



Trophic ecology and life history of an endangered stream-dwelling salmoid

Camille Musseau

► To cite this version:

Camille Musseau. Trophic ecology and life history of an endangered stream-dwelling salmoid. Ecology, environment. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2015. English. NNT : 2015TOU30370 . tel-01528710

HAL Id: tel-01528710

<https://theses.hal.science/tel-01528710>

Submitted on 29 May 2017

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

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



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Présentée et soutenue par :

Camille Musseau

Le 18 décembre 2015

Titre :

Variabilité trophique chez la truite marbrée (*Salmo marmoratus*):
déterminismes ontogénétiques et environnementaux

ED SDU2E : Écologie fonctionnelle

Unité de recherche :

Laboratoire ECOLAB - UMR 5245 (CNRS/UPS/ENSAT)

Directeur(s) de Thèse :

Frédéric SANTOUL (Maître de conférences, Université Paul Sabatier, Toulouse)
Stéphanie BOULÊTREAU (Ingénieure de recherche, Université Paul Sabatier, Toulouse)

Rapporteurs :

Jean-Marc ROUSSEL (Directeur de recherche, INRA, Rennes)
Christian DESVILETTES (Professeur, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand)

Autre(s) membre(s) du jury :

Régis CEREGHINO (Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse) - Président du Jury
Michaël OVIDIO (Expert scientifique, Université de Liège, Liège, Belgique) - Examinateur

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs de thèse, Frédéric Santoul et Stéphanie Boulêtreau, pour leur encadrement au cours de ces trois années. Merci pour vos conseils, vos corrections et votre soutien.

Un grand merci à Alain Crivelli pour avoir partagé ses données acquises durant ses longues années de terrain en Slovénie. Merci pour les nombreuses discussions très constructives qui ont fait avancer ces travaux et pour ton soutien sans faille. Une page se tourne mais je sais que notre collaboration ne s'arrêtera pas en si bon chemin.

Je tiens également à remercier Régis Céréghino, Jean-Marc Roussel, Christian Desvillettes et Michaël Ovidio qui ont accepté de lire ce travail et de faire partie de mon jury de thèse.

Cette thèse n'aurait pas pu se faire sans l'aide de nombreuses personnes sur le terrain. Merci à toutes celles et ceux qui ont aidé à l'acquisition de ces données. Un grand *Hvala !* à toute l'équipe de la Ribiška Družina de Tolmin pour leur efficacité et leur aide sur le terrain et en particulier à Dušan. *Muchas gracias* à Isabel Cantera qui a su arpenter les cours d'eau escarpés de Slovénie afin d'assurer la campagne de juin 2013. Je te souhaite plein de bonnes choses pour ta thèse !

Grazie mille ! à Simone Vincenzi pour son accueil à l'Université de Santa Cruz (Californie), ses conseils avisés sur l'analyse des données et ses corrections d'articles. Merci à Marc Mangel (Center for Stock Assessment Research, University of California Santa Cruz) et Carlos Garza (Fisheries Ecology Division, NOAA) pour m'avoir intégrée à leurs équipes de recherche durant mon séjour sur le territoire américain.

Merci à mes collègues de CIRCE qui m'ont permis de réaliser cette thèse dans la joie et la bonne humeur. Tout d'abord, merci Régis pour tes nombreux conseils tout au long de cette thèse, merci à Eric et Anne-Marie Tabacchi pour les longues discussions sur l'écologie et la recherche en général, François et Romain pour les agréables repas du

midi, je compte sur vous pour défendre notre si belle ville de Bordeaux dans les prochains débats ! Merci à Fréd A. pour tes conseils techniques toujours très utiles. Merci à Laurent pour m'avoir permis de réaliser ce stage en Licence qui m'a fait prendre conscience de mon envie que ce monde soit le mien. Merci à Sylvain pour toutes ces discussions autour d'un bon café. Un grand merci à Arthur pour tes cours de rangement, tes allers-retours sur la magnifique Barguelonne durant la thèse n°1 et tout et tout et tout ! Enfin, Nico ... C'était pas gagné hein ? Je vais t'épargner le couplet mélodramatique et m'en tenir à te remercier chaleureusement pour ta patience et toute le reste. Je te souhaite beaucoup de courage pour la fin de thèse, pour moi, c'est bel et bien la fin, « *terminé bonsoir !* ».

Laurent et Sylvain, je vous remercie aussi de m'avoir offert l'opportunité de participer aux enseignements de Licence et de Master. J'en profite pour remercier Alain Dejean, Luc Legal et Erick Campan pour tous ces bons moments en salle TP à disséquer des criquets ainsi que pour les séjours entomologiques à Tuchan.

Une thèse ne serait pas une thèse sans la bonne humeur des copains ! La liste est bien longue mais merci aux occupants du rez-de-chaussée pour tous ces bons moments partagés ensemble : Joss, Amaia, Kiki, PJ, Poussin, Olivia, Mathieu, Boris, Isabelle, Léa, Yves, Blaise, Arthur, Paul, Lucie, Alice, Aurèle et toute l'équipe du Journal Club. Merci aussi à ceux qui, même « loin » du labo, ont fait de mon expérience toulousaine celle qu'elle a été : Noé, Louis & Léo, Olivier, Sandra, Malvina, Chloé sans oublié bien sûr Gaston et Fabien (et son enthousiasme inégalable !). Un merci tout particulier à Pierre ! Et puis il y a eu Santa Cruz, Marc, Christa, Ben et Scott, thanks for everything! It was really really ok!

Comment ne pas remercier Raph et Amandine, présents dans les bons moments comme dans les moins bons. Sans votre soutien sans faille, je ne serais JAMAIS allée jusqu'à la fin de cette aventure. Je ne pourrai jamais vous remercier assez pour tout ce que vous m'avez apporté durant toutes ces années, avant et pendant cette thèse, et je sais que notre histoire ne s'arrête pas là !

Merci à Soja pour ces ronronnements thérapeutiques et aussi pour m'avoir servi de réveil de très nombreux matins !

Enfin, mille mercis à toute ma famille, qui m'a accompagnée et soutenue durant toute cette aventure universitaire. Papa et Maman, merci pour votre patience, votre soutien moral (et financier !) sans lesquels je n'aurais jamais pu arriver où j'en suis aujourd'hui. Merci à mon frère Benoît et ma sœur Ludivine ainsi qu'à leurs petites familles, Hélène, Pierre et mes quatre neveux préférés Clément, Arthur, Léa et Juliette. Ça y'est, l'école est finie pour moi, à vous de jouer !

Alban, merci pour ta présence durant ces longues années, ton soutien et ton aide jusqu'à la fin de cette épopée. L'avenir est enfin à nous ! Enfin, presque... une petite thèse à terminer d'abord et nous pourrons profiter de tous les bons moments qui nous attendent.

Et enfin pour terminer, je tiens à remercier tout particulièrement et avec beaucoup d'émotion mes premiers professeurs de Sciences Naturelles, mes grands-parents. Pépé et Mémé, je pense que si vous ne m'aviez pas poussée dans les ruisseaux pyrénéens durant mon plus jeune âge pour observer les *cuquets* (*i.e.* Trichoptères du Comminges) de plus près, je n'en serais pas là aujourd'hui ! Cette thèse vous est dédiée.

A Pépé et Mémé,



*« Elle est pleine de poissons, elle est pleine de poissons,
Des petits, des gros, des fins, des longs et même des tout ronds,
Certains vivent près du bord et d'autres vivent dans le fond,
Certains sont sédentaires et d'autres changent d'horizon,
Ils n'ont pas grand-chose à faire,
Ils ne se font pas de mouron,
Ils ont leurs identités, molon de styles et de façons,
Les petits mangent les vers et les gros les dévoreront,
C'est la chaîne alimentaire, il faut que nous la respections. »*

R. Mazzarino & F. Ridel
Qu'elle est bleue. 1993.

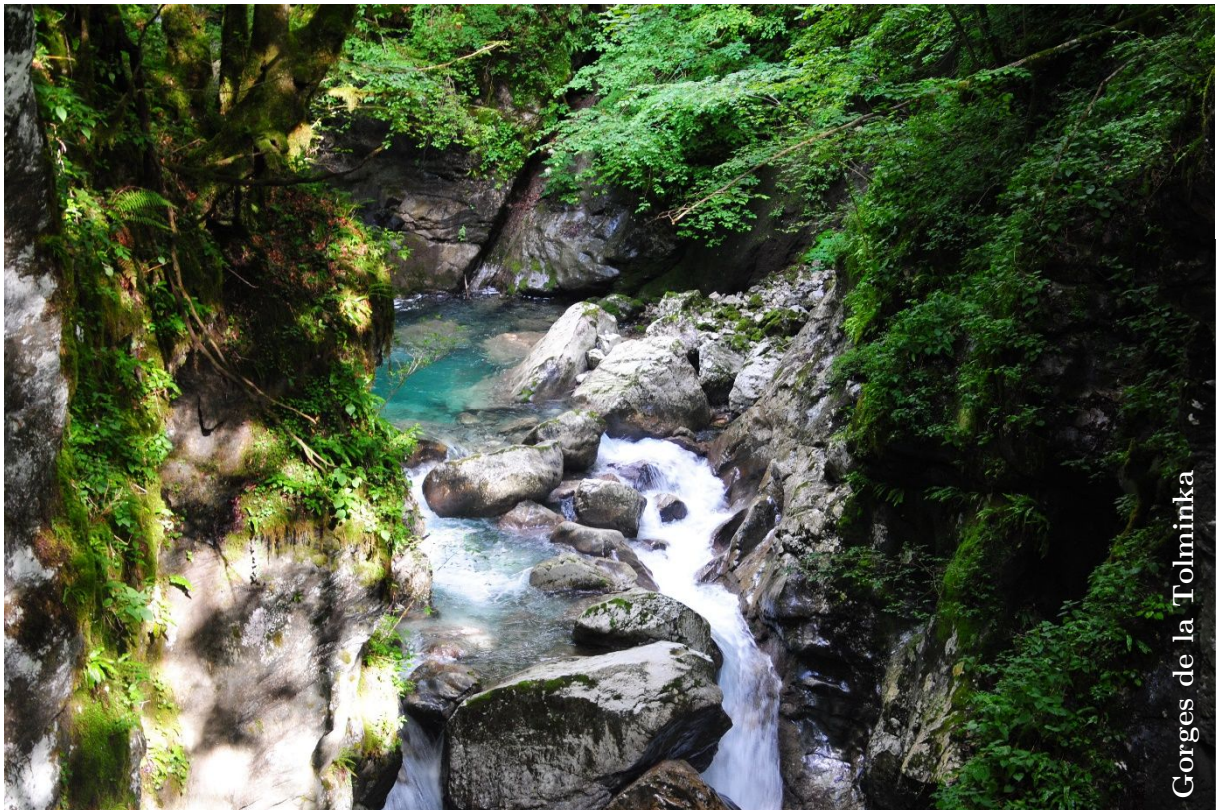
Table des matières

Introduction générale.....	1
1.1. Les niches écologiques	2
1.1.1. Historique et concepts	2
1.1.2. La niche trophique : un sous-ensemble de la niche fonctionnelle	4
1.1.3. La niche isotopique	5
1.2. Réseaux et interactions trophiques.....	7
1.2.1. Les transferts d'énergie	7
1.2.2. Importance de la taille des organismes.....	9
1.2.3. La prédation inter et intraspécifique.....	11
1.2.4. La compétition.....	12
1.3. Les relations trophiques chez les Salmonidés.....	14
1.3.1. Connaissances générales	14
1.3.2. Cas de la truite marbrée.....	17
1.3.3. Objectifs et plan de la thèse	18
Chapitre 1.....	21
1.1. Isotopie et écologie trophique	22
1.1.1. Principe et utilisation en écologie trophique.....	22
1.1.2. Avantages et limites de l'outil isotopique.....	23
1.1.3. Méthodologie et analyses.....	23
1.2. La truite marbrée : 7 populations persistantes	24
1.2.1. <i>Salmo marmoratus</i> : une espèce d'intérêt en biologie de la conservation.....	24
1.2.2. Les populations étudiées.....	25
1.3. Échantillonnage.....	31
1.3.1. Pêches électriques	31
1.3.2. Prélèvements d'invertébrés.....	32
1.3.3. Les variables abiotiques.....	33

Chapitre 2.....	35
2.1. Résumé de l'article.....	36
2.1.1. Contexte et objectifs	36
2.1.2. Démarche analytique.....	36
2.1.3. Principaux résultats	38
2.2. Direct and indirect effects of environmental factors on dietary niches in size-structured populations of a wild salmonid.....	39
2.2.1. Introduction.....	40
2.2.2. Material and Methods	41
2.2.3. Results.....	44
2.2.4. Discussion.....	50
Chapitre 3.....	63
3.1. Résumé de l'article.....	64
3.1.1. Contexte et objectifs	64
3.1.2. Démarche analytique.....	64
3.1.3. Principaux résultats	65
3.2. Disentangling among from within individual effects in intraspecific diet variation: insights from longitudinal sampling in a cannibalistic populations at different temporal scales.....	67
3.2.1. Introduction.....	68
3.2.2. Material and Methods	70
3.2.3. Results.....	74
3.2.4. Discussion.....	88
Chapitre 4.....	95
4.1. Résumé de l'article.....	96
4.1.1. Contexte et objectifs	96
4.1.2. Démarche analytique.....	96
4.1.3. Principaux résultats	97
4.2. Drivers and consequences of cannibalism in size-structured populations of a generalist predator	98
4.2.1. Introduction.....	99
4.2.2. Material and Methods	101

4.2.3. Results.....	105
4.2.4. Discussion.....	113
Chapitre 5.....	131
5.1. Résumé de l'article.....	132
5.1.1. Contexte et objectifs	132
5.1.2. Démarche analytique.....	133
5.1.3. Principaux résultats.....	134
5.2. Sympatry with the devil? Niche-based approach explains the mechanisms allowing coexistence of native and non-native salmonids	136
5.2.1. Introduction.....	137
5.2.2. Material and Methods.....	138
5.2.3. Results.....	141
5.2.4. Discussion.....	148
5.2.5. Conclusions and perspectives.....	150
Chapitre 6.....	151
6.1. La variabilité intraspécifique et ses mécanismes	152
6.1.1. Shifts ontogénétiques chez les truites.....	152
6.1.2. Variabilité interindividuelle.....	153
6.1.3. Mécanismes impliqués dans la variabilité trophique	153
6.2. Cannibalisme et piscivorie : implications pour la truite marbrée.....	157
6.2.1. Avantages énergétiques et résistance biotique.....	157
6.2.2. Conséquences du cannibalisme	158
6.2.3. Déterminisme génétique du cannibalisme.....	161
6.3. Conséquences pour les communautés : quelques perspectives.....	162
Bibliographie.....	165

Introduction générale



1.1. Les niches écologiques

1.1.1. Historique et concepts

Le concept de niche écologique est un des fondements de notre discipline. Définie tout d'abord par Joseph Grinnell (1917) lors de ses travaux sur le Moqueur de Californie (*Toxostoma redivivum*, Gambel 1845), la niche écologique d'une espèce est constituée par un ensemble de facteurs environnementaux nécessaires à la survie et à la reproduction de ses populations. Parmi ces facteurs, on peut citer l'humidité atmosphérique, la température ou encore l'habitat. Cette définition, aujourd'hui nommée *niche grinnellienne*, se rapproche de l'autoécologie. En effet, elle ne prend pas en compte les interactions avec les autres espèces vivant dans le biotope. Il faudra attendre les travaux de Charles Elton (1927) et sa conception de la niche écologique d'une espèce comme étant « *sa place dans l'environnement biotique, ses relations avec ses ressources alimentaires et ses ennemis* ». Contrairement à la niche grinnellienne, la *niche eltonienne* ne considère pas les facteurs environnementaux et se focalise sur la position d'une espèce dans son réseau d'interactions avec les autres espèces ainsi que sur son effet sur ces espèces.

Le concept de niche écologique est revisité trente années plus tard par George Evelyn Hutchinson qui le définit à son tour comme étant un volume dans un espace multidimensionnel, dont les axes sont des paramètres environnementaux, et dans lequel l'espèce peut survivre et se reproduire (Hutchinson 1957). Longtemps délaissé par la communauté scientifique, le concept de niche est revenu au cœur du débat grâce, notamment, aux récentes avancées méthodologiques dans notre discipline telles que l'utilisation des données spatiales à large échelle et le développement de l'outil isotopique (Newsome *et al.* 2007). Il a et continue d'évoluer mais les différentes définitions contemporaines s'accordent sur son aspect multidimensionnel qu'il est possible de schématiser par le diagramme proposé par Soberón (2007), qui décrit la distribution spatiale d'une espèce en fonction de trois principaux facteurs : les contraintes environnementales, les facteurs biotiques et la capacité de dispersion des organismes (Figure 1).

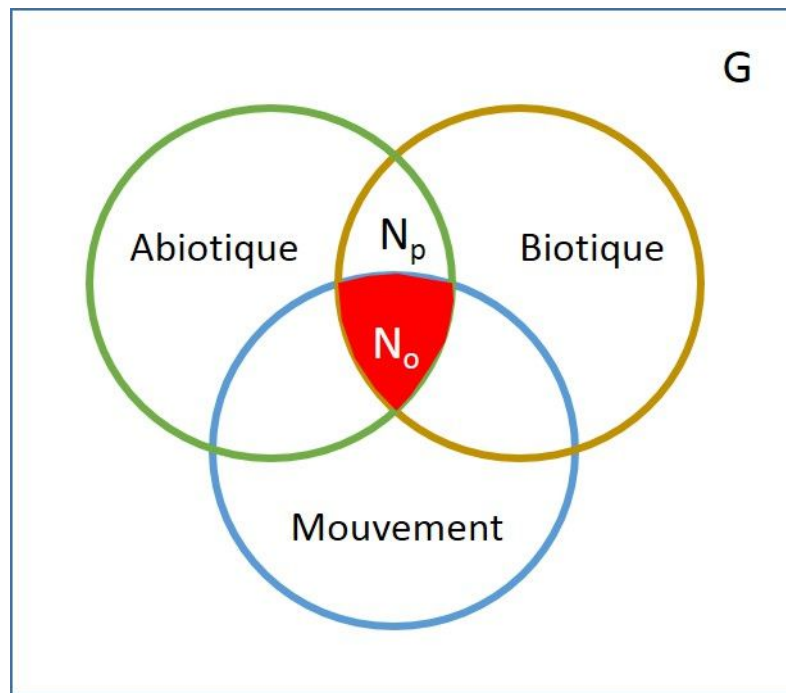


Figure 1 – Représentation schématique des facteurs expliquant la distribution d’une espèce dans un espace géographique (**G**). Le cercle vert, représente une aire géographique caractérisée par les facteurs environnementaux permettant la croissance et la survie de l’espèce. Le cercle marron correspond à l’aire géographique où l’espèce peut survivre en interaction avec d’autres espèces. L’intersection de ces deux facteurs définit une région où les conditions biotiques et abiotiques sont favorables à l’espèce considérée ($N_p + N_o$). Cependant, à cause des limites de déplacement, la zone favorable ne fait pas intégralement partie de la zone accessible pour l’espèce (cercle bleu). Par conséquent, la zone favorable et occupée par l’espèce se situe à l’interaction des trois facteurs (N_o). D’après Soberón 2007.

La niche grinnellienne est aujourd’hui l’essence même de la biogéographie qui vise à définir les aires de répartition bioclimatiques des espèces et souvent, l’évolution de celles-ci dans un contexte de changement climatique (Thuiller *et al.* 2005; Elith *et al.* 2006). Quant à la niche eltonienne et le rôle des espèces dans une communauté, elle est aujourd’hui dénommée *niche fonctionnelle* (Chase & Leibold 2003). La niche fonctionnelle d’une espèce est un espace multidimensionnel dans lequel les axes correspondent aux traits fonctionnels de l’espèce, c’est-à-dire ses caractéristiques physiologiques, phénologiques et morphologiques (Rosenfeld 2002; Violle *et al.* 2007). Parmi ces traits, certains caractérisent la fonction vitale de nutrition chez les organismes.

1.1.2. La niche trophique : un sous-ensemble de la niche fonctionnelle

Certains traits fonctionnels sont liés à l'acquisition des ressources alimentaires. C'est le cas par exemple de la taille des yeux, de l'ouverture buccale ou encore de la dentition. Ils vont déterminer l'activité alimentaire, l'ingestion des ressources et par conséquent une part de la niche trophique des organismes (Villéger *et al.* 2010). L'autre part sera elle déterminée par la disponibilité des ressources ainsi que par les préférences alimentaires des individus.

Par définition, la niche trophique représente les ressources ingérées et assimilées par un consommateur. Elle intègre de ce fait une dimension abiotique puisque les facteurs environnementaux régulent et contrôlent la disponibilité de ces ressources. Par exemple, la diminution de la diversité des ressources accessibles aux prédateurs associée à la fragmentation des habitats engendre une diminution de la taille de leurs niches trophiques (Layman *et al.* 2007; Figure 2).

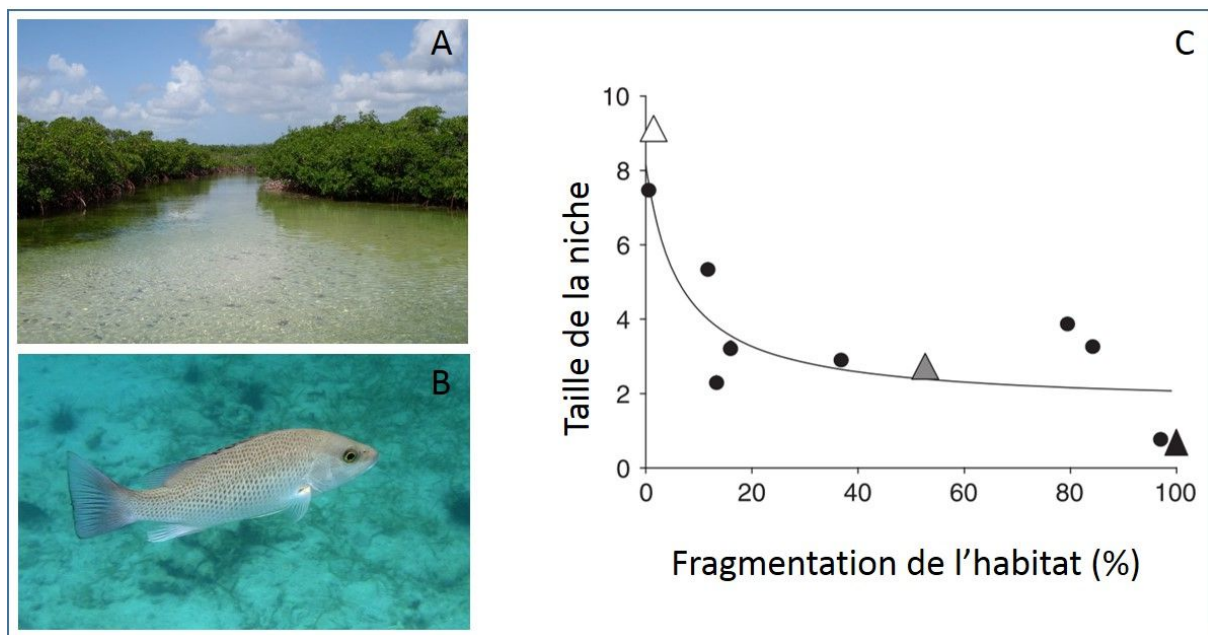


Figure 2 – Effet de la fragmentation de l'habitat (A) de la sarde grise (*Lutjanus griseus*, Linné 1758) (B) sur la taille de sa niche trophique (C). D'après Layman *et al.* 2007b. La taille de la niche trophique diminue fortement en fonction de la dégradation de l'habitat.

L'étude de l'écologie trophique des espèces en milieu naturel est possible par des observations directes des organismes mais cette approche n'est pas applicable à tous les taxons (en fonction de leurs tailles) et est difficile à mettre en place dans certains écosystèmes. Une alternative consiste à examiner les restes alimentaires des organismes (fèces, pelotes de réjection) ou leurs bols alimentaires (contenus stomacaux) pour identifier les organismes ingérés par les consommateurs. L'inconvénient principal de ces méthodes réside dans le fait qu'elles permettent de caractériser le régime alimentaire d'un consommateur sur une très faible période de temps (heures voire jours). Ces limites ont remis au goût du jour l'utilisation d'un nouvel outil pour l'étude de l'écologie trophique, plus intégrateur dans le temps : l'isotopie.

1.1.3. La niche isotopique

L'approche isotopique est devenue une des principales méthodes pour étudier la structure des niches et des réseaux trophiques. Elle a ainsi donné lieu au terme « niche isotopique » (Newsome *et al.* 2007). Dans de nombreux cas, la niche isotopique est estimée à partir des rapports isotopiques de deux éléments : le carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) (Vanderklift & Ponsard 2003; Fry 2006).

Les valeurs du couple $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ qui constituent la signature isotopique des individus sont projetées dans un espace bidimensionnel, appelé espace isotopique. Les axes de cet espace sont l'utilisation des ressources ($\delta^{13}\text{C}$) d'une part et la position trophique ($\delta^{15}\text{N}$, i.e. la place de l'organisme dans le réseau) d'autre part. La répartition des signatures isotopiques dans cet espace permet de comprendre les liens trophiques entre les individus et les espèces dans un écosystème (Layman *et al.* 2012). En particulier, les consommateurs qui auront des ressources trophiques en commun auront des signatures isotopiques proches dans l'espace isotopique. La surface qui englobe les signatures isotopiques d'individus d'une même population correspond à la niche isotopique, proxy de la niche trophique, de cette population (Figure 3). Il est donc possible à partir de la niche isotopique de caractériser les interactions trophiques intraspécifiques et interspécifiques en étudiant la répartition de ces points, le recouvrement des niches et la position relative de la niche des espèces dans l'espace isotopique (Bearhop *et al.* 2004; Layman *et al.* 2007a). Ainsi sur la Figure 3, qui caractérise les niches isotopiques de différentes espèces d'oiseaux marins, on peut voir que les niches isotopiques des trois espèces de goélands ne se recouvrent que très peu, mettant en évidence une ségrégation trophique entre ces trois Laridés (Figure 3.A). Au contraire, le chevauchement des niches isotopiques des trois sternes (Figure 3.B) indique une grande similarité dans l'utilisation des ressources entre ces trois oiseaux (Forero *et al.* 2004).

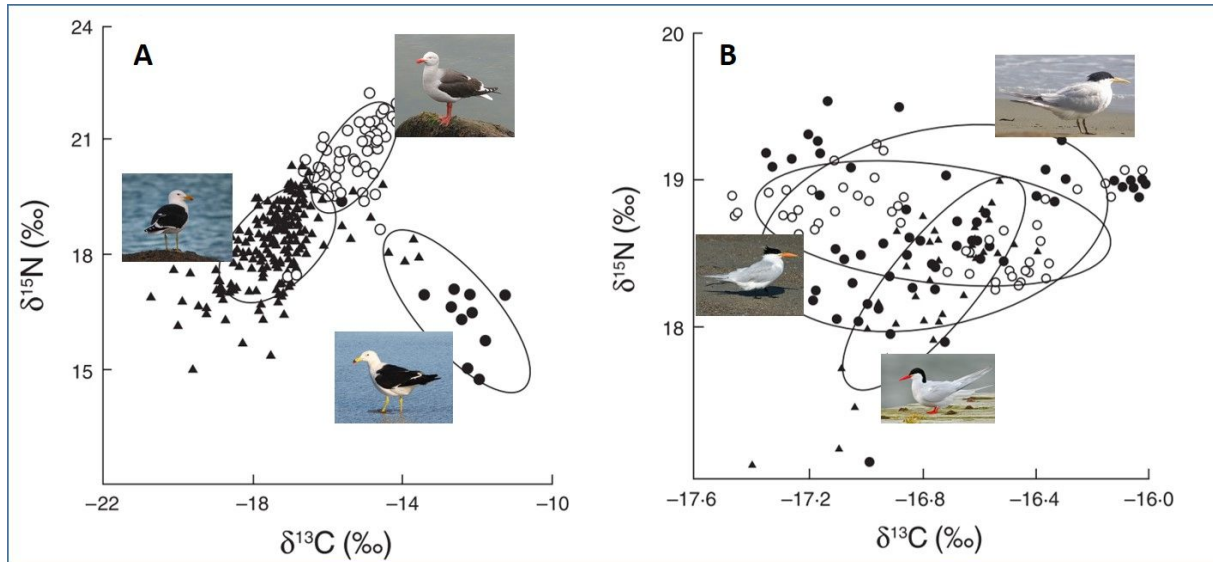


Figure 3 – Niches isotopiques de six espèces d’oiseaux marins (Laridés) vivant au large des côtes argentines dont A - trois espèces de goélants (○ *Leucophaeus scoresbii*, Traill 1823, ● *Larus atlanticus*, Olrog 1958, ▲ *Larus dominicanus*, Lichtenstein, 1823) et B - trois espèces de sternes (○ *Thalasseus maximus*, Boddaert 1783, ● *Thalasseus sandvichensis*, Latham 1787, ▲ *Sterna hirundinacea*, Lesson 1831). D’après Forero et al. 2004.

Les niches trophiques et isotopiques sont de plus en plus utilisées en écologie pour caractériser l’impact des facteurs environnementaux et des interactions entre les différentes espèces sur la diversité trophique des communautés. Cette diversité interspécifique fait l’objet de nombreux travaux en écologie aux dépens de la diversité intraspécifique. Pourtant, la variabilité au sein des populations naturelles a une place très importante dans le maintien de la diversité fonctionnelle des populations et des communautés (Bolnick *et al.* 2011; Miller & Rudolf 2011; Violle *et al.* 2012). Il est donc nécessaire d’étudier des populations dans leur milieu naturel afin d’évaluer la variabilité au sein des métapopulations qu’elles composent. De plus, à une époque où les facteurs environnementaux sont de plus en plus changeants, il est important d’orienter les recherches vers l’étude de la synergie entre variabilité environnementale et variabilité populationnelle.

1.2. Réseaux et interactions trophiques

La variabilité trophique inter- et intraspécifique résulte de la diversité d'utilisation des ressources dans les communautés et les populations.

1.2.1. Les transferts d'énergie

Les réseaux trophiques sont des structures plus ou moins complexes en fonction du nombre d'espèces qui les composent et du nombre de connections entre espèces. Les organismes ont des positions trophiques distinctes, c'est-à-dire que leur place dans la chaîne alimentaire n'est pas la même en fonction de leurs ressources alimentaires. A la base des réseaux se situent des producteurs primaires qui sont consommés par un certain nombre d'organismes, les consommateurs primaires. Ceux-là même sont consommés par des consommateurs secondaires et cette chaîne alimentaire se poursuit jusqu'au dernier niveau trophique : le top prédateur. Ce dernier est au sommet de ce réseau et n'a pas de prédateur potentiel. Les espèces (nœuds) sont en réalité des concentrations énergétiques et les liens qui les relient représentent des échanges d'énergie d'un niveau trophique à l'autre.

Ces échanges énergétiques, plus ou moins complexes, peuvent avoir lieu entre différents écosystèmes. Ainsi, les saumons migrateurs assurent transport de nutriments marins vers le milieu terrestre en passant par le milieu aquatique. En effet, lors de leur migration, les saumons quittent le milieu océanique pour venir en milieu aquatique où ils meurent après s'être reproduits. Les œufs et les carcasses de ces organismes représentent des ressources trophiques importantes pour les organismes aquatiques et terrestres qui les consomment. Ainsi, des études ont montré la présence de nutriments océaniques dans les producteurs primaires des cours d'eau, dans les prédateurs aquatiques qui consomment les œufs de saumons ou leurs carcasses et dans les prédateurs et charognards terrestres tels que les ours, les loups, les visons et les goélands (Schindler *et al.* 2003; Darimont, Paquet & Reimchen 2009). L'apport énergétique de la végétation riparienne est un autre exemple de l'interaction énergétique entre deux écosystèmes, en effet, la chute d'invertébrés terrestres dans les cours d'eau est un apport trophique pour les prédateurs aquatiques (Nakano *et al.* 1999; Iguchi *et al.* 2004). De plus, ce flux est réciproque puisque l'émergence des invertébrés aquatiques représente une ressource trophique abondante pour les invertivores terrestres (Baxter *et al.* 2004, Figure 4).

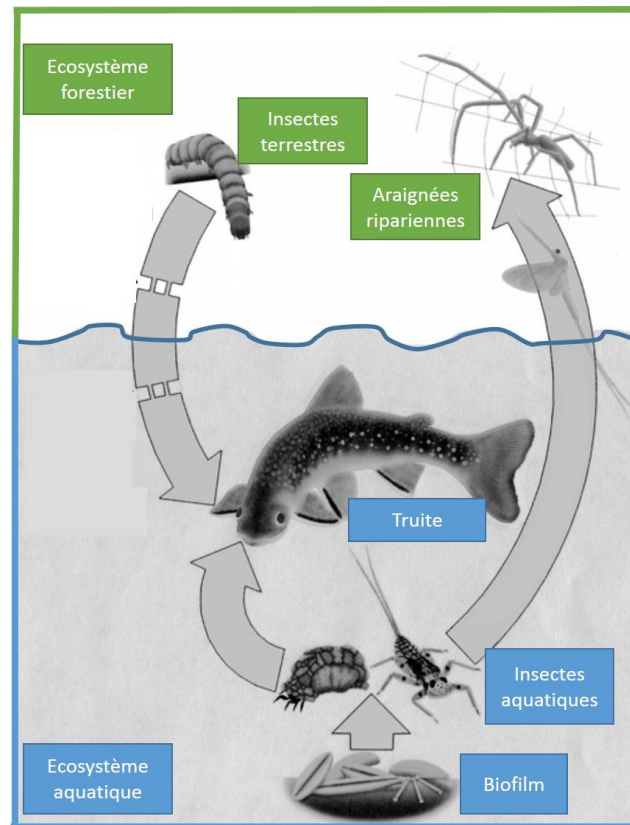
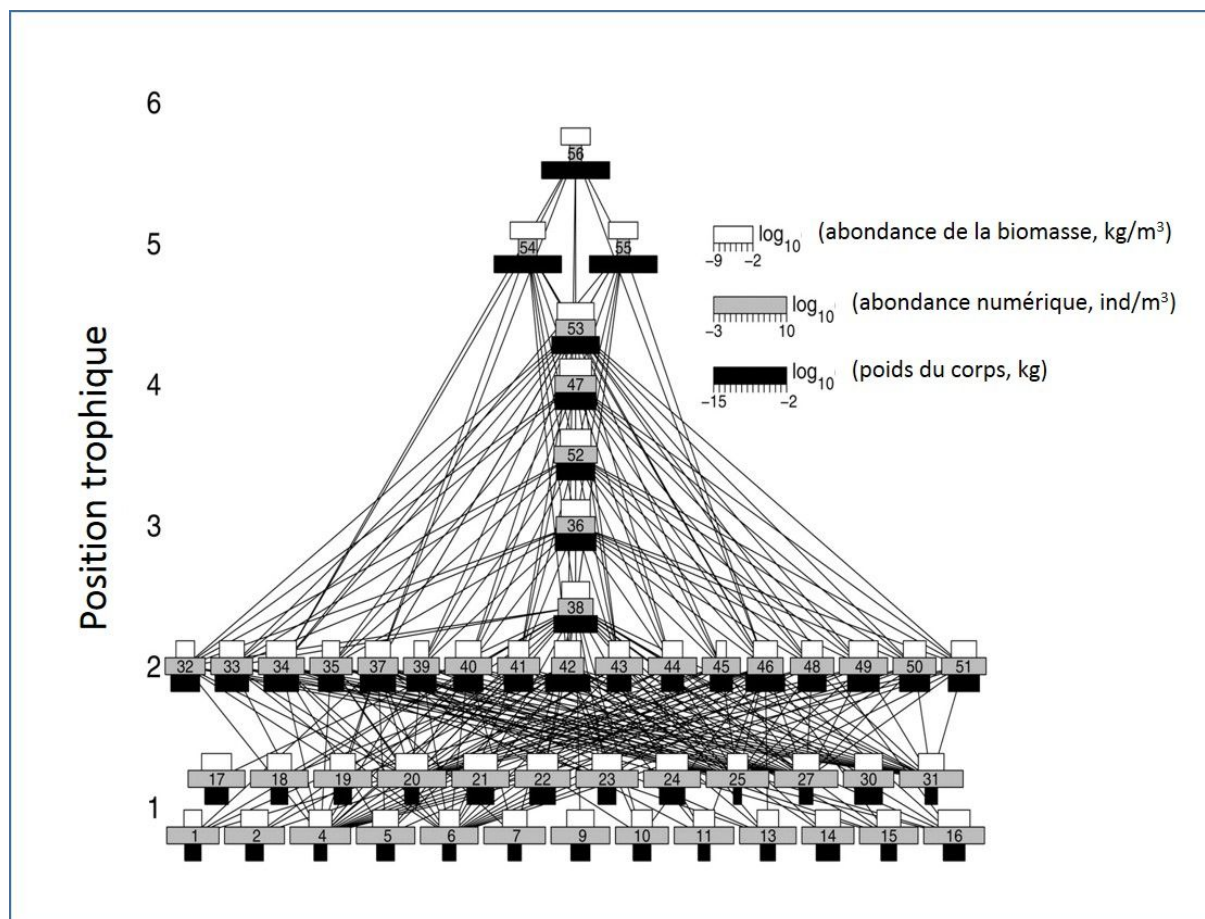


Figure 4 – Représentation des flux énergétiques réciproques entre l'écosystème forestier et l'écosystème aquatique. La chute des insectes terrestres dans l'eau et l'émergence des invertébrés aquatiques représentent des ressources trophiques pour les prédateurs aquatiques et terrestres, respectivement. D'après (Baxter *et al.* 2004).

Il est important de noter que les réseaux trophiques sont structurés en taille et que l'abondance relative des différents groupes trophiques est inversement corrélée à la taille des organismes présents dans chaque niveau, d'où la représentation classique pyramidale des réseaux (Figure 5). Ainsi, plus un organisme va être prédateur, plus il sera gros et moins il sera abondant dans le système.



1.2.2. Importance de la taille des organismes

La représentation des réseaux trophiques sous forme de rectangles symbolisant des espèces induit une erreur fondamentale dans l'interprétation de la structure des communautés puisqu'elle présuppose que tous les individus d'une même espèce se nourrissent des mêmes ressources. Pourtant, il n'est pas rare que deux individus appartenant à deux espèces différentes aient un régime alimentaire semblable ou très proche alors que deux organismes appartenant à la même espèce aient des ressources trophiques très différentes, et cela tout particulièrement chez les

animaux limités par la taille de leur ouverture buccale et donc par la taille de leur corps, comme les poissons (Cohen *et al.* 1993; Arim *et al.* 2010). C'est le cas du vairon (*Phoxinus phoxinus*, Linné 1758) et de la truite commune (*Salmo trutta*, Linné 1758) qui sont majoritairement insectivores lorsque cette dernière est de petite taille alors que les truites communes de grande taille sont parfois piscivores (Figure 6) (Jensen, Kiljunen & Amundsen 2012; Budy *et al.* 2013).

Chez les poissons, le changement de régime alimentaire au cours de l'ontogénie appelé *shift ontogénétique* est graduel au cours de la croissance des organismes (Figure 6). L'augmentation de taille et de poids se traduit par une augmentation des besoins énergétiques de l'organisme, notamment pour la reproduction (Elliott & Hurley 2000). Le changement de niche trophique, accompagné par un changement de niche écologique, modifie également les interactions (compétition/prédation) entre l'organisme et les autres espèces ainsi qu'avec les individus de la population dans laquelle il vit (Woodward & Hildrew 2002; Woodward *et al.* 2005). De plus, le risque de prédation intraspécifique augmente lorsque la population est structurée en taille (Rudolf & Armstrong 2008; Rudolf & Lafferty 2011; Rudolf & Rasmussen 2013). Il est donc nécessaire de comprendre les effets de la structure en taille des populations pour mieux évaluer la diversité fonctionnelle et trophique dans les différents maillons des réseaux.

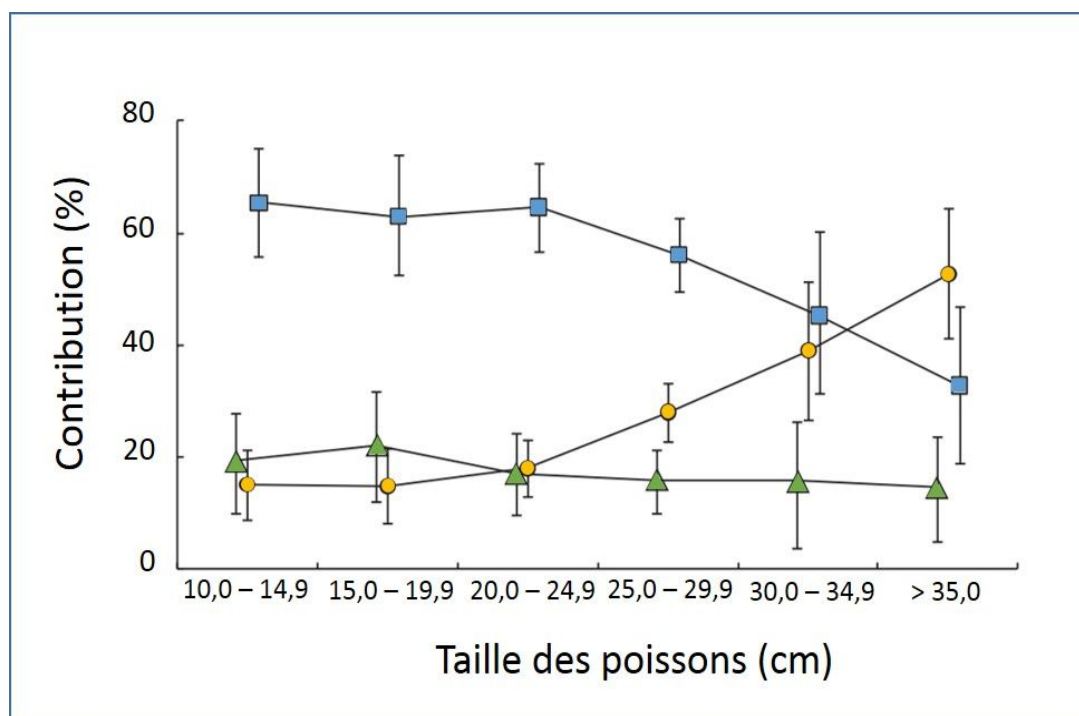


Figure 6 – Contribution de trois ressources alimentaire dans le régime alimentaire au cours de l'ontogénie de la truite commune dans le lac Fyresvatnet (Norvège). La contribution du zooplancton (▲) reste stable tandis que la contribution des invertébrés benthiques (■) diminue et que la contribution des poissons (●) dans le régime alimentaire augmente. D'après Jensen et al. 2012.

1.2.3. La prédation inter et intraspécifique

La prédation est un facteur important qui structure de nombreuses communautés animales. Ainsi, les prédateurs peuvent réduire l'abondance des proies et altérer leur distribution spatiale. De plus, le risque de prédation peut induire des réponses diverses chez les proies telles que des modifications morphologiques, physiologiques et comportementales afin d'éviter la rencontre avec le prédateurs (Relyea 2001; Stav, Kotler & Blaustein 2007; Hawlena *et al.* 2012).

La prédation intraspécifique, le cannibalisme, consiste en la mise à mort et à la consommation de tout ou partie d'un individu de la même espèce (Fox 1975). Ce phénomène est reporté chez de nombreux taxons du monde animal, notamment chez les poissons téléostéens (Smith & Reay 1991). De nombreux travaux ont montré l'importance du cannibalisme dans la dynamique des populations ainsi que dans la structure des communautés dont les conséquences extrêmes peuvent conduire à leur disparition suite à la forte mortalité des individus (Claessen, de Roos & Persson 2000, 2004; Guttal *et al.* 2012; Ohlberger *et al.* 2012). Les facteurs favorisant le cannibalisme sont divers. Une relation génétique peut exister entre le cannibale et sa proie. On

parle de cannibalisme filial lorsque les parents consomment leur progéniture, de cannibalisme *sibling* lorsque le cannibale et sa proie sont issus de mêmes parents mais d'hétérocannibalisme lorsque les organismes ne sont pas apparentés (Smith & Reay 1991; Alabi *et al.* 2009). Plusieurs facteurs peuvent favoriser le cannibalisme. Tout d'abord, le cannibalisme est une interaction taille-dépendante et dépend du stade de développement de la proie (Polis 1981; Smith & Reay 1991; Claessen *et al.* 2004). De plus, certains travaux considèrent que le cannibalisme apparaît lorsque les ressources, telles que l'abondance des invertébrés, sont limitantes (Fox 1975). Alors que le cannibalisme sur les œufs n'engendre pas de chasse active, la prédation de larve ou d'adulte requiert plus d'activité et donc de dépenses énergétiques. Cependant, en conférant aux cannibales un plus gros apport énergétique que les autres ressources du milieu (Schausberger & Croft 2000; Simpson *et al.* 2006), le cannibalisme pourrait être une interaction opportuniste qui permet aux gros individus de subvenir à leurs besoins énergétiques.

Il apparaît crucial de connaître précisément ses origines et d'estimer la quantité d'organismes tués dans les populations pour en quantifier le rôle sur la dynamique des populations.

1.2.4. La compétition

Les conséquences directes et indirectes de la compétition structurent les populations, les communautés et les écosystèmes. La nature et la force des interactions dans une communauté sont déterminées par la taille des organismes (Woodward *et al.* 2005). Ainsi, dans les populations structurées en âge ou en taille, les interactions compétitives existent au sein d'une classe de taille (compétition intra-classe) et entre les différentes classes de taille (compétition inter-classes) (Mittelbach & Persson 1998; Claessen *et al.* 2000; Vincenzi *et al.* 2007a). La compétition pour les ressources conduit à une croissance densité-dépendante, en effet, plus il y a d'organismes et plus la compétition entre eux est importante, réduisant l'apport énergétique pour les individus.

La compétition intraspécifique peut conduire à la surexploitation de la ressource favorite des individus et à sa raréfaction (Araújo, Bolnick & Layman 2011). Alors, les individus vont ajouter de nouvelles ressources à leurs régimes alimentaires et ainsi augmenter leur niche trophique. Si les nouvelles ressources sont différentes entre les individus, alors la compétition intraspécifique conduit à une augmentation de la spécialisation individuelle. Au contraire, si les individus convergent vers la même ressource secondaire, la spécialisation individuelle diminue (Figure 7).

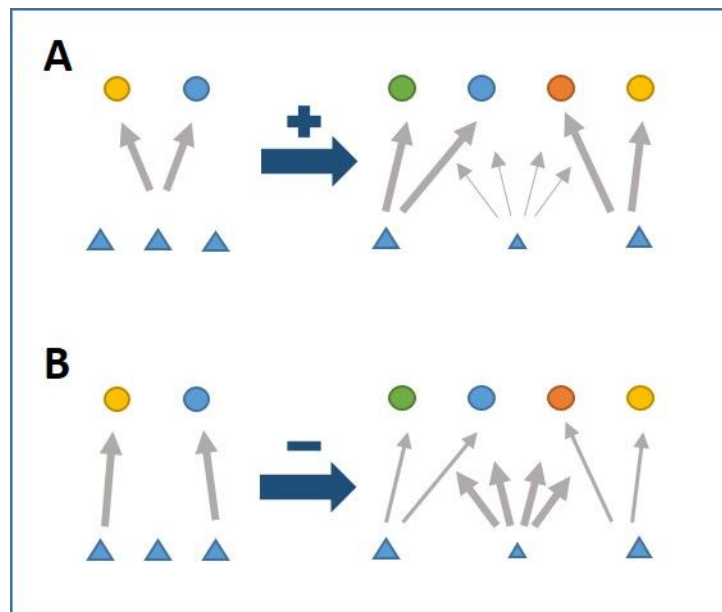


Figure 7 – Illustration de la relation entre compétition intraspécifique et la spécialisation individuelle. A – Les différents individus (cercles colorés) consomment une ressource commune (triangle) jusqu'à l'épuisement de cette dernière. Lorsque la densité de consommateurs augmente, la ressource préférée initiale devient secondaire et les individus se spécialisent sur d'autres ressources. B – Les consommateurs ont des niches trophiques différentes, lors de l'augmentation de la densité de consommateur, ils convergent vers une ressource commune, réduisant la spécialisation individuelle. D'après Araújo et al. 2011.

La taille des organismes est un facteur primordial dans la régulation des interactions inter et intraspécifiques. Les Salmonidés sont à ce titre un modèle biologique intéressant puisque la structure en taille de leurs populations varie fortement entre les différents stades de développement des individus. De plus, ils vivent généralement dans les parties amont des cours d'eau et sont les seuls poissons présents dans l'écosystème ce qui permet d'étudier les interactions intraspécifiques en milieu naturel. De plus, les parties amont des cours d'eau sont généralement moins dégradées que les cours d'eau de plaines où sont concentrées les activités humaines, cela permet donc de s'affranchir des facteurs anthropiques.

1.3. Les relations trophiques chez les Salmonidés

1.3.1. Connaissances générales

Les Salmonidés sont rassemblés au sein d'une famille monophylétique qui regroupe les truites, les saumons, les ombres et les corégones. Ces poissons d'eau froide sont inféodés aux eaux douces pour au moins un de leur stade de développement. Ainsi, certaines espèces passent leur vie dans des lacs, des cours d'eau de montagne ou de plaines et d'autres viennent uniquement s'y reproduire après avoir accompli une partie de leur cycle de vie en mer. Comme beaucoup d'espèces liées au milieu aquatique, leurs populations sont en déclin. La fragmentation et la dégradation des habitats par les activités humaines, les modifications environnementales liées au changement climatique et l'introduction d'espèces exotiques comptent parmi les dangers qui menacent ces prédateurs (Dudgeon *et al.* 2006).

Les traits d'histoire de vie des truites et des saumons diffèrent entre les espèces et entre les populations lacustres et de rivière (Klemetsen *et al.* 2003). Les lacs d'eau froide dans lesquels vivent ces salmonidés abritent généralement une faible diversité piscicole ce qui permet aux Salmonidés d'occuper des niches écologiques différentes. De plus, la diversité des ressources engendre un polymorphisme intraspécifique qui favorise la cohabitation d'individus insectivores et d'individus piscivores notamment chez la truite commune et l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*, Linné 1758) dans les lacs d'Europe du nord (Klemetsen *et al.* 2003; Byström 2006; Berg *et al.* 2010; Florø-Larsen *et al.* 2014). La différence de taille entre les organismes promeut le cannibalisme (L'Abée-Lund, Langeland & Saegrov 1992; Amundsen 1994). Chez les piscivores, les apports énergétiques sont surtout dédiés à la croissance somatique ce qui n'est pas le cas chez les invertivores (Berg *et al.* 2010; Jensen *et al.* 2012; Hammar 2014). De ce fait, la maturité sexuelle chez les piscivores est retardée et a lieu lorsque les poissons pèsent déjà plusieurs kilogrammes tandis que les invertivores peuvent devenir matures à partir de 10 grammes (Klemetsen *et al.* 2003; Berg *et al.* 2010). Cette variabilité de traits d'histoire de vie scinde les populations en deux classes principales communément définies comme *géants* et *nains* (Claessen *et al.* 2000; Byström 2006).

Les truites de rivières ont des régimes alimentaires opportunistes. Les organismes consomment essentiellement des invertébrés aquatiques (Klemetsen *et al.* 2003; Cucherousset *et al.* 2007; Evangelista *et al.* 2014). Les ressources terrestres représentent un apport énergétique non négligeable dans le régime alimentaire de ces carnivores aquatiques (Nakano & Murakami 2001; Kawaguchi, Taniguchi & Nakano 2003; Baxter *et al.* 2007; Evangelista *et al.* 2014). Les jeunes stades peuvent être en compétition avec d'autres espèces de poissons tels que les chabots (Holmen, Olsen & Vøllestad 2003; Louhi *et al.* 2014) et les individus plus grands peuvent être piscivores et consommer des vairons et des épinoches. Les espèces vivent souvent en amont des

cours d'eau et sont généralement en allopatrie. Courant chez les salmonidés de lac, le cannibalisme est très peu commun chez les espèces de rivière. De plus, la truite commune est surtout piscivore hors de son aire de répartition naturelle (Budy *et al.* 2013). Cependant, les travaux de Vik *et al.* (2001) font état de cannibalisme sur des 0⁺ chez la truite commune dans un cours d'eau norvégien.

De par leur valeur récréative, les salmonidés ont été introduits hors de leurs aires de répartition naturelles avec des répercussions parfois néfastes pour les populations locales. Pour ces raisons, la truite commune et la truite-en-ciel figurent sur la liste des 100 pires espèces exotiques de la planète (Lowe *et al.* 2000). Les conséquences engendrées par l'introduction de Salmonidés exotiques sur les écosystèmes natifs ont fait l'objet de nombreuses publications. Ces impacts, qui dépendent à la fois des écosystèmes receveurs et des espèces locales, ont lieu à différentes échelles (Simon & Townsend 2003; Cucherousset & Olden 2011). Les Salmonidés ont induit une modification comportementale chez les invertébrés brouteurs limitant leur activité et causant une augmentation de la biomasse de périphyton (Simon & Townsend 2003). La truite arc-en-ciel est connue pour modifier les flux de ressources terrestres dans des cours d'eau japonais (Baxter *et al.* 2004, 2007). Cucherousset *et al.* (2007) ont montré la modification de la niche trophique de la truite commune en présence du saumon de fontaine dans un cours d'eau pyrénéen (Figure 8).

