



HAL
open science

The European catfish (*Silurus glanis*) in large peri-alpine lakes: trophic ecology and impacts for resident species

Chloé Vagnon

► To cite this version:

Chloé Vagnon. The European catfish (*Silurus glanis*) in large peri-alpine lakes: trophic ecology and impacts for resident species. Biodiversity and Ecology. Université Savoie Mont blanc, 2021. English. NNT: . tel-03639076

HAL Id: tel-03639076

<https://theses.hal.science/tel-03639076>

Submitted on 12 Apr 2022

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

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ SAVOIE MONTBLANC

Spécialité : Biodiversité – Ecologie - Environnement

Arrêté ministériel : 25 Mai 2016

Présentée par

Chloé VAGNON

Thèse dirigée par **Jean GUILLARD** et
codirigée par **Victor FROSSARD** et **Franck CATTANEO**

préparée au sein du **Centre Alpin de Recherche sur les Réseaux
Trophiques et les Ecosystèmes Limniques (UMR CARTEL)**
dans l'**École Doctorale Sciences Ingénierie Environnement (SIE)**

Le silure glane (*Silurus glanis*) dans les grands lacs périalpins : Ecologie trophique et impacts sur les espèces résidentes

Thèse soutenue publiquement le **8 décembre 2021**
devant le jury composé de :

Monsieur Julien CUCHEROUSSET

Directeur de recherche, Laboratoire d'Évolution et Diversité Biologique
(Toulouse, France), *rapporteur*.

Monsieur M. Jake VANDER ZANDEN

Professeur, Université du Wisconsin-Madison (États-Unis), *rapporteur*.

Madame Catherine BOISNEAU

Maîtresse de conférences, UMR CITERES - Université de Tours (Tours,
France), *examinatrice*.

Monsieur Eric EDELIN

Chargé de recherche, UMR ESE - INRAE (Rennes, France), *examineur*.

Monsieur Hervé CAPRA

Directeur de recherche, EcoFlowS - INRAE (Villeurbanne, France), *examineur*.

Monsieur Jean GUILLARD

Ingénieur de recherche, UMR CARTEL - INRAE (Thonon-les-Bains, France),
directeur de thèse.

Monsieur Victor FROSSARD

Maître de conférences, UMR CARTEL - Université Savoie Mont Blanc (Le
Bourget-du-lac, France), *co-encadrant de thèse*.

Monsieur Franck CATTANEO

Professeur, HEPIA (Jussy, Suisse), *co-encadrant de thèse*.

“Choisis toujours le chemin qui semble le meilleur même s’il paraît plus difficile : l’habitude le rendra bientôt agréable.”

Pythagore

Remerciements

« Tout groupe humain prend sa richesse dans la communication, l'entraide et la solidarité visant à un but commun : l'épanouissement de chacun dans le respect des différences. »

Françoise Dolto

Je serais incapable de dire si oui ou non cette citation est valable dans toutes les situations mais je suis bien placée pour savoir que sans le groupe humain qui m'entoure, cette étape de vie qu'est la thèse aurait probablement été bien différente et bien moins épanouissante. Je tenais ainsi, à travers ces quelques (nombreuses) lignes, à remercier toutes les personnes qui m'accompagnaient avant le début de cette aventure, à celles qui m'ont rejoint tout au long de cette dernière et à celles qui la continueront de près ou de loin à mes côtés.

Dans un premier temps je remercie les membres de ce jury de thèse ayant accepté de relire et d'évaluer le fruit de ce travail de recherche. Ainsi, merci à Julien Cucherousset, M. Jake Vander Zanden, Catherine Boisneau, Eric Edeline et Hervé Capra. Egalement un grand merci aux membres de mes comités de thèse, Frédéric Santoul, Marie-Elodie Perga, Arnaud Sentis et Marc Pouilly, pour leur bienveillance et leurs nombreux conseils lors de nos rendez-vous annuels. Je remercie la Région Auvergne-Rhône-Alpes pour avoir financé ce travail de recherche.

Ensuite, je ne serais pas en train d'écrire ces remerciements à l'heure qu'il est sans votre présence, messieurs Victor Frossard, Jean Guillard et Franck Cattaneo, vous qui avez cru en moi en me donnant ma chance il y a de ça trois ans. Je vous en suis très reconnaissante, ce depuis le début et pour longtemps. A votre aide précieuse et votre soutien sans faille, nos innombrables discussions et réunions prévues ou improvisées, nos terrains d'entente toujours trouvés, vos nombreuses relectures (oui vous avez été sollicités souvent mais êtes toujours restés particulièrement rapides et réactifs et je vous en remercie). Merci de m'avoir permis de participer à des congrès/conférences/workshops et de m'avoir permis de faire des heures d'enseignement, me permettant de me former à la vie professionnelle que j'ai décidé de mener. A nos pêches au silure plus ou moins fructueuses après des mètres et des mètres de ligne déployés et ce toujours dans la bonne humeur. Merci également à ceux qui ont gravité autour de l'encadrement de cette thèse ou des articles ayant été élaborés tout au long de ce travail, Isabelle, Chloé, David. Merci à l'Université de Fribourg et surtout à Louis-Félix et Rudolf pour cette collaboration fructueuse, vos conseils, vos relectures et votre accueil si chaleureux pour ces quelques semaines passées à vos côtés.

Plus largement, je souhaitais remercier toutes les personnes avec qui j'ai pu interagir de près ou de loin dans le cadre de cette thèse pour récupérer des données ou un soutien financier supplémentaire (merci au CISALB et à la Fédération de pêche), pour les échantillonnages (merci aux pêcheurs professionnels des lacs, à JC et Pascale et à Hervé et Christophe de Alpes Pêche), pour m'aider à débroussailler cette montagne de données à laquelle j'ai pu parfois faire face (merci à Julie, Charly, Sarah, Thomas), pour lancer des projets annexes (merci à Marine et Cécile), ou pour des questions plus administratives mais pas des moindres (merci à Maxime pour son aide précieuse encore et toujours jusqu'à la réservation de ma salle de soutenance). Spéciale dédicace à Simon pour nos longues heures de dissections toujours dans le rire et les

chansons et à ceux avec qui on a eu la chance de passer du temps au château, Charles et Gaëtan, tous à qui je souhaite le meilleur pour la suite.

Merci au CARRTEL pour son accueil chaleureux, pour ces nombreux cafés et repas partagés et pour les gens formidables que j'ai rencontrés. Mon bureau 225 en particulier (le 206 et 215 aussi parce que vous êtes compris dedans) a été rempli d'amour pendant ces trois années et les personnes y étant installées sont devenues plus que des collègues de travail. Parce qu'en plus de se voir 10h par jour, on se rejoint le soir et les week-ends pour boire des bières, regarder des matchs de foot, faire des barbecues, des pique-niques, des escape games ou des balades. Merci au DocteurE Julietta pour ton rayonnement statistique (parce que t'es solaire), tes nombreuses relectures et SURTOUT pour ton aide active à la recherche des PSAT dans les roselières (en vain bien évidemment). Merci à Baptiste pour tes compliments quotidiens et tes pas de dance toujours plus impressionnants les uns que les autres, à Jerem pour toujours avoir trouvé les bons mots lors des petites baisses de moral de chacun, à Camille pour toutes les gourmandises que tu nous apportes à grignoter, à Alexis pour tes potins toujours plus croustillants, à Olivia pour ta douceur et tes histoires de jumeaux qui m'auront bien amusé. Un grand merci au Pr Ignoble pour nos longues discussions d'avenir professionnel quand je m'interroge sur mes dossiers, mes post-docs, pour ton aide pour démêler les problèmes et pour tes lettres de recommandation pour la bourse L'Oréal, parce qu'on le vaut bien. Merci à Marjo pour tes apparitions régulières, toujours le sourire aux lèvres et répandant la bonne humeur.

Evidemment, je souhaite remercier ma famille sans qui je ne serais probablement pas celle que je suis aujourd'hui. Parce que vous m'avez toujours soutenue dans mes décisions et mes projets, parce que vous serez toujours derrière moi, me donnant de la force pour remonter la pente dans les spirales descendantes et me boostant dans les courants ascendants, et parce qu'après tout c'est vous qui m'avez donné l'amour de la nature et de la faune sauvage. Peut-être que sans les centaines de documentaires Arte, d'heures passées à patauger dans la mer, à la rivière ou dans le jardin et les parties de pêche, je n'aurais pas eu le même projet d'avenir professionnel que celui que je prépare depuis maintenant de longues années. Dédicace particulière à ma chère petite sœur Maud, artiste dans l'âme ayant réalisé le magnifique silure qui apparaîtra tout au long de ce manuscrit de thèse. Merci également à mon Loïc présent depuis la licence, loin des yeux mais toujours près du cœur (sinon gaffe à toi ou zvais t'arrasser les yeux). Pour finir, merci à monsieur Léonard, de me stopper quand je n'arrive pas à fermer mon ordinateur, pour ton soutien quotidien, pour tes petits plats dignes de Top-Chef, ton attention et ton écoute. Merci d'avoir débarqué dans ma vie quand je m'y attendais le moins et que j'en avais le plus besoin.

Peut-être (sûrement) ai-je oublié des personnes et je m'en excuse d'avance mais pardonnez le tourbillon de cette dernière ligne droite qui potentiellement a emporté quelques noms avec lui.

Résumé

Les espèces invasives représentent une menace majeure pour la biodiversité et les écosystèmes à travers le monde. L'étude de leur écologie et de leurs impacts dans les milieux envahis représente un des défis majeurs du XXI^{ème} siècle, particulièrement dans le contexte du changement global, accélérant l'introduction d'espèces hors de leur aire de répartition native. Le silure glane (*Silurus glanis*), plus grand poisson dulcicole en Europe, est un exemple d'espèce introduite à large dispersion. Il est originaire d'Asie et d'Europe de l'Est mais son aire de répartition s'est étendue à toute l'Europe depuis le XX^{ème} siècle jusqu'à aujourd'hui. En effet, sa grande plasticité physiologique, trophique et comportementale représente un atout majeur pour son établissement au sein d'écosystèmes variés. Depuis une dizaine d'années, la colonisation du silure dans les grands lacs périalpins (Lac du Bourget et Léman) inquiète quant à son impact sur les espèces résidentes au sein de ces milieux. Ce travail de thèse, intégré au programme de recherche SILAC (financement région Auvergne-Rhône-Alpes), a été centré sur (i) l'écologie trophique du silure et (ii) ses répercussions au sein des réseaux trophiques des lacs périalpins et sur les espèces résidentes à l'échelle spécifique et multi-spécifique.

L'étude de l'écologie trophique du silure a mis en évidence une forte prédation sur des proies littorales (ex. écrevisses *Orconectes limosus*, gardons *Rutilus rutilus*) mais également une consommation non-négligeable des ressources exploitant l'habitat benthique profond (ex. lottes *Lota lota*) et l'habitat pélagique (ex. lavarets *Coregonus lavaretus*).

Un modèle de niche allométrique (aNM) a ensuite été élaboré pour reconstituer les interactions trophiques dans les lacs périalpins. L'aNM a permis d'inférer des interactions pour plusieurs tailles de silure, en tant que prédateur et proie pour les espèces résidentes, permettant de souligner la position apicale des silures à partir d'une taille de 60 cm et plus. De plus, la considération d'une autre espèce exotique (*Hemimysis anomala*) a mis en évidence leurs potentiels impacts additifs dans l'écosystème. L'aNM a par la suite été couplé à un modèle de dynamique de populations pour évaluer les répercussions de la présence de silures de différentes tailles sur les abondances des populations résidentes, des producteurs primaires au prédateur apical. Des diminutions d'abondance des grands invertébrés et des poissons méso-prédateurs causées par la prédation directe des silures ont été mises en évidence. Une succession d'effets positifs et négatifs sur les abondances, caractéristiques de cascades trophiques « top-down », ont également été soulignés. Pour finir, l'étude de la vulnérabilité du lavaret (*Salmonidae* à fort intérêt économique) a suggéré un risque de prédation plus accru pour les jeunes de l'année que pour les autres stades de vie dû à leur taille consommable par la majorité des silures et à un fort chevauchement des profondeurs occupées par les deux espèces, de la fin du printemps jusqu'à la fin de l'été, période correspondant à une forte demande énergétique des silures.

Ce travail de recherche réalisé sur une période de colonisation récente des silures (< 10 ans) constitue un référentiel pour de futures études de l'évolution des populations et de leurs impacts à long terme dans les lacs périalpins. L'ensemble des méthodologies développées contribuent à une meilleure estimation de l'impact des espèces invasives dans les écosystèmes aquatiques.

Mots clés : espèces invasives, écologie trophique, réseaux trophiques, estimation d'impacts, dynamiques de populations

Abstract

Invasive species represent a growing threat to biodiversity and ecosystems worldwide and predicting their impacts on invaded ecosystems represents one of the major current challenges, particularly in the context of global change, promoting displacement of species out of their native range. The European catfish (*Silurus glanis*), the largest European freshwater fish, native from Asia and Eastern Europe, has extensively been proliferating across the continent since the 20th century. Indeed, its wide physiological, trophic and behavioral plasticity represents a major asset for establishing a sustainable presence in various ecosystems. *S. glanis* recently invaded large peri-Alpine lakes (Lake Geneva and Lake Bourget) raising concerns about its impacts on resident species in these ecosystems. This PhD thesis falls within this context and consisted in investigating (i) the trophic ecology of the European catfish in peri-Alpine lakes and (ii) its impacts on food webs and on resident species at both species and multispecies levels. This work is part of the SILAC research program founded by the Region Auvergne-Rhône-Alpes.

The study of the European catfish diet in peri-Alpine lakes highlighted its high reliance on littoral prey (e.g., spenny-cheek crayfish *Orconectes limosus* and roach *Rutilus rutilus*) but also on prey from habitats inherent to peri-Alpine lakes such as deep benthic (e.g., burbot *Lota lota*) and pelagic prey (e.g., whitefish *Coregonus lavaretus*).

An allometric niche model (aNM), supporting the reconstruction of trophic interactions in peri-Alpine lakes, was then elaborated and applied to a body size gradient representing the European catfish ontogeny to infer its trophic interactions both as predator and prey toward resident species. This step underlined its apex position in the food web reached as soon as individuals measured 60 cm. In addition, the consideration of another exotic species (*Hemimysis anomala*) indicated their potential additive impacts in the ecosystem. Trophic interactions inferred by the aNM were then coupled to a multispecies dynamic model to simulate the consequences of the European catfish (according to different body sizes) on the resident species abundances. The results indicated major negative impacts on the abundances of large invertebrates and meso-predators caused by *S. glanis* predation, but also a set of indirect positive and negative impacts on a large number of species characterizing top-down trophic cascades. Finally, the investigation of the vulnerability of the European whitefish (a *Salmonidae* with a high economic value) toward *S. glanis* allowed to identify a higher predation risk for the young-of-the-year whitefish than for other whitefish life stages, due to their optimal body size for being predated by the European catfish as well as their high depth overlapping, particularly between the end of the spring and the end of the summer when the catfish energy demand is the highest.

These results obtained on a period of recent colonization of the European catfish (< 10 years) constitute a robust referential for future investigations on the evolution of the population characteristics and its impacts in peri-Alpine lakes in longer term. The different methodologies developed during this PhD thesis contribute to the toolbox for a better assessment of invasive species impacts in aquatic ecosystems.

Key words: *invasive species, trophic ecology, food webs, impact assessment, population dynamics*

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
1. Les espèces invasives aquatiques : enjeux écologiques et sociétaux	3
1.1. Définitions, historique et voies de dispersion	3
1.1.1. Définitions	3
1.1.2. Historique et voies de dispersion	4
1.2. Méthode d'évaluation d'impacts	6
1.2.1. Déterminer la niche trophique	6
1.2.2. Estimer les impacts de manière empirique ou théorique	10
1.3. Impact décelés en milieu aquatique	14
1.3.1. Impacts globaux à différents niveaux d'intégration	14
1.3.2. Impacts dépendants de l'espèce introduite	15
2. Le silure glane : une espèce invasive ?	17
2.1. Taxonomie et aire de répartition	17
2.2. Biologie et écologie de l'espèce	18
2.2.1. Plasticité physiologique et comportementale	18
2.2.2. Plasticité trophique	19
2.3. Impacts du silure	20
3. Colonisation du silure dans les grands lacs périalpins	21
3.1. Localisation et caractéristiques des lacs périalpins	21
3.2. Colonisation du silure	24
4. Problématique générale, objectifs et structure de la thèse	25
CHAPITRE 1. Ecologie trophique du silure glane	29
1. Présentation du chapitre	31
2. Article 1 - "The opportunistic trophic behavior of the European catfish (<i>Silurus glanis</i>) in a newly colonized large peri-Alpine lake." (en review pour <i>Ecology of Freshwater Fish</i>)	32
3. Bibliographie	44
4. Annexes	47
CHAPITRE 2. Reconstitution d'interactions trophiques en écosystèmes d'eau douce tempérés	59
1. Présentation du chapitre	61
2. Article 2 - "An allometric niche model for species interactions in temperate freshwater ecosystems." (publié dans <i>Ecosphere</i> 2021)	62
3. Bibliographie	78

4. Annexes.....	81
CHAPITRE 3. Position du silure dans le réseau et impacts concomitants avec d'autres espèces exotiques	105
1. Présentation du chapitre	107
2. Article 3 - “ <i>Inferring the trophic attributes of new co-occurring invaders in the largest natural French lake (Lake Bourget).</i> ” (en review pour <i>Biological Invasions</i>).....	108
3. Bibliographie.....	122
4. Annexes.....	126
CHAPITRE 4. Variations d'abondances en présence du silure dans les lacs périalpins.....	135
1. Présentation du chapitre	137
2. Article 4 – “ <i>Combining food-web theory and population dynamics to assess the impact of invasive species.</i> ” (prochainement soumis à <i>Ecology letters</i>).....	138
3. Bibliographie.....	150
4. Annexes.....	153
CHAPITRE 5. Vulnérabilité du lavaret (<i>Coregonus lavaretus</i>) face au silure dans le Lac du Bourget.....	177
1. Présentation du chapitre	179
2. Article 5 - “ <i>The vulnerability of whitefish (<i>Coregonus lavaretus</i>) to the invasive European catfish (<i>Silurus glanis</i>) in a large peri-Alpine lake.</i> ” (prochainement soumis à <i>Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences</i>).....	180
3. Bibliographie.....	192
4. Annexes.....	195
CHAPITRE 6. « Et dans le Léman ? » Etude préliminaire de l'écologie trophique des silures du Léman	203
1. Contexte	205
2. Méthodologie.....	205
3. Résultats préliminaires et discussion.....	206
3.1. <i>Structure en taille</i>	206
3.2. <i>Contenus stomacaux</i>	207

3.3. <i>Contenus intestinaux</i>	208
3.4. <i>Isotopes stables</i>	209
3.5. <i>Changements ontogéniques</i>	210
3.6. <i>Conclusions</i>	211
4. Bibliographie	212
DISCUSSION	213
1. Ecologie et impacts potentiels du silure dans les lacs périalpins	215
1.1. <i>Ecologie trophique</i>	215
1.1.1. <i>Ressources exploitées</i>	215
1.1.2. <i>Stratégie de consommation</i>	219
1.1.3. <i>Facteurs pouvant contraindre l'exploitation de la ressource</i>	220
1.2. <i>Position trophique et impacts au sein des réseaux</i>	221
1.2.1. <i>Importance de l'ontogénie</i>	221
1.2.2. <i>Répercussions sur les abondances d'espèces résidentes</i>	221
1.2.3. <i>Impacts renforcés ou modulés par des invasions concomitantes</i>	223
1.3. <i>Vulnérabilité des Salmonidae (focus sur C. lavaretus)</i>	224
2. Choix méthodologiques : apports et limites	227
2.1. <i>Etudier l'écologie trophique</i>	227
2.2. <i>Inférer des liens trophiques à partir d'un modèle de niche allométrique (aNM)</i>	227
2.3. <i>Etudier les réponses dynamiques des abondances à une invasion</i>	228
2.4. <i>Estimer la vulnérabilité et le risque de prédation</i>	229
2.5. <i>Considérer des invasions concomitantes</i>	229
3. Perspectives de travail : améliorer, approfondir, découvrir	230
3.1. <i>Capture-Marquage-Recapture (CMR)</i>	230
3.2. <i>Suivis des abondances ou biomasses à large échelle</i>	231
3.3. <i>Téléométrie</i>	231
3.4. <i>Otolithométrie</i>	232
3.5. <i>Considération de facteurs externes</i>	233
4. Conclusion	235
BIBLIOGRAPHIE	237
ANNEXES	251
ANNEXE 1. Saisonnalité de la consommation de perches et des captures de silures dans le Lac du Bourget	253
ANNEXE 2. PSAT et alternative proposée afin de suivre l'utilisation de l'habitat et le comportement des silures dans le Lac du Bourget	254
ANNEXE 3. Protocole de préparation des otolithes et lectures d'âge	255
ANNEXE 4. Modèle de croissance de Von Bertalanffy	258

LISTE DES FIGURES

INTRODUCTION

Figure 1 : Etapes et barrières à franchir par une espèce exotique avant d'être considérée envahissante selon la définition de l'IUCN (schéma réalisé d'après Lockwood *et al.* 2013).

Figure 2 : Nombre d'espèces invasives dans les écosystèmes aquatiques européens (eaux douces, saumâtres, marines). Vert = Plantae, beige = Fungi et violet = Animalia (figure réalisés d'après la base de données en libre accès « Global Invasive Species Database » ; <http://www.iucngisd.org>).

Figure 3 : Proportion d'espèces exotiques d'eau douce introduites pour la première fois en Europe selon différentes voies de dispersion (figure issue de Nunes *et al.* 2015).

Figure 4 : Schéma de synthèse des différentes échelles auxquelles les EEE peuvent impacter la biodiversité et les écosystèmes (schéma réalisé d'après Lockwood *et al.* 2013).

Figure 5 : Exemples d'impacts en milieu aquatiques selon le type d'espèce invasive et de sa position trophique. C = compétition, CT = cascade trophique, F = filtration, H = altération de l'habitat, P = prédation et R = ressource (figure inspirés de Gallardo *et al.* 2015 et complétés). Au sein de ce réseau simplifié, le niveau trophique « Producteurs I^{aires} » inclut le phytoplancton, les macroalgues, les macrophytes, les cyanobactéries ; « Zooplanctons », « Macroinvertébrés » et « Poissons » incluent les herbivores, carnivores, omnivores.

Figure 6 : Aire de répartition native (noir strié) et aire de répartition où le silure glane a été introduit (en noir) dans des bassins versants d'une superficie supérieure à 1000 km². Les bassins versants où il n'existe aucune preuve officielle d'introduction sont indiqués en gris (figure issue de Cucherousset *et al.* 2017).

Figure 7 : Localisation des lacs (cartographie modifiée depuis Google Maps).

Figure 8 : Cartographie des lacs dans les bassins hydrographiques (à gauche) et de leur bathymétrie (à droite ; figure issue et modifiée de Jenny 2013).

Figure 9 : Nombre de silures cumulés capturés par des amateurs, professionnels et lors des suivis scientifiques dans le Lac du Bourget et dans le Léman. Entre 1999 et 2020 (dernière données disponibles provenant du CISALB).

Figure 10 : Schéma conceptuel des approches et questions étudiées dans le cadre de ce travail de thèse. « C » est l'abréviation pour « Chapitre ».

DISCUSSION

Figure 1 : Différentes proies des silures du Lac du Bourget : Ecrevisse américaine entière (*O. limosus*) et restes de carapaces et de pinces, perchette (*P. fluviatilis*), mâchoire de brochet (*E. lucius*) et serpent (probablement une couleuvre vipérine *N. maura*) - Photos : Chloé Vagnon.

Figure 2 : Schéma de synthèse du régime alimentaire du silure dans le Lac du Bourget. Les proies principales (c.-à-d. écrevisses, perches et gardons ; flèches pleines épaisses) sont consommées dans l'habitat littoral et associées à des captures supposées non-intentionnelles (c.-à-d. végétaux, moules zébrées ; flèches en tirets). Des proies secondaires associées aux habitats benthique profond (ex. lottes) et pélagique (ex. lavarets) sont consommées de façon minoritaire mais restent présentes dans une partie des régimes alimentaires (dans 5 à 7% des contenus intestinaux analysés).

Figure 3 : Schéma de synthèse simplifié des différents impacts (c.-à-d. effet médian du changement d'abondance relative, *MRAD* dérivé du Chapitre 4) pouvant être provoqués par la population de silures dans les lacs périalpins de manière directe (prédation) ou indirecte (compétition et cascades trophiques) et ayant des répercussions positives et négatives sur l'abondance des différents niveaux trophiques.

Figure 4 : Courbe d'invasion théorique et stades d'invasion associés (figure issue et modifiée de Geburzi et McCarthy 2018).

Figure 5 : Structure en âge de la population et relation taille-âge des silures ($n = 79$) dans le Lac du Bourget. La relation ajustée selon les données empiriques (points) avec le modèle de Von Bertalanffy est représentée en trait plein avec les intervalles de confiance associés. Les prédictions pour les âges non-échantillonnés sont représentés (tirets). La formule de Von Bertalanffy renseigne la taille asymptotique (L_{∞} , cm), le taux de croissance (k , $\text{cm}\cdot\text{an}^{-1}$), et la constante t_0 trouvés pour la population.

Figure 6 : Schéma de synthèse des perspectives de travail envisagées pour enrichir les connaissances sur l'écologie du silure dans les lacs périalpins, finaliser la validation les résultats obtenus par simulation numérique, compléter et/ou améliorer les méthodes employées lors de ce travail de thèse. L'ensemble de ces pistes de recherche permettraient de tendre vers une quantification robuste de l'impact des EEE, et ici plus particulièrement, l'impact du silure au sein des lacs périalpins. Un code couleur est utilisé pour informer sur l'utilisation de chaque méthode pour répondre aux différentes nécessités soulevées.

LISTE DES TABLES

INTRODUCTION

Tableau 1 : Synthèse des méthodes permettant de déterminer la niche trophique des EEE.

Tableau 2 : Synthèse non-exhaustive des approches permettant d'estimer l'impact des EEE de manière empirique ou théorique.

Tableau 3 : Gammes de salinité, teneur en oxygène et température supportées par le silure

Tableau 4 : Caractéristiques des lacs périalpins (d'après Montuelle et Clémens 2015 ; CIPEL 2020 ; Frossard *et al.* 2020 ; Jacquet *et al.* 2020).

DISCUSSION

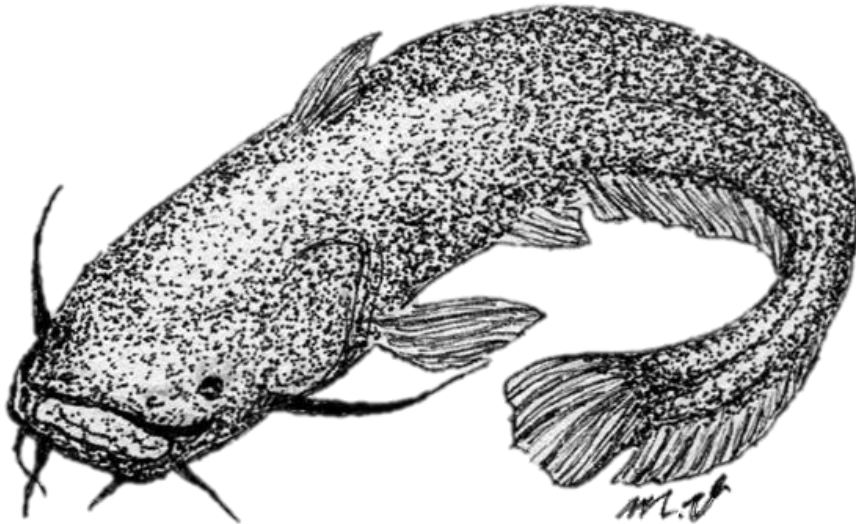
Tableau 1 : Synthèse des résultats des espèces de poissons consommées par le silure dans le Lac du Bourget et littérature référençant leur présence dans le régime alimentaire de populations de silures issues d'autres écosystèmes.

Tableau 2 : Masse de lavaret journalière (M) nécessaire pour remplir les besoins métaboliques d'un silure de 4,5 kg calculée à partir de la méthode de Brown *et al.* (2004) et selon le ratio disponible dans la revue bibliographique de Copp *et al.* (2009) pour les mois d'activité des silures dans le Lac du Bourget.

Tableau 3 : Scénarios de consommation de lavarets dans le Lac du Bourget.

Tableau 4 : Paramètres estimés et intervalles de confiances (IC).

INTRODUCTION



INTRODUCTION

1. Les espèces invasives aquatiques : enjeux écologiques et sociétaux

1.1. Définitions, historique et voies de dispersion

1.1.1 Définitions

Selon la définition officielle de l'IUCN (2000), une espèce invasive, aussi appelée espèce exotique envahissante (ci-après abrégé EEE), présente les caractéristiques suivantes : 1) être introduite par l'Homme de manière volontaire ou involontaire dans un milieu hors de son aire de répartition native (c.-à-d. espèce exotique) ; 2) être une menace pour les écosystèmes, les habitats et/ou les espèces résidentes natives (c.-à-d. autochtones) et naturalisées (c.-à-d. espèces exotiques à la reproduction effective dans le milieu mais à la dispersion limitée et sans impact) et 3) engendrer des conséquences sur les services écosystémiques et/ou socio-économiques et/ou sanitaires. La classification d'une espèce en tant que EEE répond donc à plusieurs critères liés aux différentes étapes de colonisation (c.-à-d. introduction, établissement, prolifération). Ces dernières sont contraintes par des limitations de différentes natures, aussi appelées barrières (Fig.1), pouvant être géographiques (l'espèce doit arriver dans un nouveau milieu), physiologiques (elle doit pouvoir s'adapter aux conditions environnementales), démographiques (elle doit pouvoir se reproduire), biotiques (elle doit pouvoir résister à la prédation, aux pathogènes, ...). Ainsi, la capacité d'une espèce à devenir invasive reste la plupart du temps site-dépendante (Tricarico *et al.* 2016). Comme il a été soulevé par Williamson (1996) par « la règle des 10% », environ une espèce introduite sur mille deviendrait invasive (Fig. 1). Ainsi, une même espèce pourrait être considérée comme invasive dans des milieux favorables à son développement, généralement exponentiel lors de son établissement, mais pourrait connaître une dispersion limitée sans engendrer d'impact dans des milieux moins adéquats à sa prolifération, aboutissant à sa disparition ou à sa naturalisation.

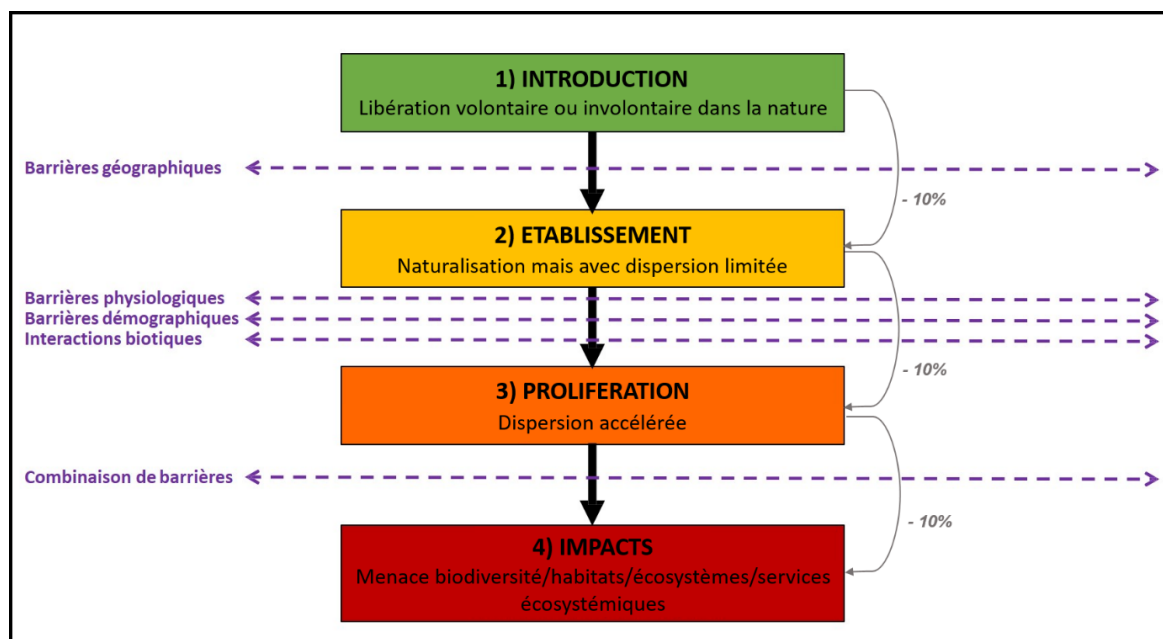


Figure 1 : Etapes et barrières à franchir par une espèce exotique avant d'être considérée envahissante selon la définition de l'IUCN (schéma réalisé d'après Lockwood *et al.* 2013).

1.1.2. Historique et voies de dispersion

Les introductions d'espèces hors de leurs aires de répartition natives existent depuis des millénaires, par le déplacement des populations humaines puis leur sédentarisation (ex. importation d'espèces exotiques pour l'agriculture, l'élevage) mais ont été particulièrement marquées par trois grandes phases historiques selon l'étude de Hulme (2009). Tout d'abord, après le Moyen-âge, les grandes explorations, le début du colonialisme et les modifications des pratiques agricoles, commerciales et industrielles ont favorisé les échanges de marchandises intercontinentaux, induisant le déplacement volontaire ou involontaire d'espèces. Ensuite, la révolution industrielle, accompagnée de l'accroissement du commerce international favorisé par la construction et l'amélioration de nombreuses voies de transport, a marqué un deuxième grand tournant dans la dispersion d'espèces exotiques. Pour finir, la mondialisation a considérablement accéléré les échanges mondiaux et les déplacements d'espèces associés. Par exemple, les introductions d'espèces sont en augmentation constante depuis 1850 en Europe (environ 30 nouvelles introductions tous les 10 ans) et ont doublé depuis plusieurs décennies (Nunes *et al.* 2015), suite à la grande accélération de l'Anthropocène (Steffen *et al.* 2015). Ainsi, on compte actuellement en Europe plus de 12000 espèces exotiques, dont 1000 sont considérées envahissantes (CDR - EEE 2020), composées à 8% d'espèces aquatiques, principalement des vertébrés dulcicoles (Fig. 2).

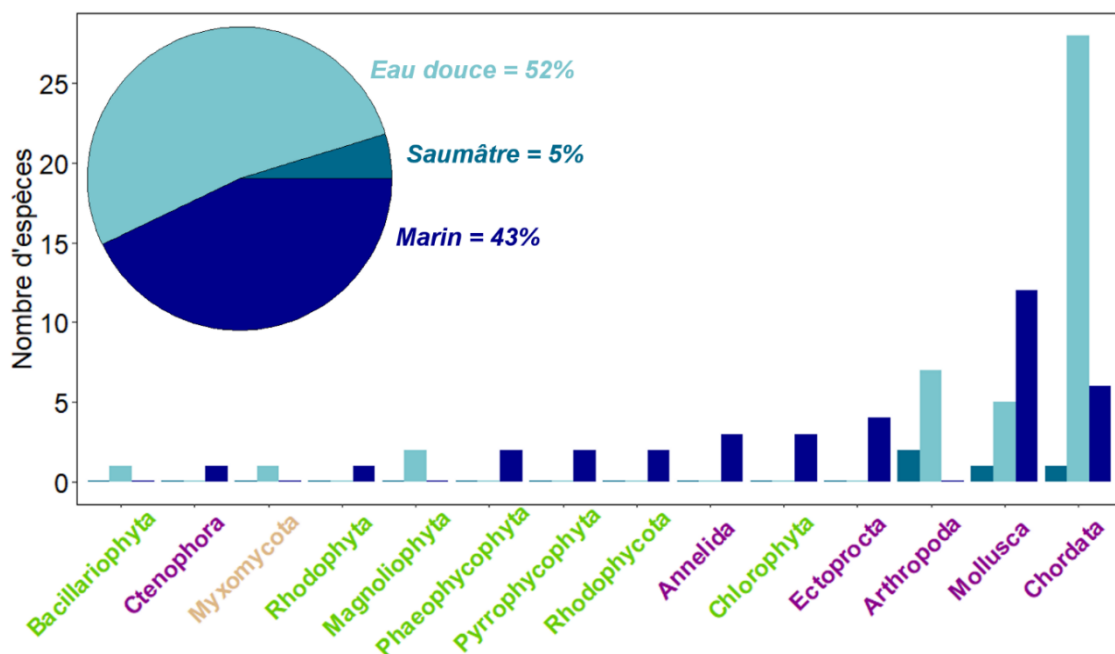


Figure 2 : Nombre d'espèces invasives dans les écosystèmes aquatiques européens (eaux douces, saumâtres, marines). Vert = Plantae, beige = Fungi et violet = Animalia (figure réalisés d'après la base de données en libre accès « Global Invasive Species Database » ; <http://www.iucngisd.org>).

Les premières introductions d'espèces aquatiques dépendaient majoritairement de la volonté de l'Homme, principalement dans le but d'accroître l'offre et la diversité des ressources alimentaires et des activités de loisir (Fig. 3 ; Nunes *et al.* 2015). En effet, l'intensification de l'aquaculture (ex. introduction de la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*), le développement de la pêche sportive (ex. introduction du black bass, *Micropterus salmoides*) et l'accroissement

de l'acquisition d'espèces ornementales par les professionnels et les amateurs (ex. introduction d'espèces dans des étangs privés) ont particulièrement participé à l'import d'espèces, principalement asiatiques et américaines, représentant respectivement 44% et 21% des espèces aquatiques introduites en Europe (Gherardi *et al.* 2008). Plus récemment, des méthodes d'import-export modernes comme le e-commerce ont vu le jour et sont actuellement à l'origine de nombreuses introductions (ex. plus de 500 espèces végétales classées invasives disponibles à la vente ; Humair *et al.* 2015).

Ces introductions volontaires se sont souvent accompagnées d'introductions involontaires concomitantes (Fig. 3). Le développement d'infrastructures pour l'aquaculture ou le développement de l'aquariophilie par les amateurs et professionnels ont favorisé l'évasion d'espèces d'élevage ou d'ornement (ex. la caulerpe *Caulerpa taxipholia* issue de l'aquarium de Monaco relâchée en méditerranée suite à une vidange ; Jousson *et al.* 1998). Egalement, l'ouverture des réseaux hydrographiques a favorisé les voies de dispersion pour beaucoup d'espèces par migration/dispersion ou de manière passive par les transports marins et fluviaux (ex. eaux de ballast). Par exemple, de nombreuses espèces Ponto-Caspiennes ont été introduites en Europe par l'emprunt de corridors au nord, partant de la Volga jusqu'à la mer Baltique (ex. *Dresseina polymorpha* ; Panov *et al.* 2007), au centre de l'Europe, allant de la rivière Dnieper jusqu'au Rhin (ex. *Chelicorophium curvispinum*), et au sud, allant du Danube jusqu'au Rhin (ex. *Dikerogammarus villosus* ; Bij de Vaate *et al.* 2002).

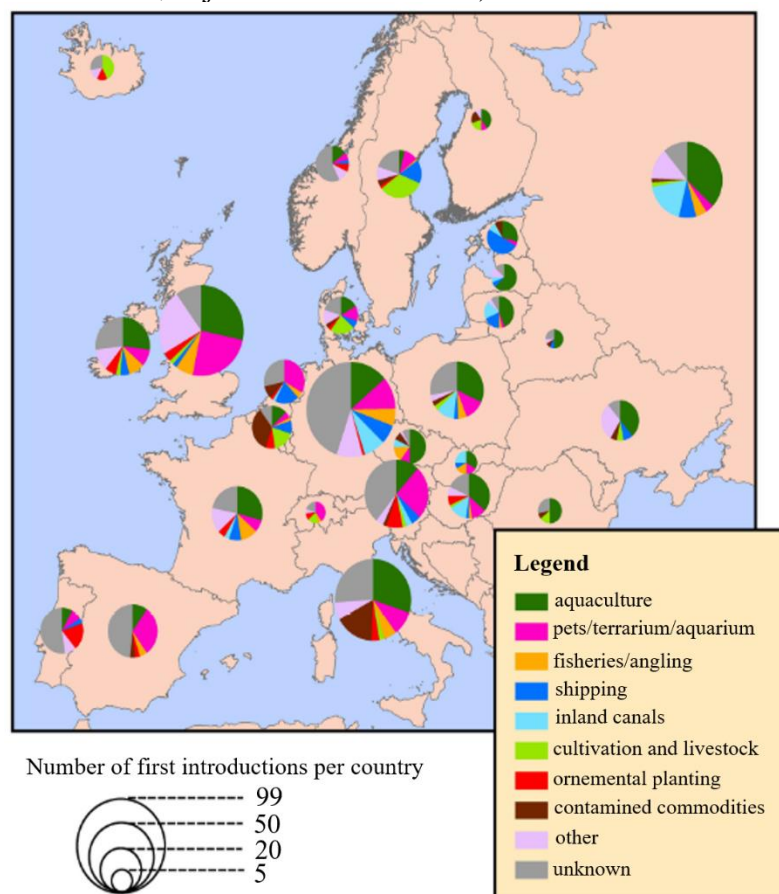


Figure 3 : Proportion d'espèces exotiques d'eau douce introduites pour la première fois en Europe selon différentes voies de dispersion (figure issue de Nunes *et al.* 2015).

1.2. Méthode d'évaluation d'impacts

Suite à l'établissement d'EEE, l'évaluation de leur impact est une phase nécessaire pour estimer les répercussions engendrées au sein des écosystèmes. Cette quantification se doit d'être reproductible et adaptable à des échelles temporelles et spatiales adéquates en regard du caractère site-dépendant des impacts et de leur variabilité spatio-temporelle (Flory et Lockwood 2020), induisant ainsi un défi majeur dans le domaine de la biologie des invasions. De nombreuses entraves sont à considérer dans la récolte de données empiriques pertinentes et dans la conceptualisation des méthodes de prédiction d'impacts, afin d'intégrer différentes facettes des invasions (ex. impacts négatifs/positifs à différents niveaux d'intégration, impacts croisés d'invasions concomitantes ; Gozlan 2008 ; Schlaepfer *et al.* 2011 ; Jackson *et al.* 2017 ; Zhang *et al.* 2019 ; Crystal-Ornelas et Lockwood 2020).

Les impacts peuvent être mesurés en terme de fluctuation des abondances ou biomasses des espèces résidentes par rapport à celles des EEE (Lockwood *et al.* 2013 ; Gallardo *et al.* 2015 ; Kamenova 2017 ; Crystal-Ornelas et Lockwood 2020) ou en terme de changements des caractéristiques de l'écosystème (Alp *et al.* 2016 ; Walsh 2016). Les méthodes visant à mesurer et prédire les impacts sur les espèces résidentes se rapportent fréquemment à l'étude 1) de la niche trophique des EEE, 2) des interactions interspécifiques nouvellement créées, 3) de la réponse fonctionnelle des EEE (c.-à-d. relation entre ressources disponibles et ressources consommées ; Holling 1959) et 4) de la dynamique des espèces résidentes et des EEE (Thomaz *et al.* 2015 ; Jackson *et al.* 2017 ; Kamenova 2017 ; Corrales *et al.* 2019).

1.2.1. Déterminer la niche trophique

L'étude de la niche trophique des EEE renseigne sur leur capacité à perdurer dans le milieu car l'acquisition de ressources est centrale dans leur survie. L'identification des ressources trophiques permet d'identifier la prédation pouvant être exercée sur les autres espèces et l'estimation du chevauchement trophique avec d'autres consommateurs résidents mènent à l'évaluation de la compétition interspécifique (Lockwood *et al.* 2013 ; Traugott *et al.* 2013 ; Jackson *et al.* 2017 ; Kamenova 2017). L'étude de la niche trophique, à travers les différentes méthodes détaillées ci-dessous et résumées dans le Tableau 1 s'inscrit aussi dans une démarche plus globale permettant de générer des données s'intégrant dans des mesures d'impacts estimées empiriquement ou théoriquement (résumées dans le Tableau 2).

► **Contenus stomacaux** — L'identification de la niche trophique peut être faite à partir d'analyses de contenus stomacaux renseignant l'identité taxonomique des proies consommées, leur quantité (abondance et biomasse) et leur occurrence mais également les variabilités intra-spécifiques d'utilisation des ressources (ex. saisonnières, ontogéniques ; Amundsen et Sanchez-Hernandez 2019). Cette méthode assure une répétabilité et une comparaison possible des résultats entre écosystèmes tout en étant peu onéreuse.

En revanche, les contenus stomacaux fournissent une estimation à court terme du régime alimentaire (quelques heures à quelques jours) et une information limitée si le niveau de digestion des proies est trop avancé (Amundsen et Sanchez-Hernandez 2019) ou si le taux de vacuité stomacal est fort, particulièrement pour les prédateurs (Arrington *et al.* 2002).

► **Analyses moléculaires** — Les analyses moléculaires (ex. metabarcoding) fournissent une approche complémentaire à celle des contenus stomacaux (Sousa *et al.* 2019). Elles sont indépendantes du stade de digestion des proies et permettent ainsi de valider et compléter les résultats obtenus à partir des contenus stomacaux faisant appel à une approche favorisant l'identification des espèces possédant des parties anatomiques étant digérées moins vite (ex. carapaces d'écrevisse vs. tissus mous de poisson). Les analyses moléculaires peuvent être réalisées sur des contenus intestinaux, stomacaux ou sur des fèces. Elles fournissent l'identité taxonomique des proies consommées, soit par la recherche de l'ADN d'une espèce de proie particulière en ciblant une séquence ADN spécifique (barcoding), soit par l'inventaire de toutes les proies potentiellement présentes dans le milieu (metabarcoding ; Taberlet *et al.* 2018).

Cependant, cette approche n'est pas encore normalisée pour des études quantitatives d'abondances ou de biomasses consommées (Deagle *et al.* 2019). Elle reste dépendante des banques de séquençages disponibles, dépendra de la dégradation de l'ADN dans les échantillons et peut mettre en évidence des proies secondaires, autrement dit les proies des proies (Taberlet *et al.* 2018). Elle peut faire face à différents biais méthodologiques (ex. problème de séquençage, identification taxonomique plus ou moins précise, contaminations ; Sato *et al.* 2017 ; Sousa *et al.* 2019).

► **Isotopes stables** — L'analyse d'isotopes stables, souvent ceux de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$, ratio isotopique $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$, ratio isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), permet d'identifier la niche trophique des EEE à des échelles individuelles et/ou populationnelles en considérant différentes métriques isotopiques (Boecklen *et al.* 2011 ; Jackson *et al.* 2011 ; Layman et Allgeier 2012 ; Cucherousset et Villeger 2015). Cette méthode a l'avantage de fournir une image intégrée dans le temps des ressources consommées par un prédateur (plusieurs semaines à plusieurs mois dépendant du tissu analysé et de la masse du consommateur ; Vander Zanden *et al.* 2015). Elle peut être utilisée pour différencier l'origine de pools de ressources consommées au sein des écosystèmes (ex. $\delta^{13}\text{C}$ différent entre compartiments lacustres ; Solomon *et al.* 2011) et permet de caractériser la position trophique d'une espèce au sein d'un réseau (Fry 2006). Cette méthode est ainsi largement employée dans les mesures d'impact des EEE (Vander Zanden *et al.* 1999 ; Dalerum et Angerbjorn 2005 ; Cucherousset *et al.* 2012b)

Toutefois, l'identité taxonomique des proies consommées sera généralement plus difficile à déterminer que par l'utilisation des contenus stomacaux ou des analyses moléculaires car la signature isotopique d'un prédateur représente la composition isotopique intégrée du pool de proies assimilées et les proies ne présentent pas toujours des compositions isotopiques très distinctes (Newton 2016). Le « routage » isotopique peut aussi limiter l'identification précise des proies soutenant le régime alimentaire des consommateurs analysés (Perga et Grey 2010). En effet, les acides aminés issus des sources de protéines consommées pourraient être préférentiellement acheminés vers les tissus protéiques alors que les glucides et les lipides seraient métabolisés, influençant ainsi la composition isotopique en carbone dans les tissus. Pour finir, des individus appartenant à une même espèce pourront avoir des signatures isotopiques très variables pouvant induire une confusion dans la détermination taxonomique des proies consommées par un prédateur (ex. perches ; Eloranta *et al.* 2017).

► **Reconstitution des réseaux trophiques empiriques**— La reconstitution des réseaux permet d’aborder l’impact des EEE à l’échelle des communautés en prenant en compte l’ensemble des liens résumant les interactions interspécifiques déjà existantes et celles nouvellement créées avec les EEE en tant que prédateurs et proies. Les études sur du long terme des régimes alimentaires par contenus stomacaux ou analyses moléculaires peuvent permettre la reconstitution empirique de réseaux. Les isotopes stables représentent également un outil efficace dans leur reconstitution (Fry 2006 ; Traugott *et al.* 2013) car un réseau trophique est avant tout un flux de matière entre organismes au sein d’un écosystème. En effet, l’enrichissement en ^{15}N d’un prédateur par rapport au cortège de proies qu’il consomme permet de déterminer sa position trophique au sein du réseau. Complémentairement, le $\delta^{13}\text{C}$, étant différent à la base du réseau mais conservé jusqu’au sommet, permet de discerner l’origine des ressources des différents consommateurs (Vander Zanden et Rasmussen 1999 ; Layman *et al.* 2007 ; Layman *et al.* 2012).

Ces approches nécessitent un travail de bibliographie important (Navia *et al.* 2016 ; Bonnaffé *et al.* 2021 ; D’Alessandro et Mariani 2021) et/ou un large échantillonnage de plusieurs individus au sein de plusieurs espèces (Casey *et al.* 2019). Les réseaux reconstitués peuvent rester incomplets de par la difficulté à prendre en compte tous les niveaux trophiques et l’ensemble des interactions trophiques interspécifiques réalisées. En étant reconstruits à partir de la méthode basée sur les isotopes stables, ils restent peu comparables entre écosystèmes et leur reconstruction se complexifie avec l’augmentation du nombre de pools de ressources considérés au sein du réseau (Layman *et al.* 2012).

► **Reconstitution des réseaux trophiques par modèles prédictifs** — Pour reconstituer les réseaux trophiques envahis, l’utilisation de modèles prédictifs permet de prédire de nouveaux liens interspécifiques en considérant le réseau dans son entièreté. L’étude de traits spécifiques mesurables impliqués dans les relations trophiques permet d’inférer des liens non-connus entre des espèces pour lesquelles ce trait est disponible. Par exemple, les relations allométriques entre prédateurs et proies sont fréquemment utilisées en milieu aquatique car la taille structure les relations trophiques (Jacob *et al.* 2011 ; Brose *et al.* 2019 ; Vincent *et al.* 2020). Les réseaux trophiques peuvent également être reconstitués par l’étude de similarités ou dissimilarités entre espèces, comme leur phylogénie (Gray *et al.* 2015 ; Pomeranz *et al.* 2019). En effet, des espèces phylogénétiquement proches auront tendance à avoir des prédateurs en commun, permettant ainsi une reconstitution prenant en compte des hypothèses évolutives (Bersier et Kehrlé 2008). Pour finir, des relations estimées à partir des interactions proie-prédateurs existantes, expliquant la probabilité d’occurrence d’une interaction (c.-à-d. traits latents), peuvent être utilisées pour prédire une partie non-connue d’un réseau (Rohr *et al.* 2010 ; Rohr *et al.* 2016 ; Terry et Lewis 2020). Les méthodes prédictives peuvent être appliquées à divers écosystèmes et permettent une comparaison inter-site (Kamenova 2017).

Les modèles prédictifs font tout de même appel à des données de calibration empiriques (ex. tailles de proies minimales et maximales consommables par des prédateurs de différentes tailles) dont la qualité des prédictions dépendra. Ces données empiriques sont plus ou moins accessibles, résolues et référencées selon les espèces considérées.

Tableau 1 : Synthèse des méthodes permettant de déterminer la niche trophique des EEE.

	METHODE	AVANTAGES	INCONVENIENTS	LITTERATURE
NICHE TROPHIQUE	<i>Contenus stomacaux</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Identification catégorie/espèces de proie - Abondance/occurrence/poids/taille des proies 	<ul style="list-style-type: none"> - Dépend du stade de digestion - Taux de vacuité parfois important - Image à un instant <i>t</i> 	Amundsen et Sanchez-Hernandez (2019) Hyslop (1980) Kamenova (2017) Jackson <i>et al.</i> (2017)
	<i>Analyses moléculaires</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Affiner/complémenter par présence/absence - Identification taxonomique - Utilisable sur différents types d'échantillons (estomac, intestin, fèces) 	<ul style="list-style-type: none"> - Sensible aux contaminations - Dépend de la dégradation de l'ADN - Quantification limitée - Nécessite une bibliothèque de séquençage à jour - Peut générer des faux positifs/négatifs - Peut mettre en évidence les proies des proies 	Deagle <i>et al.</i> (2019) Sousa <i>et al.</i> (2019) Taberlet <i>et al.</i> (2018)
	<i>Isotopes stables</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Image moyenne à « long terme » - Identification de pool de proies - Déterminer la position trophique - Estimation de métriques isotopiques - Analyses possibles sur différents tissus 	<ul style="list-style-type: none"> - Résolution taxonomique limitée - Fournit des proportions mais pas de biomasse/abondance - Peut être peu comparable entre écosystèmes 	Cucherousset <i>et al.</i> (2012b) Cucherousset et Villeger (2015) Fry (2006) Jackson <i>et al.</i> (2011) Jackson <i>et al.</i> (2012)
	<i>Reconstitution des réseaux trophiques empiriques</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Analyses à l'échelle des communautés - Considération de plusieurs niveaux trophiques - Considération de l'ontogénie, variabilité saisonnière 	<ul style="list-style-type: none"> - Parfois incomplets pour reconstituer des producteurs primaires au top prédateur - Nécessite une bibliographie et/ou un échantillonnage important - Peut être peu comparable entre écosystèmes 	Casey <i>et al.</i> (2019) D'Alessandro et Mariani (2021) Layman <i>et al.</i> (2012) Navia <i>et al.</i> (2016) Traugott <i>et al.</i> (2013) Vander Zanden et Rasmussen (1999)
	<i>Reconstitution des réseaux trophiques par modèle prédictifs</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Analyses à l'échelle des communautés - Prédiction de nouveaux liens trophiques - Prédiction de liens trophiques entre plusieurs EEE co-occurentes - Considération possible de tous les niveaux trophiques et de toutes les espèces recensées - Considération de la phylogénie - Considération de probabilités d'interaction 	<ul style="list-style-type: none"> - Nécessite d'être calibré avec des données empiriques - Nécessite des données plus ou moins résolues et plus ou moins faciles à obtenir pour toutes les espèces ou niveaux trophiques 	Albouy <i>et al.</i> (2019) Bersier et Kehrlí (2008) Calizza <i>et al.</i> (2021) Gravel <i>et al.</i> (2013) Gray <i>et al.</i> (2015) Hui <i>et al.</i> (2016) Pomeranz <i>et al.</i> (2019) Rohr <i>et al.</i> (2016)

1.2.2. Estimer les impacts de manière empirique ou théorique

► **Chroniques des suivis avant/après à long terme** — Lorsque des chroniques de suivis à long terme d'abondances ou biomasses d'espèces sont disponibles, leurs analyses permettent d'identifier l'établissement d'une espèce exotique, sa prolifération ainsi que la modification des communautés et de l'écosystème le long d'un gradient spatio-temporel d'invasion (Kamenova 2017). En effet, ces chroniques permettent d'avoir une mesure d'impact à proprement parlé en évaluant les diminutions ou augmentations des abondances ou biomasses, les changements de diversité et de richesse spécifique par leurs comparaisons avant et après invasion (Stewart *et al.* 2010 ; Tumolo et Flinn 2017 ; DeRoy et MacIsaac 2020), sous réserve que les autres paramètres environnementaux n'aient pas changé en même temps. La connaissance de la niche trophique des EEE permet par la suite de relier les changements décelés avec des causes pouvant résulter par exemple de nouvelles forces de prédation ou de compétition exercées par les EEE sur les espèces résidentes.

En revanche, ces données sont peu ou pas existantes selon les milieux colonisés, elles sont souvent limitées à des groupes taxonomiques spécifiques et nécessitent la considération de potentiels facteurs de modifications indépendants de l'invasion d'une EEE comme des forçages anthropiques ou climatiques (Kamenova 2017).

► **Etude des réseaux trophiques** — Les impacts à l'échelle des réseaux peuvent être quantifiés par l'estimation des nouveaux liens trophiques dans le réseau ainsi que par la modification des signatures isotopiques des espèces résidentes et de leur position trophique au sein du réseau suite à la compétition avec d'autres consommateurs ou à la création de liens de prédation (Woodward et Hildrew 2001 ; Rush *et al.* 2012 ; Barst *et al.* 2020). Des descripteurs de la topologie des réseaux (ex. connectance, longueur de la chaîne trophique) peuvent permettre de caractériser des modifications de l'organisation des réseaux ré-agencés après une invasion (Byrnes *et al.* 2007 ; Thomas *et al.* 2016 ; David *et al.* 2017 ; Thoresen *et al.* 2017) et peuvent être estimés à partir de réseaux empiriques ou prédits par des modèles.

Des expérimentations réalisées en microcosmes ou en mésocosmes visant à manipuler des réseaux trophiques permettent aussi d'évaluer les impacts (positifs et/ou négatifs) d'une ou plusieurs EEE sur une ou plusieurs espèces résidentes en maîtrisant les paramètres biologiques initiaux et les paramètres physico-chimiques du milieu d'expérimentation (Preston *et al.* 2012 ; Braga *et al.* 2019). L'abondance des proies peut être suivie au cours du temps en s'affranchissant de facteurs extérieurs aux invasions pouvant exister *in-situ*. Ainsi, des processus écologiques complexes à l'origine d'impacts pouvant être causés par les EEE (ex. compétition, cascades trophiques, effet simultanés de plusieurs EEE) peuvent être examinés et quantifiés (Johnson *et al.* 2009 ; MacLennan *et al.* 2015 ; Pagnucco *et al.* 2016).

La qualité des données issues de l'analyse des contenus stomacaux ou des isotopes stables et le pouvoir prédictif des modèles choisis pour reconstituer les réseaux influenceront les résultats obtenus de par les limites inhérentes à chaque méthode (Tableau 1). Dans le cadre expérimental, la simplification des systèmes engendre des résultats à considérer avec précaution en regard du peu d'espèces de prédateurs et de proies généralement manipulées, et de la taille réduite des écosystèmes. Ainsi, il est nécessaire de faire des extrapolations à l'échelle de

l'écosystème envahi avec prudence (Jackson *et al.* 2017). La mise en place de ces expérimentations peut également être limitée suivant les espèces étudiées (ex. espèces de grande taille).

► **Etude de la réponse fonctionnelle** — Des expérimentations mises en place pour tester la réponse fonctionnelle de deux espèces analogues (entre deux EEE ou entre une EEE et une résidente) permettent d'étudier la performance des espèces à acquérir et utiliser la ressource (Bollache *et al.* 2008 ; Haddaway *et al.* 2012 ; Paterson *et al.* 2015 ; Howard *et al.* 2018). Le taux d'attaque ou le temps nécessaire entre le repérage, la manipulation et la digestion d'une proie (c.-à-d. temps de manipulation) peuvent être quantifiés pour l'étude des réponses fonctionnelles d'une ou plusieurs EEE et comparées à celle des espèces résidentes ou entre elles, donnant à la fois une mesure d'impact de prédation (ex. quantité de proies consommées en fonction du temps), de compétition (ex. exploitation de la ressource plus ou moins efficace) et d'invasivité (ex. une EEE peut être plus efficace qu'une autre pour exploiter la ressource).

Des métriques découlant de la réponse fonctionnelle des prédateurs permettent de prédire la probabilité de l'occurrence d'impact *in-situ* et de quantifier le degré d'impact engendré par les EEE tout en restant applicables à différentes espèces et écosystèmes. Par exemple, la métrique de Potentiel d'Impact Relatif (*RIP* ; Dick *et al.* 2017) combine l'impact *per capita* d'un prédateur invasif (c.-à-d. réponse fonctionnelle basée sur le taux de consommation maximal de proies) avec son abondance dans le milieu. Elle permet de comparer le ratio entre les réponses fonctionnelles de deux espèces analogues tout en considérant le ratio de leur abondance. Cette métrique a été modifiée par Dickey *et al.* (2018) pour aboutir au Risque d'Invasion Relatif (*RIR*). Les données d'abondances ont été remplacées par des traits d'histoire de vie (c.-à-d. fécondité, longévité) et complétées par une notion de pression de propagule. L'utilisation de la réponse fonctionnelle dans l'estimation d'impact a été simplifiée par Cuthbert *et al.* (2019) en prenant en compte le ratio entre le taux d'attaque et le temps de manipulation (c.-à-d. Ratio de Réponse Fonctionnelle, *FRR*).

Cependant, l'étude de la réponse fonctionnelle permet de comparer l'impact d'espèces analogues sur peu de ressources différentes et ne prend donc pas en compte les répercussions pouvant être engendrées sur d'autres niveaux trophiques. Il est également nécessaire d'avoir des connaissances préalables sur les abondances, traits d'histoire de vie (ex. longévité, fécondité) et sur les métriques composant la réponse fonctionnelle (c.-à-d. temps de manipulation et taux d'attaque), parfois difficilement estimables *in situ*, par expérimentation ou dans la littérature. Enfin, la dynamique des abondances et les impacts positifs pouvant être engendrés ne sont pas pris en compte.

► **Modèles dynamiques espèce-centrés** — Des modèles espèce-centrés peuvent être utilisés pour décrire les impacts causés par les EEE à l'échelle spécifique en considérant des réponses dynamiques de l'abondance ou biomasse d'une espèce résidente par rapport à celle d'une EEE dans le milieu (Cang et Richardson 2017). Ils sont souvent structurés en âges ou stades de vie (Ferguson *et al.* 2012 ; Yarra et Magoulick 2019) et font fréquemment appel à des caractéristiques démographiques des populations considérées (ex. taux de mortalité, fécondité). Les impacts des EEE peuvent par exemple être mesurés en étudiant la courbe de mortalité des espèces résidentes en absence ou en présence de différentes densités d'une EEE (Caldow *et al.*

2007) ou en étudiant le remplacement progressif d'une population résidente par celle d'une EEE (Yarra et Magoulick 2019). Ces modèles permettent d'établir différents scénarios d'invasion en fonction des EEE considérées et/ou de facteurs externes (ex. surpêche, sécheresse) mais également de prédire des impacts positifs et négatifs sur les abondances ou biomasses de l'espèce résidente étudiée résultant de divers processus écologiques comme l'exclusion spécifique (c.-à-d. remplacement d'une espèce résidente par une EEE ; Yarra et Magoulick 2019), la coexistence (c.-à-d. résidentes et EEE peuvent cohabiter au sein d'un même milieu malgré la compétition et la prédation entre les deux ; Ferguson *et al.* 2012) ou même la facilitation (c.-à-d. la présence d'une EEE facilite la survie d'une espèce résidente ; Caldow *et al.* 2007).

En revanche, ces modèles ne considèrent qu'une espèce résidente et une EEE à la fois et ne permettent pas de prédire des impacts au niveau des communautés. Ils font également appel à des données portant sur des caractéristiques démographiques parfois indisponibles.

► **Modèles dynamiques multi-spécifiques** — Des modèles dépendant de la modification des interactions interspécifiques peuvent également être employés afin de prédire à une échelle multi-spécifique la dynamique des abondances ou biomasses des espèces résidentes face à l'invasion d'une ou plusieurs EEE. Des modèles de dynamique de populations basés sur des équations du type Lotka-Volterra établies entre proies et prédateurs (Calizza *et al.* 2021) ou des modèles basés sur des flux de biomasses entre les groupes d'un réseau trophique (Ecopath couplé avec Ecosym ; Christensen *et al.* 2005) peuvent apporter une vision plus globale des impacts des EEE en considérant une approche intégrant différentes populations incluses dans divers niveaux trophiques. Les augmentations ou diminutions d'abondance ou biomasse peuvent être quantifiées et les espèces ou groupes d'espèces les plus vulnérables peuvent être identifiés. Ainsi, ces modèles peuvent permettre de déceler des impacts résultant d'interactions directes (ex. prédation) ou indirectes (ex. cascades trophiques) pouvant avoir des répercussions positives ou négatives sur les abondances ou biomasses des espèces résidentes selon la ou les EEE considérées (Zhang *et al.* 2019). Différents scénarios peuvent être envisagés en faisant varier la quantité initiale des EEE ou en combinant les effets croisés d'une EEE avec des facteurs externes comme par exemple la surpêche ou la sécheresse (Kao *et al.* 2014 ; Bezerra *et al.* 2017). Parallèlement, il est possible de calculer par exemple la perte économique liée à une EEE en connaissant la biomasse de ressources halieutiques prélevée par cette dernière (Calizza *et al.* 2021).

Ces approches sont prometteuses pour extrapoler les impacts décelés au fonctionnement de l'écosystème et à la modification des services écosystémiques par l'intégration de plusieurs populations dans le même système mais nécessitent une connaissance préalable des liens trophiques existants, non seulement entre les espèces résidentes mais également ceux nouvellement créés entre les espèces résidentes et les EEE (David *et al.* 2017 ; Zhang *et al.* 2019). Ces modèles nécessitent une paramétrisation complexe, s'accroissant avec le nombre d'espèces intégrées dans le système et font appel à des données parfois peu disponibles pour tous les taxons compris dans chaque niveau trophique (ex. abondances ou biomasses initiales, taux d'attaque, temps de manipulation, capacité biotique).

Tableau 2 : Synthèse non-exhaustive des approches permettant d'estimer l'impact des EEE de manière empirique ou théorique.

	METHODE	AVANTAGES	INCONVENIENTS	LITTERATURE
IMPACTS	<i>Chroniques des suivis à long terme</i> ¹	<ul style="list-style-type: none"> - Etablissement et dynamique des EEE - Comparaison avant/après invasion - Evolution spatio-temporelle des invasions - Impacts + et - 	<ul style="list-style-type: none"> - Peu de données existantes - Limité à certains groupes taxonomiques - D'autres facteurs peuvent influencer les corrélations 	DeRoy et MacIsaac (2020) Kamenova (2017) Stewart <i>et al.</i> (2010) Tumolo et Flinn (2017)
	<i>Réseaux trophiques</i> ^{1,2}	<ul style="list-style-type: none"> - Fait à partir de données empiriques ou de réseaux reconstitués - Identification de prédation/compétition à l'origine des changements dans le réseau - Impacts + et - à différents niveaux trophiques - Métriques topologiques comparables entre écosystèmes - Peut être simplifié par expérimentation 	<ul style="list-style-type: none"> - A partir des données empiriques : limitations inhérentes aux méthodes résumées dans le Tableau 1 - A partir de prédictions : limitations inhérentes aux méthodes résumées dans le Tableau 1 - Expérimentation dépendante de la taille des espèces considérées et simplification à extrapoler avec précaution 	Barst <i>et al.</i> (2020) Braga <i>et al.</i> (2019) David <i>et al.</i> (2017) Jackson <i>et al.</i> (2017) Pagnucco <i>et al.</i> (2016) Preston <i>et al.</i> (2012) Thomas <i>et al.</i> (2016)
	<i>Réponse fonctionnelle</i> ^{1,2} (RIP, RIR, FFR)	<ul style="list-style-type: none"> - Quantifie le degré d'impact - Comparaison de l'impact de différentes EEE et/ou avec les espèces résidentes - Considération des abondances/traits de vie/pression de propagule - Applicable à différentes espèces et écosystèmes - Peut être mesurée en expérimentation 	<ul style="list-style-type: none"> - Nécessite des connaissances préalables (abondance, fécondité, taux d'attaque, ...) - Pas de vision de l'impact sur les communautés - Pas d'aspect dynamique - Peut être influencée par des paramètres environnementaux/biologiques - Expérimentation dépendante de la taille des espèces considérées 	Dick <i>et al.</i> (2017) Dickey <i>et al.</i> (2018) Cuthbert <i>et al.</i> (2019) Haddaway <i>et al.</i> (2012) Paterson <i>et al.</i> (2015)
	<i>Modèles dynamiques : impact à l'échelle spécifique</i> ²	<ul style="list-style-type: none"> - Intègrent une temporalité dans les prédictions - Peuvent prendre en compte l'exclusion, la coexistence, la facilitation (impacts + et -) - Simulation de différents scénarios (ex. abondances initiales des résidentes et des EEE à faire varier) 	<ul style="list-style-type: none"> - Pas de mesure de répercussions sur les autres niveaux trophiques/à l'échelle des communautés - Font appel à des caractéristiques démographiques parfois compliquées à obtenir 	Caldow <i>et al.</i> (2007) Ferguson <i>et al.</i> (2012) Yarra et Magoulick (2019)
	<i>Modèles dynamiques : impacts à l'échelle multi-spécifique</i> ²	<ul style="list-style-type: none"> - Intègrent une temporalité dans les prédictions - Peuvent intégrer les impacts +/- et directs/indirects - Répercussions sur différentes communautés et niveaux trophiques - Permettent d'élaborer des scénarios d'invasion à court, moyen et long terme - Permettent d'intégrer des facteurs de forçage externes 	<ul style="list-style-type: none"> - Nécessitent de connaître les liens trophiques entre espèces - Nécessitent des données d'abondance/biomasse initiales - Nécessitent une lourde paramétrisation 	Bezerra <i>et al.</i> (2017) Calizza <i>et al.</i> (2021) Kao <i>et al.</i> (2014) Zhang <i>et al.</i> (2019)

¹ Impacts mesurés empiriquement / ² Impacts théoriques

1.3. Impact décelés en milieu aquatique

Les études en biologie des invasions en milieu aquatique ont connu une augmentation exponentielle depuis les années 1990 (Thomaz *et al.* 2015 ; Corrales *et al.* 2019) et ont mis en évidence, par l'utilisation de méthodes comme celles citées précédemment, un grand nombre d'impacts causés par différentes catégories d'espèces (ex. macrophytes, invertébrés, poissons), dans des écosystèmes variés et à des échelles spatiales et temporelles diverses.

