s, anchovies were exploited in the Dutch Wadden Sea (Boddeke & Vingerhood, 1996). However, under neither climate change scenarios A2 nor B2 did the thermal regime of the North Sea encourage an increase in the European sardine or anchovies within the Northern North Sea where the main seabird breeding colonies currently occur. Anchovies might become exploitable by the second part of the Century as it was in the 1930s (Boddeke & Vingerhood, 1996) but our model indicates it is unlikely to become abundant in the northern part of the North Sea if warming follows Scenario A2 and B2. Our results suggest therefore that neither the European anchovy nor the European sardine will compensate for the adverse biological changes affecting the prey of North Sea seabirds until the end of this century. However, it should be noted that if warming becomes more intense, this figure will undoubtedly change.

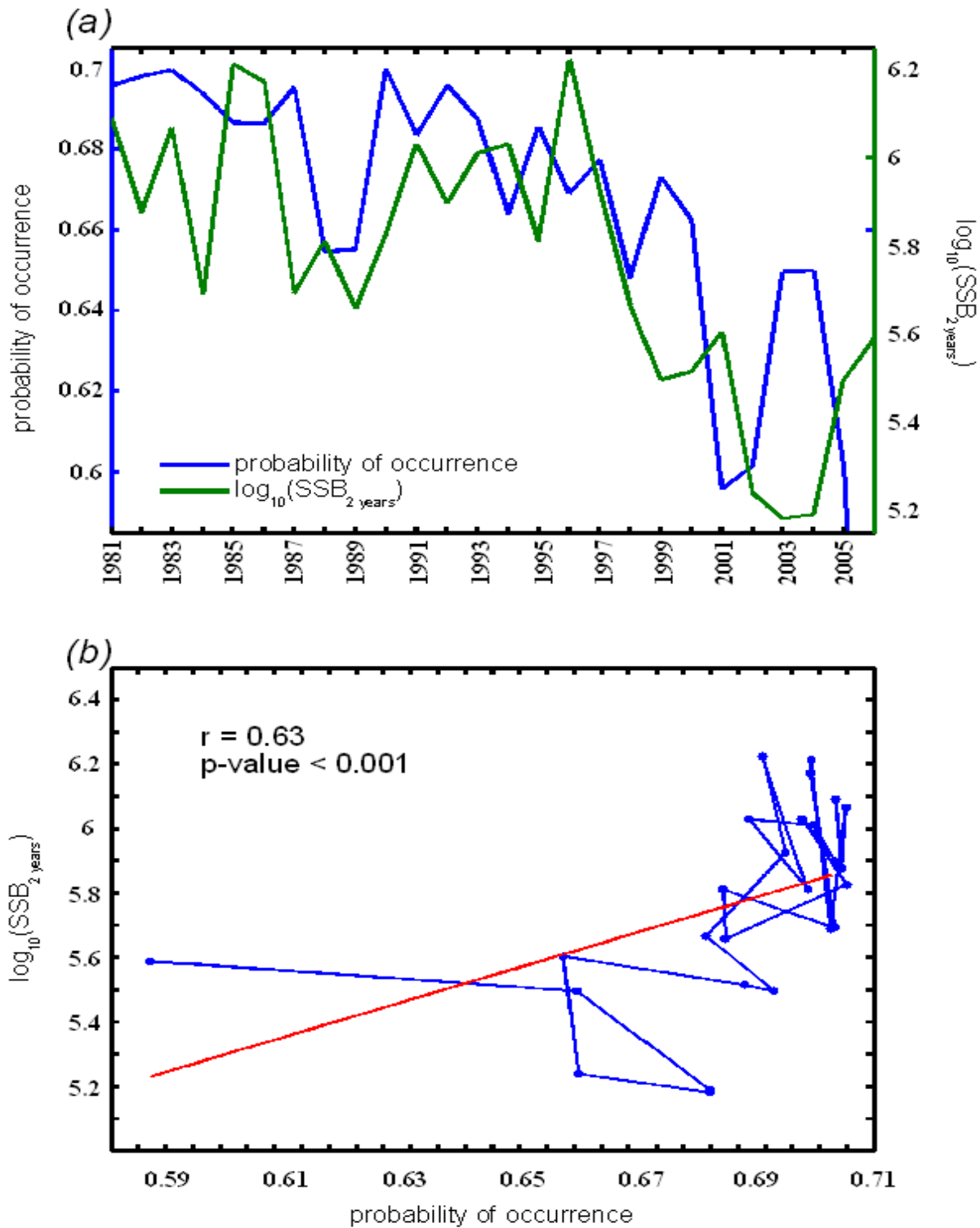


**Figure IV.4 :** Correlation (Spearman's rank correlation) between the probabilities of occurrence modelled by NPPEN with the percentage of the number of actual presence data points in the North Sea for 2000–2008 in the North Sea for (a) lesser sandeel, (b) European sprat and (c) snake pipefish. Only half of the data, not incorporated to the model, were used for validation.



If the preferred fish prey of North Sea seabirds declines in abundance due to a northward movement constrained by their thermal niche, it is worthwhile speculating as to what may happen to current seabird populations. For example, climate-driven changes in the distribution of European sardine have been the cause of latitudinal expansion of the Balearic shearwater, from the French Biscay coast to southern UK coasts (Yésou 2003; Wynn *et al.* 2007). While it seems unlikely that European anchovy, as well as European sardine will occur in sufficient quantity in the North Sea to become a prevalent prey at more northern latitudes for black-legged kittiwakes and common guillemots, some northern seabird species could expand their range southwards to take advantage of any increase in abundance of these two fish. Southern movements of some species previously common in the Northern North Sea have already been observed in response to North Sea warming. This hypothesis implicates a large plasticity for other key environmental factors such as temperature that can become a source of physiological stress even for these endotherm species. How quickly North Sea seabirds may acclimate to a new diet is uncertain since most seabirds have a highly specialised diet and it is unclear whether they have sufficient plasticity to forage on alternative prey species (Grémillet & Boulinier 2009).

There is strong evidence that the North Sea is a tightly coupled ecosystem controlled by the hydroclimatic environment and influenced by trophic interactions (Kirby *et al.* 2009; Beaugrand & Kirby 2010a, b). Previously, we have shown how climate-induced changes in species composition in the benthos, plankton and among fish have altered trophic interactions in the pelagic food web to drive the North Sea towards a new dynamic regime favouring jellyfish in the plankton and decapods and detritivores in the benthos over commercial fisheries. The results we report here extend the influence of hydroclimatic change to include the putative consequences for the small pelagic fishes of the North Sea. In other marine ecosystems where changes in top predators due to overfishing have freed the small planktivorous pelagic fishes from top-down control, the subsequent increase in their abundance has comprised trophic cascades that have influenced plankton abundance and fish recruitment (Frank *et al.* 2005; Daskalov *et al.* 2007). The decline in abundance of planktivorous fish in the North Sea predicted by our model may therefore reinforce further the trophic amplification of a climate signal already witnessed in the North Sea (Kirby & Beaugrand 2009), and also extend this to the avian fauna providing the most comprehensive example yet of the effects of climate-induced ecosystem change. We remind that our model and projections are highly dependent on the intensity of warming (Beaugrand *et al.* In press).



**Figure IV.5** : Comparison (a) and correlation analysis (Spearman's rank correlation) (b) of long term changes of lesser sandeel (two years old) spawning-stock biomasses (SSB, ICES 2010) and the probabilities of occurrences modelled by the NPPEN in area IV for the period 1983–2006.

We used in this paper probable scenarios of SST change (Intergovernmental Panel on Climate Change 2007b). More intense warming, comparable to Scenario A1FI (IPCC 2007), could accelerate the biogeographic movements and the trophic amplification in the North Sea ecosystems.

### **Acknowledgements**

R.R.Kirby is a Royal Society Research Fellow. We thank the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) for financial support. We thank Dr Maud Moison for helpful comments on the figures, and the IFREMER of Boulogne-sur-Mer for helpful advice concerning IBTS surveys.

Supporting Information

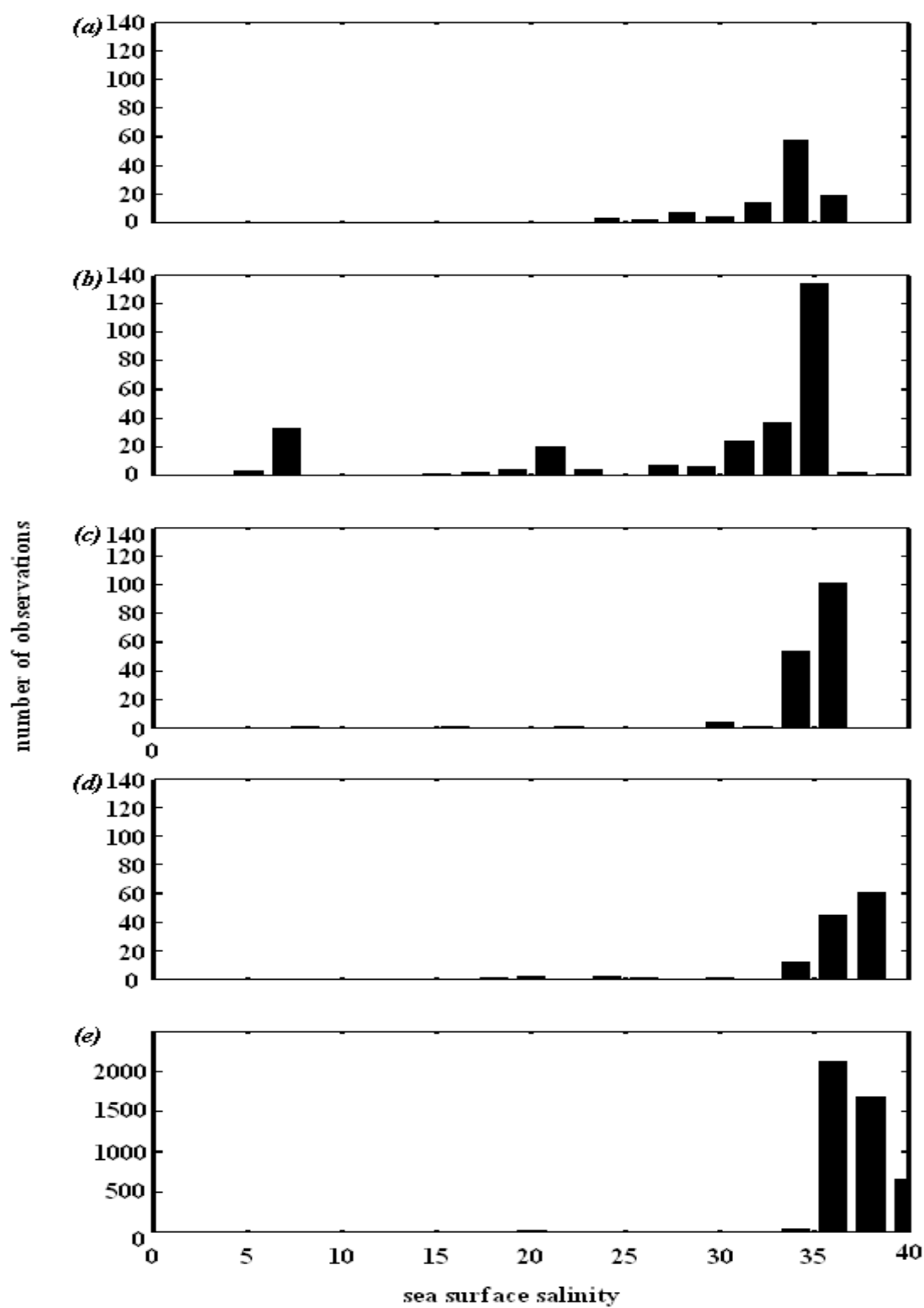


Figure IV.S1 : Salinity preferendum estimated for (a) lesser sandeel, (b) European sprat, (c) snake pipefish, (d) European anchovy and (e) European sardine.

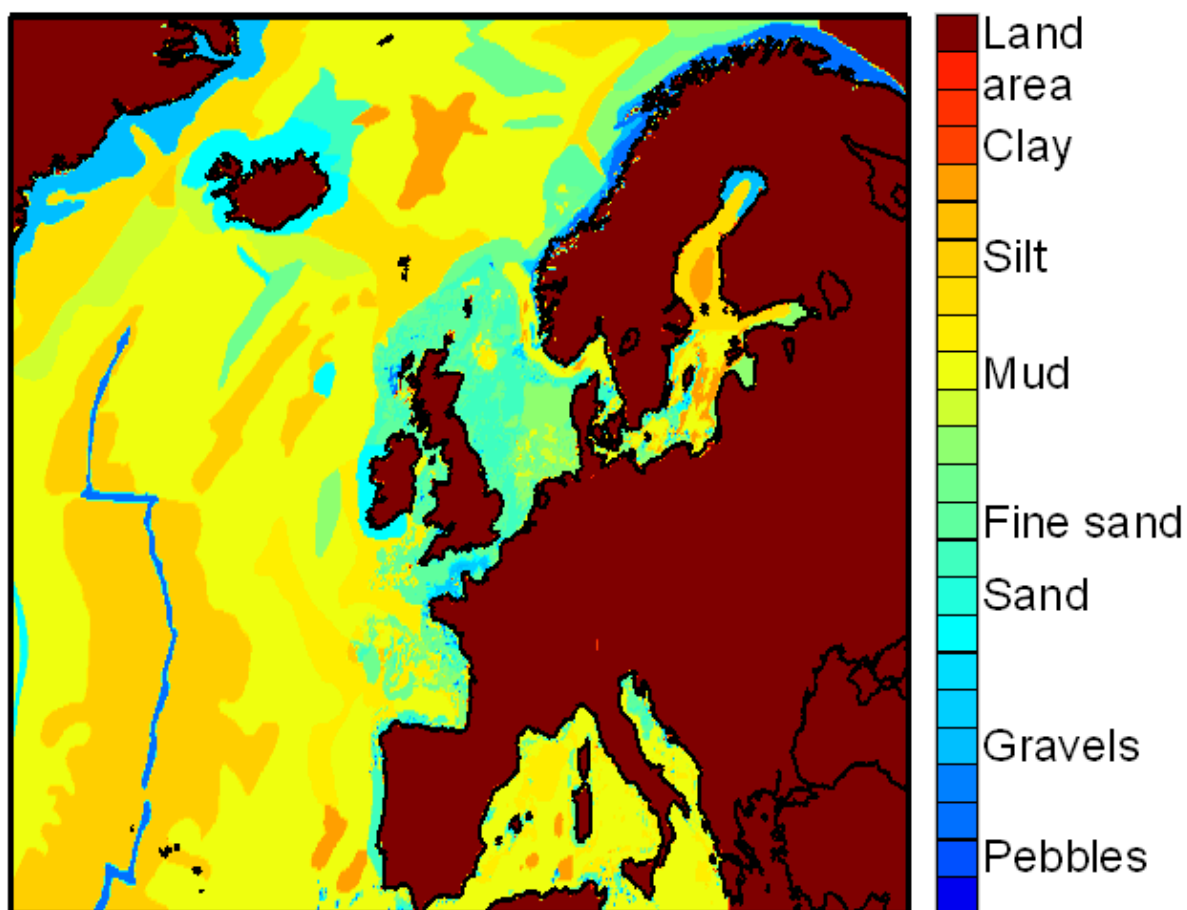


Figure IV.S2 : Spatial distribution of the bottom-sediment type used for the estimation of lesser sandeel spatial distribution.

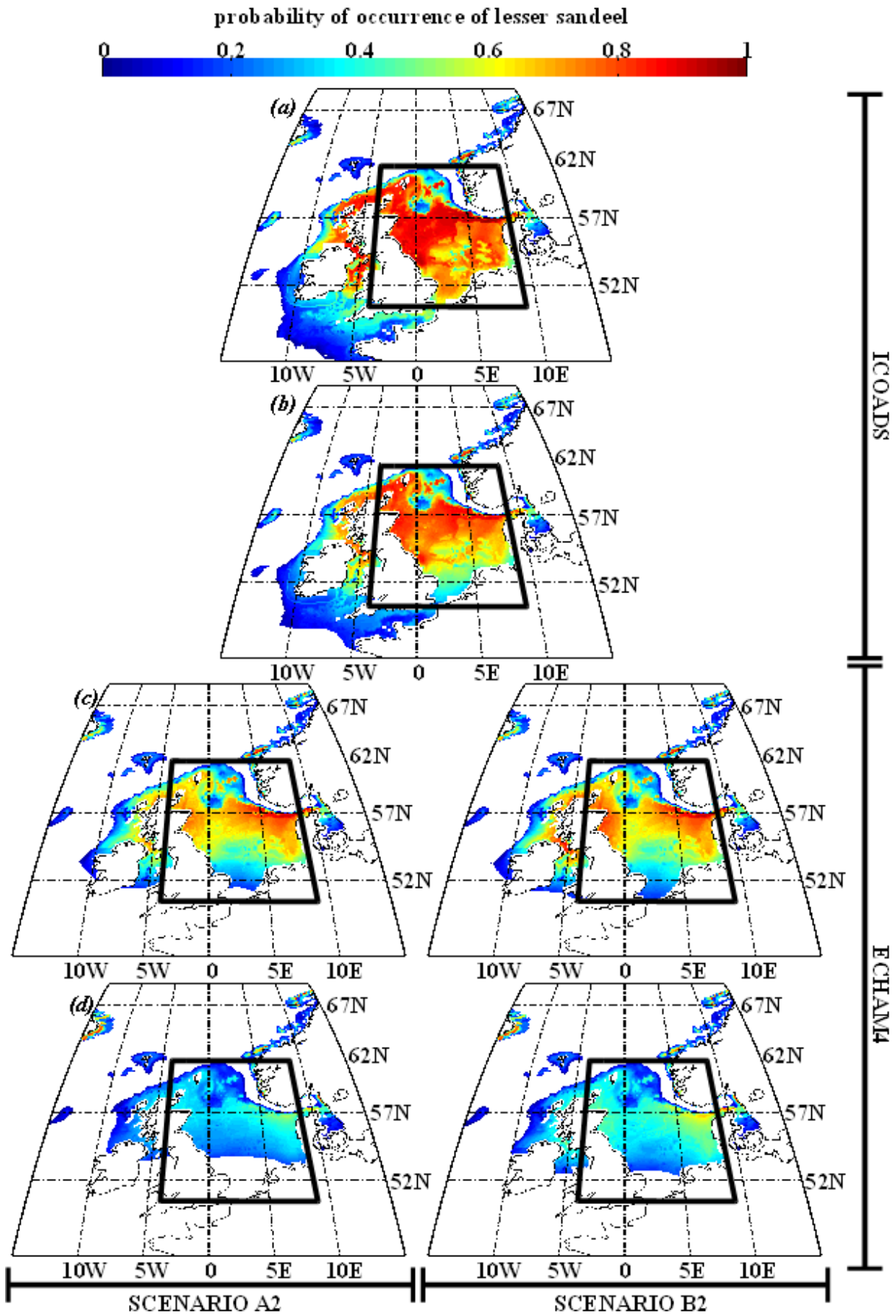


Figure IV.S3 : Estimated probability of occurrence using NPPEN for the time periods 1960–1969 (a), 2000–2008 (b), 2050–2059 (c) and 2090–2099 (d) in the North Sea (bounding box) and adjacent seas for lesser sandeel.