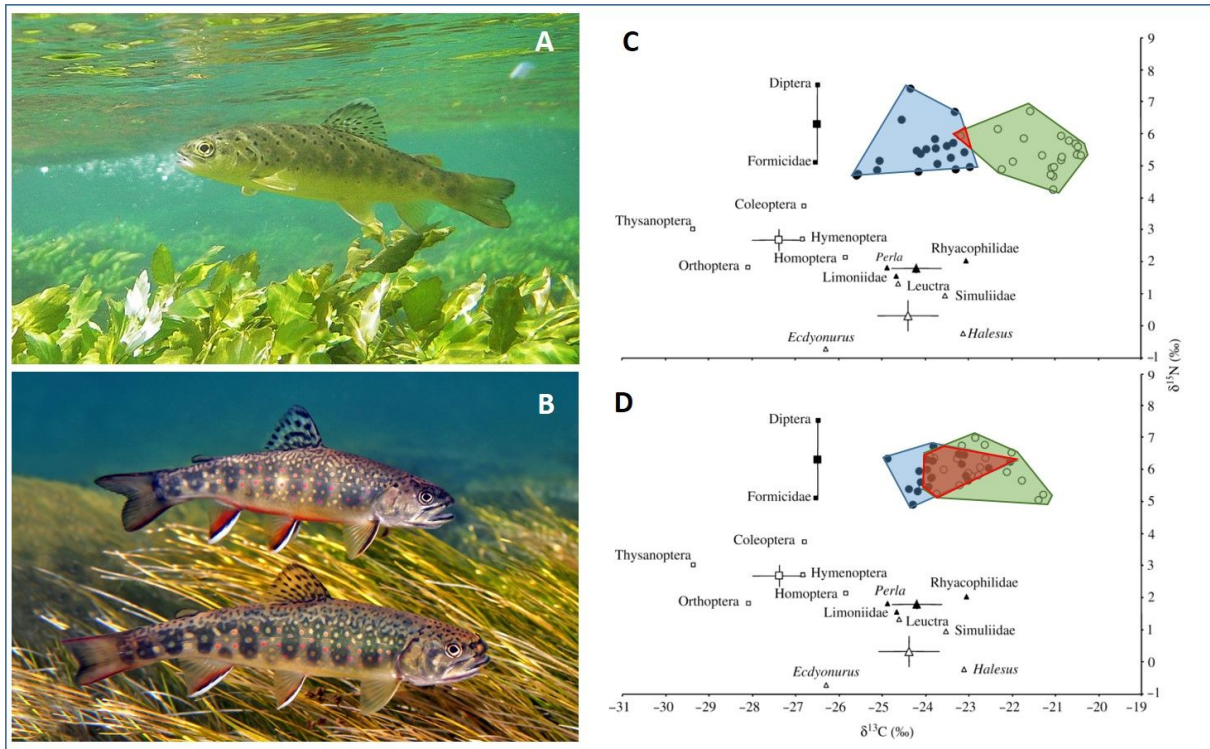


Figure 8 - Interactions trophiques entre la truite commune (A) et le saumon de fontaine (B) dans un cours d'eau pyrénéen. Les réseaux trophiques (C et D) représentent les niches trophiques de l'espèce native (en bleu) et exotique (en vert) ainsi que leurs proies potentielles en situation d'allopatrie (C) et de sympatrie (D). Les polygones rouges représentent les recouvrements de niches entre les deux salmonidés. D'après Cucherousset et al. 2007. ©Matthias Parre (A) et Pat Clayton (B).

1.3.2. Cas de la truite marbrée

La truite marbrée (*Salmo marmoratus*, Cuvier 1817, Figure 9), est un Salmonidé européen endémique du bassin adriatique. Cette espèce est menacée depuis le début du XX^{ème} siècle par l'introduction de la truite commune dans son aire de répartition. En effet, introduite à des fins récréatives, la truite commune s'est rapidement hybridée avec la truite marbrée. Actuellement, seules sept populations génétiquement pures persistent à l'état sauvage dans les têtes de bassins de tributaires de deux rivières slovènes : la Soča et l'Idrijca (Fumagalli *et al.* 2002) et dans quelques rivières du bassin du Po en Italie (Pujolar *et al.* 2011a). Depuis 1996, en Slovénie, un plan de sauvegarde et de réhabilitation des populations est en cours grâce aux travaux menés par des unités de recherches et en collaboration avec l'association des pêcheurs à la ligne locale. L'introduction de la truite commune est désormais interdite en Slovénie mais une nouvelle menace est apparue : le changement climatique. Si les crues dans les cours d'eau de montagne ont toujours existé, leur intensité et leur fréquence augmentent de façon significative et engendrent une mortalité importante chez cette espèce (Pujolar *et al.* 2011b).



Figure 9 – Truite marbrée de Slovénie © Simone Vincenzi

Les effectifs des sept populations restantes, dans une géographique restreinte, connaissent de grandes fluctuations mais persistent dans un environnement très peu impacté par les pressions anthropiques. En cela, la truite marbrée est un modèle biologique d'intérêt pour plusieurs disciplines. Tout d'abord la biologie de la conservation (Vincenzi *et al.* 2008c, 2010b), la dynamique des populations, la génétique des populations et des individus et enfin l'écologie trophique. Ce dernier aspect fait l'objet de ce manuscrit et a pour l'instant été peu étudié, seules des observations ponctuelles d'actes de cannibalisme sont recensées. À l'exception d'une population, en sympatrie avec la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum 1792), la

truite marbrée est l'unique espèce de poissons vivant dans ces milieux, de ce fait, il est possible d'étudier en détail les interactions intraspécifiques chez ce Salmonidé.

1.3.3. Objectifs et plan de la thèse

La problématique générale de ce travail est d'évaluer la variabilité trophique de la truite marbrée de l'échelle populationnelle à l'échelle individuelle et d'en comprendre les mécanismes. Nous nous sommes intéressés aux effets des variables environnementales et des facteurs biologiques sur les interactions trophiques en particulier le cannibalisme.

Le **chapitre 1** est consacré dans un premier temps à l'outil isotopique, à son usage dans le cadre de l'écologie trophique et plus particulièrement dans cette thèse. La seconde partie détaille les connaissances actuelles sur la truite marbrée, les différentes populations étudiées et l'échantillonnage de ces dernières.

Le **chapitre 2** décrit la variabilité des niches trophiques des différentes populations et leurs évolutions temporelles. Cette approche descriptive est complétée par l'étude des effets des facteurs environnementaux et de la structure en taille des populations sur les niches trophiques.

Le **chapitre 3** a pour but d'évaluer et de caractériser la variabilité trophique individuelle chez la truite marbrée à la fois entre les individus et au sein d'un individu au cours de l'ontogénie et de comprendre quels facteurs biotiques régulent cette variabilité.

Le **chapitre 4** se concentre sur le cannibalisme chez la truite marbrée. Les taux de cannibalisme ont d'abord été estimés dans chacune des populations étudiées. Puis nous avons tenté de comprendre quels facteurs environnementaux et biologiques favorisaient cette prédation intraspécifique. Enfin, nous avons utilisé un modèle bioénergétique pour estimer le nombre de proies consommées dans chaque population.

Le **chapitre 5** s'intéresse à la situation de sympatrie de l'une des populations pures de truites marbrées avec la truite arc-en-ciel. L'objectif de ce chapitre est de comprendre les mécanismes trophiques impliqués dans la coexistence de ces deux salmonidés.

Enfin, la dernière partie de mon travail synthétise les résultats obtenus dans les différents chapitres présentés ci-dessus et propose des perspectives émergeant des principaux résultats obtenus.

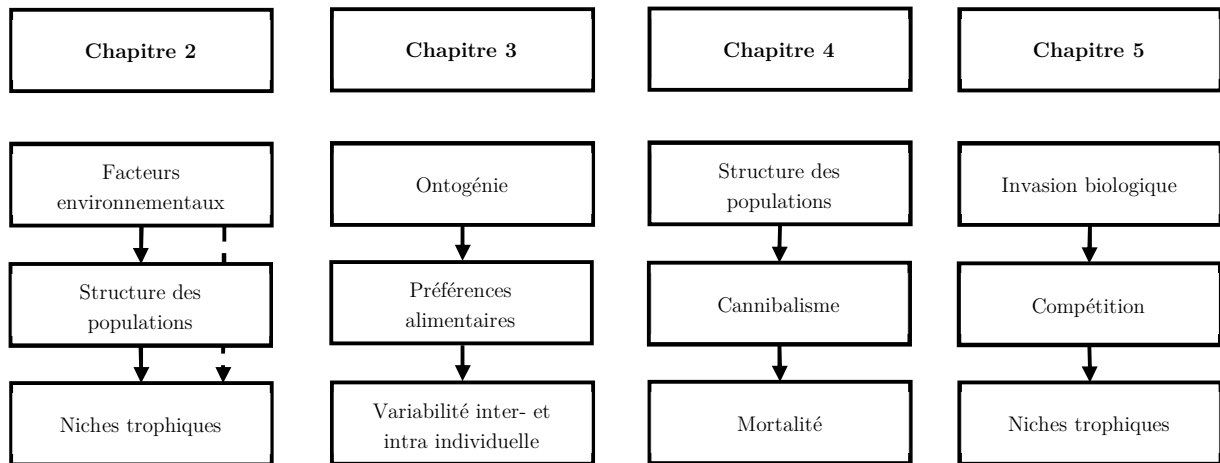


Figure 10 – Plan de la thèse et concepts abordés dans les différents chapitres de ce manuscrit.

Chapitre 1

Matériel et Méthodes



1.1. Isotopie et écologie trophique

1.1.1. Principe et utilisation en écologie trophique

Un élément chimique correspond à l'ensemble des atomes ayant un numéro atomique identique (Z), soit le même nombre de protons au sein de leurs noyaux respectifs. Cependant, les atomes d'un élément peuvent avoir des nombres de neutrons différents (N), ils sont alors appelés isotopes. Les éléments naturels ont souvent plusieurs isotopes, parmi eux, certains émettent des rayonnements radioactifs et sont considérés instables (modification de leur structure atomique), d'autres ont une configuration invariable et sont appelés *isotopes stables*. Les neutrons additionnels ne modifient pas les propriétés chimiques des éléments mais leurs confèrent des particularités physiques telles qu'une masse atomique plus élevée, on parle alors d'*isotope lourd* (en opposition à l'*isotope léger*).

Le rapport isotopique d'un échantillon (R) s'exprime en fonction de l'abondance de chacun des deux isotopes :

$$R = \frac{\text{Abondance de l'isotope lourd}}{\text{Abondance de l'isotope léger}}$$

Il est d'usage de standardiser le rapport isotopique d'un échantillon par rapport à celui d'un échantillon de référence. Ainsi, on exprime la composition isotopique d'un échantillon sous forme de différence entre les rapports isotopiques de l'échantillon considéré ($R_{\text{éch}}$) et de l'échantillon de référence (R_{ref}) :

$$\delta = \frac{(R_{\text{éch}} - R_{\text{ref}})}{R_{\text{ref}}} \times 1000$$

En écologie trophique, les deux éléments les plus utilisés sont le carbone (C) et l'azote (N). Le ratio isotopique entre ^{15}N (isotope lourd) et ^{14}N (isotope léger) s'exprime $\delta^{15}\text{N}$ relativement au N_2 atmosphérique, échantillon de référence pour cet élément. Le ratio isotopique entre ^{13}C (isotope lourd) et ^{12}C (isotope léger) s'exprime $\delta^{13}\text{C}$ et l'échantillon de référence utilisé pour cette standardisation est le Pee Dee Belmenite (fossile calcaire). L'étude des $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ permet de comprendre et de quantifier les échanges trophiques entre individus, espèces ou écosystèmes (Layman *et al.* 2012). En effet, $\delta^{15}\text{N}$ est un traceur trophique qui permet d'estimer la position trophique des organismes et $\delta^{13}\text{C}$ indique la provenance des ressources utilisées par les organismes

dans leurs régimes alimentaires (McCutchan *et al.* 2003; Vanderklift & Ponsard 2003). Cependant, il est important de noter que le suivi du carbone et de l'azote dans les réseaux trophiques est possible grâce à la connaissance du fractionnement isotopique. Les ressources assimilées par un consommateur vont servir à l'élaboration de ses tissus, par conséquent, le consommateur va intégrer les compositions isotopiques des ressources consommées. La différence de propriétés physiques entre l'isotope lourd et l'isotope léger induit une dégradation plus importante de l'isotope léger lors d'un transfert énergétique, à l'origine d'un enrichissement en isotope lourd des tissus du consommateur par rapport à ses ressources. Ce taux de fractionnement est propre à chaque élément et est conservé d'un niveau trophique à un autre.

1.1.2. Avantages et limites de l'outil isotopique

L'outil isotopique présente plusieurs avantages. Chez les poissons, il est effectivement possible d'utiliser un fragment de nageoire pour quantifier la valeur isotopique (Jardine *et al.* 2005). Le prélèvement est donc non létal pour les organismes ce qui est impératif pour notre modèle biologique. De plus, le taux de régénération des nageoires nécessitant plusieurs mois, les signatures isotopiques des échantillons intègrent les effets de l'activité trophique des organismes pendant les 90 derniers jours (Church *et al.* 2009; Graham, Harrison & Harrod 2013). Enfin, l'analyse des échantillons en laboratoire est relativement rapide.

Cependant, l'outil isotopique ne permet pas de discriminer les proies dont les signatures isotopiques sont proches. Pour cela, l'analyse isotopique peut être complétée par une étude plus fine mais plus ponctuelle des contenus stomacaux. Dans cette étude, cette méthode n'a néanmoins pas été utilisée du fait de la fragilité de l'espèce modèle et de l'importance de la vacuité stomacale chez les poissons piscivores (Arrington *et al.* 2002).

1.1.3. Méthodologie et analyses

Les fragments de nageoire pelviennes des truites marbrées et les invertébrés collectés pour les analyses isotopiques ont été séchés à l'étuve à 60°C pendant 48 heures puis broyés à l'aide d'un mixeur (Spex Certiprep 6750 Freezer) jusqu'à obtenir une poudre homogène. Ensuite, le passage de l'échantillon dans un analyseur élémentaire (Carlo Erba NC2500) couplé à un spectromètre de masse (Thermo Finnigan MAT Delta XP) a permis de déterminer les abondances respectives de ^{15}N et ^{14}N pour l'azote et de ^{13}C et ^{12}C pour le carbone. Ces valeurs ont ensuite été standardisées à partir des échantillons de références, Pee Dee Belemnite pour le carbone et azote atmosphérique pour l'azote. Ces analyses ont été réalisées dans un laboratoire américain (Cornell Isotope Laboratory, Cornell University).

L'utilisation grandissante de l'isotopie en écologie trophique a conduit au développement de plusieurs méthodes analytiques (mathématiques et statistiques) afin d'exploiter ces données. Dans cette thèse, plusieurs méthodes analytiques ont été utilisées, chacune d'entre elle sera développée dans les chapitres suivants. Dans les **chapitres 2 et 5**, nous nous sommes intéressés aux niches isotopiques des populations en utilisant tout d'abord une analyse spatiale de la répartition relative des individus dans l'espace isotopique grâce aux métriques de Layman (Layman *et al.* 2007a) ainsi qu'une analyse sur le recouvrement des niches isotopiques (Jackson *et al.* 2012) et leurs déplacements (Turner, Collyer & Krabbenhoft 2010) en relation avec des facteurs biotiques et abiotiques. Dans le **chapitre 3**, nous avons utilisé une analyse individu-centrée, habituellement utilisée en écologie évolutive, afin de différencier les effets inter-individuels des effets intra-individuels dans la variabilité trophique de la truite marbrée (van de Pol & Wright 2009). Enfin, dans le **chapitre 4** nous avons estimé les parts relatives des invertébrés aquatiques et terrestres dans le régime alimentaire des truites marbrées en utilisant un modèle de mélange basé sur une inférence Bayésienne (Parnell *et al.* 2010).

1.2. La truite marbrée : 7 populations persistantes

1.2.1. *Salmo marmoratus* : une espèce d'intérêt en biologie de la conservation

La truite marbrée (*Salmo marmoratus*), est un Salmonidés de rivière originaire du bassin adriatique. Son aire de répartition est limitée au le pourtour méditerranéen dans le bassin du Pô au nord de l'Italie et dans le bassin de la So a en Slovénie (Fumagalli *et al.* 2002; Pujolar *et al.* 2011a). Cette espèce vit dans des cours d'eau dont les températures moyennes estivales sont inférieures à 15°C et les températures hivernales varient entre 0° et 5°C. Les truites marbrées fraient entre novembre et décembre et les larves éclosent entre fin mai et mi-juin. La maturité sexuelle chez cette espèce est taille-dépendant et intervient à partir de 200 mm. Sur les 10 000 truites marbrées échantillonnées au cours de deux décennies, aucune femelle n'était sexuellement mature en dessous de 200 mm et seulement 2 % des mâles étaient matures en dessous de 200 mm (et toujours au-dessus de 180 mm). Ainsi, dans la suite de ce manuscrit, nous avons considéré les individus < 200 mm comme étant immatures et les individus > 200 mm comme étant matures (Vincenzi *et al.* 2008b c).

Cette espèce fait face à diverses menaces qui mettent sa survie en péril. Ainsi, suite à l'introduction de la truite commune à des fins récréatives, les deux espèces se sont hybridées, diminuant fortement le nombre de populations génétiquement pures. Un plan de conservation a commencé en 1993 en Slovénie afin de protéger les dernières populations et prévenir l'extinction de cette espèce (Crivelli *et al.* 2000). Ce plan de conservation a conduit à l'interdiction de lâchés

de truites communes en Slovénie et à la création de nouvelles populations à partir de géniteurs sauvages. Au début de ce programme, huit populations pures ont été dénombrées dans le bassin de la So a et son tributaire (l'Idrijca). Seulement sept populations naturelles (non introduites dans le cadre du plan de conservation) génétiquement pures de truite marbrée persistent actuellement dans le bassin adriatique slovène dans une aire d'occupation très restreinte (< 20 km) avec un effectif total estimé à 10 000 individus (Crivelli 2006). Les individus sont marqués à l'aide d'un tag Carlin, inséré sous la nageoire dorsale. Ce marquage individuel permet de suivre les organismes au cours de leur vie et de connaître la croissance individuelle et leur trajectoire trophique ainsi que leur survie.

L'augmentation de la fréquence et de la puissance des crues représente un autre facteur à risque pour la survie de cette espèce. Leurs impacts font l'objet de plusieurs travaux (Vincenzi *et al.* 2008a, 2012; Pujolar *et al.* 2011b). Les crues sont plus fréquentes dans les bassins de la So a et de la Ba a (un tributaire de l'Idrijca, Figure 1-1). Récemment, deux populations ont disparu suite à un glissement de terrain en 2000 (Predelica, population naturelle) et à une forte crue en 2004 (Gorska, population introduite dans le cadre du plan de sauvegarde) dans le bassin de la So a.

1.2.2. Les populations étudiées

Dans le cadre de cette thèse nous nous sommes intéressés aux sept populations naturelles génétiquement pures. Ces populations sont isolées depuis plusieurs milliers d'années suite à des événements géologiques durant le Pliocène (5,3 – 1,8 Ma) et des fluctuations climatiques lors du Pléistocène (1,8 – 0,01 Ma) (Fumagalli *et al.* 2002). L'isolation géographique et reproductive de ces populations est la cause d'un fort éloignement génétique, avec en moyenne des indices de structure allélique des populations (F_{st}) de 0,79 (Fumagalli *et al.* 2002). Les populations pures sont situées en amont d'obstacles infranchissables, ainsi, si un individu dévale et franchit cet obstacle, il rejoint la zone d'hybridation et ne fait donc plus partie de la population.

Les sept populations naturelles génétiquement pures se répartissent dans les bassins versants de la So a, de la Ba a et l'Idrijca (Figure 1-1). Ces populations sont établies dans des cours d'eau strictement naturels très préservés. En effet, la gestion locale privilégie les dynamiques écosystémiques naturelles, ainsi, les arbres morts qui tombent dans les rivières ne sont pas enlevés et les berges ne sont pas entretenues. De plus, la faible densité de population humaine favorise la préservation de ces milieux. Les bassins versants sont essentiellement recouverts par des hêtraies (*Fagus sylvatica*) et quelques saules blancs (*Salix alba*) se rencontrent dans la végétation riveraine de certaines stations. La truite marbrée est la seule espèce de poissons

dans ces cours d'eau (à l'exception de Lower Idrijca, voir ci-dessous). Ces populations sont protégées et la pêche y est strictement interdite. De plus, aucun prédateur autre que la truite elle-même n'est recensé.

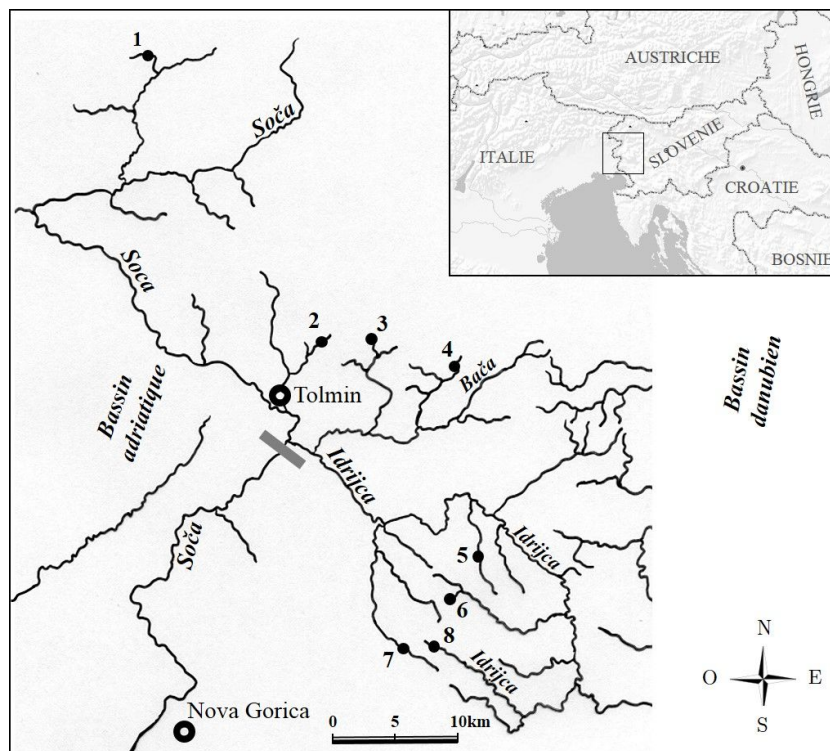


Figure 1-1 - Carte de répartition des populations de truites marbrées en Slovénie dans le bassin de la Soča (1 – Predelica, disparue en 2000, 2 – Zadlaščica), dans le bassin de la Boka (3 – Lipovšek, 4 – Huda Grapa) et dans le bassin de l'Idrijca (5 – Svenica, 6 – Studenc, 7 – Trebušica et 8 – Upper Idrijca).

- Bassin de la So a

Une seule population persiste dans le bassin de la So a, il s'agit de la population Zadlaš i ca (Figure 1-1 et Figure 1-2). Zadlaš i ca a est échantillonnée en septembre 2013 pour des analyses isotopiques.

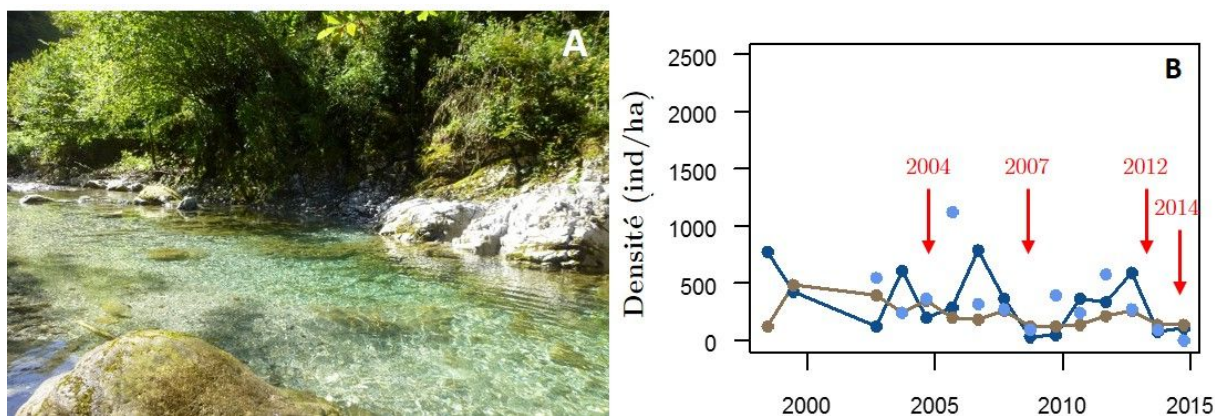


Figure 1-2 – Environnement de Zadlaš i ca (A) et dynamique de la population de 1998 à 2014 (échantillonnée une fois par an en septembre). Les points bleu clair correspondent à la densité de 0+, les points (et courbes) bleu foncé correspondent à la densité d'organismes immatures (< 200 mm) et les points (et courbe) marron correspondent à la densité d'organismes matures (> 200 mm). Les flèches rouges indiquent les quatre fortes crues.

- Bassin de la Ba a

Deux populations sont présentes dans le bassin versant de la Ba a (affluent de l'Idrijca) : Huda Grapa et Lipovš ek (Figure 1-1). Huda Grapa est une petite population dont l'effectif total (sans prendre en compte les 0⁺) variait de 23 à 118 individus entre 2002 et 2014 (Figure 1-3). Tous les individus de cette population sont marqués individuellement et ont été échantillonnés pour les analyses isotopiques en 2011 (juin), 2012 (juin) et 2013 (juin et septembre). La population Lipovš ek (Figure 1-3) a été échantillonnée en 2012 (juin) et 2013 (juin et septembre) pour l'isotopie.

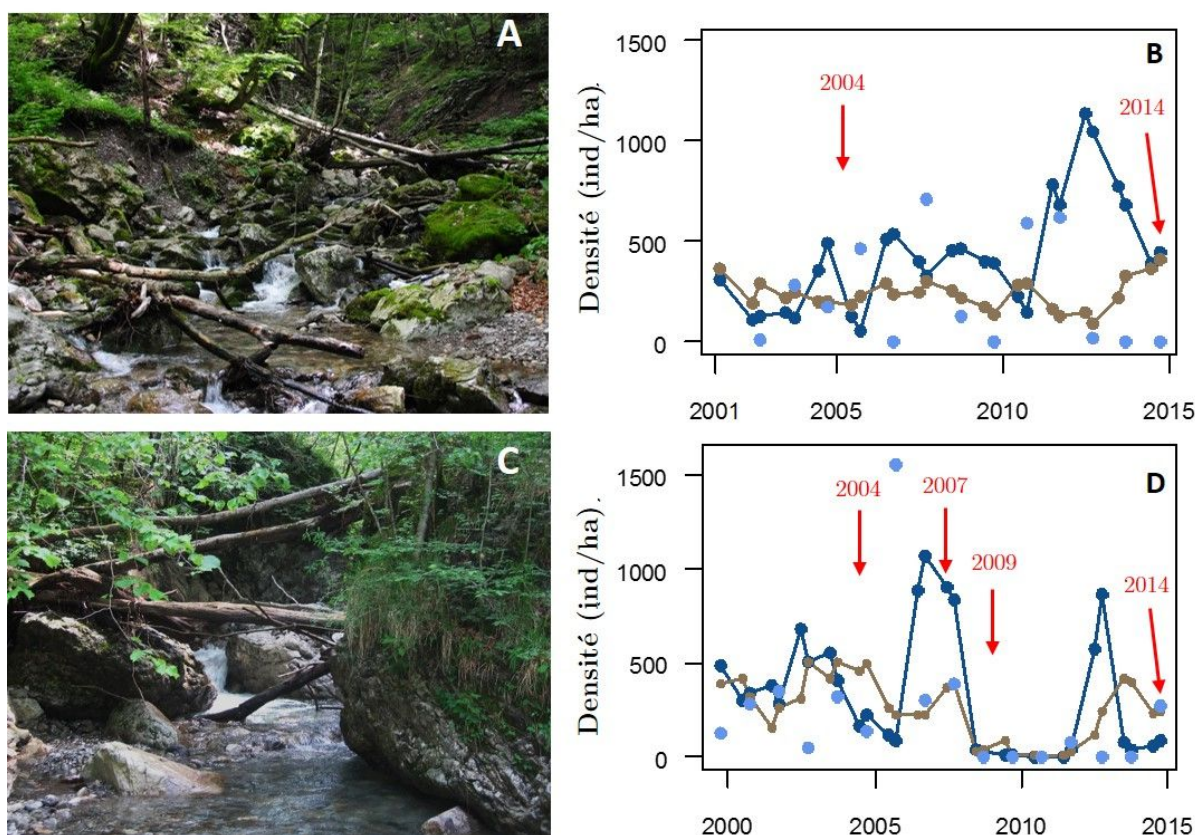


Figure 1-3 – Les cours d'eau Huda Grapa (A) et Lipovš ek (C) ainsi que la dynamique des deux populations (B – Huda Grapa et D – Lipovš ek) pour chacune des trois classes de taille (bleu ciel 0⁺, bleu foncé < 200 mm et marron > 200 mm). Les crues sont indiquées par des flèches rouges. Ces deux populations sont échantillonnées deux fois par an (juin et septembre).

• Bassin de l'Idrijca

Au total, quatre populations sont présentes dans le bassin de l'Idrijca : Svenica, Studenc, Trebušica et Upper Idrijca (Figure 1-1, Figure 1-4, Figure 1-5).

Les populations de Svenica et Trebušica ont été échantillonnées pour l'analyse isotopique en juin et septembre 2013 et celle de Studenc en Juin 2011, 2012, 2013 et en Septembre 2013.

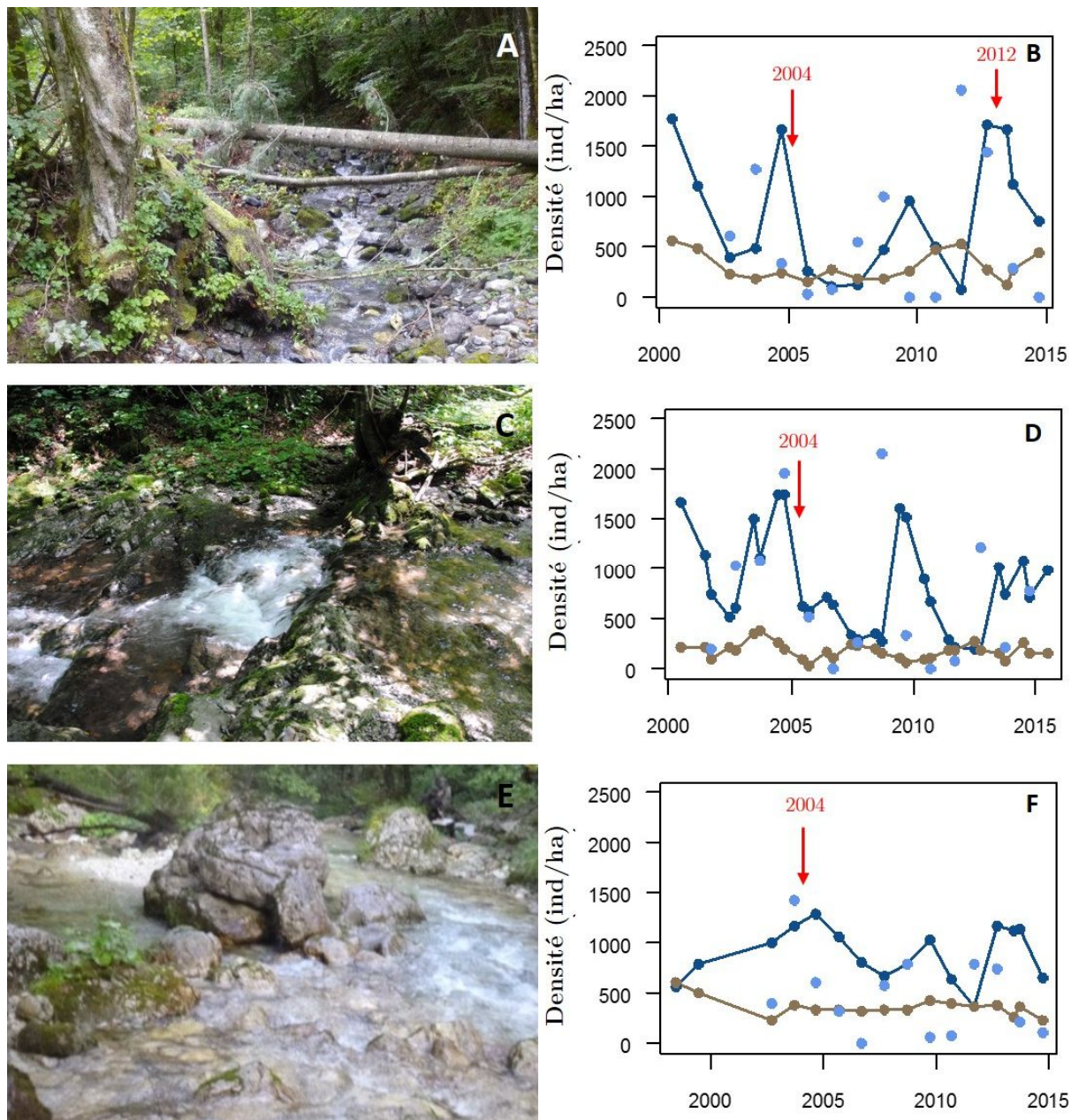


Figure 1-4 - Les cours d'eau Svenica (A), Studenc (C) et Trebušica (E) ainsi que la dynamique de ces populations (B – Svenica, D – Studenc et F - Trebušica) pour chacune des trois classes de taille (bleu ciel 0⁺, bleu foncé < 200 mm et marron > 200 mm). Les crues sont indiquées par des flèches rouges.

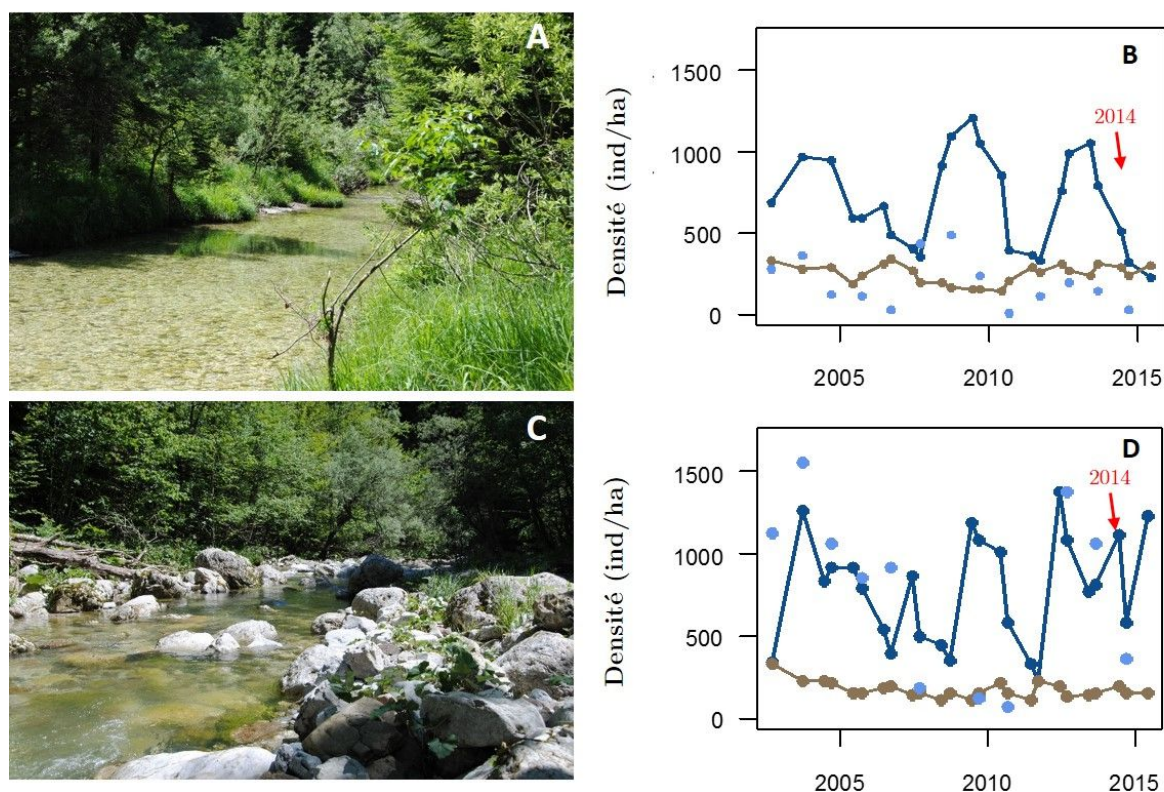


Figure 1-5 – La rivière Idrijca avec le secteur amont (A) où la truite marbrée évolue en allopatrie et le secteur aval (B)

La population de truite marbrée présente dans la rivière Idrijca est répartie dans deux secteurs séparés par une chute d'eau infranchissable. Le secteur amont est colonisé par la truite marbrée en allopatrie alors que le secteur aval est cette espèce est en sympatrie avec la truite arc-en-ciel sur le secteur aval (Figure 1-5). Ces deux secteurs sont homogènes en termes d'habitat, de température et de pentes (Vincenzi *et al.* 2011).

1.3. Échantillonnage

1.3.1. Pêches électriques

Les populations sont échantillonnées par pêches électriques par l'association de pêche locale. Les pêches sont réalisées en deux passages afin d'obtenir une estimation des densités par la méthode De Lury. Les truites sont anesthésiées puis mesurées (mm) et pesées (g) individuellement (Figure 1-6). Les individus échantillonnés pour la première fois et mesurant au moins 110 mm sont marqués individuellement par un tag (Carlin). Ensuite, l'âge est déterminé par lecture d'écailles.

Un morceau de nageoire pelvienne a été prélevé sur les organismes afin de déterminer la constitution isotopique des organismes (Tableau 1).



Figure 1-6 – Les truites sont mesurées (A) et pesées (B). Sur la photo de droite, on distingue la marque Carling de cet individu, fixée sous la nageoire dorsale.

Tableau 1 – Nombre de truites échantillonnées dans les différentes populations lors des quatre campagnes de terrain.

Population	Juin 2011	Juin 2012	Juin 2013	Septembre 2013
Huda Grapa	72	97	91	90
Studenc	31	42	63	67
Upper Idrijca	38	77	77	100
Lipovšek	-	142	80	109
Svenica	-	-	55	81
Trebušica	-	-	80	84
Zadlašica	-	-	-	46

1.3.2. Prélèvements d'invertébrés

Afin de quantifier les biomasses d'invertébrés benthiques dans les cours d'eau, nous avons échantillonné à l'aide d'un filet Suber trois types d'habitat représentatifs dans chacune des stations : litière dans une mouille, bloc dans rapide, pierres-galets dans radier. Les échantillons ont été fixés avec de l'alcool et triés ensuite au laboratoire afin d'obtenir la masse sèche d'invertébrés par unité de surface (mg/m^2). Les biomasses ont été quantifiées pour les cours d'eau échantillonnés en Juin 2012, Juin 2013 et Septembre 2013.

L'ouverture de la canopée a été utilisée comme proxy de l'apport des invertébrés terrestres dans les différents cours d'eau étudiés (Evangelista *et al.* 2014). Nous avons défini deux classes : canopée ouverte et canopée fermée.

De plus, des invertébrés aquatiques brouteurs (*Baetis sp.*, *Ecdyonurus sp.*, *Limnius sp.*), décomposeurs (*Gammarus sp.*, *Leuctra sp.*) et prédateurs (*Rhyacophila sp.*, *Perla sp.*, *Isoperla sp.*) ont été prélevés pour les analyses isotopiques. À l'aide d'un filet fauchoir et d'un aspirateur à bouche, des invertébrés terrestres phytophages (*Acrididae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Elateridae*) et prédateurs (*Araneae*, *Formicidae*) ont été échantillonnés sur la végétation riveraine.

Les organismes ont été maintenus vivants afin de les faire jeûner pour que leur contenu stomacal ne modifie pas la signature isotopique, ils ont ensuite été triés au laboratoire.

1.3.3. Les variables abiotiques

Les longueurs des cours d'eau et les mesures topographiques telles que la surface et la pente des bassins versants, la pente des cours d'eau et la surface des mouilles ont été obtenues suite au travail d'un géographe et à partir de données numérisée (Source : Surveying and Mapping Authority of the Republic of Slovenia). La température moyenne journalière est enregistrée par des thermomètres présents toute l'année dans les différents cours d'eau (ONSET). Enfin, les données de pluviométrie ont été obtenues à partir de l'Agence Environnementale Slovène (ARSO). Ces données sont reportées dans le Tableau 2 et le **chapitre 2**.

Tableau 2 – Longueur, surface totale et surface des mouilles des secteurs dans les différents cours d'eau où les truites ont été échantillonnées pour les analyses isotopiques.

Station	Longueur (m)	Surface (m)	Surface des mouilles (m)
Huda Grapa	338	914	375
Studenc	131	402	98
Upper Idrijca	111	888	603
Lipovš ek	201	642	140
Svenica	112	320	155
Trebuš i ca	111	632	311
Zadlaš i ca	111	784	345
Lower Idrijca	268	1083	429

Chapitre 2

Déterminants environnementaux et biologiques de la variabilité des niches trophiques



2.1. Résumé de l'article

2.1.1. Contexte et objectifs

Le régime alimentaire des organismes dépend à la fois des ressources disponibles dans l'environnement dans lequel ils évoluent et de leurs préférences alimentaires. La préférence alimentaire d'un organisme varie au cours de son ontogénie et donc avec sa taille. Ainsi la structure en taille d'une population de consommateurs est un facteur déterminant pour expliquer sa diversité trophique. De plus, la disponibilité des ressources dans un écosystème est souvent affectée par les facteurs climatiques et environnementaux. Or, les facteurs environnementaux peuvent avoir des effets directs sur la niche trophique des consommateurs mais également influencer leur niche trophique de manière indirecte en contrôlant leur densité.

Les objectifs de ce chapitre sont (i) – d'évaluer la variabilité trophique entre les populations et au sein des populations au cours du temps, (ii) – de connaître l'influence de la structure en taille des populations sur la variabilité trophique, et enfin (iii) – de comprendre l'influence des effets directs et indirects des variables environnementales sur la niche trophique.

2.1.2. Démarche analytique

Pour répondre à ces questions, nous avons décrit les niches trophiques à l'aide des métriques de Layman (Layman *et al.* 2007a). Chacune des six métriques de Layman représente une caractéristique de la niche isotopique. Ainsi, le spectre de carbone ($^{13}\text{C}_{\text{maximum}} - ^{13}\text{C}_{\text{minimum}}$), *carbon range*, CR) correspond à la dimension horizontale de la niche, et plus spécifiquement la diversité des proies consommées par la population ; plus la valeur de CR est élevée plus les ressources utilisées sont diversifiées (Figure 2-1.2). Le spectre d'azote ($^{15}\text{N}_{\text{max}} - ^{15}\text{N}_{\text{min}}$), *nitrogen range*, NR) représente la dimension verticale de la niche. Une grande valeur de NR indique un plus grand nombre de niveaux trophiques et donc un degré de diversité trophique dans la population plus important (Figure 2-1.2). Le polygone qui englobe tous les individus de la population dans l'espace isotopique est l'aire trophique (*trophic area*, TA), c'est un proxy de la richesse trophique et de la taille de la niche, cette métrique est corrélée à CR et NR (Figure 2-1.2). La moyenne des distances euclidiennes entre la position isotopique de chaque individu et le centre du polygone (*mean distance to centroid*, CD) renseigne sur la dispersion trophique au sein du réseau (Figure 2-1.3). La distance moyenne au plus proche voisin (*mean nearest neighbour distance*, NND) caractérise la redondance trophique des individus (Figure 2-1.4) et l'écart-type de cette métrique (*standard deviation of nearest neighbour distance*, SDNND) mesure

l'homogénéité de la distribution des individus dans l'espace isotopique (Figure 2-1.4), c'est-à-dire l'équitabilité trophique.

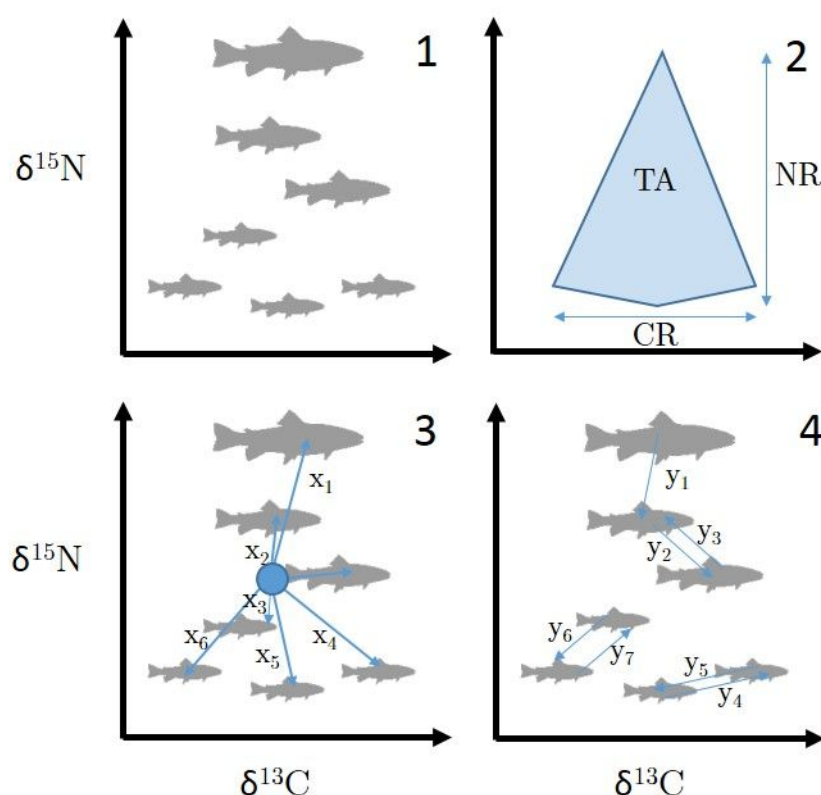


Figure 2-1 – Représentation graphique des métriques de Layman. 1- Individus distribués dans l'espace isotopique, 2 – Représentations de CR, NR et TA. 3 – Distances euclidiennes des individus au centre du polygone (centroïde, symbolisé par un rond bleu), CD = moyenne des x_i . 4 – Représentation graphique de NDD (moyenne des y_i) et de SDNND (écart-type des y_i).

Afin de déterminer les effets respectifs de la structure en taille des populations et des variables environnementales sur la diversité trophique de cette espèce, nous avons utilisé une méthode analytique permettant de dissocier les effets directs et indirects des facteurs considérés sur chacune des métriques de Layman (*partial least squares path modeling*, PLS-PM). Nous nous sommes particulièrement intéressés aux facteurs abiotiques suivants : l'altitude, la superficie du bassin versant, la pente moyenne du bassin versant, la pente du cours d'eau, la température moyenne journalière, les précipitations et l'habitat (surface des mouilles). La diversité des ressources disponibles a été représentée par la biomasse d'invertébrés aquatiques et par l'ouverture de la canopée utilisée comme proxy du flux de matière terrestre dans les cours d'eau. Enfin la densité des individus immatures et matures a été utilisée pour matérialiser la structure en taille de chaque population. Ces analyses ont été complétées par les analyses du recouvrement

des niches et du déplacement des centroïdes des niches entre les différentes populations et au cours du temps (Turner *et al.* 2010; Jackson *et al.* 2011).

2.1.3. Principaux résultats

Les résultats principaux de ce chapitre indiquent une forte variabilité trophique entre les populations et au sein des populations au cours du temps. La relation entre variabilité trophique et structuration en taille des populations est modulée par d'autres variables biotiques et abiotiques. En effet, nous démontrons les effets antagonistes des densités d'individus immatures et matures sur les niches trophiques : l'augmentation de la densité des organismes immatures augmente la diversité trophique de la population (augmentation de TA, CR, CD, NND, et SDNND) alors que la densité d'individus matures tend à la réduire (diminution de toutes les métriques).

Les variables environnementales ont des effets différents sur la densité des truites immatures et matures. Alors que l'augmentation de la température moyenne annuelle influence positivement les densités d'individus immatures en augmentant leurs chances de survie, elle tend à diminuer les densités de truites matures en augmentant les coûts métaboliques. Au contraire, la pente du bassin versant a un effet positif sur les densités de truites matures et un effet négatif sur les densités de truites immatures. Cette variable environnementale est directement corrélée à la puissance des crues auxquelles doivent faire face les truites marbrées. De nombreux individus sont déplacés et tués par les débris durant ces épisodes de crues et les frayères sont détruites. Cependant, la croissance de la truite marbrée est densité-dépendante et les organismes qui survivent après ces perturbations évoluent dans des milieux où les densités sont réduites ce qui favorise leur croissance et leur maturité sexuelle.

Enfin, nos résultats montrent un effet positif de la pente des bassins versants et des cours d'eau sur la diversité des ressources disponibles pour les truites, probablement *via* l'augmentation de l'apport d'invertébrés terrestres. Indirectement, ces facteurs abiotiques augmentent les niches trophiques, indépendamment de la taille des consommateurs.

Les travaux rapportés dans ce chapitre font l'objet d'un article scientifique accepté pour publication dans la revue *Ecosphere*, intitulé :

« Direct and indirect effects of environmental factors on dietary niches in size-structured populations of a wild salmonid »

2.2. Direct and indirect effects of environmental factors on dietary niches in size-structured populations of a wild salmonid

Camille Musseau, Simone Vincenzi, Dušan Jesenšek, Isabel Cantera, Stéphanie Boulêtreau, Frédéric Santoul and Alain J. Crivelli

Abstract

Dietary plasticity of populations can be associated to ontogenetic diet preferences and depends on the size-structure of populations. Dietary niche characterizes the functional role of organisms in a food web, as it reflects both resources' diversity used by a consumer and trophic interactions in the system. Dietary niches are controlled both by biotic and abiotic factors, but their interactions in natural systems remain poorly studied. Here, we investigated the variability of dietary niche in salmonid wild populations focusing both on inter-population and intra-population (through time) trophic changes, using marble trout (*Salmo marmoratus*) living in Slovenian headwater streams as a model system. Stable isotope analysis showed high variability of dietary niche and trophic diversity among six of the seven remnant marble trout populations. We observed substantial differences in dietary niche width among populations and within populations through time. Results of partial least square path modelling highlighted opposite effects of immature and mature trout on trophic niche structure. Direct effects of temperature and slope (stream and watershed) were opposite; temperature narrowed dietary niches while slope increased them. Environmental factors (e.g. temperature, stream and watershed slope) had indirect effects on trophic niches after accounting for fish density. Our results showed that size-distribution and sexual maturity are key determinants of the dietary niche width in a population. Increasing density of immature trout tended to widen the dietary niche while increasing density of mature trout tended to narrow it. Environmental factors had direct effects both on resources and consumers densities and indirect effects. Direct and indirect effects were often antagonistic.

Key words: habitat; intra-specific plasticity; niche breadth; ontogeny; population ecology; resource use; slope; structural equation modelling; Slovenia; temperature; trophic ecology,

2.2.1. Introduction

Within- and among-populations variation in dietary strategies has been observed in several animal species (Eloranta *et al.* 2011; Lehmann *et al.* 2013). Dietary plasticity can increase populations' chances of colonizing a habitat (Agrawal 2001) and facilitate long-term stability for organisms in fluctuating environments (Szepanski, Ben-David & Van Ballenberghe 1999; Killengreen *et al.* 2011).

Within species and populations, variation in feeding strategies depends both on the availability of resources and on organisms' resource preferences. Environmental and climatic factors affecting the availability of resources are among the determinants of feeding strategies (Layman *et al.* 2007b; Darimont *et al.* 2009), which also contribute to determining patterns of ecological interactions in communities, such as competition and predation (Franco-Trecu *et al.* 2012; Polak *et al.* 2013). As for resource preferences, changes in resource use during ontogeny have been reported to occur in more than 80% of animal taxa and they are common in many aquatic systems (Werner & Gilliam 1984; Werner 1988). Ontogenetic trophic shifts can influence population dynamics and have substantial effects on food web structure and dynamics (Claessen *et al.* 2004). For instance, trophic interactions between prey and consumers can be altered by body size, which is one of the fundamental biological factor controlling interactions within food webs (Woodward *et al.* 2005; Brose *et al.* 2006). In addition, differences in body size between individuals may avoid direct overlap in resources use within populations (Werner & Gilliam 1984; Zhao *et al.* 2014).

In many species, body size is one of the main determinants of sexual maturity. Sexual maturity increases demands of energy for reproductive processes like gonad development and egg formation (King & Murphy 1985; Robbins 1993), thus a qualitative or quantitative change in diet often occurs with sexual maturity in order to satisfy increasing energy requirements (Fishelson, Montgomery & Myrberg 1987). As size and ontogenetic stage represent the main factors altering functional variability within species (Rudolf & Rasmussen 2013), it is crucial to study dietary preferences and trophic roles of different ontogenetic and sexual stages of organisms in food webs and functional structure of populations.