1.3.1. Impacts globaux à différents niveaux d'intégration

Les EEE peuvent avoir des répercussions sur un continuum d'organisations biologiques et d'échelles temporelles (Fig. 4). Elles peuvent être à l'origine d'altérations du pool génétique des espèces résidentes soit par modification de la transcription de certains gènes, pouvant perturber des caractéristiques comme la hiérarchie sociale (ex. suppression des différences génétiques entre individus dominants/dominés dans des populations de saumon atlantiques ; Roberge *et al.* 2008), soit par hybridation, pouvant impacter la descendance des espèces résidentes et des hybrides (Lockwood *et al.* 2013 ; Fukui *et al.* 2018).

Les EEE peuvent provoquer des modifications comportementales influencées par la perception du risque par les espèces résidentes et pouvant être développées en réponse à de nouvelles interactions écologiques (ex. prédation, compétition ; Langkilde *et al.* 2017 ; Ruland et Jeschke 2020). Des modifications morphologiques spécifiques à un comportement anti-prédateur peuvent aussi apparaître (Pease et Wayne 2014 ; Berthon 2015).

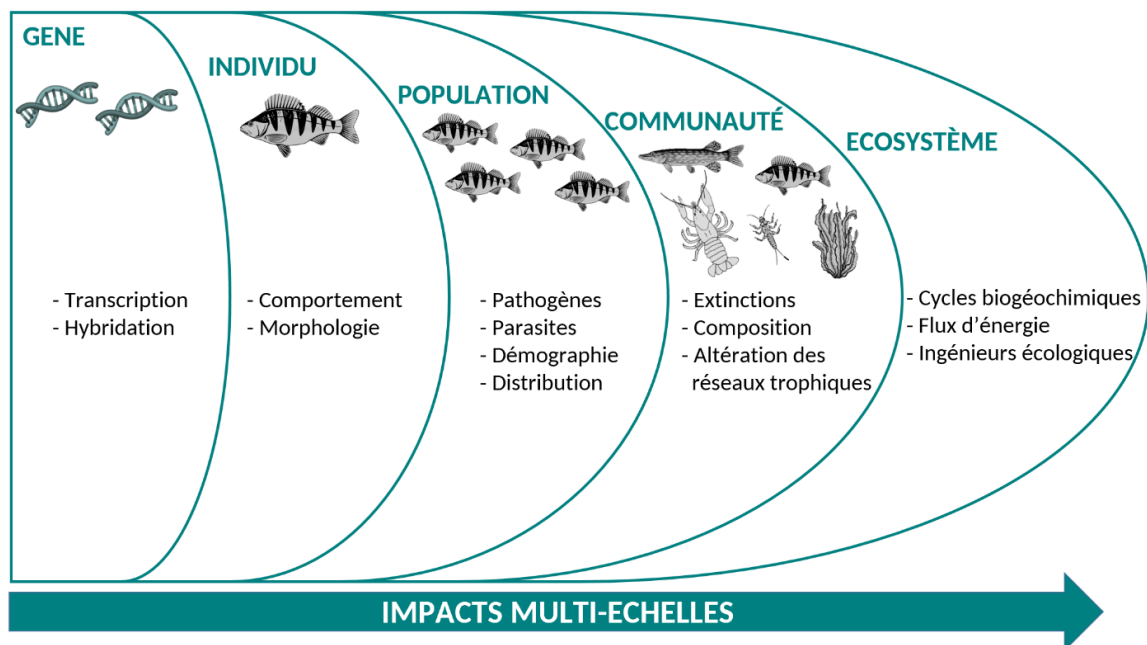


Figure 4 : Schéma de synthèse des différentes échelles auxquelles les EEE peuvent impacter la biodiversité et les écosystèmes (schéma réalisé d'après Lockwood *et al.* 2013).

De plus, les EEE peuvent être vecteurs de pathogènes/parasites contre lesquelles les populations résidentes n'ont pas forcément de défense, causant dans certains cas leur déclin (ex. peste de l'écrevisse ; Holdich *et al.* 2009). Ces impacts peuvent avoir des répercussions à l'échelle populationnelle sur la distribution géographique et/ou la démographie (ex. altération

du succès reproducteur) des espèces résidentes, provoquant dans certains cas des conséquences évolutives importantes (Cucherousset et Olden 2011). La modification de certaines populations, voire leur extinction, peut avoir des répercussions à plus large échelle au sein des communautés et des écosystèmes suite à l'altération de la richesse spécifique, des réseaux trophiques (ex. simplification du réseau ; David *et al.* 2017), et finalement altérer les cycles biogéochimiques, les flux d'énergie et la qualité des habitats (Gallardo *et al.* 2015 ; Gutiérrez 2017), primordiaux dans le maintien du fonctionnement des écosystèmes.

Parallèlement, les impacts sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes sont étroitement liés à la modification des services écosystémiques et peuvent engendrer de fortes répercussions sociétales (Kiruba-Sankar *et al.* 2018). En effet, la dégradation de la qualité du milieu ou le déclin d'espèces à fort intérêt économique peuvent porter préjudice à des activités anthropiques locales comme l'approvisionnement en eau, la pêche professionnelle ou le tourisme (Pejchar et Mooney 2009 ; Vilà et Hulme 2017 ; Kiruba-Sankar *et al.* 2018). Par exemple, l'impact de la prédation du zooplancton invasif *Bythotrephes longimanus* sur le consommateur primaire *Daphnia pulex* dans le Lac Mendota (Wisconsin, USA) a provoqué une diminution de la qualité de l'eau (associée à une perte directe de 140 millions de dollars américains) ne pouvant être restaurée que par une réduction drastique de la charge en phosphore demandant 86,5 à 163 millions de dollars (Walsh 2016). Ainsi, le coût lié aux EEE aquatiques à travers le monde, incluant impacts et gestion, s'élèverait actuellement à plus de 345 milliards de dollars américains, soit 1,6 % du PIB des États-Unis en 2021 (Cuthbert *et al.* 2021).

1.3.2. Impacts dépendants de l'espèce introduite

A ces différentes échelles d'intégration, les impacts des EEE peuvent être directs (c.-à-d. prédation, transmission de maladie) ou indirects (ex. cascades trophiques, altération de l'habitat), avoir des répercussions négatives (ex. extinctions) ou positives (ex. nouvelle ressource exploitable pour les populations résidentes) et sont interdépendants (Fig. 5). Cette multiplicité d'effets est principalement due au caractère contexte-dépendant des impacts, modulés selon des caractéristiques intrinsèques aux écosystèmes (c.-à-d. niveaux en ressource, conditions abiotiques, structure des communautés ; Ricciardi *et al.* 2013), la catégorie taxonomique des EEE considérées, leur similarité fonctionnelle avec les espèces déjà présentes dans le milieu et leur position trophique (Katsanevakis *et al.* 2014 ; Thomsen *et al.* 2014b ; Gallardo *et al.* 2015).

Les producteurs primaires sont souvent à l'origine de modifications de l'habitat (ex. augmentation de la charge en matière organique ; Katsanevakis *et al.* 2014) ou de compétition avec des espèces fonctionnellement proches (Silveira *et al.* 2018). En revanche, ils peuvent représenter une nouvelle ressource exploitable et ont été montrés comme facilitateurs pour les espèces résidentes dans différents écosystèmes (Rodriguez 2006). Ils peuvent engendrer un enrichissement à chaque niveau trophique au sein des réseaux trophiques (c.-à-d. augmentation de l'abondance/biomasse des espèces ; Heath *et al.* 2014) par phénomènes de cascades trophiques « bottom-up » (c.-à-d. répercussions en cascade du bas du réseau vers le haut du réseau jusqu'au prédateur apical ; Carpenter *et al.* 2010 ; Ripple *et al.* 2016).

Les niveaux trophiques intermédiaires (ex. invertébrés) engendrent bien souvent des effets négatifs, en consommant et en étant en compétition avec d'autres espèces, mais également positifs (Gallardo *et al.* 2015). Par exemple, la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*), introduite dans de nombreux écosystèmes, augmente la transparence de l'eau et favorise l'augmentation de la densité des macroinvertébrés racleurs. En revanche, elle diminue celle des filtreurs et induit des variations de l'abondance des prédateurs de ces derniers (Ward et Ricciardi 2007 ; Therriault *et al.* 2012).

Enfin, l'invasion de EEE de haut niveau trophique peut avoir des répercussions importantes dû à leur rôle structurant au sein des réseaux par prédation et compétition pouvant se répercuter sur d'autres niveaux trophiques par le biais de cascades « top-down » (Gozlan *et al.* 2010 ; Cucherousset et Olden 2011 ; Wallach *et al.* 2017). Ces processus « top-down » consistent en un enchaînement d'effets positifs et négatifs le long des différents niveaux trophiques (c.-à-d. augmentation et diminution des abondances/biomasses ; Heath *et al.* 2014) et sont particulièrement marqués lorsque le prédateur apical résident est perturbé.

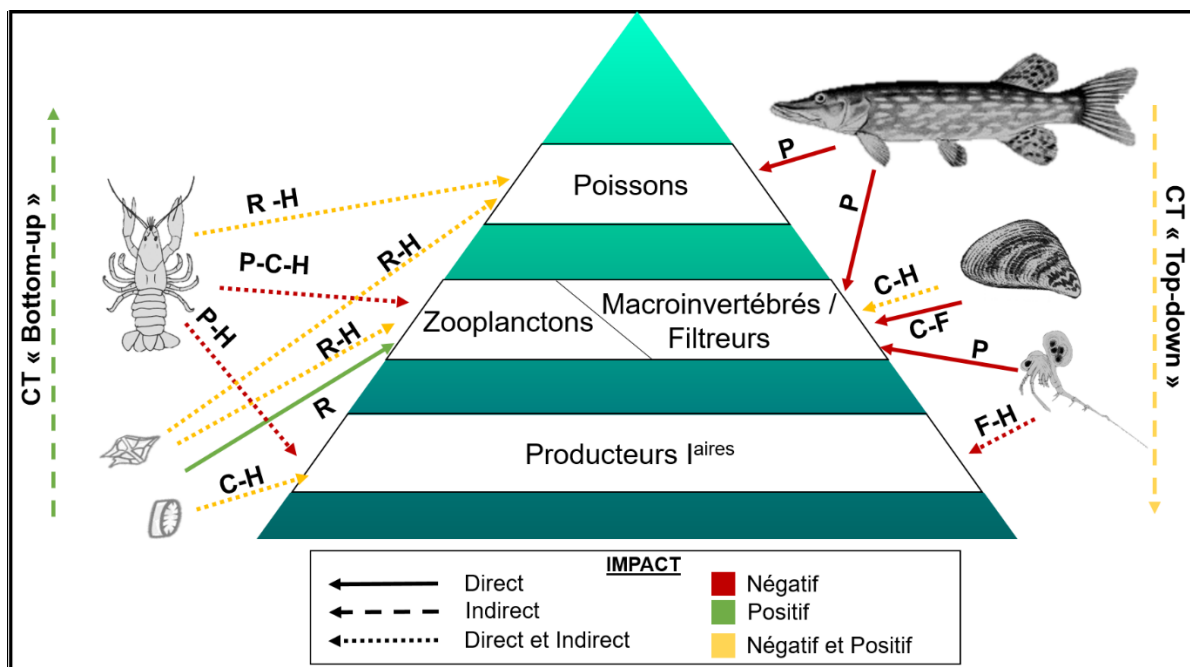


Figure 5 : Exemple d'impacts en milieux aquatiques selon le type d'espèce invasive et sa position trophique. C = compétition, CT = cascade trophique, F = filtration, H = altération de l'habitat, P = prédation et R = ressource (figure inspirés de Gallardo *et al.* 2015 et complétée). Au sein de ce réseau simplifié, le niveau trophique « Producteurs I^{aires} » inclut le phytoplancton, les macroalgues, les macrophytes, les cyanobactéries ; « Zooplanctons », « Macroinvertébrés » et « Poissons » incluent les herbivores, carnivores, omnivores.

Un des prédateurs exotiques soulevant actuellement un grand nombre de questions quant à ses impacts dans les eaux douces européennes est le silure glane (*Silurus glanis*) car il pourrait potentiellement engendrer de nombreuses répercussions au sein des écosystèmes par ses interactions directes et indirectes avec les espèces résidentes en regard de sa grande taille et de sa position trophique estimée relativement élevée (Svřáranta *et al.* 2010 ; Cucherousset *et al.* 2017 ; Vejřík *et al.* 2017a).

2. Le silure glane : une espèce invasive ?

2.1. Taxonomie et aire de répartition

Le silure glane est un vertébré appartenant à la classe des actinoptérygiens (c.-à-d. poissons à nageoires rayonnées), à l'ordre des siluriformes et à la famille des *Siluridae*, regroupant 12 genres et pas moins de 100 espèces dans le monde, principalement recensées en Asie. Seulement deux espèces du genre *Silurus* sont actuellement connues en Europe : *Silurus aristotelis*, uniquement présent au nord de la Grèce, et *Silurus glanis*, l'espèce la plus répandue en Europe et la seule en France (Eschmeyer et Fong 2021). Le silure glane fait partie des 20 plus grands poissons au monde et représente le plus grand poisson dulcicole en Europe (Stone 2007 ; Boulétreau et Santoul 2016). Jusque-là, le record de taille capturée était de 2,74 m enregistré en France dans le Tarn mais aurait potentiellement été battu en Italie en 2021 dans la rivière Pô lors de la pêche d'un silure de 2,80 m.

Cette espèce originaire d'Asie et d'Europe de l'Est (Bornbusch 1995) possède une aire de répartition native s'étendant de la Suède jusqu'au nord de l'Iran en passant par l'Allemagne, la Suisse, la Pologne et le sud de la Turquie (Fig. 6 ; Schlumberger *et al.* 2001 ; Valadou 2007 ; Cucherousset *et al.* 2017) et possède la particularité d'être menacée par la destruction de son habitat dans son aire de répartition native (Copp *et al.* 2009). L'espèce a été principalement introduite dans l'ouest de l'Europe (Gago *et al.* 2016 ; Sáez-Gómez et Prenda 2019) et elle est désormais également présente en Amérique du Sud au Brésil (Cunico et Vitule 2014).

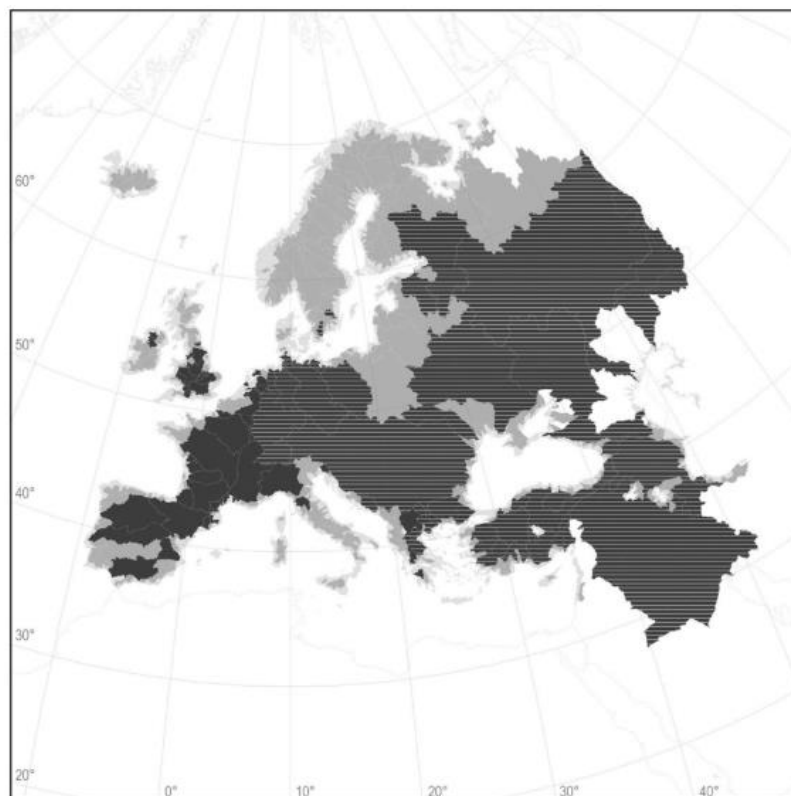


Figure 6 : Aire de répartition native (noir strié) et aire de répartition où le silure glane a été introduit (en noir) dans des bassins versants d'une superficie supérieure à 1000 km². Les bassins versants où il n'existe aucune preuve officielle d'introduction sont indiqués en gris (figure issue de Cucherousset *et al.* 2017).

En France, les piscicultures ont commencé à élever l'espèce à la fin du XIX^{ème} siècle et les pêcheurs sportifs se sont intéressés à ce « trophée de pêche » à la taille record inédite dans les eaux européennes. Le silure apparaît dans le Doubs dans les années 1975 mais l'origine de son introduction reste obscure (ex. lâché clandestin, fuite piscicole ou colonisation naturelle par le réseau hydrographique ; Schlumberger *et al.* 2001 ; Guillaume 2012). Il colonise rapidement l'est de la France entre 1975 et 1985 (recrudescence des captures dans la Saône et le Rhône) et se trouve dans la majorité du réseau hydrographique français 30 ans plus tard (Guillaume 2012). Depuis une dizaine d'années, le silure a fait son apparition dans des lacs périalpins français, écosystèmes jusque-là jamais décrits dans son aire de répartition.

2.2. Biologie et écologie

2.2.1. Plasticité physiologique et comportementale

La colonisation rapide de nombreux écosystèmes aquatiques par le silure a grandement été favorisée par sa large plasticité écologique. En effet, cette espèce fait preuve d'une grande adaptabilité à des conditions environnementales très diversifiées (Tableau 3) comme le laisse voire son aire de répartition étendue à différents climats et différents types d'écosystèmes. Le silure peut ainsi proliférer dans des milieux d'eau douce ou saumâtre, pauvres en oxygène, pollués, plus ou moins chauds. En revanche, un réchauffement de l'eau à une période de l'année est nécessaire à l'espèce pour son activité d'alimentation, de croissance et pour sa reproduction supposée avoir lieu lorsque la température de l'eau atteint au moins 18°C pendant plusieurs semaines consécutives (c.-à-d. plutôt en été ; Shikhshabekov 1978).

Tableau 3 : Gammes de salinité, teneur en oxygène et température supportées par le silure.

Paramètre	Gamme	Particularités	Références
Salinité	< 15 mg.L ⁻¹	- Présent dans certaines zones côtières saumâtres	Copp <i>et al.</i> (2009)
Oxygène	3 – 15 mg.L ⁻¹	- Sang constitué à plus de 30% d'hémoglobine - Capacité à maintenir une pression artérielle faible - Capacité à augmenter sa ventilation	Massabuau et Forgue (1995)
Température	3 à 30 °C	- Optimum de croissance entre 25 et 27°C en laboratoire	Schlumberger <i>et al.</i> (2001) Tissot et Souchon (2010)

Ainsi, la reproduction des silures matures (entre 3 et 4 ans, entre 39 et 71 cm) se produit principalement entre mai et juin dans le sud de son aire répartition et entre juillet et août au nord (Copp *et al.* 2009), même si cette phase peut largement varier et s'étendre sur de plus longues périodes en fonction des milieux étudiés (Alp *et al.* 2004). Le silure fait partie de la guilde des « gardiens » (Balon 1975), le mâle crée un nid dans des végétaux sur un substrat de graviers ou de sable (dans environ 60 cm d'eau) et s'occupe de la protection et de l'oxygénation des œufs jusqu'à leur éclosion ayant lieu 2 à 10 jours après la fécondation selon la température de l'eau (Mihálik 1995). En milieu lotique, les silures peuvent effectuer une courte migration de reproduction en amont des cours d'eau durant laquelle ils trouvent leur partenaire. En milieu lentique, les zones peu profondes en littoral présentant des conditions favorables à leur reproduction (c.-à-d. abris, substrats, température plus chaude) peuvent être exploitées (Copp *et al.* 2009).

Les silures présentent des adaptations comportementales lors de leur reproduction mais également dans leur rythme d'activité. De manière générale, ils ont une grande fidélité au site et adaptent très vite leur comportement aux conditions environnementales changeantes du milieu (Capra *et al.* 2017 ; Capra *et al.* 2018), affectionnent les habitats aux eaux plutôt turbides, à la structuration complexe leur procurant de nombreux abris pour se cacher pendant la journée et entrent en activité la nuit (Proteau *et al.* 2008). En effet, des suivis télémétriques ont permis de mettre en évidence un cycle nyctéméral avec des pics d'activité à la tombée de la nuit et avant le lever du jour (Carol *et al.* 2007), concordant avec la capacité de l'espèce à détecter ses proies grâce à son odorat, son ouïe (appareil de Weber) et son électro-réceptivité développés particulièrement adaptés à la chasse nocturne (Copp *et al.* 2009 ; Guillaume 2012). Également, le silure aurait un rythme saisonnier marqué avec une activité minimale en hiver et maximale en été (Carol *et al.* 2007 ; Daněk *et al.* 2016 ; Lenhardt *et al.* 2021). En revanche, dans des rivières en République Tchèque, une activité forte recensée sur la totalité de la journée, particulièrement en été (Slavík *et al.* 2007 ; Slavik et Horky 2012) atteste d'adaptations comportementales de l'espèce selon le milieu étudié.

2.2.2. Plasticité trophique

Le silure possède un large spectre alimentaire reflétant les espèces disponibles dans le milieu, il est ainsi considéré comme omnivore et opportuniste (Copp *et al.* 2009). Les analyses de contenus stomacaux réalisées sur des populations provenant de différents écosystèmes (c.-à-d. rivières, fleuves, réservoirs) ont mis en évidence une consommation récurrente d'invertébrés benthiques (ex. écrevisses représentant 67 % de l'alimentation dans le delta du Danube) et de poissons tels que les cyprinidés (ex. carpes *Cyprinus carpio*, gardons *Rutilus rutilus* ; Carol *et al.* 2009 ; Syväranta *et al.* 2010 ; Verdeyroux et Guerri 2016 ; Djait *et al.* 2019 ; Ferreira *et al.* 2019). La consommation de proies peut varier au cours des saisons quantitativement (c.-à-d. la vacuité stomacale diminue avec l'augmentation de température ; Copp *et al.* 2009) et parfois qualitativement (c.-à-d. assemblage de proies différent ; Haubrock 2021). L'utilisation des isotopes stables a souligné la large niche isotopique de l'espèce, attestant de la consommation de pools de ressources aux signatures en ^{13}C et ^{15}N variables et donc d'une énergie dérivée de proies aquatiques, semi-aquatiques ou même terrestres (Syväranta *et al.* 2010 ; Vejřík *et al.* 2017a).

Certaines populations ont su développer des techniques de chasse encore jamais décrites dans leur aire de répartition native (Cucherousset *et al.* 2017), leur donnant accès à des ressources inhérentes à certains milieux comme des espèces migratrices (ex. saumons atlantiques, aloses, lamproies ; Boisneau et Belhamiti 2018 ; Boulêtreau *et al.* 2018 ; Guillerault *et al.* 2018 ; Boulêtreau *et al.* 2020 ; Boulêtreau *et al.* 2021), des oiseaux d'eau et petits mammifères (Carol *et al.* 2009 ; Cucherousset *et al.* 2012a ; Haubrock *et al.* 2020).

Les silures peuvent changer d'alimentation au cours de leur ontogénie, passant d'un régime alimentaire composé d'invertébrés vers un régime piscivore (Carol *et al.* 2009 ; Copp *et al.* 2009 ; Alp 2017). En effet, en grandissant ils auront tendance à consommer des proies plus grandes, incluant plus de poissons, confirmé par des signatures isotopiques variant significativement avec la taille des individus et signant une tendance à la piscivorie (Syväranta

et al. 2010). Enfin, du cannibalisme a déjà été observé dans les contenus stomacaux (Copp *et al.* 2009 ; Faure et Tanzilli 2016 ; De Santis et Volta 2021).

2.3. Impacts du silure

La large plasticité écologique et la taille du silure représentent des atouts pour envahir et impacter les milieux. En effet, l'adaptabilité physiologique, comportementale et trophique augmente la probabilité d'établissement d'une espèce dans un écosystème (Lockwood *et al.* 2013) et une grande taille minimise le nombre de potentiels prédateurs (« enemy release hypothesis » ; Jeschke et Herger 2018). A ce jour, le silure est classé en tant que EEE en France métropolitaine (MNHN 2021), pourtant son impact reste complexe à comprendre et semble être très largement site-dépendant en France et en Europe.

Une étude couvrant plus de 500 sites et incluant des données récoltées entre 1989 et 2010 sur des peuplements piscicoles de rivières françaises a démontré que les silures n'impactaient qu'une petite part des communautés (ex. 1,4% des sites ont vu leur richesse spécifique diminuer ; Guillerault *et al.* 2015a). Dans le bassin hydrographique du fleuve Po (Italie), l'étude de l'établissement du prédateur dans 14 canaux entre 1991 et 2009 a démontré une diminution des abondances/biomasses de poissons natifs (ex. rotengle *Scardinius erythrophthalmus*) et la disparition d'espèces comme la tanche (*Tinca tinca*), impactant la structuration des communautés piscicoles (Castaldelli *et al.* 2013). La comparaison de populations d'oiseaux d'eau à différents stades de colonisation du silure dans des rivières en Espagne a quant à elle souligné des diminutions d'abondances d'oiseaux dans les milieux où le silure s'est établi mais sans pouvoir discerner les effets de la prédation directe du silure de ceux du potentiel comportement d'évitement des oiseaux (Carol *et al.* 2009).

Les analyses d'isotopes stables et de contenus stomacaux ont permis de mettre en évidence les positions trophiques hautes des grands silures (Syväranta *et al.* 2010 ; Vejřík *et al.* 2017a) et des régimes alimentaires parfois chevauchant ceux des poissons piscivores comme le brochet *Esox lucius* (Guillerault *et al.* 2015b). En revanche, le silure n'est pour le moment pas considéré menaçant pour le brochet étant donné sa large niche trophique permettant de relâcher la compétition interspécifique avec le prédateur résident (Lockwood *et al.* 2013), et leurs habitudes de chasses différentes (Guillerault *et al.* 2015b). En revanche, l'effet du silure à l'échelle des réseaux trophiques et son potentiel impact « top-down » reste pour le moment peu exploré.

L'impact du silure le plus étudié est celui résultant de sa prédation. Les silures adultes peuvent être jusqu'à deux fois plus gros que les prédateurs natifs (Cucherousset *et al.* 2017) et ont donc accès à des proies ayant normalement atteint leur taille refuge (Wysujack et Mehner 2005), pouvant provoquer des impacts sur la structuration en taille et en âge des peuplements piscicoles. De plus, la consommation d'espèces migratrices à fort intérêt patrimonial et/ou économique remet en question la capacité de maintien et de résilience de ces populations face à un nouveau prédateur. La prédation du silure dans les lacs périalpins récemment colonisés est ainsi questionnée pour des espèces comme la perche (*Perca fluviatilis*) ou le lavaret (*Coregonus lavaretus*), toutes deux supportant une forte activité récréative et économique (Jacquet *et al.* 2019 ; Goulon et Guillard 2020).

3. Colonisation du silure dans les grands lacs périalpins

3.1. Localisation et caractéristiques des lacs périalpins

Parmi plus d'une centaine de lacs français, on compte trois grands lacs périalpins situés entre la région Auvergne-Rhône-Alpes et la Suisse (Fig. 7 et 8) : le Léman ($46^{\circ} 26' 29.108''$ N $6^{\circ} 31' 46.283''$ E), le Lac du Bourget ($45^{\circ} 43' 46.841''$ N $5^{\circ} 52' 10.484''$ E) et le Lac d'Annecy ($45^{\circ} 51' 41.489''$ N $6^{\circ} 10' 2.364''$ E). Ils comptent parmi les plus grandes étendues naturelles d'eau en France et sont d'origine glaciaire, créés suite aux retraits des glaciers des Alpes (Montuelle et Clémens 2015). Ces lacs sont localisés dans la même écorégion, soumise à des conditions climatiques similaires tempérées à influences continentales, méditerranéennes et montagnardes (Jenny 2013).



Figure 7 : Localisation des lacs (cartographie modifiée depuis Google Maps).

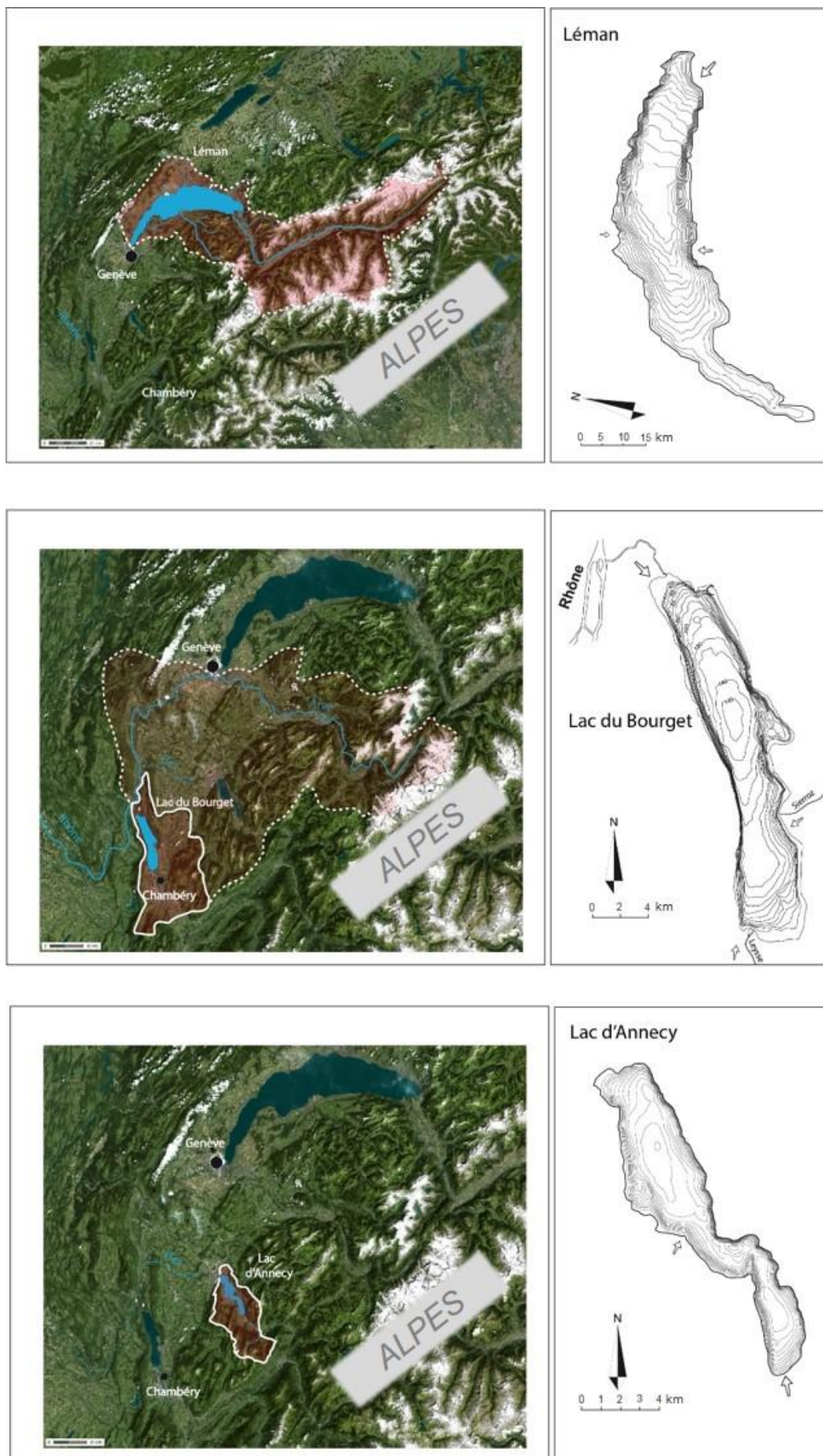


Figure 8 : Cartographie des lacs dans les bassins hydrographiques (à gauche) et de leur bathymétrie (à droite ; figure issue et modifiée de Jenny 2013).

Malgré des similitudes de par leur localisation et leur contexte de formation proches, ces écosystèmes aquatiques présentent des spécificités par leur superficie, leur bathymétrie et leur statut trophique (Fig. 8, Tableau 4). Ils font l'objet d'un suivi à long terme, effectué annuellement par l'Unité Mixte de Recherche CARRTEL en partenariat avec différentes structures de gestion (Tableau 4). Ces suivis permettent d'examiner la trajectoire écologique des lacs par la caractérisation de paramètres abiotiques (ex. température, teneur en phosphore) et biotiques (ex. communautés phytoplanctoniques, ichtyologiques), référencés dans la base de données de l'Observatoire des Lacs (OLA ; Rimet *et al.* 2020) disponible en libre accès (<https://si-ola.inrae.fr/>). Ainsi, après une phase d'eutrophisation dans les années 1970, le suivi des lacs et la mise en place de plans de gestion ont permis leur réoligotrophisation progressive depuis les années 1990, passant d'une concentration en P_{tot} supérieure à 100 µg.L⁻¹ à une concentration inférieure à 15 µg.L⁻¹, et donc la restauration de leur état écologique de nos jours (CIPEL 2020 ; Frossard *et al.* 2020 ; Jacquet *et al.* 2020).

Tableau 4 : Caractéristiques des lacs périalpins (d'après Montuelle et Clémens 2015 ; CIPEL 2020 ; Frossard *et al.* 2020 ; Jacquet *et al.* 2020).

	Léman	Lac du Bourget	Lac d'Annecy
Superficie (km²)	580,1	44,0	26,0
Volume (km³)	89,0	3,6	1,1
Profondeur maximum (m)	309,7	146,0	65,0
Profondeur moyenne (m)	152,7	85,0	41,5
Temps de séjour des eaux (ans)	11,3	9,0	3,8
Altitude (m)	372,05	232,0	447,0
Age (ans)	35000	25000	18000
Statut trophique (Phosphore total)	Mésotrophe	Oligo-mésotrophe	Oligotrophe
Stratification thermique annuelle	Brassage complet irrégulier	Monomictique	Monomictique
Structure de gestion / de veille	CIPEL ¹	CISALB ² CALB ^{2bis}	SILA ³

¹Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman (depuis 1962)

²Comité intersyndical pour l'assainissement du lac du Bourget (depuis 1994)

^{2bis}Communauté d'agglomération du lac du Bourget (depuis 2007)

³Syndicat Mixte du Lac d'Annecy (depuis 1957)

Le maintien du bon état de ces milieux représente un enjeu écologique majeur mais également un enjeu socio-économique en regard des nombreux services écosystémiques rendus par ces lacs (Baulaz *et al.* 2021). En effet, ils supportent l'approvisionnement en eau pour les communes voisines (ex. 80 millions de mètres cube par an prélevés dans le Léman desservant environ 870 000 habitants ; Montuelle et Clémens 2015), la pêche professionnelle (ex. > 50

tonnes de lavarets pêchés dans le Bourget), les activités récréatives et le tourisme (ex. plus de 10 millions de visiteurs par an à Annecy ; Nikolli 2020). Ces activités anthropiques ne sont pas sans conséquences pour les milieux (ex. urbanisation croissante, industrie) et s'ajoutent aux pressions du changement climatique (ex. réchauffement des eaux) et aux invasions biologiques que peuvent subir les lacs périalpins. En effet, de nombreuses espèces invasives ont fait leur apparition dans ces écosystèmes et peuvent représenter un facteur de forçage supplémentaire dans leur bon fonctionnement. Une dizaine d'espèces de plantes invasives, aquatiques ou semi aquatiques ont été recensées dans ces lacs (ex. *Elodea canadensis*) ainsi que des invertébrés (ex. *Orconectes limosus*, *Hemimysis anomala*) et des poissons (ex. *Ameiurus melas*), parmi lesquels le silure a récemment fait son apparition.

3.2. Colonisation du silure

Le silure n'a pour le moment pas été recensé dans le Lac d'Annecy mais les captures dans le Léman et le Lac du Bourget connaissent une forte augmentation depuis une dizaine d'années, à la fois dans les pêches amateurs, professionnelles et scientifiques (Fig. 9). L'origine de l'introduction du silure dans ces deux lacs reste obscure et très peu de données sont disponibles en regard de l'apparition récente de l'espèce.

Côté Bourget, les silures sont aujourd'hui capturés dans l'ensemble du lac. La recrudescence des captures pourrait être concomitante avec la restauration de l'écluse à poissons du canal de Savière (canal connectant directement le Rhône et Lac du Bourget) réalisée en 2013 (communication personnelle CISALB). Les silures sont installés dans le Rhône depuis plusieurs décennies (Valadou 2007) et pourraient avoir colonisé le Lac du Bourget par dispersion active. Les apports par les crues de Rhône peuvent aussi être envisagés (débit > 800 m.s⁻¹ pouvant entrer dans le Lac du Bourget). Enfin, les introductions volontaires ne sont pas à évincer, principalement pour la pêche sportive.

Côté Léman, le silure semble surtout présent au sud du lac (petit lac) pour le moment avec un nombre de captures inférieur à celui dans le Bourget, traduisant probablement une colonisation plus récente. L'idée d'une colonisation naturelle est moins favorisée car le barrage Génissiat au sud du lac est infranchissable pour les espèces piscicoles, laissant place à l'hypothèse d'introductions volontaires de silures ayant été transportés depuis le Rhône ou d'autres écosystèmes (ex. lacs suisses).

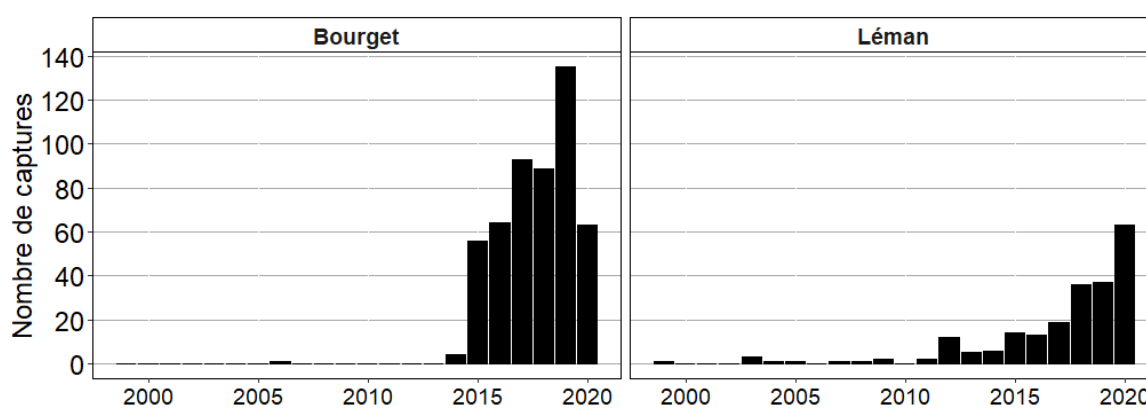


Figure 9 : Nombre de silures cumulés capturés par des amateurs, professionnels et lors des suivis scientifiques dans le Lac du Bourget et dans le Léman entre 1999 et 2020 (dernières données disponibles provenant du CISALB).

4. Problématique générale, objectifs et structure de la thèse

L'apparition du silure dans les lacs périalpins et son établissement progressif depuis une dizaine d'années interroge sur son impact sur les populations résidentes, principalement les espèces piscicoles d'intérêt halieutique. En vue de cette colonisation récente dans un nouveau milieu, l'écologie du silure et les conséquences de son établissement au sein des lacs périalpins pourraient être différents de ceux identifiés dans le cas d'un établissement ayant eu lieu plusieurs décennies auparavant dans des écosystèmes aux caractéristiques différentes. De plus, il a été montré que la croissance ainsi que la structure en taille et le régime alimentaire des silures changeaient en plusieurs décennies, induisant des différences d'impacts identifiés lors d'une colonisation récente ou plus ancienne (c.-à-d. > 30 ans ; Carol *et al.* 2009). Il était donc primordial de mener une étude site-spécifique de l'écologie du silure et de ses impacts dans les lacs périalpins à un stade de colonisation peu avancé afin de fournir une base solide pour de futures comparaisons d'impacts. Les impacts des EEE recensés étant très fréquemment liés aux interactions trophiques interspécifiques, ce travail de recherche s'est articulé autour de deux axes principaux répondant à deux objectifs :

(i) Etudier l'écologie trophique du silure dans les lacs périalpins

(ii) Prédire son impact sur les espèces résidentes

Pour remplir le premier objectif, l'écologie trophique du silure a été étudiée à partir de l'analyse de contenus stomacaux et d'analyses isotopiques du carbone et de l'azote (Chapitre 1 ; Article 1 ; Fig. 10). Il a été question d'identifier les proies consommées par le silure ainsi que les habitats lacustres (benthique profond, littoral ou pélagique) supportant son approvisionnement en ressources. Des indices de variations trophiques interindividuelles, dérivés des contenus stomacaux et des compositions isotopiques, ont été estimés afin d'évaluer une possible spécialisation individuelle dans l'utilisation des ressources au sein de la population. De plus, de potentiels changements ontogéniques dans les régimes alimentaires ont été analysés.

Pour remplir le deuxième objectif, l'impact du silure a été étudié à plusieurs échelles d'intégration (multi-spécifique et espèce-centré) de manière à apporter une vue d'ensemble des différentes répercussions dues à sa présence dans le milieu. Les méthodes ayant été utilisées, basées sur les interactions entre le silure et les espèces résidentes, restent applicables à d'autres types de EEE dans divers écosystèmes aquatiques. Ce travail a permis d'intégrer l'estimation d'impacts positifs et d'impacts causés par des interactions indirectes sur différents niveaux trophiques ainsi que la considération d'invasions concomitantes de plusieurs espèces exotiques. Mon approche repose sur un socle méthodologique basé sur plusieurs étapes :

1) Un modèle de niche allométrique (aNm) fondé sur des relations de tailles proie-prédateur a d'abord été élaboré afin de reconstituer les liens trophiques susceptibles d'exister au sein de réseaux trophiques d'écosystèmes d'eau douce tempérés (Chapitre 2 ; Article 2 ; Fig. 10).

2) L'aNm a ensuite permis de prédire la niche trophique potentielle du silure et sa position trophique tout au long de son ontogénie en tant que prédateur au sein du réseau trophique du Lac du Bourget (Chapitre 3 ; Article 3 ; Fig. 10). Lors de cette approche, la même méthode a

été appliquée à un invertébré exotique (*Hemimysis anomala*) afin d'avoir une vision plus globale des différents niveaux trophiques sur lesquels de potentiels impacts pourraient être exercés par la prédation simultanée de plusieurs espèces introduites au sein d'un même réseau trophique, contexte souvent rencontrés dans divers écosystèmes. La modification des liens trophiques causés par les deux espèces exotiques a été étudiée selon plusieurs scénarios (c.-à-d. sans/avec espèces exotiques ou stade d'établissement actuel et futur) et des hypothèses de répercussions sur le fonctionnement de l'écosystème et des services écosystémiques ont été formulées.

3) Les interactions trophiques inférées par l'aNM ont été couplées à un modèle dynamique du type Lotka-Volterra paramétré allométriquement pour permettre de formuler des scénarios d'établissement pour différentes tailles de silures (40, 85 et 150 cm) et de quantifier les impacts sur l'abondance des espèces résidentes des lacs périalpins. Les tailles de silures et les interactions (directes et indirectes) étant à l'origine du plus grand nombre d'impacts ainsi que les impacts les plus forts (positifs et négatifs) sur les abondances et les extinctions ont été étudiés (Chapitre 4 ; Article 4 ; Fig. 10).

4) Une attention particulière a été portée sur l'impact potentiel du silure sur le lavaret (*Coregonus lavaretus*), un *Salmonidae* natif des lacs périalpins ayant un fort intérêt économique (Chapitre 5 ; Article 5 ; Fig. 10). Plusieurs méthodes ont été combinées afin de poser les bases d'une évaluation de la vulnérabilité de *C. lavaretus* face à l'introduction du silure dans le Lac du Bourget. La prédation de *C. lavaretus* a été étudiée par analyses moléculaires (metabarcoding) réalisées sur des contenus intestinaux de silures. Ces analyses moléculaires ont également permis de compléter l'objectif 1 de ce travail de thèse en fournissant l'identité taxonomique des autres espèces piscicoles consommées. L'aNM a ensuite été utilisé afin d'identifier les classes de tailles (et donc les stades de vie) les plus vulnérables vis à vis des caractéristiques de la population de silures (structure en taille) actuellement présente dans le lac. Enfin, une métrique de risque de prédation tenant compte des profondeurs occupées par les deux espèces et des besoins métaboliques du silure a été mise au point.

Le chapitre 6 est spécifiquement dédié au Léman. Il reprend les principes d'analyses d'isotopes stables, de contenus stomacaux et intestinaux abordés dans le Chapitre 1 pour l'étude de l'écologie trophique des silures dans le Lac du Bourget. En revanche, ces analyses ont été appliquées à un échantillonnage d'individus plus restreint.

Pour finir, ce travail de thèse intègre une discussion générale 1) des résultats, 2) des choix méthodologiques et 3) des perspectives pour améliorer certains points abordés, approfondir certains résultats obtenus et obtenir des connaissances supplémentaires sur le silure.

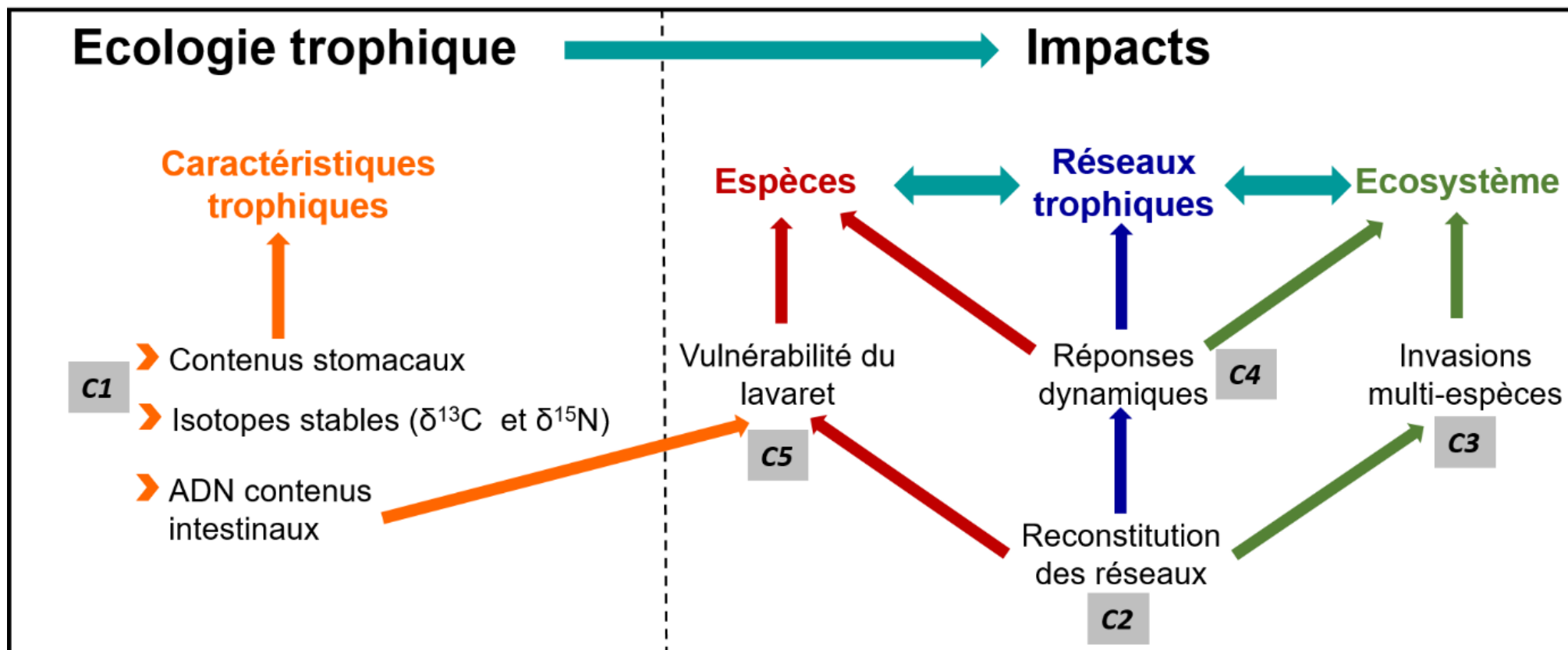
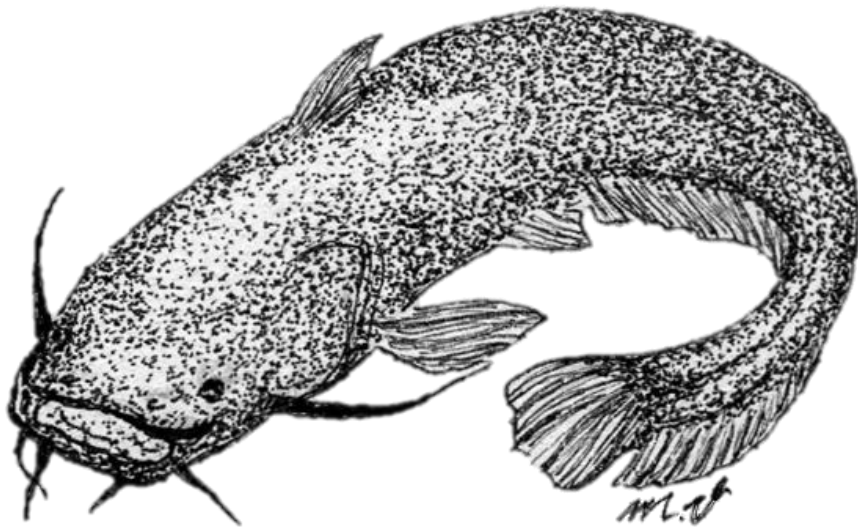


Figure 10 : Schéma synoptique des approches et questionnements scientifiques abordés dans le cadre de ce travail de thèse. « C » est l'abréviation pour « Chapitre ».

CHAPITRE 1



“One fish is another’s prey, but the sheatfish eats them all.”

Proverbe bohémien

CHAPITRE 1. Ecologie trophique du silure glane

1. Présentation du chapitre

Problématique : la caractérisation du régime alimentaire du silure dans les lacs périalpins est essentielle dans l'étude empirique de l'écologie trophique de cette espèce dans ces milieux nouvellement colonisés afin de fournir une première vue d'ensemble des proies principalement prédatées et donc potentiellement vulnérables. Le changement ontogénique du régime alimentaire du silure décrit dans d'autres écosystèmes et les variations interindividuelles d'utilisation de la ressource (ex. spécialisation individuelle) sont également importants à examiner au regard de leur rôle dans la création de nouveaux liens trophiques. Parallèlement, ces caractéristiques sont nécessaires à la validation de certaines inférences ou modélisations d'impacts pouvant être faites à partir de méthodes prédictives.

Méthodologie : l'analyse de 231 contenus stomacaux a été réalisée afin d'identifier les proies consommées par les silures dans le Lac du Bourget. Complémentairement, des mesures de valeurs isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, $n = 217$) ont été incorporées à des modèles de mélange Bayésiens afin d'identifier la contribution des habitats lacustres à l'approvisionnement en ressources des silures en considérant : le littoral (ressources = écrevisses *Orconectes limosus*, invertébrés benthiques, poissons chats *Ameiurus melas* et blennies *Salaria fluviatilis*), le pélagique (lavarets *Coregonus lavaretus* et zooplanctons) et le benthique profond (*Chironomidae* à -20 m et plus). Des indices basés sur les variations interindividuelles d'utilisation de la ressource en considérant les contenus stomacaux et les isotopes stables ont permis d'étudier la variabilité interindividuelle au sein de la population. L'influence de la taille des individus (ontogénie) sur le nombre de proies, la richesse spécifique, l'assemblage spécifique des proies dans les contenus stomacaux, la contribution des habitats aux signatures isotopiques individuelles et sur les deux indices de spécialisation individuelle a été quantifiée.

Principaux résultats : la perche *Perca fluviatilis*, l'écrevisse américaine *Orconectes limosus* et le gardon *Rutilus rutilus* sont les proies principales des silures parmi les 22 proies identifiées. L'habitat littoral supporte majoritairement l'apport en ressources de la population de silures, aussi bien en considérant les contenus stomacaux (86% des proies) que les isotopes stables (contribution > 70% en moyenne). En revanche, une contribution non-négligeable de l'habitat benthique profond (> 15%) et de l'habitat pélagique (> 13%) a pu être mise en évidence par les analyses isotopiques, supportée par l'identification d'espèces associées à ces habitats dans les contenus stomacaux (ex. lotte *Lota lota* pour l'habitat benthique profond et lavaret pour l'habitat pélagique). La variabilité interindividuelle était forte et significative en considérant les contenus stomacaux mais plus faible et non significative d'après les compositions isotopiques. Ainsi, les individus sembleraient plutôt opportunistes que spécialistes et composeraient une population généraliste, capable d'exploiter l'ensemble des habitats lacustres bien qu'étant principalement dépendante de l'habitat littoral. Pour finir, le régime alimentaire des silures ne semble pas être fortement structuré par l'ontogénie dans le Lac du Bourget.

Valorisation : ce chapitre fait l'objet d'un article actuellement soumis dans *Ecology of Freshwater Fish* en Review depuis le 2 août 2021.

2. Article 1 – The opportunistic trophic behavior of the European catfish (*Silurus glanis*) in a newly colonized large peri-Alpine lake

Chloé Vagnon¹✉, Simon Basin¹, Franck Cattaneo², Chloé Goulon¹, Jean Guillard¹ and Victor Frossard¹

¹ Univ. Savoie Mont-Blanc, INRAE, CARRTEL, 74200 Thonon-les-Bains, France

² HES-SO / HEPIA, CH-1254 Jussy, Suisse

✉ Corresponding author: chloe.vagnon@gmail.com

2. 1. Abstract

The European catfish (*Silurus glanis*) recently colonized large peri-Alpine lakes where its exploitation of the different lake habitats (i.e., littoral, pelagic and deep benthic) may be supported by interindividual trophic variations fostering its establishment.

We investigated the prey and lake habitats subsidizing *S. glanis* in the largest French peri-Alpine lake (Lake Bourget) based on the contents of 231 stomachs combined with 217 individual stable isotope measurements ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). The interindividual diet variations in stomachs and isotopes were quantified to identify individual specialization within the population. The effects body size on trophic characteristics were complementarily explored.

For most individuals, a major reliance on littoral resources was highlighted from both analyses of stomach contents (86% of prey items) and stable isotopes using Bayesian mixing models (BMMs; $70.3 \pm 9.6\%$ contributions of the littoral resource pool). However, pelagic and deep benthic prey (e.g., whitefish, burbot) were also identified, and BMMs indicated non-negligible contributions of the pelagic and deep benthic resource pools to *S. glanis* diets ($15.8 \pm 5.3\%$ and $13.9 \pm 5.2\%$, respectively). Interindividual variations based on stomach contents were much higher than those estimated from stable isotopes, supporting an opportunistic trophic behavior, though the population strongly relied on crayfish, perch and roach. Body size only explained a minor fraction of *S. glanis* trophic characteristics, suggesting that ontogeny does not strongly structure the current population diet.

Overall, our results underlined the feeding plasticity of *S. glanis* highlighting that besides the littoral habitat, this invader is able to exploit resources from typical habitats of large peri-Alpine lakes (deep benthic and pelagic). Its establishment in large peri-Alpine lakes may thus represent a growing threat to resident species, especially if the population and individual body size increase in a near future.

Keywords: *invasive species, stomach contents, stable isotopes, individual specialization, ontogeny*

2. 2. Introduction

The trophic characteristics of invasive species are one of the main drivers of their invasion success and are often directly related to their impacts on resident communities (Gallardo *et al.* 2015). In particular, invasive fish have received a growing interest regarding their ability to modify food web structures and prey communities (Sagouis *et al.* 2015; David *et al.* 2017). For instance, introduced rainbow trout altered the whole trophic structures of naturally fishless Canadian lakes by eliminating the top invertebrate predator (MacLennan *et al.* 2015). Characterizing the feeding habits of invasive fish appears to be primordial for understanding their trophic interactions with resident species and for providing a basis for their invasiveness assessment.

Invasive fish are usually generalists (i.e., with large diet breadths) and can rapidly adapt their diets to available prey in newly colonized ecosystems (García-Berthou 2007). However, the large diet breadth of generalist populations often involves heterogeneous individual diets that can originate from diverse factors such as prey preferences, sex, available microhabitats or ontogeny (Alofs & Polivka 2004; Araujo *et al.* 2011; Rossman *et al.* 2015; Sanchez-Hernandez *et al.* 2019). These interindividual diet variations compared to the diet of the average population allow individual specialization to be underlined (Bolnick *et al.* 2002; Smith *et al.* 2011; Rosenblatt *et al.* 2015; Salvidio *et al.* 2015). Individual specialization can have strong constraints on population dynamics, as it decreases intraspecific and/or interspecific competition (Swanson *et al.* 2003) and thus appears advantageous for the sustainability of invasive populations in newly colonized ecosystems (Layman & Allgeier 2012; Jackson *et al.* 2017).

Over the past few decades, the geographic range of the European catfish (*Silurus glanis*) has dramatically increased in Europe (Cucherousset *et al.* 2017), and this species has recently invaded large peri-Alpine lakes. These lakes are deep

(maximum depth > 100 m) and can thus be compartmentalized into three main habitats (i.e., littoral, pelagic and deep benthic) in which the trophic characteristics of *S. glanis* remain to be delineated. In large rivers and reservoirs, this species is generalist and known to rapidly adjust its diet to available resources (i.e., opportunistic species; Copp *et al.* 2009). The trophic behavior of *S. glanis* was indeed underlined as site-dependent (Syväranta *et al.* 2010; Ferreira *et al.* 2019), size-dependent (i.e., ontogenetic diet shift from invertebrates to fish; Carol *et al.* 2009; Alp 2017) and individual specialization have been identified in diverse ecosystems where *S. glanis* specialized on prey such as waterfowls (Carol *et al.* 2009; Vejřík *et al.* 2017a), terrestrial birds (Cucherousset *et al.* 2012), small mammals (Copp *et al.* 2009), amphibians (Vejřík *et al.* 2017a), migratory fish (e.g., lamprey, salmon and allis shad; Boulêtreau *et al.* 2018; Boulêtreau *et al.* 2020; Boulêtreau *et al.* 2021) or even perch egg strands (Vejřík *et al.* 2017b).

In this study, we investigated the trophic characteristics of *S. glanis* in Lake Bourget (a large peri-Alpine lake) at both the population and individual levels. We combined stomach content and stable isotope analyses to (i) explore the prey composition and the lake habitats supporting the diet of *S. glanis*, (ii) measure the interindividual diet/isotope variations to identify potential individual specialization within the population and (iii) test the influence of ontogeny (i.e., body size) on these different trophic characteristics.

We expected a major contribution of littoral resources to *S. glanis* diet and, reciprocally, a minor contribution of the other lake habitats due to its benthic-adapted morphology associated with its thermophilic ecological requirements (warmer temperatures in the littoral habitat than in other lake habitats). We also hypothesized stronger interindividual variations from stomach contents than from stable isotopes. Finally, ontogenetic diet transition from invertebrates to fish was expected.

2. 3. Material and methods

2.3.1. Study site and *S. glanis* sampling

S. glanis were collected during their active period from February to October between 2017 and 2019 in Lake Bourget (France, 45° 43' 46.842" N, 5° 52' 10.484" E, area = 44.5 km², maximum depth = 145 m). Fish were caught with 100-meter-long bottom lines equipped with single hooks baited with dead sardines every 10 m. The bottom lines were installed at depths ranging from 3 m to 15 m at dusk and retrieved at dawn the following day. Complementarily, *S. glanis* individuals were recovered from both benthic and pelagic nets of professional fishermen. This sampling strategy allowed the coverage of pelagic and littoral areas and led to the capture of 283 individuals measuring from 12 cm to 135 cm (Appendix 1).

2.3.2. Stomach contents

We dissected stomachs of 231 individuals larger than 12 cm and 115 of them (49. 8%) contained at least one prey. Prey were measured (to the nearest 1 mm), weighed (to the nearest 0.1 g), identified at the highest possible taxonomic level and classified as pelagic, littoral or deep benthic using the determination keys of Tachet *et al.* (2010), Boismartel *et al.* (2011) and Keith *et al.* (2011). Only 2.4% of prey were not identifiable (mostly fish). The body masses (g) of partially digested prey were obtained from empirical mass-length relationships determined from the annual scientific survey in Lake Bourget (© SOERE OLA-IS, INRAE Thonon-les-Bains, CISALB; Rimet *et al.* 2020; Appendix 2). Biomasses, occurrence numbers, abundances, prey richness and number of prey were used to characterize the diet of the population. The prey assemblages were investigated via principal component analysis (PCA, Pearson 1901) based on Hellinger-transformed prey abundances (Legendre & Gallagher 2001). We did not disregard rare prey prior to conduct the PCA, as they represented the dominant fraction of diets (63.6% of prey species

had occurrences below 5%), hence contributing to an actual characteristic of the population diet.

2.3.3. Stable isotopes

The caudal fins of 217 *S. glanis* individuals (including 165 individuals analyzed for stomach contents) were sampled as a muscle substitute in accordance with Syväranta *et al.* (2010) that showed strong correlations between both (1:1 fit, $r^2 = 0.95$ for carbon and $r^2 = 0.98$ for nitrogen).

The isotopic compositions of the resource pools characterizing the three lake habitats were obtained from the stable isotope values of representative species of each lake habitat sampled from 2015 to 2018. Specifically, chironomids sampled in surficial sediment at different depths (i.e., -20 m, -40 m and -80 m) using an Ekman grab represented the deep benthic resource pool (n = 23). Whitefish (*Coregonus lavaretus*), sampled by volunteer anglers, and zooplankton (*Bythotrephes longimanus*, *Daphnia longispina*, *Leptodora kindtii*), collected using a 100- μ m mesh net, characterized the pelagic resource pool (n = 118). The littoral resource pool (n = 148) was represented by crayfish (*Orconectes limosus* and *Pacifastacus leniusculus*) and other invertebrates (*Asellus aquaticus*, *Ephemera* sp., oligochaetes and chironomids), sampled with Surber nets of 500- μ m mesh size, and by two fish species (*Salvia fluviatilis* and *Ameiurus melas*) sampled with nets of 100-mm mesh size. All littoral resources were sampled from 2 m to 4 m depth. Note that species that may be supplied by different lake habitats, such as perch (*Perca fluviatilis*), were not considered in the characterization of the resource pools, and consequently in lake habitat contributions at subsidizing *S. glanis*, despite those may contribute to *S. glanis* diet.

The fish fins, crayfish muscles and macroinvertebrates were gently washed in a 2% HCl bath to remove carbonate prior to being dried at 40°C for 48 h, and 1 to 1.5 mg dry weight of each sample was conditioned into a tin cup. Analyses of

the carbon and nitrogen isotopes in the samples were performed at the Technical Platform of Functional Ecology (OC 081, UMR 1137 EEF, Champenoux) using an isotope ratio mass spectrometer coupled to an elemental analyser (EA-IRMS). International isotope standards were used to calibrate the stable isotope values for carbon (IAEA-CH-7 = 31.8‰) and nitrogen (IEAEA-N-1 = 0.4‰, IEAEA-N-2 = 20.3‰, IEAEA-NO-3 = 4.8‰). The internal precision expressed as the standard deviation of replicate analyses of internal standards (n = 21), were ± 0.08 for carbon and ± 0.26 for nitrogen isotopes. The stable isotopic ratios were expressed as follows:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000 \quad (\text{eq. 1})$$

where $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ or ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$.

The isotope values for whitefish were corrected from fin to muscle following Hanisch *et al.* (2009), with $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} = 0.8677 \delta^{13}\text{C}_{\text{fin}} - 4.64$ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} = 0.8574 \delta^{15}\text{N}_{\text{fin}} + 0.94$. The isotope values for the other fish were corrected from fin to muscle following the method of Hette-Tronquart *et al.* (2012) with $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} = 0.82 \delta^{13}\text{C}_{\text{fin}} - 5.89$ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{muscle}} = 1.01 \delta^{15}\text{N}_{\text{fin}} + 0.74$.

The contribution of lake habitats at fuelling *S. glanis* individuals was investigated using Bayesian mixing models (BMMs; Parnell *et al.* 2012). We assumed that the stable isotope composition of each individual represented an isotopic mixture of the isotope compositions from the resource pools of the three lake habitats. The BMMs were parameterized with a burn-in duration of 10^3 , 10^4 iterations, 4 Markov Monte Carlo chains. The average carbon and nitrogen concentrations of resources and an isotopic fractionation of 0.8 ± 1 for $\delta^{13}\text{C}$ and 3.4 ± 1 for $\delta^{15}\text{N}$ (Vander Zanden & Rasmussen 2001; Post 2002) were incorporated in the BMMs. These models returned density distributions of the relative contributions of each resource pool to the assimilated diet of each *S. glanis* individual, and their average values were retained as the proportion

of assimilated resources originating from each lake habitat.

Seasonal diet variations were investigated and had no consistent influence on the stable isotope values of *S. glanis* or on the inferred resource contributions, probably as most *S. glanis* (67%) were collected in the same season (spring, Appendix 3). Furthermore, the isotopic turnover rate would be around 130 days for a 2.6 kg fish (i.e., the average population body mass) according to Weidel *et al.* (2011), representing a larger time scale than the seasonal one (~ 90 days). Consequently, if a seasonal diet shift had occurred, it may have resulted in a weak change in *S. glanis* isotopic compositions. For these different reasons, all individuals were pooled in the analyses regardless of the seasons.

2.3.4. Interindividual diet variations

Interindividual diet variations were estimated from the diet matrix of prey abundances based on Bolnick *et al.* (2002) to support the identification of possible individual specialization. Although this method would optimally be applied on repeated estimates of individual diets (Bolnick *et al.* 2002), it can still provide insights on individual diet departure from the average population diet using non-repeated measures (Araujo *et al.* 2009; Frédéricich *et al.* 2010; Cusa *et al.* 2019). In our case, the recapture of individuals was particularly challenging considering the large area of the studied ecosystem. We thus applied this method to obtain a proxy of the interindividual diet variations, while being aware of the possible overestimation of individual specialization.

Specifically, interindividual diet variations were estimated using $V_{i,SC}$ to represent the diet departure of individual i from the average population diet q (Araujo *et al.* 2009) as follows:

$$V_{i,SC} = 1 - PS_i \quad (\text{eq. 2})$$

$$\text{with } PS_i = 1 - 0.5 \sum_j |p_{ij} - q_j| \quad (\text{eq. 3})$$

where p_{ij} is the proportion of resource j in the observed diet of *S. glanis* i and q_j is the proportion of resource j found in the average population diet.

The mean V_{i_SC} was complementarily computed to provide an estimate of the extent of interindividual diet variations in the population (V_{POP_SC}). The significance of V_{POP_SC} was tested under the null hypothesis that each individual diet was randomly distributed from the average population diet (Bolnick & Paull 2009). A null model was built following Bolnick *et al.* (2002) by simulating 100 populations, exhibiting the same number of individuals ($n = 115$) and prey per individual as the empirical population. We simulated individual diets using a multinomial distribution where the prey probability to be sampled corresponded to the prey proportions in the empirical population diet (q) and the number of random draws was equal to the number of prey. The simulated V_{POP_SC} could hence be compared to the empirical V_{POP_SC} to obtain an estimate of the statistical significance of interindividual diet variations in the population (i.e., the proportion of simulated V_{POP_SC} values higher than the empirical V_{POP_SC} value).

2.3.5. Interindividual isotope variations

The extent of interindividual isotope variations in the population was complementarily estimated (V_{POP_SI}). We used the method of Araujo *et al.* (2007) based on the relationship between the isotopic variances (Var_{ISO}) of both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of a population and its V_{POP_SI} . Specifically, we simulated 100 populations using the same null model as previously described, with the prey number varying from 1 to 100 (i.e., the number of random draws in the multinomial distribution) to simulate individual diets in each population. The stable isotope values and the body masses of prey items were assigned to each hypothetical individual diet (Appendix 4) and the predicted isotope values of simulated *S. glanis* i were estimated with equation 4 (Araujo *et al.* 2007).

$$\delta X_{i\ (estimated)} = \sum_j \frac{p_{ij}m_j}{\sum_j p_{ij}m_j} \delta X_j. \quad (eq. 4)$$

with $\delta X_i = \delta^{13}C$ or $\delta^{15}N$ of *S. glanis* i , m_j is the average dry mass of prey j , p_i is the proportion of prey j in the diet of *S. glanis* i and $\delta X_j = \delta^{13}C$ or $\delta^{15}N$ of prey j .