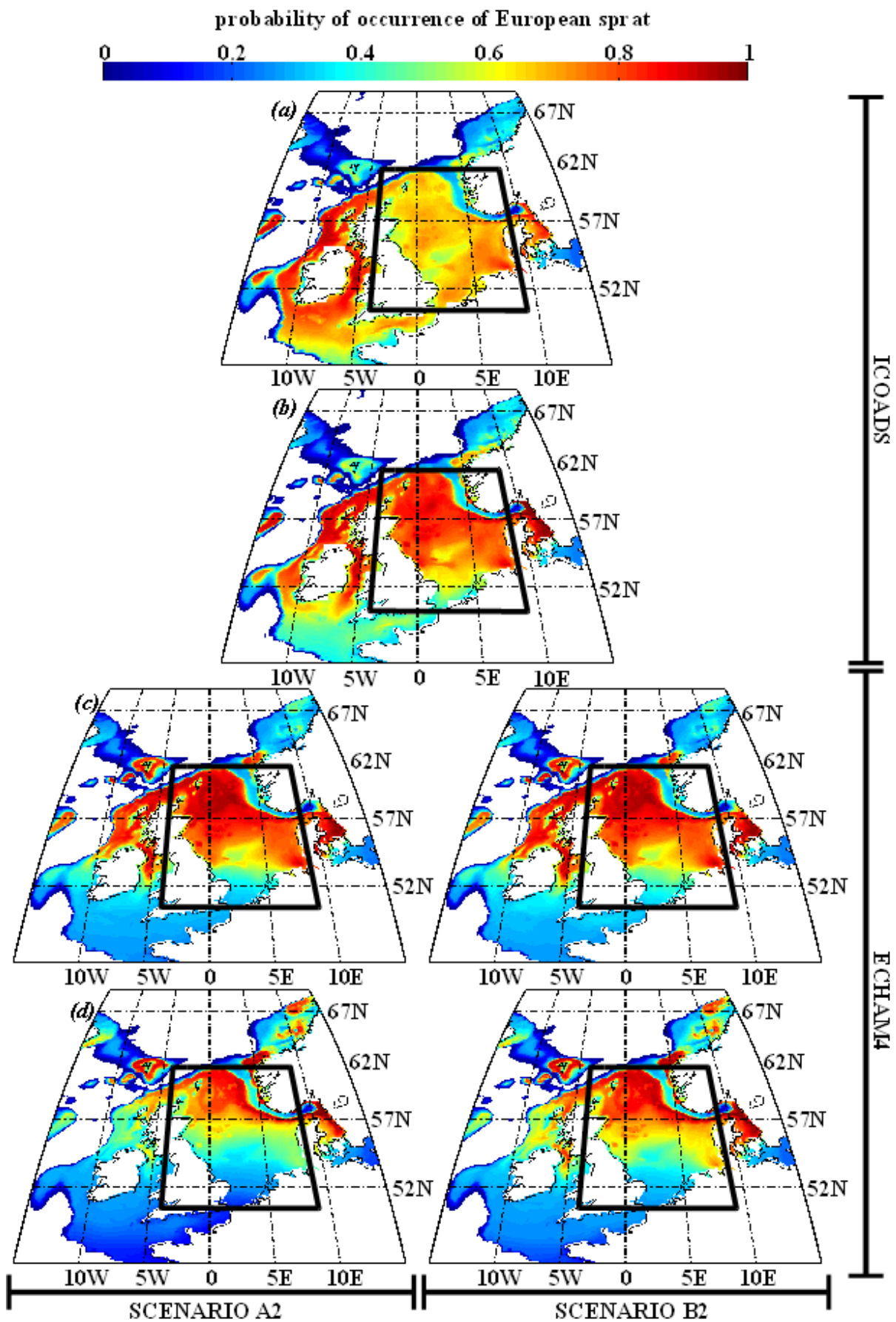


Figure IV.S4 : Estimated probability of occurrence using NPPEN for the time periods 1960–1969 (a), 2000–2008 (b), 2050–2059 (c) and 2090–2099 (d) in the North Sea (bounding box) and adjacent seas for European sprat



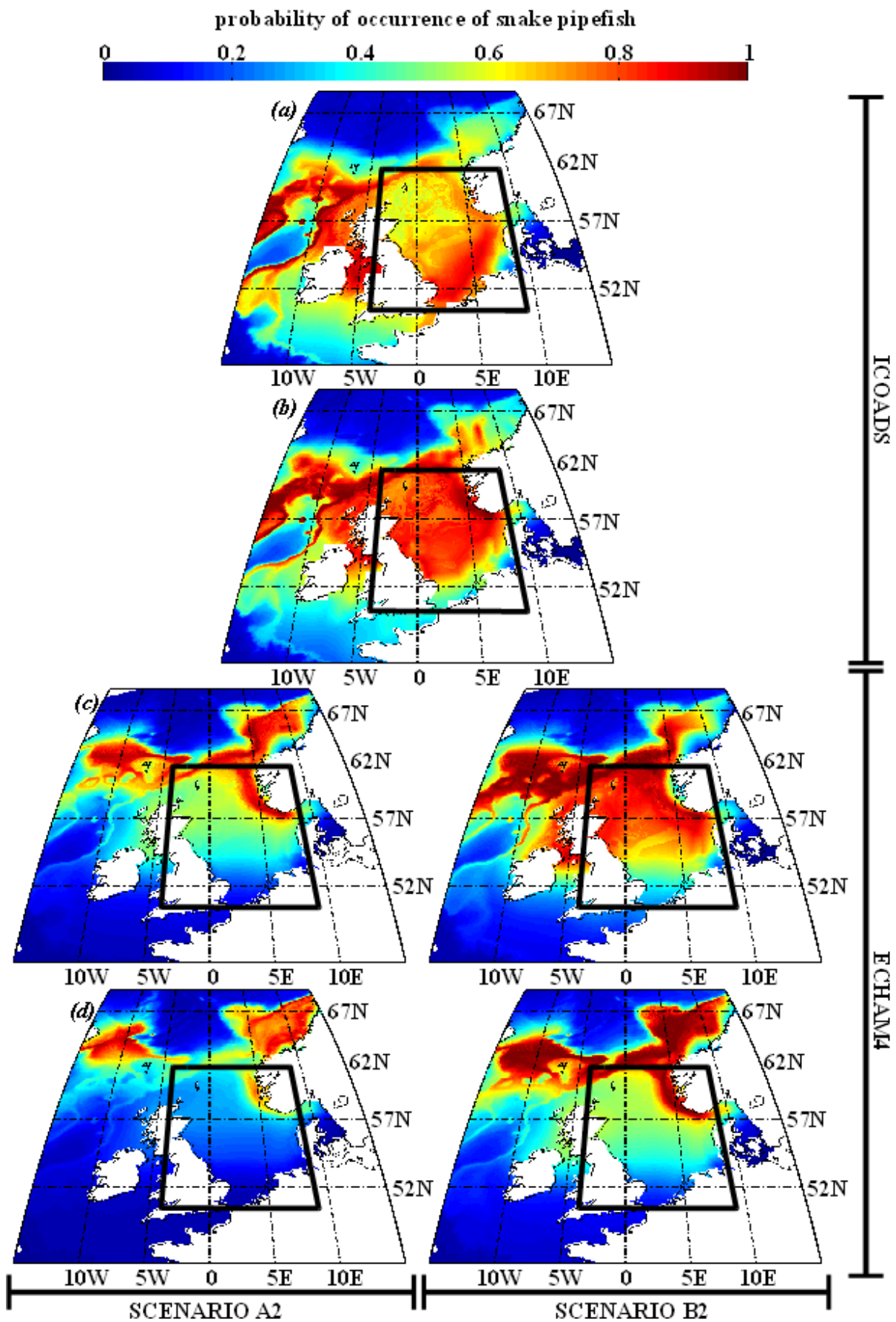


Figure IV.S5 : Estimated probability of occurrence using NPPEN for the time periods 1960–1969 (a), 2000–2008 (b), 2050–2059 (c) and 2090–2099 (d) in the North Sea (bounding box) and adjacent seas for snake pipefish.



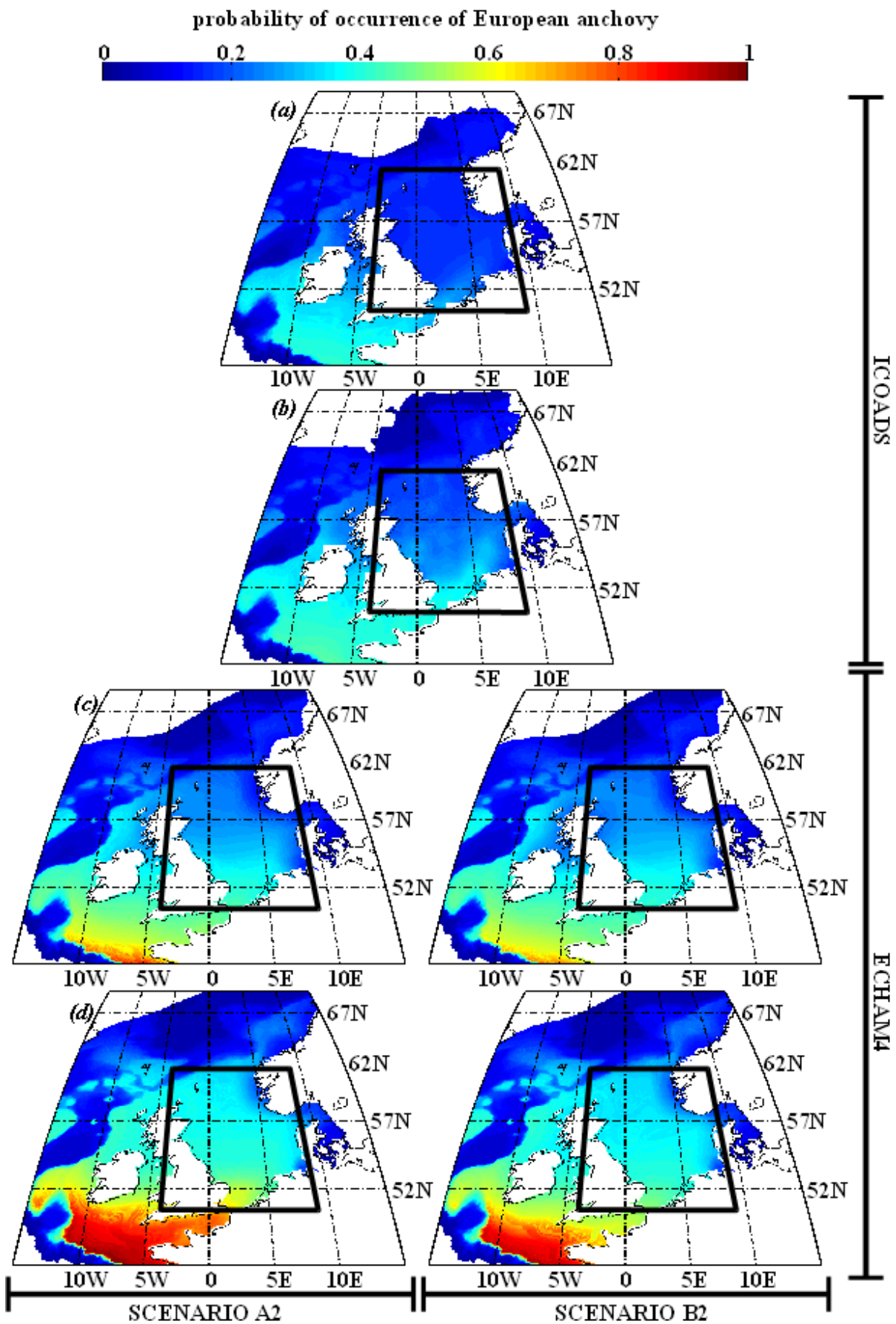
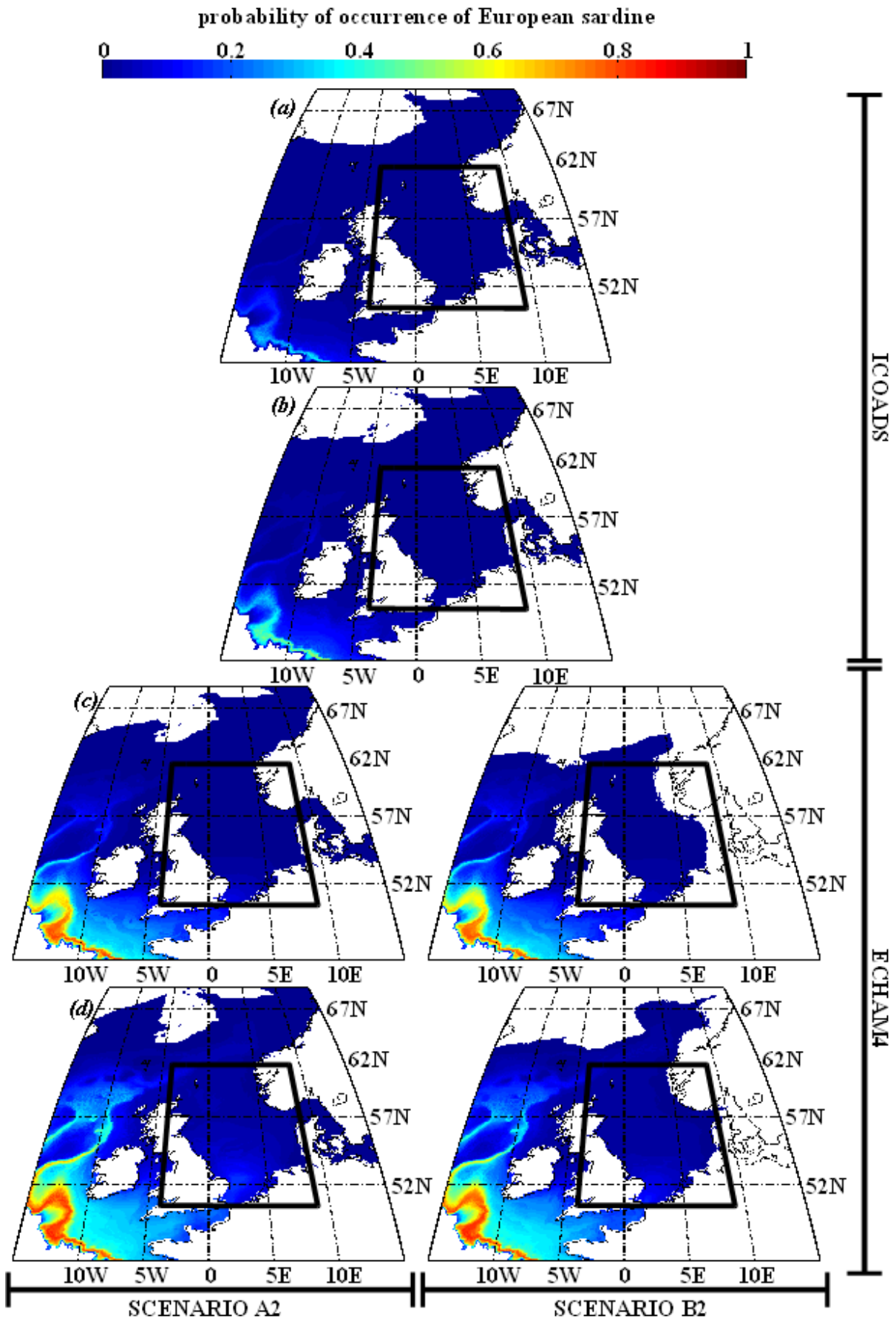


Figure IV.S6 : Estimated probability of occurrence using NPPEN for the time periods 1960–1969 (a), 2000–2008 (b), 2050–2059 (c) and 2090–2099 (d) in the North Sea (bounding box) and adjacent seas for European anchovy.



**Figure IV.S7** : Estimated probability of occurrence using NPPEN for the time periods 1960–1969 (a), 2000–2008 (b), 2050–2059 (c) and 2090–2099 (d) in the North Sea (bounding box) and adjacent seas for European sardine.

---

# CHAPITRE V

*Réchauffement climatique, Calanus finmarchicus et la morue de  
l'Atlantique*

## 1. Avant-propos

L'impact de la variabilité des facteurs environnementaux et climatiques sur les poissons marins (O'Brien *et al.*, 2000) est régulièrement mis en avant pour expliquer les variations observées des stocks de poissons. Par exemple, le recrutement de la morue de l'Atlantique est affecté par des modifications de la NAO (Brander & Mohn, 2004). De plus, la température est désignée comme étant un facteur clef pour le recrutement de la morue (Sundby, 2000 ; Björnsson *et al.*, 2001 ; Pörtner *et al.*, 2001). Une étude a mis en évidence la vulnérabilité de la morue de l'Atlantique aux changements climatiques, quand celle-ci se trouve en bordure de sa niche thermique (Beaugrand *et al.*, 2010). Cette vulnérabilité climatique est exacerbée lorsqu'elle s'applique à des populations déjà atteintes par les effets de la surexploitation (Brander, 2005). De même, le réchauffement climatique a été à l'origine de la réorganisation biogéographique de certaines espèces de poissons (Parmesan & Yohe, 2003 ; Drinkwater, 2005 ; Perry *et al.*, 2005). En 2003, Beaugrand *et al.*, ont mis en évidence l'impact des variations climatiques sur la morue de l'Atlantique via le réseau trophique et, en particulier, via la communauté des copépodes calanoïdes, proies essentielles aux larves et juvéniles de *Gadus morhua* Linnaeus, 1758 (Beaugrand *et al.*, 2003). Plus récemment, Beaugrand & Kirby (2010b) ont montré que les fortes probabilités de présence de la morue coïncident avec de forte abondance de *Calanus finmarchicus* à l'échelle de l'océan Atlantique Nord.

La morue de l'Atlantique est une espèce qui a fait l'objet d'une pêche intensive au 20<sup>e</sup> siècle (Andrews *et al.*, 2006) jusque dans les années 1980. Après le pic des années 1970, le volume des captures a commencé à chuter et ce malgré un effort de pêche équivalent. Comprendre comment et pourquoi les stocks de morue s'effondraient, constituait un défi de tout premier plan (Myers *et al.*, 1996 ; Cook *et al.*, 1997 ; Myers *et al.*, 1997). Comme pour de nombreuses espèces de poisson, l'impact de la surexploitation sur la morue de l'Atlantique est dénoncée (Pauly *et al.*, 2005).

Dans le contexte du changement climatique et dans le cadre de la mise en place de plans de gestion des ressources marines, il devient primordial d'intégrer les effets du réchauffement, pouvant provoquer la diminution de certains stocks (Rose, 2004 ; Kirby *et al.*, 2009), dans les stratégies de gestion durable des pêches (Kell *et al.*, 2005). C'est pourquoi, de nouveaux outils basés sur la niche écologique des espèces sont développés pour tenter de prédire comment les poissons risquent de réagir, en réponse au réchauffement des océans. Ces modèles utilisent des variables écogéographiques, comme la température, la bathymétrie, la distance à la côte et la production primaire (Kaschner *et al.*, 2006). La disponibilité en proies zooplanctoniques étant une variable critique pour des stades clefs du cycle de vie des poissons, il est essentiel de l'utiliser comme une nouvelle dimension pour décrire la niche écologique.

Dans ce chapitre, le modèle NPPEN est utilisé pour modéliser la distribution spatiale potentielle passée, présente et future de la morue en fonction (1) des trois descripteurs de type environnemental précédemment utilisés (SST, bathymétrie et SSS) ; et (2) d'un quatrième descripteur : la présence du copépode calanoïde *C. finmarchicus*. L'étude de l'évolution temporelle des probabilités de présence de la morue a été réalisée sur trois zones géographiques, pour lesquelles une activité de pêche est, ou a été, pratiquée : les eaux autour de Terre-Neuve, la Mer du nord (zone CIEM IV) et les eaux islandaises (zone CIEM Va).