Dietary niche characterizes the functional role of organisms in a food web, as it reflects both resources' diversity used by a consumer and trophic interactions in the system. In recent years, the study of stable isotope niche as a proxy of dietary niche has become more frequent (Newsome *et al.* 2007, 2012; Layman *et al.* 2012), and community-wide measures to characterize dietary niches have been developed (Layman *et al.* 2007a; Jackson *et al.* 2011). Isotopic niches have been used to investigate the consequences of ecological processes, such as habitat fragmentation (Layman *et al.* 2007b), landscape heterogeneity (Darimont *et al.* 2009), ecosystems' connectivity through ecotones (Nifong, Layman & Silliman 2014) and biological

invasions (Olsson *et al.* 2009) on food webs. Other biotic interactions like species coexistence (Genner *et al.* 1999) and resource use throughout ontogeny (Thomson *et al.* 2012) have been studied with isotopic niche. However, consequences of environmental factors coupled with life-history traits remain poorly studied. Environmental factors may have direct effect on consumers' dietary niches and can also influence indirectly dietary niches through controlling consumers' densities. Therefore, it is essential to study organisms in their natural habitat to understand the direct and indirect mechanisms that drive trophic variability among animal species.

In this work, we used marble trout *Salmo marmoratus* (Berrebi *et al.* 2000; Fumagalli *et al.* 2002; Pustovrh, Snoj & Bajec 2014) as a model system to study among-population variation and within-population temporal variation in stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) niche diversity in size-structured populations. Today, only seven pure populations of marble trout are persisting in Slovenian headwater streams. Marble trout is the only fish species present in those streams. This allows studying a simplified food web in a natural environment. Our main goal was to understand the effects of population size-structure and environmental factors (e.g. temperature, habitat and watershed characteristics) on trophic niche variation in absence of inter-specific competition. More specifically, our goal was to provide answers to the following questions: (i) Is there substantial inter- and intra-population variability of dietary niche in marble trout? (ii) Do changes in the size distribution among populations and within populations through time contribute to determine differences in dietary niches? (iii) How do the abiotic factors influence the dietary niche through direct and indirect effects?

2.2.2. Material and Methods

2.2.2.1. Biological model and field study

Marble trout is a resident freshwater salmonid species living in streams with summer temperature below 14°C and winter temperature ranging from 0 to 5°C. Only seven remnant pure populations persist today in the So a and Idrijca river basins, both belonging to the Adriatic basin of Slovenia (Fumagalli *et al.* 2002).

For marble trout, the sexual maturation is size-dependent and spawning occurs usually when females reach 200 mm long (Vincenzi *et al.* 2008b c). Accordingly, in this work we assigned fish to one of two size-classes/sexual maturity status (i) fish smaller than 200 mm were considered as immature, (ii) fish larger than 201 mm were considered as sexually mature (Vincenzi *et al.* 2008c). In marble trout, spawning typically occurs in November-December; eggs hatch in March and emerge in May-June (Vincenzi *et al.* 2007a).

Six of the seven remnant marble trout populations were electrofished using a gasoline-powered, portable backpack electrofishing unit in June 2011, 2012 and 2013. Each fish was

anaesthetized with phenoxy-ethanol and its length (mm) and weight (g) were recorded *in situ*. Fish pectoral fin samples were taken from fish and put in individual tube for isotopic analyses. Benthic invertebrates were sampled using a Surber sampler for biomass quantification. Benthic invertebrates of different trophic group (decomposers, grazers, predators) were collected for isotopic analyses. Terrestrial invertebrates were collected by hand and nets along the riverbanks. Stream length and topographical features (pool surface, watershed area, land average slope and surface stream average slope) were acquired from surveyor field investigations and from available GIS (Source: Surveying and Mapping Authority of the Republic of Slovenia). Mean annual daily water temperature was recorded by ONSET material for each stream and rainfall data was acquired from ARSO (Environmental Agency of Slovenia) data. Since water flow rates data were not available for the investigated streams, watershed area, land average slope and rainfall data were used as a proxy. Biotic and abiotic characteristics of every population and stream are fully described in Appendix S1 (Table A1, Table A2).

2.2.2.2. Stable isotope metrics

Fin and invertebrate samples were oven-dried for 48h at 60°C and ground into a fine homogenous powder using a mill (Spex Certiprep 6750 Freezer/Mill). Stable isotope ratios of carbon and nitrogen were analyzed in a Carlo Erba NC2500 elemental analyzer coupled to a Thermo Finnigan MAT Delta XP isotope ratio mass spectrometer. All stable isotope analyses were performed at the Cornell Isotope Laboratory, Cornell University, USA.

Stable isotopic signatures were baseline-corrected (France 1995). Baseline correction is necessary because basal resources can be highly variable between sites. Mayflies' grazer larvae (Ephemeroptera) from Baetidae (*Baetis* sp.) and Heptageniidae (*Ecdyonurus* sp., *Epeorus* sp., *Rhitrogena* sp.) families were used for baselines correction, as they are primary consumers. For $\delta^{15}\text{N}$ correction, the trophic position of fish was calculated following Anderson and Cabana (2007) and the $\delta^{13}\text{C}$ correction according to Olsson et al. (2009).

Then, different niche metrics were calculated to characterize dietary niche for each population and each sampling year from baseline-corrected values. We first computed Layman's niche metrics (Layman *et al.* 2007a). Each Layman's metric is a proxy of a trophic variable. $\delta^{15}\text{N}$ range (NR) represents the vertical structure of a food web and the diversity in trophic position. $\delta^{13}\text{C}$ range (CR) reflects the niche diversification at the base of the food web (i.e. diversity of resource use). Trophic area (TA) is the volume of the bi-dimensional space occupied by all individuals in a population within the isotopic space (i.e. convex hull area), and it is considered as a proxy trophic richness or niche width. The mean distance to centroid (CD) provides a measure of the average degree of trophic diversity in the food web. The mean nearest neighbour distance (NND) in the isotopic space characterizes trophic redundancy among individuals; a small NND means trophic redundancy between two organisms. The standard deviation of nearest

neighbour distance (SDNND) is a measure of the regularity of the distribution of individual in the isotopic space (i.e. trophic evenness). All Layman's metrics were bootstrapped ($n = 1\ 000$) based on the common minimum number of samples ($n = 32$).

To compute niche overlap we used the standard ellipse area (SEA) (Jackson *et al.* 2011). When niches overlap, the groups/populations are feeding partially or completely on the same resources; SEA is a proxy of trophic similarity between two group/populations. All metrics were calculated using the R package 'siar' (Parnell & Jackson 2013).

2.2.2.3. Statistical analyses

We compared trophic metrics and niche overlap among the six populations using data collected in June 2013. Within-population variation in dietary niche was investigated by comparing trophic metrics for the three consecutive years (2011, 2012 and 2013) in the populations of Huda Grapa, Studenc and Upper Idrijca and, for the two consecutive years (2012 and 2013) in the population of Lipovš ek.

Following Turner *et al.* (2010), we tested for differences (among-populations and within-population through time) in location and dispersion of isotopic niche using a residual permutation procedure (RPP, $n = 10\ 000$) on the centroid location of the isotopic niche and the two Layman's metrics CD and NDD. Significant results suggest potential differences in resources use and niche breadth.

We tested for significant differences in size distributions between and within populations using Kolmogorov-Smirnov tests, in which the null hypothesis is that the samples are drawn from the same distribution.

We used partial least squares path modelling (PLS-PM) (Sanchez 2013) on Layman's metrics to understand the environmental factors and the mechanisms that affect directly and indirectly variations in trout dietary niche. PLS-PM is a robust form of structural equation modelling (Sanchez 2013) that is particularly useful when predictors (in our case, the environmental variables) are highly correlated. With PLS-PM, the first step of the analysis consists in pooling correlated observed variables in blocks. Each block can be summarized as a latent variable. We used manifest variables (indicators) that are observed or measured to create latent variables. These latent variables are connected to each other by links called "paths". A path coefficient represents a direct effect of a latent variable on another one, while an indirect effect describes the influence of one construct on another construct by taking an indirect path. Total effects are the sum of the direct and indirect effects. The full path model is composed by two sub-models: the inner model (i.e. the relationship between latent variables) and the outer model (i.e. the relationship between indicators and their own latent variable).

We built *a priori* models with the following latent variables and their indicators. Geography: altitude (a.s.l., m), distance to the spring of the stream (km); Habitat: pool surface (m), invertebrate biomass (dry weight in mg), canopy openness (two classes: 0 = no openness, 1 = openness); Watershed: annual rainfall (mm), watershed area (km²), land average slope (%), surface stream average slope (%); Temperature: mean annual daily water temperature (ONSET material); Immature fish density (N · ha⁻¹) or Mature fish density of mature (N · ha⁻¹). Based on model assessment criteria, Goodness-of-Fit (GoF) score and the Average Variance Extracted (AVE),

We modified *a priori* models to obtain *a posteriori* ones, as follows. An indicator was removed whether both the correlation with its latent variable (i.e. ‘loadings’) was smaller than 0.7 and the communality value (i.e. squares correlation) was smaller than 0.4 (Sanchez 2013). We used bootstrap calculation ($n = 200$) to estimate and validate the precision of the PLSPM and the path coefficient (PC) estimates. PLS-PM was performed on the 2012 and 2013 data due to the lack of invertebrate biomass quantification in 2011.

All statistical analyses were performed using R (2.15.1 version, R Development Core Team 2012). The ‘siar’ (Parnell *et al.* 2010) and ‘plspm’ packages (Sanchez and Trinchera 2013, <http://cran.r-project.org/web/packages/plspm/index.html>) packages were used for stable isotope metrics analysis and partial least squares path modelling, respectively.

2.2.3. Results

2.2.3.1. Diversity of dietary niche between populations

In 2013, the broadest TA was in Upper Idrijca (0.20) while the narrowest was in Lipovšek (0.07). The CR increased by a factor two between the lowest (0.30, Lipovšek) and the highest (0.61, Trebušica) measures and the NR ranged from 0.46 (Svenica) to 0.86 (Upper Idrijca) (Table B1).

Pairwise niche overlap varied between 0% and 22%, with the greatest overlap occurring between Studenc and Trebušica (Table B2). Dietary niches of Upper Idrijca and Lipovšek were completely segregated from the other four populations (Figure 2-2; Table B2).

RPP results highlighted differences in centroid location in the isotopic space for all pairwise comparisons except for Svenica and Trebušica ($p = 0.11$, Appendix , Table C1). NND comparisons were non-significant except between Studenc and Upper Idrijca, and Upper Idrijca and Lipovšek ($p = 0.03$ and $p = 0.02$, respectively, Appendix , Table C1). CDs of Studenc and Trebušica were significantly different than those of all other populations, but Studenc and

Trebušica CDs were not significantly different ($p = 0.40$). All results of the RPP are reported in the Appendix (Table C1).

For 2013, no difference was found between size distributions of trout living in Huda Grapa and Trebušica ($D=0.14$, $p = 0.40$) and size distributions of Svenica and Trebušica ($D = 0.26$, $p = 0.06$). All the other pairwise comparisons gave significant results (Kolmogorov-Smirnov test, $p < 0.05$, Figure 2-2.B). Niche overlaps were not always consistent with the size distribution overlaps (Figure 2-2.A and Figure 2-2.B).

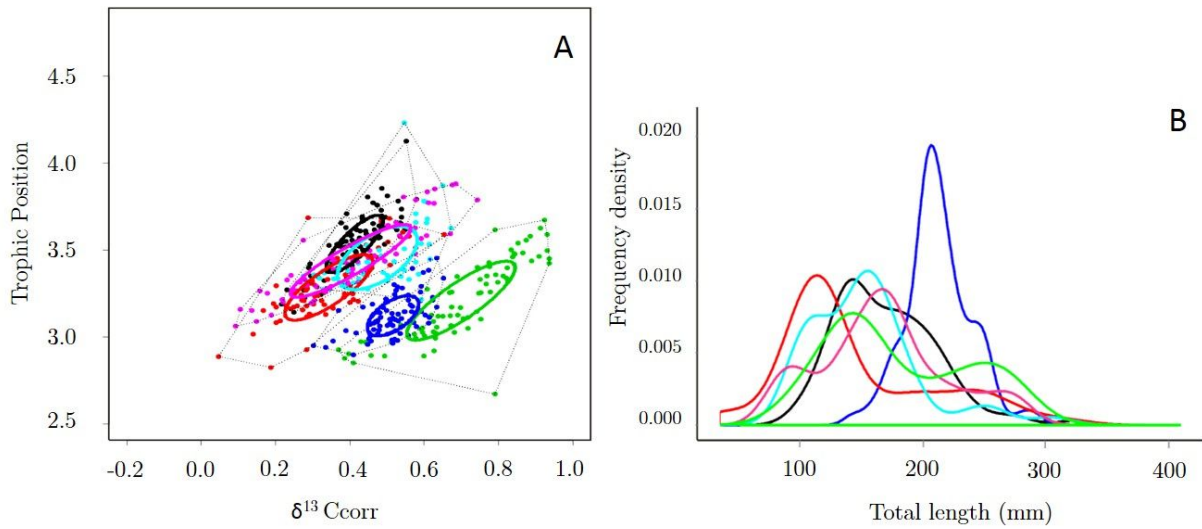


Figure 2-2 – Inter-population variation in (A) stable isotope niche and (B) size-distribution for each population for Huda Grapa (black), Lipovšek (dark blue), Studenc (light blue), Svenica (red), Trebušica (pink) and Upper Idrijca (green). On the stable isotope space (A) with baseline corrected value for nitrogen (trophic position) and carbon ($\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$) are represented total trophic areas (dashed lines) and standard ellipse areas (SEA, solid lines). The SEA overlaps between two populations' SEA ranged from 0 to 22% with the maximum overlap between Studenc and Trebušica.

2.2.3.2. Temporal evolution of dietary niche

TA of Huda Grapa monotonically decreased through time (0.24, 0.15, 0.08 for 2011, 2012 and 2013, respectively) and CR was halved (from 0.63 to 0.32). In Upper Idrijca, TA was stable between 2012 and 2013 (0.19 and 0.20, respectively). In Studenc, we observed a significant increase of NR over time from 0.50 to 0.81.

There was a 4% overlap between the 2011 and 2013 niches in the Huda Grapa population (Figure 2-3.a). However, there was no overlap of dietary niches within population across sampling years for the populations of Studenc, Upper Idrijca, and Lipovš ek (Figure 2-3.c, d).

We observed a significant shift of the niche centroid location through time for each population ($p < 0.001$). In Huda Grapa, both CD and NND were different between 2011 and 2012 ($p < 0.001$ and $p < 0.05$, respectively) and between 2011 and 2013 ($p < 0.001$ and $p < 0.05$, respectively). Huda Grapa was the only population with NND differences through time. CD values were different in Upper Idrijca (2011-2012) and Lipovš ek ($p < 0.05$, $p < 0.001$, respectively).

In Huda Grapa, size distribution of fish was significantly different between 2011 and 2012 (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.28$, $p < 0.01$) and 2011 and 2013 (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.45$, $p < 0.001$, Figure 2-3.e), while size distributions of 2012 and 2013 were not significantly different (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.20$, $p = 0.06$, Figure 2-3.e). In Studenc, there was no significant difference between 2011 and 2012 (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.27$, $p = 0.17$), but we found significant differences between 2012-2013 and 2011-2013 (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.59$, $p < 0.001$ and $D = 0.69$, $p < 0.001$, respectively, Figure 2-3.f). In Upper Idrijca, there were no significant differences in fish size distribution between 2011 and 2012 and between 2012 and 2013 (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.27$, $p = 0.06$ and $D = 0.15$, $p = 0.31$, respectively), but size distributions were different between 2011 and 2013 (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.31$, $p < 0.01$, Figure 2-3.g). In Lipovš ek, size distribution was different between the two years of the study (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.74$, $p < 0.001$, Figure 2-3.h).

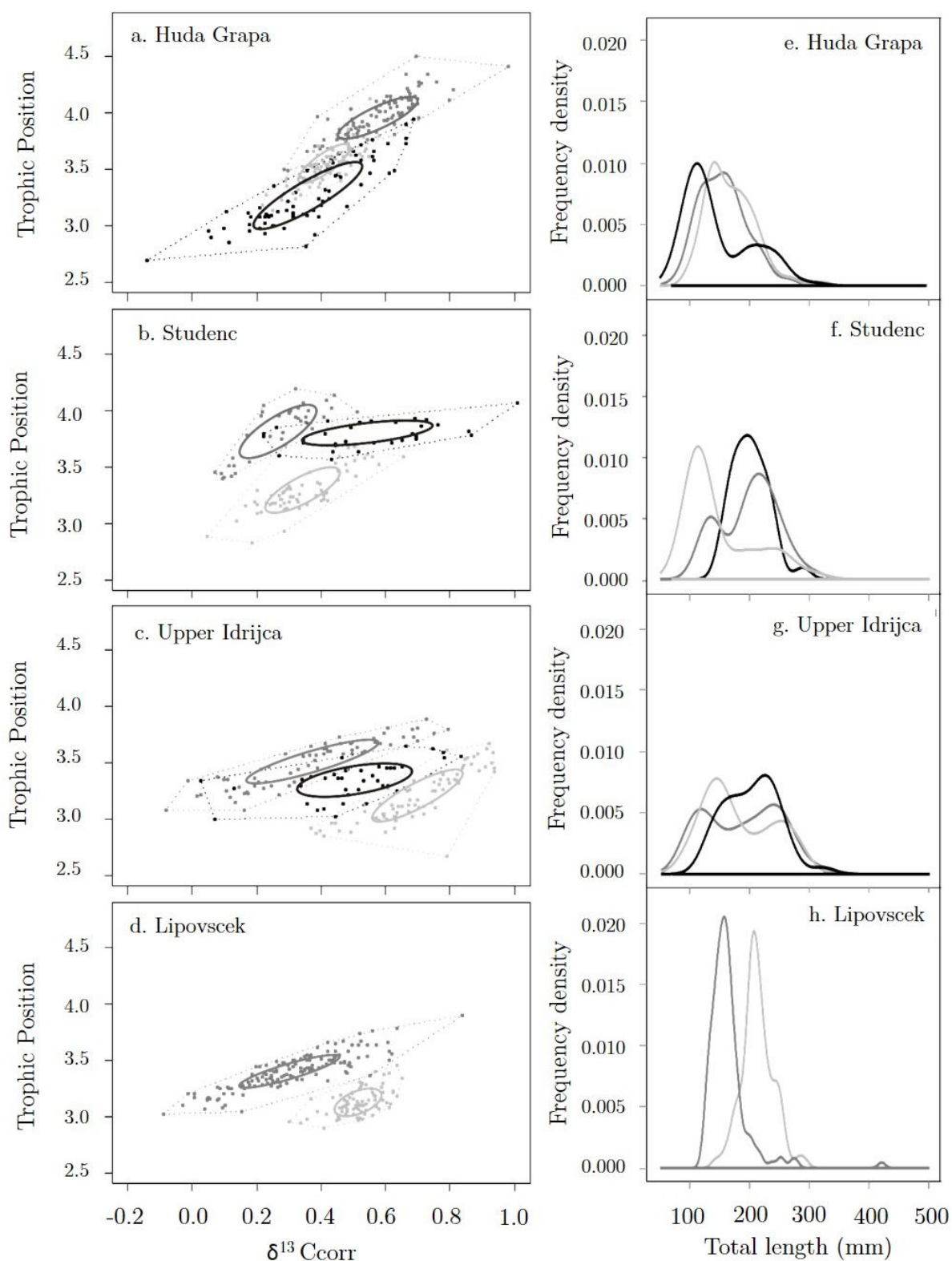


Figure 2-3 – Intra-population variations in (a-d) total trophic areas (dashed lines) and standard ellipse areas (SEA, solid lines) and (e-h) size-distribution for each population for Huda Grapa, Studenc, Upper Idrijca and Lipovšek in 2011 (black), 2012 (dark grey) and 2013 (light grey). The only observed SEA overlap was 4% in Huda Grapa (a) between 2011 and 2013.

2.2.3.3. Direct and indirect effects on dietary niches

We estimated the relationships between indicators and their own latent variable (i.e. outer model) using model selection criteria (both Goodness-of-Fit score and the Average Variance Extracted). Indicators that did not meet the required criteria were removed from the models. Accordingly, we removed distance to the spring, invertebrate biomass, canopy openness, annual rainfall and watershed area. *A posteriori* models included altitude, pool surface, average slope of the watershed and average slope of the surface stream, mean annual daily water temperature and mature fish density or immature fish density. As “Watershed” latent variable was explained by two indicators, i.e. average slope of watershed and average slope of the surface stream, it was renamed “Slope” latent variable. All total effects were significant except the direct effect of the habitat variable on NND for immature trout.

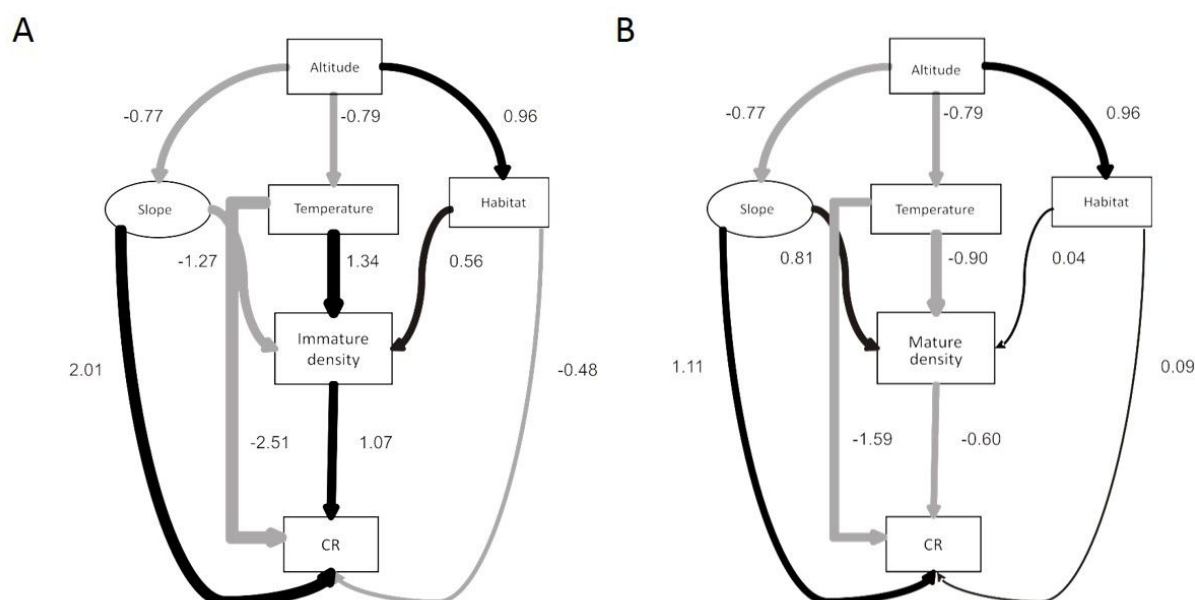


Figure 2-4 - Path diagrams and path coefficients (i.e. direct effects) between latent variables from the PLSPM for immature fish density (a) and mature fish density (b) populations for carbon range (CR) as response variable. Arrow widths are proportional to the path coefficient magnitudes. Positive and negative path coefficients are represented by black and grey arrows, respectively.

Direct effects of immature and mature trout densities on trophic metrics were in opposite direction (Figure 2-4, Figure 2-5). Immature trout density was positively related to every trophic metric except NR (Figure 2-5.a). The highest path coefficient magnitude observed was for CR (1.1). On the contrary, trophic metrics were negatively related to mature fish density (Figure 2-5.a). In addition, trout densities were directly influenced by the three environmental factors included in the model (Figure 2-5.b). While the Habitat path coefficient values were mainly lower than Temperature or Slope path coefficients on trout density, Habitat had positive direct effects

on both immature (path coefficient = 0.52) and mature trout densities (path coefficient = 0.04, Figure 2-5.b). Immature trout density was positively influenced by Temperature (1.3) and negatively by Slope (-1.3), whereas mature trout density was negatively correlated with Temperature (-0.9) and positively with Slope (0.8, Figure 2-5.b).

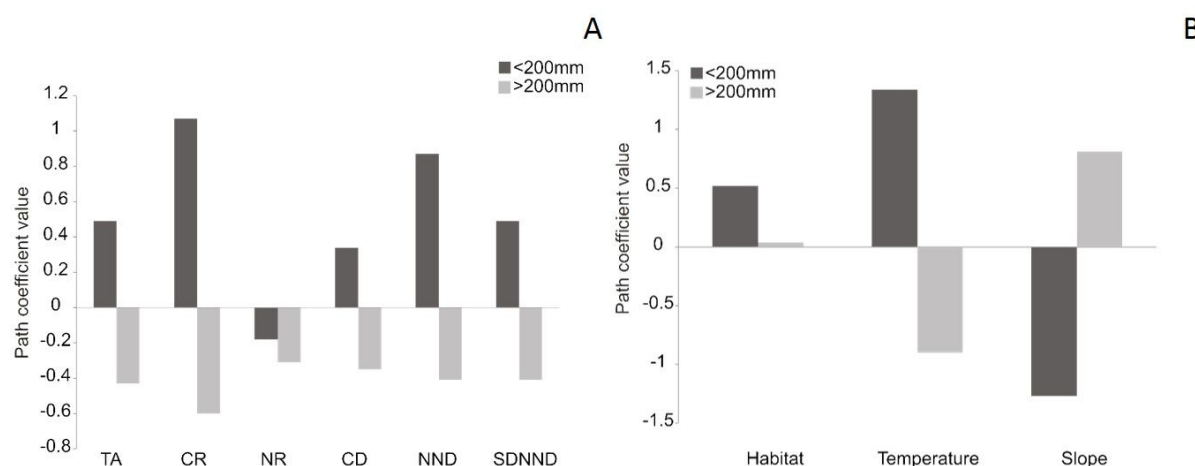


Figure 2-5 – Path coefficients (i.e. direct effects) from the PLSPM of immature trout density (dark grey) and mature trout density (light grey) on trophic metrics (a) and of environmental factors (habitat, temperature and slope) on immature and mature trout densities (b).

Direct and indirect effects of each environmental factor on trophic metrics were mainly opposite direction, with path magnitudes often higher for immature trout than for mature trout densities (Figure 2-6.a, b). NND (trophic redundancy) and SDNND (trophic evenness) were mostly under control of trout densities' direct effects (Figure 2-6.a, b and Table D1). Both for immature and mature trout, direct effects of Slope were positive on TA, CR and CD while indirect ones were negative. Temperature had opposite effects, with negative direct effects and positive indirect effects for both immature and mature on TA, CR and CD. All effects (direct, indirect and total) are detailed in Figure 2-6 and Appendix (Table D1).

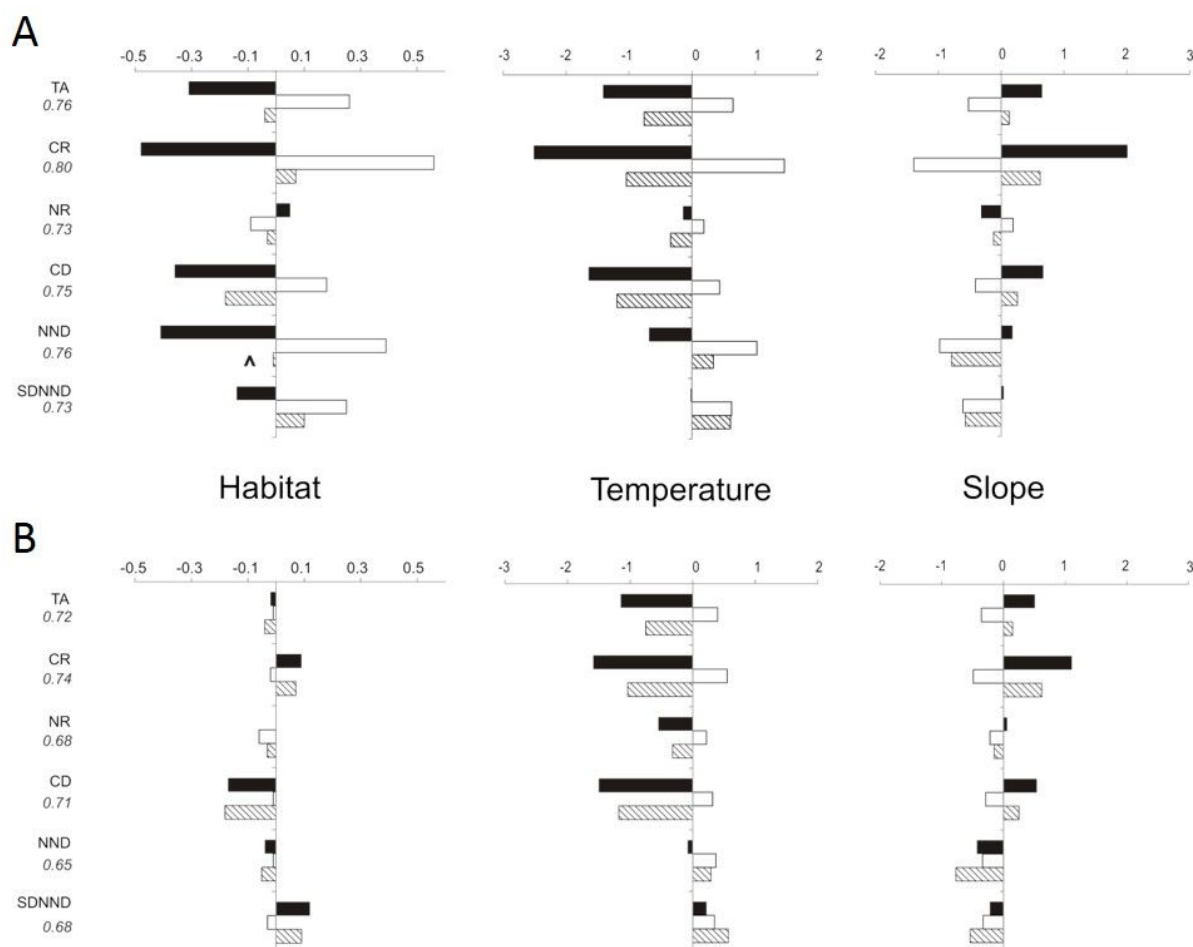


Figure 2-6 - Direct (black), indirect (white) and total (hatched) effects of habitat, temperature and slope on the trophic metrics for immature (a) and mature (b). The number below the trophic name is the associated GOF score. ^ indicates a non-significant effect ($p > 0.05$).

2.2.4. Discussion

2.2.4.1. Inter- and intra-population trophic variability

We found high variability of dietary niche and trophic diversity among natural populations of marble trout, a resident salmonid living in a narrow geographical range. Trophic niche width showed substantial differences among populations, with Huda Grapa and Lipovšek showing narrower trophic niches and Upper Idrijca, Studenc and Trebušica showing broader trophic niches. Among-population differences in trophic location and dispersion suggested that populations strongly differed in trophic diversity and exhibited low trophic redundancy. The maximum overlap between two populations was 22%, which suggests a fairly low trophic similarity with respect to what has been found in other species and taxa (Forero *et al.* 2004; Jackson *et al.* 2012; Jackson & Britton 2013). Our 3-year and 2-year studies also showed that within the same populations dietary niches tend to change substantially through time. We

observed overlaps among populations both for isotopic niches and size distributions for Huda Grapa and Trebušica and for Svenica and Trebušica. However, trophic niche overlaps were not always consistent with the size distribution overlaps. While Studenc isotopic niche was overlapping with those of Huda Grapa, Trebušica and Svenica, the size distribution of Studenc in 2013 was substantially different from the size distributions of the other populations. Similarly, when investigating niche variation through time, we did not observed any niche overlap for Upper Idrijca and Studenc during the 3-years study, whereas size distributions were often very similar. These patterns were confirmed by the PLS-PM results, which revealed strong effects of mature trout density and immature trout density on the trophic metrics.

2.2.4.2. Antagonistic effects of immature and mature on trophic niche structure

Although we observed clear effects of both immature and mature trout density on trophic structure, the signs of the effects were often opposite. Whereas the density of immature trout led to an increase of all community-wide metrics except nitrogen range, the increase in mature trout density caused the decrease of all community-wide isotopic metrics. The strong positive path coefficient from immature trout density to carbon range suggests that immature trout establish a new basal resource in the food web. Terrestrial inputs may represent a high proportion in diet for opportunistic predators such as salmonids (Baxter *et al.* 2004; Evangelista *et al.* 2014). A positive relationship between terrestrial input and juvenile density for brown trout was previously shown (Evangelista *et al.* 2014). At higher density, the stronger competition between immature individuals may lead to resource partitioning and therefore to an increase in diet variation within population (Araújo *et al.* 2011). On the other hand, negative effects of mature trout density on dietary niche structure pointed to a restricted use in basal resources diversity and a reduction of vertical niche leading to a decrease of niche width. As mature trout strongly defend hides inside pools, they move less for foraging activity when density increases. Furthermore, smaller trout may also reduce predation risk being less active. Mature trout can reduce trophic diversity within a population also by consuming small trout.

2.2.4.3. Direct effects of environmental variables on trout densities

Trout density was affected by pool surface, mean water temperature and stream slope, but the direction of the response (higher or lower density with increasing values of the environmental variables) differed among immature and mature individuals. Habitat (i.e. pool surface) had a significant positive effect on the density of immature trout and a small effect on the density of mature trout. Large salmonids preferentially live in pools, while younger ones are more likely to live in riffles, since they provide a safer habitat against predation. Thus, it might be worthwhile exploring the underlying explanations for this mechanism in marble trout.

Warmer temperatures had a positive effect on density of immature trout, as fingerlings are more vulnerable to energy loss during cold season and thus warmer temperatures may contribute to increase their survival (Berg & Bremset 1998). The negative relationship between temperature and density of mature trout might be due to metabolic reasons, as already observed in other salmonid populations; activity increases when temperature rises, which implies a substantial energetic cost for the individual (Beakes *et al.* 2014). Opposite effects of Slope on immature and mature trout densities are likely to be associated to flood events. The probability of occurrence of severe floods increases with watershed and stream steepness. Previous work has shown that severe floods can cause population collapses (Vincenzi *et al.* 2010a; Pujolar *et al.* 2011b); fish are killed or displaced by water or debris, spawning grounds are destroyed, which leads to low juveniles density and in the following years to low density of immature trout (Vincenzi *et al.* 2010a). Since growth is density-dependent in marble trout, low population density following a flood event increases growth rates for fish born after the flood. As sexual maturity is size-dependent, faster-growing fish are able to reach sexual maturity at younger age.

2.2.4.4. Indirect effects of environmental variables

Our results showed that watershed and stream slope tended to increase basal resources pool in the trophic system and, consequently, trophic richness for both immature and mature trout. Steeper streams are also characterized by high canopy cover and the ecological importance of trophic subsidies between riparian forest and aquatic systems is now well known (Kawaguchi *et al.* 2003; Carpenter *et al.* 2005; Evangelista *et al.* 2014). Terrestrial resources inputs in streams provide a new basal resource in the streams for fish populations by increasing the carbon range of predators' trophic niches. Salmonids are important species in the flux of resources between terrestrial and freshwater systems (Nakano & Murakami 2001; Baxter *et al.* 2004). On the contrary, an increase in water temperature could lead to a higher production of freshwater invertebrates' biomass and thus may limit the need to expand the range of resources toward terrestrial invertebrates. The reduction of carbon range by warmer temperatures involved a reduction of trophic richness. Trophic redundancy was essentially controlled by immature trout density; this suggested that trophic redundancy was better explained by biological interactions such as inter- or intra-cohort competition or predation than by environmental conditions. Although trophic redundancy of mature organisms was also altered by mature trout density, the effects were smaller than those observed in immature trout. Indirect effect of environmental conditions on trophic redundancy strengthened the biotic effect of this pattern. We showed that the trophic evenness for immature and mature trout was determined by indirect effects of environmental factors (i.e slope and temperature) through trout density and direct effect of trout density, which supported the hypothesis that trophic evenness was under biotic control.

Biotic and abiotic factors did not affect nitrogen range as they did for other trophic metrics. Two complementary hypotheses may explain the observed pattern: (i) inputs of

terrestrial resources bring numerous terrestrial prey into the system; trout focus then on insectivory instead of piscivory with prey easier to catch; (ii) when watersheds are steeper, floods with a larger impact on ecosystems are more likely to occur and size structure and trout density of the population are highly affected by strong flood (spawning grounds destroyed, fish killed by flood debris, etc.) and less fish prey are therefore available in streams. Further investigations are needed to understand the consequences of cannibalism on population dynamics and dietary niche of marble trout.

Acknowledgments

This study has been mainly funded by MAVA Foundation. We warmly thank the field team of the Tolmin Angling Association for their hard work undertaken within a friendly atmosphere. All sampling work was approved by the Ministry of Agriculture, Forestry and Food of Republic of Slovenia and the Fisheries Research Institute of Slovenia. Camille Musseau completed this work while visiting the Center for Stock Assessment Research (CSTAR), a partnership between the Fisheries Ecology Division, Southwest Fisheries Science Center, NOAA Fisheries and the University of California Santa Cruz. We thank Trevor Krabbenhoft (Wayne State University, USA) and Alban Sagouis (IRSTEA, France) for helping us on the R code used for analysis. We are grateful to two anonymous referees for constructive suggestions.

Supplementary information to:

Direct and indirect effects of environmental factors on dietary niches in size-structured populations of a wild salmonid

Appendix S1 – Streams and populations characteristics

Appendix S2 – Trophic metrics and overlaps

Appendix S3 – Results of the residual permutation procedure

Appendix S4 – PLSPM results

Appendix S1 – Streams and populations characteristics

Table S1 - Streams characteristics. Altitude (above sea level, m), distance to the spring of the stream (DS, km), watershed area (WSA, km²), land average slope (LAS, %), surface stream average slope (SSS, %), pool surface (PS, m²), canopy openness (CO, two classes: 0 = no openness, 1 = openness), mean annual daily water temperature (T, °C), invertebrate biomass (IB, dry weight in mg). T and IB are given for the two years taking in account in the PLSPM analysis (2012 and 2013). Svenica and Trebušica were not sampled in 2012.

Stream	Altitude	DS	WSA	LAS	SSS	PS	CO	T		IB	
								2012	2013	2012	2013
Huda Grapa	582.8	1.76	3.95	68.8	0.093	0.41	0	8.63	8.68	2427.0	2625.0
Studenc	509.1	0.95	3.20	50.4	0.101	0.19	1	8.08	8.45	787.0	359.5
Upper Idrijca	719.0	1.80	11.71	36.5	0.009	0.68	1	7.42	7.87	589.7	622.6
Lipovšek	460.6	3.00	7.16	63.5	0.660	0.22	0	8.83	8.95	328.1	388.1
Svenica	600.9	0.74	8.47	46.6	0.060	0.28	1	-	8.69	-	2384.9
Trebušica	538.0	1.96	13.33	50.9	0.045	0.49	1	-	8.03	-	2129.7

Table S2 - Number of samples for stable isotope analysis and estimation of fish densities in June of each year by population and by sexual maturity status (immature and mature) within population: TL (mean body length of fish sampled (mm)), density (N/ha), Analyzed (An, in %, proportion of fish in the population that have been used for isotopic analysis).

Year	Population	Immature				Mature			
		TL	density	N	An%	TL	density	N	An%
2011	Huda Grapa	125	788	57	79	241	164	15	100
	Upper Idrijca	161	361	18	75	236	210	14	62
	Studenc	179	299	17	74	227	182	21	100
2012	Huda Grapa	144	1138	83	80	231	153	14	100
	Upper Idrijca	137	763	41	32	246	313	36	69
	Studenc	158	208	16	63	234	273	21	100
	Lipovš ek	156	574	130	83	247	124	12	100
2013	Huda Grapa	154	777	71	100	229	219	20	100
	Upper Idrijca	142	1058	49	28	248	240	28	70
	Studenc	124	1014	49	63	253	156	12	100
	Lipovš ek	182	78	21	84	223	419	59	88
	Svenica	142	1674	42	81	262	129	4	31
	Trebuš ica	144	1122	46	65	239	269	15	88

Appendix S2 – Trophic metrics and overlaps

Table S3 - Mean values (in bold) and confidence interval (25%-75%) for trophic metrics calculated on 10^3 simulations for Layman's metrics for each population among sampling years.

Year	Population	TA	CR	NR	CD	NND	SDNND
2011	Huda Grapa	0.24 (0.21 – 0.27)	0.63 (0.60 – 0.80)	1.07 (1.01 – 0.27)	0.28 (0.26 – 0.30)	0.061 (0.055 – 0.066)	0.041 (0.038 – 0.045)
	Upper Idrija	0.28 (0.09 – 0.15)	0.80 (0.76 – 0.80)	0.63 (0.65 – 0.65)	0.20 (0.19 – 0.20)	0.057 (0.053 – 0.059)	0.052 (0.049 – 0.055)
	Studenc	0.20 (0.20 – 0.20)	0.78 (0.78 – 0.78)	0.50 (0.50 – 0.50)	0.20 (0.20 – 0.20)	0.055 (0.055 – 0.055)	0.051 (0.051 – 0.051)
2012	Huda Grapa	0.15 (0.12 – 0.18)	0.53 (0.44 – 0.62)	0.84 (0.76 – 0.92)	0.18 (0.17 – 0.19)	0.041 (0.037 – 0.045)	0.041 (0.032 – 0.051)
	Upper Idrija	0.19 (0.17 – 0.21)	0.79 (0.74 – 0.83)	0.74 (0.72 – 0.80)	0.25 (0.24 – 0.26)	0.047 (0.044 – 0.051)	0.030 (0.026 – 0.035)
	Studenc	0.14 (0.12 – 0.18)	0.44 (0.43 – 0.45)	0.79 (0.77 – 0.81)	0.23 (0.22 – 0.25)	0.038 (0.036 – 0.041)	0.026 (0.025 – 0.028)
	Lipovš ek	0.15 (0.13 – 0.17)	0.67 (0.59 – 0.72)	0.69 (0.61 – 0.76)	0.18 (0.17 – 0.19)	0.029 (0.027 – 0.031)	0.031 (0.026 – 0.042)
2013	Huda Grapa	0.08 (0.07 – 0.10)	0.32 (0.30 – 0.33)	0.75 (0.62 – 0.90)	0.14 (0.13 – 0.15)	0.041 (0.037 – 0.044)	0.024 (0.018 – 0.048)
	Upper Idrija	0.20 (0.15 – 0.26)	0.55 (0.54 – 0.56)	0.86 (0.77 – 0.95)	0.23 (0.22 – 0.24)	0.043 (0.039 – 0.047)	0.029 (0.023 – 0.048)
	Studenc	0.18 (0.12 – 0.18)	0.52 (0.48 – 0.60)	0.81 (0.78 – 0.86)	0.18 (0.17 – 0.19)	0.045 (0.041 – 0.045)	0.042 (0.036 – 0.046)
	Lipovš ek	0.07 (0.06 – 0.08)	0.30 (0.28 – 0.33)	0.48 (0.44 – 0.51)	0.11 (0.17 – 0.19)	0.029 (0.027 – 0.031)	0.021 (0.018 – 0.023)
	Svenica	0.08 (0.06 – 0.09)	0.35 (0.33 – 0.39)	0.46 (0.35 – 0.60)	0.12 (0.11 – 0.14)	0.052 (0.045 – 0.059)	0.040 (0.028 – 0.054)
	Trebuš i ca	0.16 (0.15 – 0.18)	0.61 (0.59 – 0.65)	0.79 (0.78 – 0.82)	0.22 (0.20 – 0.23)	0.039 (0.037 – 0.042)	0.027 (0.024 – 0.029)

Table S4 - Percentages of ellipse areas overlapping between pairs of populations in 2013 (white cells) and percentages of ellipse areas overlapping between pairs of years (2011-2012/2012-2013/2011-2013) for the intra-population study (grey cells).

Streams	Huda Grapa	Idrijca	Lipovš ek	Studenc	Svenica	Trebuš i ca
Huda Grapa	0/0/4	0	0	5	4	17
Idrijca		0/0/0	0	0	0	0
Lipovš ek			0	0	0	0
Studenc				0/0/0	19	22
Svenica					-	17
Trebuš i ca						-

Appendix S3 – Results of the residual permutation procedure

Table S5 – P-value of pairwise comparisons between populations for centroid location, distance to centroid and nearest neighbour distance with RPP approach. Significant p -values ($\alpha < 0.05$) are displayed in bold.

Pairwise comparisons	Centroid location	CD	NND
Huda Grapa – Studenc	0.001	0.004	0.125
Huda Grapa – Upper Idrijca	0.001	0.073	0.526
Huda Grapa – Lipovš ek	0.001	0.073	0.059
Huda Grapa – Svenica	0.001	0.455	0.472
Huda Grapa – Trebuš ica	0.008	0.008	0.508
Studenc – Upper Idrijca	0.001	0.005	0.036
Studenc – Lipovš ek	0.001	0.022	0.393
Studenc – Svenica	0.001	0.004	0.826
Studenc – Trebuš ica	0.001	0.400	0.794
Upper Idrijca– Lipovš ek	0.001	0.003	0.024
Upper Idrijca – Svenica	0.001	0.496	0.205
Upper Idrijca – Trebuš ica	0.001	0.007	0.168
Lipovš ek – Svenica	0.001	0.033	0.819
Lipovš ek – Svenica	0.001	0.096	0.214
Svenica - Trebuš ica	0.113	0.007	0.581

Appendix S4 – PLSPM results

Table S6 – Total, direct and indirect effect of environmental variable (E.V.) on each Layman's metric for both densities of immature and mature fish. $\wedge$ denotes non-significant path coefficient.

Class	GoF/E.V.	Effects	TA	CR	NR	CD	NND	SDNND
Immature	GoF		0.76	0.8	0.73	0.75	0.76	0.73
	Habitat	Total	-0.04	0.07	-0.03	-0.18	-0.01 $\wedge$	0.10
		Direct	-0.31	-0.48	0.05	-0.36	-0.41	-0.14
		Indirect	0.26	0.56	-0.09	0.18	0.39	0.25
	Temperature	Total	-0.76	-1.04	-0.34	-1.19	0.34	0.61
		Direct	-1.41	-2.51	-0.14	-1.64	-0.68	-0.02
		Indirect	0.65	1.47	0.19	0.44	1.03	0.63
	Slope	Total	0.13	0.62	-0.12	0.26	-0.79	-0.57
		Direct	0.65	2.01	-0.32	0.67	0.18	0.04
		Indirect	-0.52	-1.39	0.19	-0.41	-0.98	-0.61
	Density	Direct	0.49	1.07	-0.18	0.34	0.87	0.49
Mature	GoF		0.72	0.74	0.68	0.71	0.65	0.68
	Habitat	Total	-0.04	0.07	-0.03	-0.18	-0.05	0.09
		Direct	-0.02	0.09	0.00	-0.17	-0.04	0.12
		Indirect	-0.01	-0.02	-0.06	-0.01	-0.01	-0.03
	Temperature	Total	-0.75	-1.04	-0.32	-1.18	0.29	0.57
		Direct	-1.15	-1.59	-0.55	-1.50	-0.08	0.22
		Indirect	0.40	0.55	0.22	0.32	0.37	0.35
	Slope	Total	0.15	0.62	-0.15	0.25	-0.77	-0.54
		Direct	0.51	1.11	0.06	0.54	-0.43	-0.22
		Indirect	-0.36	-0.49	-0.22	-0.29	-0.34	-0.33
	Density	Direct	-0.43	-0.60	-0.31	-0.35	-0.41	-0.41

Chapitre 3

Variabilité individuelle et temporelle



3.1. Résumé de l'article

3.1.1. Contexte et objectifs

Dans le chapitre 2, nous avons démontré une forte variabilité temporelle de la structure des niches trophiques chez la truite marbrée, déterminée par des contraintes environnementales d'une part et la structure en taille des populations d'autre part.

La variabilité intraspécifique est majoritairement déterminée par deux composantes : la variabilité intra-individuelle, qui reflète la variabilité du régime alimentaire d'un individu au cours du temps, et la variabilité interindividuelle qui caractérise la différence d'utilisation des ressources entre les individus (Bolnick, Yang & Fordyce 2002). Ainsi, une population peut être composée d'organismes spécialisés sur différentes ressources trophiques et/ou d'organismes généralistes ayant le même régime alimentaire (Bolnick *et al.* 2003). Cependant, la spécialisation trophique individuelle dépend de l'échelle temporelle à laquelle elle est évaluée. En effet, les conséquences écologiques ne sont pas les mêmes si un organisme consomme les mêmes ressources durant une saison ou plusieurs années (Vander Zanden, Bjorndal & Bolten 2013; Novak & Tinker 2015).

Les objectifs de ce chapitre sont (i) de différencier les effets inter- et intra-individuels à différentes échelles de temps et (ii) d'identifier les facteurs écologiques qui promeuvent ces différents effets. Pour cela, nous avons procédé à un suivi longitudinal en échantillonnant des organismes marqués individuellement au cours de leur vie et suivies à trois échelles temporelles : 24 mois, 12 mois et 3 mois.

3.1.2. Démarche analytique

Afin de différencier les effets inter- et intra-individuels, nous avons utilisé une méthode individu-centrée qui permet de suivre les trajectoires individuelles au cours du temps (ontogénie) et de les comparer aux tendances observées à l'échelle des populations (van de Pol & Wright 2009). Nous avons étudié séparément les trajectoires individuelles sur $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ des truites immatures et matures.

Nous avons également évalué l'influence de la variation de la densité des proies, de la compétition intraspécifique et du risque de prédation (cannibalisme) sur les variabilités inter- et intra-individuelle précédemment estimées.

3.1.3. Principaux résultats

Les résultats obtenus dans ce chapitre montrent que la variabilité interindividuelle pour $\delta^{13}\text{C}$ est la même pour les différentes échelles de temps considérées et pour les deux classes de taille étudiées. Ces résultats démontrent l'effet de l'ontogénie sur l'utilisation des ressources au sein même des classes de tailles. En revanche, la variabilité interindividuelle pour $\delta^{15}\text{N}$ dépend de l'échelle temporelle considérée.

La variabilité intra-individuelle dépend à la fois du descripteur trophique, de l'échelle temporelle et de la classe de taille considérés. Cet effet est plus important que l'effet interindividuel.

De plus, nous n'avons pas mis en évidence de spécialisation individuelle, les populations de truites marbrées sont généralistes et composées d'individus généralistes.

Étant donnés les effectifs de poissons échantillonnés dans les différentes classes de taille, nous avons pu étudier les effets des facteurs écologiques sur la variabilité individuelle à l'échelle saisonnière. Nos résultats ont montré que la variabilité interindividuelle était similaire entre les différentes populations. De plus, parmi les différents facteurs écologiques étudiés, seul le changement de la densité de proies (truites < 150 mm) est significativement corrélé avec la variabilité intra-individuelle chez les prédateurs > 200 mm (Figure 3-1). Ces résultats soulignent le caractère opportuniste des truites matures. Les relations entre effets intra-individuels et l'évolution des facteurs écologiques ne sont pas significatifs, en revanche nous observons certaines tendances qui pourraient devenir significatives avec un nombre d'échantillons plus important.

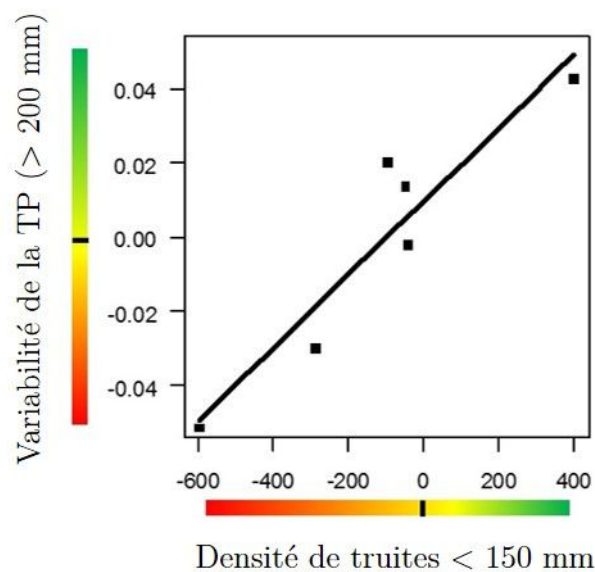


Figure 3-1 – Relation entre la variabilité intra-individuelle de la position trophique chez les truites > 200 mm et l'évolution de la densité de proies (truites <150 mm) entre juin et septembre 2013.

Les résultats présentés dans ce chapitre sont résumés dans l'article suivant qui sera prochainement soumis au journal *Oecologia* :

« Disentangling among from within individual effects in intraspecific diet variation: insights from a longitudinal sampling in cannibalistic populations at different temporal scales »

3.2. Disentangling among from within individual effects in intraspecific diet variation: insights from longitudinal sampling in a cannibalistic populations at different temporal scales

Camille Musseau, Simone Vincenzi, Dušan Jesenšek, Stéphanie Boulêtreau, Frédéric Santoul
and Alain J. Crivelli

Abstract

Trait variation within natural populations plays a major role in maintaining functional diversity in populations and communities. Differences among individuals in foraging behavior are mostly sex-, age-, or size-dependent and contribute to variation in diet among-individuals and between individual through time. However, both between and within individual differences in diet depend on the temporal scale at which those differences are investigated. We used stable isotope analysis and the “within-subject centering” statistical method to separate within and between individual effects in intraspecific diet variation at three temporal scales (long-term: 24 months, medium-term: 12 months and short-term: 3 months). We carried on longitudinal schemes on 16, 124 and 196 individuals for a long-term, medium-term and short-term studies, respectively. We found that both between and within individual diet variations were size-dependent but we did not find individual diet specialization. Our results bring insights to the true generalist diet of the marble trout and show that individual-level variation mostly depends more on diet preferences than prey availability.