Var_{ISO} and the corresponding V_{POP_SI} could hence be calculated for each simulated population, and their relationships were fitted using generalized additive models (GAM; Wood 2017) that allow coping with nonlinear relationships. The empirical V_{POP_SI} values were then retrieved from the Var_{ISO} - V_{POP_SI} relationships established for both carbon and nitrogen.

At the individual level, interindividual isotope variations (V_{i_SI}) were quantified as the normalized Euclidian isotope distance of *S. glanis* i from the centroid of the isotope convex hull of the population (equation 5).

$$V_i = \frac{\sqrt{(\delta^{13}C_{centroid} - \delta^{13}C_i)^2 + (\delta^{15}N_{centroid} - \delta^{15}N_i)^2}}{\max(V_i)} \quad (eq. 5)$$

V_{i_SI} does not discriminate identity of consumed prey as different prey items can have variable distances on the isotopic space. However, V_{i_SI} provided information regarding individual isotope departure from the mean population isotope signature expected to originate from the exploitation of variable proportions of the resource pools from the different lake habitats. Hence, V_{i_SI} provided a complementary index for examining interindividual variation at a coarser scale (i.e., lake habitat) than the one of V_{i_SC} (i.e., prey identity).

2.3.6. Body size constraints on *S. glanis* trophic characteristics

GAMs were used to explore the relationships between *S. glanis* body sizes (i.e., ontogeny) and the prey richness, the individual scores on the two first PCA axes, the contributions of resource pools of lake habitats and the interindividual trophic variations (V_{i_SC} and V_{i_SI}). A gamma distribution

(suitable for right-skewed continuous data) was used to fit the GAMs when using the first two PCA axis scores (transformed by adding the minimal PCA axis scores to make them positive), the resource pool contributions, $V_{i,SC}$ and $V_{i,SI}$ as response variables. A negative binomial distribution was used to fit a GAM with prey richness (right-skewed counts) as response variable. All GAMs were checked to ensure their validity (i.e., the model residuals had no trend over the explanatory and response variable; Faraway 2006).

All statistical analyses were performed using R. 3. 5. 1 (R Core Team 2018) with the packages ggplot2 (Wickham 2016), mgcv (Wood 2017), raster (Hijmans 2020) and simmr (Parnell 2019).

2. 4. Results

2.4.1. Stomach contents

The 494 prey items, identified from the 115 non-empty stomachs, belonged to 22 different items (abbreviations of species names are provided in Appendix 5). Four prey species clearly dominated *S. glanis* diets and represented 83% of the relative abundance of prey items: the spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*, Orcl; $n = 198$), the perch (*Perca fluviatilis*, Prcf; $n = 100$), the roach (*Rutilus rutilus*, Rltr, $n = 56$) and the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*, Drsp, $n = 56$) (Figure 1a). The roach, spiny-cheek crayfish and perch represented 89.4% of the total biomass (65.5%, 16.7% and 7.2%, respectively), while other prey represented a minor biomass in diets (i.e., < 5%; Figure 1b).

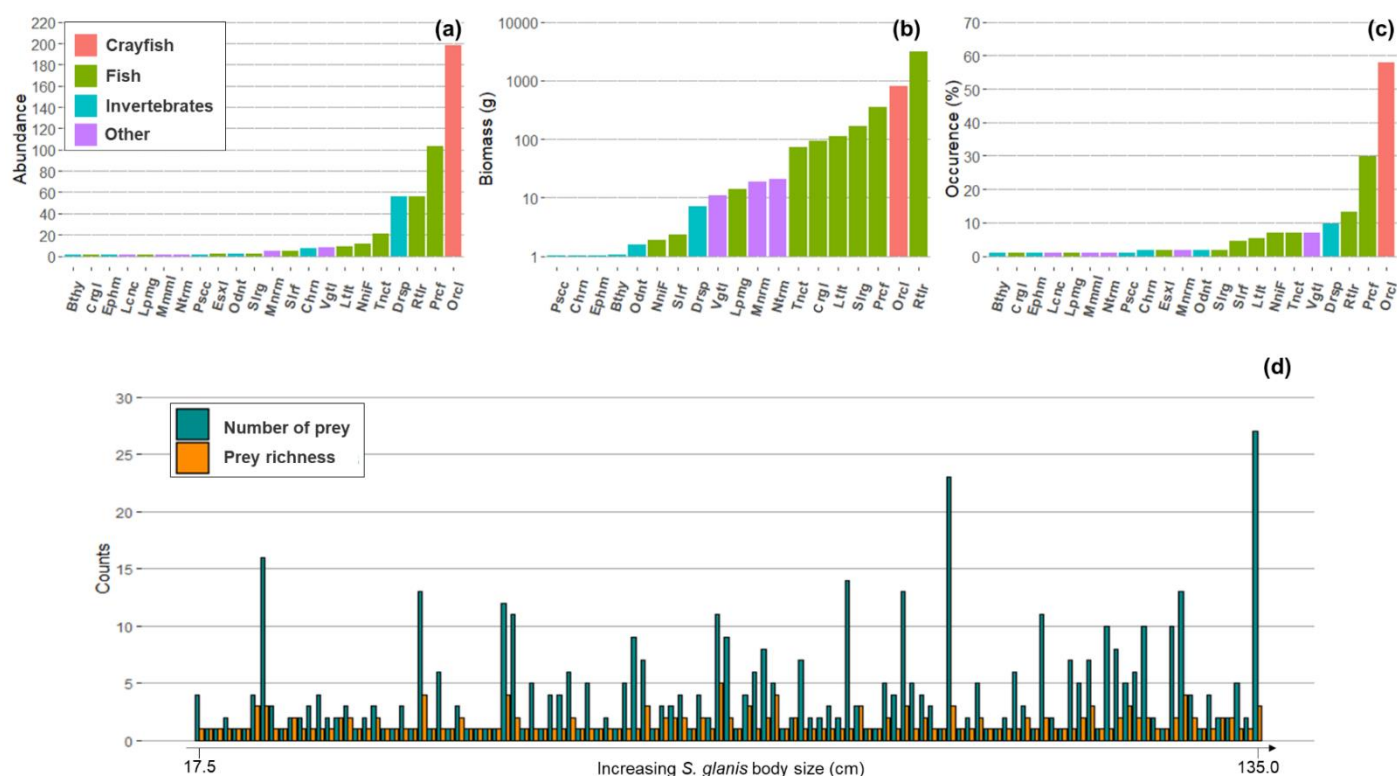


Figure 1: Summary of *S. glanis* non-empty stomach contents ($n = 115$): cumulated abundance (a), cumulated biomass (note the log-scale) (b) and occurrence (c) of prey items. Barplots showing the number of prey and prey richness for each individual are ranked by increasing *S. glanis* body sizes (d). In (a), (b) and (c): Orcl = *Orconectes limosus*, Prcf = *Perca fluviatilis*, Rltr = *Rutilus rutilus*, Drsp = *Dreissena polymorpha*, Crgl = *Coregonus lavaretus* and Lltl = *Lota lota*. Abbreviations for other prey names are reported in Appendix 5.

These three prey were also the prey items most frequently found in non-empty stomachs (i.e., total relative occurrence > 60%; Figure 1c). Rare prey (occurrence < 5%) belonged to different lake habitats and covered a wide taxonomic range, including invertebrates (e.g., *Ephemera* sp., Ephem, n = 1), littoral fish (e.g., *Salaria fluviatilis*, Slrf, n = 5), pelagic fish (*Coregonus lavaretus*, Crgl, n = 1) and deep-benthic related fish (*Lota lota*, Ltlt, n = 10). Mineral and vegetal matters were also identified. The prey richness was generally low, as a single prey item was present in 30.4% of non-empty stomachs, and 33.0% of stomachs contained more than a single prey corresponding to only one species. (Figure 1d). The diet composition was not strongly structured by the different prey species, as shown by the two first PCA axes that captured a restricted fraction of the overall *S. glanis* diet variability (16.3% of the total variance) yet

permitted the visualization of different prey assemblages (Figure 2).

A crayfish-based diet was negatively correlated with PCA axis 1 (30% of contribution), while burbot, perch and pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) were positively correlated with PCA axis 1, contributing at 25%, 20% and 17%, respectively, to the axis. Odonates, blenny (*Salaria fluviatilis*), and roach mainly influenced PCA axis 2. Rare prey (e.g., pike, whitefish) were not discriminant in the PCA biplot, and their rare occurrences led most *S. glanis* individuals to lie close to the biplot center.

2.4.2. Stable isotopes

The stable isotope compositions of the resource pools from the different lake habitats were appreciably distinct and delineated clearly different isotopic spaces (Figure 3a).

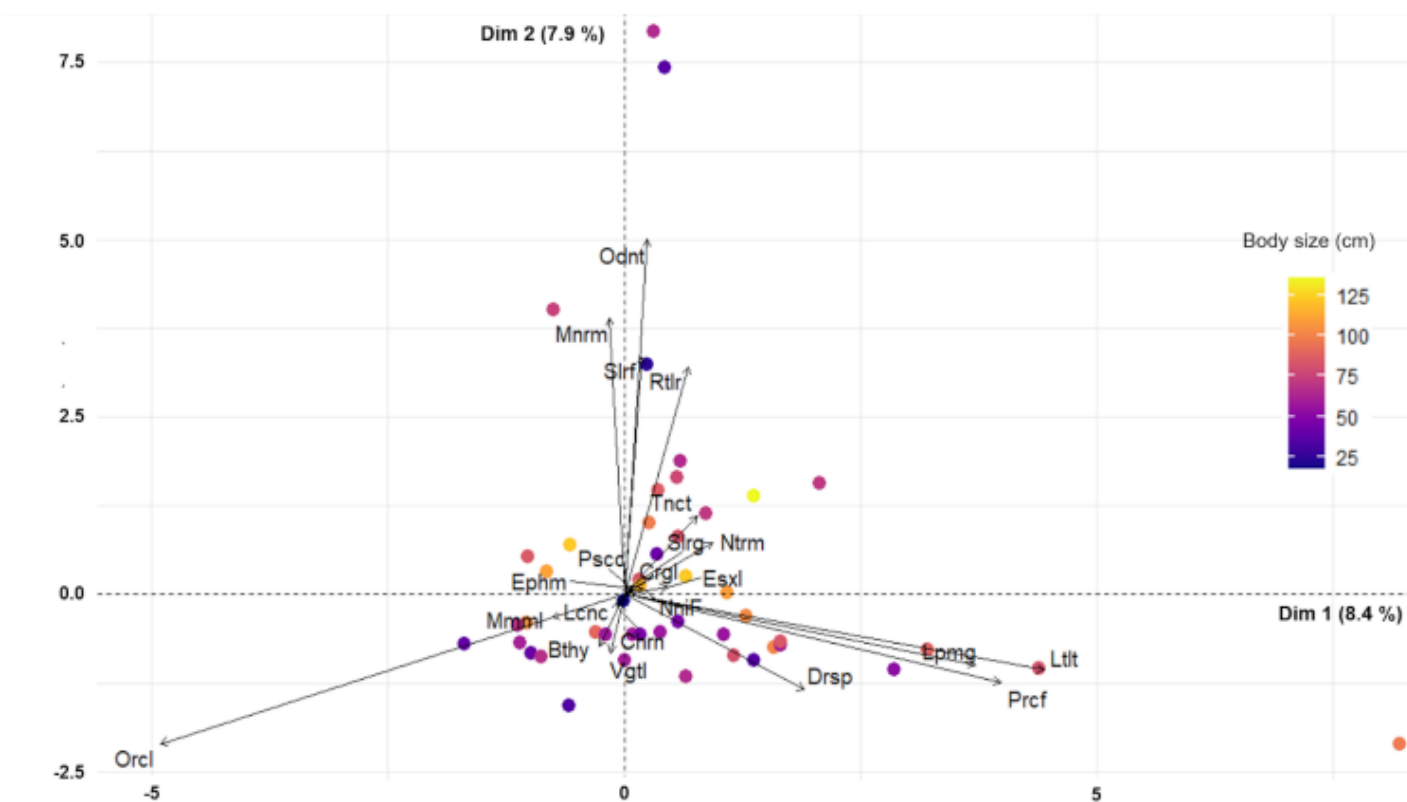


Figure 2: PCA of prey assemblages based on prey abundances in *S. glanis* stomach contents. A color gradient from purple to yellow represents *S. glanis* body sizes. On PCA axis 1, Orcl = *Orconectes limosus*, Prcf = *Perca fluviatilis*, Ltlt = *Lota lota*, Lpmg = *Lepomis gibbosus*, Drsp = *Dreissena polymorpha*. On PCA axis 2, Odnt = odonate, Mnm = mineral matters, Slrf = *Salaria fluviatilis* and Rltr = *Rutilus rutilus*. Abbreviations for other prey names are reported in Appendix 5.

The littoral resource pool was ^{13}C -enriched, contrary to the deep benthic pool that was characterized by ^{13}C -depleted isotope values. Both pools had similar $\delta^{15}\text{N}$ values, although the deep benthic pool exhibited a higher variability (Table 1). The pelagic resource pool had enriched $\delta^{15}\text{N}$ values that slightly varied and intermediate $\delta^{13}\text{C}$ values compared to the two other pools.

There were substantial variations in both the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *S. glanis*, and most $\delta^{13}\text{C}$ values tended to be similar to those of the littoral resource pool, while the $\delta^{15}\text{N}$ values had variable enrichment extents (Table 1; Figure 3a).

The variability in individual isotopic compositions reflected different contributions of the three lake resource pools according to the BMM inferences (Figure 3b). The littoral resource pool mainly contributed to the assimilated diets of *S. glanis* ($70.3 \pm 9.6\%$), while the two other pools had lower but non-negligible and similar contributions (pelagic = $15.8 \pm 5.3\%$ and deep benthic = $13.9 \pm 5.2\%$).

It is worth noting that the pelagic and deep benthic contributions largely varied among individuals, with maximum values of 35.9% and 51.5% for the pelagic and deep benthic pools, respectively.

Table 1: Characteristics of isotopic values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of *S. glanis* and for each resource pool associated to deep benthic, littoral and pelagic lake habitats.

	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
	Mean value \pm SD (min; max)	Mean value \pm SD (min; max)
<i>S. glanis</i> (n = 217)	-26.3 \pm 1.7 (-32.1; -19.7)	13.3 \pm 1.3 (10.9; 17.6)
Deep benthic (n = 23)	-35.0 \pm 1.8 (-39.6; -32.7)	9.7 \pm 1.7 (5.1; 11.9)
Littoral (n = 148)	-26.1 \pm 1.5 (-30.9; -20)	9.3 \pm 2.2 (1.4; 13.5)
Pelagic (n = 118)	-32.4 \pm 0.8 (-33.6; -29.3)	14.4 \pm 0.9 (10.8; 17.7)

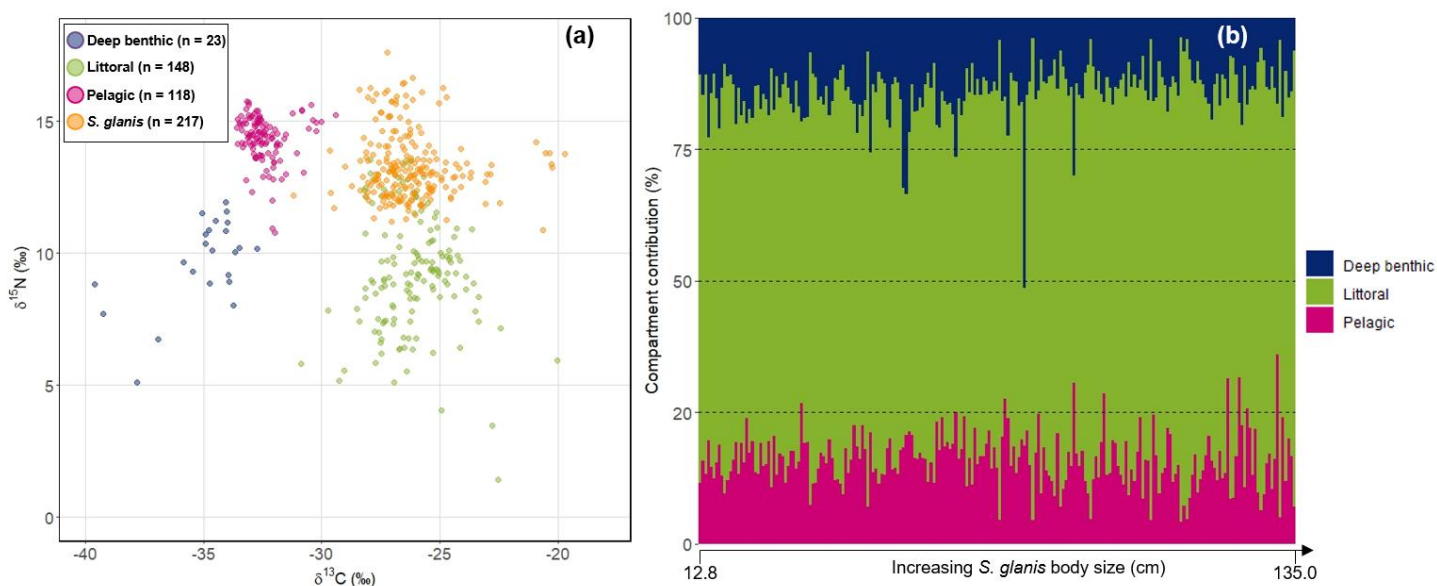


Figure 3: Biplot of isotope values for *S. glanis* (orange) and for the three resource pools related deep benthic, littoral and pelagic habitats (a). Relative contribution of each resource pool to the assimilated diet for *S. glanis* individuals inferred with Bayesian mixing models and ranked by increasing body sizes from left to right (b).

2.4.3. Interindividual trophic variations

The interindividual diet variation index (V_{i_SC}) varied among individuals, and most *S. glanis* individuals had V_{i_SC} values above 0.5 (87%), among which 43% ranged from 0.5 to 0.6 and 23% were above 0.9, indicating high interindividual diet variations (Figure 4a). In contrast, the V_{i_SI} values were more evenly distributed, with 91% of the V_{i_SI} values being below 0.5 (Figure 4b), suggesting small interindividual isotope variations found at the individual level. Nonetheless, a few individuals presented clear departures in their isotopic compositions from the mean population isotopic composition (5% of individuals with $V_{i_SI} > 0.6$), suggesting effective differences in habitat exploitation compared to the average population (Appendix 6).

The extent of interindividual diet variations V_{POP_SC} was consequently high and significant ($V_{POP_SC} = 0.67$; p-value < 0.001; Appendix 6), while the V_{POP_SI} values derived from the fitted

relationships $Var_{ISO}-V_{POP_SI}$ (Appendix 6) were notably lower and non-significant (V_{POP_SI} from $Var_{\delta^{13}C} = 0.23$ and V_{POP_SI} from $Var_{\delta^{15}N} = 0.15$; p-value > 0.05; Appendix 6).

2.4.4. Body size and trophic characteristics

The trophic characteristics of *S. glanis* varied poorly with body size explaining less than 10% of the GAM deviances (Table 2; Appendix 7). However, the significant increase in individual PCA axis 1 scores (characterized by a crayfish-to-fish diet) would indicate a possible ontogenetic diet change, along with an increase of the littoral resource pool contribution and a decrease of the deep benthic resource pool contribution to assimilated diets with body size. The significant increase in V_{i_SI} values may also support an ontogenetic diet change with larger individuals that may tend to exhibit more distinct isotopic compositions than the mean population isotope value.

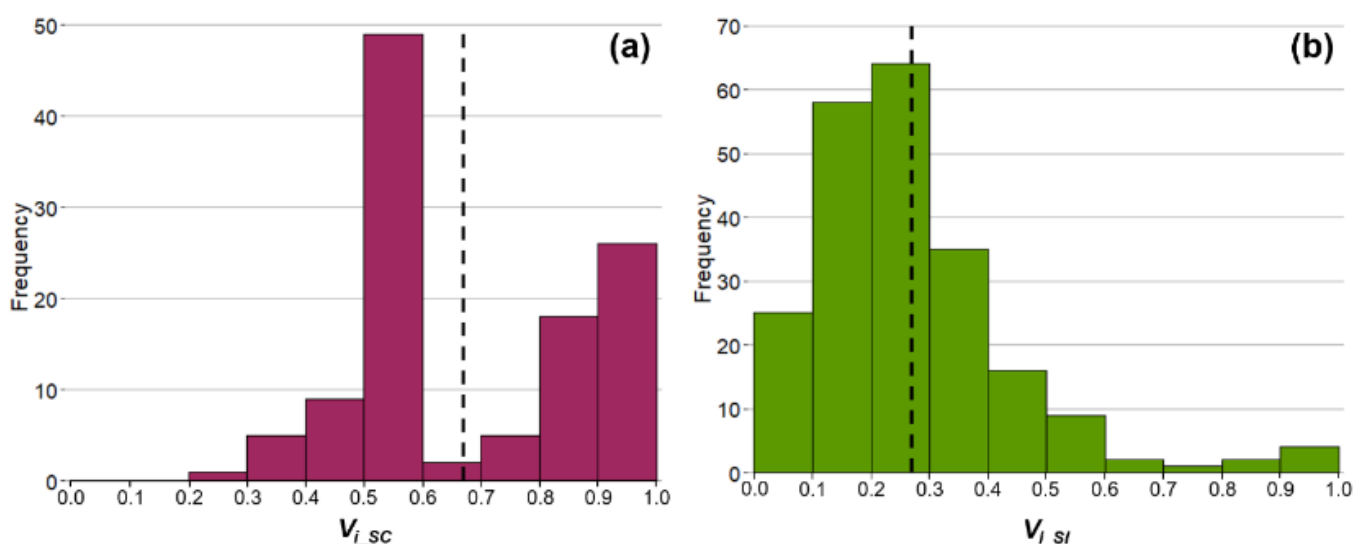


Figure 4: Histograms of interindividual diet variations V_{i_SC} (a) and interindividual isotope variations V_{i_SI} (b). The vertical dashed lines correspond to the mean of V_{i_SC} and V_{i_SI} .

Table 2: Summary statistics of generalized additive models used to assess the influence of body size (i.e., ontogeny) on trophic characteristics of *S. glanis*. Significant relationships between body size and the different variables are identified in bold. ** significant relationship at $P < 0.005$ and *significant relationship at $P < 0.05$. The fitted relationships are provided in Appendix 7.

	edf	Deviance explained (%)	P-value
Prey richness	1.0	2.22	0.311
Individual scores on PCA Dim. 1	1.0	4.39	0.029*
Individual scores on PCA Dim. 2	1.0	0.40	0.603
Littoral compartment contribution	1.0	2.15	0.023*
Pelagic compartment contribution	1.0	0.17	0.531
Benthic compartment contribution	2.6	8.16	0.003**
Interindividual diet variations	2.7	5.65	0.264
Interindividual isotope variations	1.5	3.10	0.044*

2. 5. Discussion

2.5.1. Diet of *S. glanis* in Lake Bourget

Various prey species were found with low occurrence frequencies in the stomachs of *S. glanis*, and the population diet mostly relied on three core prey: crayfish, roach and perch. A couple of prey items, such as vegetal or zebra mussels were found in restricted proportions in stomach contents. Those were likely unintentionally consumed and may rather represent unselected prey passively ingested during consumption of littoral prey such as crayfish and littoral fish (Ptatscheck *et al.* 2020).

Yet, most prey were in line with those frequently described in studies conducted in large rivers and reservoirs (Carol *et al.* 2009; Copp *et al.* 2009; Guillerault *et al.* 2015; Vejřík *et al.* 2017a; Ferreira *et al.* 2019; Haubrock *et al.* 2020) and mainly belonged to the littoral habitat (i.e., 86% of the prey species). The diet reliance toward this habitat was further supported by the major contribution of the littoral resource pool to *S. glanis* assimilated diets inferred with BMM, confirming our expectations that *S. glanis* would preferentially exploit the littoral lake habitat. The structural

complexity of this habitat (e.g., macrophytes, immersed trees) and the warmer water temperature are likely most suited to the ecological requirement of this invader compared to pelagic and deep benthic habitats (Copp *et al.* 2009; Cucherousset *et al.* 2017). Nonetheless, our results revealed non-negligible contributions of the deep benthic and pelagic resource pools to *S. glanis* diet based on stable isotope analyses. A few prey found in stomachs supported the exploitation by *S. glanis* of these habitats, which are typical of large peri-Alpine lakes. For instance, nine burbot individuals (deep benthic-related fish species) were found in six *S. glanis* stomachs, and one European whitefish (pelagic fish species) was identified. The actual foraging of *S. glanis* in the pelagic habitat was supported by regular catches by professional and recreational fishermen up to 1 km from the shoreline, from between 5 m and 15 m in depth to more than 100 m in depth, but also by the individuals captured in the pelagic habitat for our study (Appendix 8). This result echoes whitefish consumption by *S. glanis* reported in Most Lake (Czech Republic) by Vejřík *et al.* (2017a). At first sight, *S. glanis* body shape (i.e., round head, thick body) may not be particularly suited for hunting in

the pelagic habitat while its non-visual predation technique based on its littoral line sensitivity (Pohlmann *et al.* 2004) predisposes it to be an effective nocturnal pelagic predator. Nonetheless, the pelagic habitat may appear attractive for *S. glanis* by providing fish resources (e.g., roach and perch regularly detected during scientific surveys; Jacquet *et al.* 2020) and serving as a quiet resting place when the littoral habitat is saturated with summer recreational activities.

The significant exploitation of pelagic and deep benthic habitats by *S. glanis* appeared much lower using the stomach contents than using the stable isotopes. Prey often exhibit intraspecific variations in their diet and foraging habitats (Eloranta *et al.* 2017). Consequently, stomach content analyses may have underestimated the support of these habitats at subsidizing *S. glanis*. For instance, in Lake Bourget, perch present high interindividual $\delta^{13}\text{C}$ variations (Appendix 4), ranging from -37‰ (suggesting a significant contribution of the deep benthic habitat) to -24‰ (suggesting a major reliance on the littoral habitat). These isotope signals would then be transmitted to *S. glanis*, which may hence derive their energy from different lake habitats despite consuming the same prey species.

The encounters between *S. glanis* and deep benthic or pelagic resources can also be fostered by the behavioral characteristics of pelagic and deep benthic species that can experience diel migrations, often leading to the time-limited colonization of littoral habitats at night (e.g., burbot; Cott *et al.* 2015). These periodic behaviors both increase the spatial matching of prey with *S. glanis* and with its preferential feeding times at dusk and dawn (Cucherousset *et al.* 2017).

2.5.2. Interindividual trophic variations

Potential individual specialization among the population was suggested by the high and significant observed interindividual diet variations, while no individual specialization was identified

with stable isotopes (i.e., low and nonsignificant interindividual isotope variations). This discrepancy may emerge due to two main reasons. First, individual specialization inferred from stomach contents may be overestimated due to the high proportion of rare species present in diets (i.e., high occurrence of 0 in the diet matrix; Bolnick *et al.* 2002) and the non-repeated measure of diets. These limitations may inflate $V_{I,SC}$ and thus the significance of individual specialization ($V_{POP,SC}$). Second, individual specialization assessed using stable isotopes may be underestimated considering a different diet integration time and variations in the prey isotope values (Araujo *et al.* 2009). High prey intraspecific isotopic differences can inflate consumer Var_{ISO} and the corresponding $V_{POP,SI}$, while low prey interspecific isotopic differences may dampen Var_{ISO} and the corresponding $V_{POP,SI}$ (Matthews & Mazumder 2004; Bond *et al.* 2016).

Regardless of the divergence between the two approaches, our results may appear in lines with the findings of Vejřík *et al.* (2017a) that highlighted short-term specialization and long-term generalism of *S. glanis* using repeated diet measures in Czech lakes. Yet, several individuals clearly differed in diets and stable isotope compositions as compared to the average population estimates likely traducing a highly opportunistic trophic behavior and a large trophic plasticity. Additionally, the stable isotope analyses displayed the temporal consistency of individual specialization and underlined the generalist feeding behavior of the population. Indeed, individuals with high $V_{I,SI}$ values presented less mixed isotopic compositions (contribution of one resource pool > 90%; Appendix 6), while most individuals were characterized by a mixed contribution of resource pools, strengthening the opportunistic feeding behavior in the different lake habitats and reflecting a generalist diet (Lopezosa *et al.* 2019).

2.5.3. Ontogenetic diet changes

Contrary to our expectations, individual body size had a minor influence on the trophic characteristics of *S. glanis*, as indicated by the low deviance explained by the GAMs. Therefore, ontogeny currently seems to poorly constrain the trophic characteristics of *S. glanis* in Lake Bourget, contrary to results obtained in other ecosystems (Carol *et al.* 2009; Alp 2017). This result may be partly due to the limited body size range of the current population, with most individuals measuring less than 80 cm, and the absence of large individuals (> 140 cm). This population size spectrum is in lines with a newly established population but may have limited our ability to fully characterized diet and isotope compositions for the entire possible body size range of this invader found in other ecosystems (e.g., individual > 200 cm). The probable future modification of the population body size spectrum, in lines with the aging of the population, is expected to include larger individuals and may promote a stronger ontogenetic pattern in diet divergence between small and large *S. glanis* individuals, expected to increasingly become piscivorous (Carol *et al.* 2009; Alp 2017).

2. 5. Conclusions

This study provides an overview of the trophic ecology of *S. glanis* in large peri-Alpine lakes and underlines its major littoral reliance. However, the individual diets of *S. glanis* appear to be heterogeneous and characterized by a diversified set of rare prey, highlighting individual opportunism and the non-negligible exploitation of pelagic and deep benthic habitats, typical habitats of large peri-Alpine lakes. This trophic opportunism may be a key driver of its establishment in peri-Alpine lakes. As such, *S. glanis* may represent a risk for resident species especially if its abundance rapidly increases in the future.

2. 6. Acknowledgments

We are grateful to all people who supported the collection of European catfish, the SILVATECH platform of UMR-SILVA (Nancy, France), and especially Christian Hossann for the stable isotope analyses. We are thankful to Frédéric Santoul (EDB Lab) for its constructive suggestions during the manuscript elaboration. We also thank the OLA Observatory (Rimet *et al.* 2020) for full access to the survey data and all the persons who participated financially (CISALB) and technically (*inter alia*, Jean-Christophe Hustache, Pascal Perney, Leslie Laine, Valérie Hamelet). This research was funded by the region Auvergne-Rhône-Alpes, France (research program SILAC).

3. Bibliographie

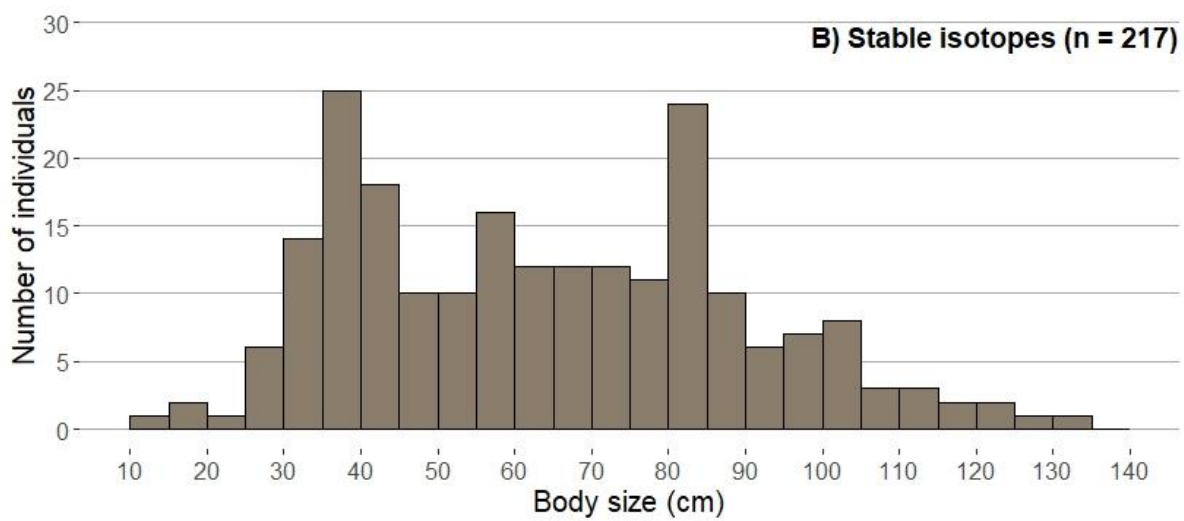
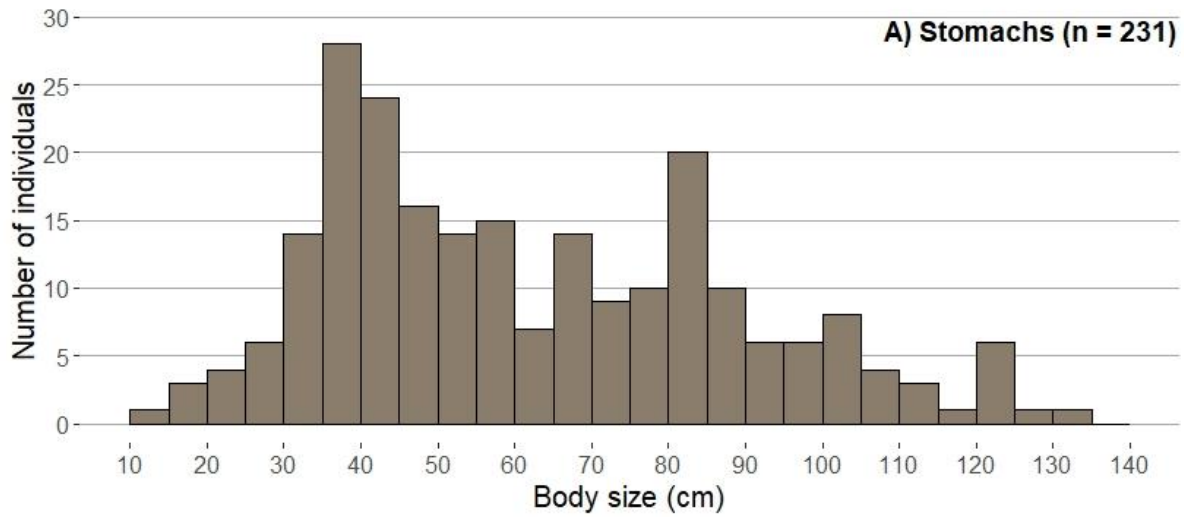
- Alofs, K.M. & Polivka, K.M. (2004). Microhabitat-scale influences of resources and refuge on habitat selection by an estuarine opportunist fish. *Marine Ecology Progress Series*, 271, 297–306.
- Alp, A. (2017). Diet Shift and Prey Selection of the Native European Catfish, *Silurus glanis*, in a Turkish Reservoir. *Journal of Limnology and Freshwater Fisheries Research*, 3, 15-23.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I. & Layman, C.A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14, 948-958.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Machado, G., Giaretta, A.A. & dos Reis, S.F. (2007). Using delta13C stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia*, 152, 643-654.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Martinelli, L.A., Giaretta, A.A. & Dos Reis, S.F. (2009). Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, 78, 848-856.
- Boismartel, M., Pommeret, P. & Meynard, N. (2011). Guide d'identification des écrevisses en France métropolitaine. *Fédération départementale de pêche de Lorraine*, 1-24.
- Bolnick, D.I. & Paull, J.S. (2009). Morphological and dietary differences between individuals are weakly but positively correlated within a population of threespine stickleback. *Evolutionary Ecology Research*, 11, 1217–1233.
- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J.A., Davis, J.M. & Svanback, R. (2002). Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology*, 83, 2936-2941.
- Bond, A.L., Jardine, T.D., Hobson, K.A. & Davey, M. (2016). Multi-tissue stable-isotope analyses can identify dietary specialization. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1428-1437.
- Boulêtreau, S., Carry, L., Meyer, E., Filloux, D., Menchi, O., Mataix, V. *et al.* (2020). High predation of native sea lamprey during spawning migration. *Scientific Reports*, 10, 6122.
- Boulêtreau, S., Fauvel, T., Laventure, M., Delacour, R., Bouyssonnié, W., Azémar, F. *et al.* (2021). “The giants’ feast”: predation of the large introduced European catfish on spawning migrating allis shads. *Aquatic Ecology*, 55, 75-83.
- Boulêtreau, S., Gaillagot, A., Carry, L., Tetard, S., De Oliveira, E. & Santoul, F. (2018). Adult Atlantic salmon have a new freshwater predator. *PLoS One*, 13, e0196046.
- Carol, J., Benejam, L., Benito, J. & García-Berthou, E. (2009). Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages. *Fundamental and Applied Limnology* 174, 317-328.
- Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. *et al.* (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries*, 10, 252-282.
- Cott, P.A., Guzzo, M.M., Chapelsky, A.J., Milne, S.W. & Blanchfield, P.J. (2015). Diel bank migration of Burbot (*Lota lota*). *Hydrobiologia*, 757, 3-20.
- Cucherousset, J., Bouletreau, S., Azemar, F., Compin, A., Guillaume, M. & Santoul, F. (2012). "Freshwater killer whales": beaching behavior of an alien fish to hunt land birds. *PLoS One*, 7, e50840.
- Cucherousset, J., Horky, P., Slavík, O., Ovidio, M., Arlinghaus, R., Boulêtreau, S. *et al.* (2017). Ecology, behaviour and management of the European catfish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, DOI: 10.1007/s11160-017-9507-9.
- Cusa, M., Berge, J. & Varpe, O. (2019). Seasonal shifts in feeding patterns: Individual and population realized specialization in a high Arctic fish. *Ecology and Evolution*, 9, 11112-11121.
- David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, P.F., Chapuis, E. & Loeuille, N. (2017). Impacts of Invasive Species on Food Webs. In: *Networks of Invasion: A Synthesis of Concepts*, pp. 1-60.
- Eloranta, A.P., Vejříková, I., Čech, M., Vejřík, L., Holubová, M., Šmejkal, M. *et al.* (2017). Some like it deep: Intraspecific niche segregation in ruffe (*Gymnocephalus cernua*). *Freshwater Biology*, 62, 1401-1409.
- Faraway, J.J. (2006). *Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. Chapman & Hall/CRC.
- Ferreira, M., Gago, J. & Ribeiro, F. (2019). Diet of European Catfish in a Newly Invaded Region. *Fishes*, 4, 58.
- Frédérich, B., Lehanse, O., Vandewalle, P. & Lepoint, G. (2010). Trophic Niche Width, Shift, and Specialization of *Dasyllus aruanus* in Toliara Lagoon, Madagascar. *Copeia*, 2010, 218-226.

- Gallardo, B., Clavero, M., Sanchez, M.I. & Vila, M. (2015). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 151-163.
- García-Berthou, E. (2007). The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology*, 71, 33-55.
- Guillerault, N., Delmotte, S., Poulet, N. & Santoul, F. (2015). Etudes des interactions du Silure glane (*Silurus glanis*) avec l'ichtyofaune métropolitaine. Onema - Ecolab Onema - Ecolab, pp. 1-51.
- Hanisch, J.R., Tonn, W.M., Paszkowski, C.A. & Scrimgeour, G.J. (2009). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ Signatures in Muscle and Fin Tissues: Nonlethal Sampling Methods for Stable Isotope Analysis of Salmonids. *North American Journal of Fisheries Management*, 30, 1-11.
- Haubrock, P.J., Azzini, M., Balzani, P., Inghilesi, A. & Tricarico, E. (2020). When alien catfish meet—Resource overlap between the North American *Ictalurus punctatus* and immature European *Silurus glanis* in the Arno River (Italy). *Ecology of Freshwater Fish*, 29, 4-17.
- Hette-Tronquart, N., Mazeas, L., Reuilly-Manenti, L., Zahm, A. & Belliard, J. (2012). Fish fins as non-lethal surrogates for muscle tissues infreshwater food web studies using stable isotopes. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, Wiley, 26, 1603-1608.
- Hijmans, R. (2020). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. *raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.0-12*, <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- Jackson, M., Wasserman, R., Grey, J., Ricciardi, A., Dick, J. & Alexander, M. (2017). Novel and disrupted trophic links following invasion in freshwater ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 57, 55–97.
- Jacquet, S., Cachera, S., Crépin, L., Girel, C., Goulon, C., Guillard, J. *et al.* (2020). Résumé du suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2019 et sur le long terme. *Synthèse INRAE-CISALB*, 1-21.
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, É. & Allardi, J. (2011). *Les Poissons d'eau douce de France*, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Biotope, Mèze.
- Layman, C.A. & Allgeier, J.E. (2012). Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas. *Marine Ecology Progress Series*, 448, 131-141.
- Legendre, P. & Gallagher, E. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280.
- Lopezosa, P., Forero, M.G., Ramírez, F. & Navarro, J. (2019). Individuals within populations: no evidences of individual specialization in the trophic habits of an opportunistic predator. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 229, 106427.
- MacLennan, M.M., Dings-Avery, C. & Vinebrooke, R.D. (2015). Invasive trout increase the climatic sensitivity of zooplankton communities in naturally fishless lakes. *Freshwater Biology*, 60, 1502-1513.
- Matthews, B. & Mazumder, A. (2004). A critical evaluation of intrapopulation variation of $\delta^{13}\text{C}$ and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia*, 140, 361-371.
- Parnell, A. (2019). simmr: A Stable Isotope Mixing Model. *R package version 0.4.1*. <https://CRAN.R-project.org/package=simmr>.
- Parnell, A., Phillips, D., Bearhop, S., Semmens, B., Ward, E., Moore, J. *et al.* (2012). Bayesian Stable Isotope Mixing Models. *Environmetrics*, eprint arXiv:1209.6457.
- Pearson, K. (1901). On Lines and Planes of Closest Fit to Systems of Points in Space. *Philosophical Magazine*, 2.
- Pohlmann, K., Atema, J. & Breithaupt, T. (2004). The importance of the lateral line in nocturnal predation of piscivorous catfish. *Journal of Experimental Biology*, 207, 2971-2978.
- Post, D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703-718.
- Ptatscheck, C., Brüchner-Hüttemann, H., Kreuzinger-Janik, B., Weber, S. & Traunspurger, W. (2020). Are meiofauna a standard meal for macroinvertebrates and juvenile fish? *Hydrobiologia*, 847, 2755-2778.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Rimet, F., Anneville, O., Barbet, D., Chardon, C., Crépin, L., Domaizon, I. *et al.* (2020). The Observatory on LAkes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public. *Journal of Limnology* 79.
- 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*, 178, 5-16.

- Rossmann, S., Berens McCabe, E., Barros, N.B., Gandhi, H., Ostrom, P.H., Stricker, C.A. *et al.* (2015). Foraging habits in a generalist predator: Sex and age influence habitat selection and resource use among bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Marine Mammal Science*, 31, 155-168.
- 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*, 38, 979-985.
- Salvidio, S., Oneto, F., Ottonello, D., Costa, A. & Romano, A. (2015). Trophic specialization at the individual level in a terrestrial generalist salamander. *Canadian Journal of Zoology*, 93, 79-83.
- Sanchez-Hernandez, J., Nunn, A.D., Adams, C.E. & Amundsen, P.A. (2019). Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 94, 539-554.
- Smith, J.A., Baumgartner, L.J., Suthers, I.M. & Taylor, M.D. (2011). Generalist niche, specialist strategy: the diet of an Australian percichthyid. *Journal of Fish Biology*, 78, 1183-1199.
- Swanson, B., Gibb, A.C., Marks, J.C. & Hendrickson, D.A. (2003). Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. *Ecology*, 84, 1441-1446.
- Syväranta, J., Cucherousset, J., Kopp, D., Crivelli, A., Céréghino, R. & Santoul, F. (2010). Dietary breadth and trophic position of introduced European catfish *Silurus glanis* in the River Tarn (Garonne River basin), southwest France. *Aquatic Biology*, 8, 137-144.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M. & Ussegli-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce - Systématique, biologie, écologie. *CNRS Editions*, 588
- Vander Zanden, J. & Rasmussen, J. (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46, 2061-2066.
- Vejřík, L., Vejříková, I., Blabolil, P., Eloranta, A.P., Kočvara, L., Peterka, J. *et al.* (2017a). European catfish (*Silurus glanis*) as a freshwater apex predator drives ecosystem via its diet adaptability. *Scientific Reports*, 7, 15970.
- Vejřík, L., Vejříková, I., Kocvara, L., Sajdlova, Z., Hoang The, S.C., Smejkal, M. *et al.* (2017b). Thirty-Year-Old Paradigm about Unpalatable Perch Egg Strands Disclaimed by the Freshwater Top-Predator, the European Catfish (*Silurus glanis*). *PLoS One*, 12, e0169000.
- Weidel, B.C., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. & Vander Zanden, M.J. (2011). Rates and components of carbon turnover in fish muscle: insights from bioenergetics models and a whole-lake ^{13}C addition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68, 387-399.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New-York.
- Wood, S. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition)*. Chapman and Hall / CRC.

4. Annexes

Appendix 1. Sampling of *S. glanis* body sizes. Histograms represent *S. glanis* body sizes covered for stomach content (A) and stable isotope (B) analyses.



Appendix 2. Prediction of body size and weight for crayfish and fish partially digested.

For crayfish, a linear model was used to infer body sizes from their claw sizes (cm) based on non-digested individuals in stomach contents and a non-linear least squares model (nls) was used to recover their body weights (g) from body sizes (Table S2; Figure S2A & B). Another nls was used to infer fish body weight (g) from their body size (cm) using biometric measurements from the scientific survey of the lake (Table S2; Figure S2C).

Table S2. Model formula, coefficients and significance of relationships for predicting body sizes and body weights of crayfish and fish body weights.

Model formula	Coefficients	Significance
		$R^2 = 0.83$
$Body\ size_{crayfish} = a_1 Claws\ size_{crayfish} + b_1$	$a_1 = 2.22$ $b_1 = 2.46$	Residual Std Error = 0.73 F-statistics = 371.7 p-value < 0.001
$Body\ weight_{crayfish} = a_2 (Claws\ size_{crayfish})^{b_2}$	$a_2 = 0.015$ $b_2 = 3.25$	Residual Std Error = 1.914 p-value < 0.001
$Body\ weight_{fish} = a_3 (Body\ length_{fish})^{b_3}$	$a_3 = 0.0046$ $b_3 = 3.29$	Residual Std Error = 5.45 p-value < 0.001

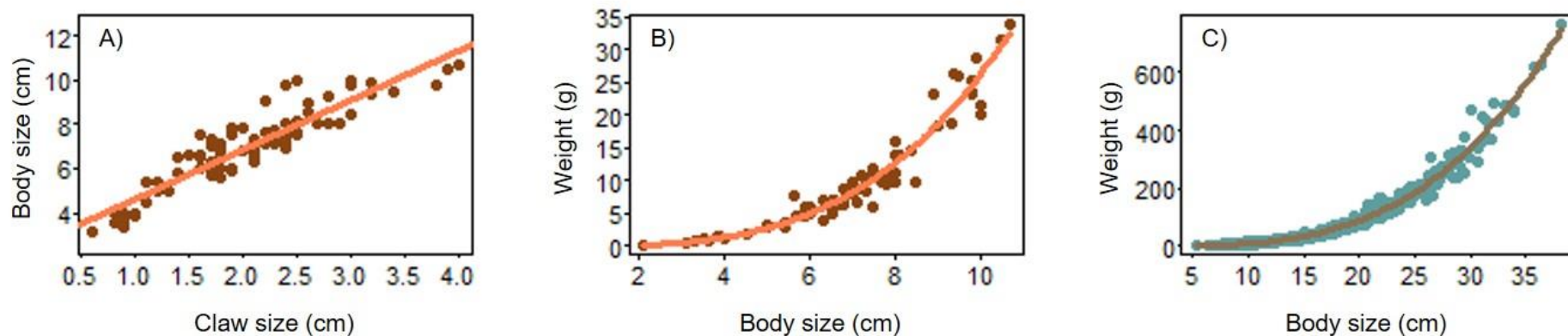


Figure S2. Relationships between body size and claw size of crayfish (A), relationship between weight and body size of crayfish (B) and relationship between weight and body size of fish (C). Points represent values used to fit the models and lines correspond to the fitted values.

Appendix 3. Seasonal variability of sampling and trophic characteristics for *S. glanis*.

Most of *S. glanis* were captured during spring (Figure S3A) and corresponding to intermediate and large body sizes (Figure S3A & B). No significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ values were found between seasons (Kruskal-Wallis test, p-value = 0.336; Figure S3C) while $\delta^{15}\text{N}$ values were appeared significantly higher in spring than in summer (Kruskal-Wallis test, p-value < 0.001; Figure S3D) although, $\delta^{15}\text{N}$ variations remained minor with spring median of 13.6‰ and summer median = 12.7‰. Further, $\delta^{15}\text{N}$ values in summer were not different from autumn and winter.

The deep benthic and the littoral contributions to individual assimilated diet did not differ over seasons (Kruskal-Wallis tests, p-value = 0.795 and p-value = 0.083; Figure S3E, F) while the pelagic contribution was significantly higher in spring, possibly in lines with the higher $\delta^{15}\text{N}$ values found during this season (Kruskal-Wallis test, p-value = 0.009; Figure S3G). Yet, these differences appeared negligible (spring median pelagic contribution = 16.8% and summer median pelagic contribution = 14.2%) and the pelagic contribution in summer was not significantly different in autumn and winter.

Overall, we found limited seasonal variations in stable isotope values and resource contributions and these variations could be partly induced by unbalanced sample size over seasons, limiting consistent conclusions about a seasonal effect in stable isotope compositions in Lake Bourget.

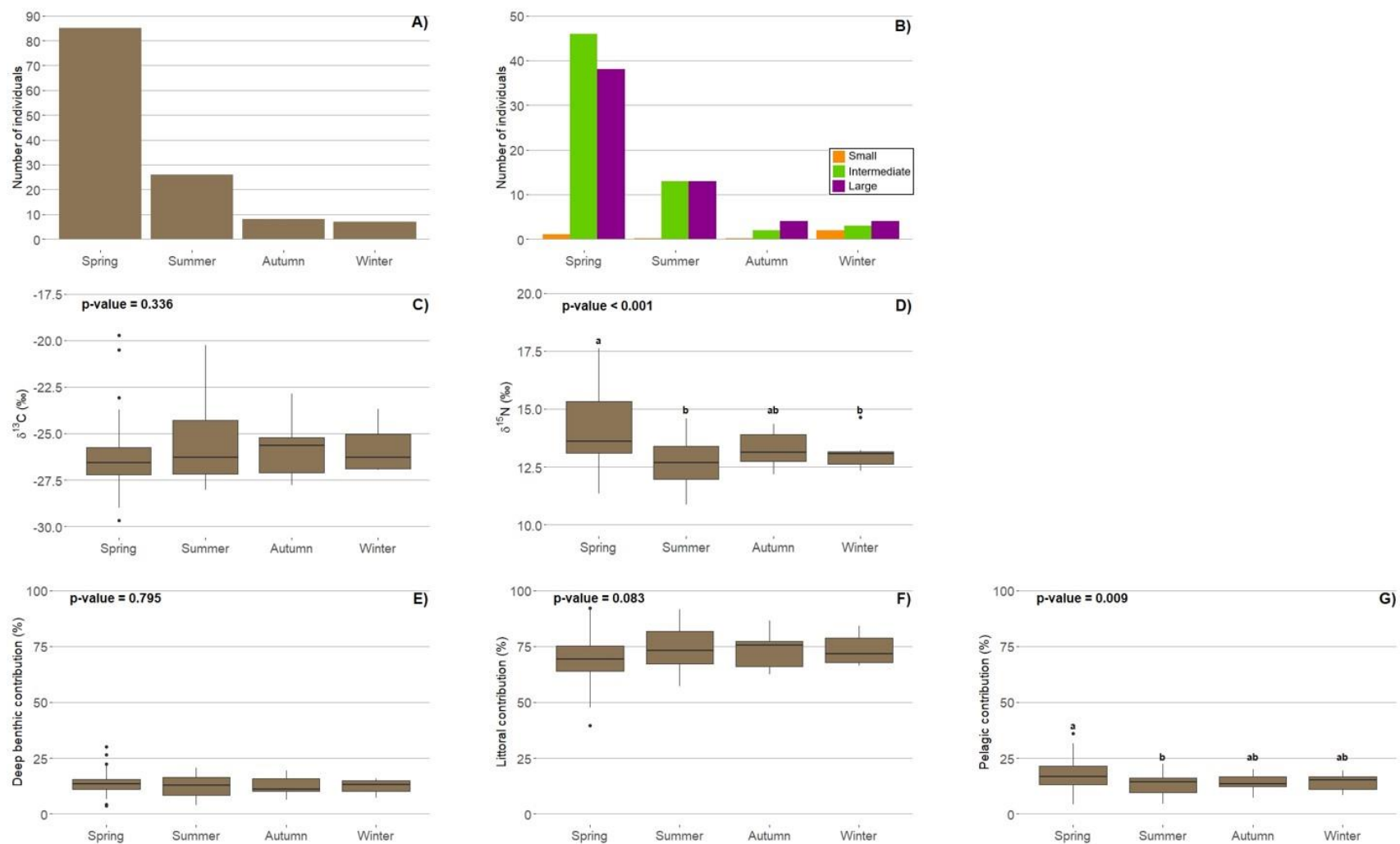


Figure S3. Seasonal variability in *S. glanis* sampling (A), on body size classes (B) on stable isotopes values (C & D), lake habitat contributions (E, F & G). In (B), small correspond to individuals ≤ 40 cm, intermediate correspond to individuals with body sizes between 40 cm and 80 cm and large correspond to individuals ≥ 80 cm.

Appendix 4. Isotope values of different organisms sampled in Lake Bourget between 2017 and 2019. Weights and mean \pm SD of the stable isotopes values of different organisms that belong to *S. glanis* prey

Prey	Weight (g)	Mean $\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$ (‰)	Mean $\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$ (‰)
Bithynia (n = 6)	0.070	-26.50 \pm 1.76	7.34 \pm 0.60
Blenny (n = 21)	14.00	-26.95 \pm 0.99	12.33 \pm 0.62
Burbot (n =)	500.00	-30.12 \pm 0.89	17.81 \pm 0.71
Chironomids (n = 37)	0.003	-26.30 \pm 1.75	7.99 \pm 1.84
Ephemeroidea (n = 5)	0.030	-26.31 \pm 1.41	7.12 \pm 0.96
Northern pike	5000.00	-25.80 \pm 2.25	15.32 \pm 0.90
Odonates (n = 3)	0.28	-33.60 \pm 0.49	8.56 \pm 1.51
Perch (n = 31)	18.24	-29.52 \pm 2.63	13.77 \pm 2.39
Pumpkinseed sunfish	25.20	-25.40 \pm 0.30	9.27 \pm 0.40
Roach (n = 21)	76.33	-27.13 \pm 2.04	12.27 \pm 1.10
Spiny-cheek crayfish (n = 50)	11.16	-25.44 \pm 1.02	9.59 \pm 0.88
Tench (n = 4)	40.23	-27.13 \pm 2.19	12.07 \pm 1.54
Vegetal (n = 16)	1.40	-19.03 \pm 1.69	3.31 \pm 3.46
Whitefish (n = 104)	144.90	-32.43 \pm 0.86	14.57 \pm 0.59
Zebra mussel (n = 37)	1.00	-31.25 \pm 1.28	6.69 \pm 0.94

Appendix 5. Prey abbreviations used in the different figures and in the main text based on species scientific name.

	Abbreviation	Common name	Scientific name
Invertebrates	Bthy	Bithynia	<i>Bithynia sp.</i>
	Chrn	Chironomid	<i>Chironomus sp.</i>
	Drsp	Zebra mussel	<i>Dresseina polymorpha</i>
	Ephm	Ephemeroptera	<i>Ephemera sp.</i>
	Lcnc	Stag beetle	<i>Lucanus cervus</i>
	Odnt	Odonata	<i>Libellulidae sp.</i>
	Orcl	Spiny-cheek crayfish	<i>Orconectes limosus</i>
	Psc	Piscicolidae	<i>Piscicola sp.</i>
Fish	Crgl	Whitefish	<i>Coregonus lavaretus</i>
	Esxl	Northern pike	<i>Esox lucius</i>
	Lpmg	Pumpkinseed sunfish	<i>Lepomis gibbosus</i>
	Ltl	Burbot	<i>Lota lota</i>
	NniF	Non-identified fish	/
	Prcl	Perch	<i>Perca fluviatilis</i>
	Rtlr	Roach	<i>Rutilus rutilus</i>
	Slrf	Blenny	<i>Salaria fluviatilis</i>
	Slrg	European catfish	<i>Silurus glanis</i>
	Tnct	Tench	<i>Tinca tinca</i>
Other	Mmml	Unidentified vertebrate	/
	Mnrm	Mineral matter	/
	Ntrm	Viperine snake	<i>Natrix maura</i>
	Vgtl	Vegetal matter	/

Appendix 6. Interindividual diet variations and individual specialization.

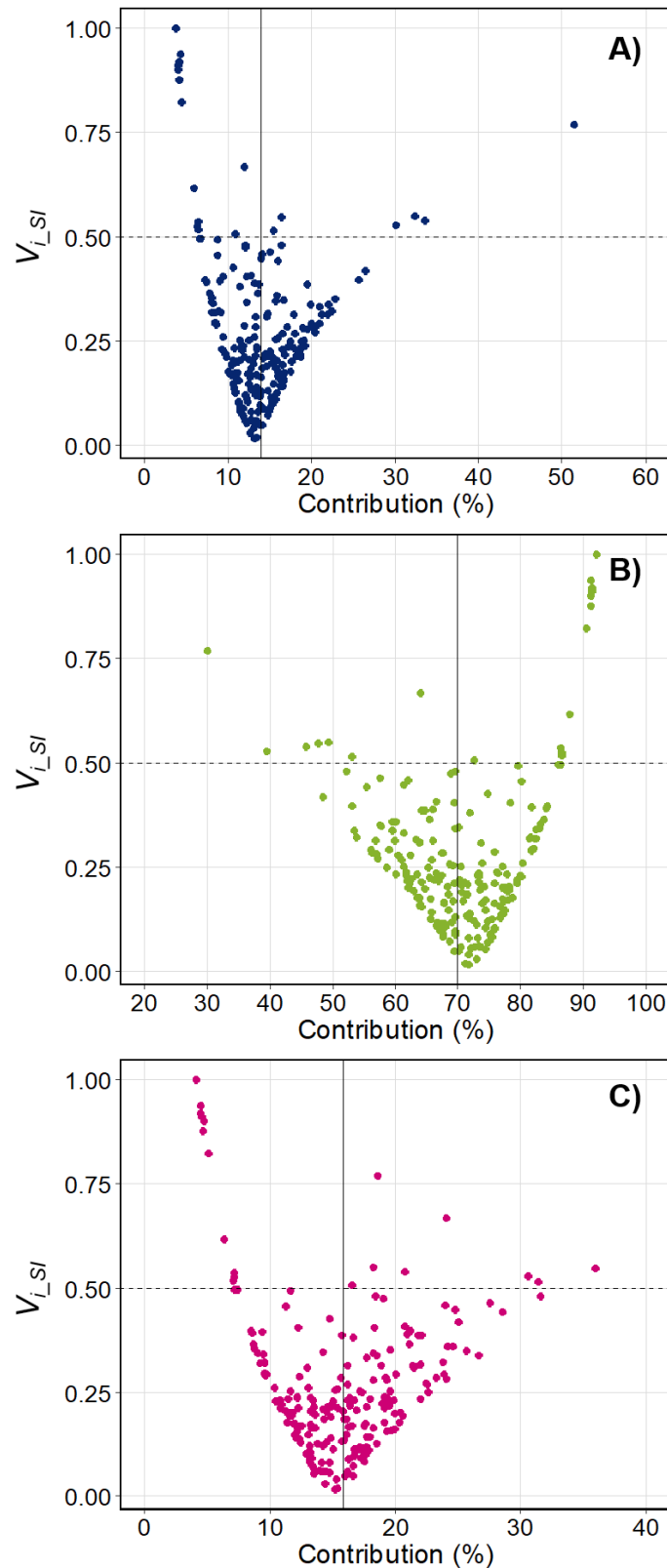


Figure S6.1. Relationships between interindividual isotope variations ($V_{i,SI}$) and the contributions of deep benthic (A), littoral (B) and pelagic (C) resource pools fuelling *S. glanis*. $V_{i,SI}$ increases when the contributions of the resource pools highly differ from the mean contribution found in the population (black vertical lines).

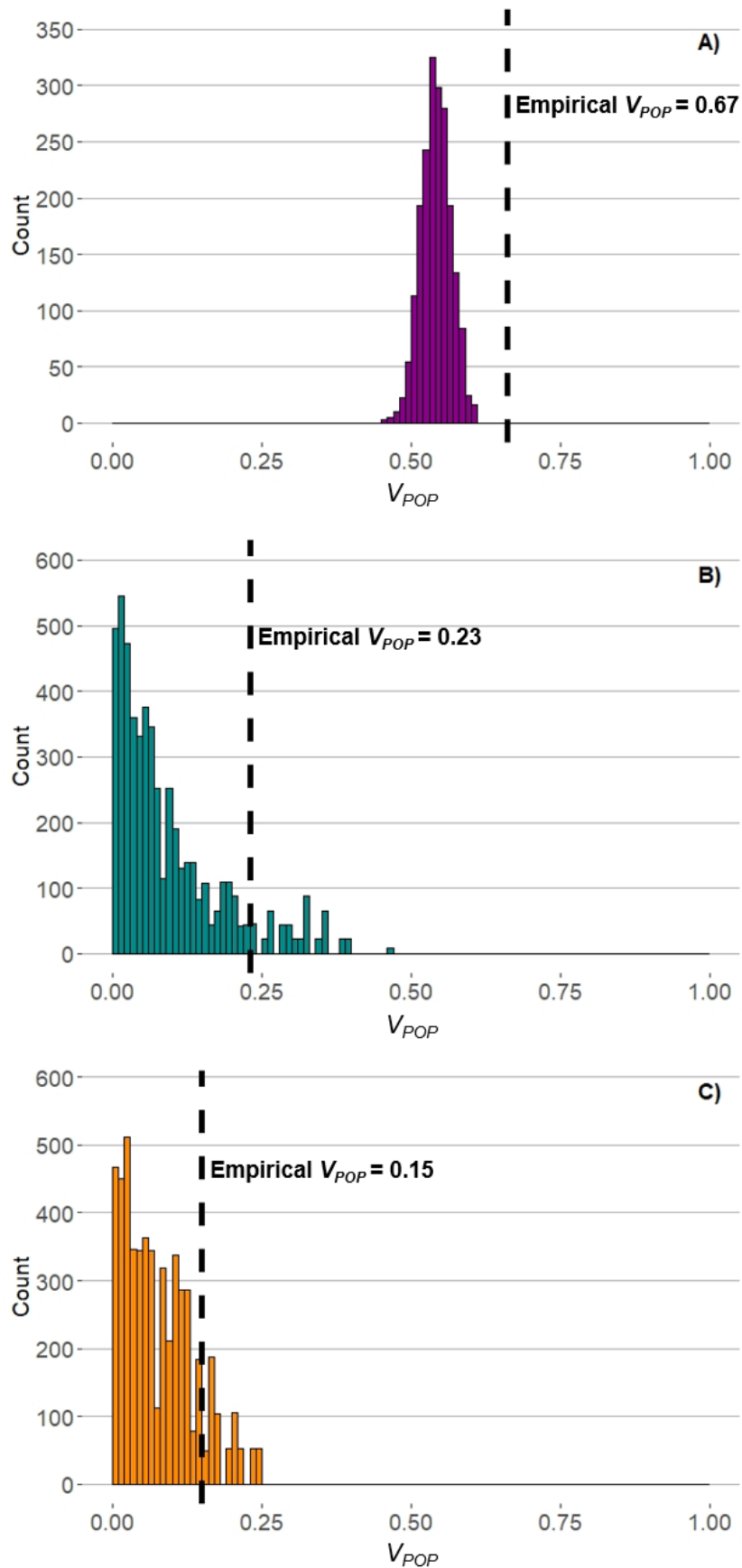


Figure S6.2. Distributions of simulated V_{POP} (histograms) and the empirical V_{POP} (dashed lines) for stomach contents (A) and stable isotopes of $\delta^{13}\text{C}$ (B) and $\delta^{15}\text{N}$ (C).

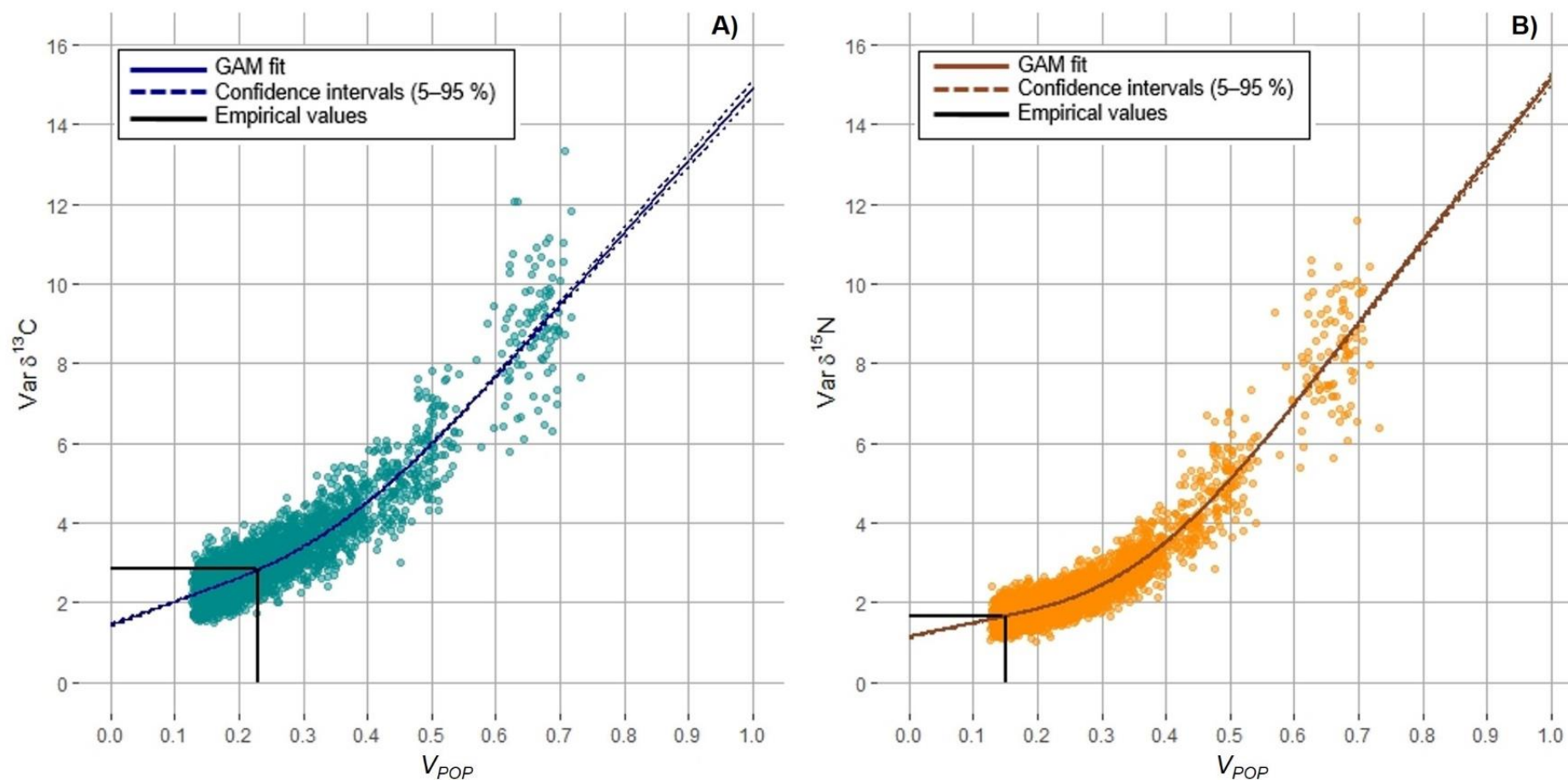


Figure S6.3. Simulation-based relationships between the population isotope variances (Var_{ISO}) and the population individual specialization index (V_{POP}) for carbon (A) and nitrogen (B) stable isotopes. Each point represents a single simulated *S. glanis* population for which V_{POP} and Var_{ISO} were computed. Solid curves indicate the GAM fitted relationships and dashed curves are the associated confidence intervals. The horizontal black solid lines indicate the empirically estimated isotopic variance of the *S. glanis* population ($Var_{\delta^{13}C} = 2.84$ and $Var_{\delta^{15}N} = 1.66$) and the vertical black solid lines correspond to the V_{POP} inferred from the empirical isotopic variances ($V_{\delta^{13}C} = 0.23$ and $V_{\delta^{15}N} = 0.15$).

Appendix 7. Influence of body size (i.e., ontogeny) on trophic characteristics and interindividual trophic variations of *S. glanis*.