## 2. Données utilisées

### ↳ *Données biotiques*

L'espèce de poisson choisie dans cette étude est la morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*). Les données de présence de la morue proviennent, comme pour les chapitres II, III et IV, de la base de données en ligne FishBase (Froese & Pauly, 2009), complétée avec des données provenant du Conseil International pour l'Exploitation de la Mer (CIEM ; ICES FishMap 2005, 2007), de la littérature et des connaissances scientifiques sur la distribution spatiale de cette espèce. Les observations sont datées et géo-référencées.

Le facteur biotique « proie » utilisé dans cette étude est le copépode calanoïde *C. finmarchicus*. Les données concernant la distribution spatiale de cette espèce ont été récupérées, à partir de cartes de répartition géographique modélisées grâce au NPPEN (Beaugrand *et al.*, en préparation; Fig. V.1a). La probabilité de présence potentielle de *C. finmarchicus* a été cartographiée annuellement de 1960 à 2100 à une résolution de 0,5° de longitude et de latitude.

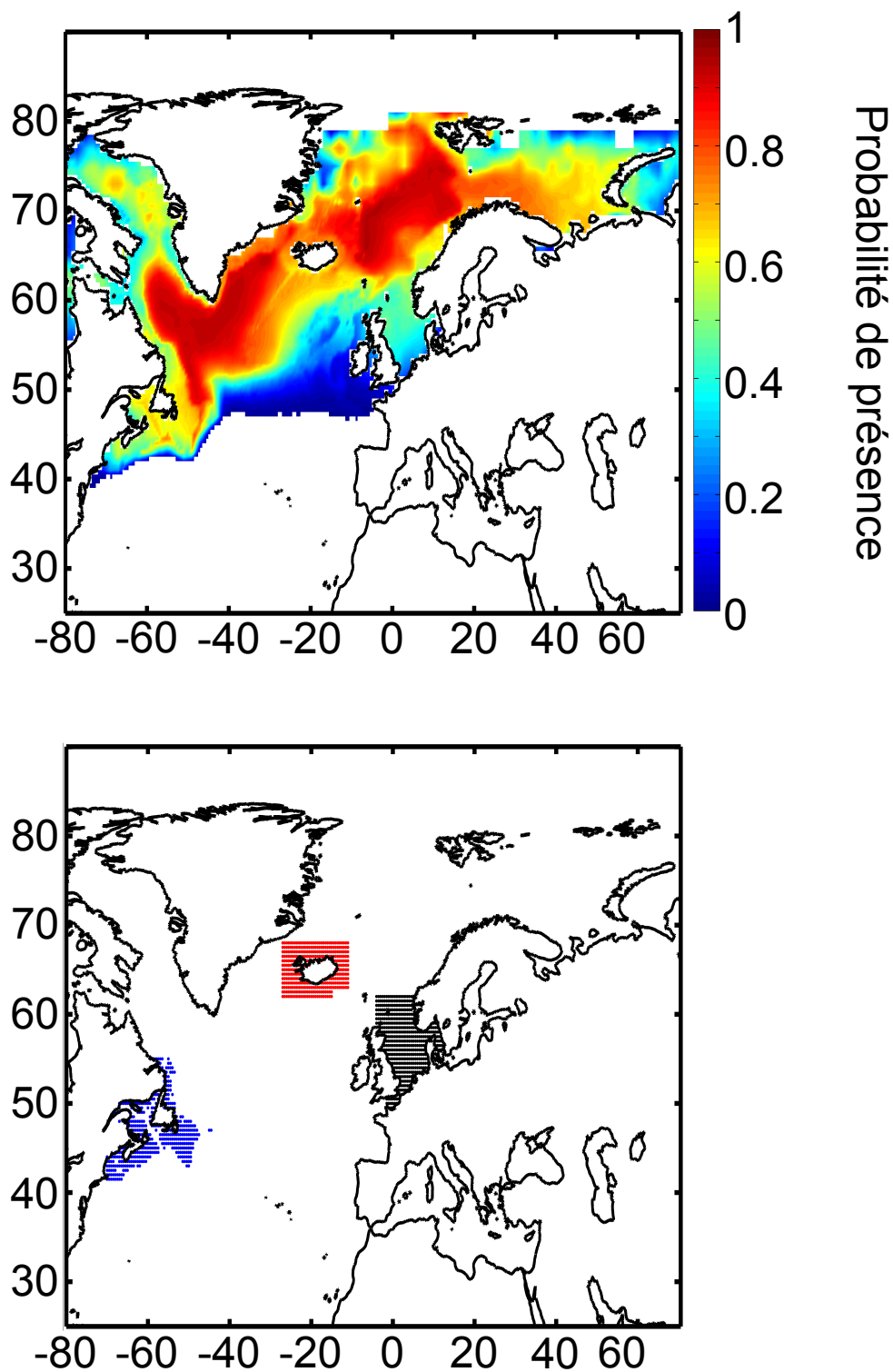
### ⊆ *Données abiotiques*

Comme dans les chapitres précédents, les jeux de données des trois paramètres physiques considérés ont été compilés : la température de surface (SST) de 1960 à 2006 (ICOADS), la bathymétrie, la salinité de surface (SSS). Les scénarios d'évolution du climat SRES A2 et B2 du modèle ECHAM4, de même que les scénarios SRES A1B, B1, COMMIT et PICNTRL du modèle HadCM3, ont été inclus pour modéliser la distribution potentielle future de la morue.

La zone géographique couverte par les trois variables s'étend des latitudes 25°N à 85°N et des longitudes 80°W à 65°E (Fig. V.1). Les valeurs des trois variables sont interpolées en utilisant une méthode bilinéaire avec une résolution de 0,5° de latitude et de 0,5° de longitude, pour créer un jeu de cartes environnementales similaires : une carte de bathymétrie, une carte de SSS et une carte de SST par année, de 1960 à 2100.

### ⊆ *Zone d'études*

Les zones d'études utilisées (Fig. V.1b), pour illustrer l'évolution potentielle de la probabilité de présence de la morue, sont les zones CIEM IV et Va. En Atlantique Ouest, une troisième zone située autour de Terre-Neuve est définie. Elle est limitée au sud et au nord par les latitudes 41,5°N et 55°N et limitée à l'Ouest et à l'Est par les longitudes -70°O et -41,5°O, (Fig. V.1b).



**Figure V.1 :** (a) distribution potentielle de l'espèce *Calanus finmarchicus* durant la décennie 1960–1969 modélisée avec le modèle NPPEN à partir de la SST, de la bathymétrie et de la SSS et (b) zones d'étude de l'évolution annuelle des probabilités de présence potentielle de la morue : zone « Terre-Neuve » en bleu, zone CIEM Va (Islande) en rouge et zone CIEM IV (mer du Nord) en noir.

### 3. Méthode et Analyses effectuées

#### ⊆ *Méthode*

Nous avons utilisé la méthode NPPEN et la méthode d'homogénéisation, lesquelles sont décrites dans les sections précédentes.

#### ⊆ *Analyse 1*

La première analyse consistait à comparer les résultats du modèle NPPEN utilisé avec trois descripteurs environnementaux (SST, bathymétrie, SSS,) à ceux obtenus avec le modèle utilisé avec trois descripteurs environnementaux et un descripteur biotique (SST, bathymétrie, SSS, présence de proie *C. finmarchicus*) (Fig. V.2). L'objet de cette analyse était de mesurer les différences liées à l'utilisation du paramètre biotique *C. finmarchicus*.

#### ⊆ *Analyse 2*

Dans cette deuxième analyse, le NPPEN a été utilisé avec les paramètres SST, bathymétrie, SSS, et avec ou sans le descripteur biotique *C. finmarchicus* (Figs. V.3 à V.5). La probabilité de présence moyenne de la morue de l'Atlantique a d'abord été modélisée pour les périodes 1960–1969, 2000–2006 et 2090–2099 scénario B2 (Fig. V.3). Puis, l'évolution annuelle moyenne des probabilités de présence de la morue a été calculée pour chacune des trois zones de l'étude (zone « Terre-Neuve », zone CIEM Va et zone CIME IV), de 1960 à 2006 (Figs. V.4a et V.5a) et pour la période de 2006 à 2100 (Figs. V.4b, c et d et V.5b, c et d) en fonction des différents scénarios d'évolution du climat.

#### ⊆ *Analyse 3*

La probabilité moyenne de présence de la morue de l'Atlantique a été calculée pour les trois zones prospectées (zone « Terre-Neuve », zone CIEM Va et zone CIEM IV), pour chaque décennie entre 1960 et 2100 et pour chaque scénario d'évolution du climat. Les probabilités moyennes de présence calculées ont été distribuées en dix classes (de 0 à 1). Les distributions en classe ont été reportées sur les figures V.4 et V.5. Seule l'évolution future des probabilités basées sur le scénario B2 a été illustrée et la distribution en classe des probabilités de présence pour la décennie 1960–1969 a été conservée dans chaque graphique à des fins de comparaisons (histogrammes bleus).



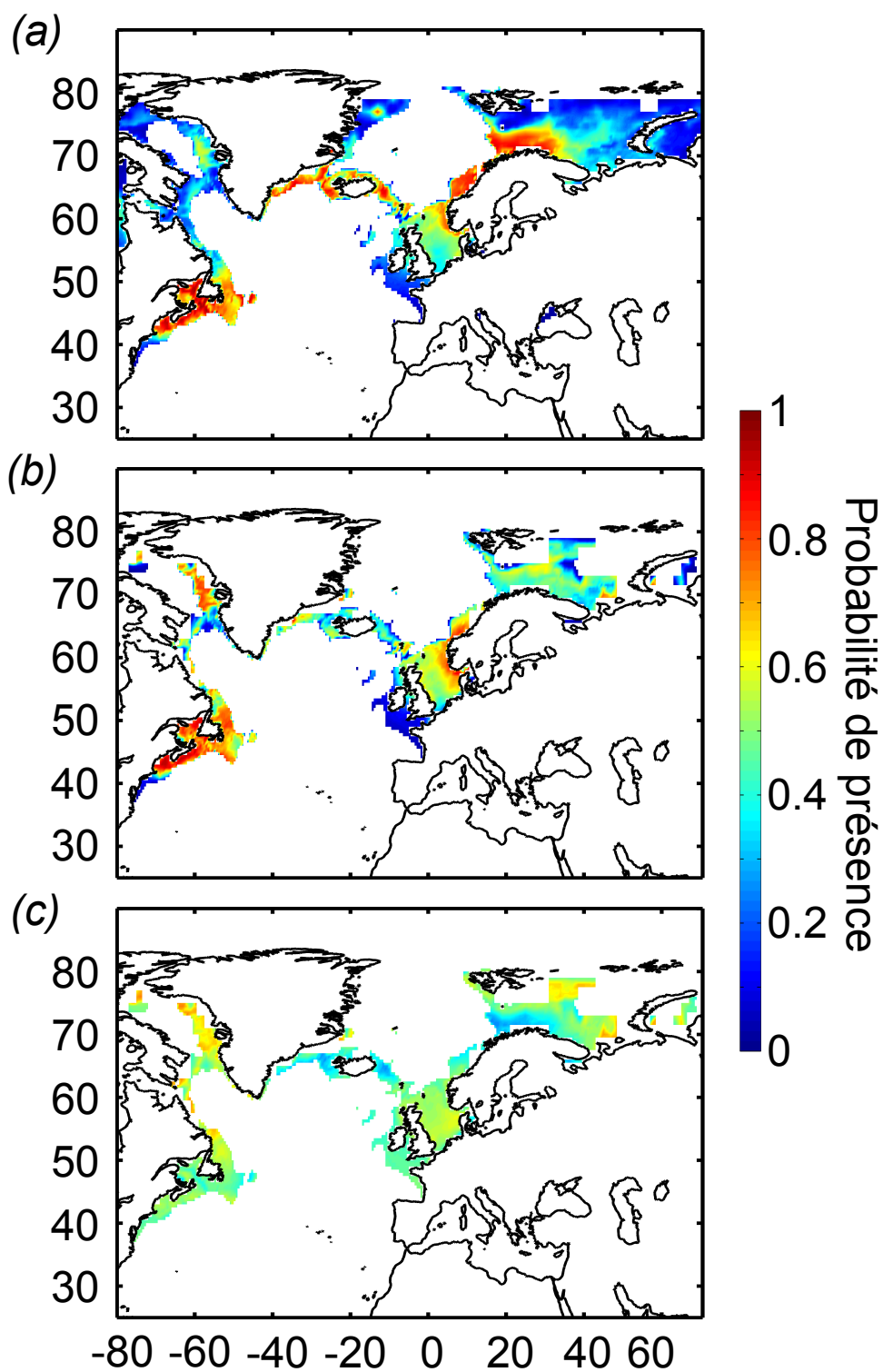
## 4. Principaux résultats obtenus

### ⊆ *Analyse 1*

Les résultats obtenus à l'aide du modèle NPPEN basé sur quatre paramètres (SST, bathymétrie SSS et présence de *C. finmarchicus*) diffèrent des résultats obtenus sans la présence du paramètre biotique « copépoïde » (Figs. V.2 et V.3). Par rapport au modèle utilisé sans paramètre biotique, on note une estimation inférieure de la probabilité de présence de la morue de l'Atlantique en mer de Norvège, mer de Barents, mer de Groenland, dans les eaux islandaises et aux alentours immédiats de Terre-Neuve (Fig. V.2). Par contre, au sud de la mer Nord et en mer du Labrador, les valeurs des probabilités de présence de la morue, calculées par le modèle utilisant la présence de proie, sont supérieures à celles qui sont produites sans le paramètre biotique (Fig. V.2).

### ⊆ *Analyse 2*

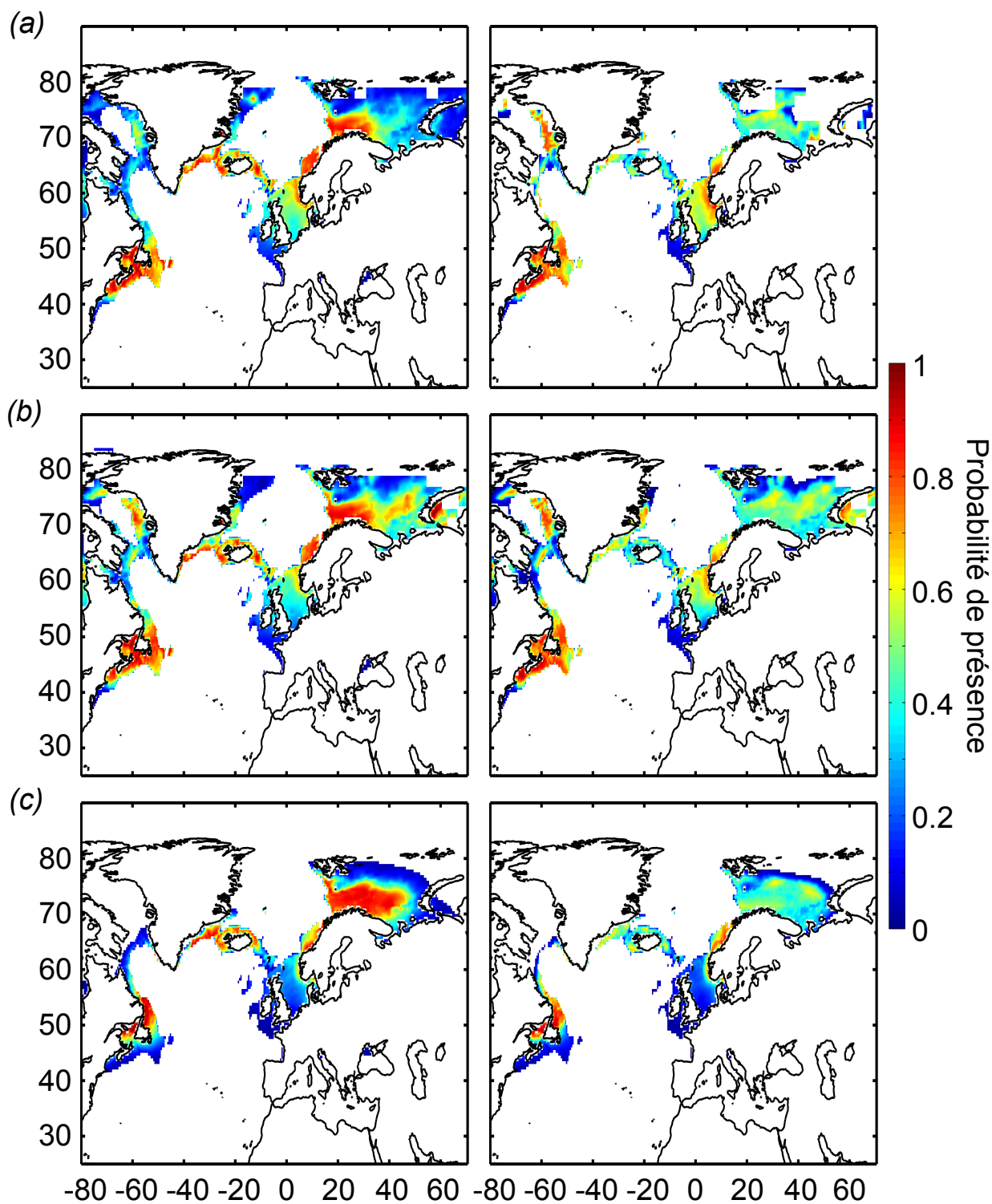
La cartographie de l'évolution des probabilités de présence de la morue en Atlantique Nord montre un mouvement biogéographique de cette espèce dirigé vers le Nord, entre les périodes 1960–1969 et 2000–2006 (Fig. V.3a, b). Le mouvement biogéographique observé est plus prononcé côté Est de l'océan Atlantique (la mer du Nord et la mer de Barents). À l'avenir, ce déplacement latitudinal risque de se poursuivre, et son intensité dépend du type de scénario d'évolution du climat choisi. L'intégration du facteur biotique *C. finmarchicus*, dans la modélisation de la présence de la morue de l'Atlantique, fournit des probabilités généralement inférieures à celles modélisées sans ce paramètre (Fig. V.3). L'amplitude des changements biogéographiques est tempérée par l'utilisation du descripteur biotique.



**Figure V.2 :** Distribution potentielle (probabilité de présence) de la morue de l'Atlantique pour la décennie 1960–1969 modélisée avec le NPPEN à partir de (a) la SST, la bathymétrie et la SSS, (b) la SST, la bathymétrie, la SSS et la présence modélisée de *C. finmarchicus*, et (c) différence des probabilités de présence (a) – (b).

De 1960 à 2006, l'évolution annuelle des probabilités de présence de la morue en Atlantique nord, modélisée par le NPPEN (Figs. V.4a et V.5a), montre trois types de situations différents. Dans la zone « Terre-Neuve », l'évolution à long terme des probabilités de présence est relativement stable, bien qu'avec une variabilité interannuelle prononcée ; dans les deux cas (présence ou non du facteur biotique dans l'analyse) les valeurs de ces probabilités oscillent entre 0,6 et 0,7. En mer du Nord, les valeurs de probabilités sont comprises entre 0,4 et 0,6 et sont globalement plus faibles quand elles sont calculées sans le facteur biotique ; dans les deux cas (présence ou non du facteur biotique dans l'analyse), une nette tendance à la diminution dans cette zone est observée à partir des années 1980. Dans les eaux islandaises, entre 1960 et 2006, si le facteur biotique n'est pas utilisé, les probabilités de présence se situent entre 0,45 et 0,6, elles semblent avoir déclinées très légèrement jusque dans les années 1990, années à partir desquelles elles ont entamé une hausse ; si le facteur biotique est pris en compte, les probabilités de présence calculées sont inférieures à 0,35 et aucune tendance à l'augmentation ou la diminution n'est observée de façon nette.