Key words: ontogeny, stable isotope analysis, mixed models, ecological drivers, salmonid

3.2.1. Introduction

Trait variation within natural populations plays a major role in maintaining functional diversity in populations and communities (Miller & Rudolf 2011; Violle *et al.* 2012). In particular, dietary individual specialization is a key factor of intraspecific variability and evolutionary process (Dieckmann & Doebeli 1999; Knudsen *et al.* 2010). Individual diet specialization or variation have received a growing attention in ecology and evolutionary biology (Bolnick *et al.* 2011; Araújo *et al.* 2011), as estimating the extent and the determinants of individual specialization and variability in natural population allows a better understanding of population dynamics (Bolnick *et al.* 2003), as well as responses to climate and habitat change.

Intraspecific variability of dietary niche is determined by two components: the within-individual component, which reflects the variation in the diet of an individual, and the between-individual component, which reflects the variation in diet among individuals (Bolnick *et al.* 2002). Identifying the time scale over which individual specialization should be studied is challenging; however, how individual specialization changes through time is understudied (Bolnick *et al.* 2003). Few recent studies demonstrated that the shorter the time scale is, the more specialized individuals are both in their diet and habitat use (Fodrie *et al.* 2015; Novak & Tinker 2015).

Differences in diet among individuals living in the same populations largely result from differences in size, experience, and sexual maturity (Bolnick *et al.* 2002, 2003). However, differences in diet preferences are often found independent of age and sex, and vary substantially depending upon ecological factors (Newsome, Tinker & Monson 2009; Araújo *et al.* 2011; Novak & Tinker 2015). Four different ecological drivers have been proposed as determinants of individual diet variation or specialization: i) interspecific competition, ii) intraspecific competition, iii) predation, and iv) ecological opportunities for consumers (Araújo *et al.* 2011). The effects of most these ecological drivers are often context-dependent.

Interspecific competition decreases individual specialization (Costantini *et al.* 2005) while intraspecific competition can have different effects on individual specialization, depending on density of consumers and resource preferences. For instance, individuals may have different preferred resources and realized diets at low density, but tend to converge to the same resources at higher density, thus higher density decreases individual diet specialization (Araújo *et al.* 2011). In another scenario, individuals might share the same preferred resources, but prefer different alternative resources. In this case, if density of conspecifics is low, individuals can share the preferred resource; on the other hand, the preferred resource becomes scarce and individuals have to add alternative resources to their diet, thus higher density increases individual specialization (Tinker, Bentall & Estes 2008; Yeakel *et al.* 2009; Svanbäck *et al.* 2011).

Predation risk affects individual specialization among prey through consumptive effects (i.e., by altering the likelihood of local prey extinction). Predators reduce prey density and contribute to determine intraspecific competition, which can increase or decrease individual specialization of prey. By non-consumptive effects, prey avoid predation through morphological, physiological and behavioral changes (Relyea 2001; Peacor 2002; Stav *et al.* 2007; Hawlena *et al.* 2012). Conspecifics are usually assumed to be competitor for resources, but not potential predators. However, cannibalism is an important driver of population dynamics in size-structured populations (Fox 1975; Polis 1981; Claessen *et al.* 2004).

Ecological opportunities, defined as the availability of trophic subsidies, greatly affect individual specialization, as they determine the range of available resources for consumers (Evangelista *et al.* 2014). Robertson *et al.* (2015) showed that limitation of resources leads to an increase in individual specialization in mammal social groups. Prey community composition may also affect individual specialization, as prey require different handling time. High abundance of easily captured prey type decreases individual diet specialization, while low abundance of easily captured prey type increases individual diet specialization (Rosenblatt *et al.* 2015). It is often unclear whether individual diet specializations are maintained over time. Since abundance and diversity of resource pools change through time, it is essential to know how much diet varies through (Vander Zanden *et al.* 2013; Novak and Tinker 2015).

To elucidate the determinants of individual diet variation and its temporal consistency within and between individuals, we need longitudinal data for individuals living in contrasting environmental conditions (Araújo *et al.* 2009). In terms of methodological approaches, the measurement of stable isotopes in consumers and their prey has proved to be useful in assessing differences in individual diets (Araújo *et al.* 2009; Cherel *et al.* 2009; Newsome *et al.* 2009; Layman, Newsome & Gancos Crawford 2015).

In this work, we used marble trout *Salmo marmoratus* (Berrebi *et al.* 2000; Fumagalli *et al.* 2002) as a model system to test hypotheses on the temporal aspects of between-individual and within-individual effects on intraspecific diet changes and on ecological drivers of between-individual and within-individual diet variation in size-structured populations of a cannibalistic species. In particular, we used stable isotope analysis of fish tissue of individually tagged fish to tease apart between from within individual effects on intraspecific variation in diet (trophic position and carbon use) at three temporal scales: within a season (short-term), or over one (medium-term) or two years (long-term). In addition, we estimated the effect of changing ecological drivers such as predation risk, ecological opportunities and intraspecific competition on both between and within individual effects in diet variation. Since we hypothesized functional differences between sexually mature and sexually immature fish (bigger or smaller than 200 mm, respectively) (Musseau *et al.* in press), we studied within- and between-individual variation separately for these two size-classes.

3.2.2. Material and Methods

3.2.2.1. Biological model and sampling scheme

Marble trout is a resident freshwater salmonid species of great conservation concern, given its restricted geographical distribution and the risk of hybridization with alien brown trout *Salmo trutta* L, which has been introduced in the area for the first time 1906 (Povz *et al.* 1996). Only seven remnant pure populations are still alive today in mountain streams in the Soča and Idrija river basins, both belonging to the Adriatic basin of Slovenia (Fumagalli *et al.* 2002). Sexual maturation of marble trout is size-dependent: spawning occurs when females are at least 200 mm long while males can be sexually mature at smaller sizes. In marble trout, spawning typically occurs in November-December; eggs hatch in March and emerge in June (Vincenzi *et al.* 2007a).

An on-going conservation program for marble trout was started in Western Slovenia in 1996 (Crivelli *et al.* 2000). Marble trout populations are sampled twice a year (June and September) or once a year (September). These populations have been the subject of a long-term mark-recapture study.

Six of the seven remnant pure marble trout populations were electrofished using a gasoline-powered, portable backpack electrofishing unit in June 2011, 2012 and 2013, and in September 2013. Young of the year (YOY) were sampled only in September. Fish were anaesthetized with phenoxy-ethanol and their length (mm) and weight (g) were recorded *in situ*. Fish pectoral fin samples were taken from fish and put in individual tube for isotopic analyses.

We collected benthic invertebrates with a surber sampler for biomass estimation. We sampled three representative habitats (stones, gravels and stones) in each stream, weighted dry biomass and then averaged the three samples. Benthic invertebrates of different trophic group (decomposers, grazers, predators) were used for baseline correction of fish isotopic signatures.

3.2.2.2. Stable isotopes

Fin and invertebrate samples were oven dried for 48h at 60°C and ground into a fine homogenous powder and were analyzed at the Cornell Isotope Laboratory, Cornell University, USA. Stable isotopic signatures were baseline-corrected (France 1995) as described in Musseau *et al.* (in press). For $\delta^{15}\text{N}$ correction, the trophic position (TP) of fish was calculated following Anderson and Cabana (2007) and the $\delta^{13}\text{C}$ correction (Ccorr) according to Olsson *et al.* (2009).

3.2.2.3. Within and between-variation and temporal consistency

Van de Pol & Wright (2009) developed the “within-subject centering” method, which teases apart within-individual effects (WIE) from between-individual effects (BIE) using mixed-effects models. Herein, BIE and WIE represent the degree and the direction of changes in individual diet (as described by trophic position and carbon use) through time. The greater BIE is, the more different individual diets are (Figure 3-2); the greater WIE is, the more an individual diet between sampling sessions varies (Figure 3-2). On the contrary, the lower the magnitude of WIE is, the more an individual has a specialized diet. Magnitudes of WIE and BIE indicate the importance of the diet shift while the sign of WIE and BIE indicate whether individuals shift to higher (+) or lower (-) trophic positions and to depleted (benthic invertebrates) or enriched (terrestrial invertebrates or fish prey) resources in $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 3-2).

Mixed-effects models constitute a natural framework for analyzing longitudinal data (Baayen, Davidson & Bates 2008; Bolker *et al.* 2009). Following Van de Pol & Wright (2009), we used WIE and BIE as fixed effects and year of sampling and individual as random effects to estimate WIE and BIE (Eq. 1) and to know whether the two parameter estimates are significantly different from each other (Eq. 2) in trophic position and carbon use:

$$Y_{ijm} = \beta_0 + \beta_W (L_{ij} - \bar{L}_i) + \beta_B \bar{L}_i + u_{0i} + w_{0m} + \epsilon_{0ijm} \quad (\text{Eq. 1})$$

$$Y_{ijm} = \beta_0 + \beta_W L_{ij} + (\beta_B - \beta_W) \bar{L}_i + u_{0i} + w_{0m} + \epsilon_{0ijm} \quad (\text{Eq. 2})$$

where Y_{ijk} is the value of the response variable (i.e., trophic position or carbon use) for individual i at sampling time j , L = total length (mm), L_{ij} = the total length value of measurement at sampling time j for individual i , $\bar{L}_i$ = the mean value of total length L measured at different sampling times of all measurements for individual i , β_0 = the intercept of the regression equation, β_W = WIE, β_B = BIE, u_{0i} = the random effect for the intercept for individual i , w_{0m} = the random effect for the intercept for sampling year m , and ϵ_{0ijm} the residual error for individual i sampled a time j . The sign of $(\beta_B - \beta_W)$ in Eq. 2 indicates whether BIE is bigger (+) or smaller (-) than WIE. The estimate of $\beta_B - \beta_W$ goes to zero when BIE and WIE are the same.

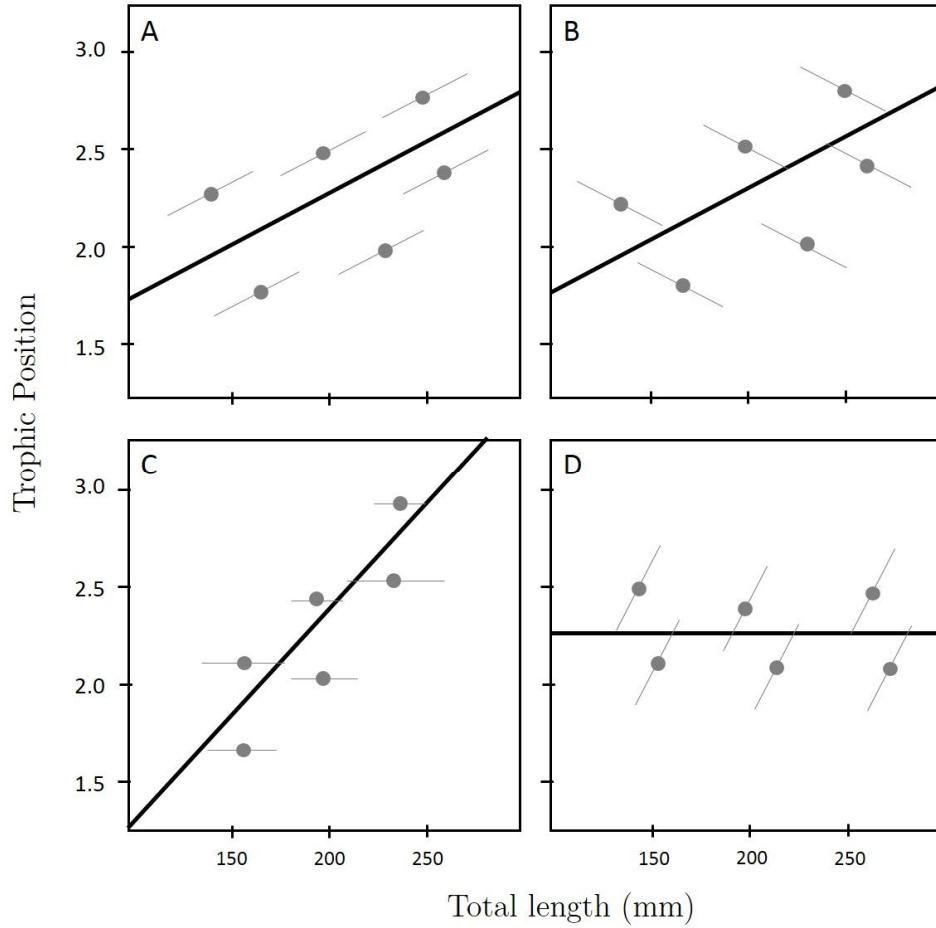


Figure 3-2 – Different scenarios explaining how within- (WIE) and between-individual (BIE) effects on individual diet (here, trophic position) differ with total length of individuals. A – $WIE = BIE > 0$; trophic position is higher in large trout than small ones ($BIE > 0$) and individuals shift to higher trophic positions through ontogeny ($WIE > 0$). B – $BIE > WIE$ and $WIE < 0$. Large trout show higher trophic position than small trout, but individuals shift to lower trophic position through time. C- $BIE > WIE = 0$; trophic position is higher in large trout than small ones but individuals keep the same trophic position through time. Individual are specialized. D- $WIE > BIE = 0$; individuals exhibit similar trophic position but each individual shift evenly to higher trophic positions through time. Modified from van de Pol & Wright 2009.

As < 200 mm and > 200 mm trout are functionally different, we fitted models in Eq. 1 and Eq. 2 separately for the two size-classes for both the medium-term and short-term studies. Individuals captured when smaller than 200 mm and recaptured when longer than 200 mm were considered > 200 mm. We used 124 individuals for the medium-term (41 immature and 83 mature) and 196 individuals for the short-term study (88 immature and 108 mature). No size-class was considered for the 16 individuals when fitted Eq. 1 and Eq. 2.

We used the package lme4 (Bates et al. 2015) of R (R Development Core Team 2011) to fit mixed models. 95% confidence intervals were estimated using simulations.

3.2.2.4. Ecological drivers and individual variation

We estimated the effects of different ecological drivers on BIE and WIE at seasonal scale (short-term longitudinal survey). Since the number of trout in both size-classes in each population was high, we were able to fit more complex models from Eq. 1 and add a new fixed effect for populations (Eq. 3) to estimate BIE and WIE.

$$Y_{ijkm} = \beta_0 + \beta_W (L_{ij} - \bar{L}_i) \gamma_k + \beta_B \bar{L}_i \gamma_k + u_{0i} + w_{0m} + \epsilon_{0ijkm} \quad (\text{Eq. 3})$$

where Y_{ijk} is the value of the response variable (i.e., trophic position or carbon use) for individual i in population k measured at sampling time j , L = total length (mm), L_{ij} = the total length value of measurement at sampling time j for individual i , $\bar{L}_i$ = the mean value of total length L measured at different sampling times of all measurements for individual i , γ_k = population effect for population k , β_0 = intercept of the regression equation, u_{0i} = the random effect for the intercept for individual i , w_{0Y} = the random effect for the intercept for sampling year S , and ϵ_{0ijk} the residual error for individual i in population k sampled a time j .

We fitted different candidate models as simplifications of the full model in Eq. 3 for both < 200 mm and > 200 mm trout and we selected the best of set of candidate models with the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc) (Appendix 1). We used the estimate of each parameter from the best models in the subsequent analysis.

We used linear regressions to identify ecological drivers of individual variation. First we tested the evolution of predation risk; it was estimated using difference in densities of potential predators (ind / ha of > 200 mm trout or > 250 mm as larger trout were considered to be more cannibals) between September and June. Then, we focused on evolution of different ecological opportunities; we considered the change in freshwater invertebrates' biomass (mg / m) through the summer, the change in YOY density (ind / ha) (emerging early summer), and the change in potential trout prey densities (ind / ha of < 150 mm and < 200 mm) during summer. Finally, we used the change in < 200 mm trout density (ind / ha) and > 200 mm trout density (ind / ha) as proxies to test the effect of intraspecific competition on individual diet variation of < 200 mm trout and > 200 mm trout, respectively.

3.2.3. Results

3.2.3.1. Between- and within-individual effects

- Long-term study (2 years)

Between-individual variations in both trophic position and carbon use differed significantly with total length (Trophic position: BIE = 0.001, 95% CI = [-0.002:0.004], Figure 3-3.A; Carbon use: BIE = 0.002, 95% CI = [0.000:0.004], Figure 3-3.B). Also, we found significant within-individual variation in both trophic position and carbon use (Trophic position: WIE = 0.005, 95% CI = [0.002:0.008], Figure 3-3.A; Carbon use: WIE = 0.001, 95% CI = [-0.001:0.004], Figure 3-3.B). WIE on trophic position was significantly higher than BIE (BIE-WIE = -0.004, 95 % CI = [-0.008:-0.001], Figure 3-3.A) but WIE and BIE were similar on carbon use (BIE-WIE = 0.001, 95% CI = [-0.002:0.003], Figure 3-3.B).

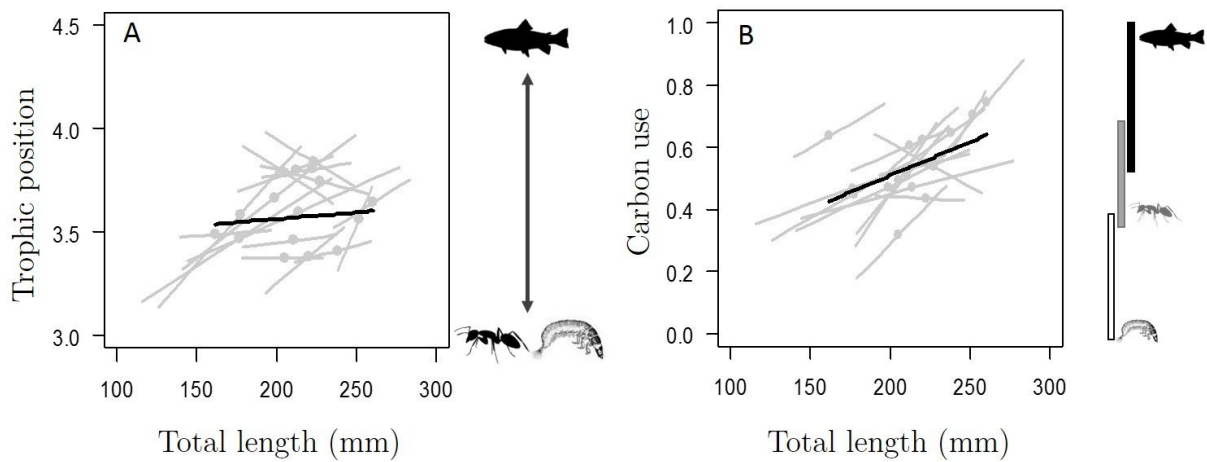


Figure 3-3 – Within-individual trajectories with total length (grey thin lines, $n = 16$) through 2 years – from June 2011 to June 2013 – and between-individual variations with total length (black lines) on trophic position (A) and carbon use (B). The higher the consumer trophic position is, the more the individual eats fish. Low trophic position indicates a diet mostly composed of invertebrate prey. Carbon values from 0.0 to 0.4 correspond to freshwater invertebrates prey, from 0.4 to 0.7 correspond to terrestrial invertebrates and from 0.5 to 1.0 correspond to fish prey. Each dot associated with a grey thin line represents a single individual.

- Medium-term study (1 year)

For < 200 mm individuals, trophic positions and carbon use differed significantly between individuals (BIE = 0.001, 95% CI = [-0.005:0.006], Figure 3-4.A; and BIE = 0.001, 95% CI = [-0.001:0.003], Figure 3-4.C, respectively). We found significant within-individual variation in both trophic position and carbon use (Trophic position: WIE = 0.004, 95% CI = [0.001:0.007]; Carbon use: WIE = 0.004, 95% CI = [0.001:0.005]). We reported similar within- and between-individual variations on trophic position (BIE-WIE = -0.003, 95 % CI = [-0.009:-0.002], Figure 3-4.A) and similar within- and between-individual variations on carbon use (BIE-WIE = -0.003, 95% CI = [-0.005:0.002], Figure 3-4.C)

Then, for > 200 mm individuals, trophic position differed between individuals (BIE = 0.003, 95% CI = [0.002:0.004], Figure 3-4.B) and between-individuals differences were also observed for carbon use (BIE = 0.002, 95% CI = [0.001:0.003], Figure 3-4.D). Furthermore, within-individual shifts to higher trophic positions and more cannibalistic carbon resources were significant (Trophic position: WIE = 0.003, 95% CI = [0.002:0.005]; Carbon use: WIE = 0.002, 95% CI = [0.001:0.003]). Within and between-individual effects were similar in trophic position variation (BIE-WIE = -0.0005, 95 % CI = [-0.002:0.001], Figure 3-4.B) and within-individual shifts in carbon use were stronger than between-individual differences (BIE-WIE = -0.0004, 95 % CI = [-0.001:-0.007], Figure 3-4.D).

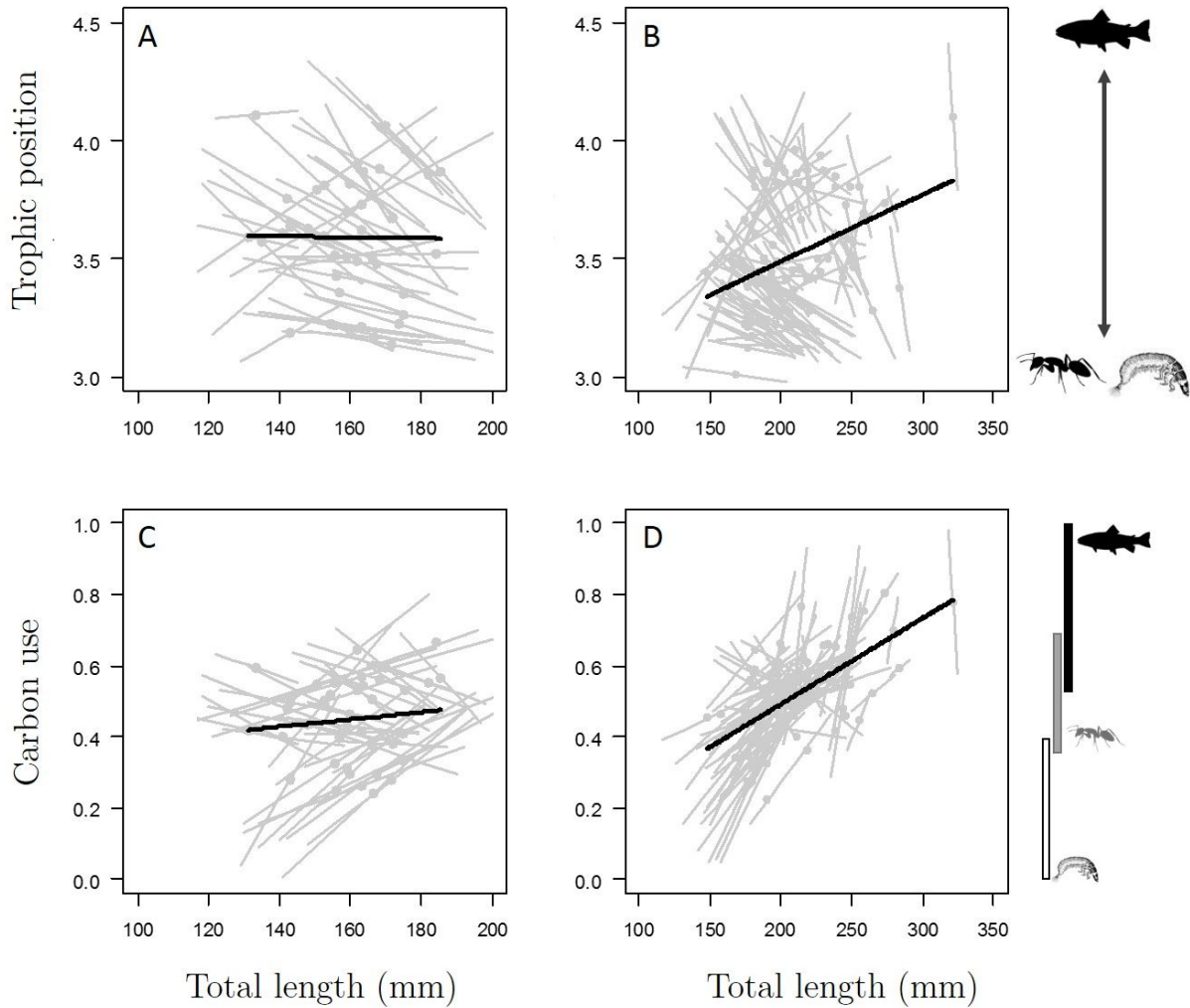


Figure 3-4 – Within-individual trajectories with total length (grey thin lines) through 1 year – from June 2011 to June 2012 and from June 2012 to June 2013 – and between-individual variations with total length (black lines) on trophic position (A, B) and carbon use (C, D) for < 200 mm individuals ($n = 41$) (A, C) and > 200 mm individuals ($n = 83$) (B, D). The higher the consumer trophic position is, the more the individual eats fish while low trophic position indicates a diet mostly composed of invertebrate prey. Carbon values from 0.0 to 0.4 correspond to freshwater invertebrates prey, from 0.4 to 0.7 correspond to terrestrial invertebrates and from 0.5 to 1.0 correspond to fish prey. Each dot associated with a grey thin line represents a single individual.

- Short-term study (3 months, from June to September)

For < 200 mm individuals, trophic positions and carbon use differed significantly between individuals (Trophic position: BIE = 0.006, 95% CI = [0.003:0.008], Figure 3-5.A; Carbon use: BIE = 0.003, 95% CI = [0.002:0.004], Figure 3-5.C). We also observed a significant within-

individual variation in both trophic position and carbon use (Trophic position: WIE = 0.003, 95% CI = [-0.008:0.023]; Carbon use: WIE = -0.011, 95% CI = [-0.013:-0.007]). Although within- and between-individual effects were similar on trophic position (BIE-WIE = 0.003, 95 % CI = [-0.018:0.0138], Figure 3-5.A), between-individual differences were stronger than within-individual differences on carbon use (BIE-WIE = 0.014, 95% CI = [0.011:0.016], Figure 3-5.C).

For > 200 mm individuals, trophic position and carbon use slightly differed between individuals (BIE = -0.0002, 95% CI = [-0.001:0.001], Figure 3-5.B; BIE = 0.002, 95% CI = [0.001:0.003], Figure 3-5.D, respectively). Furthermore, within-individual shifts to higher trophic positions and more cannibalistic carbon resources were significant (Trophic position: WIE = 0.041, 95% CI = [0.036:0.048]; Carbon use: WIE = 0.013, 95% CI = [0.010:0.017]). Within and between-individual effects were similar in trophic position variation (BIE-WIE = -0.041, 95 % CI = [-0.048:-0.038], Figure 3-5.B) and in carbon use variation (BIE-WIE = -0.012, 95 % CI = [-0.015:-0.008], Figure 3-5.D).

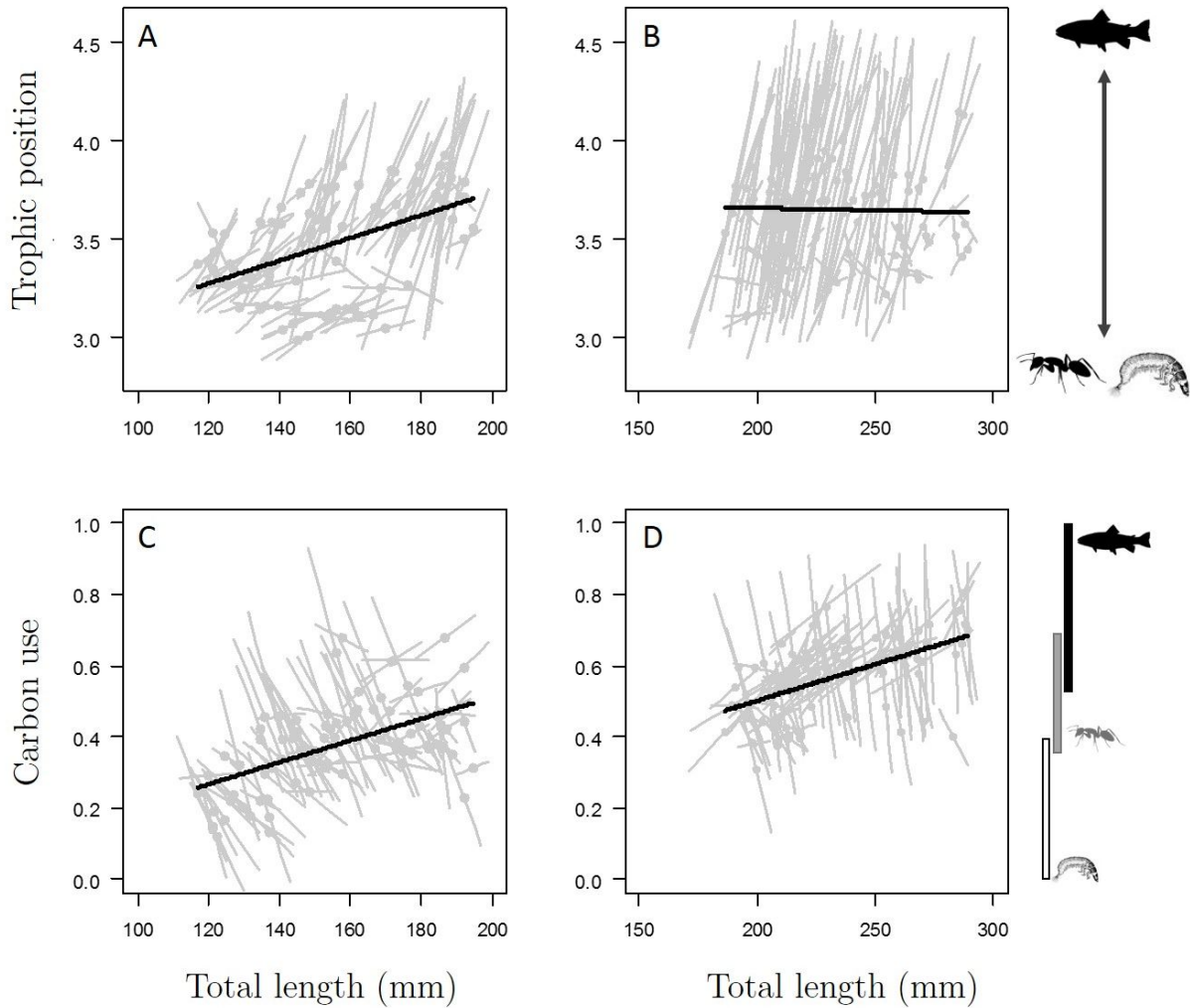


Figure 3-5 – Within-individual trajectories with total length (grey thin lines) through 3 months – from June 2013 to September 2013 – and between-individual variations with total length (black lines) on trophic position (A, B) and carbon use (C, D) for < 200 mm individuals ($n = 88$) (A, C) and > 200 mm individuals ($n = 108$) (B, D). The higher the consumer trophic position is, the more the individual eats fish while low trophic position indicates a diet mostly composed of invertebrate prey. Carbon values from 0.0 to 0.4 correspond to freshwater invertebrates prey, from 0.4 to 0.7 correspond to terrestrial invertebrates and from 0.5 to 1.0 correspond to fish prey. Each dot associated with a grey thin line represents a single individual.

3.2.3.2. Within-individual effects and ecological drivers

The best model according to AICc did not include the interaction term between BIE and population effect; BIE was considered similar among populations. However, since the interaction term between WIE and population has been selected, we tested effect of different changes in ecological drivers on within-individual effects on both mature and immature marble trout.

- Predation risk

We found no relationship between the increase in predation risk induced by density of fish with size > 200 mm within the summer and WIE of fish with size < 200 mm for both trophic position and carbon use ($F = 0.80$, $R^2 = 0.17$, $P = 0.42$, Figure 3-6.A and $F = 0.05$, $R^2 = 0.01$, $P = 0.83$, Figure 3-6.B, respectively). Besides, the increase in predation risk induced by > 250 mm trout over the three summer months was not correlated with within-individual trophic variation of < 200 mm, for both trophic position and resource use ($F = 2.96$, $R^2 = 0.42$, $P = 0.16$, Figure 3-6.C, and $F = 1.61$, $R^2 = 0.29$, $P = 0.27$, Figure 3-6.D, respectively).

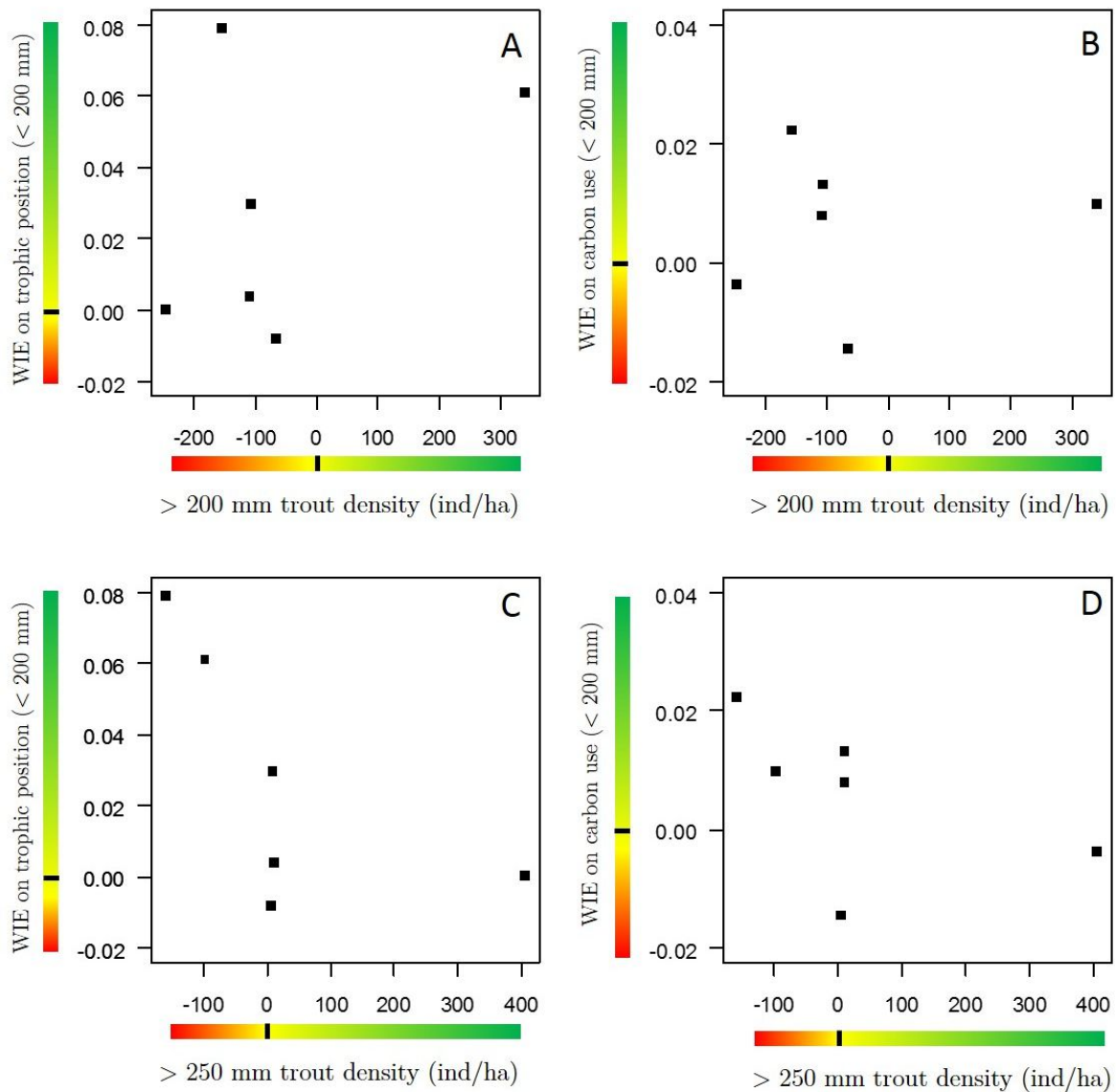


Figure 3-6 – Three-month changes in within-individual trophic positions (A, C) and carbon use (B, D) of < 200 mm trout in relation with the evolution of predation risk through the summer. We used two size-classes of trout as proxy of predation risk: > 200 mm trout density (A, B) and > 250 mm trout density (C, D). Color gradient in the x-axis shows the evolution of the potential predators' density through the season, 0 (black bar) indicates no change, below in the red part indicates a decrease of predators' density and above the 0, the green part indicates an increase of predators' density. Each black squares represents the WIE of a marble trout population. Color gradient on y-axis represents the direction and degree of WIE, greener spectrum indicates high positive WIE and redder spectrum indicates negative high degree WIE. The black bar into the yellow spectrum indicates zero change in WIE between June and September.

- Ecological opportunities

The decrease in invertebrates availability during the summer was neither correlated with the within-individual variation in trophic position (< 200 mm: $F = 0.07$, $R^2 = 0.02$, $P = 0.80$, Figure 3-7.A and > 200 mm: $F = 0.00$, $R^2 = 0.00$, $P = 0.96$, Figure 3-7.C) nor in carbon use (< 200 mm: $F = 1.86$, $R^2 = 0.32$, $P = 0.24$, Figure 3-7.B and > 200 mm: $F = 1.45$, $R^2 = 0.26$, $P = 0.29$, Figure 3-7.D).

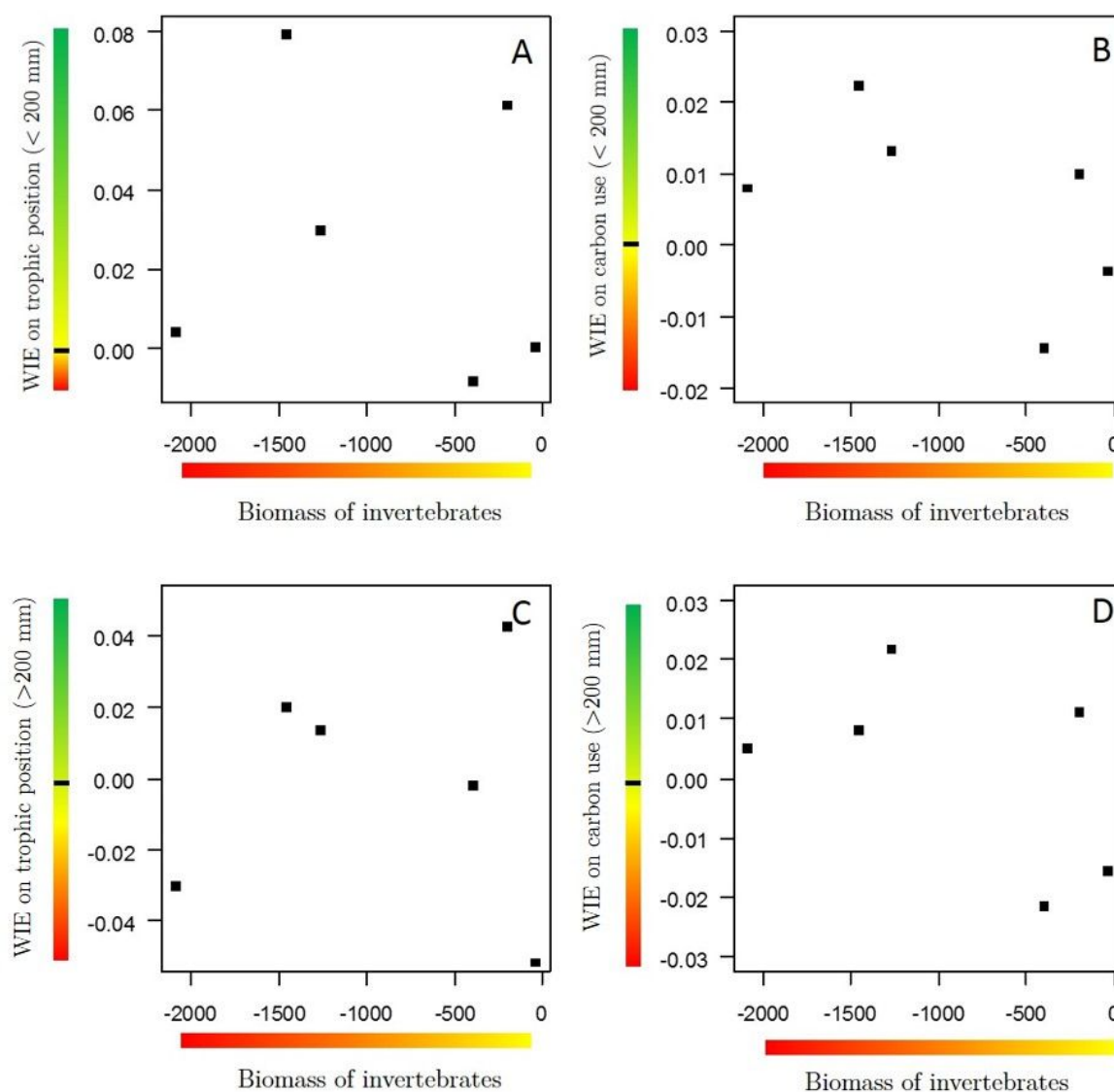


Figure 3-7 – Changes in within-individual trophic positions (A, C) and carbon use (B, D) of < 200 mm trout (A, B) and > 200 mm trout (C, D) in relation with the decrease of freshwater invertebrates biomass (mg/m) during the summer. Color gradient in the x-axis shows the diminution of biomass of invertebrates between June and September with highest decrease in redder color. Each black squares represents the WIE of a marble trout population. Color gradient on y-axis represents the direction and degree of WIE, greener spectrum indicates high positive WIE and redder spectrum indicates negative high degree WIE. The black bar into the yellow spectrum indicates zero change in WIE between June and September.

Our results showed that YOY density was not a driver of within individual trophic variation for both < 200 mm trout (Trophic Position: $F = 0.73$, $R = 0.15$, $P = 0.43$, Figure 3-8.A; Carbon use: $F = 0.28$, $R = 0.06$, $P = 0.62$, Figure 3-8.B) and > 200 mm trout (Trophic Position: $F = 0.05$, $R = 0.10$, $P = 0.83$, Figure 3-8.C; Carbon use: $F = 0.00$, $R = 0.00$, $P = 0.99$, Figure 3-8.D).

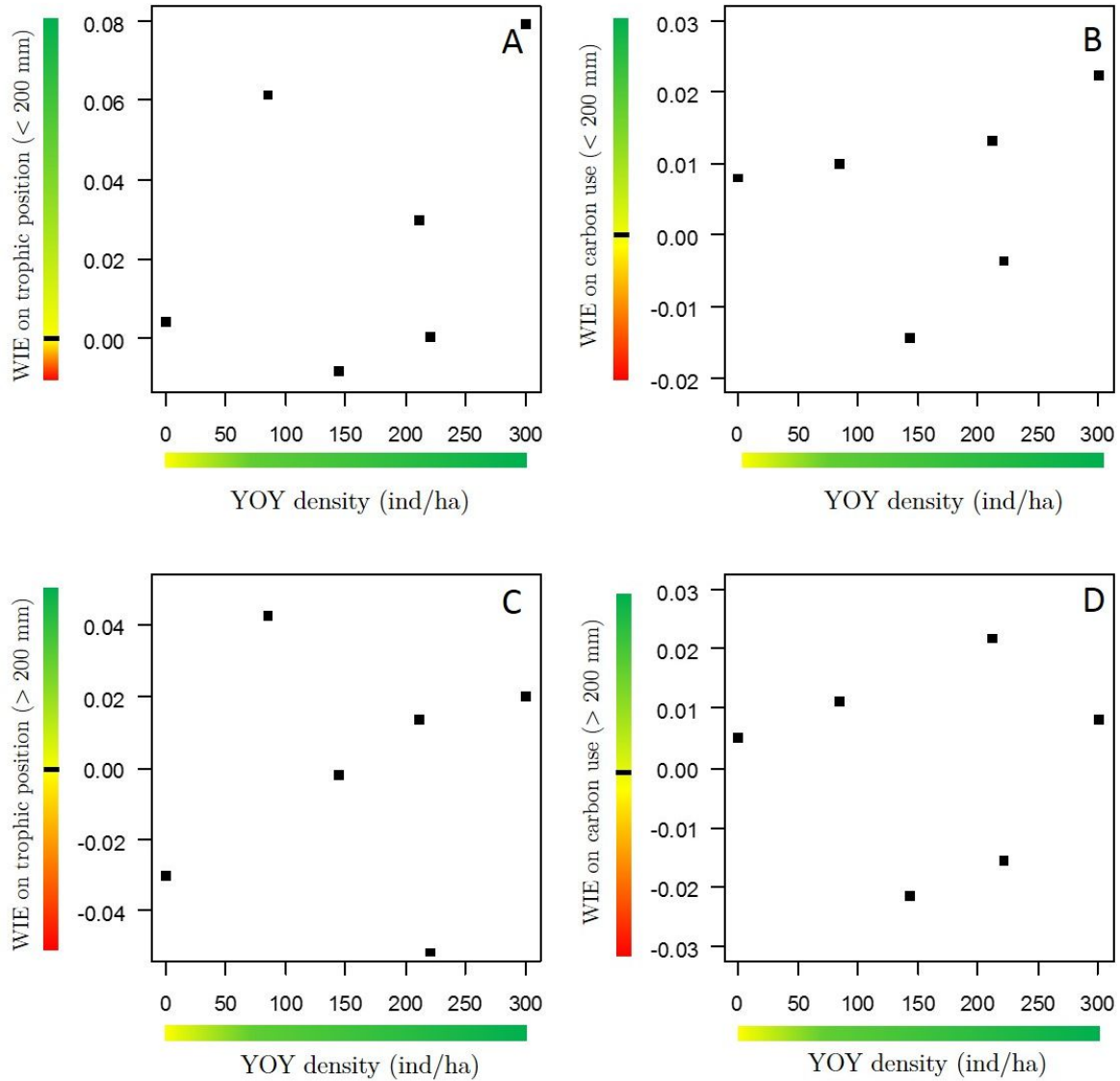


Figure 3-8 - Changes in within-individual trophic positions (A, C) and carbon use (B, D) of < 200 mm trout (A, B) and > 200 mm trout (C, D) in relation with the emergence of YOY during the summer. Color gradient in the x-axis shows the increase of YOY density between June and September with highest increase in greener color. Each black squares represents the WIE of a marble trout population. Color gradient on y-axis represents the direction and degree of WIE, greener spectrum indicates high positive WIE and redder spectrum indicates negative high degree WIE. The black bar into the yellow spectrum indicates zero change in WIE between June and September.

Changes in ecological opportunities determined by density of trout with size < 150 mm affected within-individual variation of > 200 mm trout trophic position ($F = 29.37$, $R^2 = 0.88$, $P < 0.01$, Figure 3-9.A). However, we did not observe any relationship between the evolution of < 150 mm trout density and within-individual variation on carbon use ($F = 1.04$, $R^2 = 0.20$, $P = 0.36$, Figure 3-9.B). Also, we observed a negative non-significant trend between changes in < 200 mm trout density and within-individual variation of trophic position for > 200 mm ($F = 4.41$, $R^2 = 0.52$, $P = 0.10$, Figure 3-9.C). We found no significant relationship between changes in < 200 mm trout density and > 200 mm within-individual variation in carbon use ($F = 1.79$, $R^2 = 0.31$, $P = 0.25$, Figure 3-9.D).

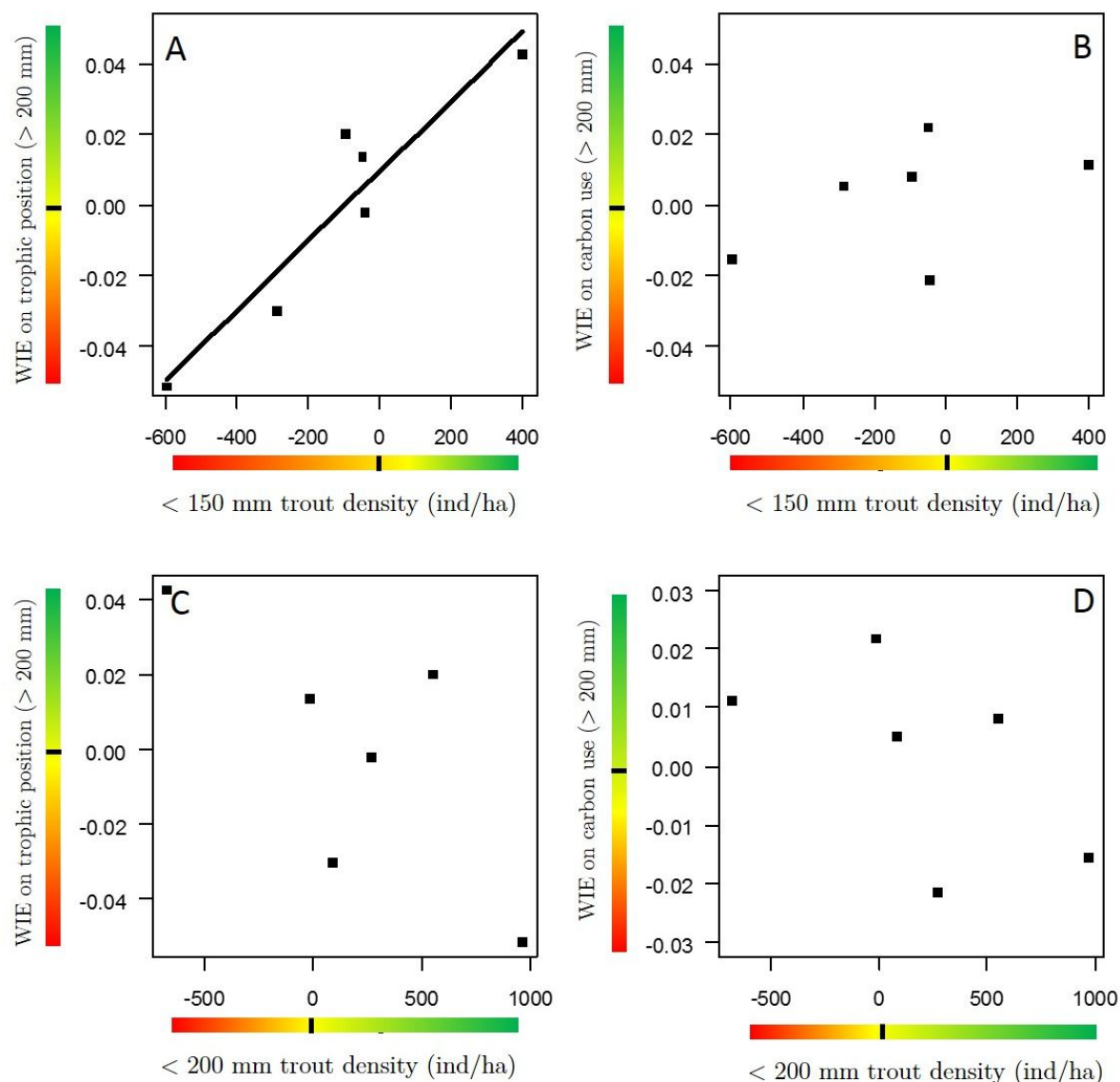


Figure 3-9 - Three-month changes in within-individual trophic positions (A, C) and carbon use (B, D) of > 200 mm trout in relation with the change of potential trout prey density through the summer. We used two size-classes of potential prey: < 150 mm trout density (A, B) and < 200 mm trout density (C, D). Color gradient in the x-axis shows the evolution of the potential prey density between June and September, 0 (black bar) indicates no change, the red part indicates a decrease of prey density and the green part indicates an increase of prey density. Each black squares represents the WIE of a marble trout population. Color gradient on y-axis represents the direction and degree of WIE, greener spectrum indicates high positive WIE and redder spectrum indicates negative high degree WIE. The black bar into the yellow spectrum indicates zero change in WIE between June and September. The black line indicates a positive relationship between WIE of > 200 mm and density of < 150 mm ($F = 29.37$, $R = 0.88$, $P < 0.01$).

- Intraspecific competition

Changes in intraspecific competition was not related to within-individual variation in trophic position and carbon use of < 200 mm trout (Trophic position: $F = 0.49$, $R^2 = 0.11$, $P = 0.52$, Figure 3-10.A; Carbon use $F = 0.22$, $R^2 = 0.05$, $P = 0.66$, Figure 3-10.B). We found no relationship between the change of competitors density and within individual variation in trophic position for > 200 mm trout ($F = 4.44$, $R^2 = 0.52$, $P = 0.10$, Figure 3-10.C) and no relationship with carbon use ($F = 0.45$, $R^2 = 0.10$, $P = 0.53$, Figure 3-10.D).