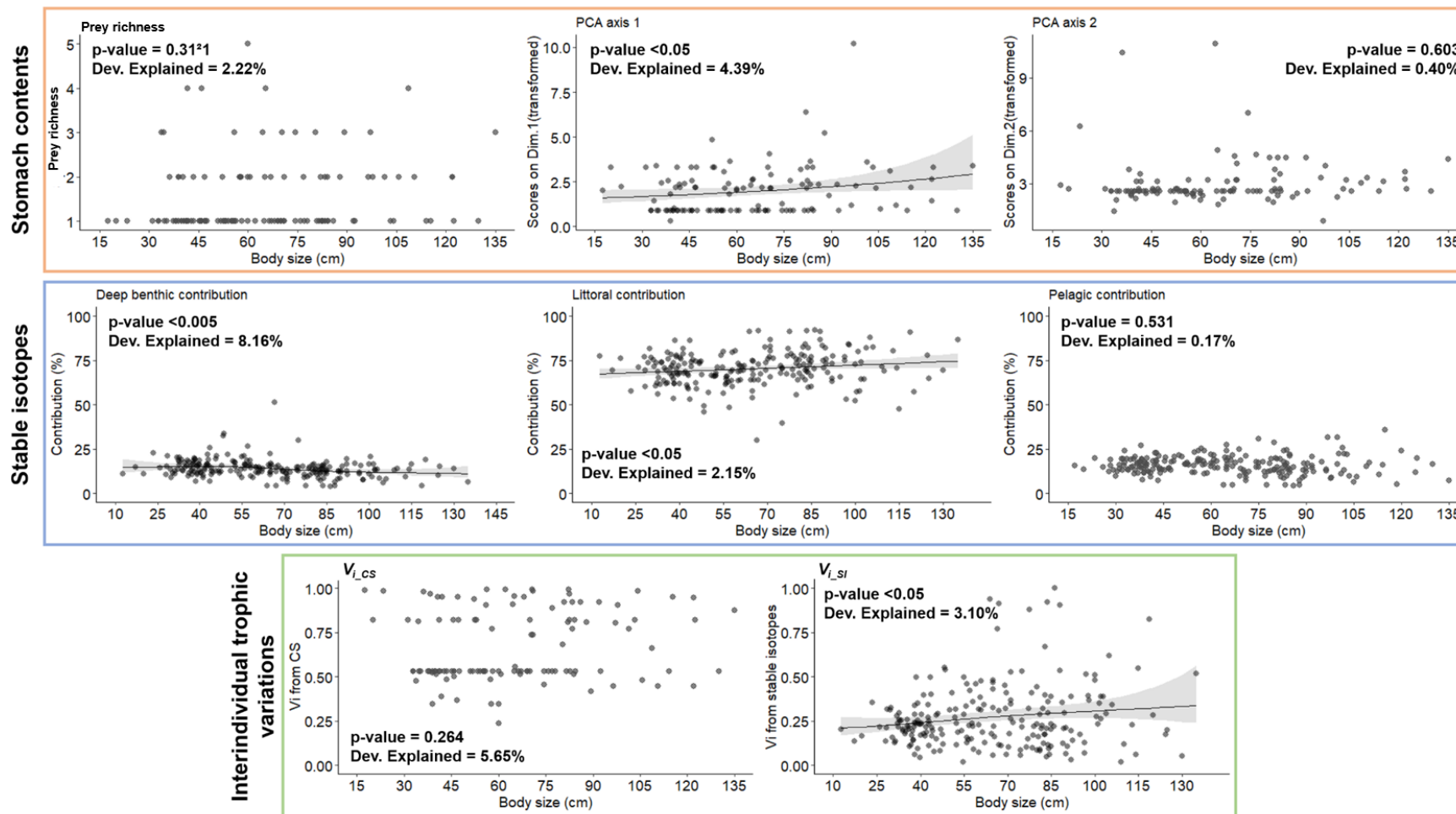


Figure S7. GAM fitted relationships between body size and different variables derived from stomach contents analysis (1st row), stable isotopes analysis (2nd row) and interindividual trophic variations (3rd row). The solid black curves correspond to the fitted values from GAMs and grey areas correspond to the standard errors.

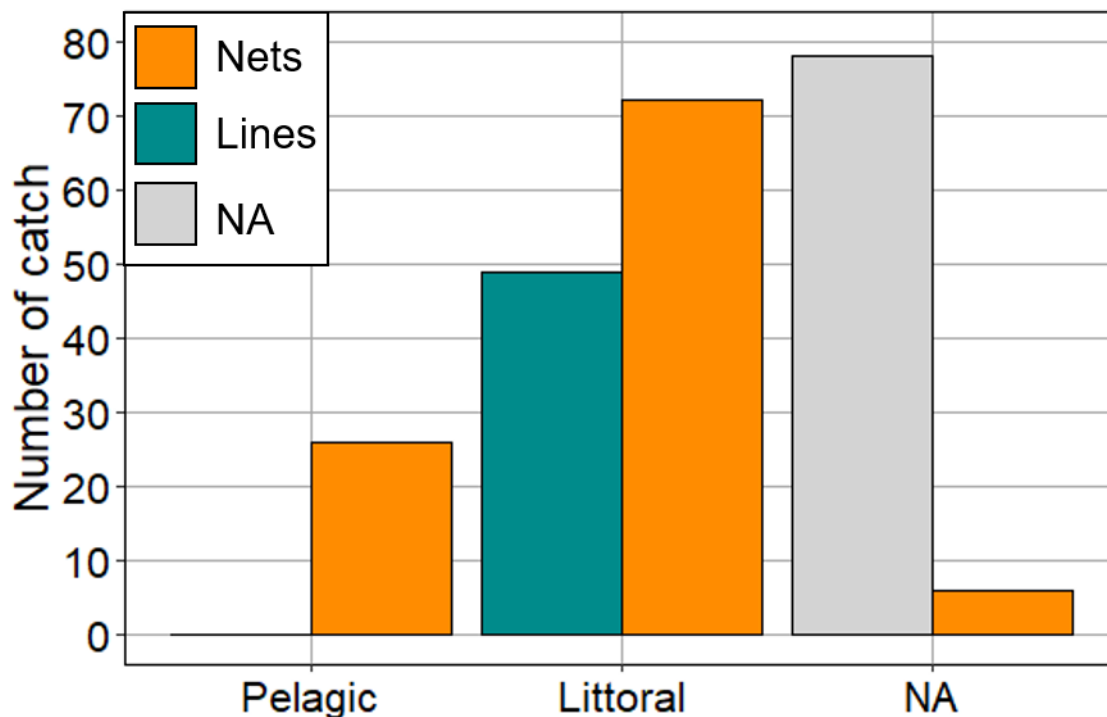
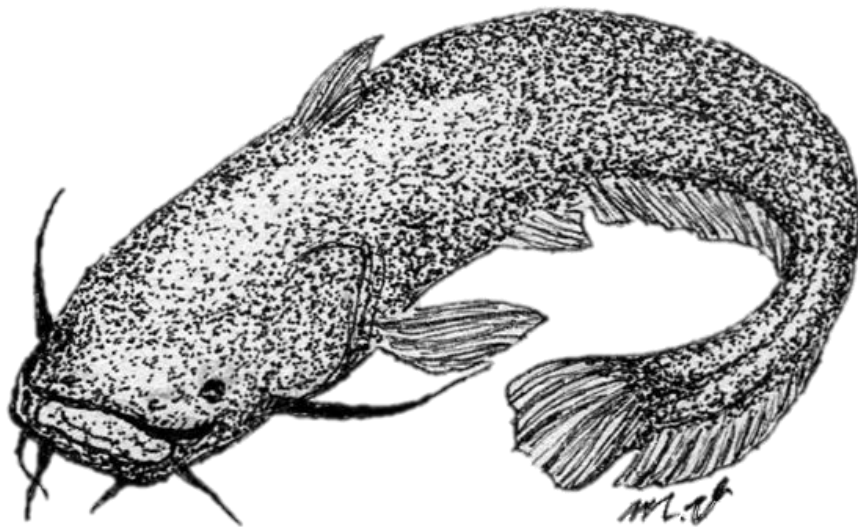
Appendix 8. Habitats where most *Silurus glanis* were caught in Lake Bourget between 2017 and 2019.

Figure S8. Number of *S. glanis* caught in the pelagic and littoral habitats according to the fishing method used. “Littoral” gathers fish caught with lines and nets set between 3 and 15 m in the littoral habitat (total depth of the water column < 20 m). “Pelagic” corresponds to fish caught with pelagic nets set between 10 and 60 m in the pelagic habitat (total depth of the water column > 20 m). Fish for which no information on the capture habitat or on the technic was available are referenced as “NA”.

CHAPITRE 2



« Laissez-moi vous indiquer un moyen qui ne serait certainement pas une panacée, mais dont l'efficacité m'inspire toute confiance. »

Louis Pasteur

CHAPITRE 2. Reconstitution d'interactions trophiques en écosystèmes d'eau douce tempérés

1. Présentation du chapitre

Problématique : l'étude empirique des régimes alimentaires réalisée dans le Chapitre 1 ne permet pas d'identifier toutes les interactions trophiques interspécifiques possibles et peut être biaisée par différents facteurs comme les tailles de silures échantillonnées, la période d'échantillonnage ou le niveau d'identification taxonomique. De plus, la volonté d'intégrer l'ensemble des niveaux trophiques dans l'évaluation d'impact du silure au sein des lacs périalpins a conduit à développer une approche prédictive pour inférer des liens trophiques basée sur la relation allométrique entre la taille des prédateurs et celle des proies, nécessitant l'utilisation de peu de données empiriques facilement disponibles ou issues de la littérature.

Méthodologie : un ensemble de 26 espèces ubiquistes des écosystèmes d'eau douce, allant de la dizaine de micromètres au mètre et dont les caractéristiques trophiques étaient bien connues (c.-à-d. régime alimentaire empirique, amplitude de taille de proie) ont été utilisées pour calibrer un modèle allométrique (aNm) en utilisant des quantiles de régressions à 5% (taille de proie minimum) et à 95% (taille de proie maximum) d'après la méthodologie proposée par Gravel *et al.* (2013). Ces relations ont été calibrées différemment pour les invertébrés et les vertébrés du fait de leur différence de comportement trophique intrinsèque. L'aNm a été validé pour 13 écosystèmes d'eau douce (c.-à-d. lacs, étangs et rivières) en comparant les matrices d'interactions empiriques des 13 réseaux et celles inférées avec l'aNm. L'aNm a finalement été appliqué à la liste taxonomique du Lac du Bourget intégrant 474 espèces dans le but de reconstituer le réseau trophique et d'identifier ses principales caractéristiques.

Principaux résultats : l'aNm a montré une bonne performance de prédiction des liens trophiques existant au sein des 13 réseaux empiriques (spécificité = proportion de liens empiriquement absents prédits absents = $87 \pm 12\%$; sensibilité = proportion de liens empiriquement présents prédits présents = $59 \pm 29\%$; acuité = proportion de liens présents et absents bien prédits = $81 \pm 10\%$). Les inadéquations de prédiction sont liées à des consommateurs ayant des spécificités trophiques peu communes en milieu tempéré (ex : espèces de petite taille prédatant des proies particulièrement grandes et inversement). La méthode reste en revanche applicable à d'autres écosystèmes d'eau douce tempérés. L'application de l'aNm à la liste taxonomique du Lac du Bourget a permis de reconstituer un réseau trophique intégrant 26037 liens, mettant en évidence une complexité plus importante du sous-réseau benthique par rapport au sous-réseau pélagique et un couplage benthique-pélagique des sous-réseaux favorisé par les poissons.

Valorisation : Ce chapitre a fait l'objet d'un article publié en 2021 dans le journal *Ecosphere*. Il a fourni une base méthodologique pour décrire l'impact du silure dans les lacs périalpins aux échelles spécifiques et multi-spécifiques (cf. Chapitre 3 à 5).

2. Article 2 – An allometric niche model for species interactions in temperate freshwater ecosystems

Chloé Vagnon¹✉, Franck Cattaneo², Chloé Goulon¹, David Grimardias², Jean Guillard¹, and Victor Frossard¹

¹ Univ. Savoie Mont-Blanc, INRAE, CARRTEL, 74200 Thonon-les-Bains, France

² HES-SO / HEPIA, CH-1254 Jussy, Suisse

✉ Corresponding author: chloe.vagnon@gmail.com

2.1. Abstract

Trophic interactions are central in understanding ecosystem processes and the management of natural ecosystems but are frequently complex to estimate. To address this issue, body size has been shown to be a useful trait to reconstruct species interactions, particularly in aquatic ecosystems.

An allometric niche model (aNm) considering body size as a niche trait is proposed to predict trophic interactions in temperate freshwater ecosystems. The aNm calibration was based on 26 ubiquitous freshwater species with known minimal and maximum prey body sizes that permitted the establishment of prey body size ranges for vertebrate and invertebrate consumers. The aNm inferences were validated for 13 empirical freshwater food webs, and the model was applied to an extensive inventory of 474 species (spanning six orders of body size magnitude) from the largest natural French lake (Lake Bourget). This application permitted to strengthen the aNm validation with predator-prey mass ratio comparisons, predicted diet analyses and allowed the exploration of the lake food web structure.

The aNm provided appreciable intrinsic validity (specificity = $87 \pm 12\%$, sensitivity = $59 \pm 29\%$, accuracy = $81 \pm 10\%$) and departures among inferred and empirical trophic interactions were explained by foraging specificities or limited sampling of stomach contents. In Lake Bourget, 26037 trophic links were inferred. Predator-prey mass ratios for vertebrates and invertebrates were consistent with those empirically established and were occasionally higher for invertebrates as the aNm considers small prey (e.g., bacteria) as possible resources for invertebrates. The inferred diets for three species selected for their well-known foraging ecology, also revealed plausible outcomes of the aNm. The nested structure of the lake food web was determined by highlighting different topologies among the benthic and the pelagic food sub-webs and the role of top predator fish in the coupling of both food sub-webs.

Due to the large number of species inventories available worldwide for freshwater ecosystems anchored in the ecological monitoring, the aNm may represent a valuable tool for both ecologists and managers to address complementary facets of applied biodiversity studies (e.g., reconstruct highly resolved food webs, predict pressures on important species or new interactions with invasive species).

Keywords: *allometry, body size, food web, freshwater, niche model, trophic interactions, species inventories*

2.2. Introduction

Trophic interactions are one of the most evident and constraining ecological interactions that shape species abundances and influence food web structure and ecosystem processes (Beckerman *et al.* 2006; Otto *et al.* 2007; Allesina & Tang 2012). However, their identification among co-occurring species using either direct (Hyslop 1980) or indirect methods (Laska & Wootton 1998) remains difficult, particularly for small organisms (e.g., invertebrates). Several inherent limitations of empirical studies can hinder the resolution of exhaustive trophic interactions among species living within an ecosystem. These limitations are mainly related to the limited taxonomic resolution and/or the misidentification of consumers' prey as well as the sampling effort. These factors can influence the characterization of consumers' diet range, where the number of actual prey for a species tends to continuously increase with the number of individuals analyzed (Woodward *et al.* 2010). Additionally, ethical considerations can further limit the possibility of sacrificing or manipulating individuals to access their stomach contents (Light *et al.* 1983; Kamler & Pope 2001).

To address these difficulties, different methods have been proposed to reconstruct species trophic interactions. Extrapolations from existing published species interactions based on phylogenetic relationships (Gray *et al.* 2015) have provided plausible results but were dependent on the data quality and the species taxonomic resolution. Predictive models such as the allometric diet breadth model (Petchey *et al.* 2008) or a composite model of phylogenetic and species trait distributions (Pomeranz *et al.* 2019) have provided a better understanding of trophic interaction mechanisms and insights into food web structures while requiring specific parameters that are challenging to retrieve, such as handling time or attack rate. In most accurate predictive models, species body size is used as a strong predictor of trophic interactions (Brose *et al.* 2006a; Reum *et*

al. 2018, Portalier *et al.* 2019), this factor is especially valuable in aquatic ecosystems (Warren & Lawton 1987) and simple to retrieve from species monitoring programs or the literature. Gravel *et al.* (2013) successfully took advantage of the niche model principles (Williams & Martinez 2000) to predict trophic interactions from this trait for fish species in the Mediterranean Sea. These authors used species body size as a unidimensional trait to characterize the species trophic niches leading to allometric relationships between predator-prey body sizes. This approach has recently been used to explore the connectivity of the global marine food web by considering complementary ecological traits such as habitat (Albouy *et al.* 2019).

Among aquatic ecosystems, freshwater ecosystems contain significant biodiversity and support numerous ecosystem services (e.g., drinking water, fish production and recreational activities; Schallenberg *et al.* 2013; Costanza *et al.* 2014), consequently having important patrimonial and conservation values. A prerequisite for efficient conservation is to embrace the complexity of species interactions among which trophic interactions are expected to be primarily involved (Cumming *et al.* 2010). Hence, we expanded the approach of Gravel *et al.* (2013) to freshwater ecosystems and generalized its original application focused on vertebrates (fish) by including invertebrate consumers. Thus, we could benefit from a predictive allometric niche model (aNm) that would allow the reconstruction of trophic interactions from primary producers to top predator fish in temperate freshwater ecosystems. Importantly, this model involves species inventories, which are among the most commonly available and shared ecological data, and would consequently offer substantial application opportunities in various fields of research for both ecologists and managers.

In this study, the aNm was first calibrated using species widely distributed among freshwater ecosystems whose diets and/or feeding ranges have

been extensively studied. The intrinsic validity of the model was tested by comparing the aNM inferences to the empirical trophic interactions in 13 freshwater food webs by classification metrics (Tharwat 2018). The aNM was then applied to an extensive species inventory from the largest natural French lake (Lake Bourget). The consistency of the aNM inferences was first investigated through the calculation of predator-prey body mass ratios and compared with empirical body mass ratios. The inferences were then used to analyze the predicted diets for three selected common species: the European catfish (*Silurus glanis*, an invasive species in many ecosystems, recently established in Lake Bourget), the whitefish (*Coregonus lavaretus*, presenting a significant economic value) and the gammarid shrimp (*Gammarus pulex*, occupying a functional role in organic matter decomposition). Finally, the aNM was used to explore the whole food web structure of Lake Bourget by characterizing its underlying nestedness induced by its respective benthic and pelagic food sub-webs and to determine how species were involved in this coupling. We specifically expected to identify a structural asymmetry between these two food sub-webs (Rooney *et al.* 2006; McCann & Rooney 2009; Rooney & McCann 2012) and suspected that top predator fish would play a crucial role in their coupling.

2.3. Material and methods

2.3.1. Fitting the aNM

The niche model (Williams & Martinez 2000) is a stochastic model stating that a consumer of body size n_i forages on a continuous feeding range r_i , centered on c_i . This model fairly predicts the structural properties of complex food webs (Camacho *et al.* 2002; Williams *et al.* 2010) and suggests that the trophic niche of consumers could be approximately unidimensional. Gravel *et al.* (2013) proposed using the niche model principles

to predict species trophic interactions by considering species body size as a descriptor of the unidimensional trophic niche. Specifically, consumer i whose niche position is n_i (i.e., consumer body size) would consume any species within the body size range r_i (i.e., a continuous feeding range for consumers defined by $r_{i\min}$ and $r_{i\max}$). We used quantile regressions (QRs; Koenker 2005) to infer the feeding ranges of consumers. Quantile regressions differ from linear models by estimating the conditional distribution (i.e., any quantiles) of a response variable instead of focusing on its mean. In the present context, \log_{10} (predator body size) was the explanatory variable and \log_{10} (prey body size) was the response variable and we retained the 5% and 95% quantiles to characterize the lower (r_{\min}) and the higher (r_{\max}) bounds of the predator feeding range, similarly to Gravel *et al.* (2013).

These QRs were fitted using 26 ubiquitous species living in temperate lakes and rivers, whose diets and/or feeding ranges were known (Appendix S1) and covered a large body size range (i.e., from protists to piscivorous fish). Both QRs (QR_{5%} and QR_{95%}) were fitted for invertebrate and vertebrate consumers separately to account for their inherent differences in feeding ranges, leading to two specific relationships for both QRs.

2.3.2. aNM predictions and refinement

Based on the QRs, the consumers feeding ranges were inferred using their body size as the niche position n_i and trophic links were predicted for any species falling within r_i , leading to a binary adjacency matrix of potential trophic interactions \mathbf{M}_{bp} (filled with 1 if consumer i had a trophic interaction with a prey or 0 if there was no interaction). Complementary ecological criteria were considered to refine \mathbf{M}_{bp} in the application below by deleting trophic links to account for species spatial co-occurrence (i.e., habitat traits) and a priori knowledge regarding the trophic ecology of consumers (e.g., piscivory). For the habitat trait, species were classified as strictly

pelagic, strictly benthic or pelagic/benthic and trophic links involving species from different habitats (i.e., strictly pelagic or strictly benthic) were deleted similarly to the method in Albouy *et al.* (2019). Complementarily, trophic links associating strict piscivorous fish to organisms other than fish (i.e., macroalgae, mollusks or oligochaetes) were deleted (Serveau & Raymond 2007; Keith *et al.* 2011). These refinements led to the final binary adjacency matrix \mathbf{M}_{bf} that included all the expected trophic interactions within the food web of the studied ecosystem.

Binary trophic links were also weighted according to the positioning of the prey body size within the consumer feeding range to obtain the weighted adjacency matrix \mathbf{M}_{wf} . We first considered a normal density distribution with a mean equal to the center of r_i (c_i , eq. 1) and a standard deviation equal to the standard deviation (SD) of 100 simulated points evenly spaced over r_i , so that the normal distribution was scaled to r_i . The resulting values were then normalized by the maximum value of the normal density distribution to obtain maximum weighted links equal to 1 at c_i in accordance with the probabilistic niche model (Williams *et al.* 2010), providing higher feeding probabilities at the niche center (optimal body size ratio) that decline consistently with the distance from the center. The center c for consumer i was estimated as follows:

$$c_i = r_{i\min} + (r_{i\max} - r_{i\min}) \frac{1}{2} \quad (\text{eq. 1})$$

Finally, we calculated prey proportions, comparable between consumers, by dividing each weighted link associated with prey j inferred in the diet of consumer i by the sum of the weighted links associated with all prey inferred in the diet of consumer i , so that columns corresponding to consumers summed to 1. These final prey proportions in \mathbf{M}_{wf} were expected to provide possible estimates of prey preferences for each consumer according to its niche center (i.e., the likelihood that consumer i consumes prey j

considering all prey equally available in the ecosystem).

2.3.3. Empirical validation of aNM predictions

Binary adjacency matrices of trophic links for 13 empirical freshwater food webs originating from different temperate ecosystems (i.e., lakes, ponds and streams; Table 1) were retrieved from Global webs (<https://www.globalwebdb.com>) and from the Cheddar R package (Hudson *et al.* 2013). An average body size was attributed to each species in these food webs by two main sources (FishBase, Tachet *et al.* 2010). The aNM was then applied to each food web and habitat refinements were considered for the lakes to obtain their respective binary matrix \mathbf{M}_{bf} . Columns, conventionally representing consumers, assigned to primary producers in the \mathbf{M}_{bf} were deleted as they necessarily summed to 0. The resulting matrices were compared with the empirical matrices to quantify the aNM intrinsic validity using three metrics (Tharwat 2018): i) sensitivity (i.e., proportion of correctly predicted existing links; eq. 2), ii) specificity (i.e., proportion of correctly predicted absent links; eq. 3) and iii) accuracy (i.e., proportion of correctly predicted both present and absent links; eq. 4).

$$\text{sensitivity} = 100 \frac{TP}{(TP + FN)} \quad (\text{eq. 2})$$

$$\text{specificity} = 100 \frac{TN}{(TN + FP)} \quad (\text{eq. 3})$$

$$\text{accuracy} = 100 \frac{(TP + TN)}{(TP + FP + TN + FN)} \quad (\text{eq. 4})$$

where TP represents true positives (i.e., predicted links empirically present), TN represents true negatives (i.e., not predicted links empirically absent), FP represents false positives (i.e., predicted links empirically absent) and FN represents false negatives (i.e., not predicted links empirically present).

Table 1: Characteristics of the 13 empirical food webs used to validate the aNM. (1) correspond to data retrieved from the Cheddar package and (2) are food webs from the website Global Web (<https://www.globalwebdb.com>). Ba is for bacteria, Ci is for ciliates, De is for detritus, Fu is for fungus, Fi is for fish, It is for terrestrial invertebrates, Ia is for aquatic invertebrates, Ma is for macrophytes, Pb is for phytobenthos, Pk is for phytoplankton, Zo is for zooplankton.

Food webs	Location	Ecosystem	Taxonomic categories and species richness	References †
<i>Allta'Mharcaidh Stream</i>	UK	stream	De, Pb, Ia, Fi (n = 40)	Layer <i>et al.</i> 2010 ⁽¹⁾
<i>Bakersfield Ponds</i>	USA	pond	De, Pk, Zo, Ia (n = 30)	Hurlebert <i>et al.</i> 1972 ⁽²⁾
<i>Bere Stream</i>	UK	stream	Pb, Ia, Fi (n = 65)	Layer <i>et al.</i> 2010 ⁽¹⁾
<i>Constance Lake</i>	Europe	lake	Ba, Pk, Ci, Zo, Fi (n = 23)	Boit <i>et al.</i> 2012 ⁽²⁾
<i>Crescent Lake</i>	USA	lake	Zo, It, Ia (n = 13)	Hampton <i>et al.</i> 2011 ⁽²⁾
<i>Dorset Streams</i>	UK	stream	Ba, De, Fu, Pb, Pk, Zo, Ia (n = 65)	Ledger <i>et al.</i> 2011 ⁽¹⁾
<i>Hard Knott Gill</i>	UK	stream	De, Pb, Ia, Fi (n = 44)	Layer <i>et al.</i> 2010 ⁽¹⁾
<i>Mill Stream</i>	UK	stream	De, Pb, Ia, Fi (n = 86)	Layer <i>et al.</i> 2010 ⁽¹⁾
<i>Old Lodge Stream</i>	UK	stream	De, Pb, Ia, Fi (n = 23)	Layer <i>et al.</i> 2010 ⁽¹⁾
<i>Ovre Heimdalsvatn Lake</i>	Norway	lake	De, Pk, Pb, Ma, Zo, Fi (n = 39)	Larsson <i>et al.</i> 1978 ⁽²⁾
<i>Skipwith Common Ponds</i>	UK	pond	De, Zo, Ia (n = 35)	Warren 1989 ⁽²⁾
<i>Tuesday Lake</i>	USA	lake	Pk; Zo, Ia, Fi (n = 51)	Cohen <i>et al.</i> 2003 ⁽¹⁾
<i>Villas County Ponds</i>	USA	pond	De, Zo, Ia (n = 77)	Schneider 1997 ⁽²⁾

† Boit, A., Martinez, N.D., Williams, R.J. & Gaedke, U. (2012). Mechanistic theory and modelling of complex food-web dynamics in Lake Constance. *Ecology Letters*, 15, 594-602. / 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*, 100, 1781-1786. / Hampton, S.E., Fradkin, S.C., Leavitt, P.R. & Rosenberger, E. E. (2011). Disproportionate Importance of Nearshore Habitat for the Food Web of a Deep Oligotrophic Lake. *Marine and Freshwater Research*, 62, 350-358. / Hurlebert, S.H., Mulla, M.S. & Willson H.R. (1972). Effects of an Organophosphorus Insecticide on the Phytoplankton, Zooplankton, and Insect Populations of Fresh-Water Ponds. *Ecological Monographs*, 42,269-299. / Larsson, P., Brittain, J. E., Lien, L., Lillehammer, A. & Tangen, K. (1978). The Lake Ecosystem of Ovre Heimdalsvatn. *Ecography*, 1, 304-320. / Layer, K., Riede, J.O., Hildrew, A.G & Woodward, G. (2010). Food Web Structure and Stability in 20 Streams Across a Wide PH Gradient. *Advances in Ecological Research*, 42,265-299. / Schneider, D. W. (1997). Predation and Food Web Structure along Habitat Duration Gradient. *Oecologia*, 110, 567-575. / Warren, P. H. (1989). Spatial and Temporal Variation in the Structure of a Freshwater Food Web. *Oikos*, 55, 299-311.

2.3.4. Application to Lake Bourget

Study site and data set — Lake Bourget (45° 43' 46.842" N, 5° 52' 10.484" E) is the largest natural French lake located in the Alps. This lake supports significant ecosystem services, providing 50 to 100 tons of harvested fish per year, drinking water for cities of several thousands of people and recreational activities, generating several millions euros per year to the local economy (Jacquet *et al.* 2020).

A detailed inventory of the species living in this lake was obtained from the long-term monitoring survey conducted for several decades (© SOERE OLA-IS, INRAE Thonon-les-Bains, CISALB; Rimet *et al.* 2020) as well as from complementary studies (Appendix S2).

A large reference array was used to attribute a lake compartment (i.e., pelagic, benthic, pelagic/benthic) to each species according to its habitat and to estimate body sizes for all species, considering research papers, reference websites such as AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>), FishBase (<https://www.fishbase.se/>), or EOL (<https://eol.org/>) and technical reports (e.g., average fish body size from the long-term monitoring survey). For fish, average adult body size was considered and obtained either directly by the references indicated above or estimated from an average of the maximum and the minimal body sizes reported. Different life stages (i.e., juveniles and adults) were only considered for fish supporting important economic and ecological values for the lake (i.e., *Perca fluviatilis*, *Coregonus lavaretus*, *Salmo trutta* and *Esox lucius*). Apart from these fish, each species represented a unique node within the food web. The aNM was then applied to all consumers to obtain the binary matrix \mathbf{M}_{bf} and the weighted matrix \mathbf{M}_{wf} .

Body mass ratios — Body mass ratios between consumers and their prey are of primary importance for food web stability and are highly constraining in most ecosystems (Emmerson and Raffaelli 2004; Loeuille and Loreau 2005; Otto *et*

al. 2007). We calculated \log_{10} (predator-prey body mass ratio) (hereafter called mass ratios) for each predator-prey pair inferred by the aNM. Those were compared with the estimates of Brose *et al.* (2019), calculated from the available open-access database (<https://doi.org/10.25829/iDiv.283-3-756>) for lake invertebrate consumers (number of trophic interactions = 5663; mean = 3.28 ± 2.17) and lake ectotherm vertebrate consumers (number of trophic interactions = 2805; mean = 5.31 ± 2.57). Trophic links inferred by the aNM exhibiting mass ratios falling within Brose's estimates $\pm 1SD$ were suggested as plausible, providing a way to validate the aNM inferences. Species body sizes were converted to body masses according to different empirical relationships (Appendix S3).

Trophic niches — We examined the inferred diets for three species not used in the calibration and whose actual diets have been widely described: the European catfish (*Silurus glanis*), the whitefish (*Coregonus lavaretus*) and the gammarid shrimp (*Gammarus pulex*). The gammarid shrimp can feed on diverse food resources ranging from fragments of decaying terrestrial organic matter, fungi, bacteria and algal biofilms (Graça *et al.* 1993; MacNeil *et al.* 1997; Maltby *et al.* 2002; Franken *et al.* 2005), the whitefish is zooplanktonophagus with a diet mainly composed of cladocerans and chironomids (Amundsen *et al.* 2010; Anneville and Hamelet 2018) and the European catfish is omnivorous, feeding on various prey from invertebrates to fish (Carol *et al.* 2009; Copp *et al.* 2009; Ferreira *et al.* 2019). We explored their inferred prey characteristics (i.e., identity, body size, prey preferences and habitats) to complementarily evaluate how the aNM inferences would provide plausible trophic niches in relation to previous diet studies.

Food web topologies — Following the approach of Bersier *et al.* (2002), an array of food web metrics were calculated for the whole food web as well as for the benthic (i.e., strictly benthic species) and pelagic (i.e., strictly pelagic species) food sub-webs based on the \mathbf{M}_{bf} and \mathbf{M}_{wf} matrices:

the total number of links (L), the linkage density (LD, the proportion of realized connections per species) and the directed connectance (C , the proportion of all possible trophic links that are actually realized). The species trophic positions (TP) were estimated according to the method of Levine (1980) in which primary producers were set to $TP = 1$ while TP for consumers were calculated as 1 plus the mean prey TP. The proportions of top predators (%T), intermediate species (%I) and basal species (%B) were then calculated.

In lakes, studying the coupling between the benthic and pelagic food sub-webs appears essential to understand the real structure of whole food webs and the dependence of consumers on the resource production of the different lake compartments (Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002; McCann *et al.* 2005). This coupling was studied by quantifying the benthic reliance of each consumer as the percentage of benthic prey in their inferred diets. The relationship between benthic reliance and species TP was then modeled using a generalized additive model (GAM; Wood 2017). Invertebrates that could feed in both benthic and pelagic habitats (e.g., chironomids) were not accounted for in the GAM because benthic reliance depend on habitat.

All statistical and graphical displays were performed using R.3.5.1 (R Core Team Development) with the packages cheddar (Hudson *et al.* 2013), SparseM (Koenker & Ng 2003), quantreg (Koenker 2021), igraph (Csárdi & Nepusz 2006), NetIndices (Kones *et al.* 2009), foodweb (Perdomo 2015), ggplot2 (Wickham 2016) and mgcv (Wood 2017). R codes example are provided in the Supplementary Material (Appendix S4), detailing in a step-by-step manner the inference of trophic links, the weighting procedure, the extraction of species metrics and the export to Network3D (Yoon *et al.* 2004) based on a simplified example. Codes, functions and data are available at:

https://github.com/chloevagnon/aNM_method

2.4. Results

2.4.1. aNM fitting and intrinsic validity

The QR slopes clearly differed among the vertebrates and invertebrates (Fig. 1; Table 2). The slopes were ~ 7.7 -fold higher for the $QR_{5\%}$ and ~ 1.5 -fold higher for the $QR_{95\%}$ of vertebrates compared to those of invertebrates. Consequently, the slope of c was also higher for vertebrates than for invertebrates.

Table 2: Coefficients of the aNM for the invertebrate and vertebrate consumers based on quantile regressions (QRs).

Consumer category	Upper range ($r_{\max} = QR_{95\%}$)		Lower range ($r_{\min} = QR_{5\%}$)	
	Intercept	Slope	Intercept	Slope
Invertebrates	-	0.82	-	0.14
Vertebrates	-2.17	1.26	-2.07	1.08

The aNM capacity to correctly predict the trophic link occurrences was also appreciable (Table 3), although the results were variable among food webs as indicated by the high standard deviation associated with the average sensitivity ($59 \pm 29\%$).

The aNM correctly predicted the large majority of absent trophic links for the different ecosystem types with an average specificity of $87 \pm 12\%$ ranging from 78% to 99% (Table 3), except for Tuesday Lake (specificity = 55%). For five food webs, the aNM clearly omitted a significant trophic link fraction (sensitivity of 11%, 15%, 20%, 35% and 48%), while for 8 food webs, the sensitivity was higher than 75%.

The aNM capacity to predict both absent and present links was high, with an average accuracy of $81 \pm 10\%$ (Table 3). An accuracy below 70% was found for only two food webs (Tuesday Lake and Skipwith common ponds with accuracies of 62% and 69% respectively).

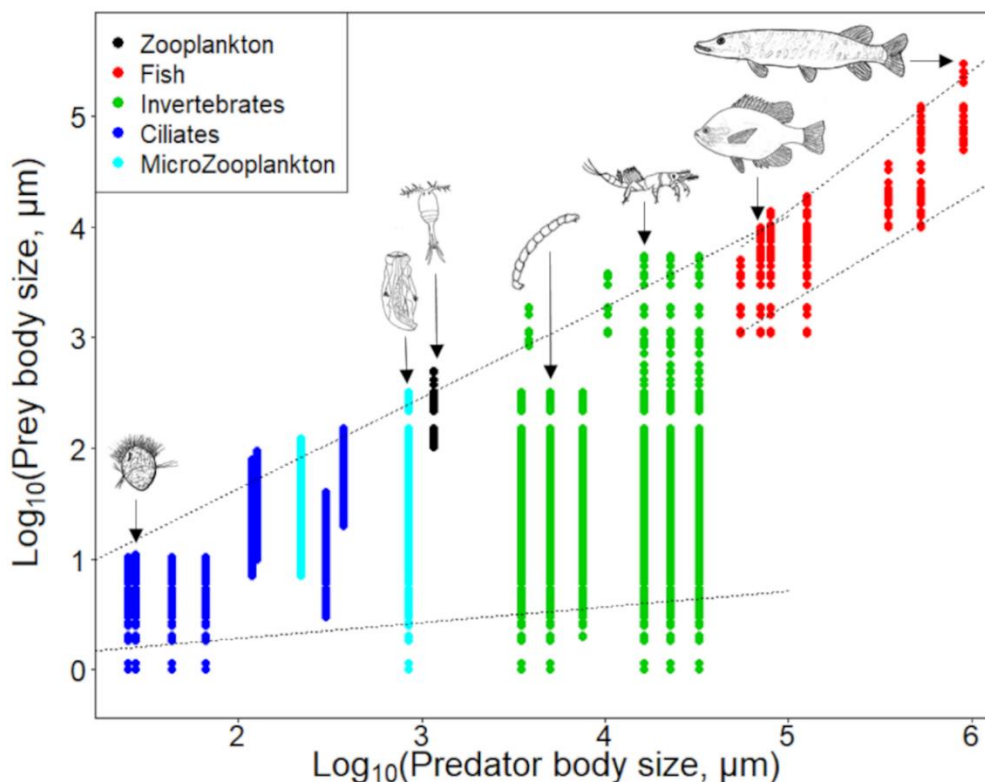


Figure 1: $\text{Log}_{10}(\text{predator-prey size})$ relationships for the 26 reference species ubiquitous in temperate freshwaters used in the aNM calibration. Predators (x-axis) are segregated among five taxonomical groups (i.e., fish, macroinvertebrate, zooplankton, ciliate and microzooplankton). Prey body size ranges were obtained from the literature and empirical observations (Appendix S1). Points correspond to prey inferred by the aNM for each reference species in Lake Bourget. The dotted gray lines indicate r_{\max} (QR_{95%}) and r_{\min} (QR_{5%}) of the feeding range of predators according to their body size and differed for invertebrates and vertebrates (i.e., fish). Species drawings show the diversity of predators considered by the aNM from left to right: *Lohmaniella* sp., *Asplanchna priodonta*, *Megacyclops viridis*, *Cladotanytarsus* sp., *Ephemera* sp., *Lepomis gibbosus*, *Esox lucius*

Table 3: Specificity, sensitivity and accuracy of the aNM inferences for the 13 empirical food webs of temperate freshwater ecosystems.

Food webs	Ecosystem	Specificity (%)	Sensitivity (%)	Accuracy (%)
<i>Allia'Mharcaidh Stream</i>	stream	96	77	92
<i>Bakersfield Ponds</i>	pond	87	34	72
<i>Bere Stream</i>	stream	94	81	91
<i>Constance Lake</i>	lake	86	47	77
<i>Crescent Lake</i>	lake	88	11	80
<i>Dorset Streams</i>	stream	78	85	79
<i>Hard Knott Gill</i>	stream	95	81	92
<i>Mill Stream</i>	stream	95	84	93
<i>Old Lodge Stream</i>	stream	100	73	92
<i>Ovre Heimdalsvatn Lake</i>	lake	78	73	77
<i>Skipwith Common Ponds</i>	pond	92	19	68
<i>Tuesday Lake</i>	lake	56	88	62
<i>Villas County Ponds</i>	pond	90	15	78

The aNM presented a low ability to predict absent trophic links for Tuesday Lake (i.e., low specificity) and a high ability to predict existing links (i.e., high sensitivity), while the opposite scenario occurred for Skipwith common ponds. For the three ecosystem types, the most consistent results were obtained for the most detailed interaction matrices (e.g., food webs from the Cheddar package), and the accuracy was similar among the different ecosystems but slightly higher for stream food webs than for lakes and ponds.

2.4.2. Inference of Lake Bourget food web

The species inventory of Lake Bourget included 474 species, covering 6 orders of magnitude of body size with species from primary producers to large fish (Fig. 2a). The smallest species corresponded to the bacteria *Methanoregula boonei* (1.10^{-4} cm), and the largest species was the European catfish *Silurus glanis* (115 cm). The species distribution among lake habitats was well balanced, with strictly benthic species accounting for 42.6% (Fig. 2b), strictly pelagic species accounting for 43.7% (Fig. 2c), and pelagic/benthic species accounting for 13.7%. The aNM application to the species inventory of Lake Bourget permitted to infer a total of 26037 trophic links.

Predator prey mass ratios — The mass ratios calculated from the predicted trophic links in Lake Bourget provided satisfying consistency with those from Brose *et al.* (2019) for invertebrates and vertebrates. The mass ratios for invertebrates were calculated from 24494 trophic links and were higher than those obtained by Brose *et al.* with a mean mass ratio of 4.5 ± 1.9 (Fig. 3a). On average, 73.3% of the mass ratios fell within Brose's estimates ± 1 SD. Concerning vertebrates, the 1543 inferred mass ratios were in accordance with Brose's estimates with an average of 5.4 ± 1.3 (Fig. 3b), leading to 94.4% of the mass ratios being within Brose's estimates ± 1 SD.

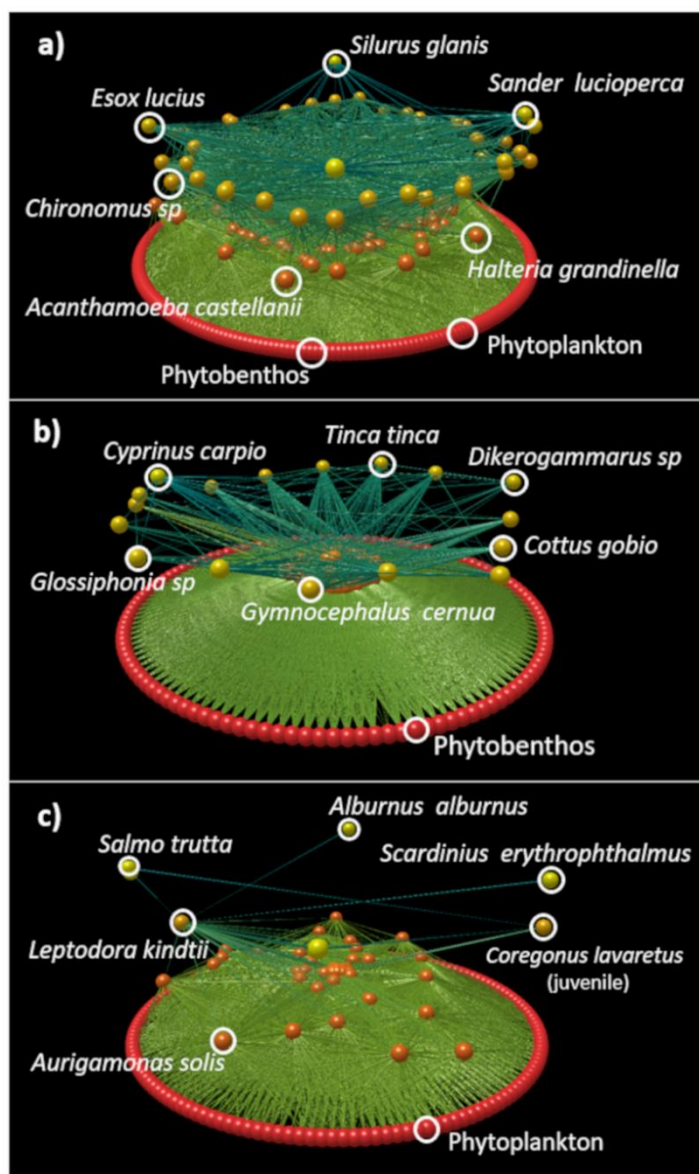


Figure 2: 3D-visualizations of the whole food web of Lake Bourget (a), the benthic food sub-web (b) and the pelagic food sub-web (c). Species are represented by spheres. Colors depend on trophic positions, red being the lower trophic position (i.e., autotrophic species at the bottom of the food webs) and yellow being the more elevated trophic position. Lines represent trophic links.

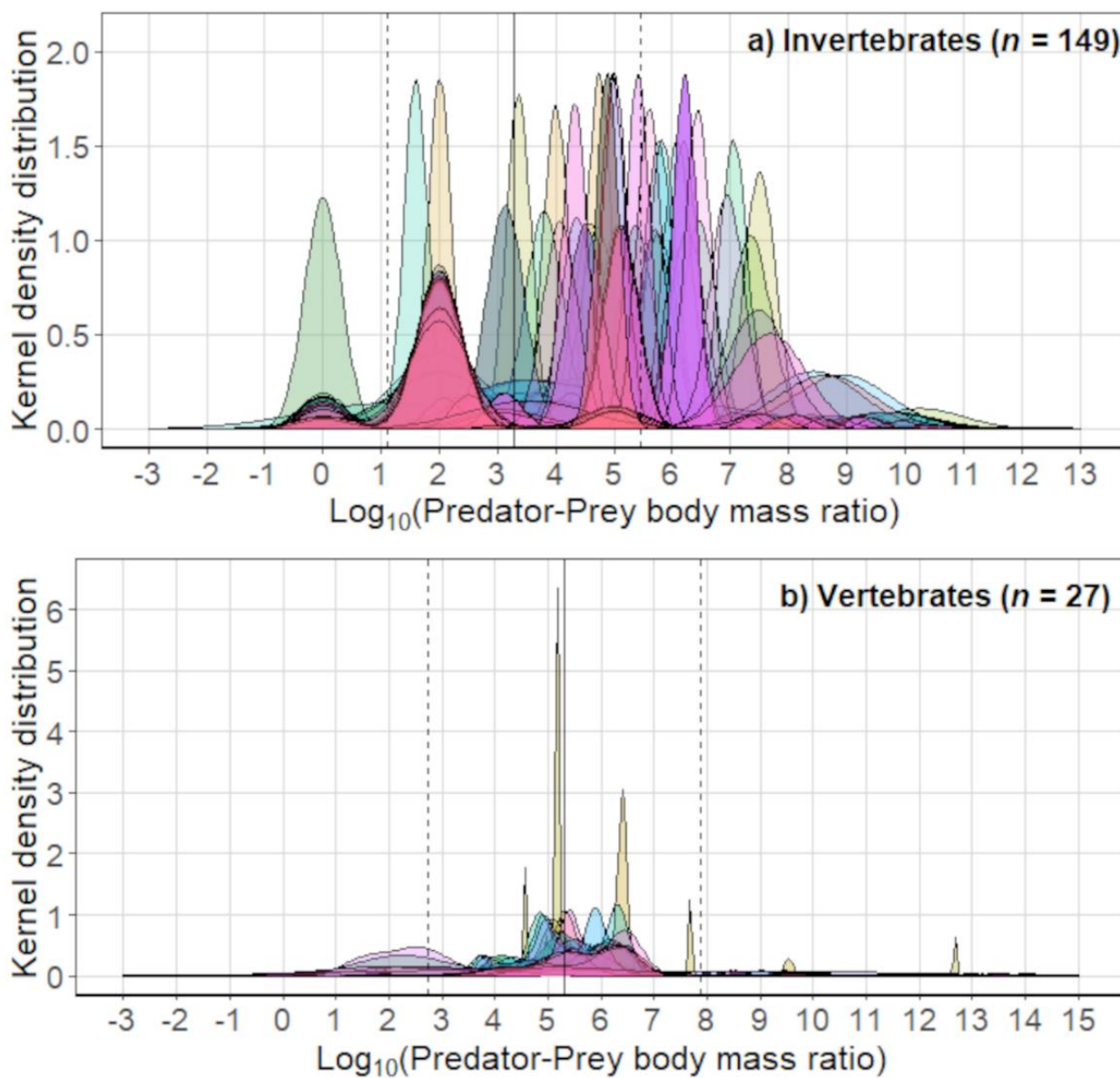


Figure 3: Kernel density distributions of $\log_{10}(\text{predator-prey mass ratios})$ for the 103 invertebrates (a) and the 27 vertebrates (b) in the dataset. Full vertical black line represents the mean of the $\log_{10}(\text{predator-prey mass ratios})$ from Brose et al. (i.e., $\text{mean}_{\text{invertebrates}} = 3.28$ and $\text{mean}_{\text{vertebrates}} = 5.31$; 2019), and the dashed vertical black lines represent the SD of the $\log_{10}(\text{predator-prey body mass ratios})$ from the same study (i.e., $\text{SD}_{\text{invertebrates}} = 2.17$ and $\text{SD}_{\text{vertebrates}} = 2.57$).

Trophic niche predictions — Diets inferred by the aNM for the three well-studied species were highly consistent with those empirically observed. Specifically, 72%, 70% and 95% of the inferred prey (for the European catfish, whitefish and gammarid shrimp respectively) were observed in previous diet studies (Appendix S5: Table S1, Table S2, Table S3). The aNM inferred 18 prey for the European catfish with prey body sizes ranging from 5.5 cm to 30 cm and most prey measuring approximately 10 cm.

This prey body size corresponds to species such as crayfish that are actually highly predated by the European catfish and for which prey preference was expected to be maximum (Fig. 4a and Fig. 4b). Inferred prey mostly occurred in the benthic habitat (9 prey), while 4 prey were associated with the pelagic habitat and 5 others corresponded to both (Fig. 4c), supporting the affinity of the European catfish for the benthic habitat.

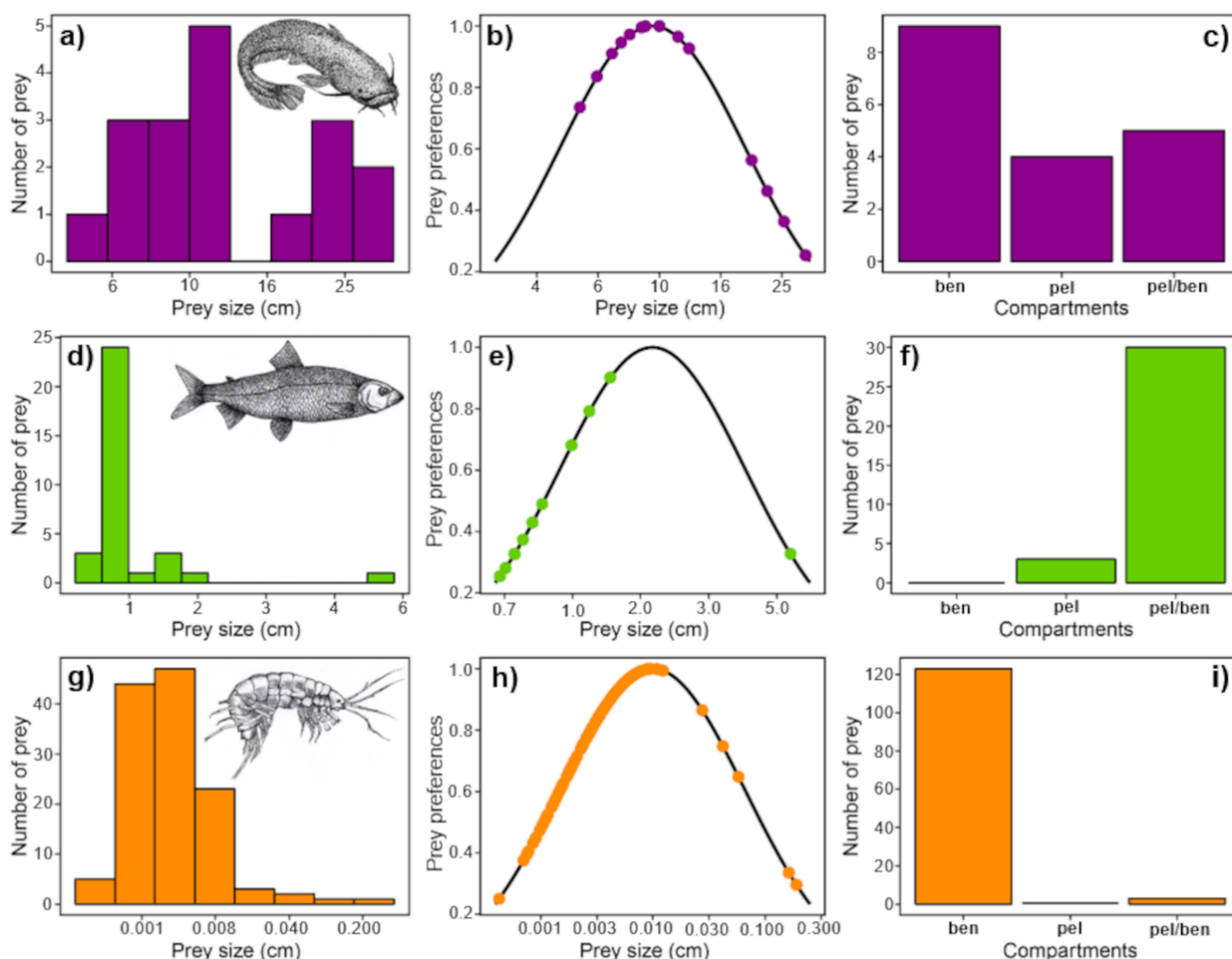


Figure 4: Inferred prey attributes by the aNM for *Silurus glanis* (a, b, c), *Coregonus lavaretus* (d, e, f) and *Gammarus pulex* (g, h, i). Barplots in the first column show the prey size distributions. The black lines in the second column refer to weighted trophic links and the points relate to individual prey. The barplots in the third column indicate prey compartments (pel = pelagic, ben = benthic, pel/ben = pelagic/benthic).

For the whitefish, 33 prey species were inferred, measuring between 0.8 cm and 5.5 cm. Most prey measured approximately 0.9 cm in Lake Bourget, with the highest prey preference predicted for prey measuring 2 cm (Fig. 4d and Fig. 4e). A total of 30 prey belonged to the pelagic/benthic habitat, while only 3 were strictly pelagic; no species was exclusively benthic (Fig. 4f). Chironomid and zooplankton species, important in the whitefish diet, were predicted as prey for this predator. However, the predicted feeding range of the whitefish was higher than the empirical range, as *Daphnia sp.* was not included in the predicted diet. *Coregonus* juveniles were also predicted as prey, while cannibalism for this species has been reported only for adults on larvae.

For the gammarid shrimp, 127 prey species were found ranging from 7.10^{-4} cm to 0.2 cm. Most of the prey measured between 1.10^{-3} cm and 0.031 cm (60 prey; Fig. 4g and Fig. 4h). The inferred prey corresponded mainly to benthic algae and detritus therefore belonging to the benthic habitat (124 species) while only 3 were pelagic/benthic (*Cocconeis placentula*, particulate organic matter and *Ulnaria ulna*; Fig. 4i). The general diet of the gammarid shrimp was hence in agreement with those actually observed in the field.

Food web topologies — The connectance C and the linkage density LD of the whole food web were 0.1 and 54.9 respectively (Table 4). Basal species were clearly dominant (60.7%), followed by intermediate species (36.8%), while top predators only represented 5% of the total species inventory. By considering a species habitat trait, the whole food web of Lake Bourget was split into benthic and pelagic food sub-webs. This splitting revealed clear topological differences, particularly for the number of links, the linkage density LD and the connectance C (Table 4). The benthic food sub-web appeared denser than the pelagic food sub-web with 1668 additional links and a 1.4-fold higher LD . There was a greater percentage of top and intermediate species, and consequently less basal species, in the benthic food sub-web than in the pelagic food sub-web. These two food sub-webs were clearly connected by a set of invertebrates and vertebrates found in both habitats. For the whole food web, a total of 14145 trophic links characterized the coupling of the pelagic and benthic habitats.

By relating species benthic reliance to their trophic position, a bell-shaped pattern was identified with the fitted values of the GAM (total deviance explained = 73.5%, edf = 2.9, p-value < 0.001; Fig. 5).

Table 4: Topological metrics of the whole food web and the pelagic and benthic food sub-webs in Lake Bourget.

Topological metrics	Whole food web	Pelagic food sub-web	Benthic food sub-web
Richness	474	207	202
Links (L)	26037	5112	6780
Directed Connectance (C)	0.1	0.1	0.2
Linkage Density (LD)	54.9	24.7	33.6
% Top species (%T)	2.5	2.5	3.2
% Intermediate species (%I)	36.8	23.1	32.9
% Basal species (%B)	60.7	74.4	63.9

This pattern clearly highlighted differences among the benthic and pelagic food sub-webs within the whole food web that tended to be connected by species with high trophic positions (i.e., fish). Nonetheless, most fish exhibited more than 50% of benthic reliance (up to 90% for some species).

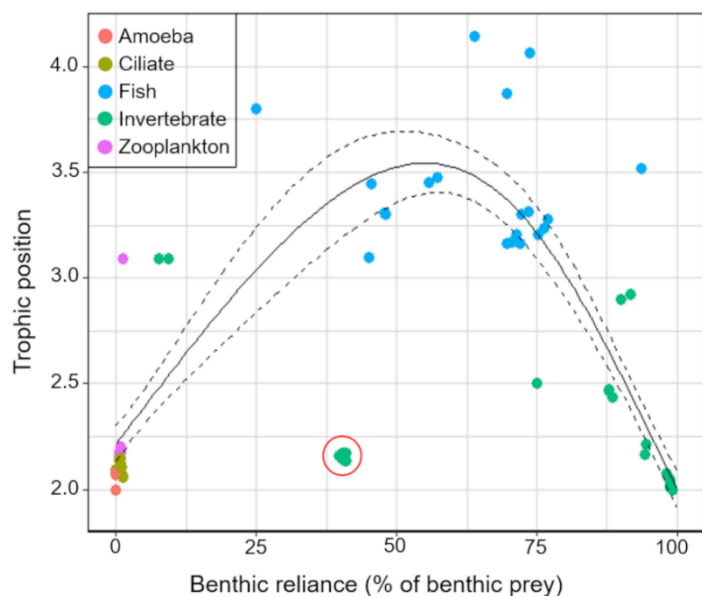


Figure 5: Benthic reliance of Lake Bourget consumers in relation to their trophic position. The lines represent the GAM fitted values, and the dotted lines represent confidence intervals at 5% and 95%. Primary consumers that can feed on benthic and pelagic resources, circled in red, were not considered in the GAM calculation because they belong to the benthic/pelagic compartment.

2.5. Discussion

2.5.1. aNM principle and calibration

We introduced the aNM to infer trophic interactions among aquatic organisms in temperate freshwater ecosystems that necessitates two widely available ecological data: species inventories and their associated body sizes. The model well predicted trophic interactions found in empirical food webs for both vertebrates and invertebrate consumers. Inferences of the mass ratios between prey and predators in Lake Bourget as well as trophic niches for known species were also consistent with those in empirical studies. Finally,

the aNM permitted to investigate the structures of food webs and food sub-webs that highlighted the nestedness of the food sub-webs connected by consumers with high trophic positions.

This model expands the approach proposed by Gravel *et al.* (2013), initially developed for marine fish species, to aquatic freshwater organisms. In contrast to previous allometric models predicting trophic interactions (Gravel *et al.* 2013, Albouy *et al.* 2019, Pomeranz *et al.* 2019), the aNM considers different allometric relationships (i.e., QRs) for invertebrates and vertebrates therefore spanning a large range of consumer body sizes. The inclusion of invertebrates as consumers allowed moving towards a comprehensive approach to characterize temperate freshwater aquatic food webs including primary producers to top predator fish. Another specificity of the aNM relates to the species niche center estimation. Gravel *et al.* (2013) used the linear model between \log_{10} (prey body size) and \log_{10} (predator body size) to estimate the niche center (c_i) of consumer feeding ranges, while we calculated it as $r_{\min} + \frac{1}{2} r_i$ to ensure that c_i corresponds to the niche center regardless of the distribution of prey body sizes. A weighting procedure of trophic links was proposed as a possible means to switch from the binary adjacency matrix \mathbf{M}_{bf} to the weighted adjacency matrix \mathbf{M}_{wf} , providing a wide variety of network indices calculation and dynamic modeling where these weighted links may be considered as prey preferences and could be associated with allometric handling times and attack rates to represent potential interaction strengths (Emmerson & Raffaelli 2004).

The aNM calibration was based on predator-prey body size relationships identified from the diet ranges of ubiquitous species in temperate freshwaters. However, several limitations should be considered for the application of the aNM to ecosystem types other than temperate freshwaters due to local adaptation of trophic behaviors that may lead to significant diet range dissimilarities. For instance, specific mouth shapes allow endemic

fish in tropical ecosystems to graze on phytobenthos (e.g., *Tropheus* sp. in Lake Tanganyika; Sturmbauer *et al.* 1992) or to feed on corals (e.g., *Scaridae*; Bellwood 1985). Models considering complementary parameters such as the allometric diet breadth model of Petchey *et al.* (2008) seem to be more suitable to infer trophic interactions in specific ecosystems (e.g., substantial inferences for terrestrial, marine or reef ecosystems) but perform better when each food web is fitted separately. In contrast, the aNM requires only limited data and provides comparable temperate freshwater food webs considering the same relationships applied to different species inventories.

2.5.2. aNM validation

The intrinsic validity of the aNM tested among the 13 empirical food webs indicated a satisfactory ability to predict the overall pattern of the empirical food webs with an average accuracy of $81 \pm 10\%$ despite variability across food webs. More precisely, the absence of links was better predicted than the presence of links (i.e., higher specificity than sensitivity). The limited sensitivity for five food webs (lower than 50%, 2 lakes and 3 ponds) could be explained by two factors inducing link omissions. First, the consumption by microzooplankton of large phytoplankton, both presenting similar body sizes, was not predicted by the aNM. However, this trophic feature is seldomly observed for microzooplankton species that usually feed preferentially on small phytoplankton species (Knisely & Geller 1986; Colina *et al.* 2016). Second, zooplanktonophagus fish tend to forage on smaller prey than predicted by the aNM. This trophic feature could be accounted for by lowering the feeding range for these species as a complementary trophic niche trait in the refinement process.

The limited aNM specificity was mostly due to the continuous feeding range of consumers inducing false positives compared to empirical data. Nonetheless, empirical studies for food webs

may have not identified all possible prey for consumers due to limited sampling efforts (Woodward *et al.* 2010). If predictions for primary producers were considered in the calculation of the classification metrics (i.e., no trophic links when considered as consumers that increases the true negatives), the average specificity (+3.44) and accuracy (+3.24) would be improved as well as the standard deviations (-5.97 and -2.56 respectively).

2.5.3. Application to Lake Bourget

Mass ratio. —The inferred mass ratios for the vertebrates were highly similar to those from Brose *et al.* (2019) (i.e., falling within Brose's estimates ± 1 SD) suggesting plausible inferences of predator-prey trophic links. These results were also in relative agreement with the empirical mass ratios recently reported by Gaeta *et al.* (2018) for freshwater fish. For invertebrates, the majority of mass ratios were consistent with those in the study of Brose *et al.* (2019), supporting the plausible predictions for different invertebrate consumers, while 27% of the inferred mass ratios were higher than those reported by Brose *et al.* (2019) and other previous studies (e.g., Warren & Lawton 1987; Brose *et al.* 2006b). This divergence originated from the aNM calibration that allows invertebrates to feed on small unicellular organisms such as bacteria and protists. These small prey have been reported in different invertebrate diets, using DNA and isotopic analysis (Deines *et al.* 2007; Grey 2016), but are rarely identified in common diet analyses (e.g., stomach content analyses). These higher mass ratios compared to those in other studies would thus be plausible in regard to new advances in trophic ecology of invertebrates and in rare previous studies that underlined invertebrates feeding on protists (Layer *et al.* 2010).

Trophic niches. —For the three species studied in Lake Bourget, a vast majority of their inferred prey could be validated by empirical observations (i.e., more than 70% of correct trophic links) representing similar inferences to those in other studies using body size as a niche dimension

(Williams *et al.* 2010; Gravel *et al.* 2013; Albouy *et al.* 2019). The empirical omnivorous diet of the European catfish was hence congruent with aNM predictions inferring species from different lake habitats and taxonomical categories (i.e., invertebrates (crayfish) and vertebrates (common perch); Carol *et al.* 2009; Guillerault *et al.* 2017). The detritivorous diet of the gammarid shrimp was also correctly predicted with phytobenthos and detritus predominance in accordance with the results in empirical studies (Maltby *et al.* 2002). The inferred diet of the whitefish provided more ambiguous results. On the one hand, most prey were chironomid species as well as cladocerans (e.g., *Bythotrephes longimanus*) that constitute a large fraction of the whitefish diet. On the other hand, smaller cladoceran species, especially *Daphnia sp.*, were not predicted in its diet while this species represents an important resource at different periods of the year. Prey larger than several centimeters (e.g. early perch, young of the year) are also anecdotal. Accounting for planktonophagy as a foraging trait to address this trophic characteristic may be easily implemented in the aNM. It may typically constrain the feeding range to be lower and narrower for zooplanktonophagous fish than for other fish species. However, in its current form, the lower range for whitefish was 0.8 cm, close to the *Daphnia sp.* body size set at 0.5 cm. These results strengthen the plausible inferences of the aNM for large body size range of consumers and could be used to identify potential prey and/or predators for a species.

Food web topologies. —The inferred food web exhibited several plausible topological properties compared to empirical ones in the literature. For instance, the connectance of the whole food web of Lake Bourget (0.1) was close to those observed by Dunne *et al.* (2002) for Lake Tahoe, Mirror Lake and Bridge Brook Lake (i.e., 0.13, 0.15 and 0.17, respectively).

The examination of the food sub-webs revealed a higher number of links in the benthic habitat,

leading to a higher directed connectance and a higher linkage density compared to those in the pelagic food sub-webs. These results indicated a more intricate and denser food sub-web in the benthic habitat than in the pelagic one, revealing the structural asymmetry of the whole food web as initially hypothesized. Such patterns may inform the stability properties for these food sub-webs and highlight a higher stability in the benthic food sub-web than in the pelagic one (Rooney *et al.* 2006; Rooney & McCann 2012; Landi *et al.* 2018).

The bell-shape highlighted by the variable benthic reliance of the lake organisms was another interesting outcome of the Lake Bourget food web that may reflect a pervasive feature of aquatic ecosystems (Rooney *et al.* 2006; McCann & Rooney 2009). Species with high trophic positions tend to be characterized by mixed benthic/pelagic diets, revealing their roles in coupling benthic and pelagic food sub-webs (McCann *et al.* 2005). High trophic-position fish still conserved a dominant benthic reliance, suggesting that benthic production may be especially important to fuel fish populations in this lake. This assertion is in line with several studies that focused on the benthic reliance of fish species in lakes (e.g., Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002).

2.6. Conclusions

The aNM was calibrated with empirical diets of ubiquitous freshwater species and exhibited a high intrinsic validity suggesting robust predictions of trophic interactions among a wide size range of consumers in temperate freshwater ecosystems.

The application of the aNM to Lake Bourget permitted us to appreciate the realism of trophic interaction inferences. The comparison of body mass ratios between predators and prey from Lake Bourget was highly consistent with those from a large empirical study referencing more than 8400 trophic links for lake ecosystems. Moreover, the inferred diets in Lake Bourget for three species

presenting different body sizes and feeding habits were greatly representative of their diets described in previous studies. The analyses of food web and food sub-web topologies also revealed encouraging outcomes to identify their structures, their interconnections and the role of fish species in this coupling that was not already studied in this lake.

The aNM depicts all possible trophic interactions that a species could display with its co-occurring species. It must be considered that all the predicted trophic links are obviously not always concomitantly active. Feeding behaviors following seasonal variations may modulate trophic interactions, causing lack of trophic links in empirical consumer diets depending on the sampling effort and prey taxonomic resolution. Thus, the aNM inferences, that do not depend on these variations, might represent long-term and exhaustive diets for aquatic consumers. Limitations could arise for species exhibiting particular trophic features, such as large-fish zooplanktonophagy or small-consumer phagotrophy (e.g., smaller than 100 μm), for which additional refinements could be incorporated to account for these species-specificities (e.g., additional predator trait). Nonetheless, this consideration concerned a restricted set of species for the analyzed empirical food webs and for the case of Lake Bourget.

Overall, by considering two distinct relationships according to predator type, this model newly allows to reconstitute trophic interactions between species ranging from bacteria to large fish, that can be subsequently scaled up to the reconstruction of entire food webs, comparable between temperate freshwater ecosystems. Thus, the aNM may represent a valuable method for inferring species trophic interactions in temperate freshwater ecosystems from streams to lakes (e.g., diets, predation pressures or resource depletion) as well as reconstructing plausible complex food webs only based on species inventories and associated body sizes, opening the way to a vast application area for both ecologists and managers.

2.7. Acknowledgments

We acknowledge the reviewers for their constructive comments and their helpful recommendations. We are grateful to Rudolf Rohr and Arnaud Sentis for their careful reading of the early draft of the manuscript and their useful suggestions. The authors thank Jennifer Dunne for providing a recent version of Network3D and advice on its use. We would also like to thank Audrey Balmand for her support in collecting species inventories, Frédéric Rimet for providing the species inventory of the phyto-benthos in Lake Bourget and Maud Vagnon for her species drawings included in the figures. We acknowledge the SOERE OLA for providing full access to Lake Bourget monitoring data and all the people that contributed financially (CISALB) and technically (*inter alia*, Jean-Christophe Hustache, Pascal Perney, Leslie Laine, Valérie Hamelet). This research was funded by the Region Auvergne-Rhône-Alpes (program SILAC) and by the University Savoie Mont-Blanc (project “BIB”).