De 2006 à 2100, l'évolution annuelle des probabilités potentielles de présence de la morue de l'Atlantique (Figs. V.4 et V.5), montre qu'en zone « Terre-Neuve » (Figs. V.4b et V.5b), seuls les scénarios SRES A2 et B2 (lignes bleues) provoquent une chute importante et rapide des probabilités de présence de la morue de l'Atlantique. Avec les scénarios A1B et B1, les probabilités de présence se maintiennent à un niveau stable jusqu'en 2070 ; avec les autres scénarios, COMMIT et PICNTRL, les probabilités de présence n'évoluent pas. L'utilisation ou non du paramètre biotique n'a pas d'influence sensible sur l'évolution des probabilités en zone « Terre-Neuve ». En Mer du Nord (Figs. V.4c et V.5c), seuls les scénarios COMMIT et PICNTRL (lignes verte et turquoise) prévoient le maintien d'une présence équivalente à celle actuelle. Tous les autres scénarios prédisent une chute progressive et irréversible de la présence de la morue; l'utilisation ou non du paramètre biotique n'a pas d'influence sensible sur l'évolution des probabilités. Enfin, en Islande (Figs. V.4d et V.5d), l'analyse pratiquée, sans le facteur biotique, montre une stabilisation des probabilités à un niveau plus faible qu'avant 2006 quelque soit le scénario utilisé. Une hausse très faible des valeurs des probabilités de présence annuelles est attendue, dans le cas où le facteur « présence de proie » est considéré (Fig. V.5d).



**Figure V.3** : Distribution potentielle (probabilités de présence) de la morue de l'Atlantique pour les périodes temporelles 1960–1969 (a), 2000–2006 (b) et 2090–2099 scénario B2(c), modélisée avec le NPPEN. Les paramètres pris en compte sont : la SST, la bathymétrie, la SSS (colonne de gauche et droite) et la présence modélisée par le NPPEN de *C. finmarchicus* (colonne de droite).

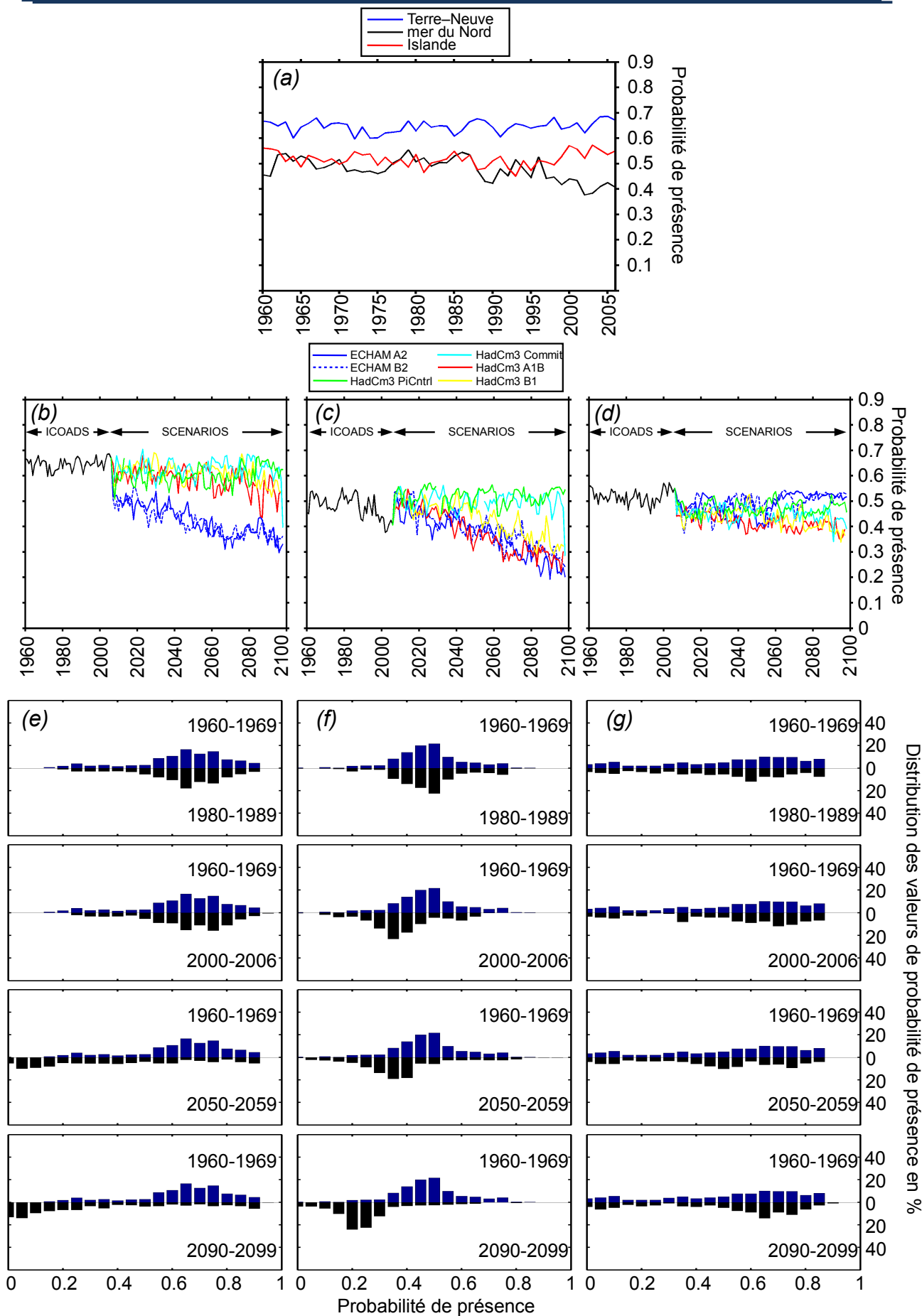
### 5 Analyse 3

Les trois régions marines constituent des habitats aux potentiels d'accueil de la morue différents et fluctuants dans le temps (Figs. V.4e, f et g et V.5e, f et g).

L'étude de l'évolution des probabilités de présence, entre les périodes 1960-1969 et 1980-1989, montre peu de changements et ce quelque soit la zone considérée. Entre les périodes 1960-1969 et 2000-2006, des changements sont observables en mer du Nord uniquement, représentés par un affaiblissement dans leur ensemble des probabilités de présence de la morue (Figs. V.4f et V.5f). Après 2050, seule la zone CIEM Va islandaise conserve une distribution de probabilités similaire à celle des années 1960-1969. En mer du Nord, le glissement de la majorité des probabilités vers des valeurs plus faibles s'accroît. Du côté de Terre-Neuve, le même phénomène est prédit à partir de la période 2050-2059.

La comparaison de la décennie 1960-1969 entre les figures V.4 et V.5 montre que, de façon général, l'utilisation du paramètre biotique ne modifie pas la distribution des probabilités de présence en zone « Terre-Neuve ». En mer du Nord, l'utilisation du paramètre biotique estime les probabilités supérieures (entre 0,6 et 0,8) à celles produites sans ce paramètre (entre 0,4 et 0,6). Dans les eaux islandaises, l'utilisation du paramètre biotique ne permet pas aux probabilités de présence de dépasser la valeur 0,7. Sans le paramètre biotique, le modèle évalue que les probabilités de présence de la morue peuvent atteindre la valeur de 0,9.

L'évolution des probabilités de présence de la morue de l'Atlantique, décennie par décennie, diffère sensiblement quand est pris en compte le facteur biotique proie dans le modèle. Dans la zone « Terre-Neuve », l'utilisation du facteur biotique concentre un peu plus les probabilités de présence vers des valeurs très faibles proche de 0,1. En mer du Nord, le glissement vers des valeurs plus faibles de la distribution des probabilités s'opère entre les périodes 1960-1969 et 2000-2006, mais il est moins intense quand est inclut le facteur biotique proie dans la modélisation. Autour de l'Islande, l'évolution des probabilités de présence ne semble pas être affectée par l'utilisation ou non du paramètre biotique proie.



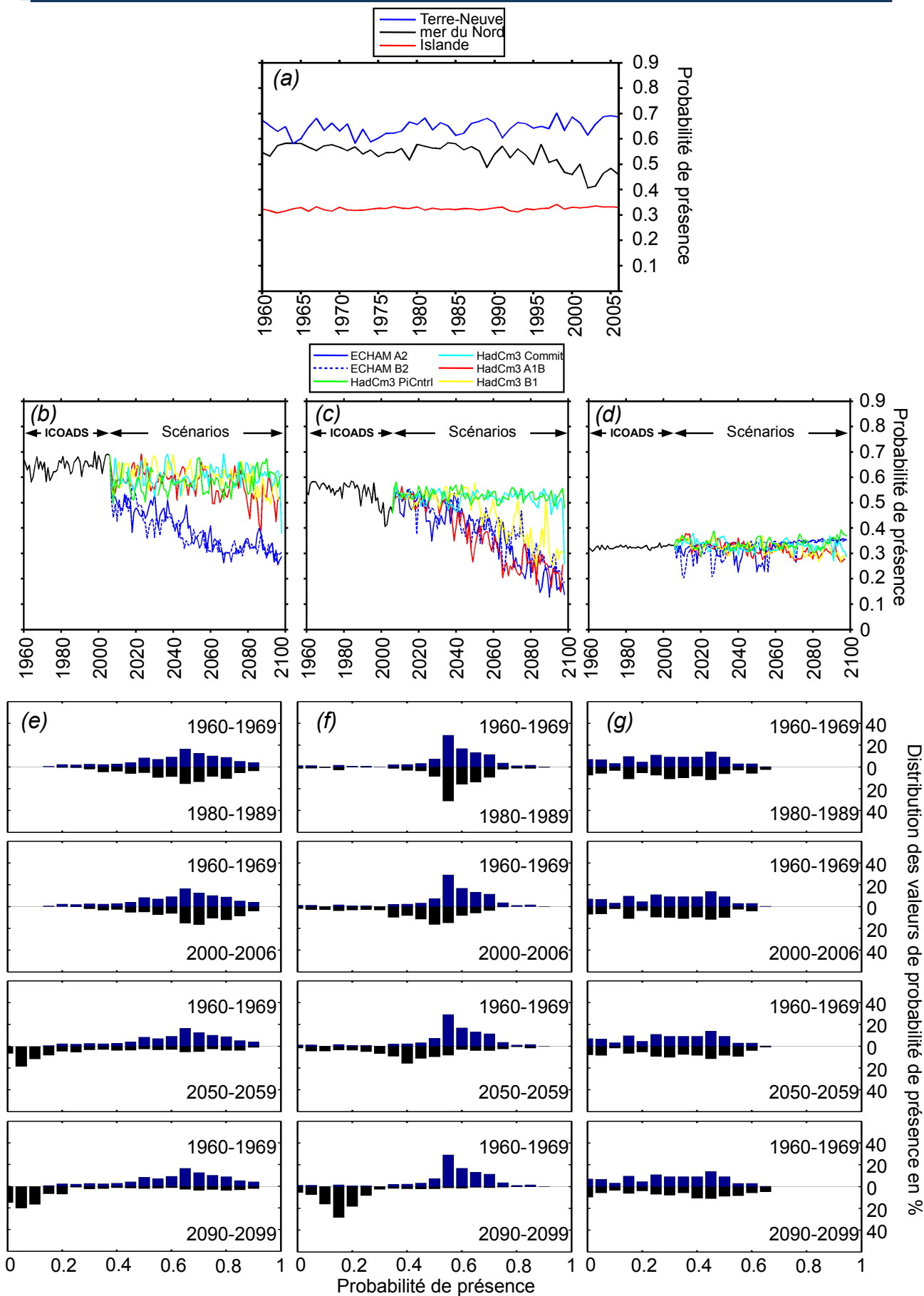
**Figure V.4 :** Évolutions annuelles de la probabilité de présence de la morue calculée, sans *C. finmarchicus*, à Terre-Neuve (en bleu), en mer du Nord (en noire) et en Islande (en rouge) modélisées, par le NPPN de 1960 à 2006 (a) et en fonction des scénarios d'évolution du GIEC Terre-Neuve (b) en mer du Nord (c) et en Islande (d). Comparaison des distributions des probabilités de présence de la morue, entre les périodes 1960–1969/1980–1989, 1960–1969/2000–2006, 1960–1969/2050–2059 et 1960–1969/2090–2099, à Terre-Neuve (e), en mer du Nord (f) et en Islande (g).

## 5. Discussion

L'objectif de ce chapitre était d'appliquer le modèle NPPEN pour modéliser la distribution spatiale de la morue de l'Atlantique, en utilisant une dimension supplémentaire pour en définir la niche écologique: la présence de sa proie *C. finmarchicus*. Cette étude permet d'effectuer une comparaison des performances du modèle, utilisé avec ou sans ce paramètre biotique essentiel pour la survie des larves de morue de l'Atlantique.

Kirby & Beaugrand (2009) ont mis en évidence l'amplification de l'impact du réchauffement climatique le long de la chaîne trophique en mer du Nord, depuis les organismes planctoniques jusqu'aux poissons. Les résultats obtenus dans ce chapitre montrent des probabilités de présence de la morue différentes quand le paramètre biotique proie est utilisé. La présence de *C. finmarchicus* comme descripteur dans le modèle augmente les valeurs de probabilité de présence de la morue au sud de la mer du Nord, en mer de Barents et au nord de Terre-Neuve, mais baisse les valeurs de probabilités le long des côtes norvégiennes et au sud du Québec (Figs. V.2 et V.3). Le phénomène de déplacement biogéographique vers le nord, qui affecte la morue de l'Atlantique, semble atténué ou comme ralenti (Fig. V.3 à V.5) quand est utilisé le facteur proie, pour cartographier et estimer la présence de la morue au cours des décennies 2050–2059 et 2090–2099.

L'examen des cartes de distribution de l'espèce *C. finmarchicus* modélisées par le modèle NPPEN (décennie 1960-1969 Fig. V.1), révèle une estimation de la présence de ce copépode en mer du Nord inférieure à celle réellement observée (CPR Team, 2004).





Un des objectifs de ce chapitre était d'utiliser le modèle NPPEN pour comprendre les évolutions différentes des stocks de morues dans des régions distinctes de l'Atlantique Nord. Beaugrand & Kirby (2010a) ont montré que des stocks de morues en Atlantique Nord-Est, aux répartitions géographiques bien distinctes (un en mer du Nord et un en Islande) réagissaient différemment au forçage climatique. La différence dans leur répartition géographique correspond une différence dans leur localisation au sein de la niche écologique. Des populations présentes dans les régions comme la mer du Nord, se situant en limite inférieure de la niche écologique (préférendum thermique centré sur des températures entre 9°C et 10°C), seront plus sensibles à de petites modifications de la température de leur environnement. En Islande, les eaux marines plus froides sont en adéquation avec le centre de la niche thermique de la morue, le réchauffement climatique est moins susceptible d'y influencer les populations. Outre-Atlantique, les eaux de Terre-Neuve disposent de conditions climatiques et environnementales restées à la fois stables et favorables à la présence de l'espèce. D'après les résultats obtenus dans ce chapitre, la disparition et la non-reconstruction des stocks au Canada, malgré la mise en place de moratoires de pêche pour limiter les conséquences de la surexploitation (Pauly, 1998 ; Pauly *et al.*, 1998 ; Christensen *et al.*, 2003 ; Worm *et al.*, 2005), ne sont pas dues à un changement de l'environnement occupé par la morue l'Atlantique mais bien à l'exploitation intensive qu'a subit cette espèce. En mer du Nord, la situation est différente, petit à petit, cette zone devient défavorable à la présence de la morue. Ainsi, la chute constatée dans les débarquements (Brander *et al.*, 2006) ne peut être imputée uniquement à l'effet de la surpêche dans cette zone.

---

*DISCUSSION*

*CONCLUSIONS*

*PERSPECTIVES*

# 1. Discussion

## 1.1. Le modèle NPPEN

La recherche réalisée dans le cadre de cette thèse s'est appuyée sur le concept de la niche écologique, *sensu* Hutchinson, et d'un modèle d'habitat. Cette démarche a permis de (1) cartographier la distribution spatiale moyenne des poissons et (2) de proposer des scénarios d'évolution géographique des ressources marines et spécialement des poissons marins à fort intérêt commercial ou écologique. Ce travail s'inscrit dans le contexte très particulier du changement climatique, où la distribution des espèces risque de subir de forts déplacements latitudinaux (Parmesan & Yohe, 2003 ; Deutsch *et al.*, 2008). Pour pouvoir évaluer l'impact du réchauffement climatique sur la répartition spatiale des poissons marins, il convient de disposer d'informations fiables sur leur distribution spatiale actuelle. Or, il s'avère que ces informations restent encore parcellaires, le plus souvent représentées sous la forme d'un trait côtier (Louisy, 2002) ou d'un ombrage (FAO) sur une carte, codées de façon binaire (présence certaine, absence).

Nous avons donc créé un nouveau modèle d'habitat basé sur la distance généralisée de Mahalanobis et proposons, pour la première fois, un test non-paramétrique pour évaluer sa significativité. Le modèle d'habitat NPPEN cartographie la distribution spatiale d'une espèce en fonction de l'adéquation entre les contraintes de sa niche écologique et les ressources offertes par l'habitat disponible. Ce modèle a le très gros avantage de ne requérir que des données de présence, ce qui le rend fort utile à macro-échelle pour étudier la biogéographie des espèces marines, pour lesquelles les données de présence sont seules disponibles (Brotons *et al.*, 2004 ; Guinotte *et al.*, 2006). Le nouveau modèle NPPEN est donc plus adapté pour répondre aux objectifs de la thèse que les modèles fonctionnant obligatoirement à partir de la présence et l'absence ou basé sur l'abondance, tels les modèles additifs généralisés (GAM ; Hastie & Tibshirani, 1990), les modèles linéaires généralisés (GLM ; McCullagh & Nelder, 1983), les méthodes neuronales (ANN ; Lek *et al.*, 1996 ; Mastrotillo *et al.*, 1997) ou les arbres de classification (CART, Thuiller *et al.*, 2003).

L'autre avantage, conféré par l'utilisation de données d'observation pour reconstruire la niche écologique, est de ne pas en définir les contours de façon arbitraire et de ne pas avoir besoin d'utiliser de seuils ou de règles de décision pour en déterminer les limites. En ce sens, le NPPEN constitue une alternative aux modèles déjà existants, utilisés pour certains dans le milieu marin (Rose, 2005 ; Kaschner *et al.*, 2006 ; Cheung *et al.*, 2008a, b). Ces outils décrivent la niche écologique sous différentes formes, conditionnant ainsi leurs prédictions. Les modèles BIOCLIM, HABITAT et le modèle AquaMaps (Kaschner *et al.*, 2007), sont basés sur une niche écologique aux formes imposées, décrivant respectivement : un volume rectiligne, une enveloppe convexe et un trapèze (Carpenter *et al.*, 1993 ; Kaschner *et al.*, 2006). Cette vision simplifiée de la niche comporte le risque d'exclure, de façon non justifiée, des points géographiques de l'aire de répartition des organismes (Carpenter *et al.*, 1993). Ainsi, il est primordial, avec ce genre de modèle, de définir le plus justement possible les contours de la niche, et donc d'avoir une bonne connaissance des exigences environnementales de l'espèce étudiée. En 1993, Carpenter *et al.* (1993) pour résoudre ces problèmes, présentèrent le modèle DOMAIN qui utilise la métrique de similarité point par point de Gower (Legendre & Legendre, 1998). Néanmoins, un seuil de significativité de cette métrique doit être établi. De la même façon, le modèle de l'entropie maximale (MAXENT ; Philips *et al.*, 2006) a besoin qu'un seuil précis et exact soit défini pour pouvoir fournir des résultats robustes.