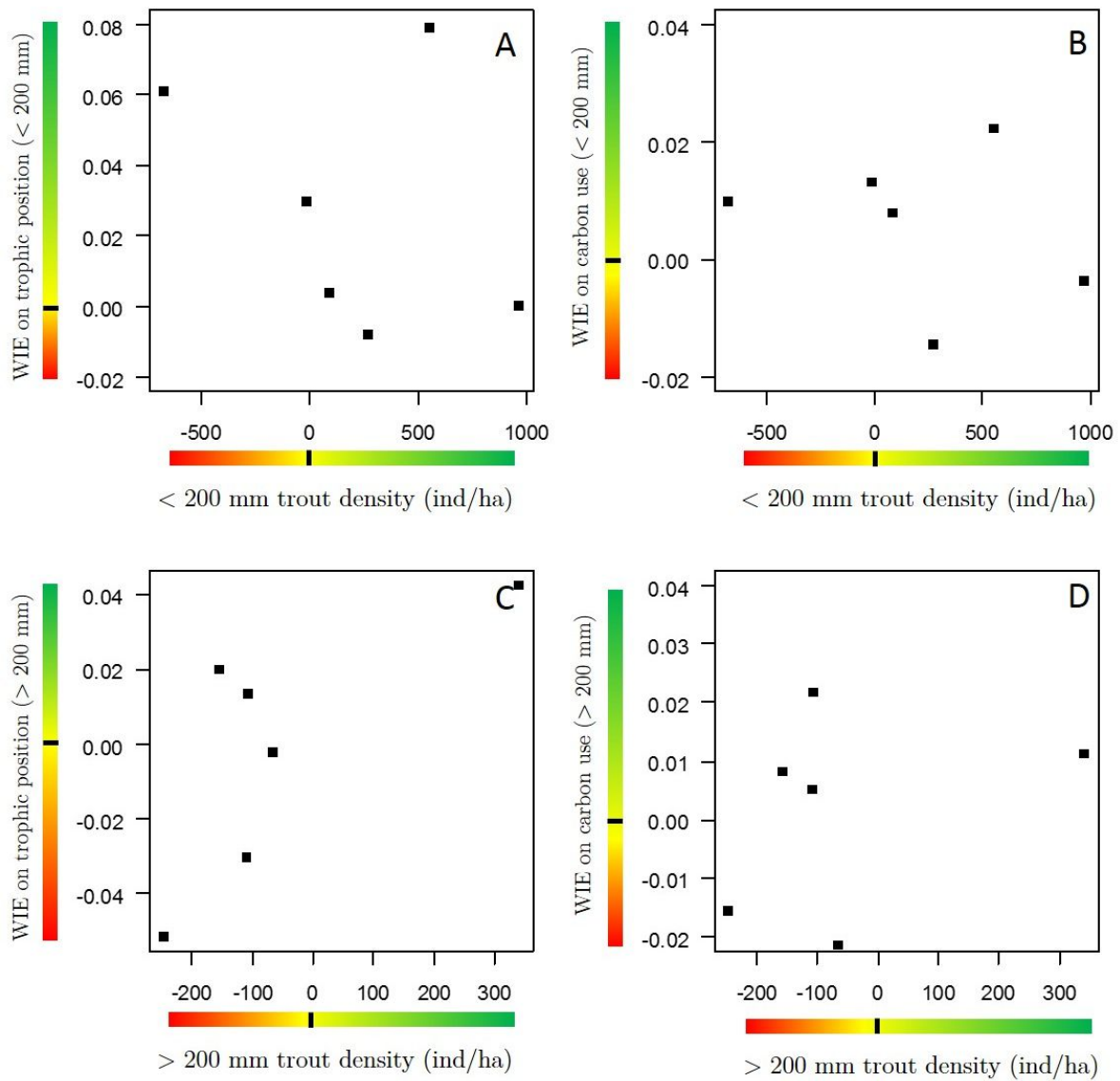


Figure 3-10 – Changes in within-individual trophic positions (A, C) and carbon use (B, D) of < 200 mm trout (A, B) and > 200 mm trout (C, D) in relation with the evolution of competitors' density between June and September. Color gradient in the x-axis shows the evolution of the competitors' density between June and September, 0 (black bar) indicates no change, the red part indicates a decrease of competitors' density and the green part indicates an increase of competitors' density. Each black squares represents the WIE of a marble trout population. Color gradient on y-axis represents the direction and degree of WIE, greener spectrum indicates high positive WIE and redder spectrum indicates negative high degree WIE.

3.2.4. Discussion

3.2.4.1. Generalist individuals in generalist populations

The within-subject centering method is a powerful and simple approach to disentangle within-individual effect from between-individual effect (van de Pol & Wright 2009) that is under appreciated in isotopic ecology (but see Lehmann *et al.* 2015) while usually applied in evolutionary biology (Phillimore *et al.* 2010; Acker *et al.* 2015). This method helps better understand whether intraspecific trophic variation is driven by within-individual ontogenetic process or by heterogeneity between individuals.

Herein, we aimed to assess the evolution of intraspecific diet variation through time by teasing apart within- and between-individual effects at three different temporal scales of aggregation. Our results evidence a substantial temporal effect in relative degrees of BIE and WIE in mature trout. For trophic position, between and within-individual effects are similar for both short-term and medium-term time spans, meaning that ontogenetic trends are observed at both individual and population levels. Within-individual effect is higher than between-individual effect at the 2-year long longitudinal scheme. Therefore, individuals significantly change their diet through ontogenetic process while there are no differences between individuals. Then, relative degrees of BIE and WIE in mature trout on carbon use are dependent of temporal scale considered with similar effects for short-term span and long-term span, but the within-individual effect is higher than between-individual effect for medium-term span.

We observe similar BIE in carbon use for the three timescales considered in this work, independently of the trout size-class. However, for trophic position, similarity of between-individual diet comparisons is dependent on the length of time that had elapsed between two samplings and the size-class of fishes. At the seasonal scale of aggregation, the strength of between individuals heterogeneity is substantially more pronounced for < 200 mm trout compared to other timescales while between individuals diet variation is the lowest for > 200 mm trout. Fish living in the same population often differ in their diet (Iguchi *et al.* 2004; Quevedo, Svanbäck & Eklöv 2009; Svanbäck *et al.* 2015), this heterogeneity between individuals may depend on predation (Eklöv & Svanbäck 2006) or intraspecific competition (Svanbäck & Bolnick 2007). In this study, the main factor driving among-individual variability is body size; despite reducing the effect of ontogenetic process by studying individuals in two size-classes, we observe significant differences between smaller and larger individuals in both size-classes.

Furthermore, we show that within-individual variation in diet may be a function of timescale, the size-class of trout and the niche descriptor. For < 200 mm individuals, within-individual effects on carbon use strongly differ between the medium-term span and the short-term span. During the summer, organisms shifted to diet mostly composed of freshwater invertebrates. Considering trout > 200 mm, we observe a repeatable WIE for carbon use between

long-term and medium-term spans such as repeatable WIE for trophic position for these two temporal scales aggregation. However, within-individual variations in trophic position and carbon use were much stronger, both indicating a shift to fish prey and thus to a more cannibalistic behavior during the summer. These findings indicate that individuals change their diet through time and are generalist consumers. Although these results are consistent for immature trout since they gradually change their diet to more energetic food resources, we expected to find more specialized and then temporally consistent mature individuals (Vander Zanden *et al.* 2013). While ontogenetic process is the main mechanism explaining within-individual shifts at the long-term span study seasonal shift may be driven by biotic interactions with conspecifics and food resources (Araújo *et al.* 2011).

3.2.4.2. Ecological drivers of within-individual variability

In this study, another goal was to understand the effects of variation in ecological drivers that could explain individual changes in diet. We focused on three of the four mains ecological drivers described by (Araújo *et al.* 2011) to better understand the effect of each factors on within-individual variability.

First, although we expected significant effects of evolution of predation risk through the season on within-individual diet specialization, our results do not show any effects of predation risk on within-individual diet variation/specialization in marble trout. Then, we found that ecological opportunities affect only slightly the within-individual trophic variability. Indeed, the decrease in biomass through the season did not affect the magnitude of within-individual variation neither the emergence of YOY in streams. These results are not consistent with the hypothesis that reduced abundance of a prey would lead to individual specialization (Tinker *et al.* 2008). However, despite terrestrial inputs representing substantial trophic subsidies for salmonids (Nakano *et al.* 1999; Kawaguchi *et al.* 2003) and being a driver of individual specialization (Evangelista *et al.* 2014), they were not taken into account in this study. This missing data could fill the gap in the understanding of carbon use variability during the summer. These results suggest that the seasonality of within-individual variation in diet is determined more by temporal variation in prey preferences than prey availability.

As marble trout is a cannibalistic species, we considered trout < 150 mm and < 200 mm as potential prey for bigger ones (> 200 mm). While < 200 mm trout density is not correlated with within-individual variation in larger trout, we show that an increase in < 150 mm trout density caused an increase in > 200 mm trophic position. Our results further suggest that fish prey is an ecological opportunity that contribute to determine within-individual variation in diet for mature trout. Furthermore, these findings indicate that the decrease in potential prey is not a consequence of predation. In that case, the predators' shift to higher trophic position would have

been positively correlated with the decline of potential prey. However, larger trout shift to lower trophic position when the potential prey becomes scarce in systems. This diet item is a high valuable resource for the trade-off it represents between energy content and catchability. This is consistent with previous work on generalist apex predator (*Alligator mississippiensis*), in which individuals living in habitats with abundant easy-capture prey exhibited low individual specialization (Rosenblatt *et al.* 2015).

Finally, while intraspecific competition has been reported as a strong driver of within-individual specialization in mammals (Tinker *et al.* 2008; Yeakel *et al.* 2009; Tim Tinker *et al.* 2012), we showed that intraspecific competition is not a cause of within-individual variability in marble trout populations.

Supporting Information

**Disentangling among from within individual effects in intraspecific diet variation:
insights from longitudinal sampling in cannibalistic populations at different
temporal scales**

Camille Musseau, Simone Vincenzi, Dušan Jesenšek, Stéphanie Boulêtreau, Frédéric Santoul
and Alain J. Crivelli

Appendix 1: Model selection results

Appendix 1- Model Selection Results

We only present up to the 5 best models in each case. Selected models are presented in bold type.

Short-term, < 200 mm, TP:

Model	AIC _c	ΔAIC _c
-	-	-
$\beta_W \cdot \gamma + \beta_B$	124.74	0
$\beta_W \cdot \gamma + \beta_B \cdot \gamma$	-65.69	59.05
$\beta_W + \beta_B + \gamma$	-18.64	106.10
$\beta_W + \beta_B \cdot \gamma$	36.73	161.47
$\beta_W + \beta_B$	76.96	201.7

Short-term, > 200 mm, TP:

Model	AIC _c	ΔAIC _c
$\beta_W \cdot \gamma + \beta_B$	-12.14	0
$\beta_W \cdot \gamma + \beta_B \cdot \gamma$	47.66	59.80
$\beta_W + \beta_B + \gamma$	87.65	99.79
$\beta_W + \beta_B \cdot \gamma$	145.68	157.82
$\beta_W + \beta_B$	159.50	171.64

Short-term, < 200 mm, carbon use:

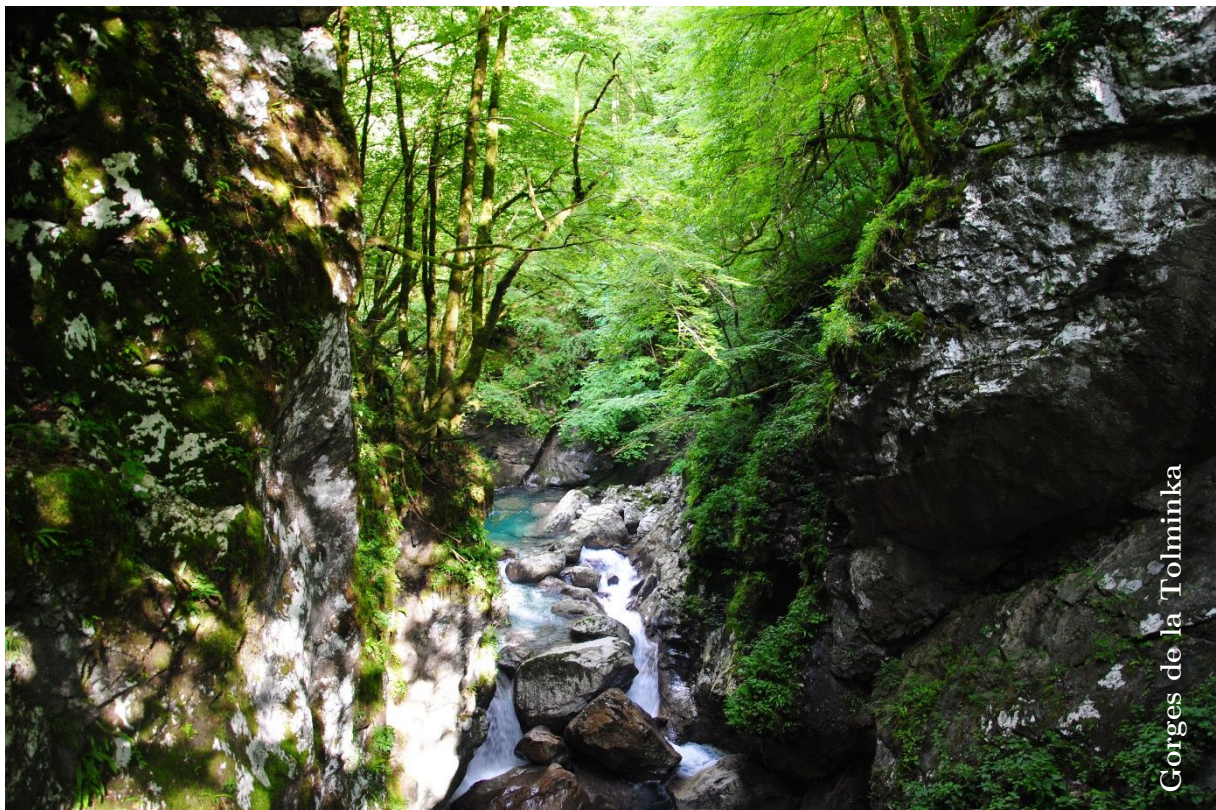
Model	AIC _c	ΔAIC _c
	-	
$\beta_W \cdot \gamma + \beta_B$	281.20	0
$\beta_W \cdot \gamma + \beta_B \cdot \gamma$	-224.47	56.73
$\beta_W + \beta_B + \gamma$	-203.74	77.46
$\beta_W + \beta_B$	-167.10	114.10
$\beta_W + \beta_B \cdot \gamma$	-146.91	134.29

Short-term, > 200 mm, carbon use

Model	AIC _c	ΔAIC _c
	-	
$\beta_W \cdot \gamma + \beta_B$	348.93	0
$\beta_W \cdot \gamma + \beta_B \cdot \gamma$	-298.26	50.67
$\beta_W + \beta_B + \gamma$	-257.77	91.16
$\beta_W + \beta_B$	-242.36	106.57
$\beta_W + \beta_B \cdot \gamma$	-200.67	148.26

Chapitre 4

Cannibalisme: causes et conséquences



4.1. Résumé de l'article

4.1.1. Contexte et objectifs

Les résultats des chapitres 2 et 3 confirment les observations d'actes de cannibalisme dans les populations de truites marbrées. Le cannibalisme est une interaction trophique répandue dans le monde animal qui peut avoir des conséquences importantes sur la dynamique des populations. Malgré le nombre important de travaux sur le cannibalisme chez les poissons, très peu d'études en font état chez les Salmonidés de rivière.

Les objectifs de ce chapitre sont (i) d'estimer les taux de cannibalisme respectifs dans chaque populations, (ii) de déterminer les principales causes du cannibalisme chez cette espèce et (iii) d'estimer les nombres de proies consommées par les truites marbrées cannibales.

4.1.2. Démarche analytique

Le régime alimentaire de chacune des 1523 truites échantillonnées a été simulé à partir des signatures isotopiques individuelles et des signatures isotopiques des proies potentielles. Nous avons pu estimer la contribution des invertébrés terrestres et aquatiques et la part du cannibalisme dans le régime alimentaire des truites en utilisant un modèle de mélange basé sur une inférence Bayésienne (500 000 itérations par individu).

Par la suite, nous avons estimé les poids relatifs de différents facteurs biotiques (densités des différentes classes de taille, ouverture de la canopée, biomasse d'invertébrés aquatiques) et abiotiques (saisonnalité, température, surface des mouilles) dans la détermination du taux de cannibalisme pour quatre classes de tailles (100 - 169 mm, 170 - 199 mm, 200 - 250 mm et > 250 mm) à l'aide de modèles linéaires généralisés.

Enfin, nous avons utilisé un modèle bioénergétique dans le but d'estimer le nombre de proies consommées dans chacune des populations à partir des résultats isotopiques. Pour cela, nous avons travaillé avec quatre scénarios dans lesquels les cannibales consommaient uniquement des proies appartenant à une classe de taille particulière correspondant à des proies inférieures à 75 mm pour le scénario 1, à des proies entre 75 et 99 mm pour le scénario 2, à des proies entre 100 et 170 mm pour le scénario 3 et à des proies supérieures à 170 mm pour le scénario 4.

4.1.3. Principaux résultats

La contribution du cannibalisme dans le régime alimentaire des individus varie entre 0 et 68 %, la plus petite truite cannibale mesure 70 mm (4 %) et la plus grosse 422 mm (43 %). À l'échelle populationnelle, le cannibalisme varie entre 7 % (Studenc, juin 2011) et 32 % (Huda Grapa, juin 2012) dans les populations de truites marbrées.

L'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur le taux de cannibalisme diffère entre les classes de taille. Le cannibalisme chez les 100 – 169 mm est principalement expliqué par la température et la densité de proies. L'ouverture de la canopée est un des principaux facteurs favorisant le cannibalisme chez les organismes de trois classes de taille : 170 – 199 mm, 200 – 250 mm et > 250 mm. De plus, le fort effet du facteur *population* sur le taux de cannibalisme suggère que des facteurs environnementaux intrinsèques à chaque cours d'eau et non quantifiés dans cette étude, tels que le débit ou la variabilité de la température favorisent ou défavorisent le cannibalisme. Il est également nécessaire d'explorer la part du déterminisme génétique du cannibalisme dans les différentes populations.

Les résultats obtenus avec les modèles bioénergétiques suggèrent que les scénarios 1 et 2 sont peu probables compte tenu de la faible disponibilité des proies dans les classes de taille considérées. En revanche, les résultats des scénarios 3 et 4 sont plus plausibles et en accord avec les dynamiques de populations. Il est nécessaire d'affiner ces résultats en prenant en compte la structure en taille des parties cannibales de chaque population.

Les résultats de cette étude sont résumés dans le manuscrit suivant :

«Drivers and consequences of cannibalism in size-structured populations of a generalist predator»

Il est important de noter que les résultats présentés dans ce chapitre seront complétés par une analyse concernant les conséquences du cannibalisme sur la survie des organismes dans les différentes populations avant d'être soumis à un journal scientifique.

4.2. Drivers and consequences of cannibalism in size-structured populations of a generalist predator

Camille Musseau, Paul Acker, Simone Vincenzi, Dušan Jesenšek, Stéphanie Boulêtreau, Frédéric Santoul
and Alain J Crivelli

Abstract

Cannibalism is a trophic interaction with high ecological and evolutionary implications for populations and species. While cannibalism is ubiquitous in animal species, we still largely do not know the effects of environmental and biotic factors – as well as their interaction - in driving cannibalism in natural populations. In this study, we aimed to assess cannibalism rate in salmonid wild populations (marble trout) using stable isotope analysis. Our results show that cannibalism in marble trout is common, with cannibalism rate at the population level ranging from 7 to 32 % of assimilated biomass of the diet and up to 60 % for largest individuals. Cannibalism was driven by fish prey density. Also, activity of drift-feeding fish prey appears to be a strong driver of cannibalism. The results from the different scenarios we tested using bioenergetics models, highlight that cannibal fish probably eat individuals that are older than juveniles.

Key words: stable isotope, salmonid, bioenergetics, density of prey, mortality

4.2.1. Introduction

Cannibalism - the process of both killing and eating an individual of the same species - is widespread within the animal kingdom and has already been reported in a large number of taxa (Fox 1975; Polis 1981; Smith & Reay 1991). It is obvious now that cannibalism is a major factor driving the dynamics of populations, affecting interactions between species and entire natural communities and having broad ecological implications (Claessen *et al.* 2004; Miller & Rudolf 2011; Rudolf 2012).

Cannibalism involves costs both at individual and population levels. This intraspecific predation may decline substantially number of organisms in populations and can even lead chaotic population dynamics (Claessen *et al.* 2004). However, cannibalism is ubiquitous in animal species and is favored by social or ecological factors (Culot *et al.* 2011; Parsons, Zhong & Rudolf 2013; Schultner *et al.* 2014). Food scarcity is one of the main causes of cannibalistic behaviors in wild populations (Fox 1975). When a resource disappears from a system, individuals have to find alternative subsidies to respond to their physiological and energetic requirements. Theoretical studies showed that cannibalism may enable populations to persist through the “life boat mechanism” (van den Bosch *et al.* 1988). Since cannibalism provides more valuable resource than other subsidies (Schausberger & Croft 2000; Simpson *et al.* 2006), it can occur in opportunistic individuals even if alternative subsidies are present. Cannibalism relies on potential prey density and availability, and other characteristics of the environment, e.g. temperature.

Like other trophic interactions, cannibalism is size-dependent (Claessen *et al.* 2004). Cannibals are usually larger than their prey and this is particularly true for gape-limited animals such as fishes. Among fishes, intraspecific predation is a result of ontogenetic process; fish shift from zooplankton or invertebrates to piscivory (Juanes 2003). Cannibalism occurs in at least 36 of 410 families of teleost fish and it is often reported in Salmonids (Smith & Reay 1991). Most studies focused on cannibalistic interactions in polymorph lake salmonid species (Berg *et al.* 2010; Florø-Larsen *et al.* 2014); on the other hand, cannibalism is much less common in stream-dwelling salmonid. Only few studies on brown trout reported acts of predation from large individuals upon eggs or much smaller conspecifics like juveniles or 0⁺ (Vik *et al.* 2001; Aymes *et al.* 2010) and the relative parts of abiotic features (temperature, seasonality) and biotic factors (density of prey, competitors or predators) in explaining cannibalism extent are still unclear. Thus, it appears crucial to study cannibalism in wild species living in pristine environments to understand the factors that drive cannibalism and associated consequences on natural populations.

In this study, we investigated cannibalism in marble trout population (*Salmo marmoratus*). Marble trout is a stream-dwelling salmonid living in pristine upper parts of So a river basin in Eastern Europe (Slovenia). The occurrence of intraspecific predation in marble

trout was confirmed by direct observation of cannibalism from large individuals (such as larger fish ingesting smaller fish) during electrofishing sampling (Vincenzi et al. 2008, Musseau et al. *In press*) and also in confined environment (fish farm tanks) at early life stages (Jesensek, pers. obs.) (Figure 4-1). However, its importance, its benefits and its consequences have never been studied before. The goals of this study were: 1- to assess the contribution of cannibalism to marble trout diet using stable isotope analysis in several populations; 2- to determine the main drivers of cannibalism rate in individuals' diets, 3- to estimate through bioenergetics approach the number of prey eaten by the cannibal parts of populations.



Figure 4-1 - Cannibalism acts in marble trout observed during field samplings. The trout on the right was sampled in Huda Grapa. This 9 year-old individual measured 333 mm and the prey total length was estimated to be between 180 and 200 mm.

4.2.2. Material and Methods

4.2.2.1. Biological model and field study

Marble trout is a resident freshwater salmonid species living in streams with summer temperature below 14°C and winter temperature ranging from 0 to 5°C. Only seven remnant pure populations persist today in the Soča and Idrija river basins, both belonging to the Adriatic basin of Slovenia (Fumagalli *et al.* 2002). Sexual maturation of marble trout is size-dependent; spawning occurs when females are at least 200 mm long while males can be sexually mature at smaller sizes but gonadosomatic index is size-independent (Appendix 1). In marble trout, spawning typically occurs in November-December; eggs hatch in March and emerge in June (Vincenzi *et al.* 2007). An on-going conservation program for marble trout was started in 1993 (Crivelli *et al.* 2000) and these populations have been subjects of a long-term mark-recapture study of individuals for population dynamics studies (Vincenzi *et al.* 2010b, 2012, 2014).

The seven remnant populations were sampled in June 2011 (3 populations), June 2012 (4 populations), June 2013 (6 populations) and September 2013 (7 populations). We electrofished every stream using a gasoline-powered, portable backpack electrofishing unit. Streams were sampled twice to produce a multiple-pass removal estimate of trout abundance. Each fish was anaesthetized with phenoxy-ethanol and its length (mm) and weight (g) were recorded *in situ*. Fish pectoral fin samples were taken from fish and put in individual tube for isotopic analyses. Benthic invertebrates were sampled using a surber sampler for biomass quantification. Benthic invertebrates of different trophic group (decomposers, grazers, predators) were collected for isotopic analyses. Terrestrial invertebrates were collected by hand and nets along the riverbanks.

Pool surface (habitat characteristics) and canopy openness (two classes: openness and no openness) were acquired from surveyor field and mean seasonal daily water temperature was recorded continuously by ONSET material for each stream.

4.2.2.2. Stable isotope analysis

Stable isotopes of carbon and nitrogen are powerful tools for investigating the flow of energy material through biological systems such as food webs (Fry 2006; Layman *et al.* 2012). Carbon isotopes ratio is commonly used to determine the primary production source for the energy flow in an ecosystem while nitrogen isotopes ratio indicate the trophic level position of organisms (McCutchan *et al.* 2003; Vanderklift & Ponsard 2003).

Fin and invertebrate samples were oven-dried for 48h at 60°C and ground into a fine homogenous powder using a mill (Spex Certiprep 6750 Freezer/Mill). Stable isotope ratios of carbon and nitrogen were analyzed in a Carlo Erba NC2500 elemental analyzer coupled to a

Thermo Finnigan MAT Delta XP isotope ratio mass spectrometer. Stable isotope ratios are expressed in per mille (‰) delta values ($\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$) referred to the international standards for carbon (PeeDee Belemnite) and nitrogen (atmospheric nitrogen): $\delta^{15}\text{N}$ or $\delta^{13}\text{C}$ (‰) = $[(R_{\text{sam}} - R_{\text{std}})/R_{\text{std}}] \times 1000$. Data were corrected using working standards (fish tissue, mink tissue and methionine SD < 0.2‰ for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) that were previously calibrated according to International Atomic Energy Agency (IAEA) standards. All stable isotope analyses were performed at the Cornell Isotope Laboratory, Cornell University, USA.

4.2.2.3. Mixing model

In order to estimate proportion of each food resource to the diet of each individual, we ran mixing models for stable isotopic data (package SIAR, R). This method uses Bayesian inference to estimate diet proportion from set of isotopic data of set of possible food sources and set of consumer. As marble trout are gape-size limited predators, pool of potential prey available change among fish depending on their size. Therefore, we ran a mixing model for each individual (500,000 iterations) with three categories of prey: ‘freshwater invertebrates’ composed by different macroinvertebrates taxa including grazers (*Baetis sp.*, *Ecdyonurus sp.*, *Electrogena sp.*, *Limnius sp.*) and predators (*Perla sp.*, *Isoperla sp.*, *Rhyacophila sp.*) ($n = 4-10$), ‘terrestrial invertebrates’ including phytophagous (Coleoptera or Acrididae) and predators (Formicidae and Araneae) ($n = 3-10$) and ‘fish’. The group ‘fish’ was calculated for each consumer according to the gape-size. Since salmonids are reported to prey upon fish that represent 50 % of the predator body length (Finstad, Jansen & Langeland 2001) and since marble trout (called the “big head trout”) can prey upon fish representing 80 % of the predator body length (see Appendix 2), we averaged both thresholds. In following analysis, we used the median of the iterations for each individual.

Mixing models are known to be sensitive to enrichment factors, thus the choice of enrichment factors is critical a source of uncertainty in the mixing model. We used commonly reported factors, i.e. $3.4\text{‰} \pm 1.0$ for $\delta^{15}\text{N}$ and $1.0\text{‰} \pm 1.0$ for $\delta^{13}\text{C}$, since no specific value for marble trout exist (Post 2002b).

4.2.2.4. Food item contributions and cannibalism rate variation

First, we tested the effect of ontogeny (using body length as proxy of development/life stage), the effect of population and their interaction on the proportion of each prey categories into individual’ diets using generalized linear models (GLM, quasibinomial distribution). The contribution of model terms and their significance were checked by calculating the change in deviance from a null model (i.e. intercept only) and comparing them to the χ^2 distribution for the GLM.

Then, we compared cannibalism rates among populations with non-parametric tests (Kruskal Wallis) for each sampling session followed KruskalMC *post hoc* tests (library *pgirmess*).

We conducted a quasi-binomial GLM to test the effects of distinct biotic and abiotic variables on cannibalism rate from total biomass assimilated in different size-classes of marble trout. We considered four size-classes (100 - 169 mm, 170 - 199 mm, 200 - 250 mm, > 250 mm, to be conformed to Mortensen 1985 for bioenergetics models below). As abiotic predictors of cannibalism rate, we focused on mean daily seasonal temperature, habitat (pool surface), seasonality and year. For biotic factors, we used canopy openness (as a proxy of terrestrial inputs, Evangelista et al. 2014), benthic invertebrates biomass and densities of trout in six different size-classes (< 75 mm, 75 – 99 mm, 100 – 169 mm, 170 – 199 mm, 200 – 250 mm and > 250 mm) as proxy of prey density, density of competitors or predators density for consumers.

4.2.2.5. Bioenergetics

We estimated the number of fish eaten in each population between each June 2013 and September 2013 using isotope data. We used equations and parameters from previous work on brown trout (Elliott and Hurley 2000). First, we calculated the gain of body mass for each individual recaptured between the two sessions (W). Then, we calculated the energy intake corresponding to this gain of weight by using this formula:

$$C_{IN} = C_G / K_G \times 100$$

Where C_{IN} is the energy intake (cal), C_G is the energy content of a trout (cal) and K_G is the coefficient of gross efficiency of energy conversion. K_G has been estimated by Elliott and Hurley (2000) on brown trout fed with fish prey. Since the gross efficiency is temperature-dependent, Elliott and Hurley (2000) estimated K_G for a range of temperatures corresponding to water temperature in streams in which marble trout live. Thus, we calculated C_{IN} with K_G for 10°C and 13°C, corresponding to the range of temperature in streams in which marble trout live between June and September ($K_{G10^\circ C} = 41.7\%$ and $K_{G13^\circ C} = 38.7\%$). We calculated C_G by converting W (g) of each trout into energy equivalent $E_{CONSUMER}$ (cal · g⁻¹).

$$C_G = W \times E_{CONSUMER}$$

Since water content in trout does not increase linearly with the length of the fish, E differs among size-classes. We used energy equivalents determined for different size-classes of brown trout (Mortensen, 1985) (Appendix 4, Table S.4.1). Then, since we wanted to know the quantity of energy coming from cannibalism (C_{IN-CAN}), we used the estimate from SIAR for each fish ($\beta_{CANNIBALISM}$):

$$C_{IN-CAN} = C_{IN} \times \beta_{CANNIBALISM}$$

We converted the energy intake from cannibalism into total weight of prey ingested ($W_{\text{TOTAL-PREY}}$) by each consumer:

$$W_{\text{TOTAL-PREY}} = C_{\text{IN-CAN}} / E_{\text{PREY}}$$

Where E_{PREY} is the energy equivalent of ingested prey. Then we converted the weight of prey ingested into number of prey eaten (N_{PREY}) as follow:

$$N_{\text{PREY}} = W_{\text{TOTAL-PREY}} / W_{\text{SINGLE-PREY}}$$

Where $W_{\text{SINGLE-PREY}}$ is the weight of a prey individual, it varies in function of the size class to which the prey belongs (Appendix 3, Table S3.2). Then, we summed the number of prey eaten by each individual to get a global number at the population level and converted this estimate to $\text{ind} \cdot \text{ha}^{-1}$ using total stream surface for the estimation of density. The estimation of fish eaten through cannibalism for each individual was possible only for individuals with a known W (that is, fish that were captured and re-captured). We then extrapolated for the entire population, for this reason, we used the cannibalism rate of the population and not of the individual (it would have had overestimated cannibalism in the population since the recaptured individuals are often large).

We tested 4 scenarios:

Scenario 1 – Cannibals only fed upon <75 mm trout

Scenario 2 – Cannibals only fed upon 75 - 99 mm trout

Scenario 3 – Cannibals only fed upon 100 - 169 mm trout

Scenario 4 – Cannibals only fed upon > 170 mm trout

Since the entire population of Huda Grapa was sampled, we knew the number trout in each size class through time and we used it to assess the accuracy of bioenergetics models (see Appendix 3).

4.2.3. Results

4.2.3.1. Diet estimation

We sampled 1523 marble trout for stable isotope analysis between June 2011 and September 2013. Freshwater invertebrates contribution in marble trout diet ranged from 7.9 % (TL = 318 mm) to 87.3 % (TL = 69 mm) and varied among populations (GLM, 12.1 % of the deviance, $df = 6$, $P < 0.001$), was size-dependent (GLM, 38.2 % of the deviance, $df = 1$, $P < 0.001$, Figure 4-2.A) and the relationship between freshwater invertebrates contribution and consumer body length changes between populations (GLM, 2.4 % of the deviance, $df = 6$, $P < 0.001$, Figure S4.1).

Terrestrial invertebrates contribution ranged from 6.6 % (TL = 307 mm) to 62.4 % (TL = 75 mm). The contribution was slightly size-dependent (GLM, 0.24 % of the deviance, $df = 1 < 0.05$, Figure 4-2.B), varied among populations (GLM, 8.0 % of the deviance, $df = 6$, $P < 0.001$) and the interaction between these two variables was significant (GLM, 15.3 % of the deviance, $df = 6$, $P < 0.001$, Figure S4.2).

The contribution of cannibalism ranged from 0 % to 67.9 % (TL = 420 mm). The smallest cannibal was 70 mm TL (4.0 %) and the largest one was 422 mm TL (45.3 %). Cannibalism was size-dependent (GLM, 28.5 % of the deviance, $df = 1$, $P < 0.001$, Figure 4-2.C), rates depended in populations (GLM, 10.8 % of the deviance, $df = 6$, $P < 0.001$) such as the relationship between cannibalism rate and body length of a consumer was dependent of populations (GLM, 4.6 % of the deviance, $df = 6$, $P < 0.001$, Figure S4.3).

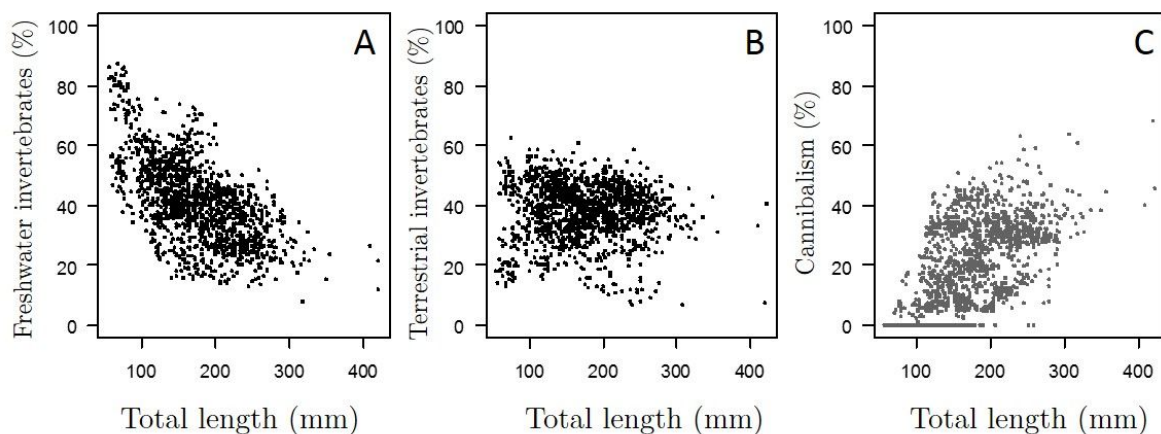


Figure 4-2 – Contribution of freshwater invertebrates (A), terrestrial invertebrates (B) and cannibalism (C) to the diets of 1523 marble trout through ontogeny.

4.2.3.2. Cannibalism rate variation among populations

Globally, cannibalism rate in marble trout populations ranged from 6.6 % (Studenc, June 2011) to 32.1 % (Huda Grapa, June 2012).

We found that cannibalism rate significantly differed among populations in June 2011 (Kruskal Wallis Test, $\chi = 14.9$, $df = 2$, $P < 0.001$). Cannibalism rate was higher in Upper Idrijca than in Studenc (KruskalMC, $P < 0.05$, Table 4.1) and higher in Huda Grapa compared to Studenc (KruskalMC, $P < 0.05$, Table 4.1). Cannibalism rates were similar in Huda Grapa and Idrijca (KruskalMC, $P > 0.05$, Table 4.1).

In June 2012, cannibalism rates were different between populations (Kruskal Wallis Test, $\chi = 139.2$, $df = 3$, $P < 0.001$). Cannibalism rates were similar between Studenc and Upper Idrijca (KruskalMC, $P > 0.05$) but all other comparisons were significantly different among populations (KruskalMC, $P < 0.05$, Table 4.1).

We found significant differences in cannibalism rates among populations in June 2013 (Kruskal Wallis Test, $\chi = 81.2$, $df = 5$, $P < 0.001$). They were similar between Huda Grapa and Upper Idrijca, Huda Grapa and Svenica, Upper Idrijca and Svenica, Lipovšek and Studenc, Lipovšek and Trebušica and Studenc and Trebušica (KruskalMC, $P > 0.05$, Table 4.1). Cannibalism rates were significantly different in other comparisons among populations (KruskalMC, $P < 0.05$, Table 1).

Cannibalism rates were also different among populations in September 2013 (Kruskal Wallis Test, $\chi = 113.7$, $df = 6$, $P < 0.001$). Rates were similar between Huda Grapa and Upper Idrijca, Upper Idrijca and Studenc, Upper Idrijca and Trebušica, Lipovšek and Studenc, Lipovšek and Trebušica, Studenc and Trebušica and Svenica and Zadlašica (KruskalMC, $P > 0.05$, Table 4.1). Differences were significant among other populations (KruskalMC, $P < 0.05$, Table 4.1).

Table 4.1 – Cannibalism rate estimations in different marble trout populations for different sampling sessions with number of fishes used for the cannibalism rate estimation.

Sampling	Population	Cannibalism rate (%)	N. fishes sampled
June 2011	Huda Grapa	20.6 ± 19.6	72
	Studenc	6.6 ± 6.5	31
	Upper Idrijca	16.5 ± 11.1	38
June 2012	Huda Grapa	32.0 ± 14.4	97
	Studenc	13.3 ± 13.3	42
	Upper Idrijca	12.6 ± 12.5	77
	Lipovš ek	10.2 ± 10.2	142
June 2013	Huda Grapa	17.8 ± 10.6	91
	Studenc	12.8 ± 11.7	63
	Upper Idrijca	23.4 ± 12.2	77
	Lipovš ek	9.0 ± 4.7	80
	Svenica	19.9 ± 15.3	55
	Trebuš ica	11.3 ± 5.9	80
September 2013	Huda Grapa	19.8 ± 11.3	90
	Studenc	23.7 ± 13.5	67
	Upper Idrijca	22.7 ± 12.1	100
	Lipovš ek	27.5 ± 10.4	109
	Svenica	31.3 ± 16.7	81
	Trebuš ica	25.4 ± 12.3	84
	Zadlaš ica	29.2 ± 13.8	46

4.2.3.3. Drivers of cannibalism

Since biomass of freshwater invertebrates was not available for populations sampled in June 2011 (Huda Grapa, Upper Idrijca and Studenc) and temperature data were missing for Zadlaš ica in September 2013, we removed Huda Grapa, Upper Idrijca and Studenc 2011 and Zadlaš ica 2013 from the following analysis.

Models explained between 72 % and 88 % of cannibalism rate in different marble trout size classes. We were able to assess the contribution of each biotic and abiotic variable, their statistical significance, and to estimate the relationship of each parameter with cannibalism rate. However, the zero-inflated distribution of cannibalism rate in 100 – 169 mm trout did not allow the estimation of parameter relationships with cannibalism rate (Figure 4-3).

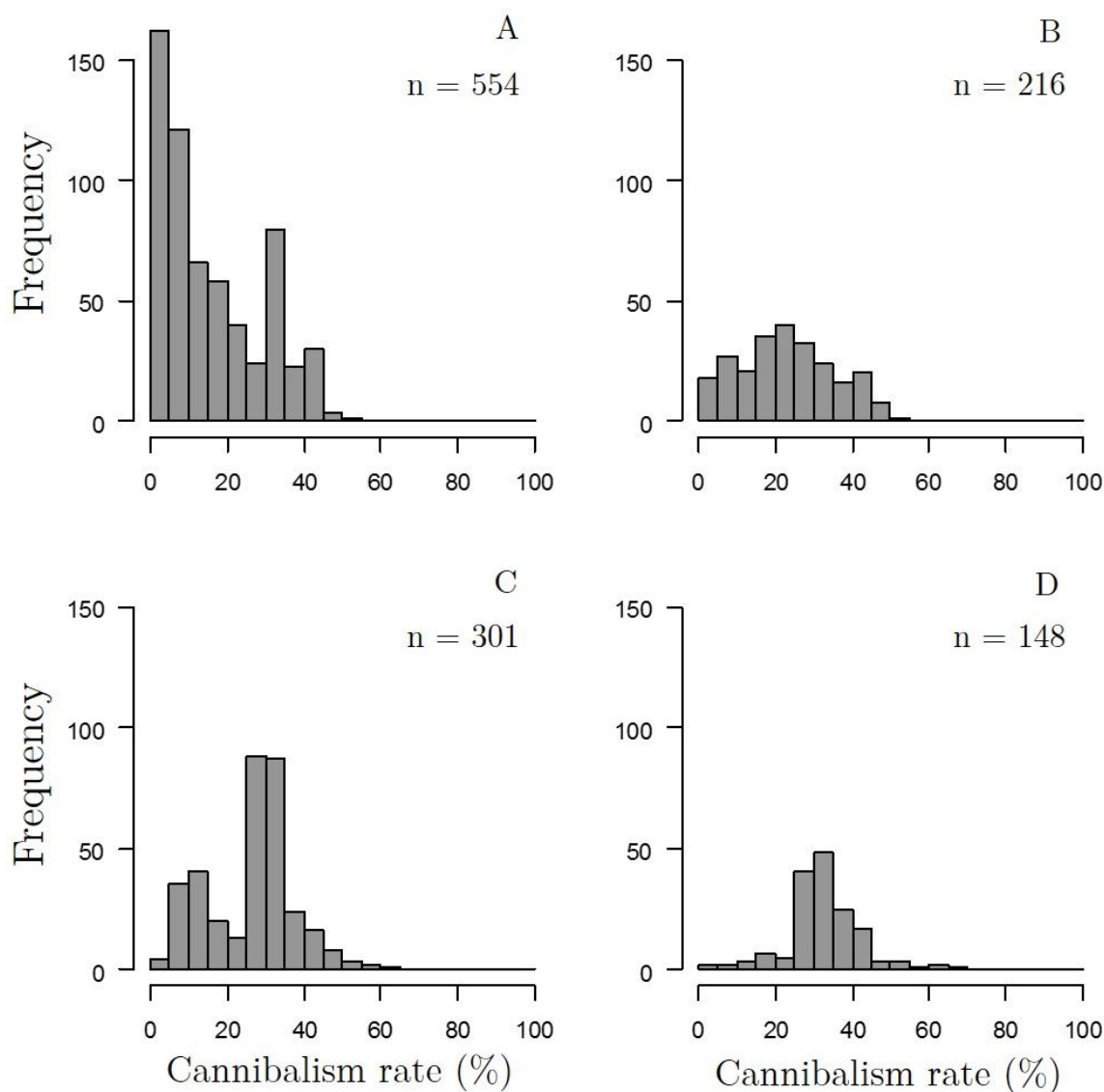


Figure 4-3 – Histograms illustrating differences in cannibalism rates between the four size classes: 100 – 169 mm (A), 170 – 199 mm (B), 200 – 249 mm and > 250 mm (D).

Overall, we observed a strong Population effect both for 100 - 170 mm, 170 - 200 mm, 200 - 250 mm and > 250 mm with 12.3 %, 23.3 %, 16.5% and 25.8% of explained deviance, respectively (Table 4.2).

Temperature emerged as the strongest single abiotic predictor of cannibalism rate for two size classes by explaining 9.2 % and 11.9 % of the deviance for 100 - 169 mm and 170 - 200 mm trout, respectively. These scores were smaller for 200 – 250 mm and > 250 mm trout with 1.3 % and 0.7 % of the deviance explained. Effect of temperature was significantly negative on cannibalism rate for 170 - 199 mm, 200 - 250 mm and > 250 mm (Table S5). Habitat (pool surface) explained between 0.2 % and 8.4 % of the deviance in cannibalism rate (Table 4.2) and the negative

regression coefficients highlight a negative effect of this variable on cannibalism rates of each size class (Table S5). Seasonality slightly affected cannibalism rates (0 % to 3.2 %, Table 2) and higher rates were reported in September (Table S5).

Aquatic invertebrate biomass yields to significant but low fits with cannibalism rate for 100 – 169 mm, 170 - 200 mm, 200 - 250 mm and > 250 mm trout with 2.1 %, 2.7 %, 3.7 % and 1.7 %, respectively (Table 4.2). Biomass of freshwater invertebrates, when significant, was slightly negatively related to cannibalism rate (Table S5). Canopy openness was a significant driver for deviation of cannibalism rate in all size-classes and ranged from 4.7 % to 20.7 % (Table 2). Opened canopy led to a decrease in cannibalism rates (Table S5).

Then, fish prey density (i.e. < 75 mm and 75-99 mm trout) explained significantly 21.3 % and 4.5 % of the deviance (Table 4.2), competitor density (i.e. 100 - 169 mm trout) explained 5.8 % of the deviance and densities of potential predators (200 - 250 mm and > 250 mm trout) explained 2.0 % and 1.4 % of the deviance, respectively. Cannibalism rate of fish ranging from 170 to 199 mm was positively influenced by density of < 75 mm and 75 - 99 mm trout explaining 11.4 % and 8.2 % of the deviance. Density of competitors, ranging between 170 and 200 mm was associated to 4.9 % of the deviance of cannibalism rate (Table 4.2) and led to a decrease (Table S5). Potential predator density led to an increase of cannibalism rate in 170-199 mm trout and explained 0.9 % of the deviance. For 200 - 250 mm trout cannibalism rate, the deviance explained by prey density was mostly associated to the density of 100 - 169 mm (11.0 %). Density of 170 - 199 mm, explaining 12.9 % of the deviance, had a negative effect on cannibalism rate (Table S.3). The same-size competitors (200 - 250 mm) density and density of larger fish (> 250 mm) were associated to 2.5% and 9.9 % of the deviance of cannibalism rate with negative effect. Finally, cannibalism rate of largest trout (> 250 mm) was mostly explained by 100 - 170 mm and 170 - 200 mm with 14.7 % and 6.1 % of the deviance, respectively.

Table 4.2 – GLM results on the deviance of cannibalism rates explained by biotic and abiotic drivers in the four size-classes of marble trout. Res. Dev. is the residual deviance, Dev. (%) is the percentage of deviance explained by each driver. Significant results (< 0.05) are depicted in bold and the three main drivers for each size class are indexed with numbers (¹, ² and ³).

	100 – 170 mm			170 – 200 mm			200 – 250 mm			>250 mm		
Drivers	Res. Dev.	Dev. (%)	P - value	Res. Dev.	Dev. (%)	P - value	Res. Dev.	Dev. (%)	P - value	Res. Dev.	Dev. (%)	P - value
D. < 75 mm	70.64	¹ 21.3	<0.001	16.17	11.4	<0.001	18.98	4.3	<0.001	6.54	1.2	<0.01
D. 75 – 99 mm	66.58	4.5	<0.001	14.67	8.2	<0.001	18.01	4.9	<0.001	6.40	2.1	<0.001
D. 100 – 169 mm	61.41	5.8	<0.001	14.61	0.3	<0.05	15.82	11.0	<0.001	5.43	³ 14.7	<0.001
D. 170 – 199 mm	61.40	0.0	0.59	13.72	4.9	<0.001	13.27	³ 12.9	<0.001	5.03	6.1	<0.001
D. 200 – 250 mm	59.59	2.0	<0.001	12.34	7.6	0.82	12.77	2.5	<0.001	4.94	1.2	<0.001
D. > 250 mm	58.30	1.4	<0.001	12.18	0.9	<0.001	10.81	9.9	<0.001	4.80	2.2	<0.001
Canopy	54.06	4.7	<0.001	9.75	² 13.3	<0.001	6.71	¹ 20.7	<0.001	3.54	² 18.9	<0.001
Biomass	52.15	2.1	<0.001	9.26	2.7	<0.001	5.98	3.7	<0.001	3.43	1.7	<0.001
Temperature	43.94	³ 9.2	<0.001	7.09	³ 11.9	<0.001	5.73	1.3	<0.001	3.39	0.7	<0.05
Habitat	36.42	8.4	<0.001	7.03	0.3	<0.01	5.69	0.2	<0.05	3.16	3.5	<0.001
Year	36.29	0.1	0.06	6.96	0.4	<0.01	5.66	0.1	0.05	3.14	0.2	0.21
Population	25.25	² 12.3	<0.001	2.71	¹ 23.3	<0.001	2.39	² 16.5	<0.001	1.43	¹ 25.8	<0.001
Season	25.25	0.0	0.99	2.13	3.2	<0.001	2.34	0.2	<0.01	1.40	0.5	0.05
R	0.72			0.88			0.88			0.79		
Null Deviance	89.72			18.25			19.84			6.62		
Residual Deviance	25.25			2.13			2.33			1.39		
Number of fish	554			216			301			148		

4.2.3.4. Bioenergetics and number of prey eaten

Results from bioenergetics models Huda Grapa at four time scales showed that numbers of prey eaten through cannibalism were plausible (Appendix 6). Numbers of prey eaten in scenarios 3 and 4 seemed to be closer to the reality of cannibalism in this population.

Estimated number of prey consumed varied substantially among populations (Figure 4-4). For the scenario 1, the number of prey ranged from 472 - 508 ind · ha ($K_{G10^{\circ}C}$ - $K_{G13^{\circ}C}$, respectively) in Studenc to 3, 593 - 3, 871 ind · ha in Lipovš ek (Figure 4-4). For the scenario 2, the number of prey eaten in populations varied from 286 - 308 ind · ha in Studenc to 2, 084 - 2, 243 ind · ha in Lipovš ek (Figure 4-4). These numbers were largely higher than densities of < 75 mm and 75 - 99 mm, both in June and September (Figure 4-4) while numbers estimated from scenario 3 and 4 appeared more accurate compared to densities in both June and September. In the scenario 3, number of tout killed through cannibalism ranged from 52 - 56 ind · ha in Studenc to 299 - 324 ind · ha in Lipovš ek and 7 - 8 ind · ha in Studenc to 75 - 81 ind · ha in Lipovš ek in the scenario 4 (Figure 4-4).

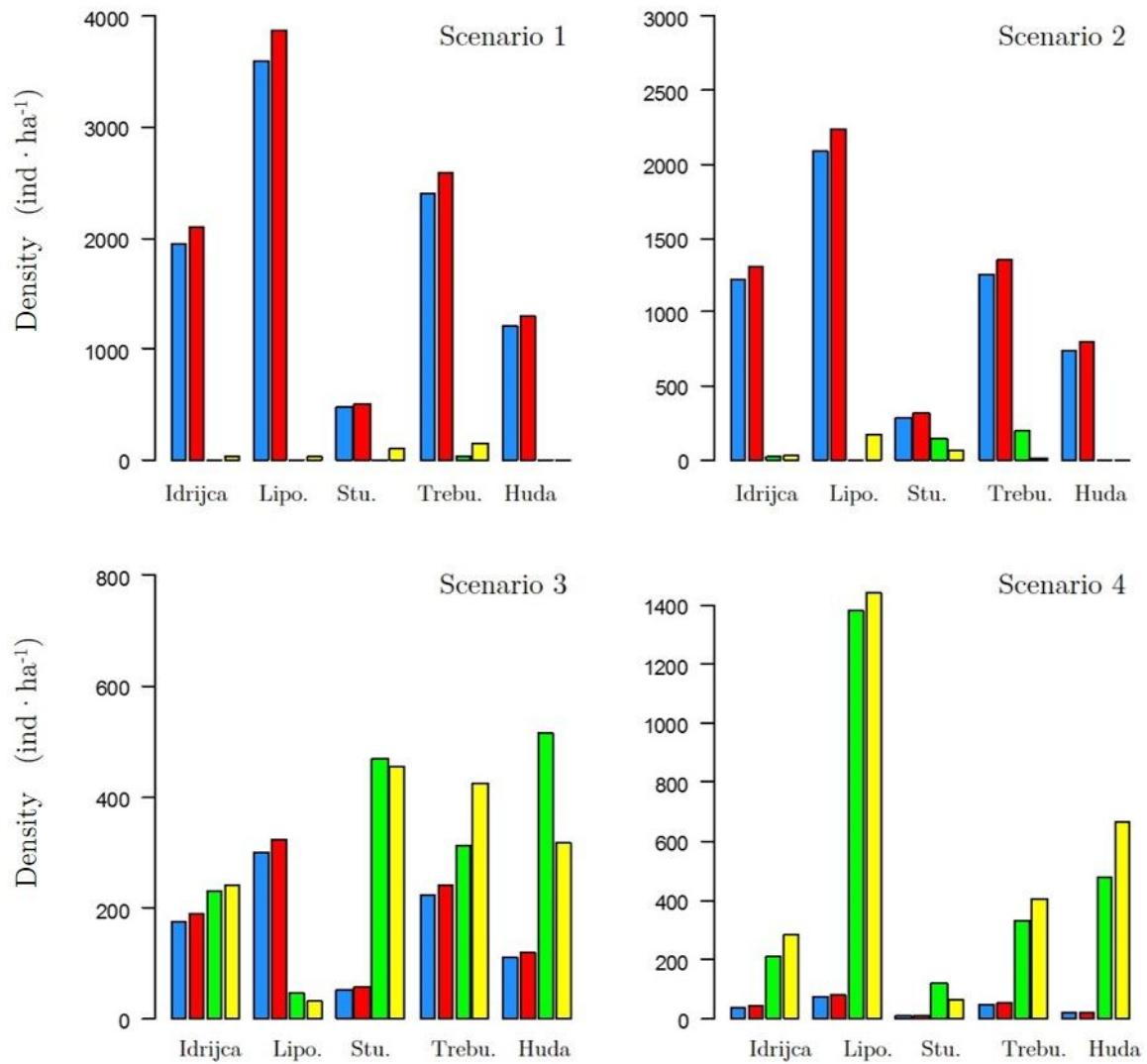


Figure 4-4 – Density of prey eaten (ind · ha) in each population for the 4 scenarios considered and for $K_{G10^{\circ}C}$ (blue) and $K_{G13^{\circ}C}$ (red) with densities in June and September 2013 (green and yellow, respectively) of <75 mm (Scenario 1), $75 - 100$ (Scenario 2), $100 - 170$ mm (Scenario 3) and > 170 (Scenario 4).