3. Bibliographie

- Albouy, C., Archambault, P., Appeltans, W., Araujo, M.B., Beauchesne, D., Cazelles, K. *et al.* (2019). The marine fish food web is globally connected. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 1153-1161.
- Allesina, S. & Tang, S. (2012). Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, 483, 205-208.
- Amundsen, P.-A., Knudsen, R. & Bryhni, H.T. (2010). Niche use and resource partitioning of Arctic charr, European whitefish and grayling in a subarctic lake. *Hydrobiologia*, 650, 3-14.
- Anneville, O. & Hamelet, V. (2018). Whitefish diet in the pelagic zone of Lake Geneva. *Rapport de commission internationale pour la protection des eaux du Léman*, 121-126.
- Beckerman, A.P., Petchey, O.L. & Warren, P.H. (2006). Foraging biology predicts food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 13745–13749.
- Bellwood, D.R. (1985). The functional morphology, systematics and behavioural ecology of parrotfishes (family *Scaridae*). James Cook University.
- Bersier, L.F., Banasek-Richter, C. & Cattin, M.C. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83, 2394-2407.
- Brose, U., Archambault, P., Barnes, A.D., Bersier, L.F., Boy, T., Canning-Clode, J. *et al.* (2019). Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 919-927.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E., Warren, P., Banasek-Richter, J., Bersier, L.F. *et al.* (2006b). Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*, 87, 2411-2417.
- Brose, U., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2006a). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9, 1228-1236.
- Camacho, J., Guimerà, R. & Nunes Amaral, L.A. (2002). Analytical solution of a model for complex food webs. *Physical Review E Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 65, 030901.
- Carol, J., Benejam, L., Benito, J. & García-Berthou, E. (2009). Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages. *Fundamental Applied Limnology*, 174, 317-328.
- Colina, M., Calliari, D., Carballo, C. & Kruk, C. (2016). A trait-based approach to summarize zooplankton–phytoplankton interactions in freshwaters. *Hydrobiologia*, 767, 221-233.
- Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. *et al.* (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries*, 10, 252-282.
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S.J., Kubiszewski, I. *et al.* (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, 26, 152-158.
- Csárdi, G. (2019). Package ‘igraph’. *R-project*.
- Cumming, G.S., Bodin, Ö., Ernstson, H. & Elmqvist, T. (2010). Network analysis in conservation biogeography: challenges and opportunities. *Diversity and Distribution*, 16, 414-425.
- Deines, P., Grey, J., Richnow, H.H. & Eller, G. (2007). Linking larval chironomids to methane: seasonal variation of the microbial methane cycle and chironomid $\delta^{13}\text{C}$. *Aquatic Microbial Ecology*, 46, 273-282.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 12917–12922.
- Emmerson, M.C. & Raffaelli, D. (2004). Predator-Prey Body Size, Interaction Strength and the Stability of a Real Food Web. *Journal of Animal Ecology*, 73, 399-409.
- Ferreira, M., Gago, J. & Ribeiro, F. (2019). Diet of European Catfish in a Newly Invaded Region. *Fishes*, 4, 58.
- Franken, R.J.M., Waluto, B., Peeters, E.T.H.M., Gardeniers, J.J.P., Beijer, J.A.J. & Scheffer, M. (2005). Growth of shredders on leaf litter biofilms: the effect of light intensity. *Freshwater Biology*, 50, 459-466.
- Gaeta, J.W., Ahrenstorff, T.D., Diana, J.S., Fetzer, W.W., Jones, T.S., Lawson, Z.J. *et al.* (2018). Go big or ... don't? A field-based diet evaluation of freshwater piscivore and prey fish size relationships. *PLoS One*, 13, e0194092.
- Graça, M., Maltby, L. & Calow, P. (1993). Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* I: feeding strategies. *Oecologia*, 96, 304-309.
- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., Mouillot, D. & Freckleton, R. (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1083-1090.

- Gray, C., Figueroa, D.H., Hudson, L.N., Ma, A., Perkins, D. & Woodward, G. (2015). Joining the dots: An automated method for constructing food webs from compendia of published interactions. *Food Webs*, 5, 11-20.
- Grey, J. (2016). The incredible lightness of being methane-fuelled: stable isotopes reveal alternative energy pathways in aquatic ecosystems and beyond. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 1-14.
- Guillerault, N., Bouletreau, S., Iribar, A., Valentini, A. & Santoul, F. (2017). Application of DNA metabarcoding on faeces to identify European catfish *Silurus glanis* diet. *Journal of Fish Biology*, 90, 2214-2219.
- Hudson, L.N., Emerson, R., Jenkins, G.B., Layer, K., Ledger, M.E., Pichler, D.E. *et al.* (2013). Cheddar: analysis and visualisation of ecological communities in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 99-104.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17, 411-429.
- Jacquet, S., Cachera, S., Crépin, L., Girel, C., Goulon, C., Guillard, J. *et al.* (2020). Résumé du suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2019 et sur le long terme. *INRAE-CISALB*, 21.
- Kamler, J.F. & Pope, K.L. (2001). Nonlethal Methods of Examining Fish Stomach Contents. *Reviews in Fisheries Sciences*, 9, 1-11.
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, E. & Allardi, J. (2011). *Les Poissons d'eau douce de France*. Biotope, Mèze, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
- Knisely, K. & Geller, W. (1986). Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia*, 69, 86-94.
- Koenker, R. (2019). Package 'quantreg'. *R-project*.
- Koenker, R. & Ng, P. (2019). SparseM: Sparse Linear Algebra. R package version 1.78. <https://CRAN.R-project.org/package=SparseM>.
- Koenker, R.W. (2005). *Quantile Regression*. Cambridge U. Press.
- Landi, P., Minoarivelo, H.O., Brännström, Å., Hui, C. & Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology*, 60, 319-345.
- Laska, M.S. & Wootton, J.T. (1998). Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology*, 79, 461-476.
- Layer, K., Riede, J., Hildrew, A. & Woodward, G. (2010). Food Web Structure and Stability in 20 Streams Across a Wide pH Gradient. *Advances in Ecological Research*, 42, 265-299.
- Levine, S. (1980). Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 83, 195-207.
- Light, R.W., Adler, P.H. & Arnold, D.E. (1983). Evaluation of Gastric Lavage for Stomach Analyses. *North American Journal of Fisheries Management*, 3, 81-85.
- Loeuille, N. & Loreau, M. (2005). Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 5761-5766.
- MacNeil, C., Dick, J. & Elwood, R. (1997). The trophic ecology of freshwater *gammarus* sp. (crustacea: amphipoda): problems and perspectives concerning the functional feeding group concept. *Biological Reviews*, 72, 349-364.
- Maltby, L., Clayton, S.A., Wood, R.M. & McLoughlin, N. (2002). Evaluation of the *Gammarus pulex* in situ feeding assay as a biomonitor of water quality : Robustness, responsiveness and relevance. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 21, 361-368.
- McCann, K.S., Rasmussen, J.B. & Umbanhowar, J. (2005). The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8, 513-523.
- McCann, K.S. & Rooney, N. (2009). The more food webs change, the more they stay the same. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 1789-1801.
- Otto, S., Rall, B. & Brose, U. (2007). Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature*, 450, 1226-1230.
- Perdomo, G. (2015). Package 'foodweb'. version 1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=foodweb>
- Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O. & Warren, P.H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 4191-4196.
- Pomeranz, J.P.F., Thompson, R.M., Poisot, T., Harding, J.S. & Lecomte, N. (2019). Inferring predator-prey interactions in food webs. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 356-367.

- Portalier, S.M.J., Fussmann, G.F., Loreau, M. & Cherif, M. (2019). The mechanics of predator-prey interactions: first principles of physics predict predator-prey size ratios. *Functional Ecology*, 33, 323-334.
- Reum, J.C.P., Holsman, K.K., Aydin, K.Y., Blanchard, J.L. & Jennings, S. (2018). Energetically relevant predator-prey body mass ratios and their relationship with predator body size. *Ecology and Evolution*, 9, 201-211.
- Rimet, F., Anneville, O., Barbet, D., Chardon, C., Crépin, L., Domaizon, I. *et al.* (2020). The Observatory on LAkes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public. *Journal of Limnology*, 79.
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G. & Moore, J.C. (2006). Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*, 442, 265.
- Rooney, N. & McCann, K.S. (2012). Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 40-46.
- Schallenberg, M., De Winton, M.D., Verburg, P., Kelly, D.J., Hamill, K.D. & P., H.D. (2013). *Ecosystem services in New Zealand - Conditions and trends - Chapter 15*. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand.
- Serveau, Y. & Raymond, J.C. (2007). Etude du régime alimentaire d'espèces piscicoles communes en plans d'eau. *Onema/Entpe*, 70.
- Soetaert, K. (2015). Package 'NetIndices'. *R-project*.
- Sturmbauer, C., Mark, W. & Dallinger, R. (1992). Ecophysiology of Aufwuchs-eating cichlids in Lake Tanganyika: niche separation by trophic specialization. *Environmental Biology of Fishes*, 35, 283-290.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M. & Ussegli-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce - Systématique, biologie, écologie. *CNRS Editions*, 588
- Tharwat, A. (2018). Classification assessment methods. *Applied Computing and Informatics*, 17, 168-192.
- Vander Zanden, M.J. & Vadeboncoeur, Y. (2002). Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology*, 83, 2152-2161.
- Warren, P.H. & Lawton, J.H. (1987). Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure? *Oecologia*, 74, 231-235.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Williams, R.J., Anandanadesan, A. & Purves, D. (2010). The probabilistic niche model reveals the niche structure and role of body size in a complex food web. *PLoS One*, 5, e12092.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180-183.
- Wood, S. (2006). *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. Chapman & Hall, London.
- Wood, S. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition)*. Chapman and Hall / CRC.
- Woodward, G., Blanchard, J., Lauridsen, R.B., Edwards, F.K., Jones, J.I., Figueroa, D. *et al.* (2010). Chapter 6 - Individual-Based Food Webs: Species Identity, Body Size and Sampling Effects. In: *Advances in Ecological Research* (ed. Guy, W). Academic Press, pp. 211-266.
- Yoon, R.J., Williams, E., Levine, S., Yoon, J., Dunne, J. & Martinez, N.D. (2004). Webs on the web (wow): 3D visualization of ecological networks on the www for collaborative research and education. *Proceedings of the IS&T/SPIE Symposium on Electronic Imaging, Visualization and Data Analysis*, 5295, 124-132.

4. Annexes

Appendix S1. References used to identify prey species and/or prey body size range for the 26 reference species used to calibrate the aNM.

Lower feeding range of prey body size (cm)	Upper feeding range of prey body size (cm)	Species body size (cm)	Species names	References
1.10 ⁻⁴	0.001	0.002	<i>Halteria grandinella</i>	Jürgens and Simek (2000)
1.10 ⁻⁴	0.001	0.003	<i>Lohmaniella</i> sp.	Kivi and Setälä (1995)
1.10 ⁻⁴	0.001	0.004	<i>Strombidium</i> sp.	Bernard and Rassoulzadegan (1990)
1.10 ⁻⁴	0.001	0.007	<i>Colpoda</i> sp.	Rudzinska <i>et al.</i> (1966)
7.10 ⁻⁴	0.008	0.012	<i>Gastrostyla steinii</i>	Verni and Gualtieri (1997)
0.001	0.010	0.013	<i>Uroleptus willii</i>	Lynn (2008)
7.10 ⁻⁴	0.012	0.022	<i>Notholca caudata</i>	Edmondson (1946)
3.10 ⁻⁴	0.004	0.030	<i>Condylostoma minutum</i>	Takamura and Yasuno (1983)
0.002	0.015	0.038	<i>Dileptus</i> sp.	Miller (1968), Visscher (1923)
1.10 ⁻⁴	0.033	0.085	<i>Asplanchna priodonta</i>	Stemberger and Gilbert (1985)
0.010	0.050	0.115	<i>Megacyclops viridis</i>	Abdullahi (1992)
0.075	0.270	0.385	<i>Oxyethira</i> sp.	Warren and Lawton (1987), Tachet <i>et al.</i> (2010)
1.10 ⁻⁴	0.033	0.348	<i>Smittia</i> sp.	Warren and Lawton (1987), Armitage <i>et al.</i> (1994)
1.10 ⁻⁴	0.033	0.500	<i>Cladotanytarsus</i> sp.	Warren and Lawton (1987), Armitage <i>et al.</i> (1994)
2.10 ⁻⁴	0.033	0.750	<i>Musculium lacustre</i>	Gale and Lowe (1971), Mackie and Bailey (2007)
0.100	0.400	1.025	<i>Holocentropus</i> sp.	Warren and Lawton (1987)
1.10 ⁻⁴	0.550	1.625	<i>Ephemera</i> sp.	Austin and Baker (1988), López-Rodríguez <i>et al.</i> (2009)
1.10 ⁻⁴	0.550	2.250	<i>Psammoryctides barbatus</i>	Ladle and Bird (1980), Tachet <i>et al.</i> (2010)
1.10 ⁻⁴	0.550	3.250	<i>Tubifex tubifex</i>	Timm (1996), Tachet <i>et al.</i> (2010)
0.100	0.500	5.500	<i>Coregonus lavaretus</i> juvenile	Troschel and Rösch (1991), Ponton and Gerdeaux (1988)
0.100	1.000	7.000	<i>Lepomis gibbosus</i>	Locke <i>et al.</i> (2013) and field observations
0.100	1.500	8.000	<i>Salaria fluviatilis</i>	Field observations

0.100	2.000	12.500	<i>Rutilus rutilus</i>	Ponton and Gerdeaux (1988)
1.000	5.000	35.000	<i>Squalius cephalus</i>	Mann (1976)
1.000	15.000	52.500	<i>Salmo trutta</i>	Field observations
4.000	30.000	90.000	<i>Esox luscus</i>	Serveau and Raymond (2007), filed observations

Appendix S2. Biota sampling and data origins.

Taxonomical category	Sampling type and references used
Bacteria	- Molecular inventories from Bec <i>et al.</i> (2010), Billard <i>et al.</i> (2015), Debroas <i>et al.</i> (2015)
Phytoplankton	- Annual monitoring survey using IWS sampling bottle within the euphotic zone (i.e., first 20 m depth) with Lugol fixation and preparation following Utermöhl method, normalized to French and European norms (NF EN 15204, AFNOR, 2006) - Complementary literature: Cellamare <i>et al.</i> (2011)
Phytobenthos	- DNA-metabarcoding and microscopic identification from Rivera <i>et al.</i> (2017)
Zooplankton	- Annual monitoring survey using double net with a mesh-size of 64 µm and 212 µm, between 0 and 50 m
Invertebrates	- Jacquet (2013) using the IBL method (Verneaux <i>et al.</i> 2004): sediment collected at 2 m, 30 m and 100 m using an Ekman grab sampler - Complementary literature: Daguet & Munch (2012), Mouthon & Magny (2014)
Fish	- Annual monitoring survey using benthic and pelagic nets following the normalized method CEN (2005)

Appendix S3. Body size- body mass conversions.

For the invertebrates, different relations were considered according to Mährlein *et al.* (2016) using the following equation :

$$M = e^{\ln a + b \cdot \ln L}$$

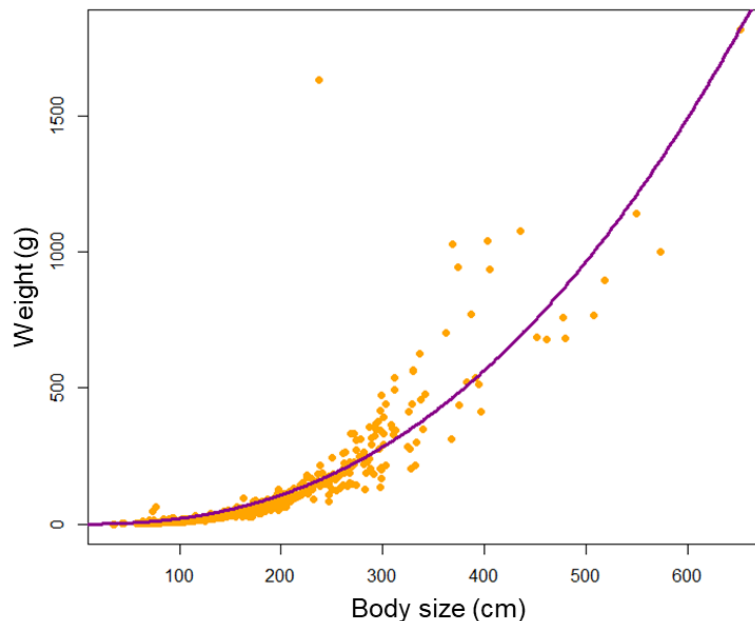
With M = mass(mg), L = body size (mm), a and b depend on the group or the family considered.

a[<i>Gammaridae</i>] = 0.0037	and	b[<i>Gammaridae</i>] = 3.02
a[Bivalve] = 0.0201	and	b[Bivalve] = 2.16
a[<i>Chironomidae</i>] = 0.0009	and	b[<i>Chironomidae</i>] = 2.59
a[<i>Sphaeridae</i>] = 0.1037	and	b[<i>Sphaeridae</i>] = 3.70
a[<i>Corbiculidae</i>] = 0.1037	and	b[<i>Corbiculidae</i>] = 2
a[Dipteran] = 0.0004	and	b[Dipteran] = 2.72

For fish, a non-linear least square model was performed to fit a relation between body size and body mass, based on dominant fish species sampled from the monitoring survey of Lake Bourget (n = 1210, unpublished data).

$$M = ax^b$$

With M = weight (g) and x = body size (cm)



Mass-length relationships for phytoplankton, protists and zooplankton can greatly differ among species due to important variations in cell or individual shapes. Consequently, we could not apply similar mass-length transformations as we did for invertebrate and fish. Additionally, many physiological processes and environmental conditions can considerably affect individual masses. As we were mostly interested in the orders of magnitude of the predator-prey mass ratios (i.e., logarithmic transformations), general estimates of these three taxonomic groups could be suitable. We thus considered individual masses for the different groups as follows:

- for phytoplankton and phytobenthos, species smaller than 100 μm were set at 10^{-4} μg and species larger than 100 μm were set at 10^{-2} μg (Montagnes *et al.* 1994, Menden-Deuer and Lessard 2000).
- for rotifers and ciliates, individual masses were set at 10^{-2} μg per individual (Sudo and Aiba 1973) (Curds and Cockburn 1968)
- for zooplankton, individual masses were set at 10^2 μg per individual (Simčič and Brancelj 1997) (Kasprzak *et al.* 1999) except for the two zooplankton predator (*Bythotrephes* sp. and *Leptodora* sp.) that we set at 10^3 μg per individual (Bilkovic and Lehman 1997).
- for bacteria, individual masses were set a 10^{-7} μg (Lewis *et al.* 2014)

Appendix S4. R codes example explaining how to use the allometric niche model.

The following R codes are intended to provide step-by-step procedure to apply the allometric Niche model (aNm) to data with a simplified plausible lake foodweb as an example. Data and functions are provided at: https://github.com/chloevagnon/aNM_method.

Packages used:

```
library(ggplot2)
library(cheddar)
library(igraph)
library(gridExtra)
```

Associated functions:

- the function “get_Niche_attributes” is a modified function from Gravel *et al.* (2013) to infer niche attributes for vertebrate and invertebrate consumers where the argument “consumer_category” must be either “vertebrate” or “invertebrate”.
- the function “weights” compute weighting of trophic links according to the niche attributes of the consumer and the prey body sizes.
- the function “export_network3D2” is modified from Hudson (2018) to export files to Network3D windows software (Yoon *et al.* 2004).

```
source("get_niche_attributes.R")
source("weights.R")
source("export_network3D2.R")
```

The parameters of the aNm for vertebrates (“Param_regvert”) and for invertebrates (“Param_reginvert”) are used in the function “get_niche_attributes”

```
load("Param_regvert.Rdata")
load("Param_reginvert.Rdata")
```

We first load the data from the simplified food web. The three first columns summarize the taxonomical identity of species. The “phylogenetic_category” indicates to which class of organisms belong the species. The consumers (vertebrate and invertebrate) can then be differentiated from primary producers (phytoplankton, phytobenthos). The “mean_size” refers to adult mean size of species (μm). The “lake_compartment” can be considered as a habitat trait indicating where the species exploit resources in the lake either in the benthic (ben), pelagic (pel) compartments or both (pel/ben).

```
fw <- read.delim("simplified_foodweb.txt", header=T, dec=",")
head(fw)
```

##	family	genus	species	phylogenetic_category	mean_size
## 1	Esocidae	Esox	lucius	vertebrate	90000
## 2	Cyprinidae	Abramis	brama	vertebrate	35000

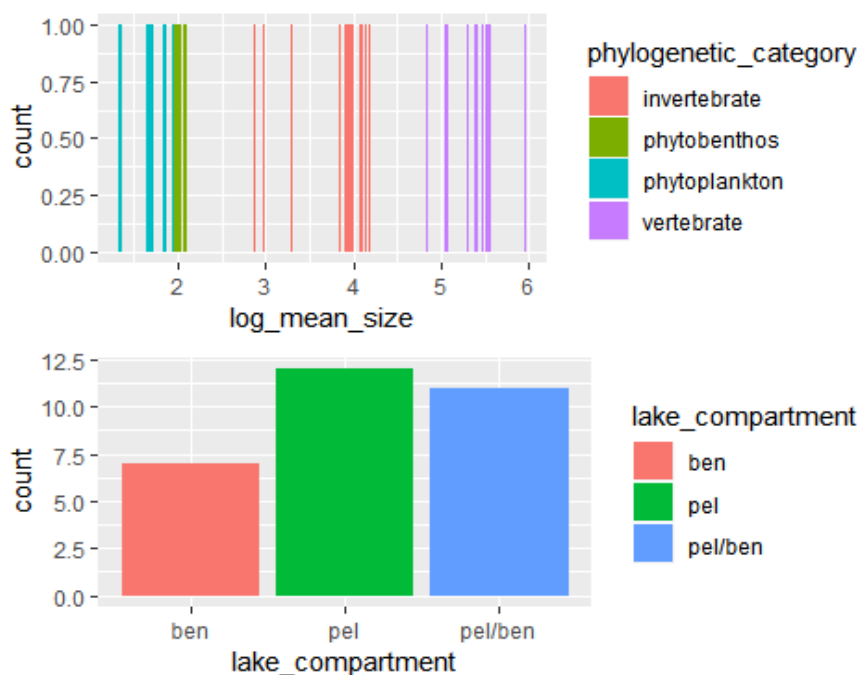
```
## 3 Lotidae Lota lota vertebrate 32500
0
## 4 Salmonidae Coregonus lavaretus vertebrate 30000
0
## 5 Percidae Perca fluviatilis vertebrate 25000
0
## 6 Cyprinidae Rutilus rutilus vertebrate 20000
0
## lake_compartment
## 1 pel/ben
## 2 ben
## 3 ben
## 4 pel
## 5 pel/ben
## 6 pel/ben
```

The mean species sizes are log10_transformed.

```
fw$log_mean_size<-log10(fw$mean_size)
```

We can examine how species are distributed among size and among lake compartments.

```
p1<-ggplot(fw)+
geom_bar(aes( x=log_mean_size,fill = phylogenetic_category), position = "dodge")
p2<-ggplot(fw)+
geom_bar(aes( x=lake_compartment,fill =lake_compartment))
grid.arrange(p1, p2, ncol= 1,nrow=2)
```



For vertebrate and invertebrate consumers, the aNM parameters are contained in two lists called “Param_regvert” and “Param_reginvert” respectively. Those are organized as follows:

- the first element are parameters (intercept and slope) originating from a linear model (lm) used by Gravel *et al.* (2013) to infer niche center(c) for consumers. In our study, we used an alternative procedure to determine c (*i.e.*, $c = r_{min} + (r_{max} - r_{min})/2$)
- the second element are parameters (intercept and slope) originating from a quantile regression (95%).
- the third element are parameters (intercept and slope) originating from a quantile regression (5%) fitting

```
Param_regvert
## [[1]]
## intercept_lm      slope_lm
##   -0.9706654      0.9638403
##
## [[2]]
## intercept_qr95    slope_qr95
##    -2.172054      1.264432
##
## [[3]]
## intercept_qr5     slope_qr5
##   -1.6518308     0.9917591

Param_reginvert
## [[1]]
## intercept_lm      slope_lm
##    0.0000000      0.4111343
##
## [[2]]
## intercept_qr95    slope_qr95
##    0.0000000      0.8198284
##
## [[3]]
## intercept_qr5     slope_qr5
##    0.0000000      0.1429781
```

Consumers are selected to infer their niche attributes using the function “get_niche_attributes” according to the allometric relationships above.

The niche attributes are:

- n = consumer size (niche position).
- c = center of the consumer feeding range (r).
- low and upp = minimal and maximal sizes of prey that determine the consumer feeding range (r).

We select the species that are consumers and apply the function “get_niche_attributes”.

```

consumers<-fw[fw$phylogenetic_category %in% c("vertebrate","invertebrate"),]

Niche_attributes<-data.frame(matrix(NA,nrow=nrow(consumers),ncol=4))
rownames(Niche_attributes)<-consumers$genus
colnames(Niche_attributes)<-c("n","c","low","upp")

for (i in 1:nrow(consumers)){

Niche_attributes[i,]<-get_niche_attributes(consumer_size=consumers$log_mean_size[i],
consumer_category=consumers$phylogenetic_category[i])

}
Niche_attributes

```

##		n	c	low	upp
##	Esox	5.954243	4.805012	4.2533434	5.356680
##	Abramis	5.544068	4.342296	3.8465492	4.838042
##	Lota	5.511883	4.305988	3.8146297	4.797347
##	Coregonus	5.477121	4.266773	3.7801541	4.753393
##	Perca	5.397940	4.177449	3.7016254	4.653274
##	Rutilus	5.301030	4.068126	3.6055140	4.530737
##	Alburnus	5.060698	3.797008	3.3671624	4.226854
##	Lepomis	4.845098	3.553791	3.1533393	3.954243
##	Gammarus	4.146128	1.995960	0.5928057	3.399113
##	Baetis	3.954243	1.903585	0.5653702	3.241800
##	Procladius	4.079181	1.963731	0.5832338	3.344229
##	Chironomus	4.176091	2.010384	0.5970898	3.423678
##	Cladopelma	3.845098	1.851043	0.5497650	3.152320
##	Dicrotendipes	3.929419	1.891635	0.5618210	3.221449
##	Paratendipes	3.903090	1.878960	0.5580566	3.199864
##	Polypedilum	3.977724	1.914889	0.5687275	3.261051
##	Stictochironomus	4.000000	1.925613	0.5719126	3.279314
##	Leptodora	4.096910	1.972266	0.5857686	3.358763
##	Megacyclops	3.301030	1.589127	0.4719751	2.706278
##	Mesocyclops	2.875061	1.384064	0.4110709	2.357057

A binary matrix of trophic links can then be constructed using the niche attributes of each consumer (above). When the size of a species j falls within the feeding range of a consumer i , then the element at the crossing between the predator i and the prey j is set to “1” in the binary matrix. Otherwise, the element is still set to “0”.

```

binary_matrix<-matrix(0,ncol=nrow(fw),nrow=nrow(fw))
colnames(binary_matrix)<-fw$genus
rownames(binary_matrix)<-fw$genus
for (i in 1:nrow(consumers)){
preys<- which(fw$log_mean_size>Niche_attributes[i,3] & fw$log_mean_s

```



```

ize<Niche_attributes[i,4])
binary_matrix[preys,i]<-1
}

```

Refining trophic links: among all inferred trophic links, we delete those that involve species that differed among their habitat trait within the lake. If two species do not belong to the same lake compartment, they cannot have trophic links.

```

for (i in 1:nrow(binary_matrix)){
  for (j in 1:nrow(consumers)){

    if(binary_matrix[i,j]==1 &
        fw[fw$genus==rownames(binary_matrix)[i],]$lake_compartment ==
"pel" &
        fw[fw$genus==colnames(binary_matrix)[j],]$lake_compartment == "
ben" |
        binary_matrix[i,j]==1 &
        fw[fw$genus==rownames(binary_matrix)[i],]$lake_compartment ==
"ben" &
        fw[fw$genus==colnames(binary_matrix)[j],]$lake_compartment ==
"pel")
      {binary_matrix[i,j]<-0}
    }
  }
binary_matrix[1:10,1:10]

```

```

##           Esox  Abramis  Lota Coregonus Perca Rutilus Alburnus  L
epomis
## Esox           0      0  0      0      0      0      0
0
## Abramis        0      0  0      0      0      0      0
0
## Lota           0      0  0      0      0      0      0
0
## Coregonus      0      0  0      0      0      0      0
0
## Perca          0      0  0      0      0      0      0
0
## Rutilus        1      0  0      0      0      0      0
0
## Alburnus       1      0  0      0      0      0      0
0
## Lepomis        1      0  0      0      0      0      0
0
## Gammarus       0      1  1      0      1      1      0
0
## Baetis         0      1  1      1      1      1      1
0
##           Gammarus Baetis
## Esox           0      0

```

```
## Abramis      0      0
## Lota         0      0
## Coregonus   0      0
## Perca       0      0
## Rutilus     0      0
## Alburnus    0      0
## Lepomis     0      0
## Gammarus    0      0
## Baetis      0      0
```

We create a dataframe that characterizes all inferred trophic links that can be used for further analyses. We add a “prednum” column to ease the use of loops when focusing on consumers. Because the number of trophic links differs among consumers, we first create a dataframe with the maximal possible trophic links (S^2) and then delete missing links.

```
N_links<-nrow(binary_matrix)

inferred_predator_pre_y_links<-data.frame(matrix(NA,ncol=4,nrow=N_links*N_links))
colnames(inferred_predator_pre_y_links)<-c("predator","prey","predator_size","prey_size")

for (i in 1:nrow(consumers)){

  dietsp<-binary_matrix[which(binary_matrix[,i]>0),i]

  for (j in 1:length(dietsp)){
    inferred_predator_pre_y_links[j+(i-1)*N_links,1] <- colnames(binary_matrix)[i]
    inferred_predator_pre_y_links[j+(i-1)*N_links,2] <- names(dietsp)[j]
    inferred_predator_pre_y_links[j+(i-1)*N_links,3] <- fw[fw$genus==colnames(binary_matrix)[i],]$log_mean_size
    inferred_predator_pre_y_links[j+(i-1)*N_links,4] <- fw[fw$genus==names(dietsp)[j],]$log_mean_size
  }
}
inferred_predator_pre_y_links<-na.omit(inferred_predator_pre_y_links)
rownames(inferred_predator_pre_y_links)<-seq(from=1,to=nrow(inferred_predator_pre_y_links),by=1)

inferred_predator_pre_y_links$prednum<-as.numeric(as.factor(inferred_predator_pre_y_links$predator))
head(inferred_predator_pre_y_links)

## predator      prey predator_size prey_size prednum
## 1      Esox      Rutilus      5.954243  5.301030      9
## 2      Esox      Alburnus      5.954243  5.060698      9
## 3      Esox      Lepomis      5.954243  4.845098      9
```

```
## 4 Abramis    Gammarus    5.544068  4.146128    1
## 5 Abramis    Baetis      5.544068  3.954243    1
## 6 Abramis    Procladius  5.544068  4.079181    1
```

We can apply a weighting-procedure so that binary trophic links are converted to weighted trophic links. Maximal weights are 1 at the center of the feeding range of the consumer and decrease from either sides to a minimal value (~ 0.2) at the maximal and the minimal body sizes of the consumer range(r). We used “prednum” to select iteratively all consumers.

```
weighted_links<-matrix(NA,ncol=1,nrow=nrow(inferred_predator_pre_y_links))

for(i in 1:max(inferred_predator_pre_y_links$prednum)){

  sp<-inferred_predator_pre_y_links[inferred_predator_pre_y_links$prednum==i,]

  niche_sp<-as.matrix(Niche_attributes[which(rownames(Niche_attributes)==sp[1,1]),c(2:4)])

  weighted_links[as.numeric(rownames(sp)),1]<-weights(pre_y_sizes = sp[,4],niche_center=niche_sp[1],niche_min=niche_sp[2],niche_max=niche_sp[3])
}
inferred_predator_pre_y_links$weighted_links<-weighted_links
head(inferred_predator_pre_y_links)

##   predator      prey predator_size prey_size prednum weighted_links
## 1    Esox      Rutilus    5.954243  5.301030     9      0.3105
532
## 2    Esox    Alburnus    5.954243  5.060698     9      0.7370
614
## 3    Esox    Lepomis    5.954243  4.845098     9      1.0000
000
## 4 Abramis    Gammarus    5.544068  4.146128     1      0.9376
983
## 5 Abramis    Baetis      5.544068  3.954243     1      0.4826
409
## 6 Abramis    Procladius  5.544068  4.079181     1      0.7815
393
```

We select pike (*Esox lucius*) as an example to identify where its inferred prey fall within its feeding range and how its feeding links are weighted.

The pike niche attributes are (units = $\log_{10}(\mu\text{m})$):

```
pike_niche<-as.matrix(Niche_attributes[1,])
```

It can simply be converted in centimeters as follows: the pike body size is then 90 cm and could feed on prey body sizes ranging from 1.79 cm to 22.73 cm

```
10^-4*10^pike_niche
```

```
##          n          c          low          upp
## Esox    90 6.382808 1.792022 22.73422
```

The body sizes (cm) for the three inferred preys (*i.e.*, *Rutilus sp.*, *Alburnus sp.*, *Lepomis sp.*) in the foodweb are:

```
10^-4*10^inferred_predator_preylinks[1:3,4]
```

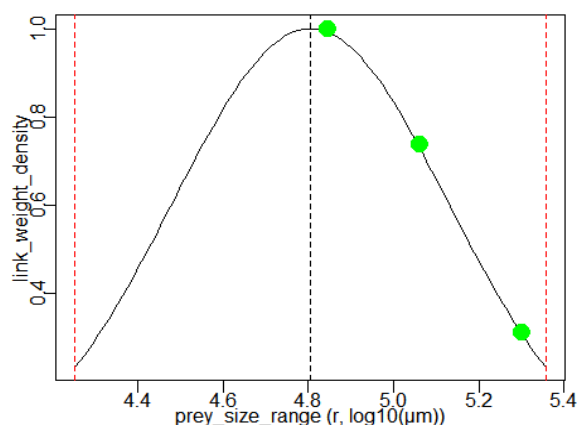
```
## [1] 20.0 11.5 7.0
```

In the figure below, y-axis represents the weighting for possible trophic links and the x-axis represents feeding range of the pike ($\log_{10}(\mu\text{m})$). The two red dotted lines represent the minimal and maximal prey body sizes (*i.e.*, r , feeding range). The black dotted line indicates the niche center (*i.e.*, c , center of the feeding range). The black curve represents the weighting applied for any size within the pike feeding range. The three green points are the three inferred preys that have different body sizes and consequently different weights.

```
prey_range_vector<-seq(from=pike_niche[3],to=pike_niche[4],length.out=100)
```

```
link_weight_density<-weights(prey_range_vector,niche_center=pike_niche[2],niche_min=pike_niche[3],niche_max=pike_niche[4])
```

```
op <- par(mfrow=c(1,1),mar = c(2,2,1,1) + 0.5,mgp = c(1, 0.3, 0))
plot(link_weight_density~prey_range_vector,type="l",xlab="prey_size_range (r, log10(μm))")
abline(v=Niche_attributes[1,c(2:4)],col=c(1,2,2),lty=2)
points(weighted_links~prey_size,data=inferred_predator_preylinks[1:3,],col="green",pch=19,cex=2)
```



A weighted matrix can be obtained (complementarily or instead of the binary matrix) by inserting weights in this matrix.

```
weighted_matrix<-matrix(0,ncol=nrow(fw),nrow=nrow(fw))
colnames(weighted_matrix)<-fw$genus
rownames(weighted_matrix)<-fw$genus

for(i in 1:nrow(inferred_predator_prey_links)){

  pred<-which(rownames(weighted_matrix)==inferred_predator_prey_links$predator[i])
  prey<-which(rownames(weighted_matrix)==inferred_predator_prey_links$prey[i])

  weighted_matrix[prey,pred]<-inferred_predator_prey_links$weighted_links[i]
}

weighted_matrix[1:10,1:10]
```

##	Esox	Abramis	Lota	Coregonus	Perca	Rutilus
## Esox	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
## Abramis	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
## Lota	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
## Coregonus	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
## Perca	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
## Rutilus	0.3105532	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
## Alburnus	0.7370614	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
## Lepomis	1.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.0000000
## Gammarus	0.0000000	0.9376983	0.9489876	0.0000000	0.9937227	0.9602479
## Baetis	0.0000000	0.4826409	0.5249780	0.5769352	0.7258674	0.9163046
##	Alburnus	Lepomis	Gammarus	Baetis		
## Esox	0.0000000	0	0	0		
## Abramis	0.0000000	0	0	0		
## Lota	0.0000000	0	0	0		
## Coregonus	0.0000000	0	0	0		
## Perca	0.0000000	0	0	0		
## Rutilus	0.0000000	0	0	0		

```
## Alburnus 0.0000000 0 0 0
## Lepomis 0.0000000 0 0 0
## Gammarus 0.0000000 0 0 0
## Baetis 0.8381163 0 0 0
```

Topological metrics of the simplified food web can then be obtained. We had to create a cheddar ‘community’ object that is requested for using several functions from the package “cheddar”.

```
nodes<-data.frame(fw$genus,fw$log_mean_size)
colnames(nodes)<-c("node","M")
trophic.links<-inferred_predator_preylinks[,c(2,1,6)]
colnames(trophic.links)<-c("resource","consumer","weight")

property<-list(title=c("Simplified_foodweb"),M.units="Log10(µm)")

simplified_foodweb<-Community(nodes,properties=property,trophic.links=trophic.links)

topological_metrics<-as.matrix(c(nrow(nodes),
nrow(inferred_predator_preylinks),
DirectedConnectance(simplified_foodweb),
LinkageDensity(simplified_foodweb),
length(TopLevelNodes(simplified_foodweb))/nrow(simplified_foodweb$nodes),
length(IntermediateNodes(simplified_foodweb))/nrow(simplified_foodweb$nodes),
length(BasalNodes(simplified_foodweb))/nrow(simplified_foodweb$nodes)))

rownames(topological_metrics) <-c("Species richness","Links","DirectedConnectance",
"Likage density", "Top %", "Inter %", "Basal %")
topological_metrics

##           [,1]
## Species richness    30.0000000
## Links              181.0000000
## DirectedConnectance 0.2011111
## Likage density      6.0333333
## Top %              0.1666667
## Inter %            0.5333333
## Basal %            0.3000000
```

We can also obtain different metrics characterizing species within the simplified foodweb. For this purpose, we had to create a Igraph object using the package “igraph” to compute several metrics. Other metrics are computed using functions from the package “cheddar”.

```
graph <- graph.adjacency(weighted_matrix, mode="directed",diag=F,weighted=T)
```

```

metrics<-rbind(degree(graph),
betweenness(graph,directed = TRUE, weights =E(graph)$weight),
transitivity(graph,type=c("weighted"), weights =E(graph)$weight),
TrophicVulnerability(simplified_foodweb),
TrophicGenerality(simplified_foodweb),
PreyAveragedTrophicLevel(simplified_foodweb))

rownames(metrics)<-c("Degree","Betweenness","Transitivity","Trophic_
Vul","Trophic_Gen","Trophic_position")
species_metrics<-data.frame(fw[,c(2,4,6,7)],t(metrics))
head(species_metrics)
##           genus phylogenetic_category lake_compartment log_me
an_size
## Esox          Esox          vertebrate          pel/ben      5
.954243
## Abramis      Abramis          vertebrate          ben      5
.544068
## Lota          Lota          vertebrate          ben      5
.511883
## Coregonus    Coregonus          vertebrate          pel      5
.477121
## Perca        Perca          vertebrate          pel/ben      5
.397940
## Rutilus      Rutilus          vertebrate          pel/ben      5
.301030
##           Degree Betweenness Transitivity Trophic_Vul Trophic_Gen
## Esox           3           0           0           0           3
## Abramis        8           0           0           0           8
## Lota           9           0           0           0           9
## Coregonus      9           0           0           0           9
## Perca          10          0           0           0          10
## Rutilus        11          15          0           1          10
##           Trophic_position
## Esox           4.196016
## Abramis        3.176136
## Lota           3.176768
## Coregonus      3.213805
## Perca          3.192424
## Rutilus        3.192424

```

Finally, we use the function “ExportToNetwork3D2” to export a Cheddar community object and the associated species metrics to ‘.web’ and ‘.txt’ files that can be used by the Network 3D Windows software for additional investigations.

```
ExportToNetwork3D2(simplified_foodweb,species_metrics,'D:/Desktop')
```

Appendix S5. Three tables summarizing prey species associated to their average body size (cm) inferred by the aNM for *Silurus glanis*, *Coregonus lavaretus* and *Gammarus pulex* in Lake Bourget. Inference validation was estimated when the occurrence of the prey was confirmed or not in other studies and/or with personal field observations. In a number of cases, species-level could not be reached for the prey identification and in these cases, the species was validated as a prey if it belongs to the species group reported in the literature (*i.e.*, crayfish for *Orconectes limosus* or diatoms for *Cyclotella* sp.).

Table S1. Inferences and validation for *S. glanis* measuring 115 cm.

Prey species	Prey body size (cm)	Validation	References
<i>Perca fluviatilis</i>	30	yes	Field observation, Vejřík (2017), Kuzishchin <i>et al.</i> (2018)
<i>Silurus glanis</i> juv	30	yes	Field observation, Faure and Tanzilli (2016), Alp (2017)
<i>Esox lucius</i> juv	25.5	yes	Field observation, Faure and Tanzilli (2016), Vejřík (2017), Kuzishchin <i>et al.</i> (2018)
<i>Blicca bjoerkna</i>	22.5	no	No references in literature
<i>Ameiurus melas</i>	22.5	yes	Field observation, Faure and Tanzilli (2016)
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	20	yes	Faure and Tanzilli (2016), Vejřík (2017)
<i>Rutilus rutilus</i>	12.5	yes	Field observation, Faure and Tanzilli (2016), Guillerault (2017), Vejřík (2017), Kuzishchin <i>et al.</i> (2018)
<i>Salmo trutta</i> juv	12.5	no	No references in literature
<i>Alburnus alburnus</i>	11.5	yes	Alp (2017, <i>Alburnus kotschy</i>), Guillerault (2017)
<i>Gobio gobio</i>	10	no	No references in literature
<i>Gymnocephalus cernua</i>	10	yes	Field observation, Guillerault (2017), Vejřík (2017), Kuzishchin <i>et al.</i> (2018)
<i>Cottus gobio</i>	9	no	No references in literature
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	8.75	yes	Field observation, Guillerault (2017, crayfish), Vejřík (2017, crayfish), Kuzishchin <i>et al.</i> (2018)
<i>Salaria fluviatilis</i>	8	yes	Field observation
<i>Perca fluviatilis</i> juv	7.5	yes	Field observation, Faure and Tanzilli (2016), Vejřík (2017), Kuzishchin <i>et al.</i> (2018)
<i>Lepomis gibbosus</i>	7	no	No references in literature
<i>Orconectes limosus</i>	6.25	yes	Field observation, Faure and Tanzilli (2016), Guillerault (2017, crayfish), Vejřík (2017, crayfish), Kuzishchin <i>et al.</i> (2018, crayfish)
<i>Coregonus lavaretus</i> juv	5.5	yes	Field observation, Vejřík (2017)

Table S2. Inferences and validation for *C. lavaretus* measuring 35 cm.

Prey species	Prey body size (cm)	Validation	References
<i>Coregonus lavaretus</i> juv	5.5	no	No references in literature
<i>Ephemera</i> sp.	1.625	no	No references in literature
<i>Plectrocnemia</i> sp.	1.41	no	No references in literature
<i>Leptodora kindtii</i>	1.25	yes	Field observation, Ponton and Gerdeaux (1988)
<i>Bythotrephes longimanus</i>	1.25	yes	Field observation, Ponton and Gerdeaux (1988)
<i>Holocentropus</i> sp.	1.025	no	No references in literature
<i>Athripsodes</i> sp.	0.96	no	No references in literature
<i>Oecetis testacea</i>	0.96	no	No references in literature
<i>Hemimysis anomala</i>	0.9	no	No references in literature
<i>Chaoborus</i> sp.	0.85	yes	Sotton <i>et al.</i> (2014)
<i>Ablabesmyia</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Apsectrotanypus</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Procladius</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Chironomus</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Cladopelma</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Cryptochironomus</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Cryptotendipes</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Demicryptochironomus</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Dicrotendipes</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Harnischia</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Microtendipes</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Pagastiella</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Paracladopelma</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Paratendipes</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Polypedilum</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Paralauterborniella</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Sergentia</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Stictochironomus</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Nilothauma</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Pseudochironomus</i> sp.	0.85	yes	<i>Chironomidae</i> Field observation, Anneville and Hamelet (2015), Gerdeaux <i>et al.</i> (2002), Tolonen (1997)
<i>Empididae</i> sp.	0.8	no	No references in literature
<i>Ecnomus</i> sp.	0.77	no	No references in literature
<i>Mystacides</i> sp.	0.77	no	No references in literature

Table S3. Inferences and validation for *G. pulex* measuring 1 cm.

Prey species	Prey body size (cm)	Validation	References
<i>Ceratopogoninae</i> sp.	0.19	no	No references in literature
<i>Micronecta</i> sp.	0.1625	no	No references in literature
<i>Hydrachnidia</i> sp.	0.0578	no	No references in literature
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.042	no	No references in literature
<i>Ulnaria ulna</i>	0.0275	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gyrosigma sciotense</i>	0.01225	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Ulnaria acus</i>	0.0121	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Rhopalodia parallela</i>	0.01085	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia recta</i>	0.0095	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Epithemia adnata</i>	0.009	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia brunoi</i>	0.00895	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Amphipleura pellucida</i>	0.00865	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Entomoneis</i> sp.	0.0079	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula radiosa</i>	0.00785	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Diatoma ehrenbergii</i>	0.0075	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Rhaphoneis amphicerus</i>	0.00725	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia gracilis</i>	0.007	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Brachysira neoexilis</i>	0.0067	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Encyonema prostratum</i>	0.0065	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia angustata</i>	0.00625	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Fragilaria tenera</i>	0.00625	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cymbella langebertalotii</i>	0.0061	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia alpinobacillum</i>	0.0059	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia intermedia</i>	0.0059	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula rotunda</i>	0.00555	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula gottlandica</i>	0.00555	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula associata</i>	0.00555	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula praeterita</i>	0.00555	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia denticula</i>	0.0055	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)

<i>Nitzschia capitellata</i>	0.00525	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia supralitoreae</i>	0.005	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphonema acuminatum</i>	0.0048	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula tripunctata</i>	0.0046	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Epithemia sorex</i>	0.0045	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphonema capitatum</i>	0.00445	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphonema truncatum</i>	0.0044	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphonema bavaricum</i>	0.00425	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphonema elegans</i>	0.00425	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Diploneis krammeri</i>	0.0042	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia dissipata</i>	0.00415	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula radiosafallax</i>	0.004	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Parlibellus protracta</i>	0.00385	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Encyonema caespitosum</i>	0.0038	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Amphora copulata</i>	0.0037	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Fragilaria radians</i>	0.00365	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia sociabilis</i>	0.0036	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cymbella neoleptoceros</i>	0.0036	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Surirella brebissonii</i>	0.0036	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Fragilaria gracilis</i>	0.0035	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphonema tergestinum</i>	0.00335	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula capitatoradiata</i>	0.00335	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Denticula tenuis</i>	0.0033	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cocconeis pediculus</i>	0.0033	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia fonticola</i>	0.00325	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Encyonema vulgare</i>	0.00325	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cymbella excisa</i>	0.0031	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Encyonema silesiacum</i>	0.00305	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula subalpina</i>	0.0029	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Naviculadicta raederiae</i>	0.0029	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)

<i>Naviculadicta vitabunda</i>	0.0029	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Fragilaria mesolepta</i>	0.00285	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphonema parvulum</i>	0.0028	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula cryptocephala</i>	0.00275	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Sellaphora pupula</i>	0.00275	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia palea</i>	0.0027	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula cryptotenella</i>	0.0027	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphonema olivaceum</i>	0.00265	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cymbopleura amphicephala</i>	0.0026	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Lemnicola hungarica</i>	0.00255	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia amphibia</i>	0.00255	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula gregaria</i>	0.00255	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cocconeis pseudolineata</i>	0.0024	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0.0024	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cavinula scutelloides</i>	0.00235	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Fragilaria perminuta</i>	0.00235	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Geissleria decussis</i>	0.0023	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cocconeis euglypta</i>	0.00227	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia tabellaria</i>	0.0021	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Nitzschia solgensis</i>	0.002	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Fallacia lenzi</i>	0.002	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Fallacia subhamulata</i>	0.002	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Karayevia clevei</i>	0.0019	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Aulacoseira baicalensis</i>	0.0019	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Achnantheidium jackii</i>	0.00185	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Adlafia bryophila</i>	0.00185	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Caloneis alpestris</i>	0.00185	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Caloneis lancettula</i>	0.00185	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i>	0.0018	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Rossthidium petersenii</i>	0.00175	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)

<i>Geissleria schoenfeldii</i>	0.00175	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula antonii</i>	0.0017	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Puncticulata radiosa</i>	0.0017	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Sellaphora stroemii</i>	0.00159	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
Particulate organic matter	0.00155	yes	Anderson and Sedell, (1974), MacNeil <i>et al.</i> (1997)
<i>Planothidium lanceolatum</i>	0.00155	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Staurosira venter</i>	0.00155	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Fragilaria oldenburgiana</i>	0.0015	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Encyonema ventricosum</i>	0.0015	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cocconeis placentula</i>	0.0015	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cocconeis placentula</i>	0.0015	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Planothidium rostratum</i>	0.00145	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Staurosira binodis</i>	0.0014	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula cryptotenelloides</i>	0.00135	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Sellaphora verecundiae</i>	0.00135	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Achnanthydium pyrenaicum</i>	0.0013	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Amphora indistincta</i>	0.00126	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Platessa conspicua</i>	0.00125	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Encyonopsis subminuta</i>	0.00125	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Platessa zieglerei</i>	0.00115	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Platessa holsatica</i>	0.00115	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Achnanthydium eutrophilum</i>	0.00115	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Gomphocymbellopsis ancylis</i>	0.00115	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Planothidium frequentissimum</i>	0.0011	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Achnanthydium exiguum</i>	0.0011	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Amphora pediculus</i>	0.0011	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Methanospirillum</i> sp.	0.00105	yes	No references in literature
<i>Staurosira construens</i>	0.00105	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Methanobacterium</i> sp.	0.001025	no	No references in literature
<i>Cyclotella costei</i>	0.000975	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)

<i>Achnantheidium atomoides</i>	0.0009	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Navicula utermoehlii</i>	0.0009	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Discostella stelligera</i>	0.0009	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Cocconeis neothumensis</i>	0.00085	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Mayamaea alcimonica</i>	0.000775	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Achnantheidium straubianum</i>	0.00075	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Staurosira pinnata</i>	0.0007	yes	Crénier <i>et al.</i> (2017, diatoms), MacNeil <i>et al.</i> (1997, diatoms), Moore (1975, diatoms)
<i>Methanolinea</i> sp.	0.000425	no	No references in literature

Literature cited in Appendix S1:

- Abdullahi, B. A. (1992). Effects of diet on growth and development of three species of cyclopoid copepods. *Hydrobiologia*, 232, 233-241.
- Armitage, P., Cranston, P. S. & Pinder, L. C. V. (1994). *The Chironomidae: Biology and Ecology of Non-biting Midges*. Chapman and Hall, London.
- Austin, D. A. & Baker, J. H. (1988). Fate of bacteria ingested by larvae of the freshwater mayfly, *Ephemera danica*. *Microbial Ecology*, 15, 323-332.
- Bernard, C. & Rassoulzadegan, F. 1990. Bacteria or microflagellates as a major food source for marine ciliates: possible implications for the microzooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 64, 147-155
- Edmondson, W. T. (1946). Factors in the Dynamics of Rotifer Populations. *Ecological Monographs*, 16, 357-372.
- Gale, W.F. & Lowe, R.L. (1971). Phytoplankton Ingestion by the Fingernail Clam, *Sphaerium Transversum* (Say), in Pool 19, Mississippi River. *Ecology*, 52, 507-513.
- Jürgens, K. & Simek, K. (2000). Functional response and particle size selection of *Halteria* cf. *grandinella*, a common freshwater oligotrichous ciliate. *Aquatic Microbial Ecology*, 22, 57-68
- Kivi, K. & Setälä, O. (1995). Simultaneous measurement of food particle selection and clearance rates of planktonic oligotrich ciliates (Ciliophora:Oligotrichina). *Marine Ecology Progress Series*, 119, 125-137.
- Ladle, M. & Bird, G. (1980). Aquatic Oligochaeta of southern England. Pages 165-174 in R. O. Brinkhurst & D. G. Cook, editors. *Aquatic Oligochaete Biology*. Plenum Press, New York, New York, USA.
- Locke, S.A., Bulté, G., Forbes, M.R. & Marcogliese D.J. (2013). Estimating diet in individual pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus* using stomach contents, stable isotopes and parasites. *Journal of Fish Biology*, 82, 522-537.
- López-Rodríguez, M. J., Tierno de Figueroa, J.M. & Alba-Tercedor J. (2009). Life history of two burrowing aquatic insects in southern Europe: *Leuctra geniculata* (Insecta: Plecoptera) and *Ephemera danica* (Insecta: Ephemeroptera). *Aquatic Insects*, 31, 99-110.
- Lynn, D. (2008). *The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification, and Guide to the Literature Couverture*. Springer, New York, New York, USA.
- Mackie, G. & Bailey, R.C.. (2007). *Biology of freshwater corbiculid and sphaeriid clams of North America*. Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio, USA.
- Mann, R.H.K. (1976). Observations on the age, growth, reproduction and food of the chub *Squalius cephalus* (L.) in the River Stour, Dorset. *Journal of Fish Biology*, 8, 265-288.
- Miller, S. (1968). The Predatory Behavior of *Dileptus anser**. *Journal of Protozoology*, 15, 313-319.

- Ponton, D. & Gerdeaux, D. (1988). Quelques aspects de l'alimentation de deux poissons planctonophages du Lac Léman : le Corégone (*Coregonus schinzii palea* Cuv. et Val.) et le gardon (*Rutilus rutilus* L.). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 308, 11-23.
- Rudzinska, M., Jackson, G. & Tuffrau, M. (1966). The Fine Structure of Colpoda maupasi with Special Emphasis on Food Vacuoles*. *Journal of Protozoology*, 13, 440-459.
- Serveau, Y. & Raymond, J.C. (2007). Etude du régime alimentaire d'espèces piscicoles communes en plans d'eau. Thesis. ONEMA (Office Nationale de l'Eau et des Milieux Aquatiques) & ENTPE (Ecole de l'Aménagement Durable des Territoires), Bron, France.
- Stemberger, R.S. & Gilbert, J.J. (1985). Body Size, Food Concentration, and Population Growth in Planktonic Rotifers. *Ecology*, 66, 1151-1159.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M. & Ussegli-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce - Systématique, biologie, écologie. CNRS Editions, Paris, France.
- Takamura, N. & Yasuno, M. (1983). Food Selection of the Ciliated Protozoa, *Condylostoma vorticella* (Ehrenberg) in Lake Kasumigaura. *Japanese Journal of Limnology*, 44, 184-189.
- Timm, T. (1996). *Tubifex tubifex* (Müller, 1774) (Oligochaeta, Tubificidae) in the Profundal of Estonian Lakes. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 81, 589-596.
- Troschel, H. J. & Rösch, R. (1991). Daily ration of juvenile *Coregonus lavaretus* (L.) fed on living zooplankton. *Journal of Fish Biology*, 38, 95-104.
- Verni, F. & Gualtieri, P. (1997). Feeding behaviour in ciliated protists. *Micron*, 28, 487-504.
- Visscher, P. 1923. Feeding reactions in the ciliate, *Dileptus gigas*, with special reference to the function of trichocysts. *The Biological Bulletin*, 45, 113-143.
- Warren, P.H. & Lawton J.H. (1987). Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure? *Oecologia*, 74, 231-235

Literature cited in Appendix S2:

- Bec, A., Perga, M.-E., Desvillettes, C. & Bourdier, G. (2010). How well can the fatty acid content of lake seston be predicted from its taxonomic composition? *Freshwater Biology*, 55, 1958-1972.
- Billard, E., Domaizon, I., Tissot, N., Arnaud, F. & Lyautey E. (2015). Multi-scale phylogenetic heterogeneity of archaea, bacteria, methanogens and methanotrophs in lake sediments. *Hydrobiologia*, 751, 159-173.
- Cellamare, M., Morin, S., Coste, M. & Haury, J. (2011). Ecological assessment of French Atlantic lakes based on phytoplankton, phytobenthos and macrophytes. *Environmental Monitoring Assessment*, 184, 4685-4708.
- CEN. (2005). EN 14757, Water quality – sampling of fish with multi-mesh gillnets. CEN (European committee for standardization), Brussels, Belgium.
- Daguet, J. & Munch, L. (2012). Évolution de la qualité biologique et piscicole de zones littorales lacustres - Restauration de la roselière du Bout du Lac d'Annecy et remodelage des berges d'une station lémanique. Thesis. Université de Franche-Comté, Besançon, France.
- Debroas, D., Hugoni, M., & Domaizon I. (2015). Evidence for an active rare biosphere within freshwater protists community. *Molecular Ecology*, 24, 1236-1247.
- Jacquet, S., Cachera, S., Colon, M., Girel, C., Guillard, J., Hamelet, V., . . . & Verneaux, V. (2013). Suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2012. Rapport INRAE-CISALB-CALB.
- Mouthon, M. & Magny, M. (2014). Unprecedented changes in mollusc assemblages of the littoral zone in the two largest peri-Alpine French lakes since the last 4500 years. *Journal of Limnology*, 73, 36-46.
- Rivera, S.F., Vasselon, V., Jacquet, S., Bouchez, A., Ariztegui, D. & Rimet F. (2017). Metabarcoding of lake benthic diatoms: from structure assemblages to ecological assessment. *Hydrobiologia*, 807, 37-51.
- Verneaux, V., Verneaux, J., Schmitt, A., Lovy, C. & Lambert, J.C. (2004). The Lake Biotic Index (LBI): an applied method for assessing the biological quality of lakes using macrobenthos; the Lake Châlain (French Jura) as an example. *Annals of Limnology – International Journal of Limnology*, 40,1-9.

Literature cited in Appendix S3:

- Bilkovic, M. & Lehman, J.T. (1997). Lipid Concentration and Size Variation of *Bythotrephes* (Cladocera: Cercopagidae) from Lakes Erie, Huron, and Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 23, 149-159
- Curds, C.R. & Cockburn, A. (1968). Studies on the growth and feeding of *Tetrahymena pyriformis* in axenic and monoxenic culture. *Journal of General Microbiology*, 54, 343-358.
- Kasprzak, P., Lathrop, R.C. & Carpenter, S.R. (1999). Influence of different sized *Daphnia* species on chlorophyll concentration and summer phytoplankton community structure in eutrophic Wisconsin lakes. *Journal of Plankton Research.*, 21, 2161-2174.
- Lewis, C.L., Craig, C.C. & Senecal, A.G. (2014). Mass and density measurements of live and dead Gram-negative and Gram-positive bacterial populations. *Applied Environmental Microbiology*, 80, 3622-3631.
- Mährlein, M., Pätzig, M., Brauns, M. & Dolman, A. (2016). Length–mass relationships for lake macroinvertebrates corrected for back-transformation and preservation effects. *Hydrobiologia*, 768, 37-50.
- Menden-Deuer, S. & Lessard, E.J. (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 45, 569-579.
- Montagnes, D.J.S., Berges, J.A, Harrison, P.J. & Taylor, F.J.R. (1994). Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 39, 1044-1060.
- Simčič, T. & Brancelj, A. (1997). Electron transport system (ETS) activity and respiration rate in five *Daphnia* species at different temperatures. *Hydrobiologia*, 360, 117-125.
- Sudo, R. & Aiba, S. (1973). Mass and monoxenic culture of vorticella microstoma isolated from activated sludge. *Water Research*, 7, 615-621.

Literature cited in Appendix S4:

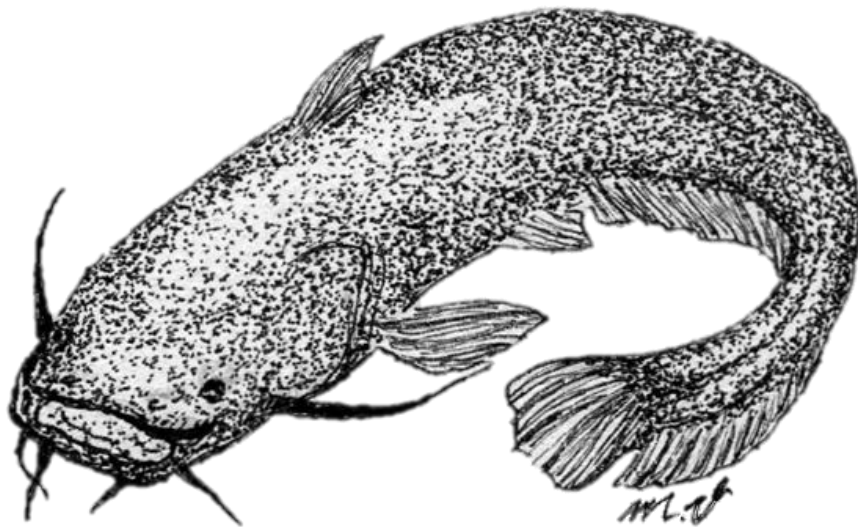
- Gravel, Poisot, D.T., Albouy, C., Velez, L. & Mouillot, D. (2013) Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1083-1090
- Hudson, L. (2018). Importing and exporting data in to and out of Cheddar (0.1-633), 9p.
- Yoon, R. J., Williams, E., Levine, S., Yoon, J., Dunne, J. & Martinez, N.D. (2004). Webs on the web (wow): 3D visualization of ecological networks on the www for collaborative research and education. Pages 124-132 in R. F. Erbacher, P. C. Chen, J. C. Roberts, M. T. Gröhn; K. Börner, editors. SPIE Proceedings, Visualization and Data Analysis, San Jose, California, United States, January 19-20, 2004. *Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers*, Bellingham, Washington, USA.

Literature cited in Appendix S5:

- Anneville, O. & Hamelet, V. (2015). Whitefish diet in the pelagic zone of Lake Geneva. *Rapport de commission internationale pour la protection des eaux du Léman*, 121-126.
- Crenier, C., Arce-Funck, J., Bec, A., Billoir, E., Perrière, F., Leflaive, J., Guérol, F., Felten, V. & Danger, M. (2017). Minor food sources can play a major role in secondary production in detritus-based ecosystems. *Freshw. Biol.*, 62, 1155-1167.
- Faure, J.P. & Tanzilli, J.C. (2016). L'installation du silure dans le bassin du Rhône : bilan de trois décennies de suivi de l'espèce. *Fédération du Rhône et de la Métropole de Lyon pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique*, Auvergne-Rhône-Alpes, France.

- Gerdeaux, D., Bergeret, S., Fortin, J. & Baronnet, T. (2002). Diet and seasonal patterns of food composition of *Coregonus lavaretus* in Lake Annecy: comparison with diet of other species of the fish community. *Advances in Limnology*, 57, 199-207.
- Guillerault, N., Bouletreau, S., Iribar, A., Valentini, A. & Santoul, F. (2017). Application of DNA metabarcoding on faeces to identify European catfish *Silurus glanis* diet. *Journal of Fish Biology*, 90, 2214-2219.
- Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A. & Pavlov, D.S. (2018). Traits of Biology of European Wels Catfish *Silurus glanis* from the Volga–Ahtuba Water System, the Lower Volga. *Journal of Ichthyology*, 58, 833-844.
- MacNeil, C., Dick, J. & Elwood, R. (1997). The trophic ecology of freshwater gammarus spp. (crustacea:amphipoda): problems and perspectives concerning the functional feeding group concept. *Biological Review*, 72, 349-364.
- Moore, J. W. (1975). The Role of Algae in the Diet of *Asellus aquaticus* L. and *Gammarus pulex* L. *J. Animal Ecology*, 44, 719-730.
- Anderson, N.H. & Sedell, J.R. (1979). Detritus Processing by Macroinvertebrates in Stream Ecosystems. *Annual Review of Entomology*, 24, 351-377.
- Ponton, D. & Gerdeaux, D. 1988. Quelques aspects de l'alimentation de deux poissons planctonophages du Lac Léman : le Corégone (*Coregonus schinzii palea* Cuv. et Val.) et le gardon (*Rutilus rutilus* L.). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 308, 11-23.
- Tolonen, A. (1997). Size-specific food selection and growth in benthic whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), in a subarctic lake. *Boreal Environmental Research*, 2, 387-399.
- Vejířík, L., Vejíříková, I., Blabolil, P., Eloranta, A. P., Kočvara, L., Peterka, J., Sajdlová, Z., Chung, S.H.T., Šmejkal, M., Kiljunen M. & Čech, M. (2017). European catfish (*Silurus glanis*) as a freshwater apex predator drives ecosystem via its diet adaptability. *Scientific Reports*, 7, 15970.

CHAPITRE 3



« Lorsque deux forces sont jointes, leur efficacité est double. »

Isaac Newton

CHAPITRE 3. Position du silure dans le réseau et impacts concomitants avec d'autres espèces exotiques

1. Présentation du chapitre

Problématique : les espèces prédatées par la population de silures dans le Lac du Bourget et les compartiments lacustres dont ils tirent leur énergie ont pu être identifiés (Chapitre 1). Ces approches empiriques restent limitées 1) par l'amplitude de taille des silures échantillonnées, 2) par la non prise en compte des possibles prédateurs des silures. D'éventuels impacts concomitants résultant de la présence simultanée d'autres espèces invasives (ex. la crevette rouge sang *Hemimysis anomala*) devraient aussi être pris en compte pour une estimation globale de l'impact des espèces invasives dans l'écosystème colonisé.

Méthodologie : l'aNM (Chapitre 2) a été utilisé pour reconstituer la niche trophique de silures couvrant un intervalle de taille de 5 cm à 200 cm (40 nœuds dans le réseau) et celle de *H. anomala* (1cm, un nœud) en inférant tous leurs liens trophiques possibles avec les espèces résidentes du Lac du Bourget (n = 471). L'aNM a ici été complété en pondérant les liens inférés entre toutes les espèces à partir desquelles des tirages de Bernoulli ont été réalisés afin de générer 100 matrices d'interactions binaires représentant la variabilité dans les liens trophiques réalisés. La catégorie taxonomique, l'habitat et la taille des proies et des prédateurs des silures et de *H. anomala* ont été étudiés à partir de ces 100 matrices d'interactions. Leur position trophique, leur vulnérabilité trophique, leur généralité trophique et le chevauchement de leur régime alimentaire ont été calculés. Ensuite, les changements de liens trophiques causés par la prédation des deux espèces ont été étudiés selon deux scénarios : (i) avec/sans espèces invasives en comparant la vulnérabilité trophique des espèces résidentes et (ii) stade d'établissement actuel, simulé à partir de données de capture selon chaque classe de taille, et « futur », intégrant une proportion plus importante de silures supérieurs à 100 cm dans la population.

Principaux résultats : en considérant l'ensemble du spectre de taille lié à l'ontogénie des silures, ceux-ci pourraient prédater des proies allant des zooplanctons jusqu'au prédateur apical (brochet). Une forte proportion de grands invertébrés (ex. écrevisses) et de méso-prédateurs (ex. perches) sont également attendus dans les régimes alimentaires inférés pour la plupart des tailles de silures. Leur vulnérabilité trophique diminuerait très vite durant l'ontogénie (simultanément avec l'augmentation de leur position trophique) jusqu'à ne plus avoir de prédateurs au sein du réseau à partir de 60 cm. *H. anomala* exercerait une prédation principalement orientée sur les producteurs primaires et les petits zooplanctons mais serait aussi consommée par la plupart des espèces de poissons. La vulnérabilité trophique des poissons, invertébrés et producteurs primaires était significativement supérieure en présence des deux nouvelles espèces, ainsi supposées avoir des effets additifs à l'échelle du réseau de par le faible chevauchement de leur niche trophique. Pour finir, pour un stade d'établissement futur (c.-à-d. plus de silures > 100 cm), les silures pourraient consommer une plus grande proportion de poissons, en accord avec des résultats obtenus dans d'autres écosystèmes.

Valorisation : Ce chapitre fait l'objet d'un article actuellement en correction après les retours des relecteurs pour *Biological Invasions* reçus le 6 septembre 2021.

2. Article 3 – Inferring the trophic attributes of new co-occurring invaders in the largest natural French lake (Lake Bourget)

Chloé Vagnon¹✉, Franck Cattaneo², Jean Guillard¹ and Victor Frossard¹

¹ Univ. Savoie Mont-Blanc, INRAE, CARRTEL, 74200 Thonon-les-Bains, France

² HES-SO / HEPIA, CH-1254 Jussy, Suisse

✉ Corresponding author: chloe.vagnon@gmail.com

2.1. Abstract

Identifying the trophic attributes of co-occurring invaders is a prerequisite to anticipate and mitigate their simultaneous impacts. We used an allometric niche model (aNm) to infer the trophic attributes of a mysid (*Hemimysis anomala*) and a fish (*Silurus glanis*) that recently colonized the largest natural French lake (Lake Bourget) and we raised the potential consequences of this multispecies invasion on this ecosystem following changes in trophic links in the invaded food web.

H. anomala was predicted to mainly rely on primary producers while *S. glanis* was expected to experience an ontogenetic trophic transition (i.e., diet shift from invertebrates to fish at ~90 cm, decrease in trophic vulnerability at ~60 cm). At the whole-lake scale, both invaders had additive negative impacts as they shared a restrained resource proportion (Pianka index = 0.014) while they significantly increased the trophic vulnerability of fish, invertebrates and primary producers. The comparison of trophic link changes considering the current *S. glanis* population (i.e., mainly composed of small individuals of 40-60 cm) or a “future” *S. glanis* population (i.e., individuals > 100 cm more numerous) highlighted an increased predation pressure on the resident fish. However, in both scenarios, invaders were highlighted as putative prey for resident species, especially *H. anomala*.