La quantité et la qualité des données de présences sont des paramètres déterminant pour tous les types de modèles d'habitat (Stockwell & Peterson, 2003). La pré-procédure d'homogénéisation du modèle NPPEN permet d'éviter les problèmes liés à l'absence de plan d'échantillonnage. Les données sont fortement hétérogènes. Si souvent l'hétérogénéité est réelle (Fig. III.2 et Figs. Annexes III.S3-S9), elle peut parfois subvenir à cause du contexte socio-économique (concentration de la pêche dans certains secteurs déterminée par le contexte juridique ou économique). Les espèces étudiées ne présentent pas toutes les mêmes intérêts commerciaux et scientifiques. De plus, des espèces rares ou à la niche écologique très étroite, ou encore des espèces migratrices à la niche écologique multimodale, peuvent ne pas être observées en quantité suffisante pour pouvoir valablement estimer les contours de la niche. La procédure d'homogénéisation qui a été mise en place a permis d'améliorer significativement la modélisation par le modèle NPPEN (Figs. II.6 et III.3). L'exemple de la modélisation de la distribution spatiale d'organismes tels que le sprat européen ou *Calanus finmarchicus* illustre le comportement différent du NPPEN, en fonction de la représentativité des données de présence. Bien qu'en nombre réduits, les données de présence du sprat européen (Chapitre III) sont réparties sur la totalité de la niche et permettent donc une modélisation de la distribution spatiale satisfaisante. Par contre, les données de présence de *C.finmarchicus* (Chapitre V), bien qu'en très grand nombre, étaient concentrées que sur un sous-ensemble de la niche. Il a été donc nécessaire de compléter la niche empiriquement.

Le caractère non-paramétrique du test de permutations du modèle NPPEN permet de s'affranchir du besoin de la normalité des variables utilisées, avantage très intéressant en écologie, où cette condition est rarement remplie (exemple : la bathymétrie). La normalité des données limite l'application de modèles tels que l'analyse factorielle de la niche écologique (ENFA ; Hirzel, 2001 ; Hirzel et al., 2002) pour laquelle des transformations de normalisation sont indispensables au préalable. Enfin, le faible nombre de variables environnementales utilisées pour décrire la niche écologique des espèces (température de surface, bathymétrie, salinité et nature du fond, Figs II.1, III.2 et IV.S1-S2) peut être considéré comme un désavantage ou une limitation, de prime abord. Toutefois, à macro-échelle, un soin particulier dans le choix des descripteurs par une connaissance rigoureuse des facteurs qui influent le plus sur la distribution des organismes, par exemple en effectuant une analyse en composantes principales (ACP), permet de considérer comme bénéfique ce faible nombre de descripteurs utilisés, faisant du modèle NPPEN un outil simple aux paramètres d'utilisation (« inputs ») facilement définissables.

Le modèle NPPEN est basé sur la distance généralisée de Mahalanobis (Mahalanobis, 1936). Cette distance prend en compte les différences d'échelles entre les descripteurs environnementaux, contrairement à la distance Euclidienne ou à la distance de Gower utilisée dans le modèle DOMAIN (Legendre & Legendre, 1998). Elle considère aussi la corrélation entre descripteurs, ce que ne permettent ni la distance Euclidienne et a fortiori la distance de corde (Fig. II.4).

Comme tous les modèles d'habitat, le modèle NPPEN est probablement sensible à l'autocorrélation spatiale des données abiotiques. (Diniz-Filho *et al.*, 2003 ; Segurado *et al.*, 2006 ; Dormann, 2007). Cependant, l'autocorrélation spatiale semble toucher plus fortement les techniques de régressions telles que le GAM ou le GLM (Dormann, 2007) et ses possibles effets sur le NPPEN sont limités par la procédure d'homogénéisation utilisée dans la préparation des données. Nous avons aussi noté un effet de bord géographique avec le modèle NPPEN. Les probabilités de présence calculées en limite géographique (interface continent et mer) sont à interpréter avec plus de précautions. En effet, la probabilité peut chuter fortement près de telles interfaces sans raison écologique (Fig. II.6). Cet effet peut être limité empiriquement (voir Reygondeau & Beaugrand 2010).

A la vue de ces différents avantages, la distance de Mahalanobis est une métrique de plus en plus utilisée dans les modèles d'habitat. Néanmoins, l'approche NPPEN est également novatrice dans la façon dont est utilisée cette distance. Le NPPEN teste la distance de Mahalanobis par un test non paramétrique de permutations qui provient d'une simplification du test proposé par (Mielke *et al.*, 1981, Beaugrand & Healouët, 2008). Ce test a l'avantage de fournir des probabilités de présence plutôt que de se contenter de classer les distances mesurées par déciles (Nogués-Bravo *et al.*, 2008) et, de s'affranchir de la multi-normalité des variables contrairement au  $D^2$  testé par un  $\chi^2$  (Ibañez, 1981) ou à la procédure de décomposition factorielle de la distance de Mahalanobis (MADIFA ; Calenge *et al.*, 2008).

## 1.2. Impacts du réchauffement climatique sur la distribution spatiale des poissons marins

Les dernières estimations scientifiques font état d'un réchauffement global du système planétaire d'environ 0,8°C depuis le début du 20<sup>e</sup> siècle. Les observations indiquent que 84% du réchauffement du système planétaire a eu lieu dans les océans (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007b). Une des premières conséquences attendues du changement climatique sur les organismes vivants est le déplacement latitudinal des espèces vers les pôles (Parmesan & Yohe, 2003). Ce mouvement biogéographique a déjà été observé à la fois dans le milieu terrestre et dans le milieu marin (Thomas & Lennon, 1999; Beaugrand *et al.*, 2002a; Parmesan & Yohe, 2003; Perry *et al.*, 2005). Les scientifiques ont pu estimer et chiffrer la distance parcourue par les espèces au cours de ces mouvements biogéographiques. Une méta-analyse réalisée sur plus de 1700 espèces ou groupes taxonomiques, a montré une migration moyenne de l'ordre de 610 m.an<sup>-1</sup> pour 279 de ces espèces au cours du siècle dernier (Parmesan & Yohe, 2003). Thomas & Lennon (1999) ont détecté, chez 59 espèces d'oiseaux terrestres au Royaume-Uni, un déplacement latitudinal de 945 m.an<sup>-1</sup> entre la fin des années 1970 et 1990. Au 20<sup>e</sup> siècle, plus de la moitié des espèces de papillons européens ont effectué un déplacement biogéographique à la vitesse moyenne de 5 km.an<sup>-1</sup> (Parmesan *et al.*, 1999).

Les changements biogéographiques, mis en évidence dans le milieu marin, sont plus prononcés notamment en raison de l'absence de barrière physique entre les différentes régions océaniques. En 2009, Beaugrand *et al.* (2009) ont calculé qu'un groupe d'espèces pseudo-océaniques caractéristiques des eaux tempérées-chaudes s'était déplacé de 1000 km en moyenne vers le Nord, en 48 ans et à raison de plus de 23 km en moyenne par an. Ces changements ont été clairement détectés le long des côtes européennes. Un assemblage d'espèces de copépodes calanoïdes, jadis présent uniquement dans le golfe de Gascogne, est maintenant identifié jusqu'à l'ouest des côtes norvégiennes, représentant un mouvement biogéographique de près de 1000 km en une vingtaine d'années (Beaugrand *et al.*, 2002a). Certains isothermes ont migré de 19 km par an en moyenne sur la même période. En parallèle, de nombreuses études ont rapporté l'apparition d'espèces de poissons tropicaux, nouvelles dans le golfe de Gascogne, et leur migration progressive le long du talus continental européen jusque dans les eaux britanniques et la mer du Nord (Quéro *et al.*, 1998 ; Brander *et al.*, 2003, Stebbing *et al.*, 2002). Une étude récente a analysé les changements à long-terme de la répartition spatiale de 90 espèces de poissons en mer du Nord (Perry *et al.*, 2005). Durant la période étudiée (1977 à 2001), la mer du Nord s'est réchauffée d'à peine 1,05°C en moyenne.

Pourtant sur les espèces de poissons ayant leur limite nord ou sud de répartition dans la mer du Nord (36 espèces), 15 ont migré en réponse au réchauffement des eaux.

Le modèle NPPEN produit des cartes de distributions spatiales actuelles des espèces, comparables et complémentaires à celles obtenues à partir d'autres modèles (RES, FAO, Cheung *et al.*, 2008, 2009), ou à partir des connaissances des scientifiques et professionnels de la pêche (ICES-FishMap ; <http://www.ices.dk/marineworld/ices-fishmap.asp> ; Louisy, 2002). Durant cette thèse, le NPPEN a également été utilisé pour modéliser la distribution spatiale passée et future des poissons et notamment celle des espèces commercialisées. L'objectif était d'estimer si le NPPEN pouvait retracer et quantifier, en termes de surface d'habitat, les changements biogéographiques observés chez les poissons marins depuis 1960 et d'évaluer ces changements dans le futur.

Les cartes de distribution obtenues montrent, effectivement, une réorganisation de la distribution spatiale de toutes les espèces étudiées entre la décennie 1960–1969 et la période 2000–2005 (Figs. III.V et S11 à S19). Basé sur l'ensemble de l'océan Atlantique Nord, le calcul des pertes et gains d'habitats géographiques montre des bilans contrastés. Les espèces comme le sprat, l'anchois, et la sardine européens, aux préférences thermiques plus chauds, sont les espèces qui ont gagné le plus d'habitat potentiel, entre 200 000 et 300 000 km<sup>2</sup>, suivies par l'églefin et la sole commune dans une moindre mesure (moins de 100 000 km<sup>2</sup>). En revanche le turbot n'a pas gagné de nouvelles zones d'habitat et les deux espèces de lieu, aux préférences thermiques plus froids, en ont perdu.

L'intensité du réchauffement climatique (scénarios A2 ou B2) va définir la valeur des bilans biogéographiques des espèces à affinités tempérées-chaudes (A2 ou B2). Par exemple, la sole commune et le chinchard de l'Atlantique verront leurs distributions se réduire dans le cas d'un scénario A2, le plus pessimiste, alors qu'une évolution des températures de type scénario B2 leur permettront de coloniser de grandes surfaces. Par contre, les espèces dites tempérées ou subarctiques connaîtront, quelque soit le scénario d'évolution, une réduction de leur surface d'habitat. La vitesse de cette perte sera sensible au scénario d'évolution des températures. Ces chiffres font juste le bilan des gains et des pertes, l'étude plus précise des cartes (Fig. III.) situe mieux les endroits où auront lieu ces modifications.



Les poissons marins seront très probablement dans l'incapacité de s'acclimater à l'échelle d'un demi-siècle à de nouvelles contraintes environnementales (Helaouët & Beaugrand, 2009 ; Beaugrand & Kirby, 2010a). Les modifications biogéographiques des poissons modélisées en Atlantique Nord (Figs. II.7 et III.4 et Annexes III.S10-III.S19) constituent leurs réponses face aux modifications de leurs habitats. Les valeurs des paramètres environnementaux de l'habitat disponible ne seront plus en adéquation avec les domaines de tolérance des espèces vis-à-vis de ces paramètres, en d'autres termes, l'habitat ne remplira plus les conditions de la niche écologique des espèces. Un tel mécanisme n'est pas sans conséquences sur la viabilité des populations, amenées à effectuer ces déplacements biogéographiques. Celles-ci ne sont pas assurées de trouver une autre aire de répartition valable, permettant leur pérennisation. Il en résulte un phénomène de contractions de l'aire de répartition pouvant conduire à la disparition d'un organisme. Par exemple, au milieu du Pléistocène (-300 000 ans avant J.C.), un réchauffement climatique naturel a provoqué une réduction et une fragmentation de l'habitat du mammouth laineux (*Mammuthus primigenius*, B ; Nogués-Bravo *et al.*, 2008). De plus, toutes les espèces n'ont pas les mêmes capacités de déplacements, nécessaires pour rester dans un milieu en adéquation avec leur niche (Pearson, 2006).

La vitesse des changements de répartition des différentes espèces va être réglée par leur capacité « migratrice » mais surtout par la largeur de leur niche. Une espèce au préférendum thermique plus spécialisé sera amenée à répondre plus vite au réchauffement des eaux. L'incertitude, sur la vitesse et l'ampleur des changements modélisés par le NPPEN, est illustrée par l'utilisation des différentes familles de scénarios d'évolution du climat, du plus modéré au plus fort (Fig. II.10) (Beaugrand *et al.*, In Press). De plus, au sein d'une espèce, l'impact du climat sur les poissons, n'est pas le même selon que la population étudiée se trouve géographiquement en limite ou au centre de sa niche. Les populations de morues de l'Atlantique situées en mer du Nord, sont en limite inférieure de leur niche écologique. Elles sont donc plus sensibles au réchauffement des eaux que celles situées géographiquement dans les eaux islandaises où le régime thermique correspond au centre du préférendum thermique de l'espèce (Beaugrand & Kirby, 2010a, b).

Si les scientifiques des pêches ont développé un grand nombre d'outils pour simuler et tenter de prédire la dynamique des stocks de poissons exploités (Hilborn & Walters, 1992 ; Daskalov, 1999 ; Cardinale & Svedäng, 2004 ; Miller, 2007), les modèles prédisant les effets du climat sur les mêmes ressources commencent seulement à être utilisés (Kaschner *et al.*, 2007, Cheung *et al.*, 2008a). Pourtant, l'un des enjeux des plans de gestion durable des stocks de poissons est de pouvoir comprendre et anticiper les effets conjoints, et interactifs, de la pêche et du réchauffement climatique (Jurado-Molina & Livingston, 2002; Rose, 2004 ; Lehodey *et al.*, 2006 ; Mieszkowska *et al.*, 2007 ; Rouyer *et al.*, 2008). Ces effets peuvent être additifs ou multiplicatifs, la surexploitation augmentant la sensibilité des stocks de poissons et de l'écosystème marin à la variabilité climatique (Perry *et al.*, 2010 ; Planque *et al.*, 2010). Agissant en synergie, l'impact conjoint de l'exploitation et du réchauffement climatique peut précipiter l'effondrement de stocks de poissons, comme, par exemple, celui de la morue de l'Atlantique en mer du Nord (Ottersen *et al.*, 2006 ; Beaugrand *et al.*, 2008 ; Kirby *et al.*, 2009).

### 1.3. Propagation du réchauffement climatique le long du réseau trophique

L'hypothèse d'un effet « junk-food » (Wanless *et al.*, 2005 ; Österblom *et al.*, 2008) est un concept régulièrement utilisé pour expliquer les déclinés observés de populations d'organismes du milieu marin, lors de la survenue de profonds changements dans la qualité de leurs ressources alimentaires (Harris & Wanless, 1997 ; Romano *et al.*, 2006 ; Österblom *et al.*, 2008). En cas d'indisponibilité de proies de bonne qualité, les espèces sont dans l'obligation soit, d'augmenter leurs efforts et leurs dépenses d'énergie à la recherche de nourriture, soit d'utiliser une ou plusieurs ressources disponibles, de qualité pas forcément équivalente (Whitfield, 2008). La restructuration de l'écosystème peut être causée par des changements biogéographiques et phénologiques, induits par le climat (Weijerman *et al.*, 2005 ; Alheit, 2007). En mer du Nord, l'impact du changement de régime des années 1980 s'est répercuté et amplifié le long du réseau trophique, des producteurs primaires, en passant par les consommateurs supérieurs, impactant même les détritivores (Reid, 2005 ; Kirby & Beaugrand, 2009). Ces changements ont contribué par exemple à la diminution du taux de survie des larves de morue de l'Atlantique, expliquant en partie l'importante chute de la biomasse des reproducteurs observée en mer du Nord (Beaugrand *et al.*, 2003). Dans le Pacifique Nord, entre l'Alaska et la Russie, les otaries de Steller (*Eumetopias jubatus* Schreber, 1776) ont du faire face à un changement dans la disponibilité et la diversité de leurs proies, modulé par la variabilité climatique (Francis *et al.*, 1998 ; Lehodey *et al.*, 2006). Elles ont pu changer leur régime alimentaire composé habituellement de harengs et de lançons pour un régime basé sur le lieu et la goberge, beaucoup plus faibles en qualité énergétique, mais en abondance bien supérieure (Rosen & Trites, 2000). La plasticité du régime et le comportement alimentaire des espèces vont conditionner leur résilience à cet effet « junk-food » (Grémillet *et al.*, 2008 ; Österblom *et al.*, 2008).

Durant ces 40 dernières années, les oiseaux marins de la mer du Nord ont connu des chutes dans leur succès de reproduction. Cette chute est en partie reliée à un changement de dominance des proies (Frederiksen *et al.*, 2005 ; Wanless *et al.*, 2005). Le lançon nordique et le sprat européen, espèces consommées préférentiellement par les oiseaux, tels que le guillemot de Troïl (*Uria aalge*, P) ou la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*, L) en mer du Nord, ont connu depuis 2004 d'importantes variations de leur abondance ou de leur qualité énergétique individuelle (Wanless *et al.*, 2005, 2007). En parallèle, l'entélure, espèce à la valeur énergétique très faible (Harris *et al.*, 2007, 2008), a vu sa population augmenter (Kirby *et al.*, 2006 ; Fleischer *et al.*, 2007 ; van Damme & Couperus, 2008) et est, donc, de plus en plus observé dans les captures des oiseaux. Les mouettes tridactyles, appartenant à de nombreuses colonies d'Angleterre et d'Écosse, qui ont nourri leurs poussins avec l'entélure ont connu un succès reproducteur très faible en 2005 et 2006 (Mavor *et al.*, 2006, 2008 ; Harris *et al.*, 2007, 2008). De nombreux poussins nourris avec de l'entélure ont été retrouvés morts au nid, soit étouffés par une proie qu'ils ont été incapables de gober dans son intégralité, soit de malnutrition n'ayant pas d'autres proies proposées par les adultes.

Au cours de cette thèse, le nouveau modèle NPPEN a été utilisé pour évaluer si des changements biogéographiques des espèces communément consommées par les oiseaux marins, pouvaient expliquer le patron de disponibilité des proies observé en mer du Nord. Les résultats montrent qu'effectivement, la mer du Nord en se réchauffant ne peut plus répondre aux exigences de la niche écologique du lançon nordique, centrée autour de 8 et 12°C (Figs. IV.2a,b et IV.3a). Il en résulte une chute de l'abondance du lançon nordique. En parallèle, est observée une augmentation de la présence du sprat européen et de l'entélure, aux niches thermiques centrées entre 8 et 15°C (Figs. IV.1, IV.2a,b et IV.3a). Ces changements ont pu être retrouvés par modélisation grâce au NPPEN. Le modèle montre une chute de la probabilité de présence moyenne du lançon nordique en mer du Nord, de 0,7 à 0,5 entre 1995 et 2006. Durant la même période, les probabilités de présence moyennes de l'entélure et du sprat européen sont passées de 0,5 à 0,8 (Fig. IV.2).

Si le réchauffement de la mer du Nord se poursuit, la température va progressivement sortir des limites du préférendum thermique du lançon nordique (13°C). L'abondance de ce poisson en mer du Nord, selon les prédictions effectuées par le modèle NPPEN, risque de poursuivre sa chute (Fig. IV.3b), conduisant à une disparition du lançon nordique des eaux de la mer du Nord (Fig. IV.2a). L'alternative « sprat européen » pourra rester valable jusqu'au milieu du siècle, à condition que les individus retrouvent une valeur énergétique suffisante (Fig. IV.3b). L'arrivée d'espèces comme l'anchois et la sardine européens, par la façade Atlantique, pourrait constituer une ressource de substitution, si la plasticité du régime alimentaire des oiseaux le permet (Grémillet *et al.*, 2008). Dans le Pacifique, les Guillemots de Troil ont trouvé une alternative à la raréfaction, induite par l'augmentation des températures durant l'évènement El-Niño de 1992–1993, de leurs proies habituelles représentées par plusieurs espèces du genre *Sebastes* (*Sebastes* spp), en se nourrissant d'anchois californiens (Oedekoven *et al.*, 2001). En revanche, la possibilité qu'auront la sardine et l'anchois européens à s'établir en mer du Nord est très faible (Fig. IV.2 et IV.3). En effet, leurs préférendums thermiques sont centrés autour de 18 et 20°C (Fig. IV.1c et d), ces températures ne seront pas atteintes en mer du Nord durant ce siècle. L'éventualité d'un déplacement des populations d'oiseaux vers le nord, pour suivre la ressource, et donc de rester dans un environnement favorable, fait l'objet de recherches (Peterson *et al.*, 2002 ; Huntley *et al.*, 2008 ; Gregory *et al.*, 2009). Cette possibilité semble être fonction de la vitesse de réaction des oiseaux marins aux changements induits par le climat sur leurs habitats habituels (Devictor *et al.*, 2008).