4.2.4. Discussion

Cannibalism rates ranged from 7% to 32% and varied among populations and within populations through time, consistently with the trophic niche variability previously observed in marble trout (Musseau *et al.* in press). While cannibalism is present in lake trout and chars (Klemetsen *et al.* 2003; Finstad, Ugedal & Berg 2006; Berg *et al.* 2010), it is much less reported in stream-dwelling salmonids (Vik *et al.* 2001). Thus, our results demonstrated the exceptional cannibalistic behavior of a stream-dwelling salmonid.

Since individuals' diet is constrained by gape-size, the increasing contribution of cannibalism with body length confirmed ontogenetic shifts that have been reported in other fish species (Mittelbach & Persson 1998; Juanes 2003; Finstad *et al.* 2006). Our results showed a strong population effect, suggesting that biological and environmental factors other than those taken into account in the present study and intrinsic to each population were probably driving part of the among-population variation. We can expect to find among those factors water flow or variation in temperature, since these environmental factors are known to affect fish mobility and physiology. Also, we might expect a genetic contribution to variation in cannibalism in marble trout. Previous work showed the genetic component of intra-specific predation in insects (Fox 1975), but studies on fish are lacking.

While cannibalism in natural populations was expected to be an alternative food choice when other resources are scarce, our results suggest that cannibalism in marble trout is always present and thus not dependent on the lack of other food resources. Indeed, limiting biomass of aquatic invertebrates does not appear as a principal driver of cannibalism, explaining less than 5 % of the deviance. However, canopy openness of riparian forest drives the amount of allochthonous resources and has substantial effects on fish diet, since they provide subsidies for predator fish like salmonids (Iguchi *et al.* 2004; Baxter *et al.* 2004; Evangelista *et al.* 2014). In this study, we showed that canopy openness – considered as a proxy of terrestrial inputs – is a substantial driver of cannibalism rate, particularly for bigger trout. Although the positive relationship between high canopy openness and cannibalism rate might be consistent with a response to low terrestrial subsidies inputs, we observed an opposite trend. Marble trout are more cannibalistic in streams with low canopy openness and that might be due to behavioral responses of prey face to insects falling into the water. Since trout detect their prey by visual cues, mobile prey in open water might be more detectable and might enhance cannibalism. Fish prey density increased cannibalism in different size-class of marble trout. While cannibalism rate in 100 – 169 mm size class is mostly explained by density of trout < 75 mm, we showed that the contribution of fish prey in largest trout (< 250 mm) diet is mainly explained by density of 100 – 169 mm trout. Although cannibalism in stream-dwelling salmonids concerns large individuals mostly preying upon juveniles (Vik *et al.* 2001), our results are consistent with direct observation on the field of cannibalism on larger (than juveniles) marble trout.

These findings evidence that cannibalism in marble trout is an opportunistic trophic interaction providing high energetic content to cannibals. Even if the biomass of invertebrates is not limiting for trout >100 mm, life-history traits of marble trout indicate strong competition for resources such as density dependence of early stage survival and body growth (Vincenzi *et al.* 2007a b, 2008b). Also, contrary to other salmonid species (Jonsson & Jonsson 1997; Fleming 1998), the gonadosomatic index is size-independent, thus pointing to shortage of energy due to food scarcity (Morbey & Shuter 2013). Thus, the selective foraging on conspecifics is a favorable strategy, since fish are more energetically profitable prey than invertebrates and require a lower handling time thus providing a higher energy intake (Keeley & Grant 2001).

We coupled stable isotope analysis and bioenergetics models to estimate the number of prey eaten through cannibalism in populations. Consumption on small trout would not have the same consequences on populations dynamics compared to predation on large individuals (Claessen *et al.* 2004). Our results showed strong variability between populations. The density of < 75 mm and 75 – 99 mm trout eaten in scenarios 1 and 2 are much larger than density of trout in September, since YOY are not sampled in June, we need to estimate the number of emerging YOY early summer from the number of eggs laid by mature females during the last spawn and assess the accuracy of these scenario. The consumption of YOY by trout almost or recently sexually mature is consistent with the life boat mechanism (van den Bosch *et al.* 1988; Cushing 1991). According to this concept, cannibalism enables populations to persist in habitat in which non-cannibalistic population would go extinct. The life boat mechanism brings a positive feedback between costs (mortality) and benefits (energy intakes and additional reproduction) to populations. The essential condition is that adults prey upon juvenile that exploit food resources inaccessible to adults (small invertebrates). This aspect will be explored in marble trout in a further study.

Results from scenario 3 and scenario 4 appear to be more plausible when comparing density of fish eaten to the densities in June and September. However, these scenarios do not take into account the size structure of the cannibal part of populations and may overestimate the number of large trout killed. Thus, another scenario will be tested with size-structured of potential cannibals in each population.

Work is currently undergoing to assess the effect of cannibalism in survival and mortality in marble trout populations. According to our findings, we hypothesize that cannibalism is a significant cause of mortality on large individuals in marble trout populations.

Acknowledgments

This study has been mainly funded by MAVA Foundation. We warmly thank the field team of the Tolmin Angling Association for their hard work undertaken within a friendly atmosphere. All sampling work was approved by the Ministry of Agriculture, Forestry and Food of Republic of Slovenia and the Fisheries Research Institute of Slovenia. We thank Isabel Cantera for her useful help during the field work.

Supplementary

Drivers and consequences of cannibalism in size-structured populations of a generalist predator

Camille Musseau, Paul Acker, Simone Vincenzi, Dušan Jesenšek, Stéphanie Boulêtreau, Frédéric Santoul
and Alain J. Crivelli

Appendix 1: Gonadosomatic index and body size

Appendix 2: Relationship between morphological measurements and gape-size

Appendix 3: Energy content of trout and weight of prey

Appendix 4: Contribution of prey items in marble trout diet

Appendix 5: GLM parameter estimations

Appendix 6: Validation of bioenergetics models

Appendix 1

Gonadosomatic index and body size

The gonadosomatic index is a common metric to assess the reproductive allocation in fish species. In salmonids, GSI is positively related to body length (Fleming 1998; Crespi & Teo 2002). Since fishes were not killed, the GSI is the relative calculated as:

$$GSI \text{ (wet weight \%)} = \frac{\text{wet weight of ovary}}{\text{total wet body weight}} \times 100$$

A total of 206 females from 6 marble trout populations were stripped (2 times) to assess the wet weight of ovary. They were weighted before and after being stripped and the differences of these weights represented the wet weight of ovary. All individuals total body length (TL) were measured to the nearest millimeter. We carried on linear regression to assess the relationship between GSI (%) and TL (mm) in each population.

Table S.1 – Results from linear regressions between GSI (%) and TL (mm) in different marble trout populations.

Population	N. fishes	Average GSI (%)	F	R	P	Figure
Upper Idrijca	24	15.80 ± 2.90	3.44	0.135	0.08	A
Lipovš ek	47	15.36 ± 2.92	0.15	0.003	0.69	B
Studenc	16	16.35 ± 2.41	0.72	0.049	0.40	C
Svenica	24	17. 86 ± 2.39	1.87	0.078	0.18	D
Trebuš i ca	62	15.85 ± 2.31	9.87	0.141	0.002	E
Zadlaš i ca	33	12.00 ± 2.47	0.31	0.009	0.58	F

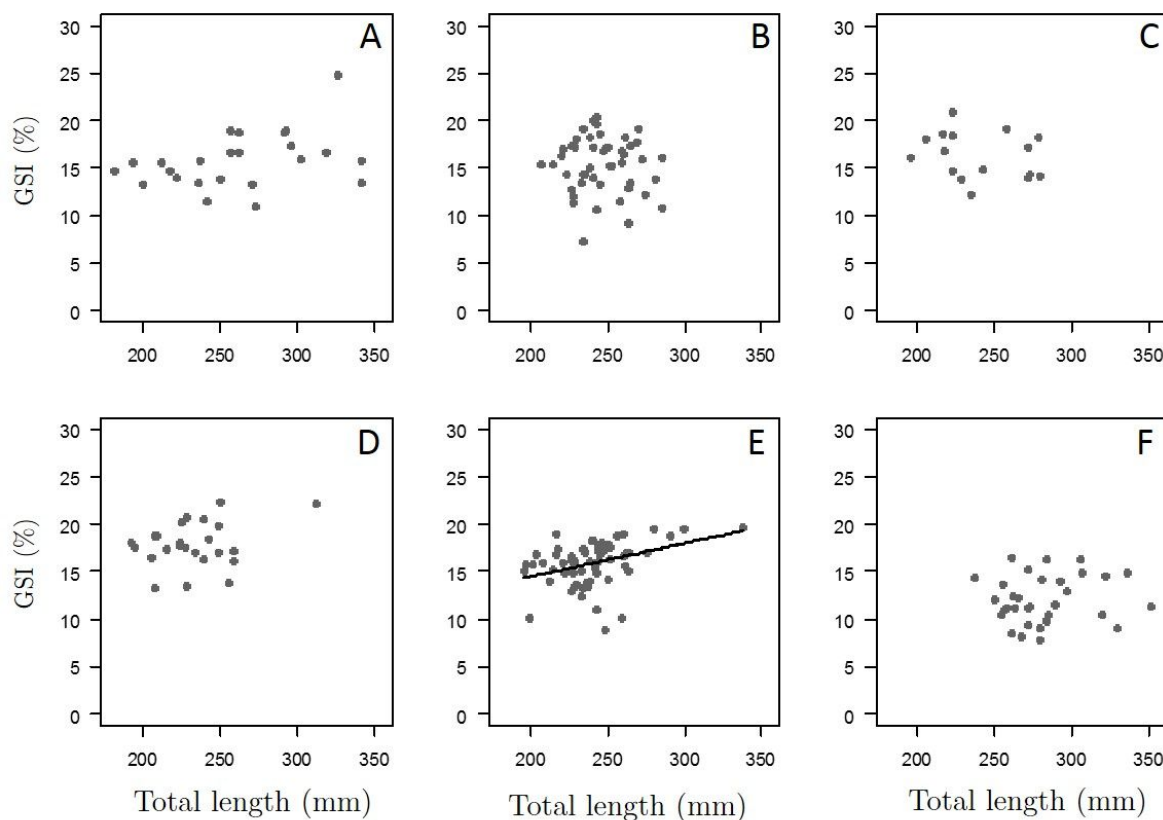


Figure S.1 – Relationship between GIS (%) and TL (mm) in different marble trout populations: A – Upper Idrijca, B – Lipovšek, C – Studenc, D – Svenica, E – Trebušica, F – Zadlašica. Each grey dot represents a single marble trout, the black line depicts a positive relationship between the two variables in Trebušica.

The average GSI ranged from 12.00 (± 2.47) to 17.86 (± 2.39), these values are consistent with GSI values known in other salmonid species (Fleming 1998). However, contrary to previous studies on salmonids (Jonsson & Jonsson 1997; Fleming 1998; Crespi & Teo 2002), GSI in marble-trout is size-independent representing an indication of the shortage of energy due to food scarcity (Morbey & Shuter 2013).

Appendix 2

Relationship between morphological measurements and gape-size

To determine the gape-size of predators, we measured several key morphological features of 49 marble trout from Zadlašica in June 2012. First, we measured the total body length (TL), the maximum body depth (BD), the maximum body width (BW), the mouth height (MH) and the mouth width (MW). These features were measured using a caliper to the nearest millimeter.

We determined if predators were limited by their mouth width or their mouth height for prey ingestion. Therefore, we assessed the relationship between BW and TL of prey using a linear regression. Then we used estimated parameters to assess the maximum TL of a prey without being limited by the predator horizontal gape-size (1). Also, we assessed the relationship between the vertical predator gape-size (MH) and the BH of potential prey for each predator to estimate the maximum TL of a prey by predator without being limited by vertical gape-size (2). We calculated ratios of prey TL and predator TL (3: horizontally (MW) and 4: vertically (MH)).

- $TL_{\text{prey-MW}} = 8.31 \times MW + 47.31$ ($R = 0.94$, $P < 0.001$)
- $TL_{\text{prey-MH}} = 6.26 \times MH + 22.91$ ($R = 0.95$, $P < 0.001$)
- $Ratio_{\text{MW}} = TL_{\text{prey-MW}} / TL_{\text{predator}}$
- $Ratio_{\text{MH}} = TL_{\text{prey-MH}} / TL_{\text{predator}}$

Table S2 – Average estimated ratios between prey body size and predator body size with standard errors, minimum and maximum.

Ratio	Mean $\pm$ SD	Min.	Max.
MW	1.29 $\pm$ 0.09	1.11	1.46
MH	0.82 $\pm$ 0.04	0.68	0.90

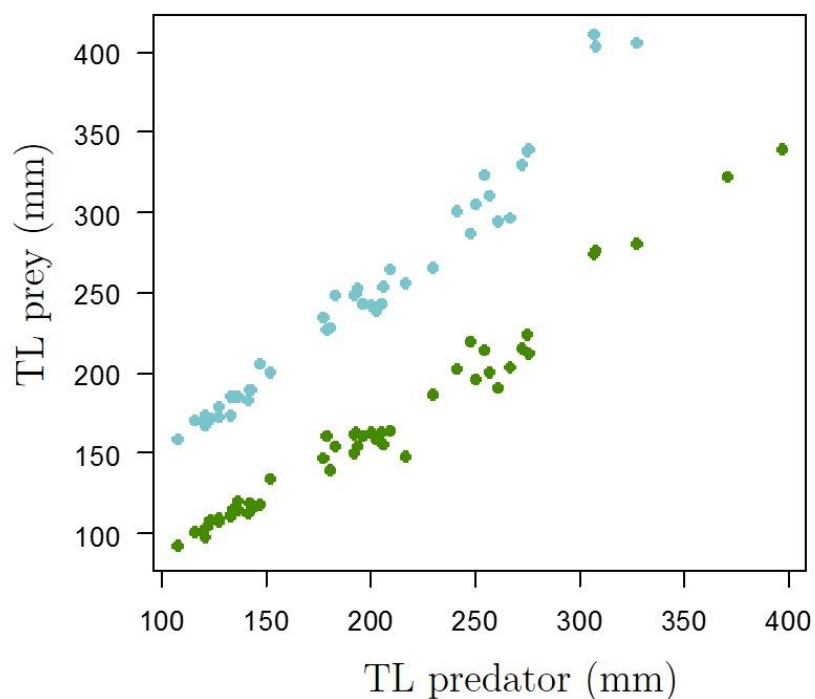


Figure. S2. Estimated relationships between predator and prey body sizes for predators horizontally limited (mouth width, blue) and vertically limited (mouth height, green).

Our results evidenced that marble trout is a vertically gape-size limited predator. These results further demonstrated that marble trout, called the “big head trout” by fishermen, can prey upon conspecifics representing 80% of the predator body length.

Appendix 3

Energy content of trout and weight of prey

Table S3.1 – Relationship between length, body wet weight, per cent of water content and energy content of brown trout (Mortensen 1985).

Size class (mm)	Body wet weight (g)	Water content (%)	Energy content (cal · g)
< 75	2 – 5	79.3	1099.4
75 – 100	5 – 10	78.4	1199.8
100 – 170	10 – 50	77.0	1300.1
>170	50 - 150	75.5	1400.5

Table S3.2 – Relationship between body length and body wet weight in different prey size-classes for marble trout populations.

Population	Prey size-classes (mm)			
	< 75	75 – 100	100 – 170	>170
Huda Grapa	3.2	4.8	29.7	83.9
Upper Idrijca	3.3	4.8	31.0	131.8
Lipovš e k	3.4	5.4	34.7	128.7
Studenc	2.9	4.5	22.4	134.1
Trebuš i cacisca	2.6	4.6	23.4	101.4

Reference

Mortensen (1985) Population and energy dynamics of trout *Salmo trutta* in a small Danish stream. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 869-882.

Appendix 4 - Contribution of prey items in marble trout diet

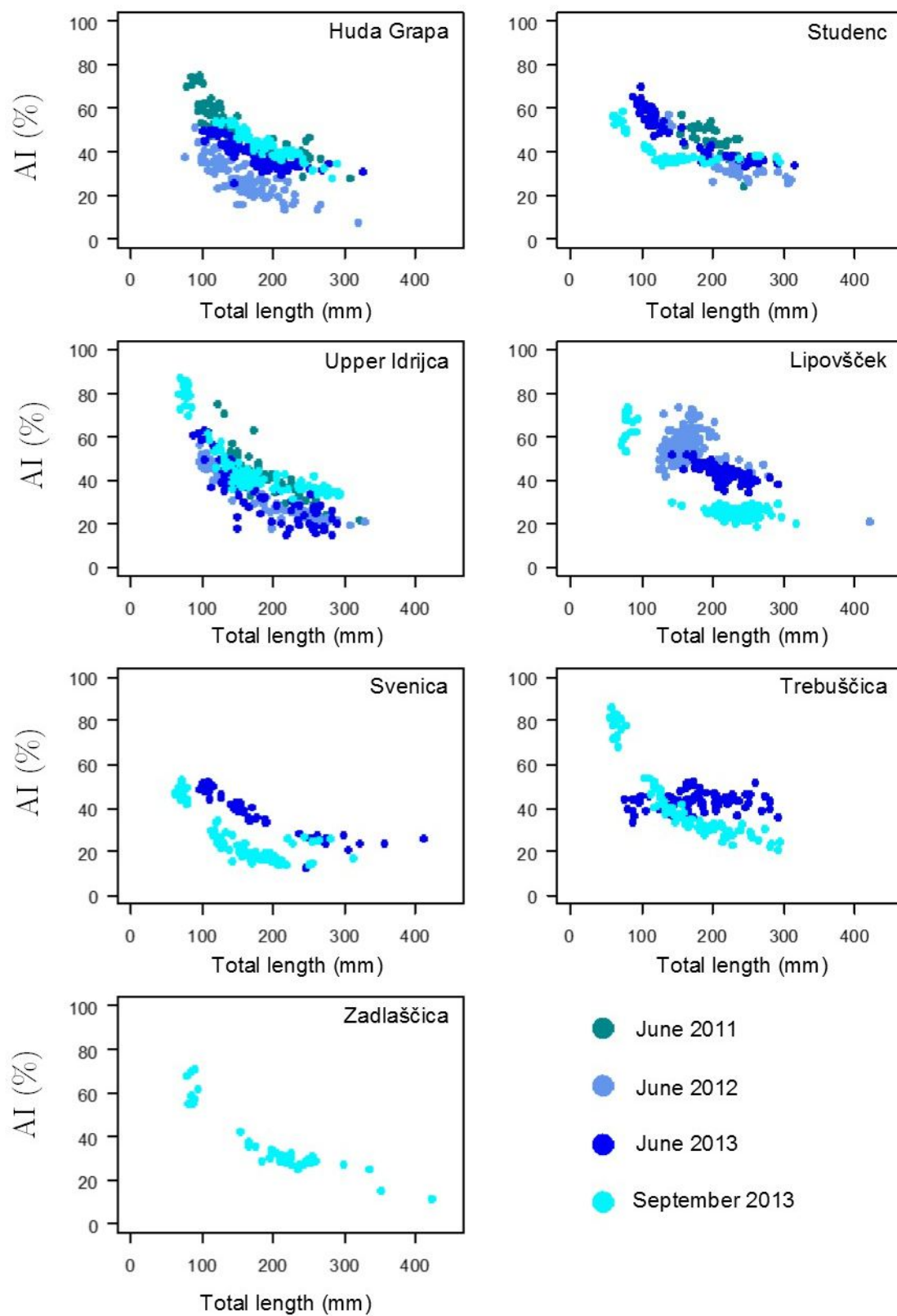


Figure S4.1 – Contribution of aquatic invertebrates (AI) to the diet of marble trout in the seven populations for the four sampling times. (Estimated from mixing models, SIAR)

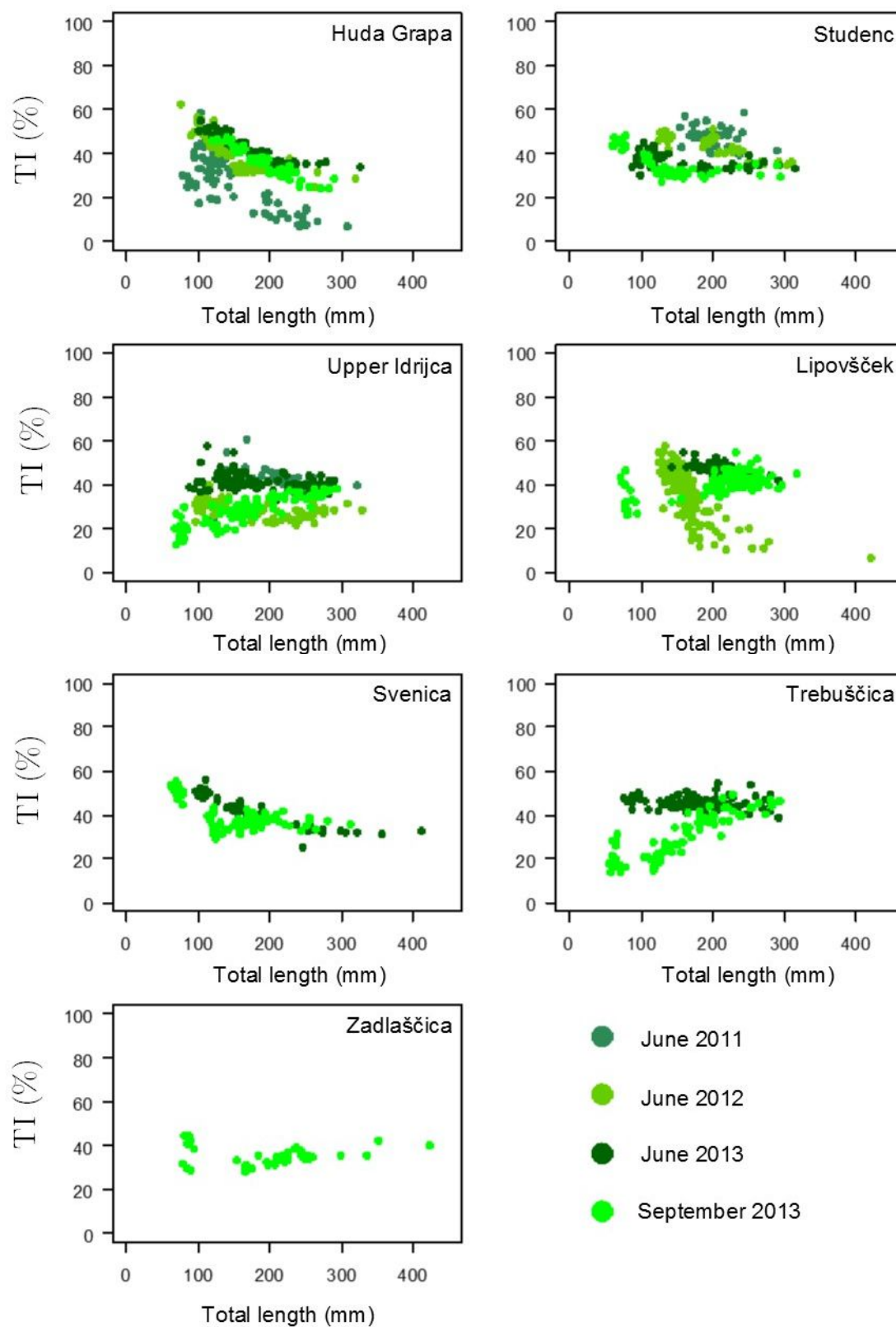


Figure S4.2 – Contribution of terrestrial invertebrates (TI) to the diet of marble trout in the seven populations for the four sampling times. (Estimated from mixing models, SIAR)

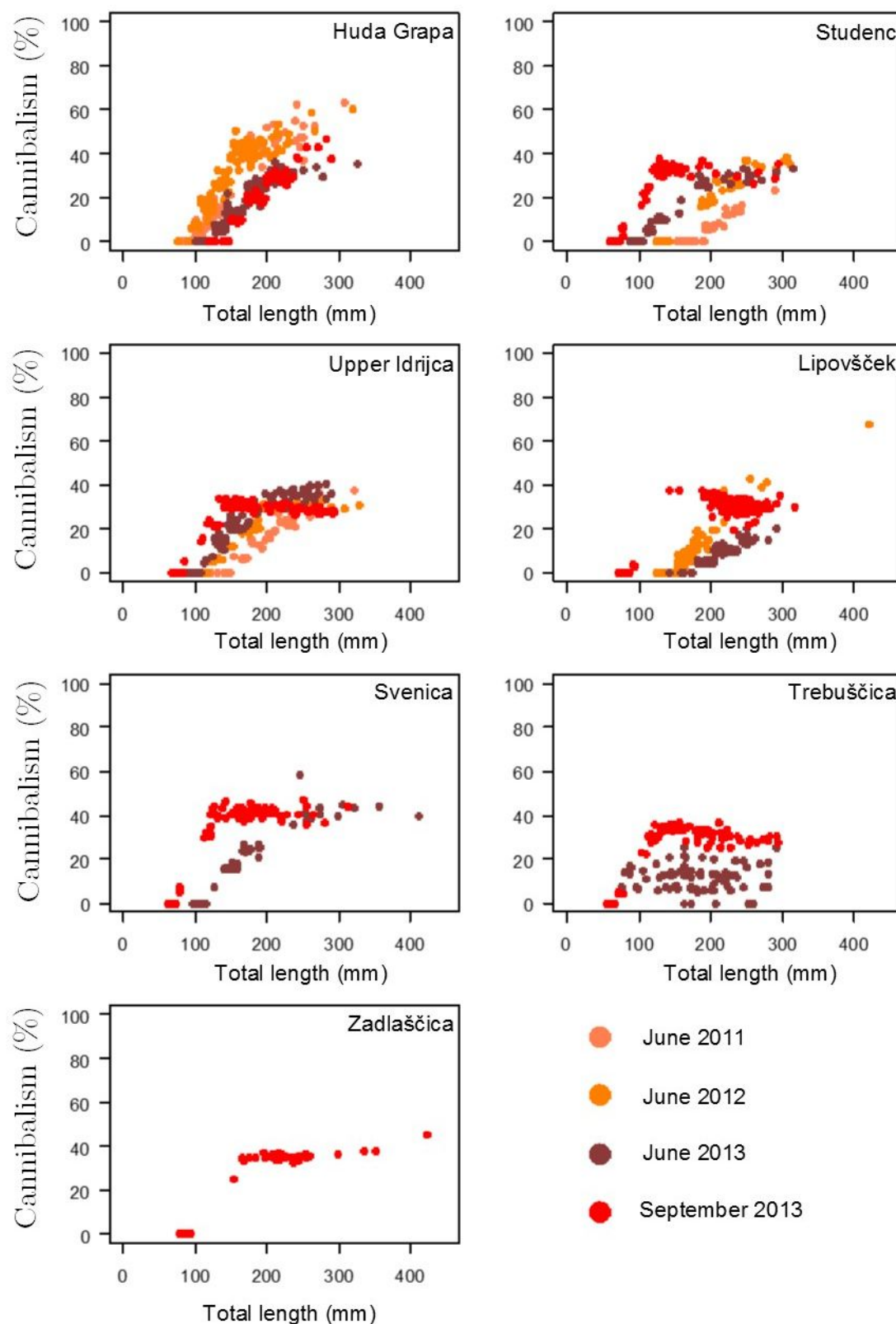


Figure S4.3 – Contribution of cannibalism to the diet of marble trout in the seven populations for the four sampling times. (Estimated from mixing models, SIAR)

Appendix 5

GLM parameter estimations

Table S5. – GLM parameters estimations for the four size-classes considered in analyses with standard error and P-value. Significant estimation are depicted in bold.

Drivers	100 – 169 mm			170 – 199 mm			200 – 250 mm			>250 mm		
	Estimate	Std. Error	P - value	Estimate	Std. Error	P - value	Estimate	Std. Error	P - value	Estimate	Std. Error	P - value
D. < 75 mm	0,134	4,399	0,98	0,012	0,002	<0.001	0,005	0,002	<0.001	0,000	0,002	0,97
D. 75 – 99 mm	0,100	3,416	0,98	0,005	0,001	<0.001	-0,001	0,001	0,41	-0,003	0,001	<0.001
D. 100 – 169 mm	-0,027	1,708	0,99	-0,002	0,001	<0.001	0,001	0,001	0,17	0,002	0,001	<0.001
D. 170 – 199 mm	0,062	2,834	0,98	-0,005	0,001	<0.001	-0,004	0,001	<0.001	-0,007	0,001	<0.001
D. 200 – 250 mm	-0,074	5,160	0,99	-0,008	0,001	0,82	-0,001	0,001	0,49	0,001	0,001	0,48
D. > 250 mm	0,038	3,329	0,99	0,000	0,001	<0.001	0,003	0,001	<0.001	0,000	0,001	0,96
Canopy (openness)	-10,532	1173,626	0,99	-2,863	0,359	<0.001	-0,923	0,334	<0.01	-1,161	0,314	<0.001
Biomass	-0,001	0,178	0,99	-0,001	0,000	<0.001	0,000	0,000	<0.001	-0,001	0,000	<0.001
Temperature	1,494	184,518	0,99	-0,613	0,069	<0.001	-0,269	0,075	<0.001	-0,217	0,078	<0.05
Habitat	-85,297	2712,199	0,97	-18,776	1,168	<0.001	-14,673	0,968	<0.001	-10,138	1,524	<0.001
Season (late summer)	-11,673	1007,600	0,99	3,032	0,385	<0.001	0,955	0,388	<0.05	0,774	0,405	0,06

Appendix 6

Validation of bioenergetics models

Since all the population is sampled in Huda Grapa, we compared results from bioenergetics models to densities of different size-classes in this population for both June 2011, June 2012, June 2013 and September 2013.

We tested scenarios:

Scenario 1 – Cannibals only fed upon <75 mm trout

Scenario 2 – Cannibals only fed upon 75 - 99 mm trout

Scenario 3 – Cannibals only fed upon 100 - 169 mm trout

Scenario 4 – Cannibals only fed upon > 170 mm trout

In the following tables, we presented the number of individuals sampled in Huda Grapa for the sampling sessions before (t_{-1}) and during (t_0) stable isotope analysis, the differences between the two for all size-classes densities and results from scenarios 1, 2, 3 and 4. For each scenario we presented number of individuals eaten in the population for two gross efficiency of energy conversion: $K_{G5^\circ\text{C}} = 34.5 \%$ and $K_{G10^\circ\text{C}} = 41.7 \%$ when t_{-1} is September and t_0 is June and $K_{G10^\circ\text{C}} = 41.7 \%$ and $K_{G13^\circ\text{C}} = 38.7 \%$ when t_{-1} is September and t_0 is June (Elliott & Hurley 2000).

June 2011

Size-class	Abundance t_{-1}	Abundance t_0	Differences	Scenario 1	Scenario 2	Scenario 3	Scenario 4
	(Sept. 2010)	(June 2011)	$(t_0 - t_{-1})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$
< 75 mm	36	5	-31	756.1 – 913.9	0	0	0
75 – 99 mm	12	12	0	0	302.7 – 365.9	0	0
100 – 170 mm	10	49	39	0	0	127.6 – 154.2	0
> 170 mm	76	23	-53	0	0	0	15.0 – 12.42

June 2012

Size-class	Abundance t_{-1}	Abundance t_0	Differences	Scenario 1	Scenario 2	Scenario 3	Scenario 4
	(Sept. 2011)	(June 2012)	$(t_0 - t_{-1})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$
< 75 mm	33	1	-35	981.8 – 913.9	0	0	0
75 – 99 mm	22	11	-11	0	414.3 – 500.7	0	0
100 – 170 mm	59	75	16	0	0	140.8 – 170.2	0
> 170 mm	15	32	17	0	0	0	11.9 – 14.5

June 2013

Size-class	Abundance t_{-1}	Abundance t_0	Differences	Scenario 1	Scenario 2	Scenario 3	Scenario 4
	(Sept. 2012)	(June 2013)	$(t_0 - t_{-1})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$	$(K_{G10} - K_{G5})$
< 75 mm	2	0	-2	108.4 – 116.8	0	0	0
75 – 99 mm	2	0	-2	0	66.5 – 71.6	0	0
100 – 170 mm	73	47	-26	0	0	10.1 – 10.7	0
> 170 mm	29	44	15	0	0	0	1.7 – 1.8

September 2013

Size-class	Abundance t_{-1}	Abundance t_0	Differences	Scenario 1	Scenario 2	Scenario 3	Scenario 4
	(June 2013)	(Sept. 2013)	$(t_0 - t_{-1})$	$(K_{G10} - K_{G13})$	$(K_{G10} - K_{G13})$	$(K_{G10} - K_{G13})$	$(K_{G10} - K_{G13})$
60 – 75 mm	0	0	0	109.7–118.2	0	0	0
75 – 99 mm	0	0	0	0	67.3 – 72.5	0	0
100 – 170 mm	46	29	-17	0	0	10.1–10.9	0
> 170 mm	45	61	16	0	0	0	1.75–1.90

Chapitre 5

Coexistence entre la truite marbrée et la truite arc-en-ciel : approche trophique



Upper Idrija

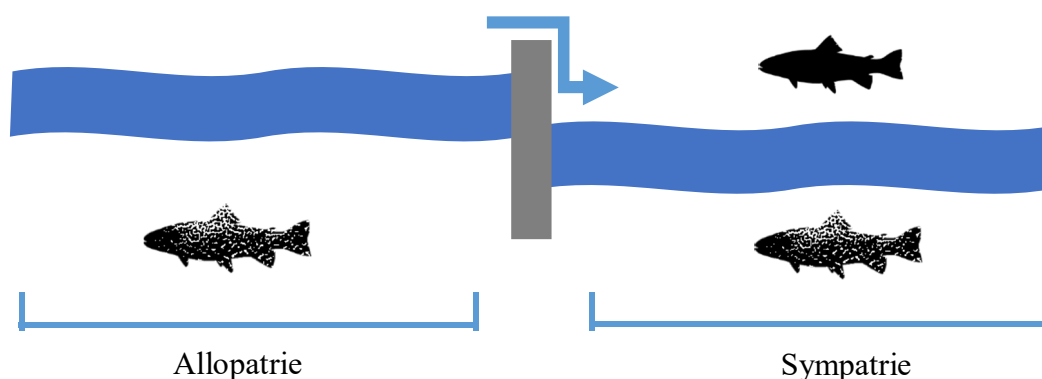
5.1. Résumé de l'article

Les chapitres précédents explorent la variabilité trophique de la truite marbrée dans un cadre d'allopatrie. Les interactions biotiques étudiées jusqu'alors sont exclusivement intraspécifiques. Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à la seule situation de sympatrie connue à ce jour en Slovénie impliquant une population de truites marbrées génétiquement pure.

5.1.1. Contexte et objectifs

Introduite en Slovénie au début du XX^{ème} siècle dans un but récréatif, la truite arc-en-ciel a établi plusieurs populations viables dans les cours d'eau du pays, notamment dans le bassin de la So a. Une de ces populations, introduite en 1962 dans la partie amont de la rivière Idrijca, s'est établie en sympatrie avec la truite marbrée (Chapitre 1). Afin d'évaluer les conséquences de *O. mykiss* sur les traits d'histoire de vie de la truite marbrée, une étude a été réalisée entre 2002 et 2009 pour comparer la croissance et la survie de la truite marbrée en allopatrie (MTa) et en sympatrie (MTs) avec la truite arc-en-ciel (RTs) (Vincenzi et al. 2011,

Figure 5-1). Les résultats obtenus n'ont pas indiqué de différences de croissance et de taux de survie de la truite marbrée en allopatrie et en sympatrie, montrant ainsi que la truite arc-en-ciel ne représentait pas un danger potentiel pour la truite native. D'autre part, cette étude a démontré que les densités de MTa et MTs âgées de au moins un an ($> 1^+$) étaient similaires ($0,10 \pm 0,03$ ind/m et $0,09 \pm 0,03$ ind/m , respectivement) et que la densité de MTs était



supérieure à celle de RTs ($0,01 \pm 0,08$) de façon pérenne.

Figure 5-1 – Dispositif expérimental naturel, les deux stations sont séparées par une chute d'eau infranchissable de l'aval à l'amont, empêchant les truites arc-en-ciel de remonter dans la station

d'allopatrie (en amont) depuis la situation de sympatrie (en aval).

L'objectif de ce chapitre est d'expliquer cette coexistence via l'étude des mécanismes trophiques entre ces deux Salmonidés. L'hypothèse principale repose sur l'absence de compétition entre les deux prédateurs, déclinée sous la forme de 4 prédictions : (i) l'absence de chevauchement de niche entre RT et MTs, (ii) l'absence de déplacement de la niche de la truite marbrée entre la situation d'allopatrie et de sympatrie, (iii) aucune différence de taille de niches entre MTa et MTs et (iv) aucune substitution de niche de la truite marbrée par la truite arc-en-ciel (i.e. pas de remplacement).

5.1.2. Démarche analytique

L'échantillonnage a été réalisé en juin 2012, juin 2013 et septembre 2013. Au total, nous avons prélevé des échantillons sur 633 truites : 246 MTa, 224 MTs et 163 RTs. Dans la suite de ce chapitre, nous avons travaillé avec trois classes de taille : juvéniles de l'année (0^+), truites inférieures à 200 mm et truites supérieures à 200 mm.

Nous nous sommes particulièrement intéressés aux interactions entre les niches trophiques des deux espèces afin d'estimer leurs chevauchements, leurs déplacements et leurs remplacements potentiels (Turner *et al.* 2010; Jackson *et al.* 2011, Figure 5-2).

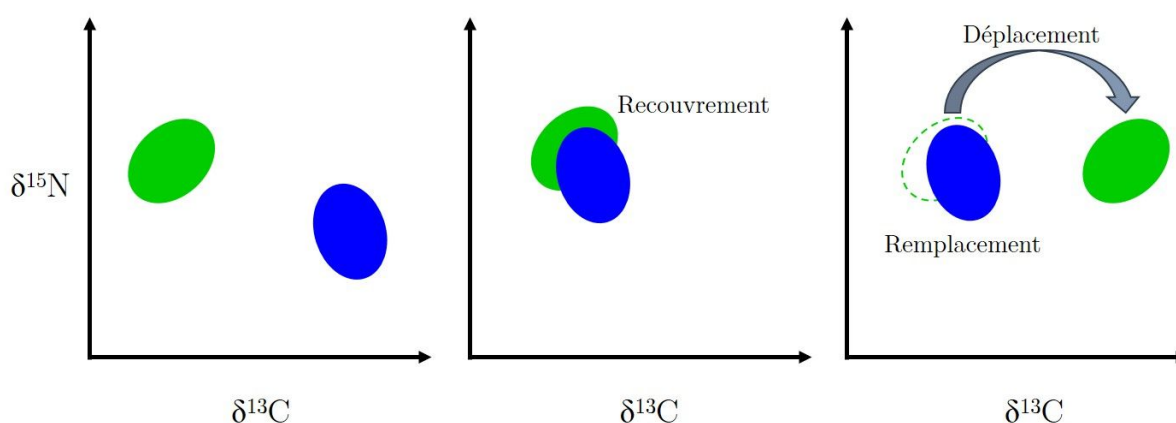


Figure 5-2 – Illustration des concepts de chevauchement, déplacement et remplacement des niches isotopiques.

5.1.3. Principaux résultats

Contrairement à ce que nous avons prédit, les niches trophiques de MTs et de RTs peuvent présenter un fort chevauchement. Les deux espèces partagent une grande part de leurs ressources alimentaires, et cela a été particulièrement vrai en juin 2012 pour les organismes dont la taille est inférieure à 200 mm. En revanche, en juin et septembre 2013, les niches trophiques des deux espèces étaient distinctes. Alors qu'un chevauchement de niche est généralement observé entre les Salmonidés natifs et non-natifs vivant dans les cours d'eau, la ségrégation trophique chez les Salmonidés est communément observée chez les espèces vivant en milieux lacustres. Dans les lacs, les consommateurs se nourrissent de ressources pélagiques ou benthiques qui se différencient nettement par leur signature isotopique. En rivière, l'outil isotopique ne permet pas de discriminer la provenance précise des ressources entre les différentes zones de nourrissage que sont les mouilles et les radiers. Cependant, la truite arc-en-ciel étant connue pour se nourrir en grande partie des insectes terrestres dérivant à la surface de l'eau, nous pensons que la ségrégation des niches trophiques dans notre étude peut être expliquée par des préférences alimentaires différentes entre les deux espèces : terrestre pour la truite arc-en-ciel et aquatique pour la truite marbrée.

Les résultats de cette étude mettent en évidence un déplacement de la niche trophique entre MTa et MTs pour les trois classes de tailles considérées aux trois périodes d'échantillonnage. Alors que les déplacements de niches rapportés dans la littérature entre les espèces natives et non-natives correspondent souvent à une divergence, nous observons ici un rapprochement des niches des deux espèces. Ce phénomène de convergence a rarement été rapporté dans le cas de sympatrie entre Salmonidés natifs et non natifs.

Ici, nous observons une position trophique plus importante pour les truites marbrées > 200 mm en sympatrie en comparaison à celles vivant en allopatrie, de plus le changement du $\delta^{13}\text{C}$ met en évidence l'intégration d'une nouvelle proie. Nous pensons pour les poissons > 200 mm que la truite arc-en-ciel est intégrée au régime alimentaire. En revanche, pour les truites marbrées < 200 mm, nous avons uniquement observé des changements de signatures isotopiques pour le $\delta^{13}\text{C}$ mais aucune augmentation de la position trophique des organismes. Par conséquent, le déplacement de niche chez les < 200 mm pourrait être lié à un mécanisme comportemental d'imitation de l'espèce exotique.

Contrairement à la prédiction (iii), les résultats indiquent une expansion de la niche trophique de la MTs par rapport à MTa pour toutes les périodes d'échantillonnage.

Enfin, nous montrons également que le déplacement de la niche trophique de la truite marbrée entre situations d'allopatrie et de sympatrie avec une espèce exotique n'est pas dû à une usurpation des ressources alimentaires par la truite arc-en-ciel. Ce résultat en accord avec la prédiction (iv) explique l'effet neutre de la truite arc-en-ciel sur la survie et le taux de croissance de la truite marbrée démontré par Vincenzi et al. (2011).

Cette étude apporte de nouvelles connaissances sur la coexistence d'espèce native et non-native en milieu aquatique. En revanche, l'outil isotopique ne nous permet pas de conclure quant à la prédation potentielle de la truite marbrée sur la truite arc-en-ciel. Pour cela, nous avons échantillonné des fèces sur des individus en sympatrie dans le but de procéder à une analyse génétique basé sur des marqueurs individuels qui nous permettront de savoir si la truite marbrée consomme des truites exotiques.

Ces travaux sont résumés dans l'article suivant intitulé « Sympatry with the devil? Niche-based approach explains the mechanisms allowing coexistence of native and non-native salmonids ». Ce manuscrit a été soumis au journal *Biological Invasions* et est actuellement en révision.

5.2. Sympatry with the devil? Niche-based approach explains the mechanisms allowing coexistence of native and non-native salmonids

Camille Musseau, Simone Vincenzi, Dušan Jesenšek, Stéphanie Boulêtreau, Frédéric Santoul
and Alain J Crivelli

Abstract

Since biological invasions represent major concerns face to biodiversity decline, niche-based hypothesis have been proposed to explain processes and mechanisms of success in establishment of non-native species into native communities. Competition due to niche overlap may lead to native species niche shift and to native species replacement. To understand the trophic interactions and ecological consequences of the non-native rainbow trout on the native and endangered marble trout, we focused on two headwater systems where marble trout occurs in allopatry (MTa) and in sympatry (MTs) with rainbow trout (RTs). We focused on different metrics of niche change such as centroid shift, overlap and trophic niche breadth using stable isotope analysis ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$). Our results showed variability in the niche overlap between MTs and RTs, a niche shift of marble trout when occurring in sympatry with RTs but not due to a niche replacement of MTs by RTs. Niche breadth of marble trout increases significantly in sympatry and the trophic position during the growth period was higher for MTs than MTa. This result suggests a piscivory rate higher for marble trout when they live in sympatry with rainbow trout. Further studies are necessary to investigate the biological resistance of the native species through non-native species consumption.

Key word: biological invasion, rainbow trout, niche replacement, trophic niche, marble trout

5.2.1. Introduction

Biological invasions are among the main causes of the current biodiversity decline (Mack *et al.* 2000; Clavero & García-Berthou 2005). Different niche-based hypotheses have been proposed to explain mechanisms underlying successful biological invasions and their ecological impacts (Ricciardi *et al.* 2013). Non-native species may use unexploited resources (i.e. ‘empty niche’ or ‘unfilled niche’), thus reducing niche overlap and competition with native communities and enable the coexistence of species in the same habitat (Schoener 1974; Chesson 2000; Okabe & Agetsuma 2007; Mason *et al.* 2008). Non-native species that are superior competitor can also compete for the same resources used by the native species of the community. Competitive exclusion can lead to a niche shift for the native species and/or a niche replacement of the native species and result in negative consequences for native species like reduction of food intake leading to slower individual growth, lower population density and species extinction (Bøhn, Amundsen & Sparrow 2008). The fundamental niche of a species defines its ecological properties without competitive interaction with other species is expected to be broader than the realised niche in the presence of interspecific interactions (Hutchinson 1957; Pearman *et al.* 2008; Holt 2009). In the context of biological invasion, some studies have shown a smaller realised than fundamental niche for native species due to competitive interactions between native and non-native species for habitat or resources (Wauters & Gurnell 1999; Hamidan, Jackson & Britton 2015).

These insights can be applied to trophic niche that characterizes the functional role of organisms in a food web, as it reflects both resources’ diversity used by a consumer and trophic interactions in the system. Since trophic niche of native species can be affected by non-native species through predation or competition for same resources, it is fundamental to investigate and understand non-native species role in trophic functioning of native recipient ecosystems (Sagouis *et al.* 2015). In recent years, the study of stable isotope niche as a proxy of trophic niche has become increasingly frequent (Newsome *et al.* 2007, 2012; Layman *et al.* 2012) and supported by the development of community-wide measures and statistical methods to characterize trophic niches (Layman *et al.* 2007a; Turner *et al.* 2010; Jackson *et al.* 2011).

Many alien fish species have established self-sustaining populations in European freshwaters (Strayer 2010). In particular in headwater streams, non-native salmonid species such as rainbow trout in Europe and brown trout in the US have been stocked for angling activities (Cucherousset & Olden 2011). Previous works highlighted deleterious impacts of introduced salmonids like lower population density or replacement of native salmonids species (Korsu, Huusko & Muotka 2007; Hasegawa 2014). The rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) has been introduced worldwide and has been listed among the worst invasive species by the IUCN (Lowe *et al.* 2000). Numerous studies showed substantial negative effects of non-native rainbow trout on native salmonids in a large geographical range including Europe (Stankovi, Crivelli & Snoj 2015).

Rainbow trout have been introduced in Slovenia early 20th century for recreational purposes and have established several self-sustaining populations (Stankovi *et al.* 2015). One of these introductions occurred in 1962 in the upper part of the Idrijca River. The rainbow trout population became self-sustaining following the introduction and lives in sympatry (RTs) with the endemic and endangered marble trout (*Salmo marmoratus*). A population of marble trout lives in allopatry in the upper reaches of the same river. Previous work showed no impact of rainbow trout on body growth and survival probabilities of marble trout in sympatry (MTs) compared to marble trout in allopatry (MTa), and demonstrated stable species coexistence between the non-native and native species (Vincenzi *et al.* 2011). In this work, our goal is to better understand the trophic niche based-mechanisms that allow the long-term coexistence of the two salmonid species. More specifically, we hypothesise an absence of competition as an explanation for the 50-years of coexistence of the marble and the rainbow trout supported by (i) niche segregation between MTs and RTs (no overlap); (ii) no displacement of the marble trout's niche; (iii) no niche breadth difference between MTa and MTs; (iv) no niche replacement of the native species by the rainbow trout.

5.2.2. Material and Methods

5.2.2.1. Study area and fish population

Sampling was conducted in 2012 (June) and 2013 (June and September) in the Idrijca River located in South-Western Slovenia. The Idrijca River is a 60km-long tributary of the Soča River. The upper part of Idrijca watershed is mainly covered by deciduous forests (*Fagus sylvatica*) with low human activity. Waterfalls prevent fish movement from downstream to upstream and provide two sectors of interest. In Upper Idrijca (the first sector) a pure marble trout population occurs in allopatry (Berrebi *et al.* 2000; Fumagalli *et al.* 2002). In the second sector, Lower Idrijca, the marble trout occurs in sympatry with rainbow trout (Vincenzi *et al.* 2011). Rainbow trout have been introduced only once in 1962 in Lower Idrijca and there established a self-sustained population. In both stations (allopatry and sympatry), monitoring of the abundance of salmonids has been undertaken twice a year in June and September since 2002.

5.2.2.2. Fish sampling

Sampling surveys were carried out on the whole length of each station starting downstream using a gasoline-powered portable backpack electrofishing unit. Each station session was electrofished two times to produce a multiple-pass removal estimate of trout abundance using Microfish 3.0 (Van Deventer & Platts 1989). More information on the study site can be

found in Vincenzi et al. (2011) and densities in $\text{ind} \cdot \text{ha}^{-1}$ estimated in June and September from 2002 to 2014 for MTa, MTs and RTs are reported in Figure 5-3. We collected for the stable isotopic analysis in 2012 and 2013 fin tissue from 633 fish; 246 from marble trout in allopatry (MTa), 224 from marble trout in sympatry (MTs) and 163 from rainbow trout in sympatry (RTs) (Table 5.1). We divided each population in 3 classes: young of the year (YOY), $\leq 200\text{mm}$ and $> 200\text{mm}$. Benthic invertebrates were collected for stable isotope analyses for baseline correction but stable isotope signatures of invertebrates were not significantly different between sectors for each sampling period thus, we did not correct fish stable isotope signature in this study.

Table 5.1 - Number of fish and their mean total length in mm ($\pm$ standard deviation) for each class at each sample session used in the stable isotopic analysis.

	< 200 mm		> 200 mm		YOY	
	N	TL	N	TL	N	TL
MTa						
June 12	38	137 $\pm$ 34	31	250 $\pm$ 27	-	-
June 13	49	142 $\pm$ 25	28	248 $\pm$ 24	-	-
Sept 13	48	153 $\pm$ 22	31	274 $\pm$ 28	21	75 $\pm$ 5
MTs						
June 12	45	128 $\pm$ 28	21	285 $\pm$ 90	-	-
June 13	46	147 $\pm$ 23	13	269 $\pm$ 55	-	-
Sept 13	57	149 $\pm$ 25	21	248 $\pm$ 29	21	78 $\pm$ 9
RTs						
June 12	36	144 $\pm$ 20	7	280 $\pm$ 59	-	-
June 13	41	141 $\pm$ 28	6	243 $\pm$ 45	-	-
Sept 13	31	160 $\pm$ 20	22	250 $\pm$ 43	20	84 $\pm$ 6

5.2.2.3. Stable isotope analysis

Stable isotopes of carbon and nitrogen are powerful tools for investigating the flow of energy material through biological systems such as food webs. $\delta^{13}\text{C}$ is the indicator of energy source and $\delta^{15}\text{N}$ is the indicator of trophic level (McCutchan *et al.* 2003; Vanderklift & Ponsard 2003). Fin samples and invertebrates' samples were oven dried for 48h at 60°C and ground into a fine homogenous powder using a mill (Spex Certiprep 6750 Freezer/Mill). Stable isotope ratios of carbon and nitrogen were analyzed in a Carlo Erba NC2500 elemental analyzer coupled to a Thermo Finnigan MAT Delta XP isotope ratio mass spectrometer. All stable isotope analyses were performed at the Cornell Isotope Laboratory, Cornell University, USA.