The aNm represents a flexible tool for biological invasion management, taking advantage of widely available monitoring data, to identify vulnerable resident species and implement early management actions (e.g., size-based functional controls) when empirical data on invaders are sparse, particularly in the early phases of their colonization.

Keywords: *invasive species, multispecies invasion, trophic interactions, Silurus glanis, Hemimysis anomala, body size*

2.2. Introduction

The increasing rate of alien species introductions represents a growing threat to aquatic ecosystems by enhancing the likelihood of establishment of several new species over a similar time-window, potentially resulting in multispecies invasions (Kuebbing *et al.* 2013). Considering simultaneously several co-occurring invaders may hence be fundamental for the comprehensive assessment of species invasion consequences in ecosystems and their subsequent biological controls.

Trophic interactions are one of the main drivers of the persistence success of invasive species and are associated with most impacts on resident species (Penk *et al.* 2017). These ecological interactions may differ according to the invader identities (e.g., vertebrate, invertebrate) and their trophic levels, resulting in additive impacts of multispecies invasions at the whole food web scale (Jackson *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2019). For instance, in the multi-invasion experiment of Preston *et al.* (2012), mosquitofish reduced the zooplankton abundance while bullfrog larvae reduced the growth of native anurans, traducing additive impacts on the ecosystem. Additionally, diet variabilities during ontogeny (Krumsick & Fisher 2019; Sanchez-Hernandez *et al.* 2019) and/or among seasons (García-Berthou & Moreno-Amich 2000; Novakowski *et al.* 2008) can obscure the actual trophic interactions between invaders and resident species. Consequently, the comprehensive identification and quantification of their trophic interactions remain fundamental but notoriously difficult to address, especially in the early stages of species colonization due to field and methodological limitations (Andersen *et al.* 2004; Crystal-Ornelas & Lockwood 2020).

In aquatic ecosystems, the trophic interactions can actually be retrieved from allometric relationships between predator and prey body sizes (Woodward *et al.* 2005; Reum *et al.* 2018; Portalier *et al.* 2019). This approach was successfully used

to investigate several purposes such as the trophic structure of marine fish species (Albouy *et al.* 2019), the stability of stream food webs (Pomeranz *et al.* 2019) or the number of intra-guild predators within frog communities (Costa-Pereira *et al.* 2018). The inferences of trophic interactions between resident and invasive species represent a crucial step to quantify invader impacts (Calizza *et al.* 2021) and may thus be retrieved from species body size when other empirical data are not available.

The reconstruction of invaded food webs from trophic interactions inferred with predictive models requesting few data is challenging to understand impacts of invasive species integrated in a more global approach than in species-centered studies (Corrales *et al.* 2019; Frost *et al.* 2019). It allows to identify the place of invasive species in complex interspecies interactions, frequently intricate to estimate from classical empirical approaches. It thus permits to predict the negative and positive consequences of invasive species on different taxonomic categories and trophic levels following creation of new interactions (David *et al.* 2017; Jackson *et al.* 2017). Therefore, the study of invasive species impacts at the whole food web can be scaled up to the ecosystem level for revealing its overall vulnerability to new invaders.

In this study, we aimed at investigating how a multispecies invasion could affect an ecosystem, considering the whole food web, following changes in trophic links identified from the inference of the trophic attributes of two new co-occurring species. We considered the red shrimp (*Hemimysis anomala*, hereafter called *H. anomala*) and the European catfish (*Silurus glanis*, hereafter called *S. glanis*) that recently (< 10 years) invaded the largest natural French peri-Alpine lake (Lake Bourget). We proposed to use an allometric niche model (hereafter called aNM; Vagnon *et al.* 2021) to infer trophic attributes of these two invaders (included at the same time in the food web and considered as both prey and predator) based on their inferred trophic links with an extensive

species inventory of resident species ($n = 471$). Expectations regarding their consequences in the lake food web were expressed based on trophic link changes studied through a two-step analysis. First, the differences in the trophic vulnerability of resident species without and with the invaders in the food web were analyzed. Second, two scenarios were considered to evaluate changes in trophic links at different time scales: in an invaded food web including *H. anomala* and the current population body size spectrum of *S. glanis* and an invaded food web including *H. anomala* and a “future” population body size spectrum of *S. glanis* (i.e., higher relative proportions of individuals > 100 cm expected for long-term stabilized populations; Faure & Tanzilli 2016).

We expected *H. anomala* to mainly predate zooplankton and primary consumers and *S. glanis* was expected to more predate large invertebrates and fish. Both invaders were expected to be consumed by resident species, possibly balancing the negative consequences resulting from new predation interactions. We hypothesized that different trophic levels could be disturbed at the whole food web scale considering the probable differences in trophic position of both invaders due to their divergent diets, possibly resulting in modification of the lake ecosystem functioning and ecosystemic services in longer term.

2.3. Material and methods

2.3.1. Lake Bourget, species inventory and invaders

Lake Bourget is the largest natural deep French peri-Alpine lake (mean depth = 85m and maximum depth = 145 m; area = 44.5 km²; 45° 43' 46.842" N, 5° 52' 10.484" E) and it has been restored from eutrophication since 2010 (Jacquet *et al.* 2020) after the elaboration of management plans based on a long term monitoring survey. An extensive species inventory ($n = 471$), including mean species body sizes and species habitat traits (i.e.,

littoral, pelagic or both) that was reconstructed in Vagnon *et al.* (2021) from the long term monitoring survey of the lake (© SOERE OLA-IS, INRAE Thonon-les-Bains, CISALB; Rimet *et al.* 2020) was used to apply our study framework. Data on ichthyofauna, phytoplankton and zooplankton are available at <https://si-ola.inrae.fr/>.

The two recent species (*H. anomala* and *S. glanis*) both originate from the Ponto-caspian region and rapidly expanded their range due to their wide physiological and trophic plasticity (Copp *et al.* 2009; Marty *et al.* 2010; Sun *et al.* 2013; Cucherousset *et al.* 2017). In fact, they are opportunistic and omnivorous as their diet remains site-dependent regarding the divergent results in their prey items and diet breadth in different ecosystems (Ketelaars *et al.* 1999; Copp *et al.* 2009; Cucherousset *et al.* 2017; Evans *et al.* 2018). Their arrival in Lake Bourget was likely permitted by the lake outlet (the Savière canal) connected to the Rhône River (Wittmann & Ariani 2009; Faure & Tanzilli 2016). Both species have increasingly been encountered during diving explorations and monitoring surveys since 2013 (Frossard & Fontvieille 2018; Jacquet *et al.* 2018) and their establishment in Lake Bourget is worrying considering their impacts on zooplanktonic and fish communities underlined in other ecosystems (Ketelaars *et al.* 1999; Carol *et al.* 2009; Castaldelli *et al.* 2013; Sinclair *et al.* 2016). Particularly, the current lake reoligotrophication could be threatened through the disturbance of herbivorous zooplanktons (Walsh 2016) and fishery yields decreasing due to the predation of *S. glanis* on fish may represent a loss of several million euros in the Lake.

2.3.2. The allometric niche model (aNm)

The aNm (Vagnon *et al.* 2021) follows the niche model principle (Williams & Martinez 2000) and was derived from the method proposed by Gravel *et al.* (2013).

It assumes that consumer i with body size n_i is expected to feed on a continuous range of prey body sizes r_i , characterized by an upper range r_{imax} , a lower range r_{imin} and a center c_i . Briefly, feeding ranges in Vagnon *et al.* (2021) were estimated using quantile regressions (QRs) at 5 % (r_{imin}) and 95 % (r_{imax}) calibrated from diets and/or feeding ranges retrieved from various literature sources for 26 ubiquitous freshwater species, found in temperate lakes and rivers and covering a body size range from about ten micrometers to meters (i.e., from protists to piscivorous fish). Different allometric relationships were fitted: QRs for fish and QRs for invertebrates to consider their inherent trophic differences. After the calibration step, the intrinsic validity of the aNM was assessed by comparing empirical binary matrices of trophic links, retrieved from Global webs (<https://www.globalwebdb.com>) and from the Cheddar R package (Hudson *et al.* 2013), and the trophic links inferred by the aNM. In the study of Vagnon *et al.* (2021), the aNM was then applied to the species inventory of Lake Bourget to infer the feeding range of each consumer in the lake (including *S. glanis* and *H. anomala*) and reconstruct species interactions. The lake food web topology was analyzed after inferring a total of 26037 trophic links, among 60.7% of basal species, 36.8% of intermediate species and 2.5% of top species.

2.3.3. Inferring trophic links

H. anomala and *S. glanis* clearly differ in their life cycle and maximum body size (1.5 cm and more than 200 cm, respectively) justifying a specific approach for each species. *H. anomala* rapidly reaches its adult body size (sexual maturity raised in less than 45 days; Kipp & Ricciardi 2007) while *S. glanis* grows slower (sexual maturity at more than 3 years and 80 cm; Alp *et al.* 2004). Consequently, we considered a unique average body size for *H. anomala* (1 cm), representing one nodes in the reconstructed food web, while 40 different body sizes of *S. glanis* (from 5 cm to 200

cm by 5 cm increment), representing 40 nodes in the reconstructed food web, were investigated to account for its ontogeny (Fig. 1a) in the same way as Bonnaffé *et al.* (2021).

The prey body size ranges (r) of all consumers in the species inventory (including the invaders) were inferred using the QRs from the aNM and allowed to identify all the potential trophic links among species pairs for the whole species inventory, summarized as a binary interaction matrix (Fig. 1b). The resulting trophic links were refined for each consumer (Fig. 1c) according to the habitat trait (i.e., strictly pelagic and strictly littoral species cannot trophically interact) and foraging ecology traits (i.e., piscivorous fish do not eat molluscs or primary producers). The refined trophic links were then weighted using a Gaussian probability density function in lines with Williams *et al.* (2010), allowing to retrieve the probability of a trophic link between consumer i and prey j to occur. The Gaussian probability density function allowed to distribute probabilities across each consumer feeding range r_i , so that the maximum probability was 0.95 found at c_i and probability declined along the feeding range until reaching minimal probabilities set at 0.1 for r_{imin} and r_{imax} (Fig. 1c). These trophic link probabilities were then used to generate 100 binary interaction matrices in which occurrences of trophic links (i.e., 1 in a binary matrix) were based on Bernoulli trials following the method of Pomeranz *et al.* (2020) and were expected to represent possible variabilities in consumer diets (Fig. 1d). These matrices included both alien species that were simultaneously considered as predator and as prey in the following analyses.

2.3.4. Characterizing trophic attributes

The trophic attributes of each invader were then evaluated using different diet metrics calculated from the 100 binary interaction matrices (Fig. 1d).

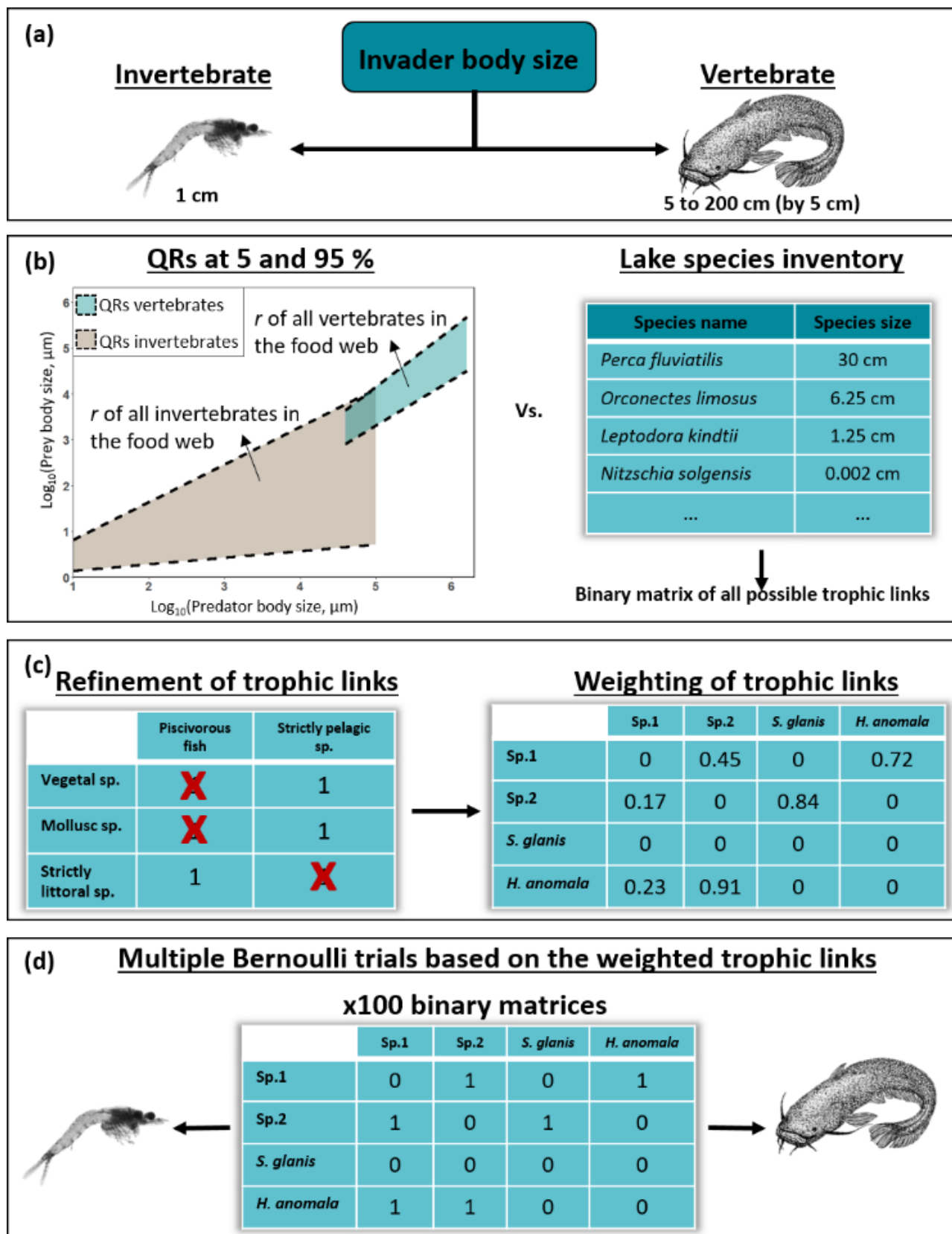


Figure 1: Workflow of the study. (a) Invader body sizes are defined. (b) The aNM provides inferred prey body size ranges that are confronted to the body size of the species inventory to get all putative trophic links. (c) Link refinement is applied to prune forbidden trophic links using a habitat trait and to account for a foraging trait (e.g., piscivorous fish do not eat macroalgae although it may be comprised in its feeding range). Remaining trophic links are weighted using a Gaussian probability density function. (d) Binary matrices are calculated based on the weighted trophic links using Bernoulli trials and metrics characterizing the trophic attributes of the invaders can be calculated considering invaders as predator and prey.

Their trophic generality (i.e., number of prey species) and their trophic vulnerability (i.e., number of predator species) were calculated to assess interspecific trophic links (Bersier *et al.* 2002). The trophic position of invaders (TP) was obtained as follows:

$$TP_{consumer} = 1 + mean(TP_{prey}) \text{ (eq. 1)}$$

with TP_{prey} is the trophic position of each single prey in the diet of the consumer and TP of primary producers set to 1 (Levine 1980). The diet overlap between both invaders was computed using the Pianka index to quantify the proportion of shared resources between invaders (Pianka 1974) applied to the weighted interaction matrix obtained from the Gaussian probability density function.

Prey lake habitats (i.e., strictly littoral, strictly pelagic or littoral/pelagic), prey body sizes and prey taxonomic categories (i.e., primary producers, zooplankton, invertebrates, fish) were considered to characterize the prey species the more likely to be consumed by both invaders. The same steps were processed when considering both invaders as possible prey for resident species to evaluate the characteristics of the predators the more likely to consume the invaders.

For *S. glanis*, the Shannon continuous index (prey body size diversity) and the prey body size evenness were calculated according to Quintana *et al.* (2016) and Bruçet *et al.* (2017) to inform on the prey body size structure along the *S. glanis* body size gradient as follows:

$$Shannon\ continuous = - \int_0^{+\infty} p_x(x) \log_2 p_x(x) dx \text{ (eq. 2)}$$

$$Shannon\ max = \left[\frac{1}{2} + \ln(\sqrt{2\pi} \sigma_{ln}) + m_{ln} \right] \text{ (eq. 3)}$$

$$Prey\ body\ size\ evenness = \frac{e^{Shannon\ continuous}}{e^{Shannon\ max}} \text{ (eq. 4)}$$

where $p_x(x)$ is the probability density function of prey body size x , m_{ln} and σ_{ln} are respectively the mean and the standard deviation of the Log-Normal distribution of prey body sizes.

Ontogenetic diet changes of *S. glanis* were explored by combining the proportions of prey lake habitats (i.e., % of littoral prey; % of pelagic prey; % of pelagic/littoral prey) and prey taxonomic categories (i.e., % of invertebrates; % of zooplankton; % of fish), the prey body size diversity and the prey body size evenness in a principal component analysis (PCA; Pearson 1901), in which all the metrics were standardized prior to the PCA analysis.

2.3.5. Changes in trophic links

Analyses of the changes in the trophic links at the whole food web scale were performed following two steps. The first step aimed at comparing the species vulnerability without and with both invaders in the food web by computing the trophic vulnerability of each species from the 100 binary matrices previously generated. It allowed to identify prey taxonomic category that could be the more disturbed by the predation of the new co-occurring invaders. Statistical differences were tested using Wilcoxon tests to evaluate significant changes with invaders.

The second step aimed at investigating potential future changes in trophic links proportions shared with each taxonomic category. The mean percentage (\pm SD) of trophic links between invaders (considered as prey and predators) and the resident species from each taxonomic category (i.e., primary producers, zooplankton, invertebrates and fish) was computed through two scenarios: (i) a food web including *H. anomala* and the current population body size spectrum of *S. glanis*; (ii) a food web including *H. anomala* and the “future” body size spectrum of *S. glanis*. The current population body size spectrum of *S. glanis* was reconstructed using the Llin method (log-linear method) (Daan *et al.* 2005; Edwards *et al.* 2017), where the log (number of individuals in body size classes) are related to the midpoint of the body size class intervals by a linear regression. This reconstruction was based on 231 individual measurements of *S. glanis* sampled

between 2017 and 2019 that ranged from 10 cm to 140 cm (Fig. S1A). For the reconstructed population, we considered a body size range from 1 cm to 200 cm (with body size classes of 5-cm intervals; Fig. S1B) corresponding to field observations by fishermen and represented a total of 1000 nodes introduced in the food web. The different steps of the aNM previously described were applied to this current population of *S. glanis* to investigate the proportion of species in each taxonomic category, possibly representing prey or predator for *S. glanis* considering the new 100 simulated binary interaction matrices.

The “future” population was characterized by a body size spectrum exhibiting higher proportions of large individuals to reflect the *S. glanis* population at a later stage of establishment (Kiyashko *et al.* 2006). This scenario was obtained by dividing by 2 the slope of the linear regression previously fitted with the Llin method (log-linear method), so that small individuals were less numerous compared to the current population (mean = - 11.2 ± 14.0 % of individuals in body size classes between 5 cm and 100 cm) while large individuals were more numerous (mean = + 49.6 ± 24.7% of individuals larger than 100 cm; Fig. S1B; Table S1), corresponding to proportions similar to observations in ecosystems where *S. glanis* is studied since 1988 (Faure & Tanzilli 2016). The aNM was then applied to this “future” population (composed of 1000 individuals) as previously described.

All statistical analyses were performed using R.3.5.1 (Team 2018) with the packages cheddar (Hudson 2019), SparseM (Koenker & Ng 2019), quantreg (Koenker 2019), igraph (Csárdi 2019), NetIndices (Kones *et al.* 2009), foodweb (Perdomo 2015), ggplot2 (Wickham 2016), mgcv (Wood 2017), FactoMineR (Le *et al.* 2008), factoextra (Kassambara & Mundt 2019).

Functions, R scripts and a simulated species inventory are available at:

https://github.com/chloevagnon/Multispecies_invasion to provide an application example of the elaborated functions applied in this study to get species attributes of one or several invaders.

2.4. Results

2.4.1. Trophic attributes of *H. anomala*

H. anomala considered as a predator had numerous prey species (mean trophic generality = 168.2 ± 8.6 prey species; Table 1) that mainly belonged to the pelagic habitat (95.4 ± 5.7 prey species) followed by prey from the littoral habitat (71.4 ± 5.0 species). Only 1.4 ± 0.9 of prey species relied on the pelagic/littoral habitat (Fig. 2a).

The aNM predicted that *H. anomala* would mostly forage on primary producers (67.9 ± 5.4 prey species) followed by zooplankton (22.4 ± 4.5 prey species) while the other taxonomic categories represented negligible fractions of its total diet (Fig. 2b). *H. anomala* was hence characterized by a rather low trophic position ($TP = 2.2 \pm 0.02$, Table 1).

The body size distribution of its prey clearly indicated a unimodal distribution (modal value = $49.5 \mu\text{m}$) and covered a body size range from $3.8 \mu\text{m}$ to $1900 \mu\text{m}$ (mean = $73.1 \pm 138.7 \mu\text{m}$; Fig. 2c).

When considered as a prey, *H. anomala* had a mean trophic vulnerability of 10.1 ± 2.2 (Table 1). Its predator were mostly fish (9.4 ± 2.1 species, including *S. glanis*), belonging to the littoral habitat (e.g., the freshwater blenny *Salaria fluviatilis*), the pelagic/littoral habitat (e.g., the roach *Rutilus rutilus*) and to the pelagic habitat (e.g., the whitefish *Coregonus lavaretus*; Fig. 2d). Few invertebrates were predicted to predate *H. anomala*, corresponding to an average of 0.3 ± 0.5 species (Fig. 2e). The predator body size range of *H. anomala* spanned from 8.0 cm (*Salaria fluviatilis*) to 40.0 cm (*S. glanis*; Fig. 2f).

Table 1: Trophic attributes for *Hemimysis anomala* and for small, intermediate and large *Silurus glanis* in Lake Bourget. Trophic vulnerability, trophic generality and trophic position are given as mean \pm SD and minimal and maximum values are provided in brackets.

Invaders	Lake compartment	Species metrics		
		Trophic Vulnerability	Trophic Generality	Trophic Position
<i>Hemimysis anomala</i>	Pelagic/Littoral	10.1 \pm 2.2 (5.0 – 15.0)	168.2 \pm 8.6 (148.0 – 192.0)	2.2 \pm 0.02 (2.1 – 2.2)
Small <i>S. glanis</i> (5-35 cm)	Pelagic/Littoral	12.6 \pm 0.7 (10.4 – 14.6)	32.7 \pm 1.2 (29.9 – 36.0)	3.2 \pm 0.03 (3.1 – 3.3)
Intermediate <i>S. glanis</i> (40-95 cm)	Pelagic/Littoral	0.5 \pm 0.2 (0.08 – 1.0)	12.3 \pm 0.7 (10.8– 13.9)	3.6 \pm 0.04 (3.5 – 3.7)
Large <i>S. glanis</i> (100-200 cm)	Pelagic/Littoral	0.0 \pm 0.0 (0.0 – 0.0)	26.1 \pm 0.5 (15.0 – 17.5)	4.1 \pm 0.02 (4.0 – 4.1)

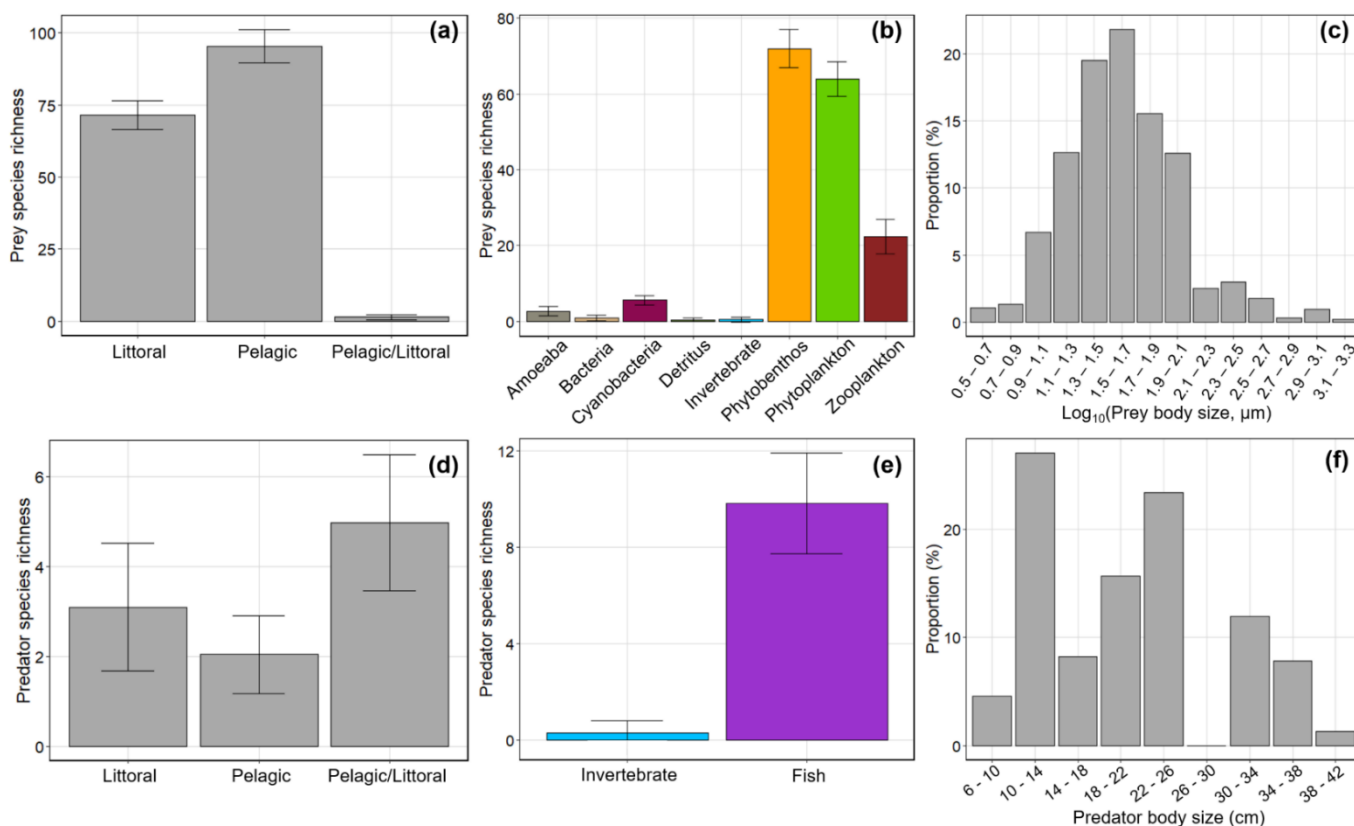


Figure 2: *Hemimysis anomala* as predator and prey in Lake Bourget. Prey and predators of *H. anomala* were segregated among lake habitats (a, d), taxonomic categories (b, e) and the prey/predator body size distributions were explored (c, f; note the \log_{10} x-axis in c). Values correspond to mean values calculated from the simulations of the 100 binary matrices and error bars correspond to the standard deviations.

2.4.2. Size-specific trophic attributes of *S. glanis*

The inferred diets for the 40 body sizes of *S. glanis* followed a general pattern synthesized by the PCA, explaining 63.6% of the total variance with the two first axes (i.e., 37.7% for PCA axis 1 and 25.9% for PCA axis 2; Fig. 3). PCA axis 1 was negatively correlated to the percentage of invertebrate species in diets (27.1% of contribution; Fig. S2) and positively correlated to the percentage of fish species in diets (26.9% of contribution; Fig. S2). This axis hence reflected a change in the taxonomic category of species inferred in *S. glanis* diets. Individual variations along PCA axis 2 were mostly due to variations in prey lake habitats, with the proportions of pelagic/littoral species (negatively correlated) and of littoral species (positively correlated) contributing at 32.1% and 24.6% to the axis, respectively (Fig. S2).

The Shannon continuous index and the evenness metrics increased with *S. glanis* body sizes in lines with an increased in prey body sizes accessible by large *S. glanis* individuals, but were not highly correlated with PCA axis 1 and 2 (Fig. S2).

S. glanis measuring between 5 cm and 35 cm had an average trophic generality of 32.7 ± 1.2 (Table 1), with an inferred diet mainly composed of invertebrates and zooplankton until measuring 30 cm (Fig. 4a). The individuals between 40 cm and 90 cm were predicted to forage on fewer prey species (12.3 ± 0.7 species prey), with a mixed diet including small fish and invertebrates. For individuals larger than 90 cm, an average of 26.1 ± 0.5 prey species was inferred, characterized by a high proportion of fish (i.e., including *S. glanis*) and a few large invertebrates such as crayfish.

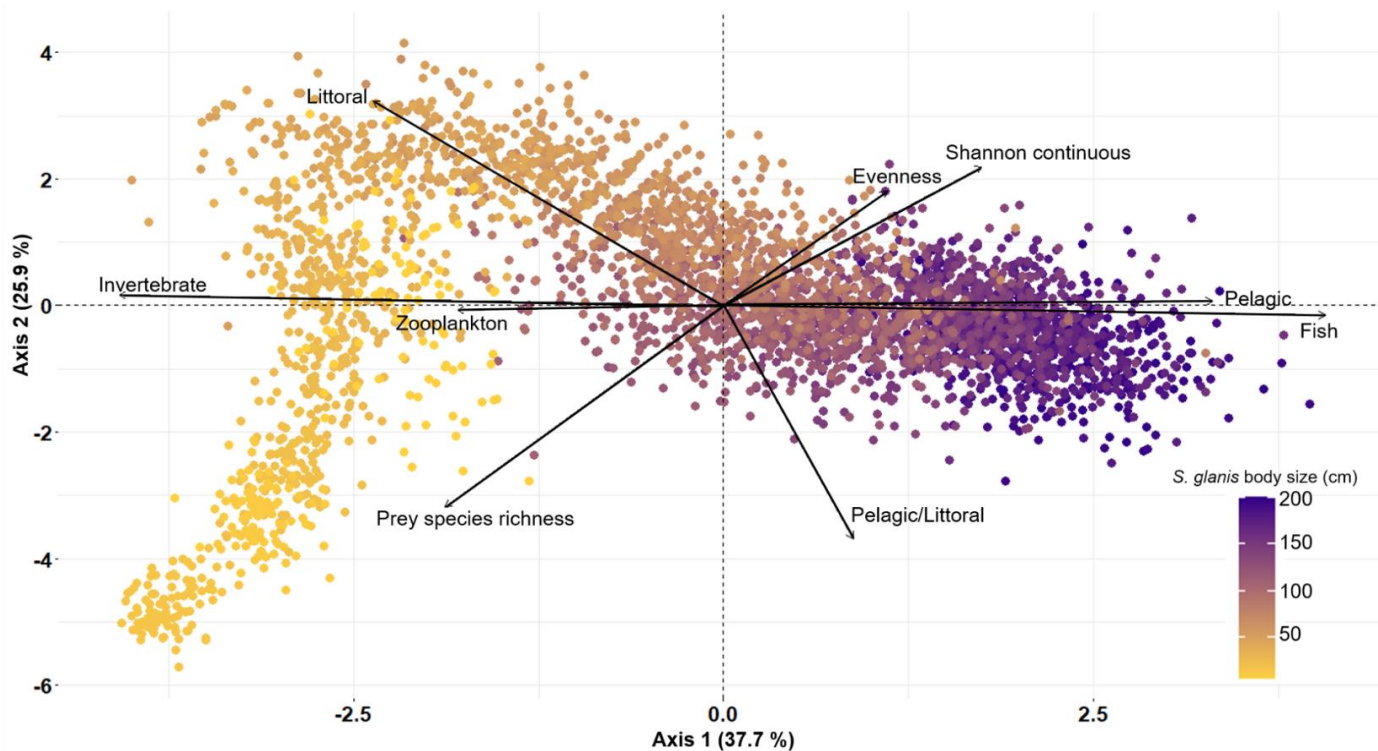


Figure 3: Principal component analysis (PCA) biplot highlighting *Silurus glanis* trophic characteristics. Diets are inferred from the simulation of the 100 binary interaction matrices for the 40 *S. glanis* body sizes (from 5 cm to 200 cm, by 5 cm increment). “Invertebrates”, “Zooplankton”, “Fish”, “Pelagic”, “Littoral” and “Pelagic/Littoral” are the percent composition of diets used to characterize prey species inferred in diets. The prey body size diversity (Shannon continuous index) and the prey body size evenness are also represented to inform on the prey body size structure along *S. glanis* body sizes. Points are colored according to *S. glanis* body sizes.

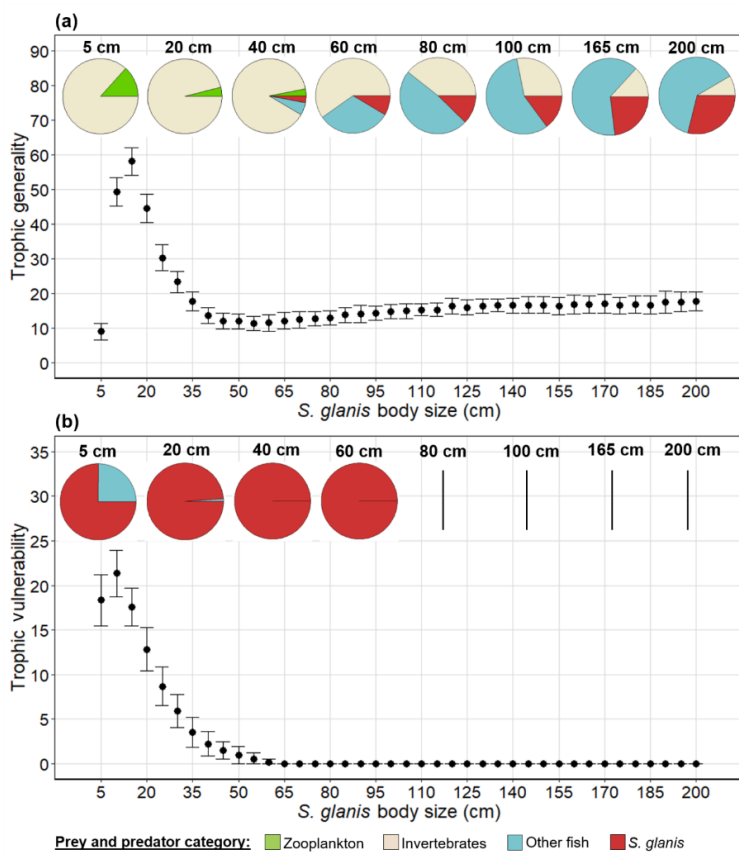


Figure 4: Trophic generality (a) and trophic vulnerability (b) along the body size gradient of *Silurus glanis*. Points are mean values and error bars correspond to the standard deviations both calculated from the 100 binary interaction matrices. Pie charts represent the mean relative proportions of categories of prey (a) and predators (b) for eight *S. glanis* body sizes presenting noticeable diet changes.

These results suggested a progressive diet shift from an invertebrate-based diet to a fish-based diet along ontogeny as underlined by the PCA (Fig. 3), associated with a decrease in the prey richness and an increase in the trophic position (Table 1). The trophic vulnerability of *S. glanis* progressively decreased with increasing body size, ranging from 21.3 ± 2.6 predator species for *S. glanis* of 10 cm to no predator for individuals larger than 60 cm (Fig. 4b; Table 1). *S. glanis* measuring between 25 cm and 60 cm were expected to be predated by large *S. glanis*.

Finally, the diet overlap computed using the Pianka index indicated a really restrained overlap between *S. glanis* and *H. anomala*. Only the smallest *S. glanis* (1 cm) comprised in the body size

gradient shared resources with *H. anomala* (Pianka index = 0.014) by having a diet partly composed of zooplankton species such as *Daphnia longispina*.

2.4.3. Changes in trophic links

The mean trophic vulnerability computed from the 100 binary matrices for each species highlighted that all the taxonomic categories undergone a significant increasing in their vulnerability after introducing both invaders (Wilcoxon test, p-values < 0.005; Table 2), except for detritus and bacteria (Wilcoxon test, p-values > 0.005; Table 2). Particularly, fish (e.g., percids and cyprinids), invertebrates (e.g., crayfish) and phytobenthos (e.g., diatoms) suffered from the increased predation pressure in presence of the 40 *S. glanis* and *H. anomala* (trophic vulnerability without/with invaders of +11, +4 and +3, respectively; Table 2).

This strong increase in trophic vulnerability for fish, invertebrates and primary producers was confirmed by the percentage of prey species in each taxonomic category considering both a current and a “future” establishment state of invaders (Fig. 5). On one hand, the aNM inferences suggested a high reliance of the current *S. glanis* population on invertebrates ($61.5 \pm 33.1\%$ of trophic links) and on all fish species ($32.8 \pm 33.1\%$ of trophic links) while *H. anomala* mainly relies on primary producers ($84.8 \pm 1.7\%$ of trophic links). On other hand, *H. anomala* represented a valuable resource for both resident species ($66.8 \pm 10.8\%$ of trophic links; Fig. 5) and *S. glanis* population ($30.4 \pm 10.1\%$ of trophic links). Large fish species such as Northern pikes (*Esox lucius*) could also consume small *S. glanis* in a restrained fraction ($0.3 \pm 1.0\%$ of trophic links).

The aNM inferences for a “future” establishment state still underlined a majority of invertebrates in the *S. glanis* population diet ($54.2 \pm 32.7\%$ of trophic links; Fig. 5) and highlighted an increased predation on fish species ($42.0 \pm 34.1\%$ of trophic links).

Table 2: Differences in the trophic vulnerability of the different species taxonomic categories considering the species inventory of Lake Bourget without invaders (“No invaders”) and with both invaders (“Invaders”). The trophic vulnerability is presented as mean ± SD estimated from the 100 binary matrices simulated from Bernoulli trials for each taxonomic category. Rows representing each taxonomic category are ordered by decreasing amplitude of changes. P-values were obtained from Wilcoxon tests and significant differences are in bold.

Taxonomic category	Mean trophic vulnerability				
	No invaders	Invaders	Mean difference	W	P-value
Fish	0.58 ± 0.95	11.52 ± 8.75	+ 10.94	638761	< 0.005
Invertebrates	6.64 ± 3.41	10.65 ± 4.06	+ 4.01	16647557	< 0.005
Phytobenthos	54.97 ± 18.32	58.42 ± 19.62	+ 3.45	63132321	< 0.005
Ciliates	43.25 ± 11.04	46.15 ± 11.65	+ 2.90	2317655	< 0.005
Amoeaba	43.50 ± 7.57	45.86 ± 8.09	+ 2.36	204431	< 0.005
Micro-zooplankton	19.46 ± 11.17	21.10 ± 11.99	+ 1.64	68961	< 0.005
Detritus	31.88 ± 31.27	33.40 ± 32.84	+ 1.52	18567	0.21
Cyanobacteria	21.19 ± 16.96	22.55 ± 18.13	+ 1.36	1704437	< 0.005
Phytoplankton	10.61 ± 9.74	11.83 ± 9.83	+ 1.22	68132572	< 0.005
Zooplankton	10.61 ± 9.74	11.83 ± 9.83	+ 1.22	973609	< 0.005
Bacteria	7.61 ± 11.27	8.00 ± 11.69	+ 0.39	969114	0.53

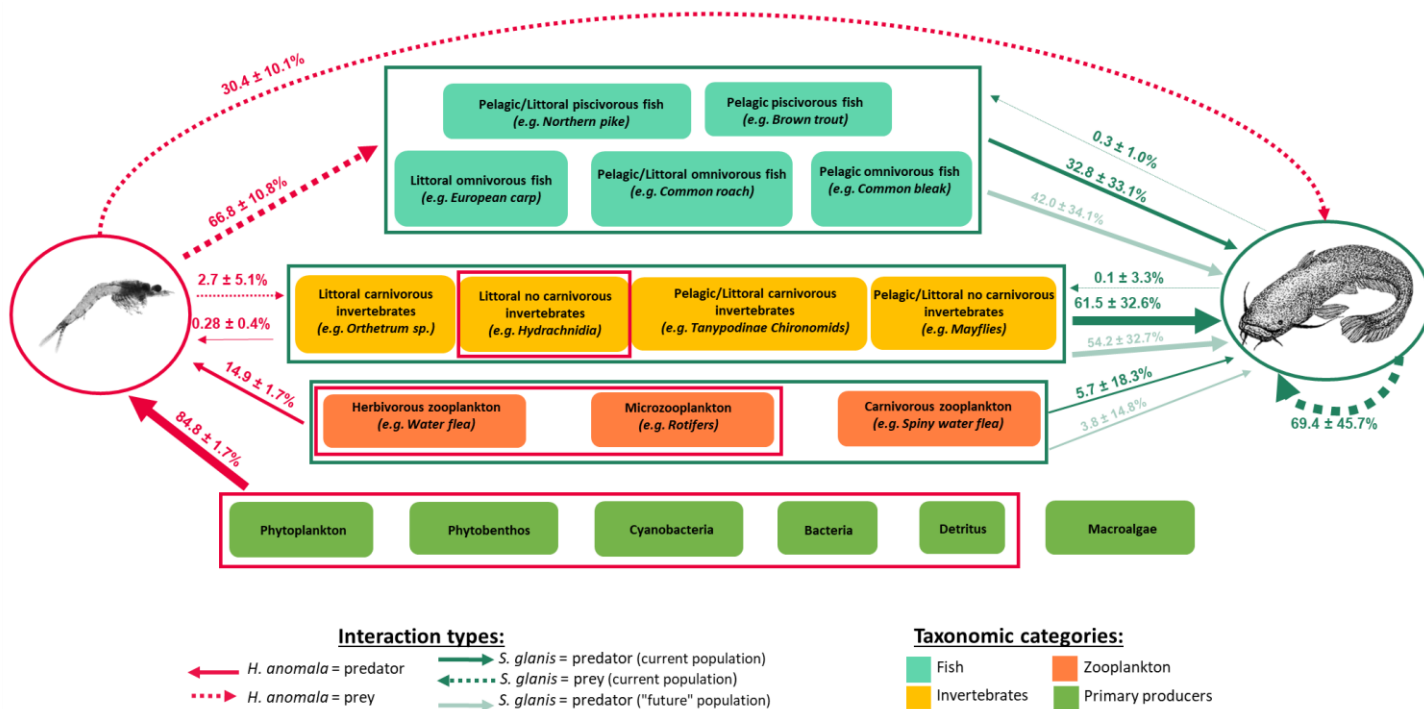


Figure 5: Synoptic of the inferred trophic links between the two invaders and the resident species in Lake Bourget. Arrow widths represent the percentage ± SD of trophic links with each taxonomic category obtained from the 100 binary interaction matrices for *Hemimysis anomala* (on the left) and *Silurus glanis* (on the right). Boxes represent the prey of *H. anomala* and *S. glanis*. The trophic links for the empirical population body size spectrum of *S. glanis* are represented in dark green while those for a “future” population (i.e., exhibiting a larger fraction of large individuals) are represented in light green.

2.5. Discussion

We reported a comprehensive assessment of the trophic links that two recent co-occurring invaders could share with the resident species in the largest natural French lake. Our approach necessitates two widely available data from biological monitoring and literature (i.e., species taxonomic category and body size) to infer interspecific trophic links and subsequently trophic attributes. It could thus be easily implemented in most freshwater ecosystems submitted to effective and/or recent multispecies invasions for which species inventories are available. Additionally, it enables identifying most likely prey species of a consumer using the weighting link procedure that may fruitfully complement recent methodologies requiring the identifications of plausible trophic interactions prior quantifying the impacts of invaders on resident species (Zhang *et al.* 2019; Calizza *et al.* 2021).

Species biomasses and/or abundances could not be considered in our study as these data were not available for most species while it could provide additional refinement (i.e., trophic link deletion) by accounting for neutral processes in the encounter between consumers and their prey (Canard *et al.* 2012; Pomeranz *et al.* 2019). Yet, species biomasses and/or abundances can be especially variable over time, making it difficult to be determined as fixed values. In this sense, the inferred trophic links shared by the two invaders with the resident community may be somewhat overestimated while representing plausible estimates over long time-scales.

2.5.1. Inferred vs. empirical diets of invaders

The trophic attributes estimated with the aNM for the two invaders closely matched those obtained from empirical data in Lake Bourget and in other ecosystems as detailed below. The diet of *H. anomala* inferred with the aNM included several hundreds of primary producers (86 % of its prey). This result may partly deviate from empirical diets

of adults *H. anomala* reported in the Honderd en Dertig reservoir (Netherlands), in Lough Derg (Ireland) or in the northeast shore of Seneca Lake (Geneva, NY), that underlined a major reliance on zooplankton and a lower reliance on phytoplankton (i.e., three times higher; Ketelaars *et al.* 1999; Pérez-Fuentetaja & Wuerstle 2014; Penk 2018). However, our results were in great accordance with *H. anomala* diet in Lake Ontario obtained from stomach contents and stable isotope analyses that highlighted a high reliance on primary producers (e.g., mean frequency of diatoms occurrence = 80%; Evans *et al.* 2018). Additionally, the same study reported a prey body size range (4 μm - 2.2 mm) strikingly similar to the one inferred with the aNM (3.8 μm - 1.9 mm). Lastly, the inferred rather low trophic position of *H. anomala* (TP = 2.2 \pm 0.02), characteristic of primary consumers, matched those derived from the stable isotope compositions of individuals recently sampled in Lake Bourget (TP = 2.4 \pm 0.11; Fig. S3).

The inferred diet of *S. glanis* included a wide taxonomic range of prey (e.g., ephemeroptera, crayfish, percids, cyprinids), corresponding in general between 15 and 25 inferred prey species in diets, and belonging to the different lake habitats (i.e., pelagic, littoral and both). This results are in accordance with diets described in Lake Bourget that highlighted more than 20 prey species from all the lake habitats and dominated by crayfish, perch and roach (Vagnon *et al.* submitted) which are also recurrent prey in diets of *S. glanis* populations in other ecosystems (Copp *et al.* 2009; Cucherousset *et al.* 2017). The progressive diet shift from invertebrates (from littoral habitat) to fish (from pelagic and pelagic/littoral habitats) was further in lines with ontogenetic diet shifts reported for this species in rivers and lakes (Carol *et al.* 2009; Syväranta *et al.* 2010; Alp 2017) as well as with analyses of some empirical diets of *S. glanis* sampled in Lake Bourget (Fig. S4). Interestingly, the decrease of prey richness in inferred diets and of the trophic generality along *S. glanis* body size, concomitant with its trophic position increasing,

suggested a potential trophic specialization along its propensity to piscivory.

2.5.2. Potential repercussions in Lake Bourget

The consequences of this multispecies invasion in Lake Bourget could be raised from the plausible trophic links inferred for the two invaders and from the identified trophic link changes. These species could interact with almost all species in the lake, from primary resources to pelagic fish of important economic values (e.g., whitefish) as underlined by the significant increase in the trophic vulnerability of species in all taxonomic categories. Their putative impacts would hence be likely additive, as their diets did not overlap significantly inducing modification in trophic links at different levels in the food web and thus the whole lake vulnerability. As an example, *Daphnia* sp., inferred as prey for both *H. anomala* and *S. glanis*, suffers of a biomass decline since 2009 although the total zooplanktonic biomass remains stable (Jacquet *et al.* 2018). Cladoceran zooplankton are appreciated prey of *H. anomala* as described in experiments and in European reservoirs (Ketelaars *et al.* 1999; Ricciardi *et al.* 2012; Dick *et al.* 2013; Sinclair *et al.* 2016). The decreasing pattern in *Daphnia* sp. biomass might hence be a premise of *H. anomala* effect appearing plausible in Lake Bourget during its reoligotrophication as mysids were underlined more disruptive for zooplanktons in nutrient-poor systems (Ricciardi *et al.* 2012).

Complementarily, the direct consumption by *S. glanis* of large invertebrates such as crayfish (key species in organic matter recycling and sediment oxygenation; Ruokonen *et al.* 2013) may cascade to the water quality modification. For instance, the introduction of the Tui chub (*Siphateles bicolor*) in Diamond lake (USA) caused a significant decrease in the macroinvertebrate diversity, associated with a progressive decline of water transparency (Eilers *et al.* 2007). In longer term, the possible water quality modification could result in the impediment of the current lake reoligotrophication and in an

alteration of the water supply, an important ecosystem service for human populations surrounding the lake (Lépinard *et al.* 2015).

Currently, the main concern regarding *S. glanis* is its possible impact on economically-valued fish such as the European whitefish (*Coregonus lavaretus*), representing on its own 50 to 100 tons harvested per year in Lake Bourget (i.e., ~ 1 M€ per year, unpublished data), and the aNM suggested a significant reliance of the current *S. glanis* population on all fish species. Large *S. glanis* (i.e., > 150 cm) were supposed to consume resident fish up to their adult body sizes (e.g., ~ 40 cm for whitefish), usually corresponding to size refugia from the resident predators of the lake (i.e., pike, pikeperch). This situation could be exacerbated over time as a strong increase in fish predation for a “future” scenario of establishment state was expected. This threat on adult resident fish supposed to have raised size refugia may progressively affect their population dynamics and the fishery yields in the Lake.

Alternatively, *H. anomala* could be predated by a large fraction of fish such as perch or whitefish (but also *S. glanis*) and may thus support fish production in lines with the initial motivations of its introduction in a bunch of ecosystems (Marty 2008). Such trophic vulnerability may also result in its potential regulation by the resident fish species. When considered as prey, *S. glanis* rapidly reaches size refugia from the resident consumers and the main consumers of individuals up to 60 cm would be the larger *S. glanis* in the population. Cannibalism for this species has already been described in the Rhône river (Faure & Tanzilli 2016) and in the Italian Lake Maggiore (De Santis & Volta 2021) and may promote self-regulation of the population, possibly tempering impacts on other fish populations. It also suggests that larger *S. glanis* could difficultly be regulated by other means than human management actions. The sexual maturity around 80 cm and the fish-based diet transition around 90 cm suggest that the impact of *S. glanis* on fish populations could be limited

through a functional management (Green & Grosholz 2020) by extracting individuals reaching 80-100 cm. Further, leaving a few larger individuals (> 150 cm) in regulation actions may efficiently regulate small individuals before their diet transition to piscivory (Faure & Tanzilli 2016).

Overall, the aNM may be a first step to embed trophic predictions/simulations and implement controls of biological invasion by providing plausible trophic attributes of invaders. It supplies early insights for the evaluation of the potential additive impacts resulting from multispecies invasion, seldomly considered in impact studies (Kuebbing *et al.* 2013). The management of invasive species also frequently questions the balance between positive/negative aspects of invasion and the benefits of conservation actions (Schlaepfer *et al.* 2011; Maron *et al.* 2013). The possibility to address alternative roles for invaders (i.e., as predator and as prey) using the aNM may strengthen a comprehensive assessment of the complex imbrication of several co-occurring invaders within the recipient ecosystem. Our approach may thus participate to reflexions regarding the early management of exotic and resident species especially in the recent phases of colonization, when monitoring data on exotic species are sparse while resident species inventories are available as it is the case in most ecosystems.

2.6. Acknowledgments

This research was funded by the region Auvergne-Rhône-Alpes (research program SILAC). We wanted to thank Arnaud Sentis (INRAE, Aix-en-Provence) for his constructive suggestions and fruitful comments during the manuscript elaboration.

3. Bibliographie

- Albouy, C., Archambault, P., Appeltans, W., Araujo, M.B., Beauchesne, D., Cazelles, K. *et al.* (2019). The marine fish food web is globally connected. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 1153-1161.
- Alp, A. (2017). Diet Shift and Prey Selection of the Native European Catfish, *Silurus glanis*, in a Turkish Reservoir. *Journal of Limnology and Freshwater Fisheries Research*, 3, 15-23.
- Alp, A., Kara, C. & Üyükçapar, H.M. (2004). Reproductive Biology in a Native European Catfish, *Silurus glanis* L., 1758, Population in Menzelet Reservoir. *Turkish Journal Veterinary and Animal Sciences*, 28, 613-622.
- Andersen, M.C., Adams H., Hope, B. & Powell, M. (2004). Risk Assessment for Invasive Species. *Risk Analysis*, 24, 787-793.
- Bersier, L.F., Banasek-Richter, C. & Cattin, M.C. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83, 2394-2407.
- Bonnaffé, W., Danet, A., Legendre, S. & Edeline, E. (2021). Comparison of size-structured and species-level trophic networks reveals antagonistic effects of temperature on vertical trophic diversity at the population and species level. *Oikos*, 130, 1297-1309.
- Brucet, S., Tavşanoğlu, Ü.N., Özen, A., Levi, E.E., Bezirci, G., Çakıroğlu, A.İ. *et al.* (2017). Size-based interactions across trophic levels in food webs of shallow Mediterranean lakes. *Freshwater Biology*, 62, 1819-1830.
- Calizza, E., Rossi, L., Careddu, G., Sporta Caputi, S. & Costantini, M.L. (2021). A novel approach to quantifying trophic interaction strengths and impact of invasive species in food webs. *Biological Invasions*, 23, 2093-2017.
- Carol, J., Benejam, L., Benito, J. & García-Berthou, E. (2009). Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages. *Fundamental and Applied Limnology* 174, 317-328.
- Castaldelli, G., Pluchinotta, A., Milardi, M., Lanzoni, M., Giari, L., Rossi, R. *et al.* (2013). Introduction of exotic fish species and decline of native species in the lower Po basin, north-eastern Italy. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23, 405-417.
- Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. *et al.* (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries*, 10, 252-282.
- Corrales, X., Katsanevakis, S., Coll, M., Heymans, J.J., Piroddi, C., Ofir, E. *et al.* (2019). Advances and challenges in modelling the impacts of invasive alien species on aquatic ecosystems. *Biological Invasions*, 22, 907-934.
- Costa-Pereira, R., Rudolf, V.H.W., Souza, F.L. & Araujo, M.S. (2018). Drivers of individual niche variation in coexisting species. *Journal of Animal Ecology*, 87, 1452-1464.
- Crystal-Ornelas, R. & Lockwood, J.L. (2020). The 'known unknowns' of invasive species impact measurement. *Biological Invasions*, 22, 1513-1525.
- Csárdi, G. (2019). Package 'igraph'. *R-project*.
- Cucherousset, J., Horiky, P., Slavík, O., Ovidio, M., Arlinghaus, R., Boulêtreau, S. *et al.* (2017). Ecology, behaviour and management of the European catfish. *Review in Fish Biology and Fisheries*, DOI: 10.1007/s11160-017-9507-9.
- Daan, N., Gislason, H., G. Pope, J. & C. Rice, J. (2005). Changes in the North Sea fish community: evidence of indirect effects of fishing? *ICES Journal of Marine Sciences*, 62, 177-188.
- David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, P.F., Chapuis, E. & Loeuille, N. (2017). Impacts of Invasive Species on Food Webs. In: *Networks of Invasion: A Synthesis of Concepts*, pp. 1-60.
- De Santis, V. & Volta, P. (2021). Spoiled for Choice during Cold Season? Habitat Use and Potential Impacts of the Invasive *Silurus glanis* L. in a Deep, Large, and Oligotrophic Lake (Lake Maggiore, North Italy). *Water*, 13, 2549.
- Dick, J.T.A., Gallagher, K., Avlijas, S., Clarke, H.C., Lewis, S.E., Leung, S. *et al.* (2013). Ecological impacts of an invasive predator explained and predicted by comparative functional responses. *Biological Invasions*, 15, 837-846.
- Edwards, A.M., Robinson, J.P.W., Plank, M.J., Baum, J.K., Blanchard, J.L. & Matthiopoulos, J. (2017). Testing and recommending methods for fitting size spectra to data. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 57-67.

- Eilers, J.M., Loomis, D., St. Amand, A., Vogel, A., Jackson, L., Kann, J. *et al.* (2007). Biological effects of repeated fish introductions in a formerly fishless lake: Diamond Lake, Oregon, USA. *Fundamental Applied Limnology*, 169, 265-277.
- Evans, T.M., Naddafi, R., Weidel, B.C., Lantry, B.F., Walsh, M.G., Boscarino, B.T. *et al.* (2018). Stomach contents and stable isotopes analysis indicate *Hemimysis anomala* in Lake Ontario are broadly omnivorous. *Journal of Great Lakes Research*, 44, 467-475.
- Faure, J.P. & Tanzilli, J.C. (2016). L'installation du silure dans le bassin du Rhône : bilan de trois décennies de suivi de l'espèce. In: *Fédération du Rhône et de la Métropole de Lyon pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique*, pp. 1-50.
- Frossard, V. & Fontvieille, D. (2018). What is the invasiveness of *Hemimysis anomala* (Crustacea, Mysidae) in the large deep Lake Bourget, France? *Hydrobiologia*, 814, 219-232.
- Frost, C.M., Allen, W.J., Courchamp, F., Jeschke, J.M., Saul, W.C. & Wardle, D.A. (2019). Using Network Theory to Understand and Predict Biological Invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 34, 831-843.
- García-Berthou, E. & Moreno-Amich, R. (2000). Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology*, 57, 29-40.
- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., Mouillot, D. & Freckleton, R. (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1083-1090.
- Green, S.J. & Grosholz, E.D. (2020). Functional eradication as a framework for invasive species control. *Frontiers in Ecology and Environment*, DOI:10.1002/fee.2277.
- Hudson, L. (2019). Package "cheddar". *R-Project*.
- Hudson, L.N., Emerson, R., Jenkins, G.B., Layer, K., Ledger, M.E., Pichler, D.E. *et al.* (2013). Cheddar: analysis and visualisation of ecological communities in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 99-104.
- Jackson, M.C., Wasserman, R.J., Grey, J., Ricciardi, A., Dick, J.T.A. & Alexander, M.E. (2017). Novel and Disrupted Trophic Links Following Invasion in Freshwater Ecosystems. In: *Networks of Invasion: Empirical Evidence and Case Studies*, pp. 55-97.
- Jacquet, S., Cachera, S., Crépin, L., Girel, C., Goulon, C., Guillard, J. *et al.* (2020). Résumé du suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2019 et sur le long terme. *Synthèse INRAE-CISALB*, 1-21.
- Jacquet, S., Cachera, S., Frossard, V., Girel, C., Goulon, C., Guillard, J. *et al.* (2018). Synthèse du suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2017. In: *Synthèse INRAE-CISALB-ARS*, 1-20.
- Kassambara, A. & Mundt, F. (2019). Package 'factoextra'. *R package version 1.0.6.*, <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>.
- Ketelaars, H.M., Lambregts-van de Clundert, F., Carpentier, C., Wagenvoort, A. & Hoogenboezem, W. (1999). Ecological effects of the mass occurrence of the Ponto-Caspian invader, *Hemimysis anomala* G.O. Sars, 1907 (Crustacea: Mysidacea), in a freshwater storage reservoir in the Netherlands, with notes on its autecology and new records. *Hydrobiologia*, 394, 233-248.
- Kipp, R.M. & Ricciardi, A. (2007). *Hemimysis anomala*. *Factsheet, Great Lakes Aquatic Nonindigenous Species Information System (GLANSIS)*, NOAA.
- Kiyashko, V.I., Osipov, V.V. & Slyn's'ko, Y.V. (2006). Size-age characteristics and population structure of *Clupeonella cultriventris* at its naturalization in the Rybinsk Reservoir. *Journal of Ichthyology*, 46, 64-73.
- Koenker, R. (2019). Package 'quantreg'. *R-project*.
- Koenker, R. & Ng, P. (2019). SparseM: Sparse Linear Algebra. *R package version 1.78.* <https://CRAN.R-project.org/package=SparseM>.
- Kones, J.K., Soetaert, K., van Oevelen, D. and J.Owino (2009). Are network indices robust indicators of food web functioning? a Monte Carlo approach. *Ecological Modelling*, 220, 370-382.
- Krumsick, K.J. & Fisher, J.A.D. (2019). Spatial and ontogenetic variation in isotopic niche among recovering fish communities revealed by Bayesian modeling. *PLoS One*, 14, e0215747.
- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A. & Simberloff, D. (2013). Current mismatch between research and conservation efforts: The need to study co-occurring invasive plant species. *Biological Conservation*, 160, 121-129.
- Le, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1-18.

- Lépinard, C., Ramseier, S. & Michal, P. (2015). Importance économique et usages. In: *Le Tour des Grands Lacs Alpains Naturels en 80 questions* (ed. GRAIE). Zone Atelier Bassin du Rhône, pp. 95-118.
- Levine, S. (1980). Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 83, 195-207.
- Maron, M., Rhodes, J.R. & Gibbons, P. (2013). Calculating the benefit of conservation actions. *Conservation Letters*, 6, 359-367.
- Marty, J. (2008). Biological Synopsis of the Bloody Red Shrimp (*Hemimysis anomala*). Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences, pp. 1-36.
- Marty, J., Bowen, K., Koops, M. & Power, M. (2010). Distribution and ecology of *Hemimysis anomala*, the latest invader of the Great Lakes basin. *Hydrobiologia*, 647, 71-80.
- Novakowski, G.C., Hahn, N.S. & Fugi, R. (2008). Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology*, 6, 567-576.
- Pearson, K. (1901). On Lines and Planes of Closest Fit to Systems of Points in Space. *Philosophical Magazine*, 2.
- Penk, M., Saul, W.C., Dick, J.T.A., Donohue, I., Alexander, M.E., Linzmaier, S. *et al.* (2017). A trophic interaction framework for identifying the invasive capacity of novel organisms. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1786-1794.
- Penk, M.R., Donohue, I., Irvine, K. (2018). Temporally variable niche overlap and competitive potential of an introduced and a native mysid shrimp. *Hydrobiologia*, 823, 109-119.
- Perdomo, G. (2015). Package 'foodweb'. version 1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=foodweb>
- Pérez-Fuentetaja, A. & Wuerstle, J. (2014). Prey size selection and feeding ecology of an omnivorous invader: *Hemimysis anomala*. *Journal of Great Lakes Research*, 40, 257-264.
- Pianka, E.R. (1974). Niche Overlap and Diffuse Competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 71, 2141-2145.
- Pomeranz, J.P.F., Thompson, R.M., Poisot, T., Harding, J.S. & Lecomte, N. (2019). Inferring predator-prey interactions in food webs. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 356-367.
- Pomeranz, J.P.F., Wesner, J.S. & Harding, J.S. (2020). Changes in stream food-web structure across a gradient of acid mine drainage increase local community stability. *Ecology*, 101, e03102.
- Portalier, S.M.J., Fussmann, G.F., Loreau, M. & Cherif, M. (2019). The mechanics of predator-prey interactions: first principles of physics predict predator-prey size ratios. *Functional Ecology*, 33, 323-334.
- Preston, D., Henderson, J.S. & Johnson, P.J. (2012). Community ecology of invasions: direct and indirect effects of multiple invasive species on aquatic communities. *Ecology*, 93, 1254-1261.
- Quintana, X.D., Egozcue, J.J., Martínez-Abella, O., López-Flores, R., Gascón, S., Brucet, S. *et al.* (2016). Update: A non-parametric method for the measurement of size diversity, with emphasis on data standardization. The measurement of the size evenness. *Limnology and Oceanography: Methods*, 14, 408-413.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Reum, J.C.P., Holsman, K.K., Aydin, K.Y., Blanchard, J.L. & Jennings, S. (2018). Energetically relevant predator-prey body mass ratios and their relationship with predator body size. *Ecology and Evolution*, 9, 201-211.
- Ricciardi, A., Avlijas, S. & Marty, J. (2012). Forecasting the ecological impacts of the *Hemimysis anomala* invasion in North America: Lessons from other freshwater mysid introductions. *Journal of Great Lakes Research*, 38, 7-13.
- Rimet, F., Anneville, O., Barbet, D., Chardon, C., Crépin, L., Domaizon, I. *et al.* (2020). The Observatory on LAKes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public. *Journal of Limnology*, 79.
- Ruokonen, T.J., Kiljunen, M., Karjalainen, J. & Hämäläinen, H. (2013). Invasive crayfish increase habitat connectivity: a case study in a large boreal lake. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 407, 08.
- Sanchez-Hernandez, J., Nunn, A.D., Adams, C.E. & Amundsen, P.A. (2019). Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, 94, 539-554.
- Schlaepfer, M., Sax, D. & Olden, J. (2011). The Potential Conservation Value of Non-Native Species. *Conservation Biology*, 25, 428-437.

- Sinclair, J., Arnott, S. & Cox, A. (2016). The quick and the dead: copepods dominate as cladocerans decline following invasion by *Hemimysis anomala*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73, DOI: 10.1139/cjfas-2015-0111.
- Sun, J., Rudstam, L.G., Boscarino, B.T., Walsh, M.G. & Lantry, B.F. (2013). Laboratory-derived temperature preference and effect on the feeding rate and survival of juvenile *Hemimysis anomala*. *Journal of Great Lakes Research*, 39, 630-636.
- Syväranta, J., Cucherousset, J., Kopp, D., Crivelli, A., Céréghino, R. & Santoul, F. (2010). Dietary breadth and trophic position of introduced European catfish *Silurus glanis* in the River Tarn (Garonne River basin), southwest France. *Aquatic Biology*, 8, 137-144.
- Vagnon, C., Bazin, S., Cattaneo, F., Goulon, C., Guillard, J. & Frossard, V. (submitted). The opportunistic trophic behavior of the European catfish (*Silurus glanis*) in a newly colonized large peri-Alpine lake. *Submitted to Ecology of Freshwater Fish*.
- Vagnon, C., Cattaneo, F., Goulon, C., Grimardias, D., Guillard, J. & Frossard, V. (2021). An allometric niche model for species interactions in temperate freshwater ecosystems. *Ecosphere*, 12, e03420.
- Walsh, J.R., Carpenter, S. R., Vander Zanden, M. J. (2016). Invasive species triggers a massive loss of ecosystem services through a trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 113, 4081-4085.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Williams, R.J., Anandanadesan, A. & Purves, D. (2010). The probabilistic niche model reveals the niche structure and role of body size in a complex food web. *PLoS One*, 5, e12092.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180-183.
- Wittmann, K. & Ariani, A. (2009). Reappraisal and range extension of non-indigenous *Mysidae* (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France. *Biological Invasions*, 11, 401-407.
- Wood, S. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition)*. Chapman and Hall / CRC.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A. *et al.* (2005). Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 402-409.
- Zhang, H., Rutherford, E.S., Mason, D.M., Wittmann, M.E., Lodge, D.M., Zhu, X. *et al.* (2019). Modeling potential impacts of three benthic invasive species on the Lake Erie food web. *Biological Invasions*, 21, 1697-1719.

4. Annexes

Part 1. Reconstruction of the *Silurus glanis* population body size spectrum in Lake Bourget.

S. glanis were sampled in Lake Bourget between 2017 and 2019 by professional and recreational fishermen and covered a body size range from 10 cm to 140 cm ($n = 231$). They were aggregated in body size classes of 5-cm intervals (Fig. S1A). We used the method of “Llin” to estimate the size spectrum of the current population based on the linear regression between the log (number of individuals in body size classes) and the midpoint of body size intervals (Daan et al. 2005; Edwards et al. 2017). The number of individuals was thus predicted for the midpoint of body size classes between 0-5cm and 195-200 cm (5-cm intervals) and transformed into proportions. These estimated proportions were used to reallocate 1000 individuals among the different body size classes (Fig. S1B).

Individual body sizes were then simulated using a uniform distribution with $n =$ number of individuals in the body size class, $\min =$ minimal bound of the body size class, $\max =$ maximum bound of the body size class to predict their diet with the aNM.

We then simulated a scenario of changes in the body size structure of the population by dividing by 2 the slope of the “Llin” linear model to represent a population size spectrum with a higher proportion of large individual (> 100 cm) and lower proportions of small individuals possibly regulated by both predation/cannibalism and the carrying capacity of the ecosystem. This population body size spectrum is expected to represent a possible “future” population of *S. glanis* at a later stage of establishment (Fig. S1B). We repeated the steps previously described for the current population to obtain number of individuals in each body size class.

The percentage of variations in proportion of individuals in each body size class between the current population and the “future” population are provided in Table S1.