L'application du modèle d'habitat NPPEN sur les proies des oiseaux marins permet de visualiser les changements possibles dans la biogéographie d'espèces de niveaux trophiques différents et les désynchronisations de ces changements entre proies et prédateurs. Nos projections dépendent de l'intensité du réchauffement. Un réchauffement plus fort du type A1FI ("Fossil Intensive" ; IPCC, 2007b) pourra conduire à des altérations plus fortes et surprenantes de la trophodynamique de l'écosystème de la mer du Nord. À l'avenir les modèles d'habitat pourront permettre de comprendre et prévoir ces changements ainsi que leurs conséquences sur l'écosystème marin. Le cas de la morue de l'Atlantique, espèce à fort intérêt commercial, évoqué auparavant, est un exemple qui montre l'importance d'outils capables de prédire les conséquences des changements biogéographiques qui ont lieu au sein de l'écosystème marin pour les professionnels de la pêche.

## 2. Épilogue

### 2.1. Conclusions

Cette thèse s'est déroulée dans le cadre des Conventions Industrielles de Formation par la Recherche (CIFRE), entre scientifiques et professionnels du secteur de la pêche : les Collectivités Maritimes Étaploises (CME). L'objectif de ce projet était d'évaluer l'impact du changement climatique sur les ressources halieutiques dans l'océan Atlantique Nord-Est et d'en prévoir l'évolution si le réchauffement global se poursuit. L'évaluation de l'impact du changement climatique s'est fait via une modélisation mathématique qui s'est appuyée sur des nouveaux outils numériques. Cette thèse contribue à une meilleure connaissance (1) de la distribution spatiale des ressources, (2) des conséquences possibles du changement climatique sur les poissons et niveaux trophiques supérieurs et (3) à moyen terme à augmenter la réactivité des pêcheurs face aux changements possibles des ressources pour minimiser les pertes de chiffres d'affaires lors des périodes transitoires (disparitions d'espèces compensées par l'arrivée d'autres). Basé sur le concept de niche écologique au sens d'Hutchinson, le modèle Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche (NPPEN) a été développé de façon à cartographier la répartition spatiale des espèces et d'en proposer des scénarios d'évolution dans le contexte du changement climatique. Nous testons pour la première fois la distance de Mahalanobis par un test d'appartenance non-paramétrique et à partir uniquement de données de présence. Ces différents choix et orientations dans les paramètres constitutifs du modèle ont permis de répondre aux questions scientifiques posées durant ces travaux de thèse.

La modélisation des changements de distribution spatiale en Atlantique Nord des poissons marins a montré l'impact prééminent du réchauffement climatique sur la biogéographie de ces organismes. Le modèle prévoit la poursuite des déplacements, déjà observés pour de nombreuses espèces, vers des latitudes supérieures. Nos résultats montrent que plus l'intensité du réchauffement est importante, plus la migration des espèces vers le nord est forte et plus les pertes d'habitats s'intensifient. Le bilan des gains et pertes d'habitats des poissons marins peut se traduire par la disparition d'espèces indigènes par contraction de leur aire de répartition, tel le lieu jaune et par la colonisation de zones géographiques, comme la mer du Nord, par des poissons, habituellement plus méridionaux. Les changements dans les probabilités de présence des espèces, induits par l'élévation des températures, peuvent affecter profondément l'organisation et la structure du réseau trophique ; en causant par exemple une rupture de la relation proie-prédateur, comme celle observée pour les oiseaux marins et causée par la raréfaction de leurs proies préférées. L'écosystème mer du Nord connaît actuellement de profonds changements qui risquent de se répercuter à l'avenir sur les ressources marines et par voie de conséquences sur les professionnels qui exploitent ces ressources.

Les cartes de probabilités de présence obtenues grâce au modèle d'habitat NPPEN représentent indéniablement une représentation claire de ce que peut-être la distribution spatiale d'une espèce. A l'avenir, des cartes de probabilités d'absence, basées sur la connaissance de la physiologie des espèces, vont être produites par le modèle NPPEN. Cette méthode permettra de compléter les informations nécessaires à la délimitation des frontières de répartition des espèces. Une autre procédure envisagée est la conversion des cartes de probabilités de présence en cartes d'abondance par détermination d'une fonction de régression entre les abondances observées et les probabilités prédites par le modèle NPPEN, toujours dans le souci d'optimiser les résultats fournis par le modèle, mais également de rendre ces résultats plus accessibles et explicatifs. À terme, une fonction de prédiction de la biomasse des reproducteurs (SSB) sera déterminée à partir de la régression entre les SSB annuellement observées de 1960 jusqu'à nos jours et les probabilités calculées avec le NPPEN sur la même période. Dans l'idéal, cette fonction de prédiction devra être calculée par zone de pêche commerciale.

## 2.2. Perspectives

Bien que durant la thèse, le modèle NPPEN ait été employé sur une multitude d'espèces de poissons mais également sur quelques invertébrés marins, il n'a pas encore été tenté de réaliser une approche multi-spécifique à proprement parlé. Une étude de l'évolution d'assemblages d'espèces, de même qu'une évaluation de la diversité ichtyologique en mer du Nord sont envisagées. Cette approche permettra d'évaluer les changements possibles qui attendent la structure et l'organisation des assemblages d'espèces et la biodiversité marine.

Originellement destiné à effectuer des simulations de distribution spatiale des espèces à macro-échelle, le modèle NPPEN est en phase de test à l'échelle plus locale, au sein du programme SURCOTE (LITEAU III) pour modéliser l'évolution spatiale des ressources marines (poissons, mollusques bivalves et gastéropodes, herbiers et biostromes ; Rombouts *et al.*, en préparation)<sup>4</sup>. Ce projet scientifique est destiné à analyser l'évolution des communautés benthiques le long des côtes françaises en Manche. Si les paramètres environnementaux utilisés jusqu'à alors (température, bathymétrie, salinité, nature du sédiment) ne sont clairement pas suffisants pour rendre compte de la distribution fine des espèces étudiées le long d'une côte d'une centaine de kilomètres, les premiers résultats obtenus restent tout de même très intéressants. L'application de ce modèle nécessite d'être poursuivie par l'ajout de descripteurs environnementaux plus en rapport avec la distribution des organismes à cette échelle locale. D'un point de vue purement technique, cette démarche constitue un réel exercice permettant de mieux cerner les limites et les conditions d'applicabilité du modèle NPPEN.

Le modèle NPPEN a également été transposé aux données du Service d'Observation en Milieu LITtoral (SOMLIT). Ce programme d'observation du littoral français a pour mission de prélever, selon un protocole d'acquisition commun, un ensemble de paramètres physiques, chimiques et biologiques dans le but de déconvoluer l'influence des forçages anthropiques de la variabilité climatique naturelle. Dans ce contexte scientifique, le modèle NPPEN a permis l'élaboration d'états de référence relatifs des systèmes, rendant possible la détection et la quantification, en quasi temps réel, des perturbations consécutives des activités anthropogéniques (Goberville *et al.*, 2010 ; Goberville *et al.*, soumis-a, Goberville *et al.*, soumis-b)

---

<sup>4</sup> Rombouts, I., Beaugrand, G. Dauvin, J. C. Re-distributions of commercially exploited benthic fauna from the English Channel simulated under climate change scenarios. En préparation



Dans le cadre du nouveau projet BIODIMAR, destiné au suivi et à l'anticipation de l'impact des changements globaux sur la biodiversité marine du Nord-Pas-de-Calais, le modèle NPPEN sera l'outil principal utilisé pour la réalisation d'un des objectifs majeurs de ce projet : l'établissement des projections sur l'évolution de la biodiversité marine en région Nord-Pas-Calais et en particulier sur les systèmes planctonique, nectonique, « forêt de laminaires » et macrofaune benthique.

Enfin, le modèle NPPEN est utilisé dans le cadre d'une étude visant à caractériser la variabilité temporelle et spatiale des provinces biogéochimiques de Longhurst. Les fluctuations qui touchent ces provinces sont envisagées aux échelles saisonnières, interannuelles et décennales, dans le but d'en évaluer et d'en quantifier la mobilité (Reygondeau *et al.*, soumis)<sup>5</sup>.

---

<sup>5</sup> Reygondeau G, Longhurst A, Beaugrand G, Martinez E, Antoine D and Maury O, (soumis) *Toward a dynamic biogeography*

---

*REFERENCES*

*BIBLIOGRAPHIQUES*

**-A-**

- Aebischer, N. J., Coulson, J. C. & Colebrook, J. M. (1990) Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature*, **347**, 753-755.
- Alheit, J. (2007) Consequences of regime shifts for marine food webs. *International Journal of Earth Sciences*.
- Amara, R., Mahé, K., Lepape, O. & Desroy, N. (2004) Growth, feeding and distribution of the solenette *Buglossidium luteum* with particular reference to its habitat preference. *Journal of Sea Research*, **51**, 211-217.
- Andrews, J. M., Gurney, W. S., Heath, M. R., Gallego, A., O'Brien, C. M., Darby, C. & Tyldesley, G. (2006) Modelling the spatial demography of Atlantic cod (*Gadus morhua*) on the European continental shelf. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 1027-1048.
- Antonov, J. I., Levitus, S. & Boyer, T.P. (2005) Thermosteric sea level rise, 1955-2003. *Geophysical Research Letters*, **32**, L12602-L12604
- Araújo, M. B., Whittaker, R. J., Ladle, R. J & Erhard, M. (2005) Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology & Biogeography*, **14**, 529–538.
- Austin, M. (2007) Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, **200**, 1-19.
- Austin, M. P., Belbin, L., Meyers, J. A., Doherty, M. D. & Luoto, M. (2006) Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions: Role of artificial data and theory. *Ecological Modelling*, **199**, 197-216.

**-B-**

- Bahn, V. & McGill, B. J. (2007) Can niche-based distribution models outperform spatial autocorrelation? *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 733-742.
- Bakun, A. (2005) *Regime Shifts*. In: Robinson A. R. & Brink K.(eds), *The Sea*, **No.13**, Harvard University Press, pp. 971–1026. Cambridge, Massachusetts.
- Barange, M. & Harris, R. (2003) *Marine ecosystems and global change*, edn. *International Geosphere-Biosphere Programme Science Series No.5*, pp 32. Stockholm.
- Baumgartner, T. R., Soutar, A. & Ferreira-Bartrina, V. (1992) Reconstruction Of The History Of Pacific Sardine And Northern Anchovy Populations Over The Past Two Millennia From Sediments Of The Santa Barbara Basin, California. *CalCOFI Rep.* CalCOFI.

- Beare, D. J., Burns, F., Greig, A., Jones, E. G., Peach, K., Kienzle, M., McKenzie, E. & Reid, D. G. (2004a) Long-term increases in prevalence of North Sea fishes having southern biogeographic affinities. *Marine Ecology Progress Series*, **284**, 269-278.
- Beare, D. J., Burns, F., Jones, E., Peach, K., Portilla, E., Greig, T., Mckenzie, E. & Reid, D. (2004b) An increase in the abundance of anchovies and sardines in the north-western North Sea since 1995. *Global Change Biology*, **10**, 1209-1213.
- Beaugrand, G. (2004) The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography*, **60**, 245-262.
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S. & Reid, P. C. (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, **426**, 661-664.
- Beaugrand G., Edwards, M., Brander, K. M., Luczak, C., & Ibanez, F. (2008) Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology letters*, **11**, 1157-1168.
- Beaugrand, G., Edwards, M. & Legendre, L. (2010) Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 10120-10124.
- Beaugrand, G. & Helaouët, P. (2008) Simple procedures to assess and compare the ecological niche of species. *Marine Ecology Progress Series*, **363**, 29-37.
- Beaugrand, G. & Ibañez, F. (2002) Spatial dependence of calanoid copepod diversity in the North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **232**, 197-211.
- Beaugrand, G. & Ibañez, F. (2004) Monitoring marine plankton ecosystems (2): long-term changes in North Sea calanoid copepods in relation to hydro-meteorological variability. *Marine Ecology Progress Series*, **284**, 35-47.
- Beaugrand, G. & Goberville, E. (2010) Conséquences des changements climatiques en milieu océanique. *Vertigo, la revue électronique en sciences de l'environnement*. Hors-série n°8.
- Beaugrand, G. & Kirby, R. R. (2010a) Climate, plankton and cod. *Global Change Biology*, **16**, 1268-1280.
- Beaugrand, G. & Kirby, R. R. (2010b) Spatial changes in the sensitivity of Atlantic cod to climate-driven effects in the plankton. *Climate Research*, **41**, 15-19.
- Beaugrand, G., Lenoir, S., Ibañez, F. & Manté, C. (Sous presse) A new model to assess the probability of occurrence of a species based on presence-only data. *Marine Ecology Progress Series*.
- Beaugrand, G., Lindley, J. A., Helaouët, P. & Bonnet, D. (2007) Macroecological study of *Centropages typicus* in the North Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, **72**, 259-273.

- Beaugrand, G., Luczak, C. & Edwards, M. (2009) Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *GLobal Change Biology*, **15**, 1790-1803.
- Beaugrand, G., Reid, D., Ibañez, F., Lindley, J. A. & Edwards, M. (2002a) Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science*, **296**, 1692-1694.
- Beaugrand, G., Reid, D. & Ibañez, F. (2002b) Major reorganisation of North Atlantic pelagic ecosystems linked to climate change. *GLOBEC International Newsletter*, 30-33.
- Beaugrand, G. & Reid, P. C. (2003) Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon linked to climate change. *GLobal Change Biology*, **9**, 801-817.
- Berry, P. M., Dawson, T. P., Harrison, P. A., Pearson, R. G. (2002) Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology & Biogeography*, **11**, 453-462
- Bigg, G. R., Cunningham, C. W., Ottersen, G., Pogson, G. H., Wadley, M. R. & Williamson, P. (2008) Ice-age survival of Atlantic cod: agreement between palaeoecology models and genetics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 163-173.
- Björnsson, B., Steinarsson, A. & Oddgeirsson, M. (2001) Optimal temperature for growth and feed conversion of immature cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **58**, 29-38.
- Boddeke, R. & Vingerhoed, B. (1996) The anchovy returns to the Wadden Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **53**, 5.
- Boerema, L. K., Saetersdal, G., Tsukayama, I., Valdivia, J. & Alegre, B. (1965) Report on the effects of fishing on the Peruvian stock of anchovy. *FAO Fisheries Technical Papers*, **No. 55**, pp 44.
- Botsford, L. W., Castilla, J. C. & Peterson, C. H. (1997) The Management of Fisheries and Marine Ecosystems. *Science*, **277**, 509-515.
- Brander, K. M. (2000) Effects of environmental variability on growth and recruitment in cod (*Gadus morhua*) using a comparative approach. *Oceanologica Acta*, **23**, 485-496.
- Brander, K. M. (2003) What kind of fish stock predictions do we need and what kind of information will help us to make better prediction? *Scientia Marina*, **67**, 21-33.
- Brander, K. M. (2005) Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **62**, 339-343.
- Brander, K. M. (2007) Global fish production and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 19709-19714.
- Brander, K. M. (2010) Impacts of climate change on fisheries. *Journal of Marine Systems*, **79**, 389-402.

- Brander, K. M., Blom, G., Borges, M. F., Erzini, K., Henderson, G., Mackenzie, B. R., Mendes, H., Ribeiro, J., Santos, A. M. P. & Toresen, R. (2003) Changes in fish distribution in the eastern North Atlantic: Are we seeing a coherent response to changing temperature? *ICES Journal of Marine Science*, **219**, 261-270.
- Brander, K. M. & Mohn, R. (2004) Effect of the North Atlantic, Oscillation on recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**, 558-1564.
- Brander, K. M., Ottersen, G., Wieland, K. & Lilly, G. (2006) Decline and recovery of North Atlantic cod stocks. *GLOBEC international Newsletter*, **12**, 10-12.
- Brito, C., Crespo, E. G. & Paulo, O. S. (1999) Modelling wildlife distributions: Logistic Multiple Regression vs Overlap Analysis. *Ecography*, **22**, 251-260.
- Brook, B. W., Akçakaya, H. R., Keith, D. A., Mace, G. M., Pearson, R. G. & Araújo, M. B. (2009) Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. *Biology Letters*, **5**, 723-725.
- Brotons, L., Thuiller, D., Araújo, M. B. & Hirzel, A. (2004) Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, **27**, 437-448.
- Busby, J. R. (1996) BIOCLIM - a bioclimatic analysis and prediction system *Nature Conservation: cost effective biological surveys and data analysis*, CSIRO Australia, pp 64-68. Melbourne.

## -C-

- Calenge, C., Darmon, G., Basille, M., Loison, A. & Jullien, J. M. (2008) The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology*, **89**, 555-566.
- Cardinale, M. & Svedäng, H. (2004) Modelling recruitment and abundance of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the eastern Skagerrak-Kattegat (North Sea): evidence of severe depletion due to a prolonged period of high fishing pressure. *Fisheries Research*, **69**, 263-282.
- Carpenter, G., Gillison, A. N. & Winter, J. (1993) DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*, **2**, 667-680.
- Cayuela, L. (2004) Habitat evaluation for the Iberian wolf *Canis lupus* in Picos de Europa National Park, Spain. *Applied Geography*, **24**, 199-215.
- Cheung, W. W. L., Close, C., Lam, V., Watson, R. & Pauly, D. (2008b) Application of macroecological theory to predict effects of climate change on global fisheries potential. *Marine Ecology Progress Series*, **365**, 187-197.

- Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y. & Pauly, D. (2008a) Dynamic bioclimate envelope model to predict climate-induced changes in distribution of marine fishes and invertebrates. In *Modelling Present and Climate-shifted Distributions of Marine Fishes and Invertebrates* (ed. by W.W.L. Cheung & V.W.Y. Lam & D. Pauly), *Fisheries Centre Research Reports*, University of British Columbia UBC, **No.16(3)**, 72 pp.FC-Vancouver.
- Cheung, W. W. L., Lam, N. S. N., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R. & Pauly D. (2009) Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, **10**, 235-251.
- Christensen, V., Guénette, S., Heymans, J. J., Walther, C. J., Watson, R., Zeller, D. & Pauly, D. (2003).
- Cook, R. (2000) A rough guide to population change in exploited fish stocks. *Ecology letters*, **3**, 394-398.
- Cook, R. M., Sinclair, A. & Stefansson, G. (1997) Potential collapse of North Sea cod stocks. *Nature*, **385**, 521-522.
- Cornelius, J. M. & Reynolds, J. F. (1991) On determining the statistical significance of discontinuities within ordered ecological data. *Ecology*, **72**, 2057-2070.
- CPR (Continuous Plankton Records) Survey Team: Barnard, R., Batten, S., Beaugrand, G., Buckland, C., Conway, D. V. P., Edwards, M., Finlayson, J., Gregory, L. W., Halliday, N. C., John, A. W. G., Johns, D. G., Johnson, A. D., Jonas, T. D., Lindley, J. A., Nyman, J., Pritchard, P., Reid, P. C., Richardson, A. J., Saxby, R. E., Sidey, J., Smith, M. A., Stevens, D. P., Taylor, C. M., Tranter, P. R. G., Walne, A. W., Wootton, M., Wotton, C. O. M., Wright, J. C. (2004) Continuous Plankton Records: Plankton atlas of the North Atlantic Ocean (1958-1999): II. Biogeographical charts. *Marine Ecology Progress Series*, 11-75.
- Crisp, D. J. (1959) The Influence of Climatic Changes on Animals and Plants. *The Geographical Journal*, **125**, 1-16.
- Cury, P. M., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J. M., Fromentin, J. M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N. C., Travers, M. & Grimm, V. (2008) Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 338-346.
- Cushing, D. H. (1996) *Towards a science of recruitment in fish populations*, edn. Ecology Institute, 175 pp. Oldendorf/Luhe.