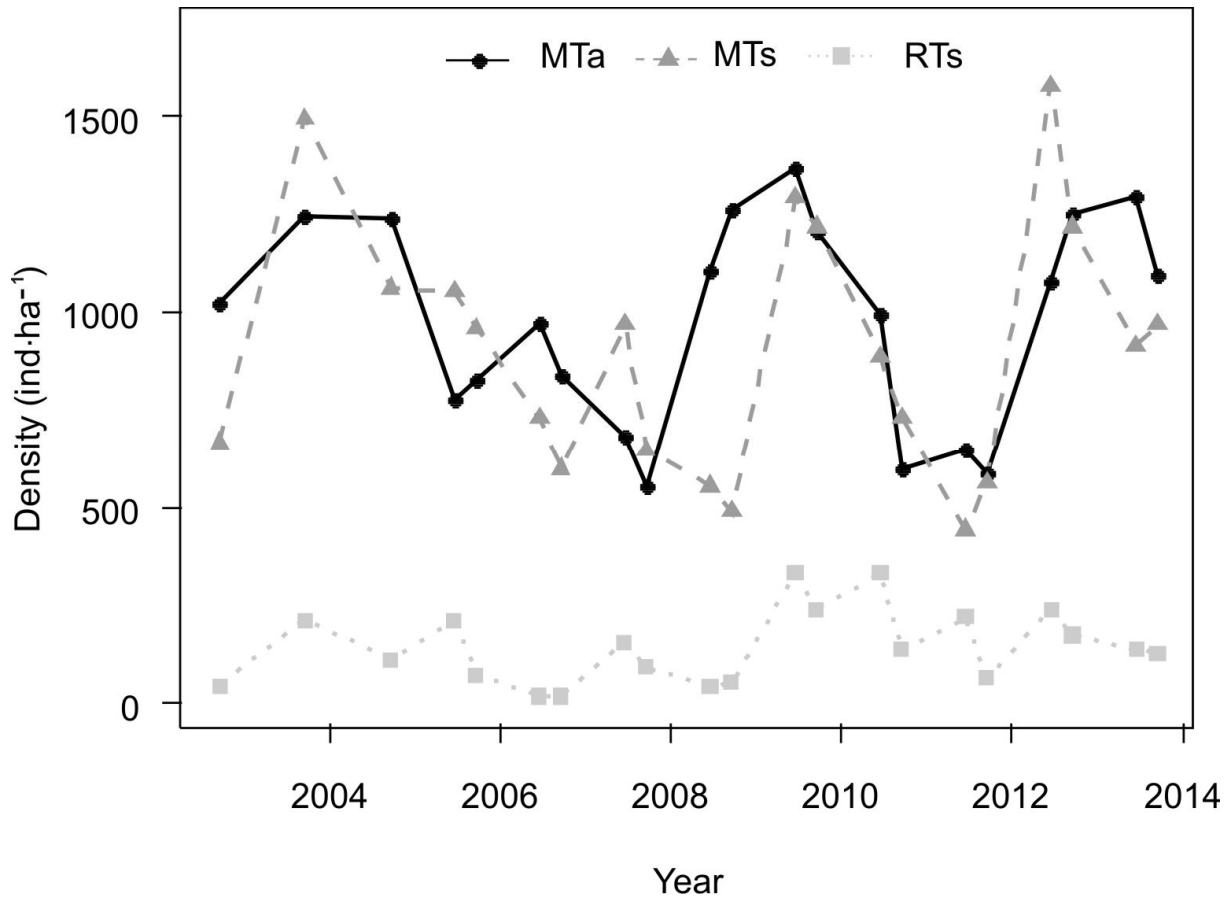


Figure 5-3 Densities of rainbow trout and marble trout (in ind · ha⁻¹) estimated in September and June from 2002 to 2014.

We calculated centroid location differences with a residual permutation procedure (RPP, $n = 9999$, Turner et al. 2010) to assess a potential niche shift coupled with overlap of standard ellipse area with a Bayesian framework (SEA_b, SIBER, Jackson et al. 2011). First, we assessed the potential competitive interaction between MTs and RTs with SEA_b overlaps and niche centroid locations. Then, we investigated the effects of the rainbow trout on marble trout's resource use by focusing on niche centroid location differences and SEA_b overlaps between MTa and MTs. Finally, we compared position of MTa and RT in the bivariate isotopic plot to evaluate a potential trophic niche replacement of the marble trout by the rainbow trout in the food web. We quantified niche breadth for each population by calculating SEA_b (‰) values and we compared the relative size of ellipses between populations for each sampling period and class to assess niche expansion under sympatry. All of these comparisons in centroid locations and SEA_b overlaps were run for each sampling period (June 2012, June 2013 and September 2013) for the three classes and at the population level (i.e. all individuals) for MTa, MTs and RTs.

We assessed differences in trophic position (TP) between MTa and MTs, we converted $\delta^{15}\text{N}$ data for each fish (i) using the formula $[\delta^{15}\text{N}_i - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}]/3.4 + 2$, we calculated the average TP of the overall MTa and MTs populations for each sample period and each class and we used

t-test to assess the statistical significance of each comparison. We used SIBER (Jackson *et al.* 2011) to compare statistically SEA areas. All statistical analyses were performed using R (3.1.0 version, R Core Team 2013) and ‘siar’ package (Parnell *et al.* 2010) for stable isotope metrics analysis.

5.2.3. Results

5.2.3.1. Resources partitioning in sympatry

In June 2012, centroids niche of MTs and RTs did not occupy different locations either at the population level or for the two size-classes (Table 5.2). This was consistent with substantial SEA_b overlaps recorded at the population level (59%) which was mainly due to trophic similarity between MTs and RTs < 200 mm trout (SEA_b overlap: 62%, Figure 5-4, Table 5.3). In June 2013, centroid locations differed between MTs and RTs for the overall populations and also for the two size-classes which was consistent with the very low overlap for the overall populations (5%) (Figure 5-4). MTs and RTs niche centroid locations differed in September 2013 although we observed a slight overlap (25%) for the overall populations (Figure 5-4, Table 5.2, Table 5.3). Trophic niche breadths [as standard ellipse area (SEA)] were not significantly different between MTs and RTs for overall comparisons for each sampling periods (Table 5.4). For YOY, we observed significant differences in niche centroids location but no overlap and no difference in niche breadths (Figure 5-5, Table 5.2, Table 5.3, Table 5.4).

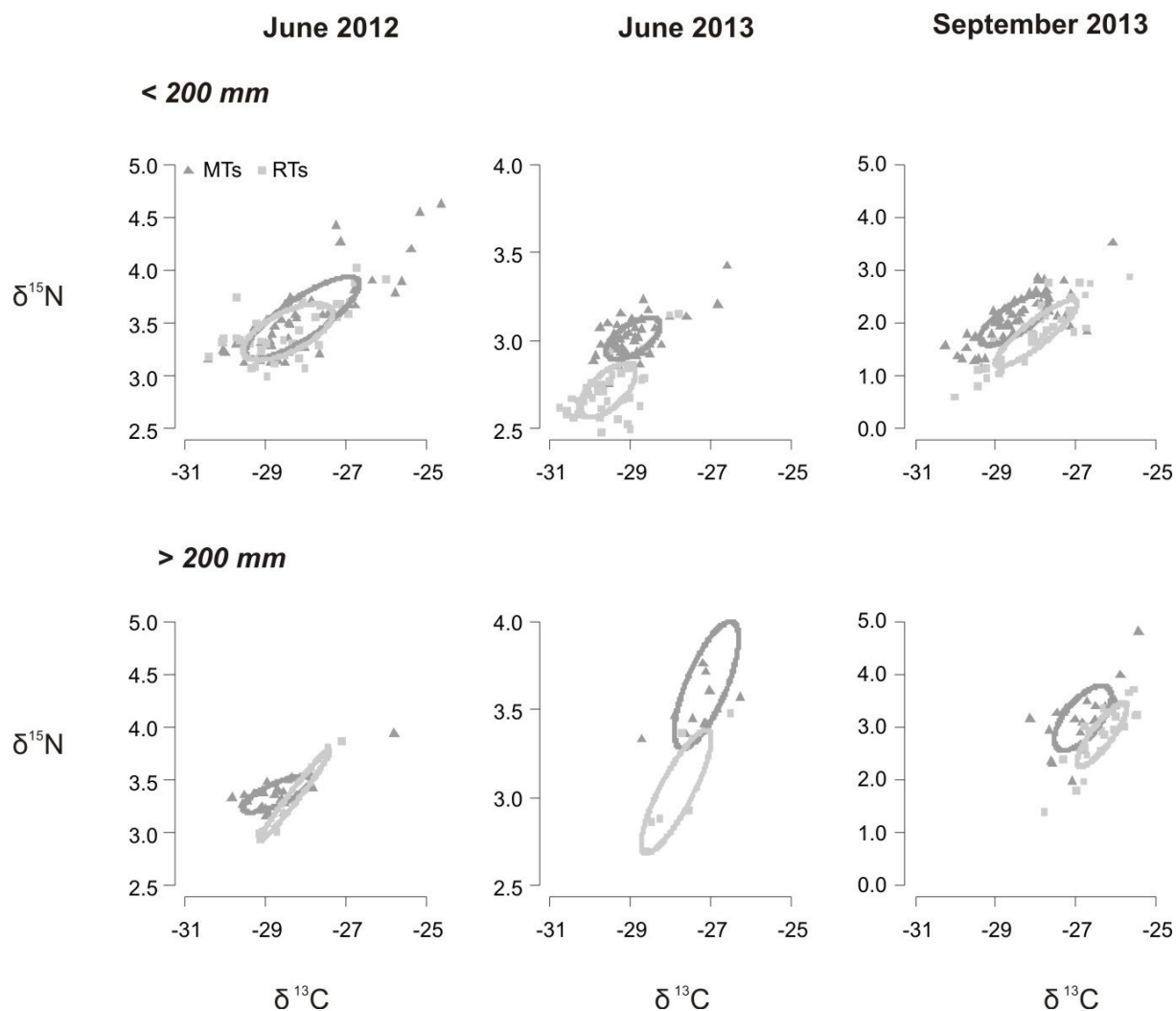


Figure 5-4 - Stable isotope bi-plots and niche overlaps between *S. marmoratus* in sympatry (MTs, dark grey triangles) and *O. mykiss* in sympatry (RTs, light grey squares) for < 200 mm trout (upper panels) and > 200 mm trout (lower panels) in June 2012, June 2013 and September 2013. Standard ellipses areas (dietary niche breadth) are represented with a solid dark grey line for MTs and solid light grey for RTs. Note differences in scales on the $\delta^{15}\text{N}$ axis.

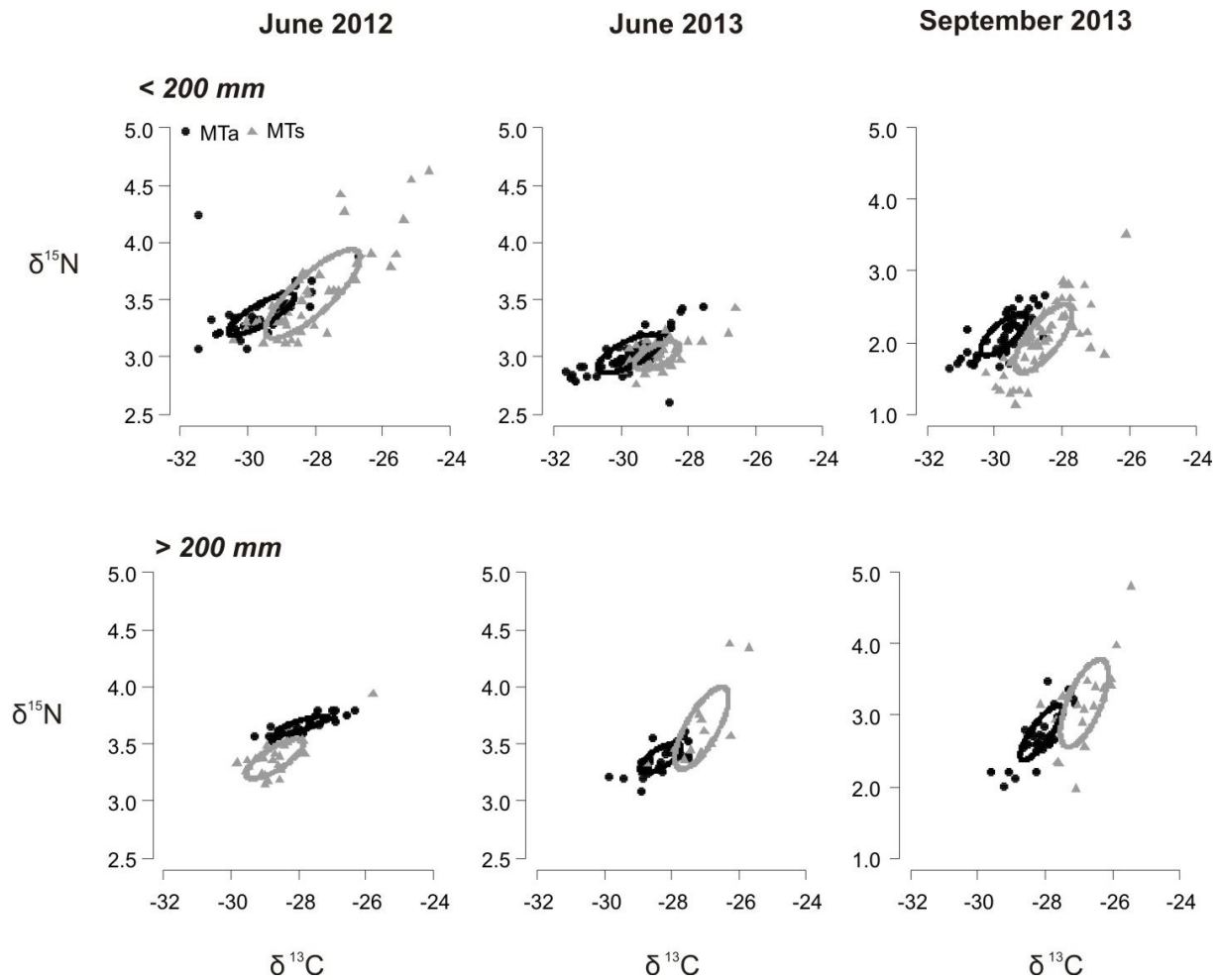


Figure 5-5 - Niche segregation and niche shift on stable isotope bi-plot of YOY *S. marmoratus* in allopatry (MTa, black circles), *S. marmoratus* in sympatry (MTs, dark grey triangles) and *O. mykiss* in sympatry (RTs, light grey squares) with their dietary niche breadth (standard ellipse area) where solid black line is MTa, solid dark grey line is MTs and solid light grey is RTs.

Table 5.2 - Comparisons of niche centroid locations of the overall populations and each class for each sampling period between MTs-RTs, MTa-MTs and MTa-RTs. Significant results ($\alpha < 0.05$) are displayed in bold.

	Sampling period	Population	<200mm	>200mm	YOY
MTs - RTs	June 12	0.52	0.18	0.23	-
	June 13	<0.01	<0.001	<0.01	-
	Sept 13	<0.01	<0.05	<0.01	<0.05
MTa-MTs	June 12	<0.01	<0.001	<0.001	-
	June 13	<0.001	<0.001	<0.001	-
	Sept 13	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
MTa-RTs	June 12	<0.05	0.001	0.13	-
	June 13	<0.001	<0.05	<0.05	-
	Sept 13	<0.001	<0.001	<0.001	<0.01

5.2.3.2. Niche shift for marble trout

For each class and overall at the population level we observed differences in centroid locations for the three sampling periods (Table 5.2). Moreover, we observed low overlap between MTa and MTs with the maximum overlap observed in June 2012 at the population level of 20% (Figure 5-6, Table 5.3). Differences in centroid locations and low overlap indicated niche shift between the MTa and MTs (Figure 5-6).

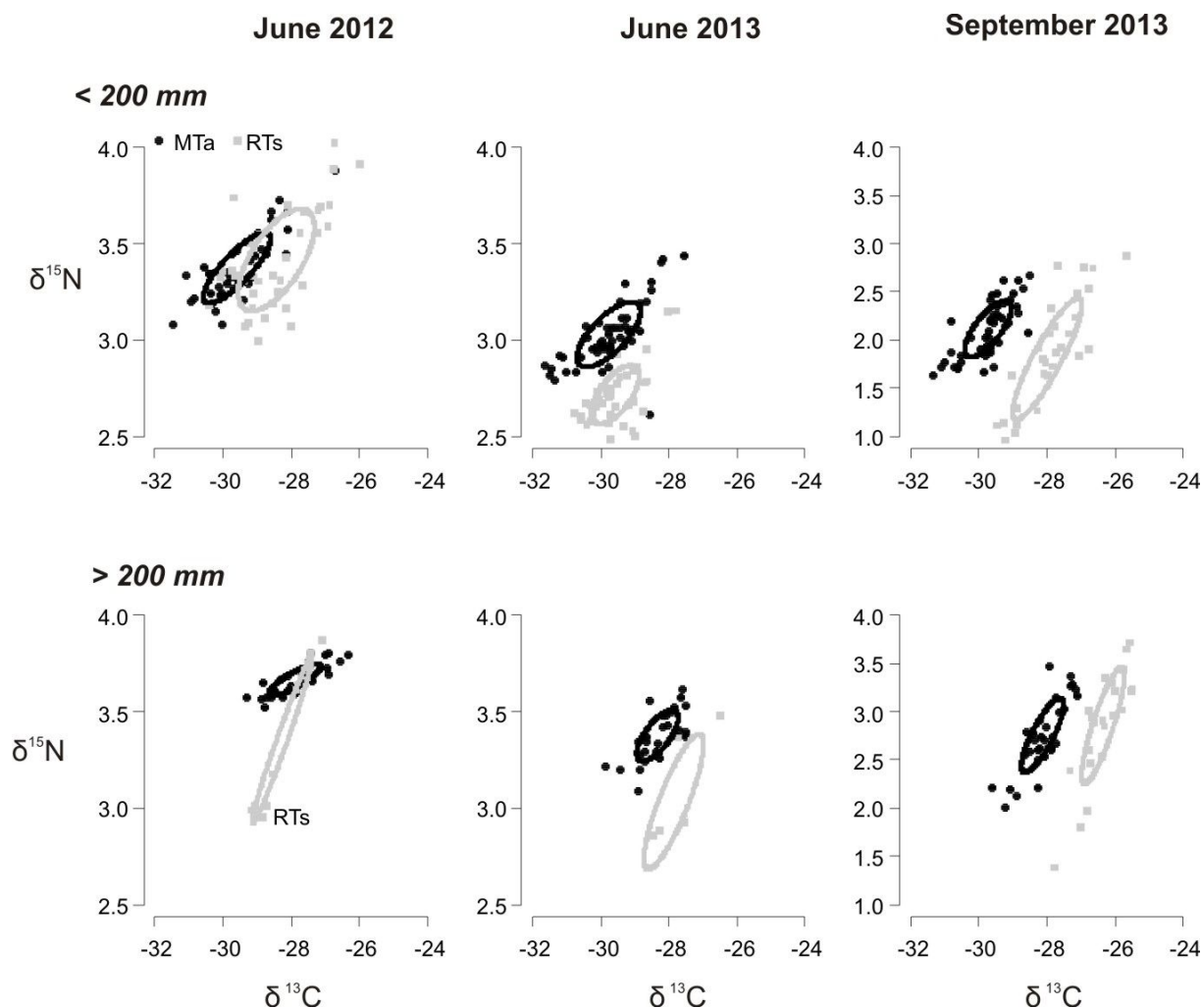


Figure 5-6 - Niche shift on stable isotope bi-plots between *S. marmoratus* in allopatry (MTa, black circles) and in sympatry (MTs, dark grey) for < 200 mm trout (upper panels) and > 200 mm trout (lower panels) in June 2012, June 2013 and September 2013. Standard ellipses areas (dietary niche breadth) are represented with a solid black line for MTa and solid dark grey for MTs. Note differences in scales on the $\delta^{15}\text{N}$ axis.

At the population level, we observed a significant niche expansion from 1.4 to 1.6 times for MTs compared to MTa for the three sampling periods (Table 5.4). We observed significant broader niche for < 200 mm MTs both in June 2012 and September 2013 (1.7 and 1.5 times, respectively). Our results showed larger niche for > 200 mm MTs both in June 2013 and September 2013 (2.1 and 1.8 times, respectively). The niche of MTs YOY was 1.8 greater than MTa YOY during fall 2013 (Figure 5-5, Table 5.4).

Table 5.3 - Trophic niche overlap (%) between of the overall populations and each class for each sampling period between MTs-RTs, MTa-MTs and MTa-RTs

	Sampling period	Population	<200mm	>200mm	YOY
<i>MTs - RTs</i>					
	June 12	59	62	6	-
	June 13	5	0	1	-
	Sept 13	25	3	3	0
<i>MTa-MTs</i>					
	June 12	20	7	0	-
	June 13	3	4	1	-
	Sept 13	0	0	0	0
<i>MTa-RTs</i>					
	June 12	16	8	2	-
	June 13	0	0	0	-
	Sept 13	0	0	0	0

Trophic positions (TPs) of MTa and MTs of overall populations were not significantly different in either in June 2012 or June 2013 ($t = -0.7$, $df = 108$, $p = 0.94$, $TP_{MTs}=3.87$, $TP_{MTa}=3.87$ and $t = -0.3$, $df = 99$, $p = 0.76$, $TP_{MTs}=3.57$, $TP_{MTa}=3.57$, respectively). There was no difference in TP in September 2013 ($t = 1.3$, $df = 188$, $p = 0.18$, $TP_{MTs}=3.48$ and $TP_{MTa}=3.44$). Differences in TP of MTa and MTs for trout < 200 mm were significant in June 2012 ($t = 2.2$, $df = 62$, $p < 0.05$) with a higher TP for MTs ($TP_{MTs}=3.89$ and $TP_{MTa}=3.82$), but not in June 2013 and September 2013 ($t = -0.1$, $df = 93$, $p = 0.87$; $t = 1.6$ $TP_{MTs}=3.53$, $TP_{MTa}=3.53$ and $df = 95$, $p = 0.10$, $TP_{MTs}=3.49$ and $TP_{MTa}=3.43$, respectively). For bigger fishes, TP between MTa and MTs were always different with a higher TP for MTa in June 2012 ($t = -7.1$, $df = 28$, $p < 0.001$, $TP_{MTs}=3.83$ and $TP_{MTa}=3.91$). For both June and September 2013, trophic position of MTs was higher than MTa ($t = 2.5$, $df = 13$, $p < 0.05$, $TP_{MTs}=3.71$, $TP_{MTa}=3.63$ and $t = 4.0$, $df = 31$, $p < 0.001$, $TP_{MTs}=3.82$, $TP_{MTa}=3.64$, respectively). TPs were not different for MTa YOY and MTs YOY ($t = 1.04$, $df = 32$, $p = 0.30$, $TP_{MTs}=3.12$ and $TP_{MTa}=3.08$).

Table 5.4 Trophic niche breadth (SEAb, ‰) of the overall populations and each class by sampling period for MTs/RTs, MTa/MTs and MTa/RTs comparisons. Significant statistical differences in niche are displayed with *, values in parentheses are the ratios MTs SEAb/RTs SEAb, MTa SEAb/MTs SEAb and MTa SEAb/RTs SEAb when niche breadths were significantly different.

	Sampling period	Population	<200mm	>200mm	YOY
<i>MTs</i>	-				
<i>RTs</i>					
	June 12	1.06/1.02	1.35/1.10	0.95/1.82	-
	June 13	1.46/1.44	0.51/0.57	1.29/1.94	-
	Sept 13	2.08/2.47	1.02/1.32	1.36/1.07	1.78/1.79
<i>MTa-MTs</i>					
	June 12	0.75/1.06* (1.4)	0.80 / 1.35* (1.7)	0.62/0.90	-
	June 13	0.88/1.46* (1.6)	0.34/0.19	0.60/1.29* (2.1)	-
	Sept 13	1.41/2.07* (1.5)	0.66/1.02* (1.5)	0.75/1.36* (1.8)	0.96/1.78* (1.8)
<i>MTa-RTs</i>					
	June 12	0.75/1.03* (1.4)	0.80/1.09	0.65/1.82* (2.8)	-
	June 13	0.89/1.45* (1.6)	0.70/0.57	0.60/1.93* (3.2)	-
	Sept 13	1.42/2.47* (1.7)	0.65/1.33* (2.0)	0.76/1.07	0.96/1.78* (1.9)

5.2.3.3. Absence of trophic replacement

Niche centroids of MTa and RTs for trout > 200 mm were not different in June 2012 (Table 5.2) and the overlap was really low (2%, Table 5.3). Niche centroids were significantly different for < 200 mm trout and the overall populations for the same year. For other sampling periods niche centroids were different and we did not observe any overlap for each class (Figure 5-7, Table 5.2, Table 5.3). RTs occupied a different trophic niche than MTa that showed the RTs did not usurp the MTa niche. For the overall populations, RTs displayed a larger niche (from 1.4 to 1.7 times) than MTa (Table 5.4).

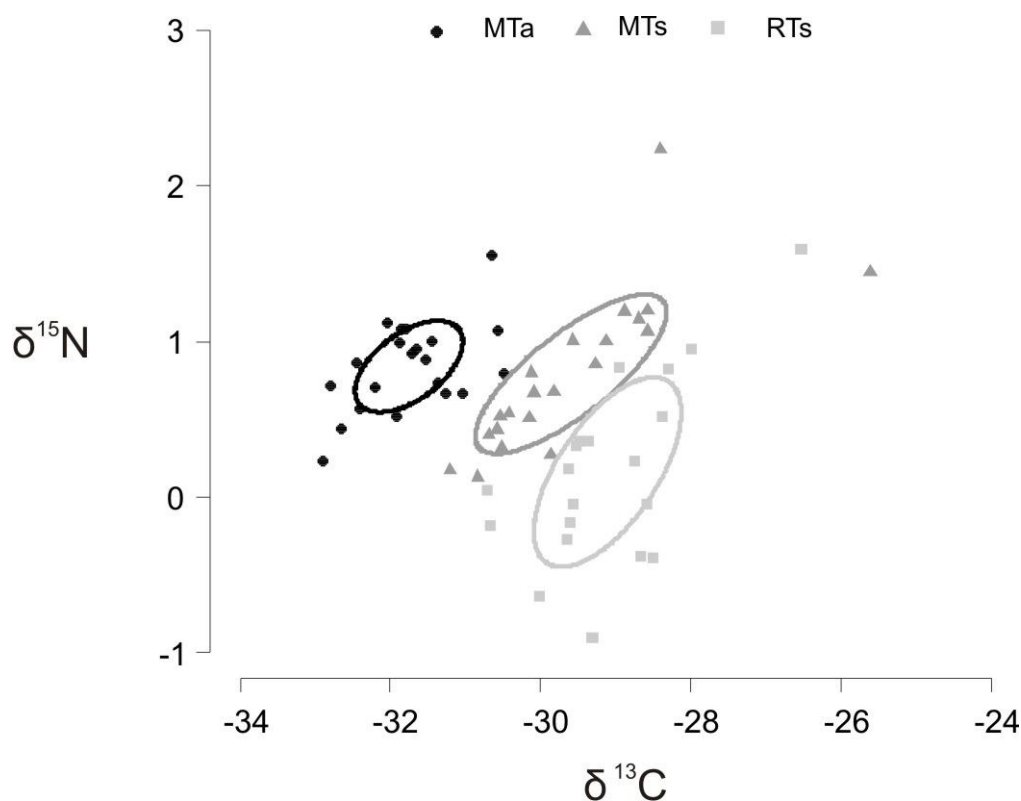


Figure 5-7 Stable isotope bi-plots of *S. marmoratus* in allopatry (MTa, black circles) and *O. mykiss* in sympatry (RTs, light grey squares) for < 200 mm trout (upper panels) and > 200 mm trout (lower panels) in June 2012, June 2013 and September 2013. Standard ellipses areas (dietary niche breadth) are represented with a solid black line for MTa and solid light grey for RTs. Note differences in scales on the $\delta^{15}\text{N}$ axis.

5.2.4. Discussion

Since a previous study showed that growth and survival of marble trout was not affected by the presence of sympatric rainbow trout (Vincenzi *et al.* 2011), we expected separated trophic niches between the two species and no ecological consequence for the marble trout arising from the resource partitioning. However, only one of our four hypotheses was supported by the results of our study: the absence of trophic displacement of marble trout by rainbow trout.

5.2.4.1. Niche overlap between MTs and RTs

In June 2012 we did not find niche segregation between MTs and RTs but trophic niches overlapped showing resource sharing between the two species particularly for the < 200 mm fish. Studies have often shown diet similarities between native and non-native river salmonids (Dunham *et al.* 2000; Hilderbrand & Kershner 2004; McHugh *et al.* 2008). However, in June and September 2013, trophic niches were highly segregated between MTs and RTs. Trophic niche segregation between native and non-native salmonids has been generally observed in lakes with pelagic and littoral feeding areas (Langeland *et al.* 1991; Eloranta, Nieminen & Kahilainen 2014).

In streams, the two different feeding areas for salmonids are pools and riffles; unfortunately stable isotope signatures of macro-invertebrates living in these two places were too similar to explore the segregation in feeding areas between the two salmonid species. However, drift of terrestrial invertebrates represent an ecological opportunities for trout and the reliance of the rainbow trout on terrestrial subsidies is well documented (Nakano *et al.* 1999; Nakano & Murakami 2001; Baxter *et al.* 2007). This can explain the niche segregation between MTs and RTs in our study.

5.2.4.2. Niche shift for the marble trout

Contrary to our expectations, we observed centroids shifts and low trophic niche overlaps (20% maximum) between MTa and MTs for the three classes (< 200 mm, > 200 mm and YOY). These results indicated a shift of the trophic niche of marble trout occurring in sympatry with rainbow trout in each of the three sampling periods. Thus, all classes of marble trout displayed a shift in resource use when living in sympatry with rainbow trout. However, trophic niche shift patterns between coexisting native and non-native species often result in a niche divergence (Miyasaka, Nakano & Furukawa-Tanaka 2003; Mason *et al.* 2005; Tran *et al.* 2015). Surprisingly, our results showed a niche convergence of the MT to the RTs. The convergence of niches of native and non-native salmonids has been rarely been found. Cucherousset *et al.* (2007) found niche convergence between the native *Salmo trutta* and the non-native *Salvelinus fontinalis* and proposed behavioural interactions as the mechanism driving the observed convergence. Previous studies demonstrated the ability of fish to copy (social learning) other individuals to guide their foraging behaviour (Pike & Laland 2010; Pike *et al.* 2010).

In our case, we observed a higher trophic position for large MTs compared to MTa in 2013 when MTa and MTs niches were completely separated. Moreover, the increase of $\delta^{13}\text{C}$ highlights a change in the relative contribution of diet resources (Post 2002a; McCutchan *et al.* 2003) and this might be due to the integration of the rainbow trout as a new prey in the marble trout's diet. However, for smaller trout, the shift on carbon signatures was not always associated with higher trophic position for the MTs. The behavioural hypothesis might explain the shift observed for < 200 mm and YOYs.

5.2.4.3. Absence of niche replacement

The trophic shift observed in marble trout was not the result of an ecological replacement of the native species by the non-native one. This was in agreement with our hypothesis due to the neutral effect of rainbow trout on marble trout growth and survival (Vincenzi *et al.* 2011).

5.2.4.4. Niche breadth expansion for the native species in sympatry

As the realised trophic niche is generally smaller than the fundamental niche and as an obvious competitive interaction existed between the native and non-native species (at least in 2012) we expected a smaller niche for MTs than MTa. However, we found a broader trophic niche for MTs compared to MTa populations for all sampling periods suggesting a niche expansion occurring in sympatry for the marble trout. In September 2013, the MTs YOY displayed a niche almost twice bigger than MTa YOY. Niche size of < 200 mm MTa were around one and a half smaller than < 200 mm MTs. As we studied two freshwater salmonid species with trophic similarities and interspecific competition might be close to intraspecific competition. Since intraspecific competition leads to an increased in resource use diversity in populations (Svanbäck & Bolnick 2007; Araújo *et al.* 2011) we might say that interspecific competition between marble trout and rainbow trout increased the trophic niche of the native species. Moreover, it has been shown recently that in marble trout, < 200 mm fish led to an increase of trophic niche breadth (Musseau *et al.*) that is consistent with observed overlap of 62% between < 200 mm trout MTs and RTs.

5.2.5. Conclusions and perspectives

Our results on trophic niches shed light on unexpected ecological consequences of the rainbow trout on the native marble trout. The self-reproducing rainbow trout population of Lower Idrijca leads to a shift in trophic niche of the native marble trout, however, this diet shift is not associated with deleterious effect on survival, growth rate or fish density (Vincenzi *et al.* 2011). Density of rainbow trout in sympatry with marble trout is stable and really low (143 ± 91 ind $\cdot$ ha $^{-1}$ between 2002-2014) compared to three populations occurring in sympatry with hybrid trout (Kozjak: 550 ± 243.8 ind $\cdot$ ha $^{-1}$ between 2008-2013; Dabreck: 750 ± 388.2 ind $\cdot$ ha $^{-1}$ between 2008-2014 and Hotenja: 428 ± 267.8 ind $\cdot$ ha $^{-1}$ between 2008-2014) and to the self-sustaining rainbow trout population in allopatry in the So a basin (Godi a: 1290.6 ± 813.4 ind $\cdot$ ha $^{-1}$ between 2010 and 2014) showing that the trophic interactions between hybrid trout and rainbow trout might be different in these sites than in our study site with marble trout.

These insights deserve further study on diet composition and piscivory rate; however stable isotope analysis cannot discriminate species. It would be useful to complete knowledge on predation with barcoding analysis to precise which species of trout can be found in stomach content or in faeces (Parsons *et al.* 2005).

Chapitre 6

Discussion et perspectives





“The fish is mute, expressionless,

The fish doesn’t think because the fish knows everything”

Emir Kusturica & Iggy Pop

This is a film. 1993

Les principaux objectifs de cette thèse étaient d’évaluer la variabilité trophique chez la truite marbrée et de comprendre les mécanismes à l’origine de la diversité fonctionnelle de cette espèce aux échelles individuelle et populationnelle sur plusieurs années. Grâce à l’outil isotopique, nous avons pu démontrer la forte plasticité trophique de ce salmonidé dans le milieu naturel. Dans la dernière partie de cette thèse, les résultats principaux des différents chapitres sont discutés et de nouvelles perspectives sont présentées.

6.1. La variabilité intraspécifique et ses mécanismes

6.1.1. Shifts ontogénétiques chez les truites

Les résultats des différents chapitres ont tout d’abord mis en évidence une forte variabilité intra-individuelle. Comme pour de nombreuses autres espèces, la taille du corps et la croissance des individus sont les principaux facteurs déterminant l’évolution du régime alimentaire (Werner 1988; Mittelbach & Persson 1998; Woodward *et al.* 2005; Brose *et al.* 2006). De ce fait, la variabilité trophique intra-individuelle dépend de l’échelle temporelle à laquelle elle est considérée (pluriannuelle, annuelle, saisonnière) et du stade de développement des organismes (Vander Zanden *et al.* 2013; Novak & Tinker 2015). Les tendances observées indiquent que les truites immatures consomment essentiellement des invertébrés aquatiques et des invertébrés terrestres présents dans la dérive (**Chapitre 3** et **Chapitre 4**). En revanche, les truites matures deviennent plus cannibales au cours de leur ontogénie. Ces résultats mettent en évidence que les populations de truites marbrées ne sont pas constituées d’individus s’étant spécialisés au cours du temps mais que leur régime alimentaire change au cours du temps (**Chapitre 3**). Notre étude

révèle que le changement de régime alimentaire n'est cependant pas déterminé par l'évolution de la compétition et du risque de prédation mais que la plupart des organismes sont des généralistes (**Chapitre 3**, Araújo, Bolnick & Layman 2011). Seule la variabilité intra-individuelle de la position trophique des truites matures est corrélée à l'évolution de la disponibilité des proies (truites < 150 mm) renforçant le caractère opportuniste pour ces individus.

6.1.2. Variabilité interindividuelle

La variabilité trophique entre les individus est stable dans le temps à la fois dans l'utilisation des ressources carbonées et dans la position trophique des individus. Cette variabilité est déterminée par les facteurs démographiques qui caractérisent chacune des populations et particulièrement leur structure en taille. En effet, nos résultats révèlent une différence fonctionnelle entre les individus immatures et matures (**Chapitre 2**). Alors que la densité de truites immatures a un effet positif sur la majorité des métriques fonctionnelles considérées, la densité de truites matures affecte négativement ces mêmes métriques. Les effets respectifs des densités d'individus immatures et matures sont modulés par les contraintes environnementales de chaque station (**Chapitre 2** et **Chapitre 4**). De manière générale, les petits individus consomment essentiellement des invertébrés aquatiques alors que les plus gros ont propension au cannibalisme. Ces résultats rejoignent les observations réalisées sur la truite commune piscivore en lac (L'Abée-Lund *et al.* 1992; Jensen *et al.* 2012).

6.1.3. Mécanismes impliqués dans la variabilité trophique

L'ensemble des résultats de cette thèse suggère l'importance des apports d'origine terrestre pour expliquer la variabilité intraspécifique chez la truite marbrée. Alors que le fonctionnement des cours d'eau forestiers est étroitement lié à la ripisylve qui les borde (Vannote *et al.* 1980), la relation entre le milieu terrestre et le milieu aquatique est renforcée dans notre étude par la pente des bassins versant et des berges des ruisseaux. Lorsque les pentes sont importantes, l'ouverture de la canopée est très faible et la végétation recouvre le lit des cours d'eau. De plus, les fortes pentes végétalisées favorisent les chutes d'arbres dans l'eau et la densité de bois dans le système aquatique (Figure 6-1).

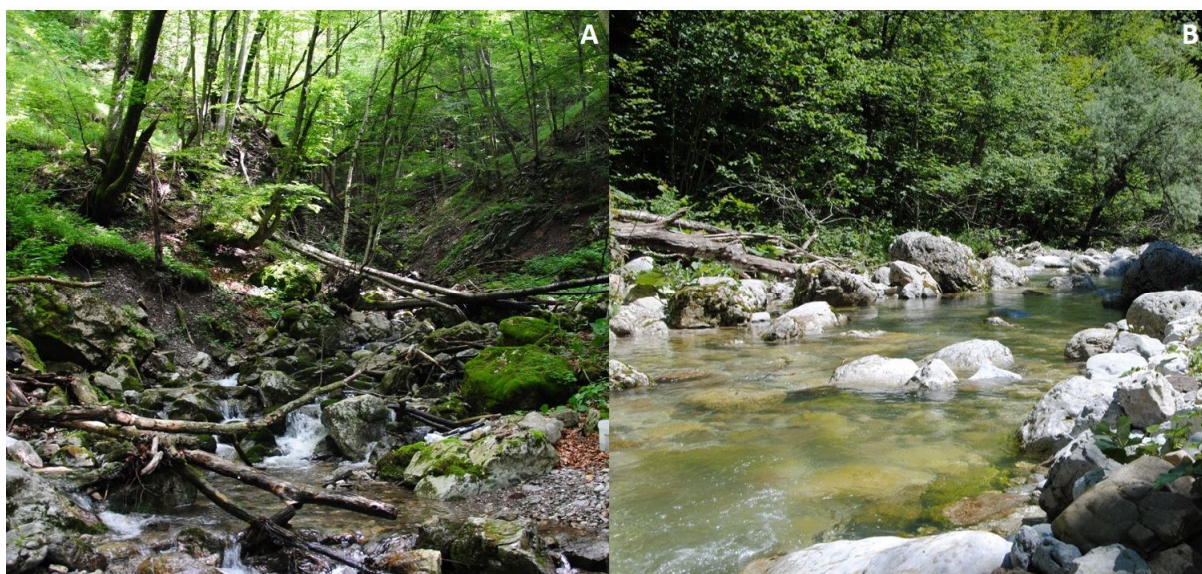


Figure 6-1 – Situations contrastées entre deux stations. A Huda Grapa (A), les pentes abruptes et végétalisées facilitent l’apport de la matière terrestre dans le cours d’eau alors qu’à Upper Idrijca (B), les berges plates et la forte ouverture de la canopée laissent entrer la lumière ce qui favorise le développement de biofilm sur les galets.

Dans le **Chapitre 2** de ce manuscrit, nous avons effectivement démontré l’importance des pentes des bassins versants et des cours d’eau sur la diversité du spectre de carbone utilisé par les truites immatures des différentes populations (Figure 2-4). Dans le **Chapitre 3**, la variabilité individuelle observée chez les truites immatures indique qu’au cours de leur croissance les organismes intègrent de plus en plus de proies terrestres dans leur régime alimentaire. Les conclusions de ces deux chapitres montrent que les invertébrés aquatiques représentent une part importante du régime alimentaire des truites marbrées < 200 mm, en accord avec des résultats obtenus précédemment chez la truite commune (Gustafsson, Bergman & Greenberg 2010; Gustafsson, Greenberg & Bergman 2012; Evangelista *et al.* 2014) et d’autres espèces de Salmonidés (Hunt 1975; Cada, Loar & Cox 1987; Wipfli 1997).

Le flux d’invertébrés terrestres vers le système aquatique est favorisé par un couvert végétal dense ainsi que par la présence de bois mort dans le lit des cours d’eau (Wipfli 1997; Kawaguchi & Nakano 2001; Baxter, Fausch & Carl Saunders 2005). La dérive des invertébrés terrestres dans les cours d’eau représente une ressource importante pour les Salmonidés (Baxter *et al.* 2005). Alors que des études montrent que les truites les plus grosses consomment plus d’invertébrés terrestres que les plus petites (Gustafsson *et al.* 2010), nos travaux suggèrent que les truites immatures consomment plus d’invertébrés terrestres (**Chapitre 2**). De plus, les résultats du **Chapitre 4** soulignent que l’intensité du cannibalisme chez la truite marbrée n’est pas contrôlée par la biomasse des invertébrés aquatiques disponibles dans le cours d’eau mais pourrait être conditionnée par les apports en invertébrés du milieu terrestre. En effet, la fermeture de la canopée est un des principaux facteurs favorisant le cannibalisme chez les prédateurs mesurant

entre 200 et 250 mm (20,7 % de la variance expliquée) et supérieurs à 250 mm (18,9 % de la variance expliquée). Ces résultats pourraient être indirectement expliqués par le comportement de chasse des truites marbrées et notamment celui des truites immatures. Comme d'autres Salmonidés, les truites marbrées sont des chasseurs réagissant aux stimuli visuels. Plus visibles pour leurs prédateurs lorsqu'elles sont mobiles et positionnées en surface pour capturer les invertébrés terrestres, les truites immatures constitueraient des proies potentielles pour les cannibales (Figure 6-1).

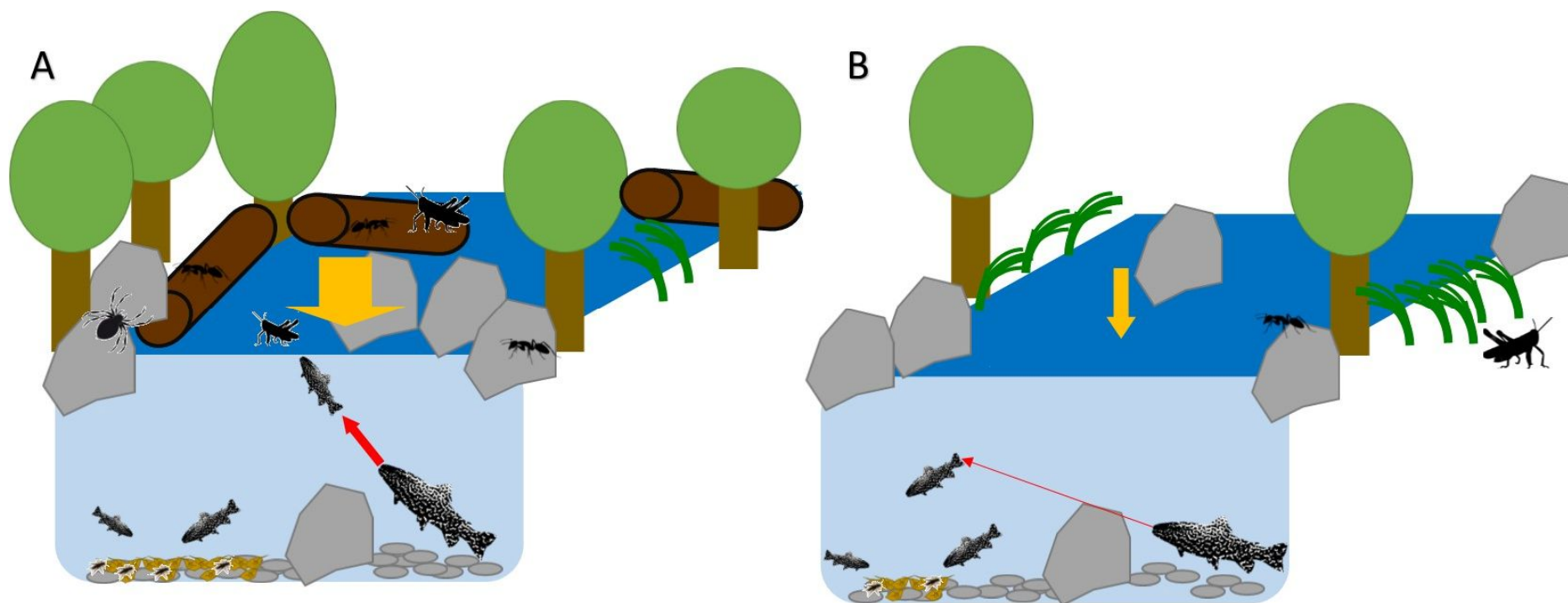


Figure 6-2 – Mécanismes impliqués dans la variabilité intraspécifique et favorisant le cannibalisme (flèches rouges) dans les populations de truites marbrées. Les croquis A et B illustrent deux situations contrastées en termes de flux de matière terrestre (flèches jaunes) vers le système aquatique. La situation A représente un cours d'eau bordé par une ripisylve dense et dont le lit mineur est parsemé de troncs d'arbre en décomposition. La densité d'invertébrés terrestres est importante tout comme la chute de ces invertébrés dans l'eau. Certains immatures consomment à la surface les organismes de la dérive. L'activité de ces individus les rend plus visibles pour les cannibales. La situation B représente un cours d'eau dont la végétation riveraine est majoritairement composée d'herbacées, les invertébrés terrestres sont peu présents, par conséquent les truites consomment des invertébrés aquatiques, le cannibalisme est moins présent.

6.2. Cannibalisme et piscivorie : implications pour la truite marbrée

6.2.1. Avantages énergétiques et résistance biotique

Notre étude sur le régime alimentaire de la truite marbrée a confirmé le fort caractère cannibale de cette espèce avec des taux moyens variant de 7 à 32 % à l'échelle des populations et de 0 à 68 % chez les individus (**Chapitre 4**). Bien qu'il soit largement répandu dans le monde animal et en particulier chez les poissons (Fox 1975; Smith & Reay 1991; Byström 2006; Persson & de Roos 2006), le cannibalisme est pour l'instant très peu documenté chez les Salmonidés de rivière. A notre connaissance, une seule étude sur la truite commune dans un cours d'eau norvégien fait état d'actes de cannibalisme par les gros individus sur des 0⁺ (Vik *et al.* 2001).

La consommation d'une truite représente un gain énergétique très important pour un cannibale (**Chapitre 4**). Nous montrons que c'est la densité de truites de taille inférieure aux cannibales qui favorise le cannibalisme chez la truite marbrée. En effet, le taux de cannibalisme des truites comprises entre 200 et 250 mm est principalement favorisé par la densité de proies < 75 mm alors que les > 250 mm sont influencés par la densité de 100 - 169 mm (**Chapitre 4**).

Les truites marbrées en sympatrie avec la truite arc-en-ciel ont une position trophique plus haute que celle des truites marbrées en allopatrie. Dans cette situation de sympatrie (Lower Idrijca), la densité de truites arc-en-ciel est inférieure aux autres populations de cette espèce présentes en Slovénie (**Chapitre 5**, Stankovi , Crivelli & Snoj 2015). Ces résultats indiquent que la truite marbrée est plus piscivore en sympatrie ce qui pourrait lui conférer une forme de résistance biologique face à la truite arc-en-ciel et limiter le développement démographique de l'espèce exotique. En effet, les prédateurs généralistes sont souvent déterminants dans le succès d'une introduction biologique (Levine, Adler & Yelenik 2004; Ward, Nislow & Folt 2008). Des études complémentaires seront bientôt conduites afin de déterminer les taux de piscivorie chez les deux espèces et de différencier la prédation inter- et intraspécifique (Figure 6-3). Lors des pêches électriques, la nageoire adipeuse a été prélevée sur toutes les truites nouvellement marquées et des analyses génétiques sont en cours pour identifier chaque individu grâce à des marqueurs individuels nommés *Single Nucleotid Polymorphism* (SNPs, Anderson & Garza 2006). Des fèces ont été également collectées et seront analysées pour y retrouver les SNPs. L'objectif est d'identifier l'individu consommé et de préciser la taille maximale des proies ingérées (à partir des mesures de tailles issues des captures-recaptures régulièrement effectuées).



Figure 6-3 Truite marbrée de 472 mm (14 ans) échantillonnée à Lower Idrijca en juin 2014 avec une proie de grande taille dans la bouche (A) et récolte des fèces d'une truite arc-en-ciel pour l'analyse moléculaire (B).

6.2.2. Conséquences du cannibalisme

La cannibalisme chez l'espèce étudiée n'est pas une interaction ponctuelle et accidentelle mais est présent dans toutes les populations (**Chapitre 4**). Les conséquences du cannibalisme sur la dynamique des populations naturelles peuvent être classées dans quatre catégories (Claessen *et al.* 2004). Tout d'abord, il s'agit d'une interaction trophique densité-dépendante qui agit selon un modèle proies-prédateurs et participe à la *régulation* des effectifs des populations (Diekman *et al.* 1986; Claessen *et al.* 2004). De plus, la relation entre le taux de fécondité et le taux de mortalité dans les populations peut engendrer une *déstabilisation* des populations plus ou moins importante en fonction de la périodicité des cycles des effectifs des cannibales et de leurs proies (de Roos, Persson & McCauley 2003). Un taux de mortalité supérieur au taux de fécondité dans une population peut conduire à la disparition de cette dernière (scénario du chaos) (Claessen *et al.* 2004). En revanche, dans les systèmes où le cannibalisme n'est pas la seule interaction densité-dépendante, il peut *stabiliser* les effectifs et réduire les cycles proies-prédateurs dans les populations (Claessen *et al.* 2000; Andersson *et al.* 2007). Enfin, le compromis entre les effets positifs (gains énergétiques pour les cannibales et diminution de la compétition) et négatifs (mortalité des individus) du cannibalisme peuvent mener à un état de *bi-stabilité* (Claessen *et al.* 2004). Ce compromis semble prévaloir chez la truite marbrée.

La compréhension des conséquences du cannibalisme sur la dynamique des populations de truite marbrée implique de déterminer les classes de taille auxquelles appartiennent les proies et le nombre de truites consommées. En effet, les conséquences ne seront pas les mêmes si les proies

sont des 0⁺, des individus immatures ou des individus participant activement à la reproduction. Même si le nombre de 0⁺ n'a pas été pas quantifié en juin (individus émergents trop petits), il est peu probable, compte tenu des modèles bioénergétiques testés (scénario 1) que les cannibales consomment exclusivement les truites < 75 mm. En revanche, les résultats des scénarios 3 et 4 (consommation d'individus 100 – 170 mm et > 170 mm) sont plus en accord avec la dynamique des populations (**Chapitre 4**).

Le taux de cannibalisme des prédateurs compris entre 200 et 250 mm est principalement favorisé par la densité de truites < 75 mm alors que celui des > 250 mm est influencé par la densité des truites 100 - 169 mm (**Chapitre 4**). Ces résultats peuvent être discutés dans le cadre théorique du *lifeboat mechanism*. En effet, ce concept permet d'expliquer et de comprendre l'intérêt du cannibalisme face au compromis : gain énergétique *vs.* mortalité dans les populations cannibales (van den Bosch *et al.* 1988; Cushing 1991). Le *lifeboat mechanism* est un cas particulier de bi-stabilité qui permet aux populations cannibales de survivre là où des populations non-cannibales disparaîtraient face à des conditions de ressources alimentaires réduites (Claessen *et al.* 2004). Ce mécanisme est possible si les coûts du cannibalisme (mortalité) sont plus faibles que ses bénéfices (gain énergétique investi dans la reproduction). Cela implique que les proies consommées soient des juvéniles et que les cannibales soient matures. Le principe suppose que les proies et les cannibales aient des régimes alimentaires différents et que les proies consomment des ressources peu accessibles pour les cannibales. En consommant des juvéniles, les cannibales bénéficient d'une ressource trophique énergétiquement plus intéressante que les proies alternatives et optimisent la consommation des ressources disponibles dans le système. Les bénéfices pour les cannibales sont d'autant plus importants si le contenu énergétique des juvéniles augmente suffisamment entre leur émergence et le moment où ils sont consommés. Le *lifeboat mechanism* est renforcé lorsque des facteurs abiotiques engendrent une fluctuation des ressources consommées par les proies (Henson 1997).

Selon l'hypothèse du *lifeboat mechanism*, la forte consommation d'individus < 75 mm par des truites nouvellement matures leur permettrait d'accumuler plus de réserves avant la reproduction. Les résultats présentés dans le **Chapitre 4** et des travaux antérieurs sur cette espèce sont en accord avec les causes théoriques de ce mécanisme : (i) le cannibalisme n'est pas la seule interaction densité-dépendante (Vincenzi *et al.* 2007a), (ii) les individus proches de la maturité sexuelle consomment préférentiellement des proies < 75 mm (**Chapitre 4**), (iii) les proies consomment essentiellement des invertébrés aquatiques (ressource peu exploitée par les cannibales, **Chapitre 4**). Il serait intéressant de tester ce mécanisme à l'échelle individuelle afin de savoir si les individus sont capables d'investir une première année dans la reproduction et de consommer leur progéniture l'année suivante ce qui leur permettrait un plus grand investissement dans la reproduction, conduisant à un plus grand nombre d'œufs et des œufs de taille plus importante, conférant aux parents un plus grand succès reproducteur et une meilleure valeur adaptative (Figure 6-4). De plus, des analyses sont en cours pour déterminer le sexe des truites

échantillonnées, il nous sera ainsi possible de savoir si les femelles sont plus cannibales que les mâles.