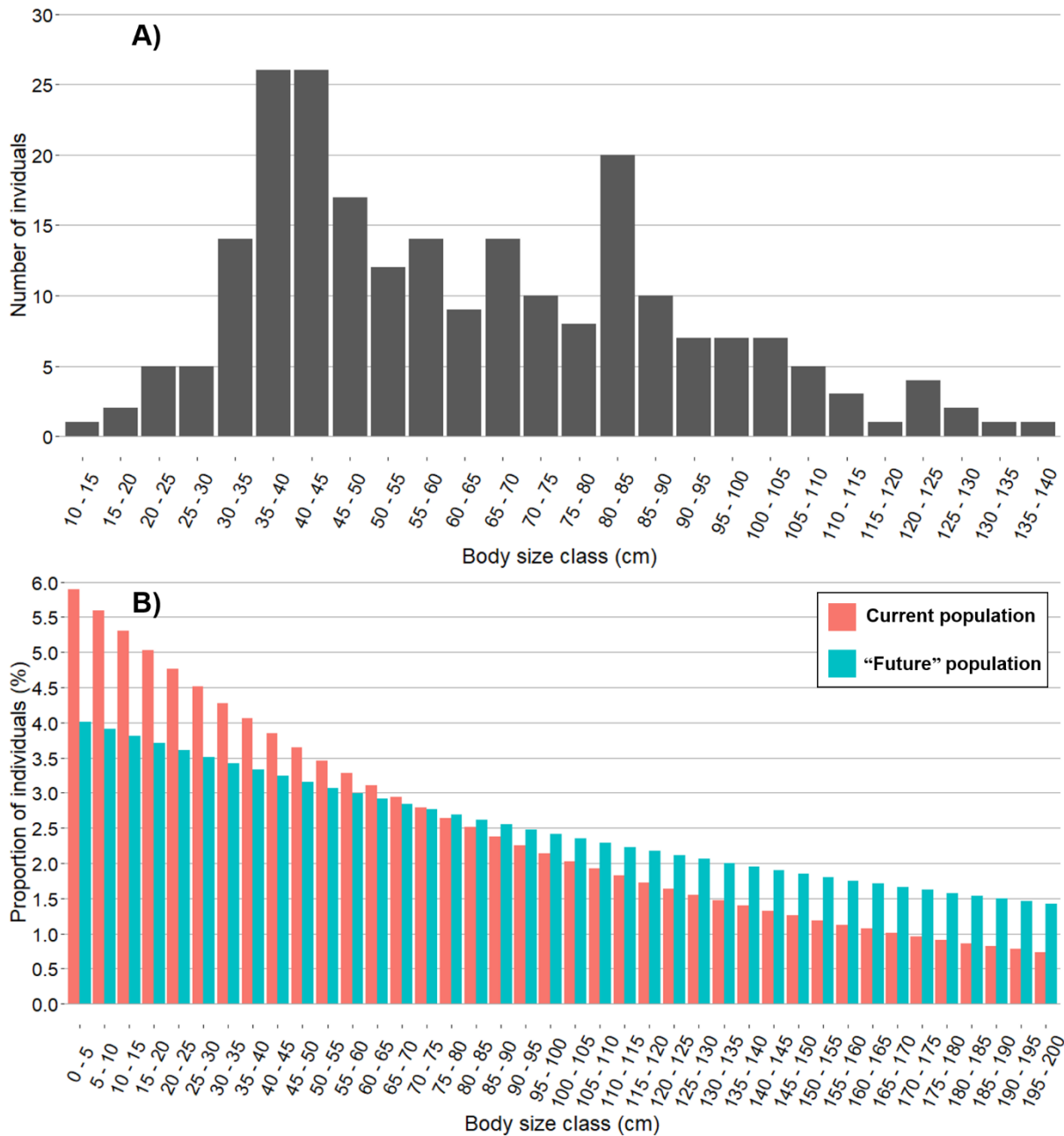


Figure S1. Barplots showing (A) the empirical size spectrum of the *S. glanis* population in Lake Bourget, (B) the reconstructed current population size spectrum (pink bars) and a possible “future” population body size spectrum with lower proportions of small individuals and higher proportions of large individuals (blue bars).

Table S1. Percentage of variations in proportions of individuals in each body size class in the current population and in the “future” population.

Body size class (cm)	Percentage of variation (%)
0 - 5	-31.92
5 - 10	-30.08
10 - 15	-28.18
15 - 20	-26.24
20 - 25	-24.25
25 - 30	-22.20
30 - 35	-20.09
35 - 40	-17.93
40 - 45	-15.71
45 - 50	-13.43
50 - 55	-11.08
55 - 60	-8.68
60 - 65	-6.21
65 - 70	-3.67
70 - 75	-1.06
75 - 80	1.62
80 - 85	4.37
85 - 90	7.19
90 - 95	10.09
95 - 100	13.07
100 - 105	16.13
105 - 110	19.27
110 - 115	22.50
115 - 120	25.82
120 - 125	29.22
125 - 130	32.72
130 - 135	36.31
135 - 140	39.99
140 - 145	43.79
145 - 150	47.68
150 - 155	51.67
155 - 160	55.78
160 - 165	59.99
165 - 170	64.32
170 - 175	68.77
175 - 180	73.34
180 - 185	78.03
185 - 190	82.85
190 - 195	87.79
195 - 200	92.88

Part 2. Correlations between the predictor variables of *Silurus glanis* diet composition and the PCA axes.

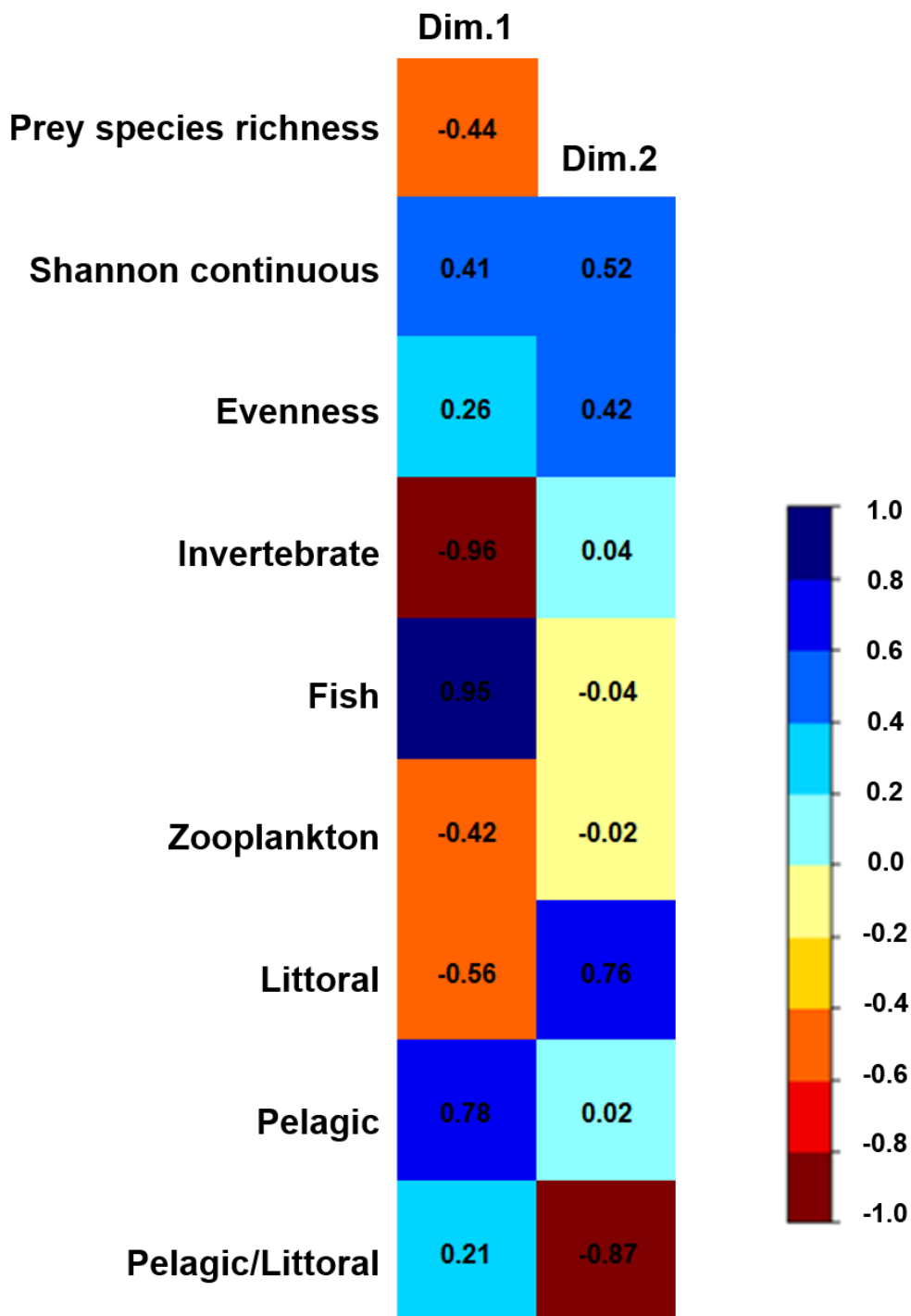


Figure S2. Correlation plot of the predictor variables (in rows) and the two first axes of the PCA (in column). The color gradient corresponds to the value of the correlation coefficient. *S. glanis* diets were inferred from the simulation of the 100 binary interaction matrices for the 40 body sizes of *S. glanis*. “Invertebrates”, “Zooplankton”, “Fish”, “Pelagic”, “Littoral” and “Pelagic/Littoral” are percent composition of diets used to characterize prey species inferred in diets. The prey body size diversity (Shannon continuous index) and the prey body size evenness inform on the prey body size structure along *S. glanis* body sizes.

Part 3. Trophic position of *Hemimysis anomala* in Lake Bourget derived from empirical carbon and nitrogen stable isotope compositions.

Carbon and nitrogen stable isotope contents of *H. anomala* from Frossard and Fontvieille (2018) were used to infer the trophic position (TP) of *H. anomala* population based on the Bayesian framework proposed by Quezada-Romegialli *et al.* (2018). Briefly, sampling of *H. anomala* was performed in Lake Bourget with a hand-operated suction pump of 200 μm mesh size. Zooplankton was collected with a net of 150 μm mesh size to characterize the pelagic resources. Gastropods and mayflies were sampled with a Surber net of 500 μm mesh size to characterize the littoral resources. Pelagic and littoral resources were considered as the two baselines in the Bayesian computing. Trophic enrichment factors (TEF) of $1 \pm 1\text{‰}$ was considered for $\delta^{13}\text{C}$ and a TEF of $2.2 \pm 1\text{‰}$ (McCutchan *et al.* 2003) and $3.4 \pm 1\text{‰}$ (Vander Zanden & Rasmussen 2001) were tested for $\delta^{15}\text{N}$.

The littoral resource was ^{13}C -enriched and ^{15}N -depleted contrary to the pelagic characterized by ^{13}C -depleted isotope values and high $\delta^{15}\text{N}$ values, allowing a consistent discrimination of the two baselines (Fig. S3A). *H. anomala* population was characterized by a non-negligible variability for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. The *H. anomala* trophic positions were higher considering $\text{TEF} = 2.2\text{‰}$ than considering 3.4‰ yet the derived TP remained similar with median values of 2.45 and 2.35 respectively (Fig. S3B). By averaging all simulated TP, the global trophic position of *H. anomala* in Lake Bourget was estimated as 2.39 ± 0.11 .

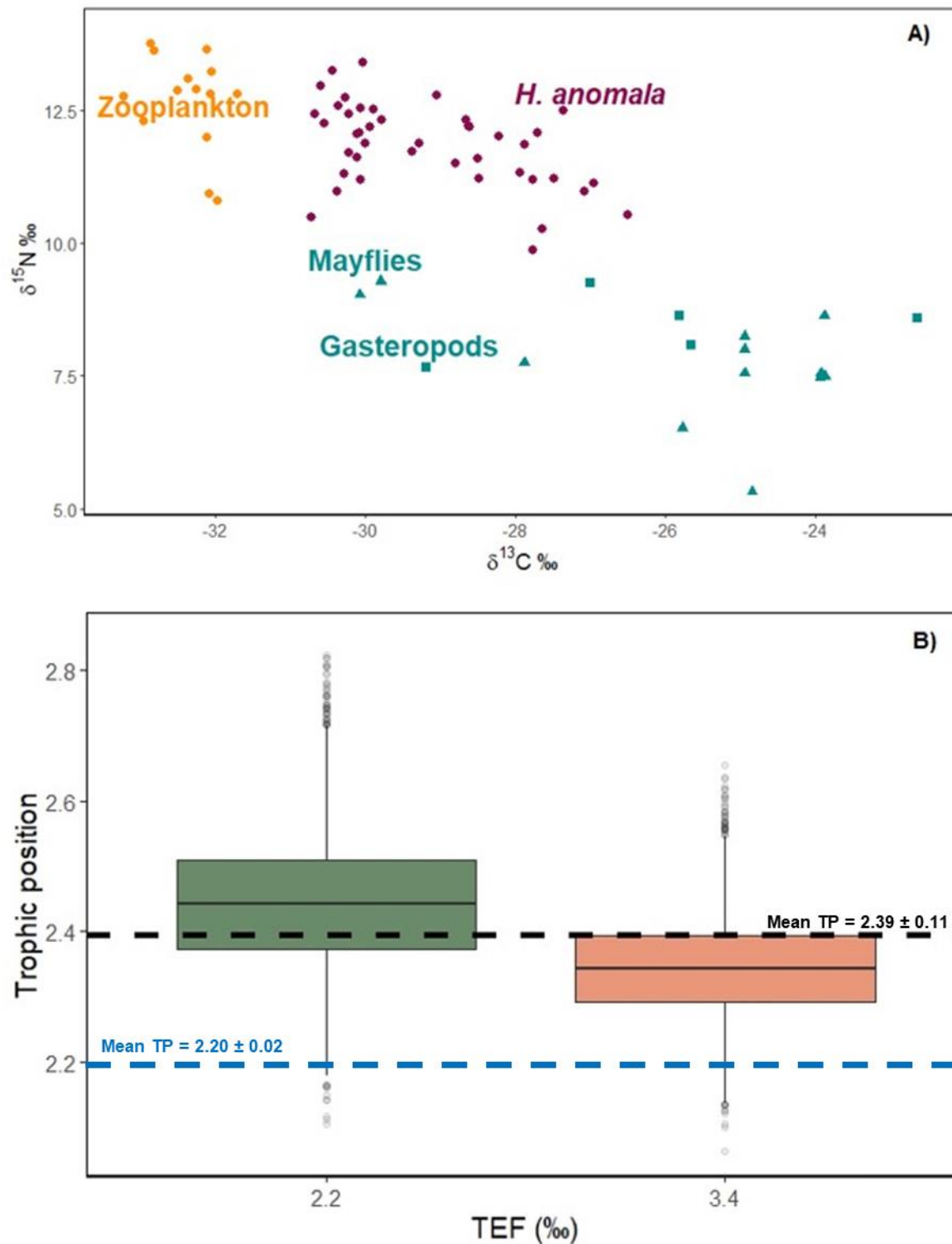


Figure S3. Isotopic space of *H. anomala* (in purple), littoral (blue) and pelagic resources (in orange) (A). The Bayesian estimates of the trophic positions for *H. anomala* computed using different trophic enrichment (B). The mean trophic position estimated from stable isotopes are represented in black (dashed lines) and the trophic position inferred with the aNM is represented in blue (dashed lines).

Part 4. Ontogenetic shift in empirical diets of *Silurus glanis* in Lake Bourget.

The stomach content of 115 individuals (body size between 12 cm and 137 cm) captured between 2017 and 2019 (from May to September) were analyzed. Three body size classes were considered: small ([12 cm, 40 cm]; n = 19), intermediate ([40 cm, 90 cm]; n = 78) and large (≥ 90 cm; n = 18) and the differences between the proportion of fish and invertebrates in diets of each body size class was tested with Kruskal-Wallis tests. Complementarily, the influence of the body size on the proportion of fish and invertebrates found in stomach contents was investigated at an individual-level (i.e., individuals not pooled within body size classes) using general additive models (GAMs) considering a negative binomial distribution.

Significant differences in the proportions of fish in diets among body size class were found (Kruskal Wallis test, p-value < 0.05; Fig. S4A) and median values of fish proportions showed high differences between small and large individuals (Small = 0.0%, Intermediate = 14.32% and Large = 66.74%). Consequently, the proportion of fish tended to significantly increase with body size. The use of individual body size provided similar results (GAM, p-value < 0.05; Fig. S4B) although only a restricted fraction of the deviance was captured (3.45%).

Differences between proportions of invertebrates in diets among body size class were less significant (Kruskal Wallis test, p-value = 0.05; Fig. S4A) while median values were higher for small than for large individuals (Small = 100.00%, Intermediate = 66.72% and Large = 3.81%). The proportion of invertebrates in diets tended to significantly decrease with body size (GAM, p-value < 0.05; Fig. S4C) despite a restricted fraction of the total deviance could be explained (4.35%). Large individuals still consume invertebrates (e.g., crayfish) that could explain the weak relationships between body size and proportion of fish and invertebrates *sensus lato* in *S. glanis* diets.

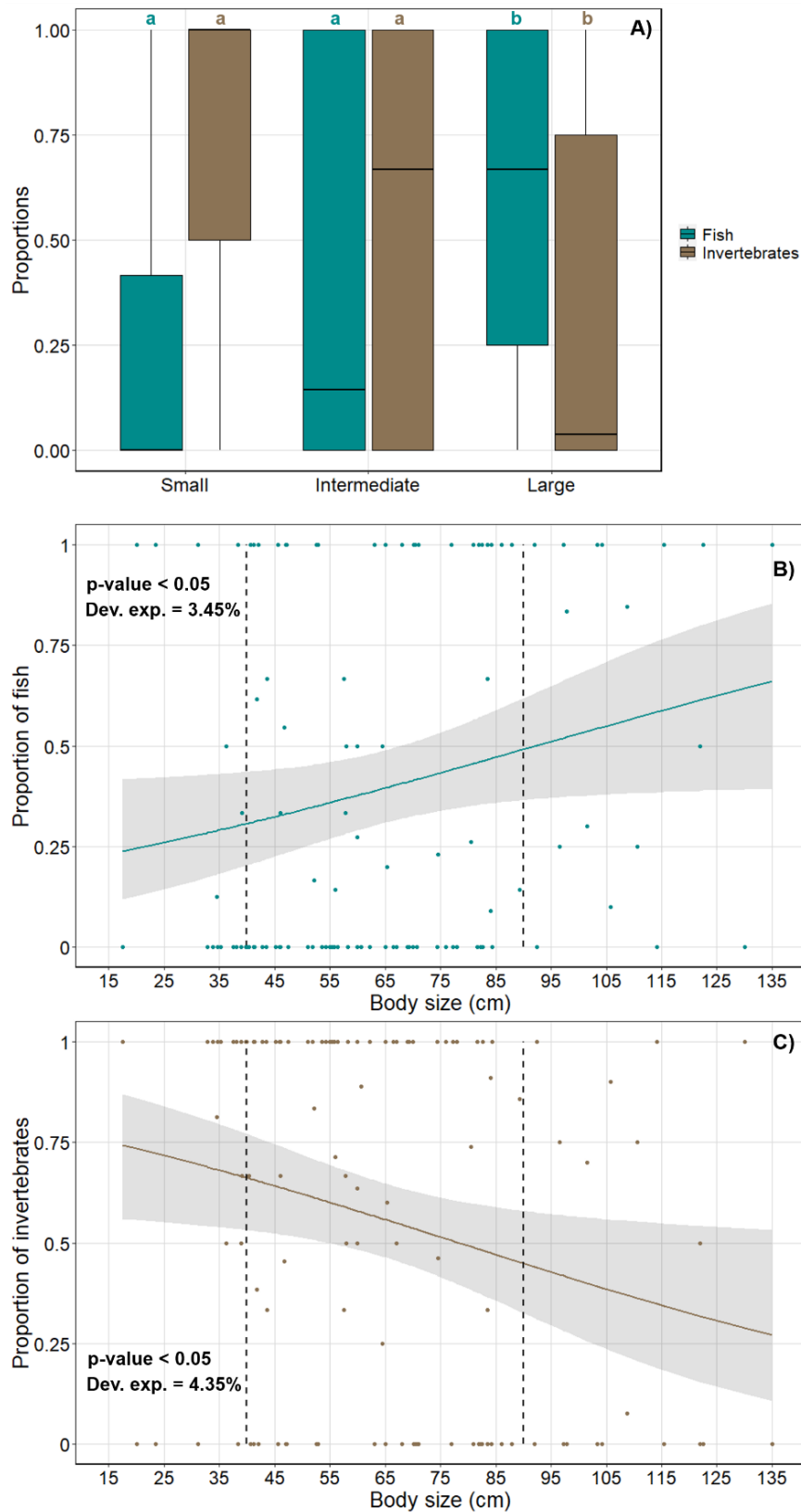
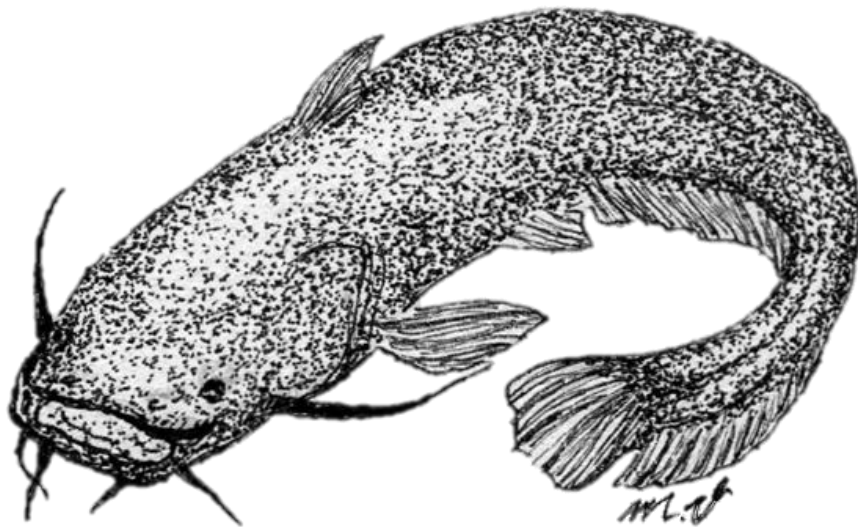


Figure S4. Fish and invertebrate proportions in *S. glanis* diets for the three body size classes (A) and fitted relationships according to individual body sizes (B & C). Points represent the individual empirical proportions of fish (B) and invertebrate (C) in *S. glanis* diets. Ribbons correspond to the standard error and dashed vertical lines are the limits of body size classes: small, intermediate and large.

Literature cited in Supplementary Information:

- Daan, N., Gislason, H.G., Pope, J.C., Rice, J. (2005) Changes in the North Sea fish community: evidence of indirect effects of fishing? *ICES Journal of Marine Sciences* 62,177-188
- Edwards, A.M., Robinson, J.P.W., Plank, M.J., Baum, J.K., Blanchard, J.L., Matthiopoulos, J. (2017) Testing and recommending methods for fitting size spectra to data. *Methods in Ecology and Evolution*, 8,57-67
- Frossard, V. & Fontvieille, D. (2018) What is the invasiveness of *Hemimysis anomala* (Crustacea, Mysidae) in the large deep Lake Bourget, France? *Hydrobiologia*, 814, 219-232
- McCutchan, J., Lewis, W., Kendall, K., McGrath, C. (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378-390
- Quezada-Romegialli, C., Jackson, A.L., Hayden, B., Kahilainen, K.K., Lopes, C., Harrod, C., Golding, N. (2018) tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1592-1599
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J. (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46, 2061-2066

CHAPITRE 4



« Un grain dans la balance déterminera quel individu vivra et qui mourra - quelle variété ou quelle espèce augmentera en nombre et laquelle diminuera ou finira par s'éteindre. »

Charles Darwin

CHAPITRE 4. Variations d'abondances en présence du silure dans les lacs périalpins

1. Présentation du chapitre

Problématique : la reconstitution des réseaux trophiques statiques permet d'identifier de manière qualitative quels niveaux trophiques ou espèces seraient susceptibles d'être plus impactés le long d'un gradient de taille de silures comme vu précédemment dans le Chapitre 3. En revanche, les variations temporelles d'abondances en réponse à la présence du silure ne peuvent être mesurées que par l'utilisation de modèles dynamiques pouvant être couplés aux réseaux trophiques statiques. Cette approche permet de renseigner sur la nature des impacts engendrés (positifs ou négatifs) et leur amplitude ainsi que sur les type d'interactions (directes ou indirectes) à leur origine en considérant une dimension temporelle.

Méthodologie : l'aNM (Chapitre 2) a été appliqué à un ensemble de regroupement d'espèces ($n = 58$) communes aux lacs périalpins afin de reconstituer un réseau trophique non-envahi. Un gradient de tailles de silures a été créé (5 cm à 200 cm) et chaque silure a été intégré indépendamment dans le réseau trophique non-envahi afin d'identifier trois tailles de silures induisant les plus grandes variations dans la structure du réseau mesurées par le biais de la connectance. Un modèle dynamique multi-spécifique, paramétré allométriquement, a été couplé aux liens trophiques inférés par l'aNM afin de simuler les variations d'abondances des 58 groupes d'espèces selon les trois scénarios de taille de silures (40 cm, 85 cm et 150 cm). Les extinctions et les différences d'abondance relative (c.-à-d. variations avec et sans silure) ont été étudiées pour caractériser l'impact des silures dans le réseau trophique au cours du temps. La valeur médiane des différences d'abondances avec ou sans silure (*MRAD*) a permis d'identifier et de quantifier les impacts négatifs ($MRAD < 0$) et positifs des silures ($MRAD > 0$). Enfin, les types d'interactions à l'origine des impacts ont été identifiés selon trois catégories : prédation (interaction directe), compétition et cascade trophique (interactions indirectes).

Principaux résultats : selon les scénarios, les groupes d'espèces impactés et l'amplitude des impacts diffèrent. En effet, l'amplitude des valeurs médianes des différences d'abondances (*MRAD*) était supérieure en présence du silure de 85 cm, suivi du silure de 40 cm puis du silure de 150 cm, suggérant de plus forts effets causés par des silures de taille moyenne. De manière générale, les impacts négatifs seraient exercés sur les groupements d'espèces prédatés (interaction directe) ou en compétition avec les silures (interactions indirectes). En revanche, des interactions indirectes avec des espèces aux positions trophiques bien inférieures à celle des silures ont été identifiées en plus grand nombre et avec de plus fortes répercussions positives que négatives. L'enchaînement d'impacts négatifs et positifs sur les abondances des espèces de différents niveaux trophiques sont caractéristiques des cascades trophiques « top-down » et pourrait attester du rôle des silures dans la structuration du réseau trophique en tant que prédateur apical sans pour autant représenter un danger significatif pour les espèces résidentes (c.-à-d. extinctions indépendantes de la présence et des tailles des silures considérés et forts effets positifs).

Valorisation : Ce chapitre fait l'objet d'un article à soumettre à *Ecology letters*.

2. Article 4 – Combining food web theory and population dynamics to assess the impact of invasive species

Vagnon Chloé¹✉, Rudolf Rohr², Louis-Félix Bersier², Franck Cattaneo³, Jean Guillard¹ and Victor Frossard¹

¹Univ. Savoie Mont Blanc, INRAE, CARRTEL, 74200 Thonon-les-Bains, France

²Univ. Fribourg, Department of Biology – Ecology and Evolution, Switzerland.

³HES-SO / HEPIA, 150 route de Presinge, CH-1254 Jussy, Suisse

✉Corresponding author: chloe.vagnon@gmail.com

2.1. Abstract

The impacts of invasive species on resident communities are driven by a tangle of ecological interactions especially difficult to handle. We suggest that combining an allometric niche model with a population dynamic model represents a consistent framework to circumvent this limitation and investigate the invasive species impacts on resident communities in a food web context. As an example, we investigated the ecological consequences of an apex predator introduction (*Silurus glanis*) within a reconstructed global peri-Alpine lake food web ($S = 58$). Both negative and positive impacts on resident species abundances were highlighted and differed when accounting for different *S. glanis* body sizes. Complementarily, the prominence of indirect effects, such as trophic cascades, suggested that common approaches may only capture a restricted fraction of invasion consequences. By leveraging biodiversity data widely available, our approach may provide precious insights for a comprehensive assessment and management of invasive species impacts in aquatic ecosystems.

Keywords: *biological invasions, trophic interactions, trophic cascades, impact assessment, Silurus glanis*

2.2. Introduction

Invasive species represent a major threat to biodiversity associated to native population alterations or extinctions (Lockwood *et al.* 2013). Alternatively, invasive species can also provide ecological benefits possibly mitigating their negative impacts within the recipient ecosystems (e.g., resources for native species; Schlaepfer *et al.* 2011). The empirical quantification of both negative (e.g., predation; Mills *et al.* 2004) and positive impacts (e.g., resource acquisition facilitation; Albertson *et al.* 2021) of invasive species toward resident species requires extensive field investigations involving important human and financial costs (Crystal-Ornelas & Lockwood 2020). Moreover, collected field data may exhibit inherent limitations to fully capture consequences of biological invasions regarding challenges to consider all interspecific interactions, the simultaneous population dynamics and the effects of external factors due to the global change (Crystal-Ornelas & Lockwood 2020). Consequently, modelling approaches represent a keystone to circumvent these methodological limitations and to forecast repercussions of biological invasions on resident populations (Kamenova 2017).

Few quantitative methods allow predicting invasive species impacts, and most rely on the relationship between resource availability and their intake by consumers (i.e., predatory functional responses; Paterson *et al.* 2015). This relationship has been updated by integrating consumer abundances (i.e., RIP = per capita functional responses; Dick *et al.* 2017), species propagule pressures (i.e., RIR = relative invasion risk; Dickey *et al.* 2018) or considering functional response ratios (i.e., FRR = attack rate / handling time; Cuthbert *et al.* 2019). Yet, these methods are not explicitly embedded in a dynamic food web perspective as they do not address simultaneous resident population dynamics, neither the indirect impacts on species from other trophic levels that is required for a comprehensive assessment of

invasive species impact (Frost *et al.* 2019). Indeed, noticeable impacts of invasive species usually initiate from direct interactions with local resources (i.e., predation; Mills *et al.* 2004) and can propagate along food webs, possibly causing indirect repercussions up to trigger trophic cascades (Carpenter *et al.* 2010). These ecological interactions are recognized to structure population dynamics and their disturbance may ultimately affect species assemblages and the whole ecosystem functioning (Terry *et al.* 2018; Frost *et al.* 2019). Identifying direct and indirect ecological interactions between invasive species and resident communities would therefore be a prerequisite for quantifying invader impacts, yet their empirical assessment through traditional methods (e.g., stomach contents) remains especially challenging.

Species body size is a widely used trait to infer trophic interactions, particularly in aquatic ecosystems (Petchey *et al.* 2008; Gravel *et al.* 2013; Pomeranz *et al.* 2019), as it allometrically relates to numerous species biological rates (e.g., respiration, reproduction; Brown *et al.* 2004) and population characteristics (e.g., trophic levels, abundances; Brucet *et al.* 2017). Trophic interactions could then be scaled up to population dynamic models to investigate species persistence towards destabilizing factors at the whole food web scale (Brose *et al.* 2006).

In this study, we proposed a novel approach combining a niche model with a population dynamic model, both allometrically scaled, to grasp the diversity of impacts (direct/indirect, negative/positive) that invasive species can exert on resident species (from primary producers to the apex predator) in aquatic ecosystems. More precisely, we reconstructed non-invaded and invaded food webs by inferring trophic interactions among multiple species clusters ($S = 58$) in presence and in absence of an invader using an allometric niche model (hereafter called aNM; Vagnon *et al.* 2021). These interactions were then included in a population dynamic model, inspired by a model from Brose *et al.* (2006), allowing to simultaneously

measure abundance changes of resident species over time in absence/presence of the invader. We computed impact metrics supporting the classification of population abundance modifications and extinctions. Specifically, we distinguished positive or negative impacts (i.e., abundance increase and decrease) and we characterized the ecological interactions involved in these impacts (i.e., predation, competition, trophic cascades).

We applied our approach to assess the ecological consequences of the invasion of the European catfish (*Silurus glanis*) in large peri-Alpine lakes. This species currently raises major concerns about its impact on resident populations and, more generally, on these ecosystems providing both shelters for a wide biodiversity and important ecosystemic services. Our approach was driven to answer the following questions: (1) Which *S. glanis* body size can cause the highest changes in resident species abundances? (2) What is the balance between negative and positive impacts of *S. glanis* on resident communities? (3) What are the main ecological interactions (i.e., direct or indirect) involved in the effects of *S. glanis*?

2.3. Material and methods

2.3.1. Species inventory

We used species inventories from the three largest peri-Alpine French lakes: Lake Annecy (45° 51' 41.489" N, 6° 10' 2.364" E), Lake Bourget (45° 43' 46.842" N, 5° 52' 10.484" E) and Lake Geneva (46° 26' 27.213" N, 6° 30' 38.177" E) originating from monitoring surveys and scientific reports (© SOERE OLA-IS, INRAE Thonon-les-Bains, SILA, CISALB, CIPEL; Rimet *et al.* 2020). Species common to the three lakes (n = 118) were retained to represent common species of these ecosystems and were characterized by their taxonomy (i.e., subphylum, group, family, genus, species), their average body size (μm), a habitat trait (i.e., littoral,

pelagic/littoral or pelagic) and a feeding trait (i.e., carnivorous, omnivorous, herbivorous or primary producer). Animal species were then clustered to the family level (S = 48) and vegetal species were clustered to the class level (S = 10). This taxonomic aggregation led to 58 species clusters (hereafter called SC; Table S1) gathered according to similar ecological functions/requirements and could hence be considered as functional nodes in the reconstructed food webs (Allesina & Pascual 2009). This clustering procedure promoted the computational efficiency during the computation process by avoiding singularities due to species with identical body size and facilitated ecological interpretations of the processes involved in abundance changes of SC.

2.3.2. Allometric niche model and *S. glanis* body size selection

We used the aNM (Vagnon *et al.* 2021) to infer trophic interactions between SC and to reconstruct “non-invaded” and “invaded” food webs. This model relies on the niche model principles (Williams & Martinez 2000) stating that the niche position of consumer j is given by its average body size bs_j . Then the consumer’s trophic niche was summarized by a range of resource body size bs_{r_j} centered on bs_{c_j} . The range bounds are estimated using quantile regressions (i.e., $bs_{r_{jmin}} = \text{QR at } 5\%$ and $bs_{r_{jmax}} = \text{QR at } 95\%$) as suggested by Gravel *et al.* (2013) and are differently fitted with specific QRs whether the consumer is a vertebrate or an invertebrate (Vagnon *et al.* 2021).

The aNM allowed obtaining a binary squared matrix (M_b) of the trophic link occurrences in the whole food webs. These links were then weighted for each consumer j considering a Gaussian probability density function, similarly to Williams *et al.* (2010), with $\mu_j = bs_{c_j}$ and $\sigma_j =$ standard deviation of 100 points evenly spaced over bs_{r_j} (i.e., scaling of the normal distribution to bs_{r_j}). Weighted links were then normalized by the maximum value of the normal distribution to obtain a maximum weighting at bs_{c_j} and a minimal

weighting corresponding to prey SC with body sizes close to bs_{r_j} bounds. The resulting weighted links were finally converted as the proportion of resources i in the diet of consumer j (eq. 1), so that the total proportion of species in the diet of consumer j sums to 1.

$$\omega_{ji} = \frac{\text{Weighted Link}_{ji}}{\sum_{i \in \text{resources of } j} \text{Weighted Link}_{ji}} \quad (\text{eq.1})$$

Trophic interactions between SC were first inferred without *S. glanis* to reconstruct the food web before invasion. Trophic positions (TP) of resident species were estimated according to the method of Levine (1980) with $TP_{\text{Primary producers}} = 1$ and $TP_{\text{Consumers}} = 1 + \text{mean}(TP_{\text{Resources}})$.

Considering the large body size range of *S. glanis* (potentially causing different impacts due to a size-dependant diet; Vagnon *et al.* submitted²), we independently introduced 40 *S. glanis* with increasing body sizes (i.e., 5 cm to 200 cm by 5 cm) in the SC inventory to study changes in the food web topology. The directed connectance (i.e., number of realized links) of each invaded food web was calculated to provide an estimate of interaction variations among resident species and *S. glanis* of different body sizes (Fig. S1; Bersier *et al.* 2002). Three body sizes associated with the highest variations in the directed connectance were selected to simulate three invasion scenarios: 40 cm (S40), 85 cm (S85) and 150 cm (S150). The trophic interactions inferred for the corresponding invaded food webs were included in the following steps of the analysis.

2.3.3. Population dynamic model

The simulations of population dynamics were based on an updated version of an allometric population dynamic model proposed by Yodzis and Iness (1992) and extended by Brose *et al.* (2006). The dynamics of the primary producers are given by:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i \cdot \left(1 - \frac{N_i}{K_i}\right) \cdot N_i - \sum_{j \in \text{consumers of } i} F_{ji}(\vec{N}) \cdot N_j \quad (\text{eq. 2})$$

The parameters are the intrinsic growth rate r_i and biotic capacity K_i . Both are allometrically scaled (see Table S2). The functional response (i.e., the *per capita* consumption rate of consumer j on resource i), $F_{ji}(\vec{N})$ follows a Holling Type II and is given by:

$$F_{ji}(\vec{N}) = \frac{x_j \cdot y_j \cdot \omega_{ji} \cdot N_i}{1 + \sum_{k \in \text{resource of } j} h_{jk} \cdot x_j \cdot y_j \cdot \omega_{jk} \cdot N_k} \quad (\text{eq. 3})$$

The parameters are x_j , the metabolic rate body mass dependant, and y_j the maximum consumption rate relative to the metabolic rate of consumer j . The former is allometrically scaled, while the later depends on characteristic of the species (see Table S2). ω_{ji} is the proportion of resource i in the diet of consumer j . The handling time h_{jk} of consumer j (time for handling and consuming the resource k) is also allometric scaled (see Table S2). Finally, the dynamics of consumer j is given by

$$\begin{aligned} \frac{dN_j}{dt} = & -m_j \cdot N_j + \varepsilon_j \sum_{i \in \text{resources of } j} F_{ji}(\vec{N}) \cdot N_j \\ & - \sum_{l \in \text{consumers of } j} F_{lj}(\vec{N}) \cdot N_l \quad (\text{eq. 4}) \end{aligned}$$

The parameters are the morality rate m_j (allometrically scaled) and the consumption efficiency ε_j . (depends on species characteristics; Table S2). Note that we choose the variables N_i and N_j as the SC abundances (number of individuals in the SC) and not as the biomass for more stable calculations. Therefore, all allometrically scaled parameters are per individual (see Table S2).

2.3.4. Simulations

We used 200 simulations of 20 000 time steps for all scenarios (no *S. glanis*, S40, S85 and S150) and final results were obtained by averaging simulation outputs at each time step for each SC. A variability in metabolic rates was included in calculations by generating normally distributed values following $\mathcal{N}(\mu = 0, \sigma^2 = 0.1\% \text{ of metabolic rate})$. For each simulation, random initial

abundances (N_0) were assumed to be uniformly distributed (Brose *et al.* 2006) on the interval [0.15 – 1] and were ranked according to average body sizes of SC (i.e., SC with the largest body size had the lower N_0 ; Peters & Wassenberg 1983). N_0 of *S. glanis* was fixed at 0.1 in all simulations to be lower than N_0 of the resident apex predator SC (*Esocidae*), to avoid bias resulting from the initial abundance variations of *S. glanis*.

2.3.5. Quantitative impacts

The impacts of *S. glanis* on resident species dynamics were investigated through two main ecological processes that are SC extinctions and changes in non-extinct SC abundance. Extinctions were assumed to be effective when the abundance of a SC fell below 1.10^{-6} (Ovaskainen & Hanski 2003) and extinct SC could not reintegrate the system. Extinctions were explored both qualitatively (i.e., SC taxonomic category) and quantitatively (i.e., number of extinctions and time lags between time at extinction with and without *S. glanis*).

The impacts on the abundances of non-extinct SC were investigated by calculating the relative abundance difference (*RAD*; eq. 5) at each time step to describe increase/decrease in abundances with *S. glanis* compared to abundances without *S. glanis* similarly to Zhang *et al.* (2019).

$$RAD = \frac{\text{Abundances with } S. glanis - \text{Abundances without } S. glanis}{\text{Abundances without } S. glanis} \quad (\text{eq. 5})$$

The median values of *RAD* (*MRAD*) for the 200 simulations was used to quantify the extent (i.e., amplitude of changes) as well as the sign (positive, *MRAD* > 0, or negative, *MRAD* < 0) of *S. glanis* impact on abundance changes (i.e., increase or decrease in abundances of SC).

The model robustness was assessed by including increasing variabilities in the metabolic rate with $\mathcal{N}(\mu = 0, \sigma^2 = 0.1\% \text{ to } 20\% \text{ of the metabolic rate; Fig. S3 to Fig. S9})$ using *MRAD* as the response variable.

2.3.6. Ecological interactions

Impacts of *S. glanis* on SC (extinct or with modified abundances) were classified according to three main ecological interactions based on the foodweb structure inferred with the aNM:

(i) Predation when a SC was a prey for *S. glanis*;

(ii) Competition when a SC shared common resources but did not directly interact with *S. glanis*. In this case, Schoener's overlap index was complementarily calculated to quantify diet similarities between both competitors (Vera-Duarte & Landaeta 2017) as follows:

$$\text{Schoener's index} = 1 - 0.5 \sum_i |P_{xi} - P_{yi}| \quad (\text{eq. 6})$$

where P_{xi} and P_{yi} are the proportions of resource i in the inferred diet of competitor x and y ;

(iii) Trophic cascades were considered when a SC was not a prey of *S. glanis* and corresponded to repercussions across multiple trophic levels (Carpenter *et al.* 2010).

Interactions not corresponding to these three ecological interactions were classified as "Others".

All statistical and graphical displays were performed using R.3.5.1 (R Core Team 2018) with the packages *ade4* (Dray & Dufour 2007), *deSolve* (Soetaert *et al.* 2010), *cheddar* (Hudson *et al.* 2013), *igraph* (Csardi & Nepusz 2006), *NetIndices* (Kones *et al.* 2009), *foodweb* (Perdomo 2015), *ggplot2* (Wickham 2016). R Markdown with examples and R codes are available at <https://github.com/chloevagnon/aNM-and-population-dynamics>.

2.4. Results

2.4.1. General impacts of *S. glanis* within the whole food web

Extinctions did not relate to the body size of *S. glanis* as the same extinctions occurred for all invasion scenarios (Fig. 1). Extinct species clusters (SC) corresponded to different trophic levels (from primary producers to secondary consumers) and were mainly characterized by a high pelagic reliance (Fig. S11). In contrast, *S. glanis* body size was determinant in the amplitude of changes in abundances of non-extinct SC (i.e., *MRAD* from -0.07 to +0.15). The highest *MRAD* were observed for S85, suggesting positive impacts on primary littoral and pelagic consumers while being negative for SC with high *TP* (Trophic Position; Fig. 1). Littoral secondary consumers were mainly impacted for S40 and the lowest impacts were found for S150. Overall, the strongest negative impacts were found for SC with *TP* close to the invader's in the food webs while positive impacts mainly concerned SC with low *TP* (Fig. 1, Fig. S11).

2.4.2. Extinction patterns

Among the 58 SC, 14 were extinct at the end of the simulations in each scenario (Fig. 2a). Three major extinction phases were noticeable and concerned in the first place zooplankton (up to 1043.3 ± 0.5 time steps), followed by invertebrates and phytoplankton (up to 10475.8 ± 4.3 time steps), and finally one invertebrate (at 17915.5 ± 35.2 time steps). The same extinctions patterns occurred for all scenarios while time lags between extinctions differed, particularly for the latest extinctions (Fig. 2b). Extinctions mainly occurred earlier for S85 and S150 while slight positive time lags were observed for S40 compared to extinctions without *S. glanis*.

2.4.3. Abundance changes

RAD (Relative Abundance Differences) varied according to *S. glanis* body sizes and the SC taxonomic categories. Fish SC were impacted for all scenarios while presenting variable changes over time as shown by the boxplots representing *RAD* at each time step (Fig. 3a).

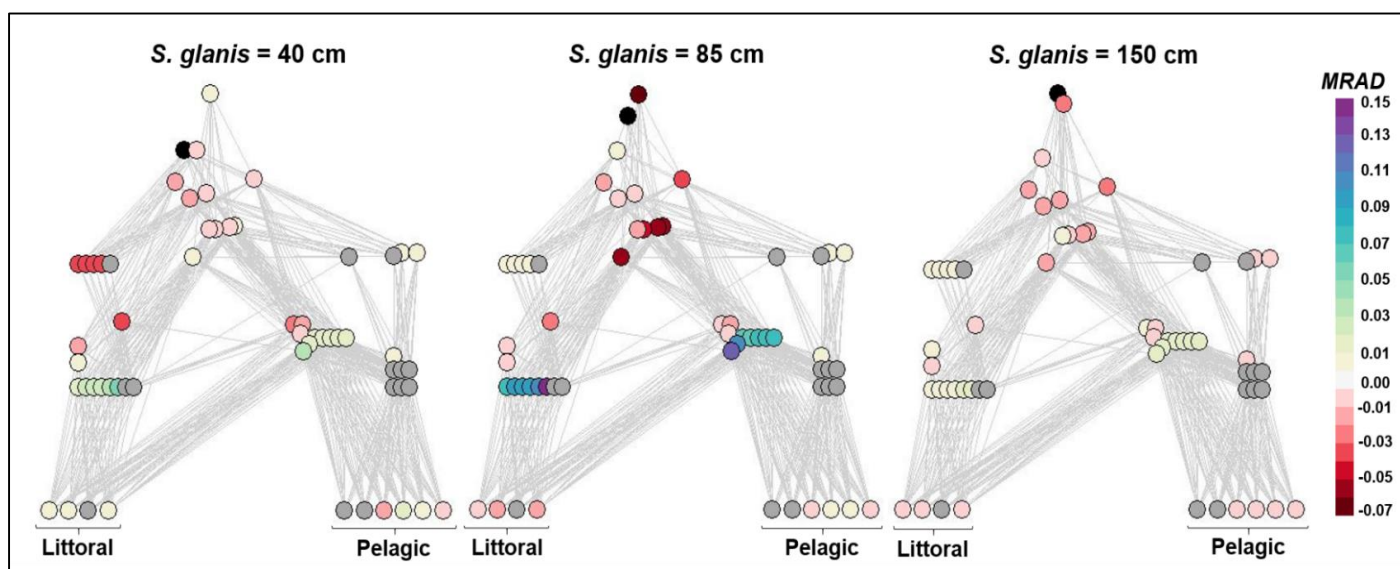


Figure 1: Effects of *Silurus glanis* throughout the whole invaded food-webs for *S. glanis* of 40 cm (S40), 85 cm (S85) and 150 cm (S150). Nodes represent species clusters (SC) vertically arranged by increasing trophic position (*TP*) and colored according to the median value of the relative abundance differences (*MRAD*) used as an impact metric. Extinct species are represented in dark grey and *S. glanis* are in black. The x-axis is defined as the gradient of pelagic reliance calculated from the initial pelagic reliance of primary producers set at 0 for littoral SC and 1 for the strict pelagic. The pelagic reliance of consumers was calculated by averaging the pelagic reliance of their resources considering ascending *TP*. When consumers shared the same *TP* and the same pelagic reliance, a delta of 0.02 was added to the pelagic reliance of the involved SC to avoid node overlaps in the food-web representations.

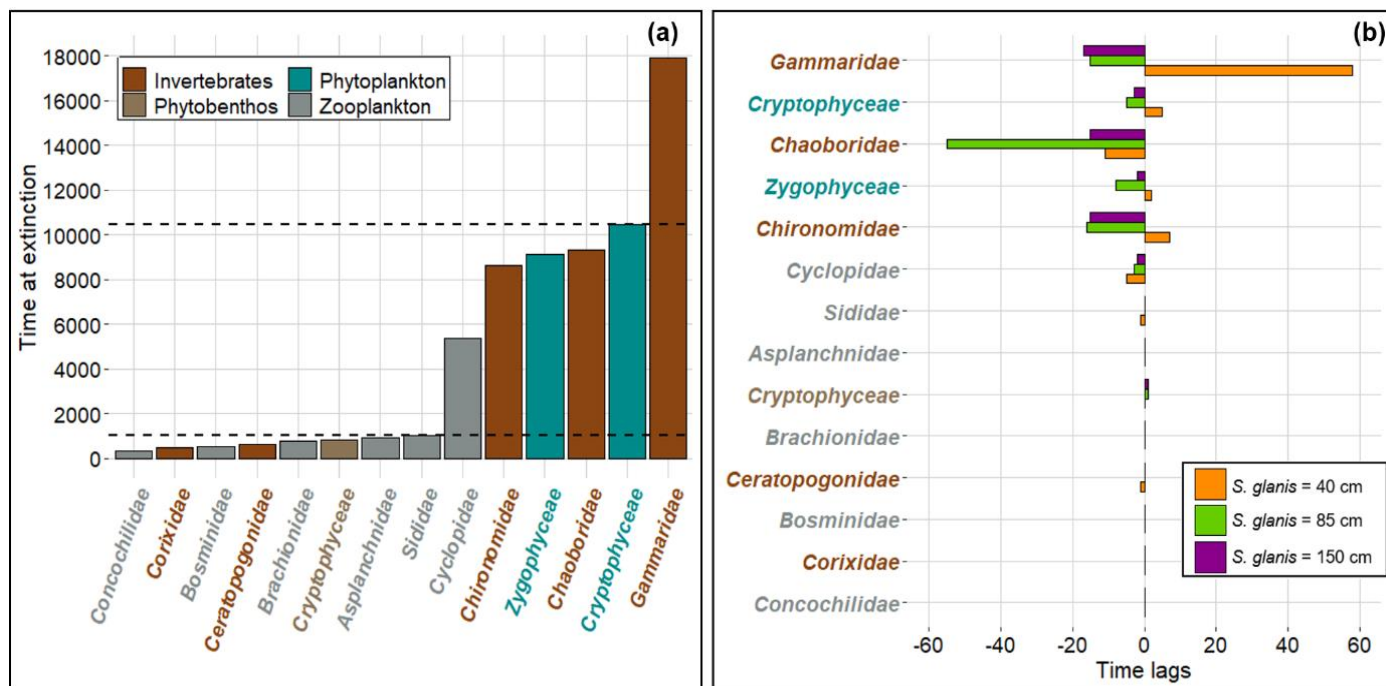


Figure 2: Extinctions of species clusters (SC). (a) Time at extinction over the 20 000 time steps for the SC are represented (three major extinction phases are delineated by horizontal dashed lines) and correspond to all scenarios. (b) Time lags between time at extinction associated with *S. glanis* invasion are represented according to the different invasion scenarios. SC are ordered by decreasing time at extinction (from top to bottom). Negative and positive time lags indicate extinctions occurring earlier and latter than without *S. glanis* invasion, respectively.

The three smallest fish SC and the largest one were especially impacted by S85 (lowest *RAD* and highest variability along time steps), followed by S150 mainly negative for the largest fish SC. In contrast, negative effects of S40 were more pronounced for medium-size fish SC and appeared positive for two SC.

Half of invertebrate SC had higher abundances in presence of all *S. glanis* and presented a high variability along time steps, particularly with S85 (*i.e.*, highest *RAD*; Fig. 3b). The other half of invertebrate SC was negatively impacted by S40 for all time steps and the three largest invertebrates were affected by S85 and S150.

RAD for phytoplankton, phytobenthos and zooplankton SC were similar among scenarios and more variable in time for phytobenthos SC (Fig. 3c). Abundances of zooplankton and phytobenthos SC slightly increased for S40 and progressively decreased with *S. glanis* body size.

Abundances of half of phytoplankton SC increased with *S. glanis* body size while the reverse was found for the other half of phytoplankton SC.

2.4.4. Ecological interactions

Extinctions may have been caused by trophic cascades regarding the low *TP* of extinct SC compared to the *TP* of the three *S. glanis*, even for one invertebrate SC predated by S40 (Fig. 4a; Table S3), but did not seem directly triggered by *S. glanis* as they also occurred without the predator in the food web.

Ecological interactions for non-extinct SC were much more diverse among scenarios and corresponded to both negative and positive impacts mediated by direct and indirect interactions, even for three unclassifiable interactions with fish SC for S40 and S85 (Fig. 4b; Table S3).

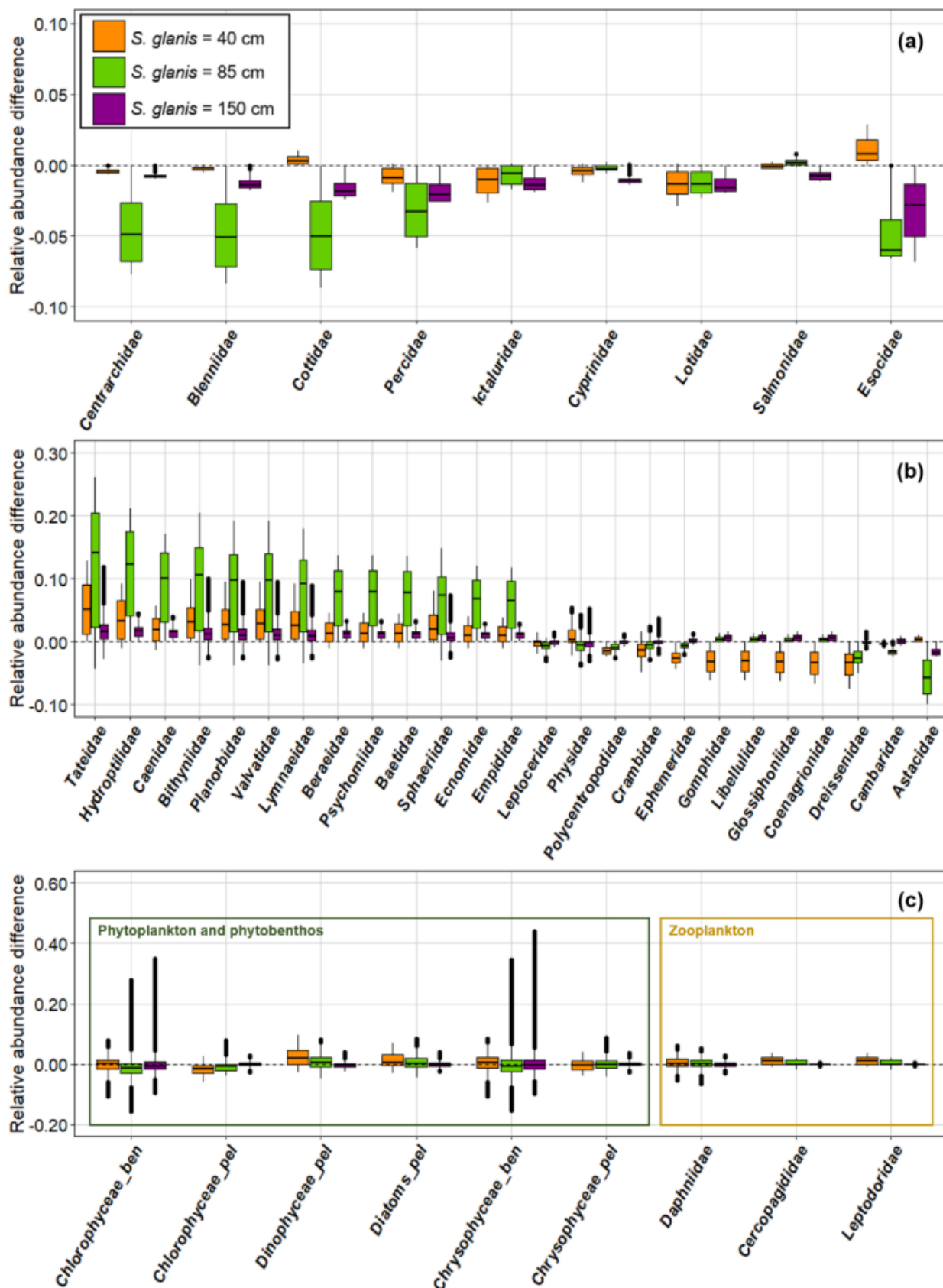


Figure 3: Relative abundance differences (RAD) along the 20 000 time steps for each invasion scenario providing the effect of *S. glanis* on the species clusters of fish (a), invertebrate (b) and primary producers and zooplankton (c). Species clusters are ordered by increasing body sizes from left to right. Boxes comprise 25% to 75% quantiles and horizontal full lines indicate median values. Median values below 0 correspond to an overall abundance depletion following *S. glanis* invasion while median values above 0 correspond to an abundance increase.

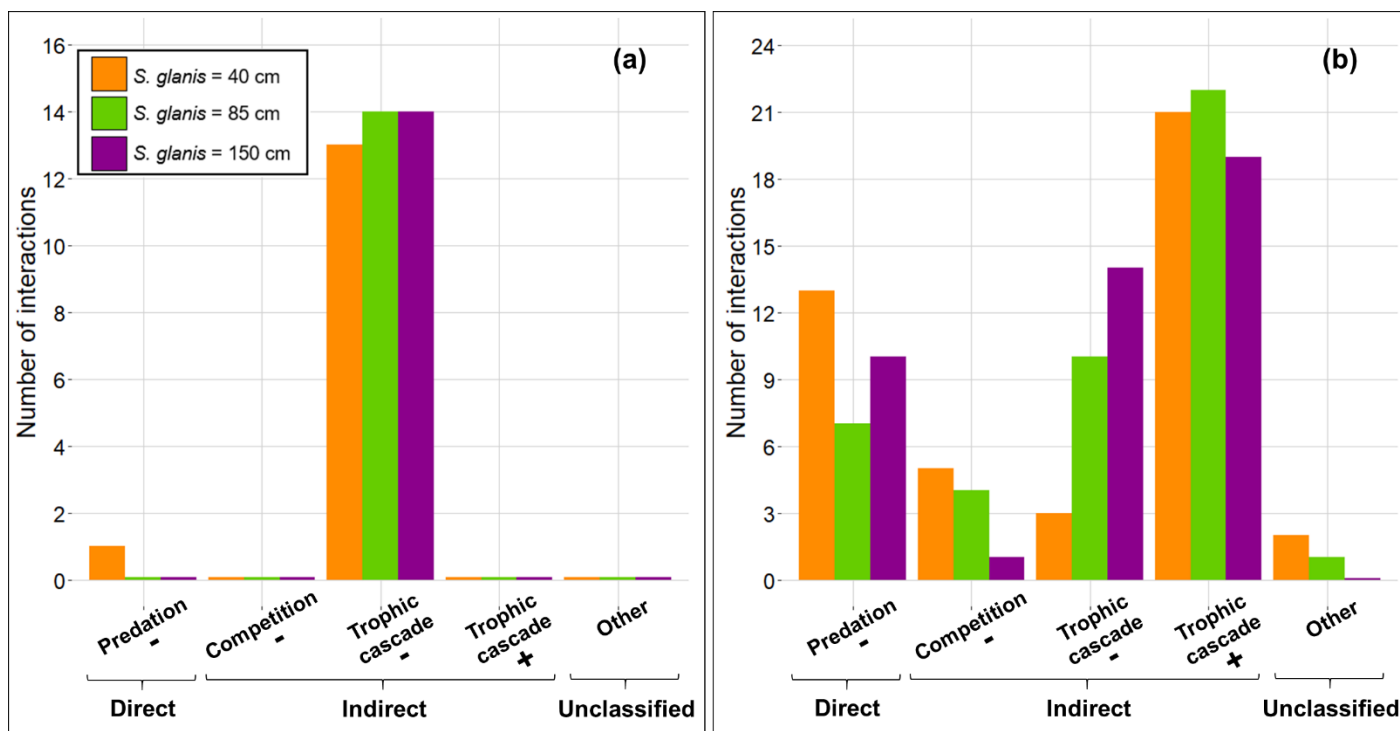


Figure 4: Ecological interactions involved in time lags for extinct species clusters (a) and for species clusters submitted to abundances changes (b). The “-” corresponds to interactions with negative impacts on species cluster abundances (i.e., $MRAD < 0$). Contrary, “+” is used for interactions with positive impacts on species clusters

Direct negative impacts corresponded to predation interactions with 13 SC for S40 (91% of invertebrate SC), seven SC for S85 (invertebrate and medium-size fish SC) and 10 SC for S150 (crayfish and all fish SC, even the largest).

Indirect negative impacts were emphasized through competition identified for S40 (e.g., *Lotidae*, *Cyprinidae*, *Ictaluridae*; Schoener’s index of 0.78, 0.54 and 0.53, respectively), S85 (e.g., *Esocidae*; Schoener’s index = 0.91) and S150 (*Esocidae*; Schoener’s index = 0.71). Negative impacts were also due to trophic cascades, concerning a low number of SC for S40 (three SC) and increasing with *S. glanis* body size (i.e., up to 14 SC for S150).

Indirect positive interactions were preponderant in the identified ecological interactions, with 21 trophic cascades identified for S40 (composed at 67% of invertebrate SC, 5% of zooplankton and 28% of primary producer SC), 22 trophic cascades

for S85 (composed of 82% of invertebrate SC, 9% of zooplankton and 9% of primary producer SC) and 19 trophic cascades for S150 (100 % of invertebrate SC).

2.4.5. Sensitivity analysis

The sensitivity analysis revealed a gradual increase in $MRAD$ variability in response to the increasing metabolic noise. $MRAD$ distribution was consistent among scenarios and SC category for metabolic noise up to 5% and then started to flatten, traducing a decrease in the consistency of the results with higher metabolic noises (Fig. S3 to Fig. S7). Especially fish SC seemed more sensitive than other SC (Fig. S7 to Fig. S9). Therefore, our simulations could be sensitive to high metabolic rate variability while patterns in responses remained stable according to taxonomic categories and among the invasion scenarios.

2.5. Discussion

2.5.1. Model validity

Our approach combines trophic interaction inferences from the aNM with a dynamic population model allowing to investigate the impacts of an invasive species at the whole lake food web scale. This approach thus takes into consideration direct and indirect interactions between resident and invasive species. In this way, both positive and negative impacts can be investigated, supporting a comprehensive impact assessment. Indeed, it is usually challenging to simultaneously measure these two facets of invaders impacts and their consideration may increase the relevance of impact predictions (Crystal-Ornelas & Lockwood 2020). In this study, we assumed that environmental and anthropic drivers remain constant during the period simulated to only capture the invasive species impact in the recipient ecosystem while simulations can be modulated to embrace other complex imbrication of global change pressures (e.g., temperature increase, anthropic exploitations of fish stocks).

Our approach would be appropriate for a large array of aquatic ecosystems worldwide where body size governs trophic interaction occurrences. It is independent of invaders taxonomic identity, and thus applicable to various species, as long as the species inventory and the average species body sizes are available from monitoring surveys or literature. In this study, we applied our method to species clusters, but different taxonomic resolutions can be considered for studies in other ecosystems. Yet, it is more suitable to avoid the inference of several species with identical body sizes within the same food web due to allometric parameterizations that could induce singularities in calculations, as well as too high metabolic rate variations that changed result consistency in the sensitivity analysis. This method remains flexible as allometric parameterizations in the dynamic model could also be replaced by empirical data (e.g., body mass, metabolic rate) and/or can be completed by other

methods of calculation, for instance, to infer interaction strengths between consumers and resources (Calizza *et al.* 2021).

2.5.2. Application to *S. glanis* in a general peri-Alpine lake food web

The food web topology was only slightly modified by the invasion of *S. glanis*, which exerted moderate impacts (i.e., low connectance changes and restrained amplitude of abundance modifications). Indeed, the high resolution of the food web, including a wide diversity of consumers and resources as well as omnivory, promoted realistic weak interaction strengths (Table S4) and stability in the persistence of communities (Emmerson & Yearsley 2004; Dunne *et al.* 2005; Landi *et al.* 2018; Kawatsu *et al.* 2021). Ecological interactions and abundance dynamics were nevertheless influenced by *S. glanis* and were modulated according to its body size.

The highest negative impacts of *S. glanis* were related to direct interactions for resources acquisition. Predation was indeed the main ecological interaction associated with the decrease in SC abundances, in lines with numerous impact studies on invasive fish (Gozlan *et al.* 2010; Van der Veer & Nentwig 2015; David *et al.* 2017). Specifically, the decrease in invertebrate SC abundances (e.g., *Ephemeroidea*) and small fish SC (e.g., *Blenniidae*) would be caused by *S. glanis* of 40 cm while the decrease in abundances of larger fish SC (e.g., *Percidae*) and large invertebrate SC (e.g., crayfish) would mostly result from the invasion of *S. glanis* of 85 cm and 150 cm. These prey represented consistent fraction of *S. glanis* diet in empirical studies (Carol *et al.* 2009; Ferreira *et al.* 2019; Vagnon *et al.* submitted¹) and the presence of *S. glanis* was suspected to alter their abundance in few ecosystems (Copp *et al.* 2009; Guillerault *et al.* 2015), suggesting plausible predictions from our approach.

Competition between *S. glanis* and large fish SC was also suggested to indirectly modify fish

abundances and particularly dampened the abundance of the resident apex predator (*Esocidae*; high diet overlaps for S85 and S150) while fish SC with weak diet overlaps were poorly or not impacted. Note that diet overlap appears correlated with *MRAD* and thus may be relevant to investigate potential impacts of invader on resident species (Corrales *et al.* 2019). These results supported plausible inferences of trophic interactions by the aNM and plausible alterations of prey abundances underlined with the dynamic model. Indeed, invasive predators frequently cause decreases in abundances of predated species (Mills *et al.* 2004; David *et al.* 2017), they are expected to have a strong competitive effect in aquatic ecosystems and are known to induce changes in species assemblages (Gozlan *et al.* 2010; Allesina & Tang 2012; David *et al.* 2017). Interestingly our results highlighted that considering two trophic levels (i.e., consumer/resource) or two competitors does not allow to identify major impacts of invasive species and their repercussions at the whole food web scale as we underlined main abundance changes for SC through trophic cascades, and particularly we found higher positive impacts than negative ones.

A succession of negative and positive impacts was indeed noticeable along the food web and emphasized typical patterns of top-down cascades found in aquatic ecosystems (Carpenter *et al.* 2010; Heath *et al.* 2014; Su *et al.* 2021). In these processes, the negative impacts on abundances of SC with high *TP* (e.g., fish) result in a relaxed predation on lower trophic levels (e.g., grazers) and thus in a reduction of primary producers (Carpenter *et al.* 2008; Heath *et al.* 2014; Koning & McIntyre 2021). Consequently, positive and negative impacts were higher for S85 than for S40 and S150, as fish and large invertebrate SC were particularly impacted in this invasion scenario (i.e., competition with fish SC and predation on both fish and large invertebrate SC). Complementarily, trophic cascades were suggested to modulate time at extinctions, yet the presence of *S. glanis* was not supposed to qualitatively influence extinction

processes (i.e., same extinctions with/without *S. glanis*). These results underline the ability of *S. glanis* to cause top-down trophic cascades by regulating mesopredator abundances while not representing a factor of species extinctions as found in other ecosystems (Copp *et al.* 2009; Vejřík *et al.* 2017).

Overall, our study framework addresses the impact of invasive species and may be relevant regarding the increasing rate of species introductions representing a major threat to ecosystems and remediation plans such as reoligotrophication (Lockwood *et al.* 2013). We underlined the importance of considering interspecific interactions at the whole food web scale for the assessment of invasive species impacts. The introduction of invaders indeed frequently involves a wide diversity of new ecological interactions, resulting in modifications of species abundances through both direct and indirect interactions and thus causing non-negligible impacts on resident communities. The balance between negative and positive aspects of invasions is also a significant factor to consider as positive effects of invasions can appear non-negligible, and may attenuate *a priori* expectations (Gozlan 2008; Tablado *et al.* 2010; Schlaepfer *et al.* 2011). Our approach can thus participate to the growing corpus of methodologies trying to reach comprehensive assessments and predictions of various invaders impacts, considering their direct/indirect and positive/negative effects in numerous freshwater ecosystems.

2.6. Acknowledgements

We are especially grateful for the welcome of the Department of Biology of the University of Fribourg (Suisse) that allowed this fruitful collaboration, particularly the research groups of Rudolf Rohr and Louis-Félix Bersier. We wanted to thank Vincent Miele (LBBE, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive) for his advices

during the manuscript elaboration and the Observatory of LAkes OLA for providing full access to lake monitoring data from monitoring surveys financially supported by the CISALB (Comité Intercommunautaire pour l'Assainissement du Lac du Bourget), SILA (Syndicat Mixte du Lac d'Annecy) and CIPEL (Commission internationale pour la protection des eaux du Léman). This research was funded by the Region Auvergne-Rhône-Alpes (program SILAC).

3. Bibliographie

- Albertson, L.K., MacDonald, M.J., Tumolo, B.B., Briggs, M.A., Maguire, Z., Quinn, S. *et al.* (2021). Uncovering patterns of freshwater positive interactions using meta-analysis: Identifying the roles of common participants, invasive species and environmental context. *Ecology Letters*, 24, 594-607.
- Allesina, S. & Pascual, M. (2009). Food web models: a plea for groups. *Ecology Letters*, 12, 652-662.
- Allesina, S. & Tang, S. (2012). Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, 483, 205-208.
- Bersier, L.F., Banasek-Richter, C. & Cattin, M.C. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83, 2394-2407.
- Brose, U., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9, 1228-1236.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen A. P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Brucet, S., Tavşanoğlu, Ü.N., Özen, A., Levi, E.E., Bezirci, G., Çakiroğlu, A.İ. *et al.* (2017). Size-based interactions across trophic levels in food webs of shallow Mediterranean lakes. *Freshwater Biology*, 62, 1819-1830.
- Calizza, E., Rossi, L., Careddu, G., Sporta Caputi, S. & Costantini, M.L. (2021). A novel approach to quantifying trophic interaction strengths and impact of invasive species in food webs. *Biological Invasions*, 23, 2093-2017.
- Carol, J., Benejam, L., Benito, J. & García-Berthou, E. (2009). Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages. *Fundamental Applied Limnology* 174, 317-328.
- Carpenter, S., Brock, W., Cole, J., Kitchell, J. & Pace, M. (2008). Leading indicators of trophic cascades. *Ecology Letters*, 11, 128-138.
- Carpenter, S., Cole, J., Kitchell, J. & Pace, M. (2010). Chapter 4. Trophic Cascades in Lakes: Lessons and Prospects. In: *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature* (eds. John Terborgh & Este, JA). Island Press Washington D.C., USA.
- Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. *et al.* (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries*, 10, 252-282.
- Corrales, X., Katsanevakis, S., Coll, M., Heymans, J.J., Piroddi, C., Ofir, E. *et al.* (2019). Advances and challenges in modelling the impacts of invasive alien species on aquatic ecosystems. *Biological Invasions*, 22, 907-934.
- Crystal-Ornelas, R. & Lockwood, J.L. (2020). The 'known unknowns' of invasive species impact measurement. *Biological Invasions*, 22, 1513-1525.
- Csardi, G. & Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *IntJournal, Complex Systems*, 1695, 1-9.
- Cuthbert, R.N., Dickey, J.W.E., Coughlan, N.E., Joyce, P.W.S. & Dick, J.T.A. (2019). The Functional Response Ratio (FRR): advancing comparative metrics for predicting the ecological impacts of invasive alien species. *Biological Invasions*, 21, 2543-2547.
- David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, P.F., Chapuis, E. & Loeuille, N. (2017). Impacts of Invasive Species on Food Webs. In: *Networks of Invasion: A Synthesis of Concepts*, pp. 1-60.
- Dick, J.T.A., Laverty, C., Lennon, J.J., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P.J., Robert Britton, J. *et al.* (2017). Invader Relative Impact Potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species. *Journal of Applied Ecology*, 54, 1259-1267.
- Dickey, J.W.E., Cuthbert, R.N., Rea, M., Laverty, C., Crane, K., South, J. *et al.* (2018). Assessing the relative potential ecological impacts and invasion risks of emerging and future invasive alien species. *NeoBiota*, 40, 1-24.
- Dray, S. & Dufour, A.B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1-20.
- Dunne, J.A., Brose, U., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2005). Modeling food-web dynamics: complexity–stability implications. In: *Aquatic Food Webs: An ecosystem approach* (ed. Press, OU), pp. 117-129.
- Emmerson, M. & Yearsley, J.M. (2004). Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society London B Biology Sciences*, 271, 397-405.