## -D-

- Daskalov, G. M. (1999) Relating fish recruitment to stock biomass and physical environment in the Black Sea using generalized additive models. *Fisherie Research*, **41**, 1-23.
- Daskalov, G. M., Grishin, A. N., Rodionov, S. & Mihneva, V. (2007) Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **104**, 10518-10523.
- Daunt, F., Wanless, S., Greenstreet, S. P., Jensen, H., Hamer, K. C. & Harris, M. P. (2008) The impact of the sandeel fishery closure on seabird food consumption, distribution, and productivity in the northwestern North Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 362-381.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Kimberly S. Sheldon, Ghalambor, C. K., Haak, D. C. & Martin, P. R. (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 6668-6672.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. (2008) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceeding of The Royal Society B.*, **275**, 2743–2748.
- DeYoung, B., Harris, R., Alheit, J., Beaugrand, G. & Shannon, L. (2004) Detecting regime shifts in the ocean: data considerations. *Progress in Oceanography*, **60**, 143-164.
- Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M. & Hawkins, A. D. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology & Biogeography*, **12**, 53-64.
- Dippner, J. W. (1997) Recruitment Success of Different Fish Stocks in the North Sea in Relation to Climate Variability. *German Journal of Hydrography*, **49**, 277-293.
- Dormann, C. F. (2007) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data *Global Ecology & Biogeography*, **16**, 129-128.
- Dormann, C. F., Mcpherson, J. M., Araújo, M. B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R. G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, D., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P. R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F. M. & Wilson, R. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609-628.
- Drinkwater, K. F. (2005) The response of Atlantic cod (*Gadus morhua*) to future climate change. *ICES Journal of Marine Science*, **62**, 1327-1337.
- Drinkwater, K. F. (2006) The regime shift of the 1920s and 1930s in the North Atlantic. *Progress in Oceanography*, **68**, 134-151.
- Drinkwater, K. F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, I., Portner H.O., Polovina, J. & Takasuka, A. (2010) On the processes linking climate to ecosystem changes. *Journal of Marine Systems*, **79**, 374-388.



## -E-

- Edwards, M., Beaugrand, G., Reid, D., Rowden, A. & Jones M. B. (2002) Ocean climate anomalies and the ecology of the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **239**, 1-10.
- Edwards, M. & Richardson, A. J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, **430**, 881-884.
- Elton, C. (1927) *Animal ecology*, edn. Sidgwick and Jackson, 296 pp. London.
- Enghoff, I. B., Mackenzie, B. R. & Nielsen, E. E. (2007) The Danish fish fauna during the warm Atlantic period (ca. 7000–3900 bc): Forerunner of future changes? *Fisheries Research*, **87**, 167-180.
- Etherington, T. R., Ward, A. I., Smith, G. C., Pietravalle, S. & Wilson, G. V. (2009) Using the Mahalanobis distance statistic with unplanned presence-only survey data for biogeographical models of species distribution and abundance: a case study of badger setts. *Journal of Biogeography*, **36**, 845-853.

## -F-

- FAO Fisheries and Aquaculture Department (2009) The State of World Fisheries and Aquaculture - 2008 (SOFIA). FAO Fisheries and Aquaculture Department. 216 pp. Rome
- Farber, O. & Kadmon, R. (2003) Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological Modelling*, **160**, 115-130.
- Finney, B. P., Gregory-Eaves, I., Sweetman, J., Douglas, M. S. V. & Smol, J. P. (2000) Impacts of climatic change and fishing on Pacific salmon abundance over the past 300 years. *Science*, **290**, 795-799.
- Fisher, J. A. D. & Frank, K. T. (2002) Changes in finfish community structure associated with an offshore fishery closed area on the Scotian Shelf. *Marine Ecology-Progress Series*, **240**, 249-265.
- Fleischer, D., Schaber, M. & Piepenburg, D. (2007) Atlantic snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) extends its northward distribution range to Svalbard (Arctic Ocean). *Polar Biology*, **30**, 1359-1362.
- Francis, R. C., Hare, S. R., Hollowed, A. B. & Wooster, W. S. (1998) Effects of interdecadal climate variability on the oceanic ecosystems of the NE Pacific. *Fisheries Oceanography*, **7**, 1-21.
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S. & Leggett, W. C. (2005) Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, **308**, 1621-1623.

- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A. J., Halliday, N. C. & Wanless, S. (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1259-1268.
- Frederiksen, M., Wanless, S., Harris, M. P., Rothery, P. & Wilson, L. J. (2004) The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwakes. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 1129-1139.
- Frederiksen, M., Wright, P. J., Harris, M. P., Mavor, R. A., Heubeck, M. & Wanless, S. (2005) Regional patterns of kittiwake *Rissa tridactyla* breeding success are related to variability in sandeel recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, **300**, 201-211.
- Froese, R. & Pauly, D. (eds) (2009) FishBase. World Wide Web electronic publication. Available at: <http://www.fishbase.org> accessed: 2007, version (01/2007)
- Frontier, S. & Pichot-Viale, D. (1993) *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*, edn. Masson, 549 pp. Paris.

## -G-

- Genner, M. J., Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Southall, E. J., Southward, A. J., Henderson, P. A. & Hawkins, S. (2004) Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proceedings - Royal Society of Edinburgh. Section B: Biology*, **271**, 655-661.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B. & Tréguert, P. (Soumis-a) Climate modulation of the anthropogenic fertilisation.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B. & Tréguert, P. (Soumis-b) New procedures and indices to evaluate human fertilisation in coastal systems.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguert, P. & Team, S. (2010) Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology Progress Series*, **408**, 129-148.
- Gordon, C., Cooper, C., Senior, C. A., Banks, H., Gregory, J. M., Johns, T. C., Mitchell, J. F. B. & Wood, R. A. (2000) The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transports in a version of the Hadley centre coupled model without flux adjustments. *Climate dynamics*, **16**, 147-168.
- Gregory, R. D., Willis, S. G., Jiguet, F., Voříšek, P., Klvaňovávan, A., Van Strien, A., Huntley, B., Collingham, Y. C., Couvet, D. & Green, R. E. (2009) An Indicator of the Impact of Climatic Change on European Bird Populations. *PLoS ONE*, **4**, e4678.

- Grémillet, D., Pichegru, L., Kuntz, G., Woakes, A. G., Wilkinson, S., Crawford, R. J. M. & Rya, P. G. (2008) A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**, 1149-1156.
- Grémillet, D. & Boulinier, T. (2009) Spatial ecology and conservation of seabirds facing global climate change: a review. *Marine Ecology Progress Series*, **391**, 121-137.
- Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, **34**, 427-433.
- Guinotte, J. M., Bartley, J. D., Iqbal, A., Fautin, D. G. & Buddemeier, R. W. (2006) Modeling habitat distribution from organism occurrences and environmental data: case study using anemonefishes and their sea anemone hosts. *Marine Ecology Progress Series*, **316**, 269-283.
- Guisan, A., Edwards, T. C., Jr. & Hastie, T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, **157**, 89-100.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, **8**, 993-1009.
- Guisan, A. & Wilfried, T. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**, 993-1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186.

**-H-**

- Hare, S. R. & Mantua, N. J. (2000) Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography*, **47**, 103-145.
- Harris, D. P., & Wanless, S. (1997) Breeding success, diet, and brood neglect in the kittiwake (*Rissa tridactyla*) over an 11-year period. *ICES Journal of Marine Science*, **54**, 6115-6623.
- Harris, M. P., Beare, D., Toresen, R., Nøttestad, L., Kloppmann, M., Dörner, H., Peach, K., Rushton, D., Foster-Smith, J. & Wanless, S. (2007) A major increase in snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) in northern European seas since 2003: potential implications for seabird breeding success. *Marine Biology*, **151**, 973-983.
- Harris, M. P., Newell, M., Daunt, F., Speakman, J. R. & Wanless, S. 2008. Snake Pipefish *Entelurus aequoreus* are poor food for seabirds. *Ibis*, **150**, 413-415.

- Harrison, P. A., Berry, P. M., Butt, N. & New, M. (2006) Modelling climate change impacts on species' distributions at the European scale: implications for conservation policy *Environmental Science & Policy*, **92**, 116-128.
- Hastie, T. J. & Tibshirani, R. J. (1990) *Generalized Additive Models*, edn. Chapman and Hall, 335 pp. London.
- Heath, M. R. & Lough, R. G. (2007) A synthesis of large-scale patterns in planktonic prey of larval and juvenile cod (*Gadus morhua*). *Fisheries Oceanography*, **16**, 169-185.
- Hedger, R., McKenzie, E., Heath, M., Wright, P., Scott, B., Gallego, A. & Andrews, J. (2004) Analysis of the spatial distributions of mature cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) abundance in the North Sea (1980–1999) using generalised additive models. *Fisherie Research*, **70**, 17-25.
- Helaouët, P. & Beaugrand, G. (2009) Physiology, Ecological Niches and Species Distribution. *Ecosystems*, **12**, 1235-1245
- Hiddink, J. G. & Ter Hofstede, R. (2008) Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology*, **14**, 453-460.
- Hilbert, D. W. & Ostendorf, B. (2001) The utility of artificial neural networks for modelling the distribution of vegetation in past, present and future climates. *Ecological Modelling*, **146**, 311-327.
- Hilborn, R. & Walters, C. J. (1992) Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **2**, 177-178.
- Hirzel, A. H. (2001) When GIS come to life. Linking landscape- and population ecology for large population management modelling: the case of Ibex (*Capra ibex*) in Switzerland. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences de L'Université de Lausanne, 114 pp.
- Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, **83**, 2027-2036.
- Hirzel, A. H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C. & Guisan, A. (2006) Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling*, **199**, 142-152.
- Hotelling, H. (1931) The generalization of the Student's ratio. *Annals of Mathematical Statistics*, **2**, 360-378.
- Hsieh, C.-H., Glaser, S. M., Lucas, A. J., & Sugihara, G. (2005) Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the North Pacific Ocean. *Nature*, **435**, 336-340.
- Hsieh, C.-H., Reiss, C. S., Hunter, J. R., Beddington, J. R., May, R. M. & Sugihara, G. (2006) Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature*, **443**, 859-862.

Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 56-61.

Huntley, B., Green, R., Collingham, Y. & Willis, S. (2008) *A Climatic atlas of European Breeding Birds* edn. The RSPB and Lynx Edicions, Durham University, 528 pp. Barcelona.

Hurrell, J.W., Yochanan, K. & Visbeck, M. (2001). The North Atlantic Oscillation. *Science* 291, 603-605.

Hutchings, J. A. (2000) Collapse and recovery of marine fishes. *Nature*, **406**, 882-885.

Hutchinson, G. E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology*, **22**, 415-427.

-I-

Ibañez, F. (1981) Immediate detection of heterogeneities in continuous multivariate, oceanographic recordings. Application to time series analysis of changes in the bay of Villefranche sur Mer. *Limnology and Oceanography*, **26**, 336-349.

ICES (2005a) Spawning and life history information for North Atlantic cod stocks. *ICES Cooperative Research Report*, **274**, Copenhagen.

ICES. (2005b) Report of the study group on multispecies assessment in the North Sea (SGMSNS). *ICES CM 2005/D:06*. International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen.

ICES (2007) Report of the ICES advisory committee on fishery management, advisory committee on the marine environment and advisory committee on ecosystems, 2007, ICES Advice. Book 2, Copenhagen

Intergovernmental Panel on Climate Change, W. G. I. (2007a) *Climate change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*, edn. Cambridge University Press, 973 pp. Cambridge.

Intergovernmental Panel on Climate Change, W. G. I. (2007b) *Climate change 2007: The physical science basis*, edn. Cambridge University Press, 881 pp. Cambridge.

-J-

Jennings, S., Kaiser, M. J. & Reynolds, J. D. (2001) *Marine Fisheries Ecology*, edn. Blackwell Science Ltd., 417 pp. Oxford.

Jennings, S. & Brander, K. M. (2010) Predicting the effects of climate change on marine communities and the consequences for fisheries. *Journal of Marine Systems*, **79**, 418-426.

Johns, T. C., Durman, C. F., Banks, H. T., Roberts, M. J., McLaren, A. J., Ridley, J. K., Senior, C. A., Williams, K. D., Jones, A., Rickard, G. J., Cusack, S., Ingram, W. J., Crucifix, M., Sexton, D. M. H., Joshi, M. M., Dong, B. W., Spenser, H., Hill, R. S. R., Gregory, J. M., Keen, A. B., Pardaens, A. K., Lowe, J. A., Bodas-Salcedo, A., Stark, S. & Searl, Y. (2006) The new Hadley Centre climate model (HadGEM1): evaluation of coupled simulations. *Journal of climate*, **19**, 1327-1353.

Jurado-Molina, J. & Livingston, P. (2002) Climate-forcing effects on tropically linked groundfish populations: implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 1941-1951.

-K-

Kaschner, K., Ready, J., Agbayani, E., Eastwood, P., Rees, T., Reyes, K., Rius, J. & Froese, R. (2007) About AquaMaps: Creating standardized range maps of marine species.

Kaschner, K., Watson, R., Trites, A. W. & Pauly, D. (2006) Mapping world-wide distributions of marine mammal species using a relative environmental suitability (RES) model. *Marine Ecology Progress Series*, **316**, 285-310.

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

Kearney, M. & Porter, W. P. (2004) Mapping the fundamental niche: Physiology, Climate, and the Distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, **85**, 3119-3131.

Kell, L. T., Pilling, G. M., O'brien, C. M. (2005) Implications of climate change for the management of North Sea cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*, **62**, 1483-1491.

Kirby, R. R., Beaugrand, G. (2009) Trophic amplification of climate change. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, **276**, 4095-4103.

Kirby, R. R., Beaugrand, G. & Lindley, J. A. (2008) Climate-induced effects on the meroplankton and the benthic-pelagic ecology of the North Sea. *Limnology and oceanography*, **53**, 1805-1815.

Kirby, R. R., Beaugrand, G. & Lindley, J. A. (2009) Synergistic Effects of Climate and Fishing in a Marine Ecosystem. *Ecosystems*, **12**, 548-561.

Kirby, R. R., Johns, D. G. & Lindley, J. A. (2006) Fathers in hot water: rising sea temperatures and a Northeastern Atlantic pipefish baby boom. *Biology Letters*, **2**, 597-600.

## -L-

- Lacoste, A. & Salanon, R. (2001) *Eléments de biogéographie et d'écologie* (ed. Armand Colin), pp 318. Nathan, Paris.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1983) Echantillonnage et traitement des données. In: *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. (ed. Frontier S), pp. 163-216. Masson, Paris
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*, Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K. F., Fromentin, J. M., Hare, S. R., Ottersen, G., Perry, R. I., Roy, C., Van Der Lingen, C. D. & Werner, F. (2006) Climate variability, Fish and Fisheries. *Journal of Climate*, **19**, 5009-5030.
- Leibold, M. A. (1995) The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. *Ecology*, **76**, 1371-1382.
- Lek, S., Delacoste, M., Baran, P., Dimopoulos, I., Lauga, J. & Aulagnier, S. (1996) Application of neural networks to modelling nonlinear relationships in ecology. *Ecological Modelling*, **90**, 39-52.
- Lenoir, S., Beaugrand, G. & Lecuyer, E. (2010) Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, **17**.
- Levitus, S. (1982) Climatological Atlas of the World Ocean. In: *NOAA Professional Papers*. edn. U.S. Government printing office, 173 pp. Washington, D.C.
- Levitus, S., Antonov, J. & Boyer, T. (2005) Warming of the world ocean, 1955-2003. *Geophys. Res. Lett.*, **32**, L02604.
- Lewis, S., Wanless, S., Wright, P. J., Harris, M. P., Bull, J. & Elston, D. A. (2001) Diet and breeding performance of black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* at a North Sea colony. *Marine Ecology Progress Series*, **221**, 277-284.
- Lindley, J. A., Beaugrand, G., Luczak, C., Dewarumez J. M. & Kirby, R. R. (2010) Warm-water decapods and the trophic amplification of climate in the North Sea. *Biology Letters*, **6**, 773-776.
- Longhurst, A. (1998) *Ecological geography of the Sea*, London, Academic Press.
- Longhurst, A. (1998) *Ecological geography of the Sea*, edn. Academic Press, London.
- Louisy, P. (2002) *Guide d'identification des poissons marin: Europe et Méditerranée*, (ed. Eugen Ulmer Eds), 430 pp. Milan: Eurolitho.

## -M-

- MacKenzie, B. R., & Myers, R. A. (2007) The development of the northern European fishery for north Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* during 1900-1950. *Fisheries Research*, **87**, 229-239.
- Mahalanobis, P. C. (1936) On the generalized distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Science of India*, **12**, 49-55.
- Martínez-Meyers, E., Peterson, T. A. & Hargrove, W. W. (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology & Biogeography*, **13**, 305-314
- Mastrorillo, S., Lek, S., Dauba, F. & Belaud, A. (1997) The use of artificial neural networks to predict the presence of small-bodied fish in a river. *Freshwater Biology*, **38**, 237-246.
- Mavor, R. A., Heubeck, M., Schmitt, S. & Parsons, M. (2006) Seabird numbers and breeding success in Britain and Ireland, 2005. *Joint Nature Conservation Committee (UK Nature Conservation) No.30*, Peterborough.
- Mavor, R. A., Heubeck, M., Schmitt, S. & Parsons, M. (2008) Seabird numbers and breeding success in Britain and Ireland, 2006. *Joint Nature Conservation Committee (UK Nature Conservation) No.30*, Peterborough.
- Mccullagh, P. & Nelder, J. A. (1983) *Generalized Linear Models*, edn. Chapman and Hall, pp. 261. London.
- McFarlane, G. A., Schweigert, J., Macdougall, L. & Hrabok, C. (2005) Distribution and Biology of Pacific sardines (*Sardinops sagax*) off British Columbia, Canada. *CalCOFI CalCOFI Report*, **No. 26**, 17 pp.
- Mielke, P. W., Berry, K. J. & Brier, G. W. (1981) Application of Multi-Response Permutation Procedures for examining Seasonal changes in monthly mean Sea-Level pressure patterns. *Monthly Weather Review*, **109**, 120-126.
- Mieszkowska, N., Sims, D. & Hawkins, S. (2007) Fishing, climate change and north-east Atlantic cod stocks. *Summary report of commissioned scientific report for the World Wildlife Fund*. WWF Marine Update, **59**, 1-4.
- Miller, T. J. (2007) Contribution of individual-based coupled physical-biological models to understanding recruitment in marine fish populations. *Marine Ecology Progress Series*, **347**, 127-138.
- Murphy, C. M. & Breed, M. (2007) A predictive distribution map for the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Journal of Insect Science*, **7**, 1-10.



Muthoni, F. K. (2010) Modelling the spatial distribution of snake species under changing climate scenario in Spain. Thèse de doctorat, University of Twente, 88 pp.