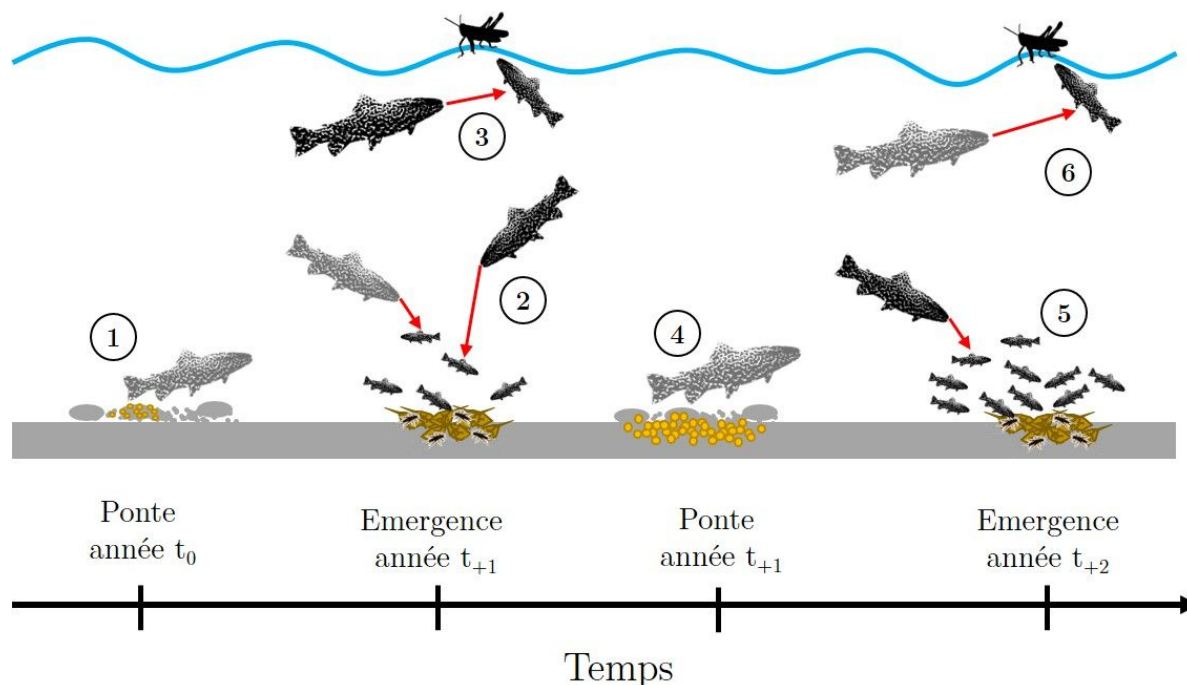


Figure 6-4. Hypothèse du *lifeboat mechanism* chez la truite marbrée : illustration basée sur le suivi d'un individu (en gris). Les truites > 200 mm fraient à la fin de l'automne de l'année t_0 (1). L'émergence des 0^+ a lieu à la fin du printemps suivant (t_{+1}), apportant une ressource trophique pour les cannibales de la population dont la mère des individus (2). Les plus gros cannibales (> 250 mm) consomment des individus plus grands compris entre 100 et 169 mm (3). La femelle pond une seconde fois à l'automne t_{+1} (4) et les 0^+ émergeant au printemps t_{+2} sont consommés par des cannibales (5). La femelle consomme alors d'autres proies (6). Ce schéma illustre une situation hypothétique.

Il est important de préciser que les populations de truites marbrées sont composées d'organismes semelpares, qui meurent juste après la reproduction, et itéropares qui peuvent se reproduire deux fois généralement espacées d'une année sans reproduction (Crivelli, *pers. comm.*). L'objectif serait donc de déterminer si les organismes itéropares sont plus cannibales que les semelpares et si un lien de parenté existe entre les organismes itéropares et leurs proies (cannibalisme filial). Des analyses sont actuellement en cours afin de reconstituer le pedigree de chaque individu et de tester cette hypothèse.

6.2.3. Déterminisme génétique du cannibalisme

De nombreux traits d'histoire de vie tels que l'âge à la première ponte, le caractère migratoire ou encore les capacités de dispersion chez les Salmonidés sont déterminés par une composante environnementale et une composante génétique (Carlson & Seamons 2008; Abadía-Cardoso *et al.* 2013; Buoro & Carlson 2014). Nous avons vu dans cette étude que le cannibalisme chez la truite marbrée est favorisé par des facteurs biotiques et abiotiques (**Chapitre 2, Chapitre 3, Chapitre 4**) et il serait maintenant intéressant de savoir si ce trait phénotypique est en partie déterminé par une composante génétique. Des études ont montré le caractère héréditaire de l'agressivité chez les poissons (Ferguson & Noakes 1983; Bell 2004) mais peu de travaux s'intéressent au lien entre cannibalisme et génétique (Yang *et al.* 2015), pourtant démontré dans d'autres taxons (Hvam, Mayntz & Nielsen 2005; Johnson, Kitchen & Andrade 2010).

La reconstitution du pédigrée des individus nous permettra de caractériser la variance de ce trait phénotypique dans les populations (héritabilité) et de connaître la part de la génétique dans le déterminisme du cannibalisme dans les différentes populations de truites marbrées.

6.3. Conséquences pour les communautés : quelques perspectives

Les résultats présentés dans cette thèse démontrent l'importance de considérer la variabilité intraspécifique en écologie fonctionnelle. Il est maintenant nécessaire d'orienter les recherches vers une approche plus écosystémique des conséquences de la variabilité trophique et du cannibalisme chez la truite marbrée. Peu d'études s'intéressent aux effets indirects du cannibalisme sur les proies et leur activité en milieu naturel (Rudolf & Rasmussen 2013). Il serait intéressant d'étudier les effets de la présence des cannibales sur les invertivores et indirectement sur les invertébrés aquatiques et leur activité.

Les effets directs du cannibalisme sur les populations de proies sont largement étudiés et de nombreux travaux font état d'une forte mortalité des proies en présence de cannibales (Vik *et al.* 2001; Claessen *et al.* 2004; Rudolf 2012). Les modèles bioénergétiques présentés dans le **Chapitre 4** et visant à estimer le nombre de proies tuées par les cannibales doivent être complétés afin d'obtenir une meilleure estimation de la mortalité. Nous pourrions savoir si le cannibalisme est une cause de mortalité majeure dans les populations de truites marbrées. Les premiers résultats mettent en avant des densités importantes de proies consommées ce qui est en accord avec des travaux précédents sur la mortalité des proies chez les poissons (Smith & Reay 1991; Persson, Byström & Wahlström 2000; Vik *et al.* 2001; Kestemont *et al.* 2003; Byström *et al.* 2013). L'augmentation de la mortalité implique la diminution de la compétition pour le partage des ressources chez les proies (Claessen *et al.* 2000; Persson *et al.* 2004) mais le risque de prédation par la présence des cannibales modifie l'occupation de l'habitat (Byström *et al.* 2003), les capacités de déplacement (Rudolf & Armstrong 2008) et l'activité trophique des potentielles proies (Wissinger *et al.* 2010).

Or, les truites insectivores ont des effets sur les communautés aquatiques, surtout étudiés dans le cadre des invasions biologiques suite à l'introduction de la truite commune et de la truite arc-en-ciel dans de nombreuses régions du globe (Simon & Townsend 2003). L'introduction de ces espèces est associée à une diminution de la biomasse des invertébrés (Diehl *et al.* 2000). De plus, la sélection des gros individus par les prédateurs conduit à une diminution de la taille moyenne des invertébrés dans les communautés (Di Prinzio *et al.* 2015). De nombreuses études ont montré les conséquences des modifications comportementales des invertébrés face aux risques de prédation par les Salmonidés sur le fonctionnement des écosystèmes. En présence de truites invertivores, les invertébrés brouteurs contrôlent la consommation du biofilm et favorisent la biomasse algale (McIntosh & Townsend 1996; Diehl *et al.* 2000; Simon & Townsend 2003). Des effets similaires sont observés sur le taux de décomposition de la litière qui diminue en présence des truites invertivores (Greig & McIntosh 2006; Buria *et al.* 2010).

Cependant, les effets indirects du cannibalisme sur les proies de leurs proies restent peu explorés, en particulier lorsque le cannibalisme est une interaction trophique rencontrée chez le top-prédateur. En réduisant le risque de prédation pour les invertébrés, le cannibalisme pourrait favoriser la biomasse et l'activité des invertébrés. Dans notre étude, la biomasse d'invertébrés aquatiques n'est ni un facteur de régulation des niches trophiques (**Chapitre 2**), ni de la variabilité individuelle (**Chapitre 3**) ni du cannibalisme (**Chapitre 4**). Des études complémentaires nous permettraient de savoir si le rétrocontrôle positif du cannibalisme sur la densité des invertébrés aquatiques est la cause de ces résultats.

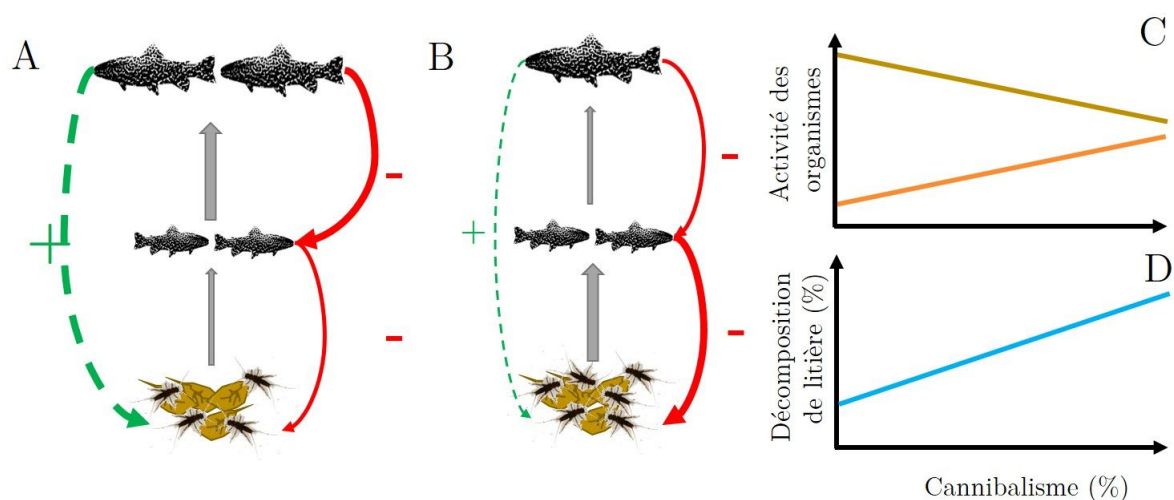


Figure 6-5 – Hypothèses sur les effets directs (traits pleins) et indirects (pointillés) du cannibalisme sur la décomposition de la litière. A – Le risque de prédation diminue l'activité des invertivores et leur consommation d'invertébrés, le risque de cannibalisme influence positivement la survie des invertébrés décomposeurs et leur activité. B – Le risque de cannibalisme est réduit, les truites invertivores sont peu perturbées par leurs prédateurs et elles ont une activité trophique normale, consommant les invertébrés aquatiques et diminuant ainsi la décomposition de la litière. C – Activité des invertivores (en marron) et des invertébrés décomposeurs (en orange) en fonction du taux de cannibalisme. D – Effet positif du cannibalisme sur la décomposition de la litière dans les cours d'eau (en bleu).

Pour cela, il faudrait quantifier les effets du cannibalisme sur les truites invertivores tels que leur activité et leur croissance et évaluer la modification des processus écosystémiques assurés par les invertébrés. En déposant des sacs de litière dans les cours d'eau, il serait possible de déterminer les variations du taux de décomposition de la litière (Figure 6-5). On peut s'attendre à ce que les fortes densités de cannibales diminuent la survie et l'activité trophique de leurs proies et favorise ainsi la survie et la décomposition de la litière. Si cette hypothèse était confirmée, nous mettrions en évidence que le fonctionnement des cours d'eau est sous contrôle du cannibalisme chez la truite marbrée.

Bibliographie

- Abadía-Cardoso A., Anderson E.C., Pearse D.E. & Carlos Garza J. (2013) Large-scale parentage analysis reveals reproductive patterns and heritability of spawn timing in a hatchery population of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*). *Molecular Ecology* **22**, 4733–4746.
- Acker P., Grégoire a., Rat M., Spottiswoode C.N., van Dijk R.E., Paquet M., *et al.* (2015) Disruptive viability selection on a black plumage trait associated with dominance. *Journal of Evolutionary Biology*, n/a–n/a.
- Agrawal A.A. (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* **294**, 321–326.
- Alabi T., Patiny S., Verheggen F., Francis F. & Haubruge É. (2009) Origine et évolution du cannibalisme dans les populations animales: pourquoi manger son semblable? *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* **13**, 409–425.
- Amundsen P.-A. (1994) Piscivory and cannibalism in arctic charr. *Journal of Fish Biology* **45**, 181–189.
- Anderson C. & Cabana G. (2007) Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes. *Journal of North American Benthological Society* **26**, 273–285.
- Anderson E.C. & Garza J.C. (2006) The power of Single-Nucleotide Polymorphisms for large-scale parentage inference. *Genetics* **172**, 2567–2582.
- Andersson J., Byström P., Claessen D., Persson L. & de Roos A.M. (2007) Stabilization of population fluctuations due to cannibalism promotes resource polymorphism in fish. *The American Naturalist* **169**, 820–829.
- Araújo M.S., Bolnick D.I. & Layman C.A. (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* **14**, 948–958.
- Araújo M.S., Bolnick D.I., Martinelli L. a., Giarretta a. a. & dos Reis S.F. (2009) Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology* **78**, 848–856.
- Arim M., Abades S.R., Laufer G., Loureiro M. & Marquet P.A. (2010) Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* **119**, 147–153.

- Arrington D.A., Winemiller K.O., Loftus W.F. & Akin S. (2002) How often do fishes “run on empty”? *Ecology* **83**, 2145–2151.
- Aymes J.-C., Larrieu M., Tentelier C. & Labonne J. (2010) Occurrence and variation of egg cannibalism in brown trout *Salmo trutta*. *Naturwissenschaften* **97**, 435–439.
- Baayen R.H., Davidson D.J. & Bates D.M. (2008) Mixed-effects modeling with crossed random effects for subjects and items. *Journal of Memory and Language* **59**, 390–412.
- Baxter C. V., Fausch K.D. & Carl Saunders W. (2005) Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology* **50**, 201–220.
- Baxter C. V., Fausch K.D., Murakami M. & Chapman P.L. (2004) Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology* **85**, 2656–2663.
- Baxter C. V., Fausch K.D., Murakami M. & Chapman P.L. (2007) Invading rainbow trout usurp a terrestrial prey subsidy from native charr and reduce their growth and abundance. *Oecologia* **153**, 461–470.
- Beakes M.P., Moore J.W., Hayes S.A. & Sogard S.M. (2014) Wildfire and the effects of shifting stream temperature on salmonids. *Ecosphere* **5**, 1–14.
- Bearhop S., Adams C.E., Waldron S., Fuller R.A. & Macleod H. (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* **73**, 1007–1012.
- Bell A.M. (2004) Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology* **18**, 464–473.
- Berg O.K. & Bremset G. (1998) Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Fish Biology* **52**, 1272–1288.
- Berg O.K., Finstad A.G., Olsen P.H., Arnekleiv J.V. & Nilssen K. (2010) Dwarfs and cannibals in the Arctic: Production of Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)) at two trophic levels. *Hydrobiologia* **652**, 337–347.
- Berrebi P., Povz M., Jesensek D., Cattaneo-berrebi G. & Crivelli A.J. (2000) The genetic diversity of native, stocked and hybrid populations of marble trout in the Soca river, Slovenia. *Heredity* **85**, 277–287.
- Bøhn T., Amundsen P.-A. & Sparrow A. (2008) Competitive exclusion after invasion? *Biological Invasions* **10**, 359–368.

- Bolker B.M., Brooks M.E., Clark C.J., Geange S.W., Poulsen J.R., Stevens M.H.H., *et al.* (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* **24**, 127–135.
- Bolnick D., Yang L. & Fordyce J. (2002) Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* **83**, 2936–2941.
- Bolnick D.I., Amarasekare P., Araújo M.S., Bürger R., Levine J.M., Novak M., *et al.* (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **26**, 183–92.
- Bolnick D.I., Svanbäck R., Fordyce J. a, Yang L.H., Davis J.M., Hulsey C.D., *et al.* (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American naturalist* **161**, 1–28.
- Van den Bosch F., de Roos A.M. & Gabriel W. (1988) Cannibalism as a life boat mechanism. *Journal of Mathematical Biology* **26**, 619–633.
- Brose U., Jonsson T., Berlow E.L., Warren P., Banasek-Richter C., Bersier L.-F., *et al.* (2006) Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* **87**, 2411–2417.
- Budy P., Thiede G.P., Lobón-Cervía J., Fernandez G.G., Mchugh P., McIntosh A., *et al.* (2013) Limitation and facilitation of one of the world's most invasive fish: An intercontinental comparison. *Ecology* **94**, 356–367.
- Buoro M. & Carlson S.M. (2014) Life-history syndromes: integrating dispersal through space and time. *Ecology Letters* **17**, 756–767.
- Buria L., Albariño R., Díaz Villanueva V., Modenutti B. & Balseiro E. (2010) Does predation by the introduced rainbow trout cascade down to detritus and algae in a forested small stream in Patagonia? *Hydrobiologia* **651**, 161–172.
- Byström P. (2006) Recruitment pulses induce cannibalistic giants in Arctic char. *Journal of Animal Ecology* **75**, 434–444.
- Byström P., Ask P., Andersson J. & Persson L. (2013) Preference for cannibalism and ontogenetic constraints in competitive ability of piscivorous top predators. *PLoS ONE* **8**, e70404.
- Byström P., Persson L., Wahlström E. & Westman E. (2003) Size- and density-dependent habitat use in predators: consequences for habitat shifts in young fish. *Journal of Animal Ecology* **72**, 156–168.
- Cada G.F., Loar J.M. & Cox D.K. (1987) Food and feeding preferences of rainbow and brown trout in southern Appalachian streams. *The American Midland Naturalist* **117**, 374–385.

- Carlson S.M. & Seamons T.R. (2008) A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: implications for adaptation to future change. *Evolutionary Applications* **1**, 222–238.
- Carpenter S.R., Cole J.J., Pace M.L., Van de Bogert M., Bade D.L., Bastviken D., *et al.* (2005) Ecosystem subsidies: terrestrial support of aquatic food webs from ^{13}C addition to contrasting lakes. *Ecology* **86**, 2737–2750.
- Chase J.M. & Leibold M.A. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cherel Y., Kernaléguen L., Richard P. & Guinet C. (2009) Whisker isotopic signature depicts migration patterns and multi-year intra- and inter-individual foraging strategies in fur seals. *Biology letters* **5**, 830–832.
- Chesson P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**, 343–366.
- Church M.R., Ebersole J.L., Rensmeyer K.M., Couture R.B., Barrows F.T. & Noakes D.L.G. (2009) Mucus: a new tissue fraction for rapid determination of fish diet switching using stable isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**, 1–5.
- Claessen D., de Roos A.M. & Persson L. (2000) Dwarfs and Giants : cannibalism and competition in size-structured populations. *The American Naturalist* **155**, 219–237.
- Claessen D., de Roos A.M. & Persson L. (2004) Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**, 333–340.
- Clavero M. & García-Berthou E. (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 110.
- Cohen J.E., Jonsson T. & Carpenter S.R. (2003) Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**, 1781–1786.
- Cohen J.E., Pimm S.L., Yodzis P. & Saldaña J. (1993) Body Sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* **62**, 67–78.
- Costantini M.L., Mancinelli G., Mandrone S. & Rossi L. (2005) Combined effects of acidification and competition on the feeding preference of a freshwater macroinvertebrate, *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda): A laboratory experiment. *Marine and Freshwater Research* **56**, 997–1004.
- Crespi B.J. & Teo R. (2002) Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes. *Evolution* **56**, 1008–1020.

- Crivelli A.J. (2006) *Salmo marmoratus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2006*.
- Crivelli A.J., Poizat G., Berrebi P., Jesenšek D. & Rubin J.-F. (2000) Conservation biology applied to fish the example of a project for rehabilitating the marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Cybium* **24**, 211–230.
- Cucherousset J., Aymes J.-C., Santoul F. & Céréghino R. (2007) Stable isotope evidence of trophic interactions between introduced brook trout *Salvelinus fontinalis* and native brown trout *Salmo trutta* in a mountain stream of south-west France. *Journal of Fish Biology* **71**, 210–223.
- Cucherousset J. & Olden J.D. (2011) Ecological impacts on non-native freshwater fishes. *Fisheries* **36**, 215–230.
- Culot L., Lledo-Ferrer Y., Hoelscher O., Muñoz Lazo F.J.J., Huynen M.-C. & Heymann E.W. (2011) Reproductive failure, possible maternal infanticide, and cannibalism in wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*. *Primates* **52**, 179–186.
- Cushing J.M. (1991) A simple model of cannibalism. *Mathematical Biosciences* **107**, 47–71.
- Darimont C.T., Paquet P.C. & Reimchen T.E. (2009) Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *Journal of Animal Ecology* **78**, 126–133.
- Van Deventer J.S. & Platts W.S. (1989) Microcomputer software system for generating population statistics from electrofishing data-users guide for Microfish 3.0. U.S. *Forest Service General Technical Report INT-254*.
- Dieckmann U. & Doebeli M. (1999) On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* **400**, 354–357.
- Diehl S., Cooper S.D., Kratz K.W., Nisbet R.M., Roll S.K., Wiseman S.W., *et al.* (2000) Effects of multiple, predator induced behaviors on short term producer grazer dynamics in open systems. *The American Naturalist* **156**, 293–313.
- Diekman O., Nisbet R.M., Gurney W.S.C. & van den Bosch F. (1986) Simple mathematical models for cannibalism: a critique and a new approach. *Mathematical Biosciences* **78**, 21–46.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.-I., Knowler D.J., Lévêque C., *et al.* (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **81**, 163–82.
- Dunham J.B., Rahn M.E., Schroeter R.E. & Breck S.W. (2000) Diets of sympatric Lahontan cutthroat trout and nonnative brook trout: Implications for species interactions. *Western North American Naturalist* **60**, 304–310.

- Eklöv P. & Svanbäck R. (2006) Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. *American naturalist* **167**, 440–452.
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., *et al.* (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**, 129–151.
- Elliott J.M. & Hurley M.A. (2000) Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish. *Freshwater Biology* **44**, 605–615.
- Eloranta A.P., Nieminen P. & Kahilainen K.K. (2014) Trophic interactions between introduced lake trout (*Salvelinus namaycush*) and native Arctic charr (*S. alpinus*) in a large Fennoscandian subarctic lake. *Ecology of Freshwater Fish* **24**, 181–192.
- Eloranta A.P., Siwertsson A., Knudsen R. & Amundsen P.-A. (2011) Dietary plasticity of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) facilitates coexistence with competitively superior European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Ecology of Freshwater Fish* **20**, 558–568.
- Elton C. (1927) *Animal Ecology*. (Ed. S. and Jackson), Engler, London.
- Evangelista C., Boiché A., Lecerf A. & Cucherousset J. (2014) Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. *Journal of Animal Ecology* **83**, 1025–1034.
- Ferguson M.M. & Noakes D.L.G. (1983) Movers and strayers: genetic analysis of mobility and positioning in hybrids of lake charr, *Salvelinus namaycush*, and brook charr, *S. fontinalis* (Pisces, Salmonidae). *Behavior Genetics* **13**, 213–222.
- Finstad A.G., Jansen P.A. & Langeland A. (2001) Trophic polymorphism in a cannibalistic Arctic char population, production, and implications for management. *Ecology of Freshwater Fish* **10**, 220–226.
- Finstad A.G., Ugedal O. & Berg O.K. (2006) Growing large in a low grade environment: size dependent foraging gain and niche shifts to cannibalism in Arctic char. *Oikos* **112**, 73–82.
- Fishelson L., Montgomery L.W. & Myrberg A.H.J. (1987) Biology of surgeonfish *Acanthurus nigrofuscus* with emphasis on changeover in diet and annual gonadal cycles. *Marine Ecology Progress Series* **39**, 37–47.
- Fleming I.A. (1998) Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 59–76.
- Florø-Larsen B., Finstad A.G., Berg O.K. & Olsen P.H. (2014) Otolith size differences during early life of dwarf and cannibal Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Ecology of Freshwater Fish*.

- Fodrie F.J., Yeager L. a., Grabowski J.H., Layman C.A., Sherwood G.D. & Kenworthy M.D. (2015) Measuring individuality in habitat use across complex landscapes: approaches, constraints, and implications for assessing resource specialization. *Oecologia*, 75–87.
- Forero M.G., Bortolotti G.R., Hobson K.A., Donazar J.A., Bertelloti M., Blanco G., *et al.* (2004) High trophic overlap within the seabird community of Argentinean Patagonia: a multiscale approach. *Journal of Animal Ecology* **73**, 789–801.
- Fox L.R. (1975) Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **6**, 87–106.
- Franco-Trecu V., Auriolles-Gamboa D., Arim M. & Lima M. (2012) Prepartum and postpartum trophic segregation between sympatrically breeding female *Arctocephalus australis* and *Otaria flavescens*. *Journal of Mammalogy* **93**, 514–521.
- Fry B. (2006) *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York, NY.
- Fumagalli L., Snoj A., Jesenšek D., Balloux F., Jug T., Duron O., *et al.* (2002) Extreme genetic differentiation among the remnant populations of marble trout (*Salmo marmoratus*) in Slovenia. *Molecular Ecology* **11**, 2711–2716.
- Genner M., GF T., Barker S. & Hawkins S.J. (1999) Niche segregation among Lake Malawi cichlid fishes? Evidence from stable isotope signatures. *Ecology Letters* **2**, 185–190.
- Graham C.T., Harrison S.S.C. & Harrod C. (2013) Development of non-lethal sampling of carbon and nitrogen stable isotope ratios in salmonids: effects of lipid and inorganic components of fins. *Isotopes in environmental and health studies* **49**, 555–66.
- Greig H.S. & McIntosh A.R. (2006) Indirect effects of predatory trout on organic matter processing in detritus-based stream food webs. *Oikos* **112**, 31–40.
- Grinnell J. (1917) The niche relationship of the California thrasher. *The Auk* **34**, 427–433.
- Gustafsson P., Bergman E. & Greenberg L. a (2010) Functional response and size-dependent foraging on aquatic and terrestrial prey by brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 170–177.
- Gustafsson P., Greenberg L. a. & Bergman E. (2012) The influence of large wood on brown trout (*Salmo trutta*) behaviour and surface foraging. *Freshwater Biology* **57**, 1050–1059.
- Guttal V., Romanczuk P., Simpson S.J., Sword G.A. & Couzin I.D. (2012) Cannibalism can drive the evolution of behavioural phase polyphenism in locusts. *Ecology Letters* **15**, 1158–1166.
- Hamidan N., Jackson M.C. & Britton J.R. (2015) Diet and trophic niche of the endangered fish *Garra ghorensis* in three Jordanian populations. *Ecology of Freshwater Fish*, in press.

- Hammar J. (2014) Natural resilience in Arctic charr *Salvelinus alpinus*: life history, spatial and dietary alterations along gradients of interspecific interactions. *Journal of Fish Biology* **85**, 81–118.
- Hasegawa K. (2014) Replacement of nonnative rainbow trout by nonnative brown trout in the Chitose River system, Hokkaido, northern Japan. *Aquatic Invasions* **9**, 221–226.
- Hawlena D., Strickland M.S., Bradford M.A. & Schmitz O.J. (2012) Fear of predation slows plant-litter decomposition. *Science* **336**, 1434–1438.
- Henson S.M. (1997) Cannibalism can be beneficial even when its mean yield is less than one. *Theoretical population biology* **51**, 109–117.
- Hilderbrand R.H. & Kershner J.L. (2004) Influence of habitat type on food supply, selectivity, and diet overlap of Bonneville cutthroat trout and nonnative brook trout in Beaver Creek, Idaho. *North American Journal of Fisheries Management* **24**, 33–40.
- Holmen J., Olsen E.M. & Vøllestad L.A. (2003) Interspecific competition between stream-dwelling brown trout and Alpine bullhead. *Journal of Fish Biology* **62**, 1312–1325.
- Holt R.D. (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**, 19659–19665.
- Hunt R.L. (1975) Food relations and behavior of salmonid fishes. 6.1. Use of terrestrial invertebrates as food by salmonids. In: *Coupling of land and water systems*. (Ed. A.D. Hassler), pp. 137–151. Springer-Verlag, New-York, USA.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Symposium on Quantitative biology* **22**, 415–427.
- Hvam A., Mayntz D. & Nielsen R.K. (2005) Factors affecting cannibalism among newly hatched wolf spiders (Lycosidae, *Pardosa amentata*). *Journal of Arachnology* **33**, 377–383.
- Iguchi K., Matsubara N., Yodo T. & Maekawa K. (2004) Individual food niche specialization in stream-dwelling charr. *Ichthyological Research* **51**, 321–326.
- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C. & Bearhop S. (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* **80**, 595–602.
- Jackson M.C. & Britton J.R. (2013) Variation in the trophic overlap of invasive *Pseudorasbora parva* and sympatric cyprinid fishes. *Ecology of Freshwater Fish* **22**, 654–657.

- Jackson M.C., Donohue I., Jackson A.L., Britton J.R., Harper D.M. & Grey J. (2012) Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PloS one* **7**, e31757.
- Jardine T.D., Gray M. a., McWilliam S.M. & Cunjak R. a. (2005) Stable isotope variability in tissues of temperate stream fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* **134**, 1103–1110.
- Jensen H., Kiljunen M. & Amundsen P.-A. (2012) Dietary ontogeny and niche shift to piscivory in lacustrine brown trout *Salmo trutta* revealed by stomach content and stable isotope analyses. *Journal of Fish Biology* **80**, 2448–2462.
- Johnson J.C., Kitchen K. & Andrade M.C.B. (2010) Family affects sibling cannibalism in the black widow spider, *Latrodectus hesperus*. *Ethology* **116**, 770–777.
- Jonsson N. & Jonsson B. (1997) Energy allocation in polymorphic Brown Trout. *Functional Ecology* **11**, 310–317.
- Juanes F. (2003) The allometry of cannibalism in piscivorous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 594–602.
- Kawaguchi Y. & Nakano S. (2001) Contribution of terrestrial invertebrates to the annual resource budget for salmonids in forest and grassland reaches of a headwater stream. *Freshwater Biology* **46**, 303–316.
- Kawaguchi Y., Taniguchi Y. & Nakano S. (2003) Terrestrial invertebrates inputs determine the local abundance of stream fishes in a forested stream. *Ecology* **84**, 701–708.
- Keeley E.R. & Grant J.W.A. (2001) Prey size of salmonid fishes in streams, lakes, and oceans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 1122–1132.
- Kestemont P., Jourdan S., Houbart M., Mélard C., Paspatis M., Fontaine P., *et al.* (2003) Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture* **227**, 333–356.
- Killengreen S.T., Lecomte N., Ehrich D., Schott T., Yoccoz N.G. & Ims R.A. (2011) The importance of marine vs. human-induced subsidies in the maintenance of an expanding mesocarnivore in the arctic tundra. *Journal of Animal Ecology* **80**, 1049–60.
- King J.R. & Murphy M.E. (1985) Periods of nutritional stress in annual cycles of endotherms: fact or fiction? *American Zoologist* **25**, 955–964.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M.F., *et al.* (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 1–59.

- Knudsen R., Primicerio R., Amundsen P.-A. & Klemetsen A. (2010) Temporal stability of individual feeding specialization may promote speciation. *Journal of Animal Ecology* **79**, 161–168.
- Korsu K., Huusko A. & Muotka T. (2007) Niche characteristics explain the reciprocal invasion success of stream salmonids in different continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**, 9725–9729.
- L’Abée-Lund J.H., Langeland A. & Saegrov H. (1992) Piscivory by brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Norwegian lakes. *Journal of Fish Biology* **41**, 91–101.
- Langeland A., L’Abée-Lund J.H., Jonsson B. & Jonsson N. (1991) Resource partitioning and niche shift in Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* **60**, 895–912.
- Layman C.A., Araújo M.S., Boucek R., Hammerschlag-Peyer C.M., Harrison E., Jud Z.R., *et al.* (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* **87**, 542–562.
- Layman C.A., Arrington D.A., Montaña C.G. & Post D.M. (2007a) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Comment. *Ecology* **88**, 42–48.
- Layman C.A., Newsome S.D. & Gancos Crawford T. (2015) Individual-level niche specialization within populations: emerging areas of study. *Oecologia*, 1–4.
- Layman C.A., Quattrochi J.P., Peyer C.M. & Allgeier J.E. (2007b) Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology letters* **10**, 937–944.
- Lehmann D., Mfuné J.K.E., Gewers E., Cloete J., Brain C. & Voigt C.C. (2013) Dietary plasticity of generalist and specialist ungulates in the Namibian Desert: a stable isotopes approach. *PLoS ONE* **8**, e72190.
- Levine J.M., Adler P.B. & Yelenik S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* **7**, 975–989.
- Louhi P., Mäki-Petäys A., Huusko A. & Muotka T. (2014) Resource use by juvenile brown trout and Alpine bullhead: influence of interspecific versus intraspecific competition. *Ecology of Freshwater Fish* **23**, 234–243.
- Lowe S., M. B., Boudjelas S. & De Poorter M. (2000) *100 of the World’s worst invasive alien species*. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG), SSC, IUCN.
- Mack R.N., Simberloff C.D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M., Bazzaz F.A., *et al.* (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**, 689–710.

- Mason N., Mouillot D., Lee W. & Wilson J. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**, 112–118.
- Mason N.W.H., Irz P., Lanoiselée C., Mouillot D. & Argillier C. (2008) Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *The Journal of animal ecology* **77**, 285–296.
- McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C. & Mcgrath C.C. (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon , nitrogen , and sulfur. *Oikos* **102**, 378–390.
- McHugh P., Budy P., Thiede G. & Vandyke E. (2008) Trophic relationships of nonnative brown trout, *Salmo trutta*, and native Bonneville cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii utah*, in a northern Utah, USA river. *Environmental Biology of Fishes* **81**, 63–75.
- McIntosh A.R. & Townsend C.R. (1996) Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish-induced changes to grazer behaviour? *Oecologia* **108**, 174–181.
- Miller T.E.X. & Rudolf V.H.W. (2011) Thinking inside the box: community-level consequences of stage-structured populations. *Trends in Ecology and Evolution* **26**, 457–66.
- Mittelbach G.G. & Persson L. (1998) The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1454–1465.
- Miyasaka H., Nakano S. & Furukawa-Tanaka T. (2003) Food habit divergence between white-spotted charr and masu salmon in Japanese mountain streams: circumstantial evidence for competition. *Limnology* **4**, 1–10.
- Morbey Y.E. & Shuter B.J. (2013) Intermittent breeding in the absence of a large cost of reproduction: evidence for a non-migratory, iteroparous salmonid. *Ecosphere* **4**, 1–18.
- Musseau C., Vincenzi S., Jesenšek D., Cantera I., Boulêtreau S., Santoul F., *et al.* Direct and indirect effects of environmental factors on dietary niches in size-structured populations of a wild salmonid. *Ecosphere*.
- Nakano S., Kawaguchi Y., Taniguchi Y., Miyasaka H., Shibata Y., Urabe H., *et al.* (1999) Selective foraging on terrestrial invertebrates by rainbow trout in a forested headwater stream in northern Japan. *Ecological Research* **14**, 351–360.
- Nakano S. & Murakami M. (2001) Reciprocal subsidies: dynamic interdependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**, 166–170.
- Newsome S., Martinez del Rio C., Bearhop S. & Phillips D.L. (2007) A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology* **5**, 429–436.

- Newsome S., Tinker M. & Monson D. (2009) Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology*.
- Newsome S., Yeakel J., Wheatley P. V. & Tinker M.T. (2012) Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy* **93**, 329–341.
- Nifong J.C., Layman C.A. & Silliman B.R. (2014) Size, sex and individual-level behaviour drive intrapopulation variation in cross-ecosystem foraging of a top-predator. *Journal of Animal Ecology* **84**, 35–48.
- Novak M. & Tinker M.T. (2015) Timescales alter the inferred strength and temporal consistency of intraspecific diet specialization. *Oecologia* **178**, 61–74.
- Ohlberger J., Langanen O., Stenseth N.C. & Vøllestad L.A. (2012) Community-level consequences of cannibalism. *The American naturalist* **180**, 791–801.
- Okabe F. & Agetsuma N. (2007) Habitat use by introduced raccoons and native raccoon dogs in a deciduous forest of Japan. *Journal of Mammalogy* **88**, 1090–1097.
- Olsson K., Stenroth P., Nyström P. & Granéli W. (2009) Invasions and niche width: does niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? *Freshwater Biology* **54**, 1731–1740.
- Parnell A.C., Inger R., Bearhop S. & Jackson A.L. (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE* **5**, e9672.
- Parnell A.C. & Jackson A. (2013) SIAR: Stable Isotope Analysis in R. *R package version 4.2*.
- Parsons K.M., Piertney S.B., Middlemas S.J., Hammond P.S. & Armstrong J.D. (2005) DNA-based identification of salmonid prey species in seal faeces. *Journal of Zoology* **266**, 275–281.
- Parsons W., Zhong W. & Rudolf V.H.W. (2013) Mating status and kin recognition influence the strength of cannibalism. *Animal Behaviour* **85**, 365–369.
- Peacor S.D. (2002) Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour. *Ecology Letters* **5**, 77–85.
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O. & Randin C.F. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* **23**, 149–158.
- Persson L., Byström P. & Wahlström E. (2000) Cannibalism and competition in Eurasian perch : population dynamics of an ontogenetic omnivore. *Ecology* **81**, 1058–1071.

- Persson L., Claessen D., de Roos A.M., Byström P., Sjogren S., Svanback R., *et al.* (2004) Cannibalism in a size-structured population: energy extraction and control. *Ecological Monographs* **74**, 135–157.
- Persson L. & de Roos A.M. (2006) Size-structured interactions and the dynamics of aquatic systems. *Polish Journal Of Ecology* **54**, 621–632.
- Phillimore A.B., Hadfield J.D., Jones O.R. & Smithers R.J. (2010) Differences in spawning date between populations of common frog reveal local adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**, 8292–8297.
- Pike T.W., Kendal J.R., Rendell L.E. & Laland K.N. (2010) Learning by proportional observation in a species of fish. *Behavioral Ecology* **21**, 570–575.
- Pike T.W. & Laland K.N. (2010) Conformist learning in nine-spined sticklebacks' foraging decisions. *Biology letters* **6**, 466–468.
- Van de Pol M. & Wright J. (2009) A simple method for distinguishing within- versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour* **77**, 753–758.
- Pola ik M., Harrod C., Blažek R. & Reichard M. (2013) Trophic niche partitioning in communities of African annual fish: evidence from stable isotopes. *Hydrobiologia* **721**, 99–106.
- Polis G.A. (1981) The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**, 225–251.
- Post D.M. (2002a) The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 269–277.
- Post D.M. (2002b) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methos, and assumptions. *Ecology* **83**, 703–718.
- Povz M., Jesenšek D., Berrebi P. & Crivelli A.J. (1996) *The marble trout, Salmo trutta marmoratus, Cuvier 1817 in the Soca River Basin, Slovenia*. Arles.
- Di Prinzio C.Y., Omad G., Miserendino M.L. & Casaux R.J. (2015) Selective foraging by non-native rainbow trout on invertebrates in Patagonian streams in Argentina. *Zoological Studies* **54**, 1–14.
- Pujolar J.M., Lucarda A.N., Simonato M. & Patarnello T. (2011a) Restricted gene flow at the micro- and macro-geographical scale in marble trout based on mtDNA and microsatellite polymorphism. *Frontiers in Zoology* **8**, 7.
- Pujolar J.M., Vincenzi S., Zane L., Jesensek D., De Leo G.A. & Crivelli A.J. (2011b) The effect of recurrent floods on genetic composition of marble trout populations. *PLoS ONE* **6**.

- Pustovrh G., Snoj A. & Bajec S.S. (2014) Molecular phylogeny of *Salmo* of the western Balkans, based upon multiple nuclear loci. *Genetics Selection Evolution* **46**, 1:7.
- Quevedo M., Svanbäck R. & Eklöv P. (2009) Intrapopulation Niche Partitioning in a Generalist Predator Limits Food Web connectivity. *Ecology* **90**, 2263–2274.
- R Core Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Relyea R.A. (2001) Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology* **82**, 523–540.
- Ricciardi A., Hoopes M.F., Marchetti M.P. & Lockwood J.L. (2013) Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological Monographs* **83**, 263–282.
- Robbins C.T. (1993) *Wildlife feeding and nutrition*. Academic Press, San Diego, California.
- De Roos A.M., Persson L. & McCauley E. (2003) The influence of size-dependent life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities. *Ecology Letters* **6**, 473–487.
- Rosenblatt A.E., Nifong J.C., Heithaus M.R., Mazzotti F.J., Cherkiss M.S., Jeffery B.M., *et al.* (2015) Factors affecting individual foraging specialization and temporal diet stability across the range of a large “generalist” apex predator. *Oecologia*, 5–16.
- Rosenfeld J.S. (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* **98**, 156–162.
- Rudolf V.H.W. (2012) Seasonal shifts in predator body size diversity and trophic interactions in size-structured predator-prey systems. *Journal of Animal Ecology* **81**, 524–532.
- Rudolf V.H.W. & Armstrong J. (2008) Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems. *Oecologia* **157**, 675–686.
- Rudolf V.H.W. & Lafferty K.D. (2011) Stage structure alters how complexity affects stability of ecological networks. *Ecology Letters* **14**, 75–79.
- Rudolf V.H.W. & Rasmussen N.L. (2013) Ontogenetic functional diversity: size structure of a keystone predator drives functioning of a complex ecosystem. *Ecology* **94**, 1046–1056.
- Sagouis A., Cucherousset J., Villéger S., Santoul F. & Boulêtreau S. (2015) Non-native species modify the isotopic structure of freshwater fish communities across the globe. *Ecography*, in press.
- Sanchez G. (2013) *PLS Path Modeling with R*, Trowchez E. Berkeley.

- Schausberger P. & Croft B. a. (2000) Nutritional benefits of intraguild predation and cannibalism among generalist and specialist phytoseiid mites. *Ecological Entomology* **25**, 473–480.
- Schindler D.E., Scheuerell M.D., Moore J.W., Gende S.M., Francis T.B. & Palen W.J. (2003) Pacific salmon and the ecology of coastal ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**, 31–37.
- Schoener T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**, 27–39.
- Schultner E., Gardner A., Karhunen M. & Helanterä H. (2014) Ant larvae as players in social conflict: relatedness and individual identity mediate cannibalism intensity. *The American Naturalist* **184**, E161–E174.
- Simon K.S. & Townsend C.R. (2003) Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* **48**, 982–994.
- Simpson S.J., Sword G.A., Lorch P.D. & Couzin I.D. (2006) Cannibal crickets on a forced march for protein and salt. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**, 4152–4156.
- Smith C. & Reay P. (1991) Cannibalism in teleost fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **1**, 41–64.
- Soberón J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* **10**, 1115–1123.
- Stankovi D., Crivelli A.J. & Snoj A. (2015) Rainbow trout in Europe: introduction, naturalization, and impacts. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture* **23**, 39–71.
- Stav G., Kotler B.P. & Blaustein L. (2007) Direct and indirect effects of dragonfly (*Anax imperator*) nymphs on green toad (*Bufo viridis*) tadpoles. *Hydrobiologia* **579**, 85–93.
- Strayer D.L. (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* **55**, 152–174.
- Svanbäck R. & Bolnick D.I. (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**, 839–844.
- Svanbäck R., Quevedo M., Olsson J. & Eklöv P. (2015) Individuals in food webs: the relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation. *Oecologia*, 103–114.

- Svanbäck R., Rydberg C., Leonardsson K. & Englund G. (2011) Diet specialization in a fluctuating population of *Saduria entomon*: A consequence of resource or forager densities? *Oikos* **120**, 848–854.
- Szepanski M.M., Ben-David M. & Van Ballenberghe V. (1999) Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis. *Oecologia* **120**, 327–335.
- Thomson J., Heithaus M., Burkholder D., Vaudo J., Wirsing A. & Dill L.M. (2012) Site specialists, diet generalists? Isotopic variation, site fidelity, and foraging by loggerhead turtles in Shark Bay, Western Australia. *Marine Ecology Progress Series* **453**, 213–226.
- Thuiller W., Lavorel S., Araújo M.B., Sykes M.T. & Prentice I.C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 8245–8250.
- Tim Tinker M., Guimarães P.R., Novak M., Marquitti F.M.D., Bodkin J.L., Staedler M., *et al.* (2012) Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. *Ecology Letters* **15**, 475–483.
- Tinker M.T., Bentall G. & Estes J. (2008) Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**, 560–565.
- Tran T.N.Q., Jackson M.C., Sheath D., Verreycken H. & Britton J.R. (2015) Patterns of trophic niche divergence between invasive and native fishes in wild communities are predictable from mesocosm studies. *Journal of Animal Ecology*, in press.
- Turner T.F., Collyer M. & Krabbenhoft T.J. (2010) A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* **91**, 2227–2233.
- Vanderklift M.A. & Ponsard S. (2003) Sources of variation in consumer-diet ^{15}N enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* **136**, 169–182.
- Vannote R.L., Minshall W.G., Cummins K.W., Sedell J.R. & Cushing C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**, 130–137.
- Vik J.O., Borgstrøm R. & Skaala Ø. (2001) Cannibalism governing mortality of juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a regulated stream. *Regulated Rivers: Research & Management* **17**, 583–594.
- Villéger S., Ramos Miranda J., Flores Hernández D. & Mouillot D. (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* **20**, 1512–1522.

- Vincenzi S., Crivelli A.J., Giske J., Satterthwaite W.H. & Mangel M. (2012) Selective consequences of catastrophes for growth rates in a stream-dwelling salmonid. *Oecologia* **168**, 393–404.
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D. & De Leo G.A. (2010a) Individual growth and its implications for the recruitment dynamics of stream-dwelling marble trout (*Salmo marmoratus*). *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 477–486.
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D. & De Leo G.A. (2008a) The role of density-dependent individual growth in the persistence of freshwater salmonid populations. *Oecologia* **156**, 523–534.
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D. & De Leo G.A. (2008b) Total population density during the first year of life as a major determinant of lifetime body-length trajectory in marble trout. *Ecology of Freshwater Fish* **17**, 515–519.
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesenšek D. & De Leo G.A. (2010b) The management of small, isolated salmonid populations: do we have to fix it if it ain't broken? *Animal Conservation* **13**, 21–23.
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D., Rossi G. & De Leo G.A. (2011) Innocent until proven guilty? Stable coexistence of alien rainbow trout and native marble trout in a Slovenian stream. *Naturwissenschaften* **98**, 57–66.
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D., Rubin J.-F. & Leo G.A. (2007a) Density-dependent individual growth of marble trout (*Salmo marmoratus*) in the Soca and Idrijca river basins, Slovenia. *Hydrobiologia* **583**, 57–68.
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D., Rubin J.-F. & De Leo G.A. (2007b) Early survival of marble trout *Salmo marmoratus*: evidence for density dependence? *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 116–123.
- Vincenzi S., Crivelli A.J., Jesensek D., Rubin J.-F., Poizat G. & De Leo G.A. (2008c) Potential factors controlling the population viability of newly introduced endangered marble trout populations. *Biological Conservation* **141**, 198–210.
- Vincenzi S., Mangel M., Crivelli A.J., Munch S. & Skaug H.J. (2014) Determining individual variation in growth and its implication for life-history and population processes using the empirical Bayes method. *PLoS Computational Biology* **10**, e1003828.
- Violle C., Enquist B.J., McGill B.J., Jiang L., Albert C.H., Hulshof C., *et al.* (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **27**, 244–252.
- Violle C., Navas M., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., *et al.* (2007) Let the concept of trait be functional. *Oikos* **116**, 882–892.

- Ward D.M., Nislow K.H. & Folt C.L. (2008) Do native species limit survival of reintroduced Atlantic salmon in historic rearing streams? *Biological Conservation* **141**, 146–152.
- Wauters L.A. & Gurnell J. (1999) The mechanism of replacement of red squirrels by grey squirrels: a test of the interference competition hypothesis. *Ethology* **105**, 1053–1071.
- Werner E.E. (1988) Size, scaling and the evolution of life cycles. In: *Size-structured populations: ecology and evolution*. (Eds B. Ebenman & L. Persson), pp. 60–81. Springer, New-York, USA.
- Werner E.E. & Gilliam J.F. (1984) The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**, 393–425.
- Wipfli M.S. (1997) Terrestrial invertebrates as salmonid prey and nitrogen sources in streams: contrasting old-growth and young-growth riparian forests in southeastern Alaska, U.S.A. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 1259–1269.
- Wissinger S.A., Whiteman H.H., Denoël M., Mumford M.L. & Aubee C.B. (2010) Consumptive and nonconsumptive effects of cannibalism in fluctuating age-structured populations. *Ecology* **91**, 549–559.
- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M.C., Montoya J.M., Olesen J.M., Valido A., *et al.* (2005) Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 402–409.
- Woodward G. & Hildrew A.G. (2002) Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* **71**, 1063–1074.
- Yang S., Yang K., Liu C., Sun J., Zhang F., Zhang X., *et al.* (2015) To what extent is cannibalism genetically controlled in fish? A case study in juvenile hybrid catfish *Silurus meridionalis-asotus* and the progenitors. *Aquaculture* **437**, 208–214.
- Yeakel J.D., Patterson B.D., Fox-Dobbs K., Okumura M.M., Cerling T.E., Moore J.W., *et al.* (2009) Cooperation and individuality among man-eating lions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**, 19040–19043.
- Vander Zanden H.B., Bjørndal K.A. & Bolten A.B. (2013) Temporal consistency and individual specialization in resource use by green turtles in successive life stages. *Oecologia* **173**, 767–777.
- Zhao T., Villéger S., Lek S. & Cucherousset J. (2014) High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecology and Evolution* **4**, 4649–4657.

ABSTRACT

Variability within natural populations plays a major role in maintaining functional diversity in communities and ecosystems. The marble trout (*Salmo marmoratus*) is a species of great conservation concern given its restricted geographical area. Few populations persist in the Adriatic basin, threatened by the impacts of global change (increase of the frequency and intensity of flood events) and by biological invasions. In this thesis, we aimed to quantify trophic variability of this species both at the population and individual levels and to understand the underlying mechanisms. The diet of 1523 marble trout from the seven remnant populations persisting in the Soča River basin (Slovenia) were sampled between 2011 and 2013 and were analyzed with stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$). Our results show strong variability through ontogeny within as well as between individuals. This intraspecific variation was observed at the population level and was determined by both environmental variables and size-structured demography effects on fish physiology and ecological opportunities. Results indicate a high rate of opportunistic cannibalism (from 6 to 32 % in populations) promoted by prey densities. This permanent behavior may lead to modification of the populations' size structures and dynamics. Studying trophic interactions between the marble trout and an invasive salmonid species (rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*), we showed that trophic niches of the native trout shifted because of interspecific competition. However, our results suggest that the piscivorous behavior of the marble trout, rare for stream-dwelling salmonids, would be a strong advantage for biotic resistance against biological invaders. This thesis demonstrates the high trophic plasticity, both at the individual and population levels, in this freshwater predator that could be an adaptive advantage in a global change context.

KEY WORDS: trophic niches, cannibalism, stable isotopes, biological invasions

AUTEUR : Camille MUSSEAU

TITRE : Variabilité trophique chez la truite marbrée (*Salmo marmoratus*): déterminismes ontogénétiques et environnementaux

DIRECTEURS DE THESE : Dr. Frédéric SANTOUL et Dr. Stéphanie BOULÉTREAU

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : Toulouse, le Vendredi 18 décembre 2015

RESUME

La variabilité au sein des populations naturelles est un facteur primordial de maintien de la diversité fonctionnelle dans les communautés et les écosystèmes. Présente dans une aire géographique restreinte, la truite marbrée (*Salmo marmoratus*) est une espèce aujourd'hui menacée par les effets du changement climatique (augmentation de la fréquence et de l'intensité des crues) et par les invasions biologiques. Seules quelques populations persistent dans le bassin adriatique. Les objectifs de cette thèse sont de quantifier la variabilité trophique de cette espèce dans des populations naturelles de l'échelle populationnelle à l'échelle individuelle et d'en identifier les mécanismes. Le régime alimentaire de 1523 individus issus des sept populations du bassin de la Soa (Slovénie) échantillonnées entre 2011 et 2013 a été analysé à l'aide des isotopes stables ($\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$). Les résultats mettent en évidence une forte variabilité trophique entre les individus et au sein des individus au cours de leur ontogénie. Cette variabilité trophique également observée à l'échelle populationnelle, dépend d'une part de la structure en taille des populations et d'autre part des effets des variables environnementales à la fois sur la physiologie des organismes et sur la disponibilité des ressources alimentaires. Les résultats indiquent un fort taux de cannibalisme chez cette espèce (de 6 à 32 % à l'échelle de la population) survenant par opportunisme et favorisé par la densité des proies. Le cannibalisme est un comportement permanent qui va affecter la dynamique des populations. L'étude des interactions trophiques entre la truite marbrée et une truite exotique (la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*) montre que la compétition entre ces deux Salmonidés engendre un déplacement de niches trophiques de l'espèce native. Cependant, nos résultats suggèrent que le comportement piscivore de la truite marbrée, rarement observé chez des Salmonidés de rivière, confère à l'espèce une résistance biologique face aux invasions biologiques. L'ensemble des résultats démontre la forte plasticité trophique, à la fois individuelle et populationnelle, de ce prédateur aquatique, qui pourrait constituer un avantage adaptatif dans un contexte de changement climatique.

MOTS-CLES : niches trophiques, cannibalisme, isotopes stables, invasions biologiques

DISCIPLINE : Ecologie Fonctionnelle

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE :

Laboratoire Ecolab, Université de Toulouse, CNRS, INPT, UPS, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France