Myers, R. A., Hutchings, J. A. & Barrowman, N. J. (1996) Hypotheses for the decline of cod in the North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, **138**, 293-308.

Myers, R. A., Hutchings, J. A. & Barrowman, N. J. (1997) Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecological Applications*, **7**, 91-106.

Myers, R. A. & Worm, B. (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, **423**, 280-283.

**-N-**

Nogués-Bravo, D., Rodriguez, J., Hortal, J., Batra, P. & Araújo, M. B. (2008) Climate Change, Humans, and the Extinction of the Woolly Mammoth. *PLoS Biology*, **6**, 685-692.

**-O-**

O'Brien, C. M., Fox, C. J., Planque, B. & Casey J (2000) Climate variability and North Sea cod. *Nature*, **404**, 142.

Oedekoven, C. S., Ainley D. G. & Spear L. B. (2001) Variable responses of seabirds to change in marine climate : California Current, 1985-1994. *Marine Ecology Progress Series*, **212**, 265-281.

Österblom, H., Casini, M., Olsson, O. & Bignert, A. (2006) Fish, seabirds and trophic cascades in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **323**, 233-238.

Österblom, H., Olsson, O., Blenckner, T. & Furness, R. W. (2008) Junk-food in marine ecosystems. *Oikos*, **117**, 967-977.

Ottersen, G., Hjermann, D. O. & Stenseth, N. C. (2006) Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (*Gadus morhua*) stock. *Fisheries Oceanography*, **15**, 230-243.

Ottersen, G. & Stenseth, N. C. (2001) Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the Barents Sea. *Limnology and oceanography*, **46**, 774-1780.

## -P-

- Parmesan, C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **37**, 637-669.
- Parmesan, C. & Matthews, J. (2006) Biological impacts of climate change. In *Principles of conservation biology* (ed. Groom, M. J., Meffe, G. K., Carroll, C. R). pp. 333-360. Sinauer Associates, Inc, Sunderland.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W. J., Thomas, J. A. & Warren, M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579-583.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. & Torres, T. J. (1998) Fishing down marine food webs. *Science*, **279**, 860-863.
- Pauly, D. (2007) The *Sea Around US Project*: Documenting and Communicating Global Fisheries Impacts on Marine Ecosystems. *AMBIO: a Journal of the Human Environment*, **63**, 290-295.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. & Torres, T. J. (1998) Fishing down marine food webs. *Science*, **279**, 860-863.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R. & Zeller, D. (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, **418**, 689-695.
- Pauly, D., Watson, R. & Alder, J. (2005) Global trends in world fisheries: impacts on marine ecosystems and food security. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **360**, 5-12.
- Pearson, R. G. (2006) Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 111-113.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, **12**, 361-371.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. & Reynolds, J. D. (2005) Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science*, **308**, 1912-1915.
- Perry, R. I., Cury, P., Brander, K. M., Jennings, S., Möllmann, C. & Planque, B. (2010) Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses. *Journal of Marine Systems*, **79**, 427-435.

- Peterson, A. T. (2001) Predicting Species' Geographic Distribution Based on Ecological Niche Modeling. *The Condor*, **103**, 599-605.
- Peterson, A. T. (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly review of Biology*, **78**, 419-433.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sanchez-Cordero, V., Soberon, J., Buddemeier, R. H. & Stockwell, D. R. B. (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **461**, 626-629.
- Peterson, A. T., Stewart, A., Mohamed, K. I. & Araújo, M. B. (2008) Shifting Global Invasive Potential of European Plants with Climate Change. *Plos Ones*, **3**, 1-7.
- Peterson, A. T., Vieglais, D. A. (2001) Predicting species invasions using ecological niche modelling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *Bioscience*, **51**, 363-371.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Pikitch, E. K., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O., Dayton, P., Doukakis, P., Fluharty, D., Heneman, B., Houde, E. D., Link, J., Livingston, P. A., Mangel, M., McAllister, M. K., Pope, J. & Sainsbury, K. J. (2004) Ecosystem-based fishery management. *Science*, **305**, 346-347.
- Planque, B., Fromentin, J.-M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. I. & Kifani, S. (2010) How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems*, **79**, 403-417.
- Poloczanska, E. S., Cook, R. M., Ruxton, G. D. & Wright, P. J. (2004) Fishing vs. natural recruitment variation in sandeels as a cause of seabird breeding failure at Shetland: a modelling approach. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **61**, 788-797.
- Pörtner, H. O., Berdal, B., Blust, R., Brix, O., Colosimo, A., De Wachter, B., Giuliani, A., Johansen, T., Fischer, T., Knust, R., Lannig, G., Naevdal, G., Nedenes, A., Nyhammer, G., Sartoris, F. J., Serendero, I., Sirabella, P., Thorkildsen, S. & Zakhartsev, M. (2001) Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Continental Shelf Research*, **21**, 1975-1997.
- Pörtner, H. O. & Farrell, A. P. (2008) Physiology and climate change. *Science*, **322**, 690-692.
- Pörtner, H. O. & Knust, R. (2007) Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance. *Science*, **315**, 95-97.

Poulsen, B. (2010) The variability of fisheries and fish populations prior to industrialized fishing: An appraisal of the historical evidence. *Journal of Marine Systems*, **79**, 327-332.

Pulliam, R. H. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters*, **3**, 12.

-Q-

Quero, J. C., Du Buit, M. H. & Vayne, J. J. (1998) Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux de l'Atlantique européen. *Oceanologica Acta*, **21**, 345-351.

-R-

Reid, P. C. (2005) Atlantic wide regime shift? *GLOBEC International Newsletter*, **11**, 9-10.

Reid, P. C., Borges, M. & Svenden, E. (2001) A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fisheries Research*, **50**, 163-171.

Reid, P. C., Edwards, M., Hunt, H. G. & Warner, A. J. (1998) Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature*, **391**, 546.

Reygondeau, G. & Beaugrand, G. (In Press) Future climate-driven shifts in distribution of *Calanus finmarchicus*. *Global Change Biology*.

Reygondeau, G., Longhurst, A., Beaugrand, G., Martinez, E., Antoine, D., & Maury, O. (Soumis) Toward a dynamic biogeography.

Richardson, A. J. & Schoeman, D. S. (2004) Climate impact on plankton ecosystems in the northeast Atlantic. *Science*, **305**, 1609-1612.

Roeckner, E., Arpe, K., Bengtsson, L., Christoph, M., Claussen, M., Dumenil, L., Esch, M., Giorgetta, M., Schlese, U. & Schulzweida, U. (1996) *The atmospheric general circulation model ECHAM-4: Model description and simulation of present-day climate*, edn. Max-Planck Institut für Meteorologie, 90 pp. Hamburg.

Roessig, J. M., Woodley, C. M., Cech, J. J., Hansen, J. & Hansen, L. J. (2004) Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. *Fish Biology and Fisheries*, **14**, 251-275.

Romano, M. D., Piatt, J. F. & Roby, D. D. (2006) Testing the Junk-food Hypothesis on Marine Birds: Effects of Prey Type on Growth and Development. *Waterbirds*, **29**, 407-414.

Rombouts, I., Beaugrand, G., Dauvin, J-C. (En préparation) Re-distributions of commercially exploited benthic fauna from the English Channel simulated under climate change scenarios.

- Root, T. L., Price, T. P., Hall, K. H., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. & Pounds, J. A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Rose, G. A. (2004) Reconciling overfishing and climate change with stock dynamics of Atlantic cod (*Gadus morhua*) over 500 years. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**, 1553-1557.
- Rose, G. A. (2005) On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science*, **62**, 1360-1374.
- Rosen, D. A. S. & Trites, A. W. (2000) Pollock and the decline of Steller sea lions: testing the junk-food hypothesis. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 1243-1250.
- Rosenzweig, M. L. (1995) *Species diversity in space and time*, edn. Cambridge University Press, , pp. 137-178. Cambridge.
- Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G., Menzel, A., Root, T. L., Estrella, N., Seguin, B., Tryjanowski, P., Liu, C., Rawlins, S. & Imeson, A. (2008) Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, **453**, 353-358.
- Rothschild, B. J. (1998) Year class strengths of zooplankton in the North Sea and their relation to cod and herring abundance. *Journal of Plankton Research*, **20**, 1721-1741.
- Rothschild, B. J. & Shannon, L. J. (2004) Regime shifts and fishery management. *Progress in Oceanography*, **60**, 397-402.
- Rouyer, T., Fromentin, J. M., Ménard, F., Cazelles, B., Briand, K., Pianet, R., Planque, B. & Stenseth, N. C. (2008) Complex interplays among population dynamics, environmental forcing, and exploitation in fisheries. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 5420-5425.
- S-**
- Sanchez-Cordero, V., Cirelli, V., Munguia, M. & Sarkar, S. (2005) Place prioritization for biodiversity representation using species' ecological niche modeling. *Biodiversity Informatics*, **2**, 11-23.
- Schmidt-Nielsen, K. (1990) *Animal physiology: adaptation and environment*, edn. Cambridge University Press, pp. 137-178. New York.
- Schrope, M. (2008) Overfishing worse than thought. *Nature News*.
- Schwartz, M. W., Iverson, L. R., Prasad, A. M., Matthews S. N. & O'connor, R. J. (2006) Prediction Extinctions, as a Result of Climate Change. *Ecology*, **87**, 1611-1615.
- Segurado, P., Araújo, M. B. & Kunin, W. E. (2006) Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 433-444.

- Shealer, D. A. (2002) Foraging behaviour and food of seabirds. In *Biology of marine birds* (ed. E. A. Schreiber & J. Burger), pp. 137-178. Boca Raton: CRC Press.
- Smith W. H. F. & Sandwell D. T. (1997) Global Sea Floor Topography from Satellite Altimetry and Ship Depth Soundings. *Science*, **277**, 1956-1962.
- Soberón, J. & Peterson, A. T. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, **2**, 1-10.
- Speirs, D. C., Gurney W. S. C., Heath M. R., Horbelt, W., Wood, S. N. & De Cuevas, B. A. (2006) Ocean-scale modelling of the distribution, abundance, and seasonal dynamics of the copepod *Calanus finmarchicus*. *Marine Ecology Progress Series*, **313**, 173-192.
- Stebbing, A. R. D., Turk, S. M. T., Wheeler, A. & Clarke, K. R. (2002) Immigration of southern fish species to south-west England linked to warming of the North-Atlantic (1960-2001). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**, 177-180.
- Steele, J. H. & Henderson, E. W. (1984) Modeling Long-Term Fluctuations in Fish Stocks. *Science*, **224**, 985-987.
- Stempniewicz, L., Blachowiak-Samolyk, K. & Weslawski, J. M. (2007) Impact of climate change on zooplankton communities, seabird populations and arctic terrestrial ecosystem—A scenario. *Deep-Sea Research*, **54**, 2934-2945.
- Stige, L. C., Ottersen, G., Brander, K. M., Chan, K.-S. & Stenseth, N. C. (2006) Cod and climate: effect of the North Atlantic Oscillation on recruitment in the North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, **325**, 227-241
- Stige, L. C., Ottersen, G., Dalpadado, P., Chan, K.-S., Hjermann, D. Ø., Lajus, D. L., Yaragina, N. A. & Stenseth, N. C. (2010) Direct and indirect climate forcing in a multi-species marine system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 3411-3420.
- Stockwell, D. R. B., Beach, J. H., Stewart, A., Vorontsov, G., Vieglais, D. & Pereira, R. S. (2006) The use of the GARP genetic algorithm and Internet grid computing in the Lifemapper world atlas of species biodiversity. *Ecological Modelling*, **195**, 139-145.
- Stockwell, D. R. B. & Noble, I. R. (1992) Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Math. Comput. Simul.*, **33**, 385-390.
- Stockwell, D. R. B. & Peters, D. (1999) The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, **13**, 143-158.
- Stockwell, D. R. B. & Peterson, A. T. (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, **148**, 1-13.

Stockwell, D. & Peterson, A. T. (2003) Comparison of resolution of methods used in mapping biodiversity patterns from point-occurrence data. *Ecological Indicators*, **3**, 213-221.

Sundby, S. (2000) Recruitment of Atlantic cod stocks in relation to temperature and advection of copepod populations. *Sarsia*, **85**, 277-298.

**-T-**

Tåning, A. V. (1948) On changes in the marine fauna of the North-NWWestern Atlantic Area, with special reference to Greenland. *ICES Rapports et Procès-Verbaux des Réunions*, **25**, 26-29.

Thomas, C. D. & Lennon, J. J. (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature*, **399**, 213.

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

Thuiller, W. (2004) Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography*, **27**, 165-172.

Thuiller, W. (2007) Climate change and the ecologist. *Nature*, **448**, 550-552.

Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G. F., Paterson, J., Schurr, F. M., Sykes, M. T. & Zimmermann, N. E. (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution, Systematics*, **9**, 137-152.

Thuiller, W., Araújo, M. B., Lavorel, S. & Kenkel, N. (2003a) Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 669-680.

Thuiller, W., Vayreda, J., Pino, J., Sabate, S., Lavorel, S. & Gracia, C. (2003) Large-scale environmental correlates of forest tree distributions in Catalonia (NE Spain). *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 313-325.

Trenberth, K. E. (1997). The Definition of El Niño. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **78**, 2771-2777.

**-U-**

---

**-V-**

- Van Damme, C. J. G. & Couperus, A. S. (2008) Mass occurrence of snake pipefish in the Northeast Atlantic: Result of a change in climate? *Journal of Sea Research*, **60**, 117-125.
- Veit, R. R., Pyle, P. & McGowan, J. A. (1996) Ocean warming and long-term change in pelagic bird abundance within the California current system. *Marine Ecology Progress Series*, **139**, 11-18.

**-W-**

- Walther, G. R., Berger, S. & Sykes, M. T. (2005) An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **272**, 1427.
- Wanless, S. (2007) Climate change and north-east Atlantic seabirds. *Journal of Ornithology*, **148**, 155-159.
- Wanless, S., Frederiksen, M., Daunt, F., Scott, B. E. & Harris, M. P. (2007) Black-legged kittiwakes as indicators of environmental change in the North Sea: Evidence from long-term studies. *Progress in Oceanography*, **72**, 30-38.
- Wanless, S., Harris, M. P., Redman, P. & Speakman, J. R. (2005) Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **294**, 1-8.
- Weijerman, M., Lindeboom, H. & Zuur, A. F. (2005) Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden. *Sea. Marine Ecology Progress Series*, **298**, 21-39.
- Whitfield, J. (2008) Marine mammals: Does 'Junk Food' Threaten Marine Predators in Northern Seas? *Science*, **322**, 1786-1787.
- Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A. & Snyder, M. A. (2009) Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 19729-19736.
- Woodruff, S., Slutz, R., Jenne, R. & Steurer P (1987) A comprehensive ocean-atmosphere dataset. *Bulletin of the American meteorology society*, **68**, 1239-1250.
- Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H. K. & Myers, R. A. (2005) Global Patterns of Predator Diversity in the Open Oceans. *Science*.
- Wynn, R. B., Josey, S. A., Martin, A. P., Johns, D. G. & Yésou, P. (2007) Climate-driven range expansion of a critically endangered top predator in northeast Atlantic waters. *Biology Letters*, **3**, 529-532.



-X-

-Y-

Yésou, P. (2003) Recent changes in the summer distribution of the Balearic shearwater *Puffinus mauretanicus* off western France. *Scientia Marina*, **67**, 143-148.

## Résumé

Cette thèse doctorale, réalisée dans le cadre d'un partenariat avec des professionnels de la pêche, a pour objet l'étude de l'impact du réchauffement climatique sur la distribution spatiale des poissons en Atlantique Nord, à l'aide de l'application d'un nouveau modèle d'habitat appelé le Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche Model (NPPEN). Le modèle NPPEN est non-paramétrique et basé sur le concept de niche écologique (*sensu* Hutchinson). Le modèle ne requiert que des données de présence. Il est donc bien adapté à l'étude à macro-échelle de la biogéographie des espèces marines. Le modèle NPPEN teste la distance généralisée de Mahalanobis par un test non-paramétrique de permutations afin de produire et de cartographier les probabilités de présence des espèces. L'application de ce nouveau modèle, sur plus de cinquante espèces marines en Atlantique Nord, a mis en évidence l'impact du réchauffement climatique sur la biogéographie des espèces et sur la structure et la trophodynamique de l'écosystème marin. Des bouleversements, déjà observés dans la distribution spatiale et l'abondance (probabilités de présence) d'espèces de poissons, tels la morue de l'Atlantique ou le lançon nordique, ont été retrouvés. En majorité, les espèces vont effectuer un déplacement dirigé vers le nord, pour rester dans un environnement conforme à leur niche écologique. L'intensité et la vitesse des mouvements biogéographiques attendus, de même que le bilan des gains ou pertes d'aires de répartition spatiale diffèrent selon les poissons ; régis par les capacités de déplacements des espèces, leur domaine de tolérance environnementale (largeur de leur niche) et l'intensité du réchauffement climatique. En mer du Nord, des espèces comme le lieu jaune, à la niche écologique étroite et aux exigences strictes, risquent de disparaître suite à la contraction de leur aire de répartition. D'autres espèces, plus adaptées verront leur abondance augmentée ou/et leur limite supérieure de distribution repoussée au nord, tel l'entélure. Ces changements altèrent le fonctionnement du réseau trophique en modifiant la disponibilité et la qualité des ressources en poissons pour les consommateurs supérieurs comme les oiseaux marins, participant ainsi à la réduction de leur succès de reproduction. Les poissons eux-mêmes, comme la morue de l'Atlantique, sont affectés par les modifications biogéographiques induites par le réchauffement climatique, de leurs proies zooplanctoniques *Calanus finmarchicus*. Ces bouleversements trophiques et biogéographiques sont d'autant plus prononcés que l'espèce concernée se trouve en limite de sa niche écologique. L'utilisation du nouveau modèle d'habitat NPPEN fournit des informations essentielles, à considérer pour anticiper les changements des ressources marines, notamment dans le cadre de plans de gestion des stocks de poissons exploités.

## Abstract

This aims to study the impact of climate warming on the spatial distribution of fish in the North Atlantic, using the new habitat model called the Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche Model (NPPEN). The model NPPEN is nonparametric and requires only presence data. It is based on concept of the ecological niche *sensu* Hutchinson. The model NPPEN tests the Mahalanobis generalised distance by permutations to produce and map the probability of species occurrence. The model is therefore well suited to study expected changes in the biogeography of marine species at macro-scale. Applying this new model on more than fifty marine species in the North Atlantic, has highlighted the impact of global warming on the biogeography of species, structure and trophodynamic of the marine ecosystem. Disruption, already observed in spatial distribution and abundance (probability of occurrence) of fish species such as Atlantic cod and lesser sandeel were found again. The majority of species will move northward to stay in an environment consistent with their ecological niche. The intensity and rapidity of the biogeographic movements expected, as the balance of gains or losses in the spatial range differ among fish; governed by the ability of species movement, their range of environmental tolerance (niche breadth) and the intensity of global warming. In the North Sea, species such as pollack, with tight and strict requirements ecological niche, may disappear following the contraction of their niche. The abundance of more adapted species, as the snake pipefish, has increased and their upper limit of distribution extended northward. These changes alter the functioning of the food web by changing the availability and quality of fish resources to upper level consumers as seabirds, reducing their reproductive success. The fish themselves, such as Atlantic cod, are affected by biogeographic changes, induced by global warming, in their zooplanktonic prey, *Calanus finmarchicus*. These trophic and biogeographic changes are more pronounced when the species is at the limit of its ecological niche.

The new model NPPEN habitat provides essential information to consider in order anticipating changes in marine resources, particularly in the context of management plans for exploited fish stocks.