- Ferreira, M., Gago, J. & Ribeiro, F. (2019). Diet of European Catfish in a Newly Invaded Region. *Fishes*, 4, 58.
- Frost, C.M., Allen, W.J., Courchamp, F., Jeschke, J.M., Saul, W.C. & Wardle, D.A. (2019). Using Network Theory to Understand and Predict Biol. Invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 34, 831-843.
- Gozlan, R.E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish and Fisheries*, 9, 106-115.
- Gozlan, R.E., Britton, J.R., Cowx, I. & Copp, G.H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76, 751-786.
- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., Mouillot, D. & Freckleton, R. (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1083-1090.
- Guillerault, N., Delmotte, S., Boulêtreau, S., Lauzeral, C., Poulet, N. & Santoul, F. (2015). Does the non-native European catfish *Silurus glanis* threaten French river fish populations? *Freshwater Biology*, 60, 922-928.
- Heath, M.R., Speirs, D.C. & Steele, J.H. (2014). Understanding patterns and processes in models of trophic cascades. *Ecology Letters*, 17, 101-114.
- Hudson, L.N., Emerson, R., Jenkins, G.B., Layer, K., Ledger, M.E., Pichler, D.E. *et al.* (2013). Cheddar: analysis and visualisation of ecological communities in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 99-104.
- Kamenova, S., Bartley, T. J., Bohan, D. A., Boutain, J. R., Colautti, R. I., Domaizon, I., Fontaine, C., Lemainque, A., Le Viol, I., Mollet, G., Perga, M. E., Ravigné, V., Massol, F. (2017). Invasions Toolkit : Current methods for tracking the spread and impact of invasive species. In: *Networks of Invasion: A Synthesis of Concepts*. Londres: Academic Press, pp. 85-182.
- Kawatsu, K., Ushio, M., van Veen, F.J.F. & Kondoh, M. (2021). Are networks of trophic interactions sufficient for understanding the dynamics of multi-trophic communities? Analysis of a tri-trophic insect food-web time-series. *Ecology Letters*, 24, 543-552.
- Kones, J.K., Soetaert, K., van Oevelen, D. & Owino, J.O. (2009). Are network indices robust indicators of food web functioning? A Monte Carlo approach. *Ecology Modelling*, 220, 370-382.
- Koning, A.A. & McIntyre, P.B. (2021). Grassroots reserves rescue a river food web from cascading impacts of overharvest. *Frontiers in Ecology and Environment*, 19, 152-158.
- Landi, P., Minoarivelo, H.O., Brännström, Å., Hui, C. & Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology*, 60, 319-345.
- Levine, S. (1980). Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 83, 195-207.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2013). *Invasion ecology (Second Edition)*. Wiley-Blackwell.
- Mills, M.D., Rader, R.B. & Belk, M.C. (2004). Complex interactions between native and invasive fish: the simultaneous effects of multiple negative interactions. *Oecologia*, 141, 713-721.
- Ovaskainen, O. & Hanski, I. (2003). Extinction threshold in metapopulation models *Annales Zoologici Fennici*, 40, 81-97.
- Paterson, R.A., Dick, J.T., Pritchard, D.W., Ennis, M., Hatcher, M.J. & Dunn, A.M. (2015). Predicting invasive species impacts: a community module functional response approach reveals context dependencies. *Journal of Animal Ecology*, 84, 453-463.
- Perdomo, G. (2015). Package 'foodweb'. version 1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=foodweb>
- Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O. & Warren, P.H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 4191-4196.
- Peters, R.H. & Wassenberg, K. (1983). The effect of body size on animal abundance. *Oecologia* 60, 89-96.
- Pomeranz, J.P.F., Thompson, R.M., Poisot, T., Harding, J.S. & Lecomte, N. (2019). Inferring predator-prey interactions in food webs. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 356-367.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Rimet, F., Anneville, O., Barbet, D., Chardon, C., Crépin, L., Domaizon, I. *et al.* (2020). The Observatory on LAkes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public. *Journal of Limnology*, 79.
- Schlaepfer, M., Sax, D. & Olden, J. (2011). The Potential Conservation Value of Non-Native Species. *Conservation Biology*, 25, 428-437.
- Soetaert, K., Petzoldt, T. & Setzer, W.R. (2010). Solving Differential Equations in R: Package deSolve. *Journal of Statistical Software*, 33, 1-25.

- Su, H., Feng, Y., Chen, J., Chen, J., Ma, S., Fang, J. *et al.* (2021). Determinants of trophic cascade strength in freshwater ecosystems: a global analysis. *Ecology*, e03370.
- Tablado, Z., Tella, J.L., Sanchez-Zapata, J.A. & Hiraldo, F. (2010). The paradox of the long-term positive effects of a North American crayfish on a European community of predators. *Conservation Biology*, 24, 1230-1238.
- Terry, J.C.D., Morris, R.J. & Bonsall, M.B. (2018). Trophic interaction modifications disrupt the structure and stability of food webs. DOI: 10.1101/345280.
- Vagnon, C., Bazin, S., Cattaneo, F., Goulon, C., Guillard, J. & Frossard, V. (submitted¹). The opportunistic trophic behavior of the European catfish (*Silurus glanis*) in a newly colonized large peri-Alpine lake. *Submitted to Ecology of Freshwater Fish*.
- Vagnon, C., Cattaneo, F., Goulon, C., Grimardias, D., Guillard, J. & Frossard, V. (2021). An allometric niche model for species interactions in temperate freshwater ecosystems. *Ecosphere*, 12, e03420.
- Vagnon, C., Cattaneo, F., Guillard, J. & V., F. (submitted²). Inferring the trophic attributes of new co-occurring invaders in the largest natural French lake (Lake Bourget). *Submitted to Biological Invasions*.
- Van der Veer, G. & Nentwig, W. (2015). Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system. *Ecology of Freshwater Fish*, 24, 646-656.
- Vejřík, L., Vejříková, I., Blabolil, P., Eloranta, A.P., Kočvara, L., Peterka, J. *et al.* (2017). European catfish (*Silurus glanis*) as a freshwater apex predator drives ecosystem via its diet adaptability. *Scientific Reports*, 7, 15970.
- Vera-Duarte, J.A. & Landaeta, M.F. (2017). Feeding habits and dietary overlap during the larval development of two sandperches (Pisces: Pinguipedidae). *Scientia Marina*, 81, 195-204.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New-York.
- Williams, R.J., Anandanadesan, A. & Purves, D. (2010). The probabilistic niche model reveals the niche structure and role of body size in a complex food web. *PLoS One*, 5, e12092.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180-183.
- Yodzis, P. & Innes, S. (1992). Body Size and Consumer-Resource Dynamics. *The American Naturalist*, 139, 1151-1175
- Zhang, H., Rutherford, E.S., Mason, D.M., Wittmann, M.E., Lodge, D.M., Zhu, X. *et al.* (2019). Modeling potential impacts of three benthic invasive species on the Lake Erie food web. *Biological Invasions*, 21, 1697-1719.

4. Annexes

Part 1. List of species clusters used in this study

Table S1. Species clusters characteristics

Superkingdom (Eukaryota)	Category	Phylum / subphylum	Class	Order	Family	Average body size (µm)	Lake Compartment
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Esociformes	<i>Esocidae</i>	900000	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Salmoniformes	<i>Salmonidae</i>	400000	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Gadiformes	<i>Lotidae</i>	325000	Littoral
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Cypriniformes	<i>Cyprinidae</i>	268333	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Siluriformes	<i>Ictaluridae</i>	225000	Littoral
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Perciformes	<i>Percidae</i>	200000	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Scorpaeniformes	<i>Cottidae</i>	90000	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Crustacea	Malacostraca	Decapoda	<i>Astacidae</i>	87500	Littoral
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Blennioidei	<i>Blenniidae</i>	80000	Littoral
Pluricellular	Vertebrate	Vertebra	Actinopterygii	Perciformes	<i>Centrarchidae</i>	70000	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Crustacea	Malacostraca	Decapoda	<i>Cambaridae</i>	62500	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Mollusca	Bivalvia	Myoida	<i>Dreissenidae</i>	25000	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Odonata	<i>Coenagrionidae</i>	20500	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Annelida	Clitellata	Rhynchobdellida	<i>Glossiphoniidae</i>	19000	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Odonata	<i>Gomphidae</i>	18500	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Odonata	<i>Libellulidae</i>	18500	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Ephemera	<i>Ephemeridae</i>	16250	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Crustacea	Malacostraca	Amphipoda	<i>Gammaridae</i>	15250	Littoral

Table S1 continued.

Superkingdom (Eukaryota)	Category	Phylum / subphylum	Class	Order	Family	Average body size (µm)	Lake Compartment
Pluricellular	Invertebrate	Arthropoda	Insecta	Lepidoptera	<i>Crambidae</i>	13500	Littoral
Pluricellular	Zooplankton	Crustacea	Branchiopoda	Cladocera	<i>Cercopagididae</i>	12500	Pelagic
Pluricellular	Zooplankton	Crustacea	Branchiopoda	Cladocera	<i>Leptodoridae</i>	12500	Pelagic
Pluricellular	Invertebrate	Arthropoda	Insecta	Trichoptera	<i>Polycentropodidae</i>	12175	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Mollusca	Gastropoda	Basommatophora	<i>Physidae</i>	9175	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Trichoptera	<i>Leptoceridae</i>	8650	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Diptera	<i>Chaoboridae</i>	8500	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Diptera	<i>Empididae</i>	8000	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Trichoptera	<i>Ecnomidae</i>	7700	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Mollusca	Bivalvia	Verenoida	<i>Sphaeriidae</i>	7682	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Diptera	<i>Chironomidae</i>	7171	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Ephemeroptera	<i>Baetidae</i>	6500	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Trichoptera	<i>Beraeidae</i>	6400	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Trichoptera	<i>Psychomiidae</i>	6400	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Mollusca	Gastropoda	Basommatophora	<i>Lymnaeidae</i>	6000	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Mollusca	Gastropoda	Basommatophora	<i>Planorbidae</i>	5500	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Mollusca	Gastropoda	Heterostropha	<i>Valvatidae</i>	5500	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Mollusca	Gastropoda	Littorinimorpha	<i>Bithyniidae</i>	5000	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Ephemeroptera	<i>Caenidae</i>	4500	Pelagic/Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Trichoptera	<i>Hydroptilidae</i>	3850	Pelagic/Littoral

Table S1 continued.

Superkingdom (Eukaryota)	Category	Phylum / subphylum	Class	Order	Family	Average body size (µm)	Lake Compartment
Pluricellular	Invertebrate	Mollusca	Gastropoda	Littorinimorpha	<i>Tateidae</i>	3750	Littoral
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Diptera	<i>Ceratopogonidae</i>	1900	Littoral
Pluricellular	Zooplankton	Crustacea	Branchiopoda	Diplostraca	<i>Daphniidae</i>	1820	Pelagic
Pluricellular	Invertebrate	Hexapoda	Insecta	Heteroptera	<i>Corixidae</i>	1625	Littoral
Pluricellular	Zooplankton	Crustacea	Maxillopoda	Cyclopoida	<i>Cyclopidae</i>	1050	Pelagic
Pluricellular	Zooplankton	Crustacea	Branchiopoda	Cladocera	<i>Sididae</i>	895	Pelagic
Pluricellular	Zooplankton	Rotifera	Eurotratoria	Ploima	<i>Asplanchnidae</i>	850	Pelagic
Pluricellular	Zooplankton	Rotifera	NA	Ploima	<i>Brachionidae</i>	725	Pelagic
Pluricellular	Zooplankton	Crustacea	Branchiopoda	Cladocera	<i>Bosminidae</i>	447	Pelagic
Pluricellular	Zooplankton	Rotifera	NA	NA	<i>Concochilidae</i>	225	Pelagic
Unicellular	Phytobenthos	Ochrophyta	Chrysophyceae	NA	NA	61	Littoral
Unicellular	Phytoplankton	Ochrophyta	Chrysophyceae	NA	NA	61	Pelagic
Unicellular	Phytoplankton	Ochrophyta	Diatoms	NA	NA	60	Pelagic
Unicellular	Phytoplankton	Myzozoa	Dinophyceae	NA	NA	50	Pelagic
Unicellular	Phytobenthos	Chlorophyta	Chlorophyceae	NA	NA	35	Littoral
Unicellular	Phytoplankton	Chlorophyta	Chlorophyceae	NA	NA	35	Pelagic
Unicellular	Phytobenthos	Cryptophyta	Cryptophyceae	NA	NA	30	Littoral
Unicellular	Phytoplankton	Cryptophyta	Cryptophyceae	NA	NA	30	Pelagic
Unicellular	Phytobenthos	Ochrophyta	Diatoms	NA	NA	29	Littoral
Unicellular	Phytoplankton	NA	Zygomyceteae	NA	NA	25	Pelagic

Part 2: Selection of *Silurus glanis* body sizes.

The directed connectance (C) was selected to study the changes in food web topologies and was calculated as follows:

$$C = \frac{l}{S^2}$$

with l the number of links and S the number of species clusters in the food-web (Bersier *et al.*, 2002). Trophic vulnerability of species cluster (TV) was the sum of links with their predators, trophic generality (TG) was the sum of links with their prey and degree (D) of species was the sum of TV and TG .

The absolute changes of C following the invasion of *S. glanis* of different body sizes were limited due to the weak proportional change of number of species (+ 1.2%) and links (+ 2.4% of links in average) within the food-webs (Figure S1a). Yet, clear variations of directed connectance could be identified for three body sizes: 40 cm, 85 cm and 150 cm. Most variations occurred for *S. glanis* body sizes up to 85 cm and were characterized by a decrease of C while it remains steady for larger *S. glanis*. Consequently, we selected *S. glanis* of 40 cm, 85 cm and 150 cm to simulate scenarios that corresponded to the most noticeable changes in the foodweb topology while their degree ($D_{S40} = 14$, $D_{S85} = 7$, $D_{S150} = 10$) and their trophic position ($TP_{S40} = 3.9$, $TP_{S85} = 4.2$, $TP_{S150} = 4.5$) also differed sufficiently to suggest possible variations in their impacts on the general peri-alpine lake foodweb.

The 3D representations of the non-invaded food-web and of the invaded food-web highlighted the general structure of the food-webs and the high trophic position of each *S. glanis* compared to other species clusters. (Fig. S1b and c). This apex position was confirmed by the absence of predators for the three body sizes of *S. glanis* and thus did not influence the trophic generality of consumers but increased the trophic vulnerability of invertebrates and fish (Figure S2.).

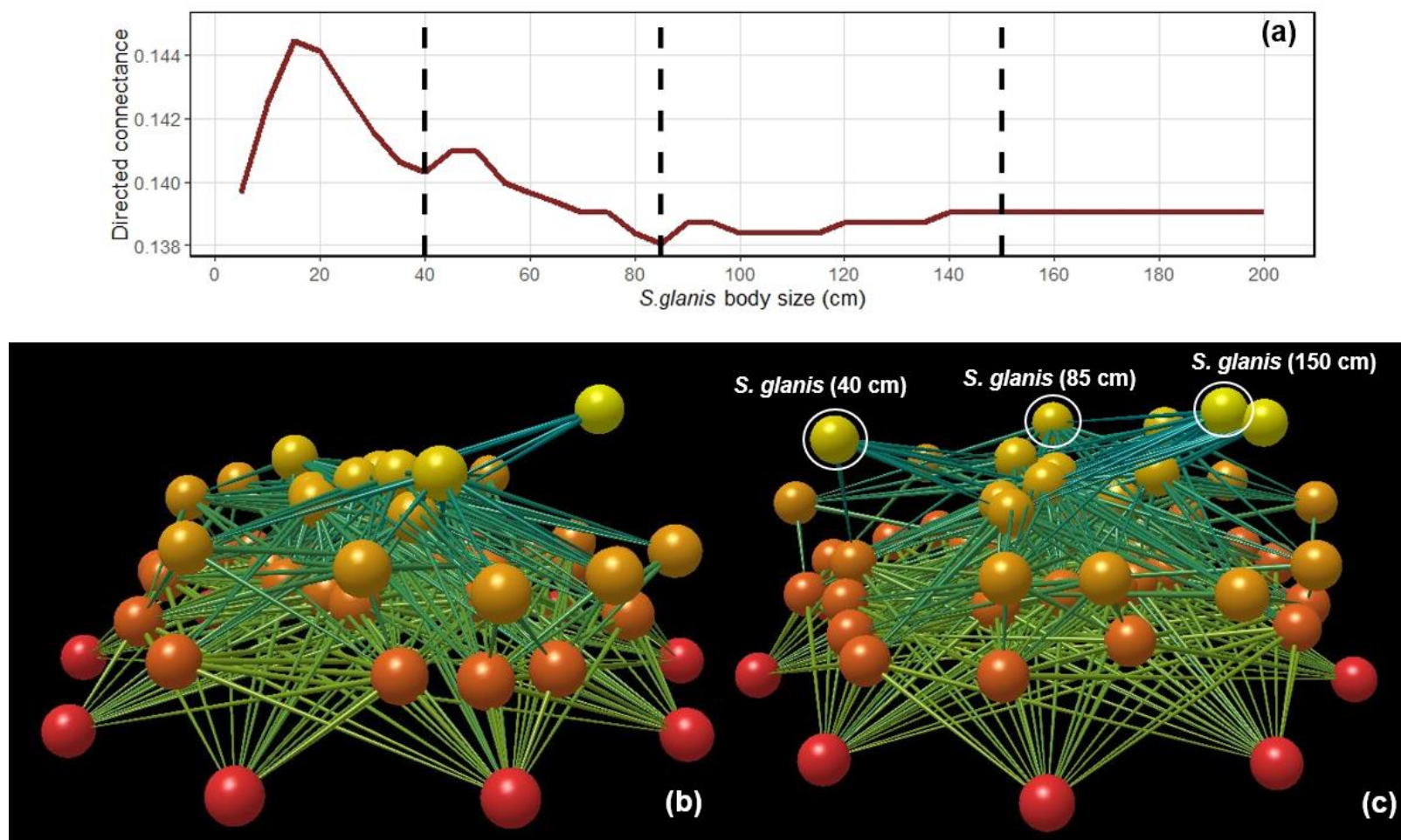


Figure S1. Body size selection (corresponding to dashed lines) based on clear-cut breaks of directed connectance of the global peri-Alpine lake food-web along *S. glanis* body sizes (a) and 3D representations of the food-web without *S. glanis* (b) and of the invaded food-web (c). Images representing 3D food-webs were produced with Network3D (Yoon et al., 2004).

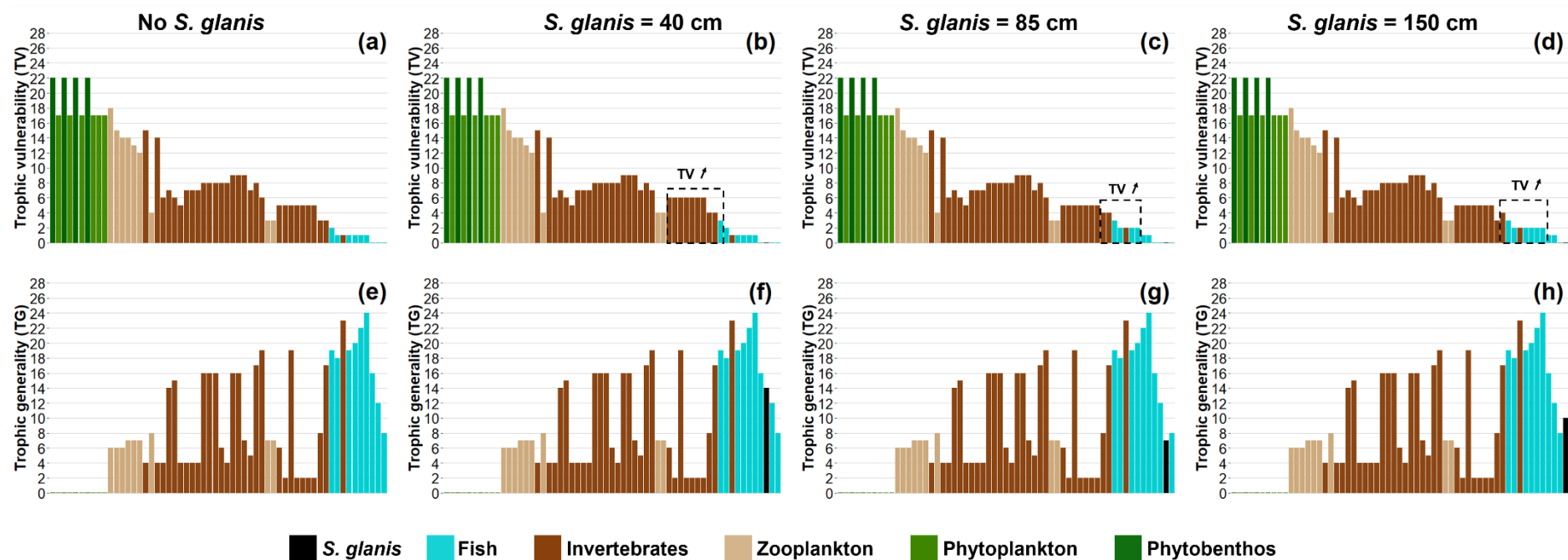


Figure S2. Species metrics in the food-web without *S. glanis* (1st column), with *S. glanis* of 40 cm (2nd column), 85 cm (3rd column) and 150 cm (4th column). Species clusters in barplots are organized by increasing body size from left to right. Dashed squares represent species clusters for which trophic vulnerability increased in presence of *S. glanis*.

Part 3. Parametrization of the dynamic model and sensitivity analysis.

Table S2. Values of the different parameters used to process the dynamic simulations.

Parameters	Definition	Values	References
y	Maximum consumption rate	$y_{Vertebrate} = 4$	Brown (2004)
		$y_{CarnivorousInvertebrate} = 8$	Brown (2004)
		$y_{NoCarnivorousInvertebrate} = 5$	Jacobsen (1994)
		$y_{Zooplankton} = 6.5$	Hansson 1996)
		$y_{Unicellular} = 1.69$	Flynn & Raven (2017)
ax	Allometric constant	$ax_{EctothermVertebrate} = 0.88$	Brose <i>et al.</i> (2006)
		$ax_{Invertebrate} = 0.314$	Brose <i>et al.</i> (2006)
ε	Efficiency of predator consumption	$\mathcal{E}_{Carnivorous} = 0.85$	Brown (2004)
		$\mathcal{E}_{Herbivorous} = 0.45$	Brown (2004)
K	Biotic capacity of basal species	$K = 10^{(-0.77 * \log_{10}(m[basal_{species}]) - 6)}$	Brown (2004)
h	Handling time	$h_{Vertebrates} = 4.084 \cdot 10^5 m[prey] m[pred]^{-0.75}$	Kalinkat <i>et al.</i> (2013); Brose (2010);
		$h_{Invertebrates} = \frac{1}{y}$	Kjørboe (2017); Koen-Alonzo (2007)
bm	Body mass (g)	$\log_{10}(m) = 3.24 \log_{10}(body\ size) - 15.465$	Data fitted for this study from Delong <i>et al.</i> (2010) and Makarieva <i>et al.</i> (2008)
mr	Metabolic rate	$\log_{10}(mr) = 0.71m - 0.08bm^2 - 3.125$	Data fitted for this study from Delong <i>et al.</i> (2010) and Makarieva <i>et al.</i> (2008)
x	Metabolic rate mass dependant	$x = 10^{(\log_{10}(mr) - \log_{10}(bm))}$	Brose <i>et al.</i> (2006)

Sensitivity – We assessed the model sensitivity by implementing different extent of metabolic noise on the species clusters metabolic rates x_j and explored its influence on *MRAD* (median value of relative abundance differences *RAD*) obtained for fish, invertebrates, phytoplankton, phytobenthos and zooplankton. To simulate metabolic noises, a normal distribution was used with a mean fixed at 0 and varying standard deviation set at 0.1 %, 0.5 %, 1 %, 5%, 10 % and 20 % of x_j . The parameter N_0 was still the same for the 200 simulations to avoid initial abundances bias.

Density distributions are shown for fish, invertebrates, zooplankton, phytobenthos and phytoplankton for metabolic rate at 0 % (Figure S3), 0.1 % (Figure S4), 0.5 % (Figure S5), 1 % (Figure S6), 5 % (Figure S7), 10 % (Figure S8) and 20 % (Figure S9).

MRAD above 200 (median value of relative abundances differences 4 times higher) were not accounted in Kernel density plots as they represented anecdotal fractions of simulations for the different metabolic noises (0.29 %, 0.46 %, 1.18 %, 2.21 %, 3.42 % and 5.93 % respectively; Fig. S10). *MRAD* above 200 found in simulations with low metabolic noises concerned only fish and progressively phytoplankton and phytobenthos to finally concern fish, primary producers and invertebrates in simulations with the highest metabolic noise.

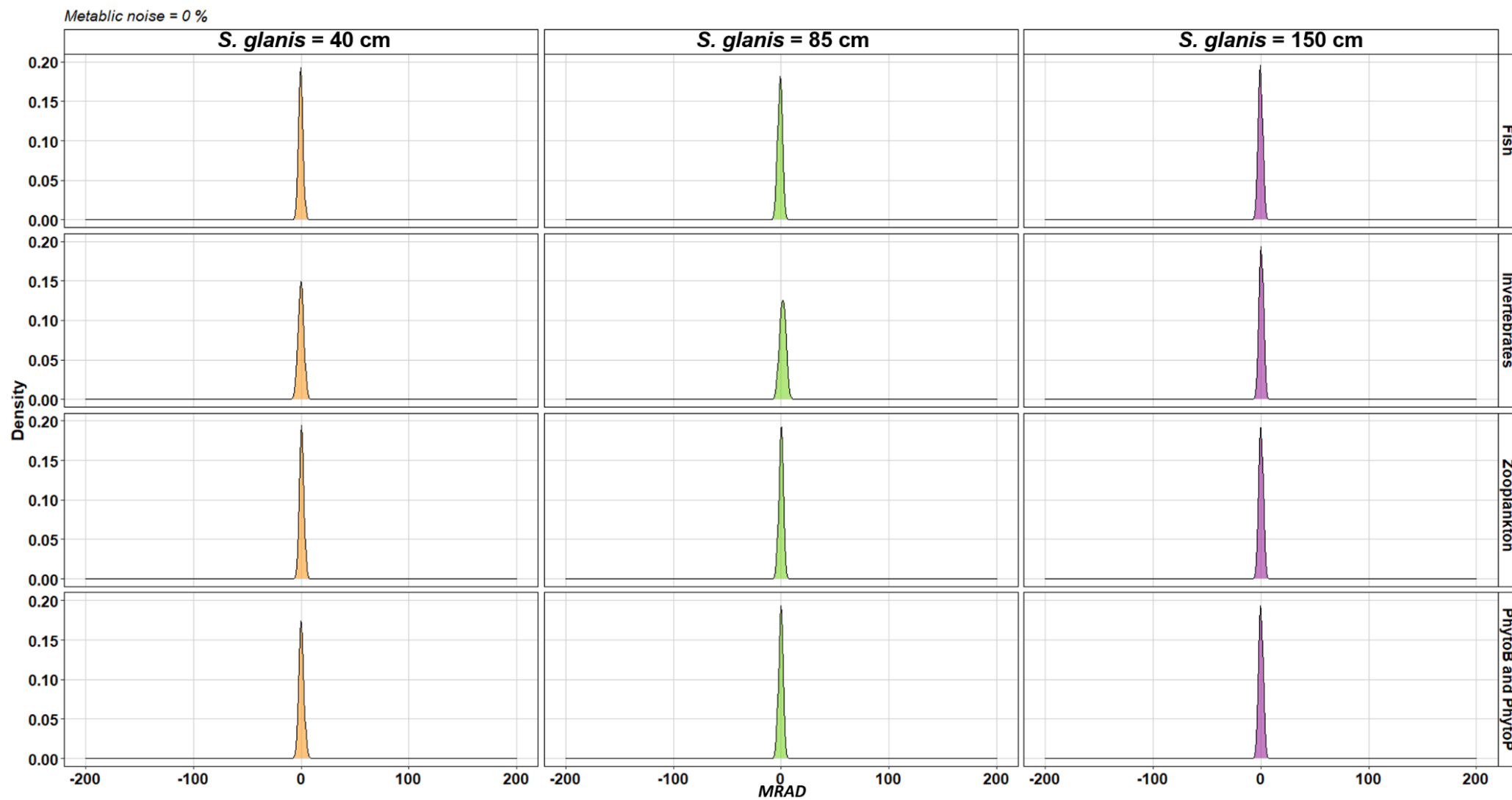


Figure S3. Density distribution of *MRAD* without considering metabolic noise in simulations.

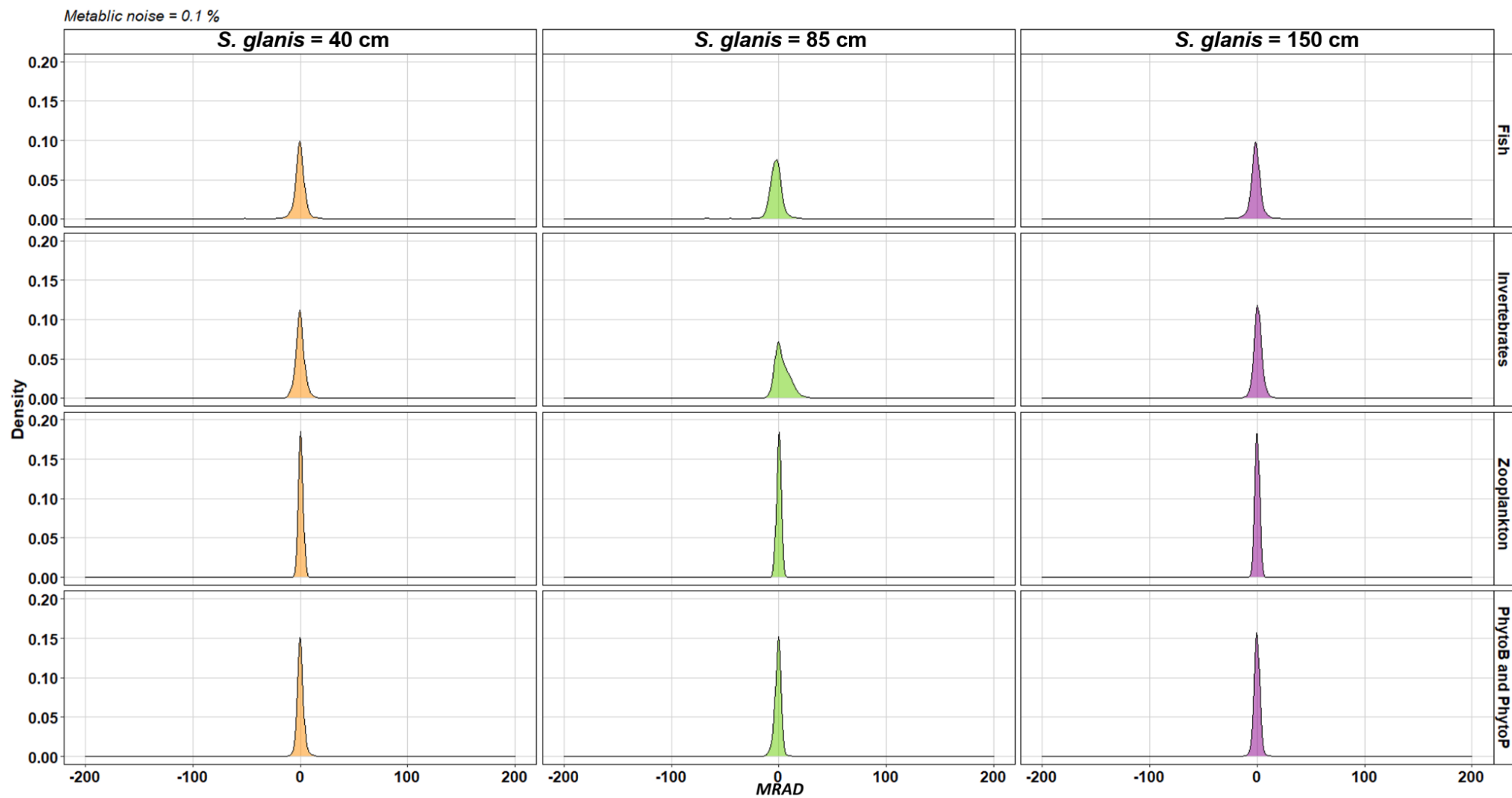


Figure S4. Density distribution of $MRAD$ considering a metabolic noise of 0.1 % of M_i in simulations.

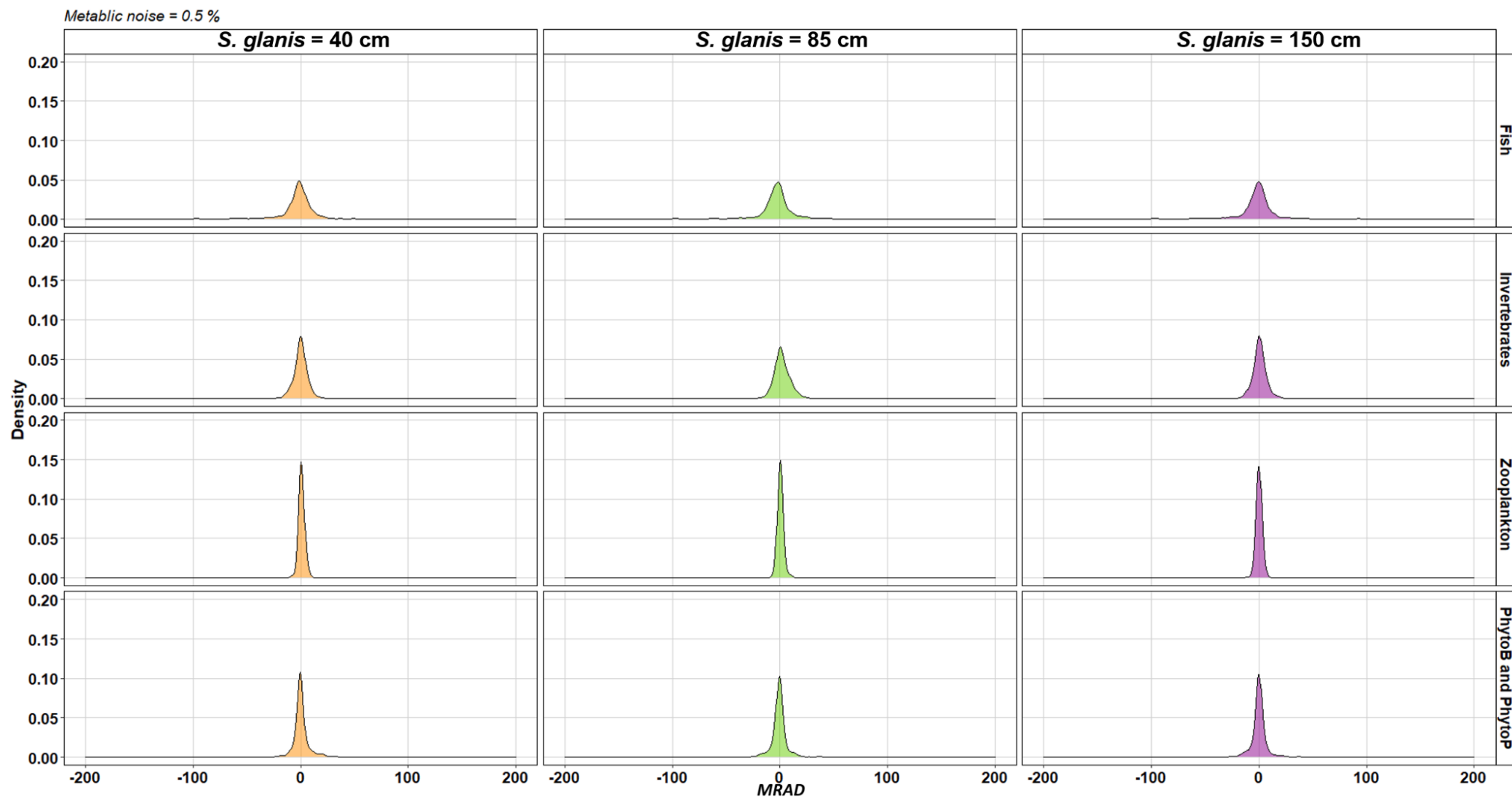


Figure S5. Density distribution of $MRAD$ considering a metabolic noise of 0.5 % of M_i in simulations.

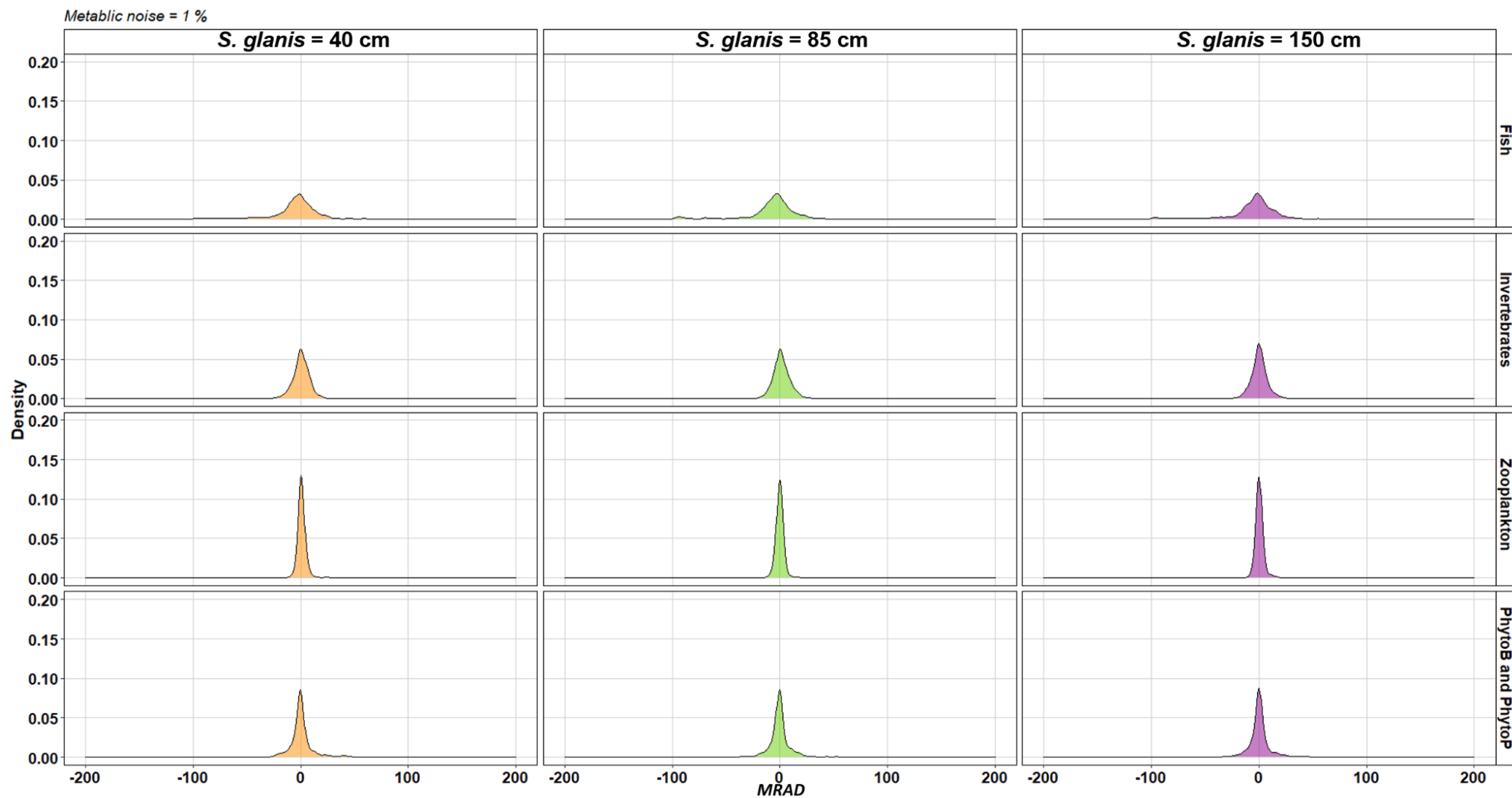


Figure S6. Density distribution of $MRAD$ considering a metabolic noise of 1 % of M_i in simulations.

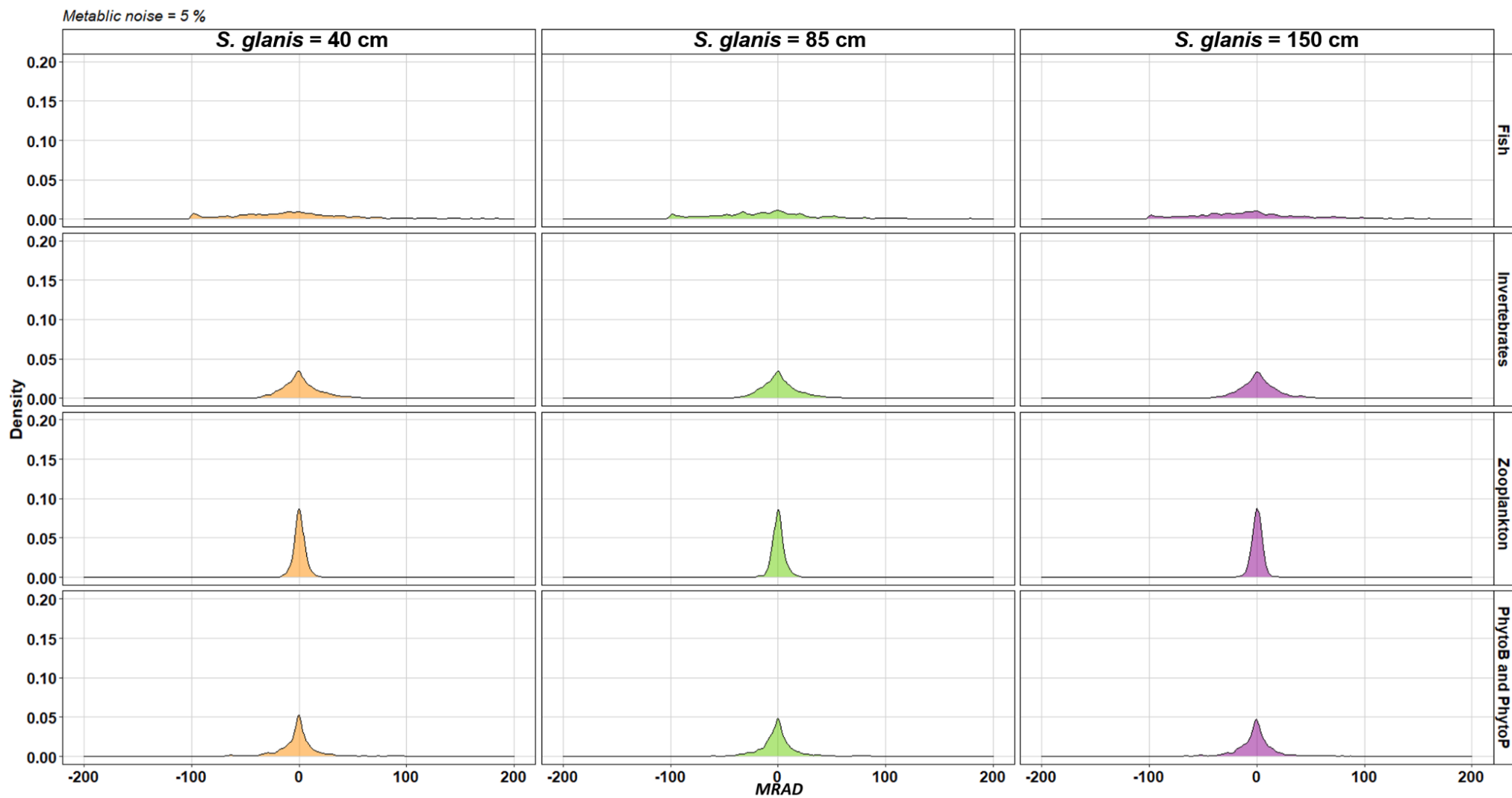


Figure S7. Density distribution of *MRAD* considering a metabolic noise of 5 % of M_i in simulations.

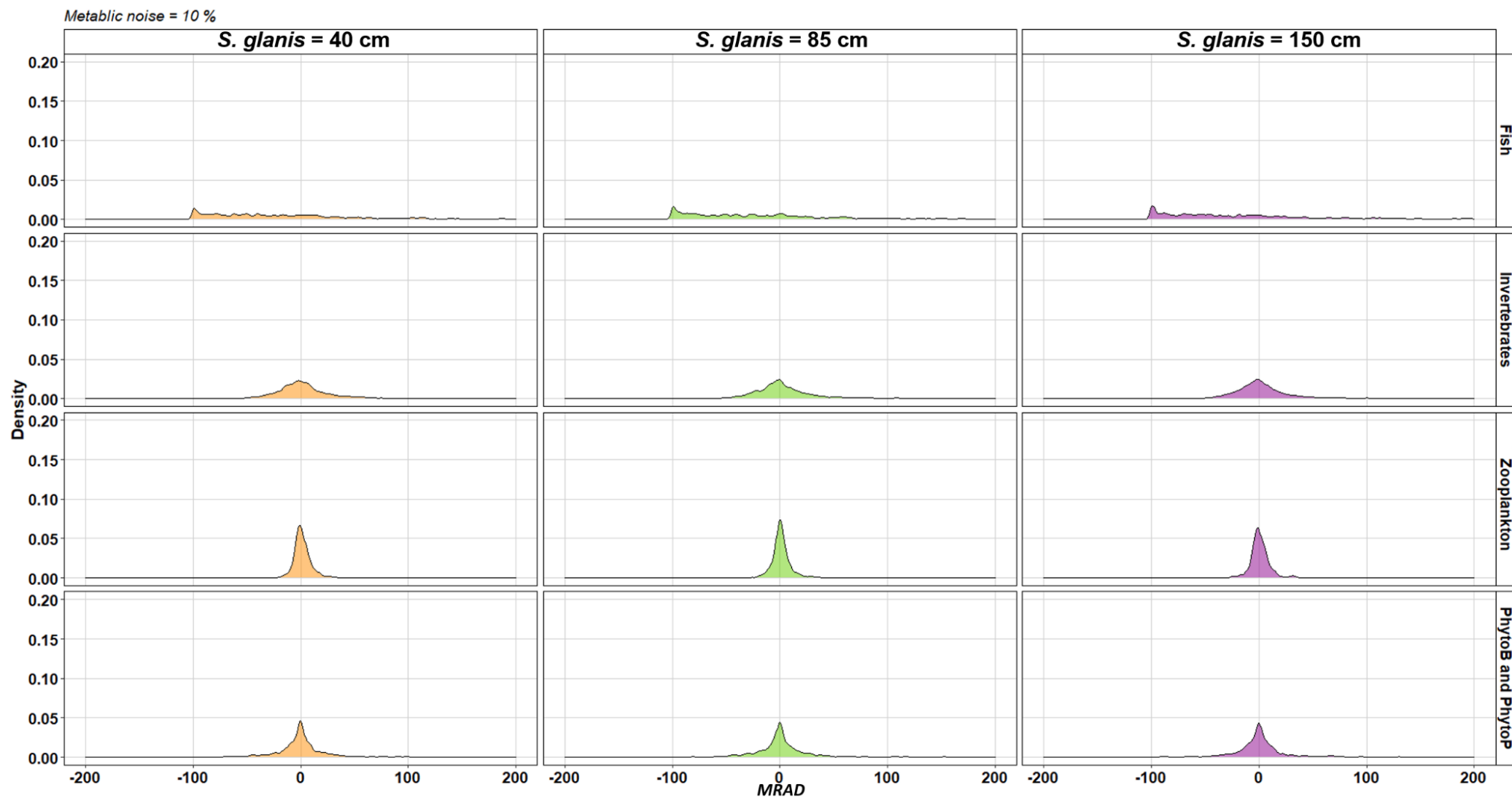


Figure S8. Density distribution of $MRAD$ considering a metabolic noise of 10 % of M_i in simulations.

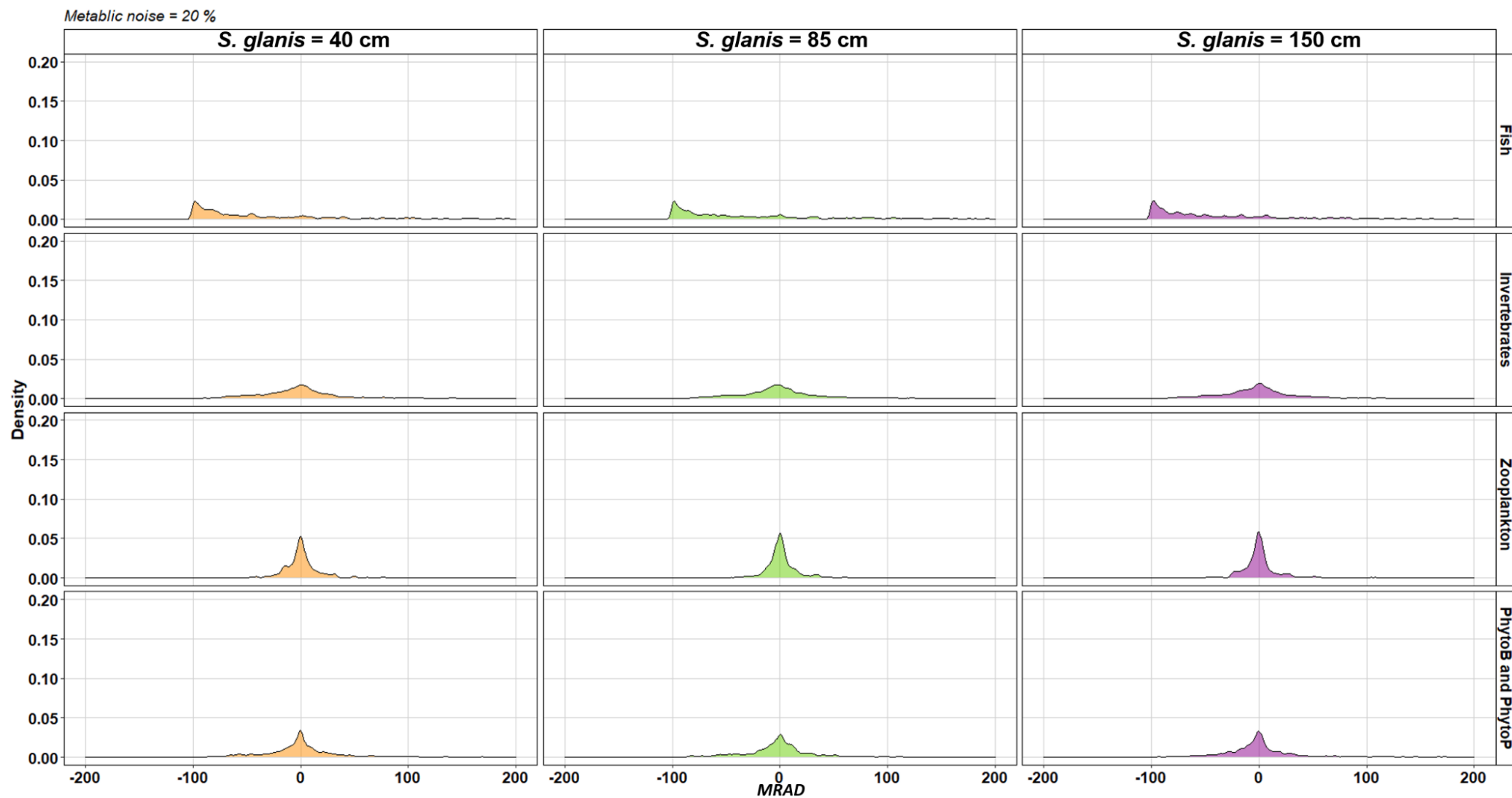


Figure S9. Density distribution of *MRAD* considering a metabolic noise of 20 % of M_i in simulations.

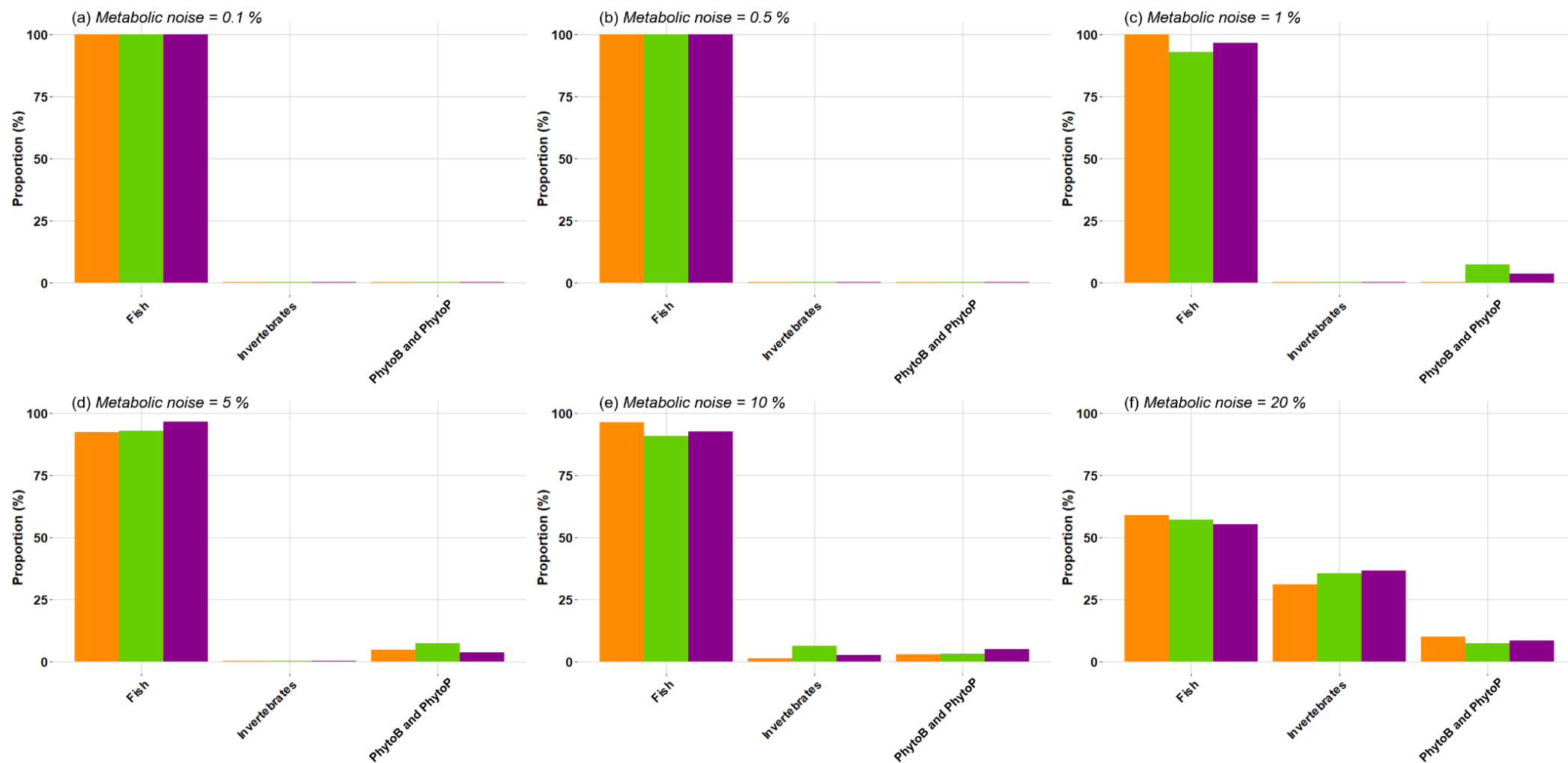


Figure S10. Repartition of *MRAD* above 200 among fish, invertebrates, phytobenthos (PhytoB) and phytoplankton (PhytoP) for each metabolic noise considering the 200 simulations.

Part 4: Complementary results for *RAD* analyses (Relative Abundance Differences).

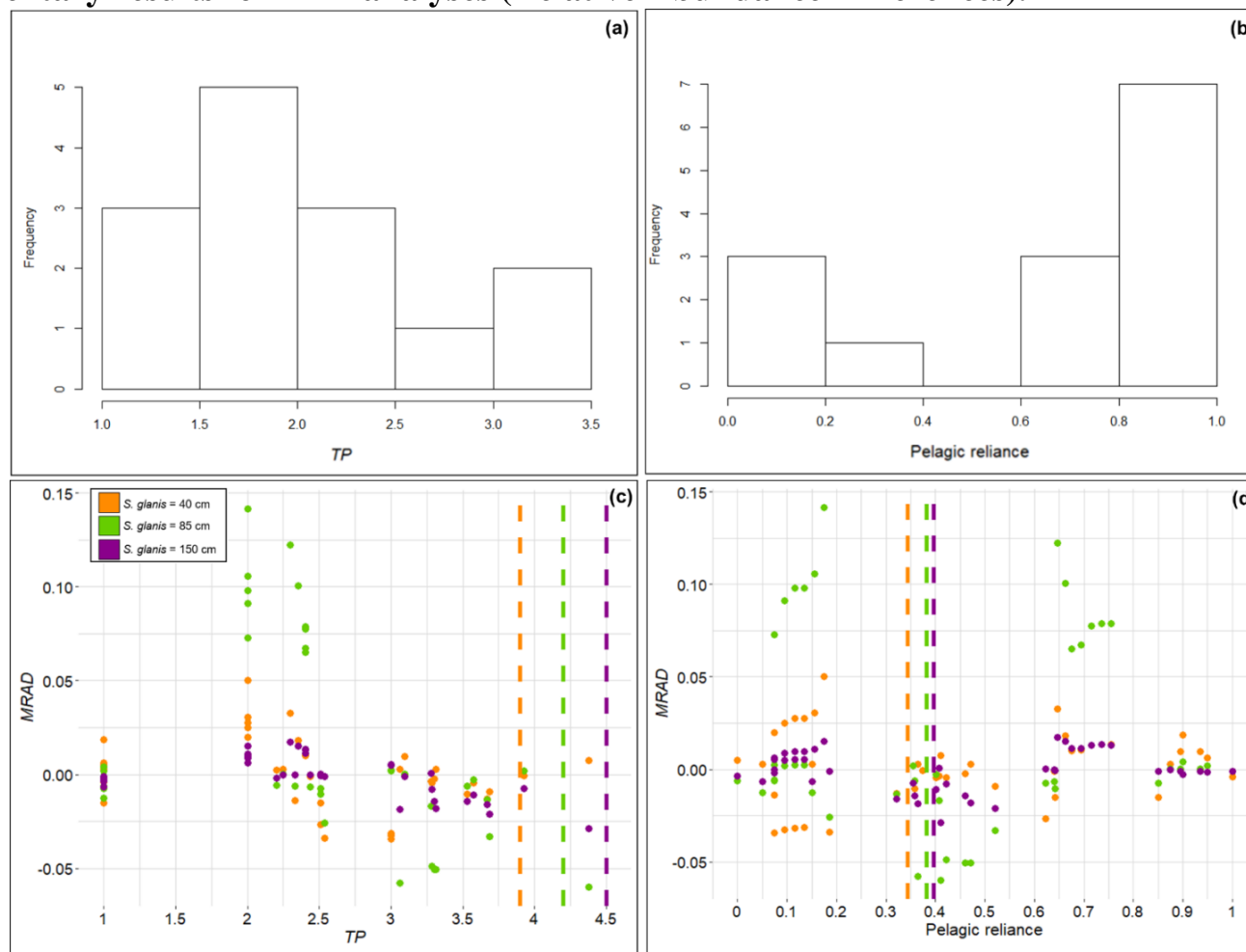


Figure S11. Effect of *S. glanis* (MRAD) on species clusters regarding their trophic position and their pelagic reliance. (a) corresponds to a histogram of extinct species clusters according to their *TP* and (b) is a histogram of extinct species clusters according to their pelagic reliance. (c) and (d) correspond to effects of *S. glanis* according to the *TP* and to the pelagic reliance of non-extinct species clusters. In (c) and (d) dashed lines are *TP* and pelagic reliance of the three *S. glanis*, respectively.

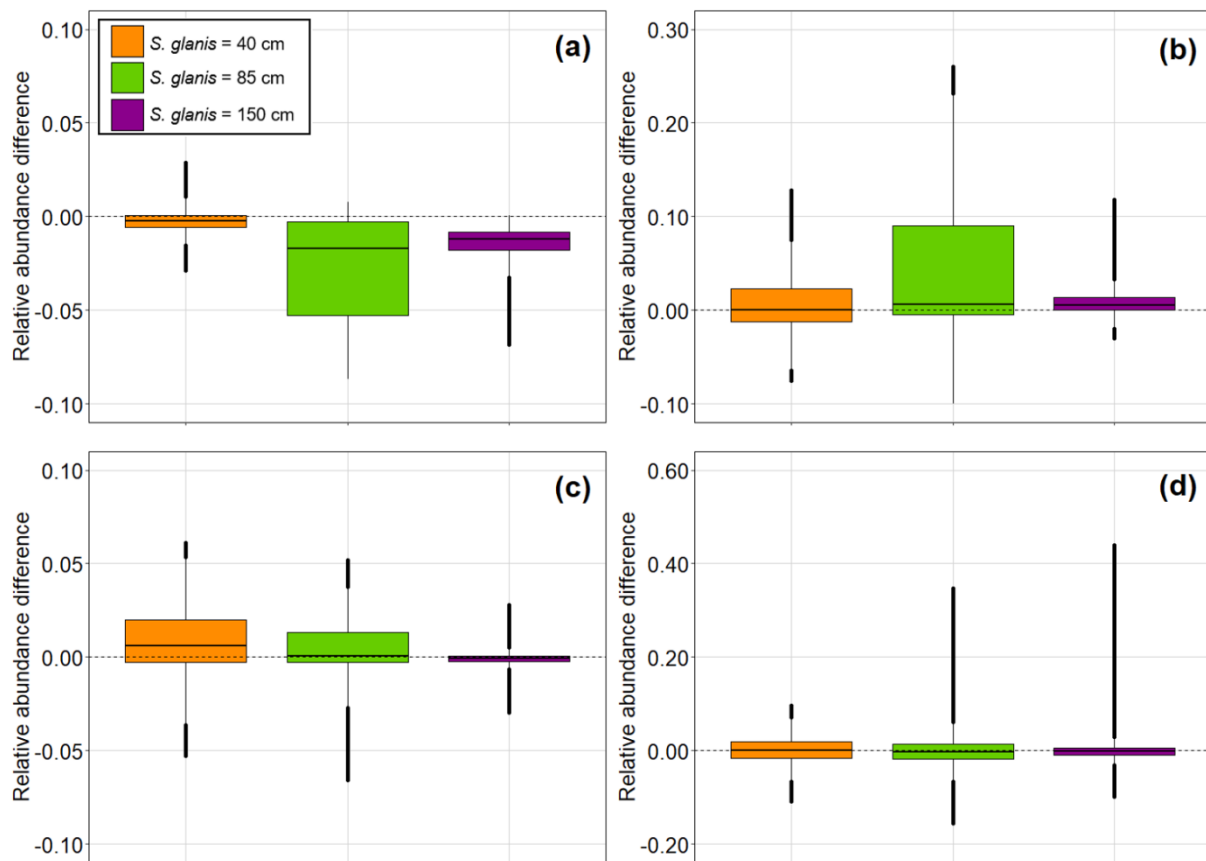


Figure S12. Relative abundance differences (*RAD*) along the 20 000 time steps in presence of each *S. glanis* body size after taxonomic aggregation of species clusters. Results are presented for all fish (a), invertebrates (b), zooplankton (c), phytoplankton and phytobenthos species clusters (d).

Part 5. Details of classified ecological interactions

Table S3. Trophic positions of species clusters and interaction involved in each scenario depending on extinct and non-extinct species clusters. The sign “-” corresponds to an interaction with negative impact ($MRAD < 0$). Contrary, the sign “+” is used when the interaction seems favourable to the species cluster. The dashed line in the table correspond to the separation between extinct and non-extinct species clusters.

Species cluster	Category	Trophic Position	State	<i>S. glanis</i> = 40 cm	<i>S. glanis</i> = 85 cm	<i>S. glanis</i> = 150 cm
<i>Concochilidae</i>	Invertebrate	2.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Corixidae</i>	Invertebrate	2.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Bosminidae</i>	Zooplankton	2.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Ceratopogonidae</i>	Invertebrate	2.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Brachionidae</i>	Zooplankton	2.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
Cryptophyceae_ben	Phytobenthos	1.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Asplanchnidae</i>	Zooplankton	2.1	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Sididae</i>	Zooplankton	2.1	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Cyclopidae</i>	Zooplankton	2.1	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Chironomidae</i>	Invertebrate	3.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
Zygophyceae	Phytoplankton	1.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Chaoboridae</i>	Invertebrate	3.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
Cryptophyceae	Phytoplankton	1.0	Extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Gammaridae</i>	Invertebrate	3.0	Extinct	Predation -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Esocidae</i>	Fish	4.4	Non-extinct	Other	Competition -	Competition -
<i>Salmonidae</i>	Fish	3.9	Non-extinct	Competition -	Other	Predation -
<i>Lotidae</i>	Fish	3.7	Non-extinct	Competition -	Competition -	Predation -
<i>Cyprinidae</i>	Fish	3.6	Non-extinct	Competition -	Competition -	Predation -

<i>Ictaluridae</i>	Fish	3.5	Non-extinct	Competition -	Competition -	Predation -
<i>Percidae</i>	Fish	3.7	Non-extinct	Competition -	Predation -	Predation -
<i>Cottidae</i>	Fish	3.3	Non-extinct	Other	Predation -	Predation -
<i>Astacidae</i>	Invertebrate	3.1	Non-extinct	Trophic cascade +	Predation -	Predation -
<i>Blenniidae</i>	Fish	3.3	Non-extinct	Predation -	Predation -	Predation -
<i>Centrarchidae</i>	Fish	3.3	Non-extinct	Predation -	Predation -	Predation -
<i>Cambaridae</i>	Invertebrate	3.3	Non-extinct	Predation -	Predation -	Predation -
<i>Dreissenidae</i>	Invertebrate	2.5	Non-extinct	Predation -	Predation -	Trophic cascade -
<i>Coenagrionidae</i>	Invertebrate	3.0	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Glossiphoniidae</i>	Invertebrate	3.0	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Gomphidae</i>	Invertebrate	3.0	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Libellulidae</i>	Invertebrate	3.0	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Ephemeridae</i>	Invertebrate	2.5	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade -	Trophic cascade +
<i>Crambidae</i>	Invertebrate	2.3	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade -	Trophic cascade +
<i>Cercopagididae</i>	Invertebrate	3.1	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade +	Trophic cascade -
<i>Leptodoridae</i>	Zooplankton	3.1	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade +	Trophic cascade -
<i>Polycentropodidae</i>	Invertebrate	2.5	Non-extinct	Predation -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Physidae</i>	Invertebrate	2.2	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Leptoceridae</i>	Invertebrate	2.4	Non-extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
<i>Empididae</i>	Invertebrate	2.4	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Ecnomidae</i>	Invertebrate	2.4	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Sphaeriidae</i>	Invertebrate	2.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Baetidae</i>	Invertebrate	2.4	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +

<i>Beraeidae</i>	Invertebrate	2.4	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Psychomiidae</i>	Invertebrate	2.4	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Lymnaeidae</i>	Invertebrate	2.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Planorbidae</i>	Invertebrate	2.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Valvatidae</i>	Invertebrate	2.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Bithyniidae</i>	Invertebrate	2.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Caenidae</i>	Invertebrate	2.4	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Hydroptilidae</i>	Invertebrate	2.3	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Tateidae</i>	Invertebrate	2.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade +
<i>Daphniidae</i>	Zooplankton	2.3	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade -
Chrysophyceae	Phytobenthos	1.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade -	Trophic cascade -
Chrysophyceae	Phytoplankton	1.0	Non-extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
Diatoms	Phytoplankton	1.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade -
Dinophyceae	Phytoplankton	1.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade +	Trophic cascade -
Chlorophyceae	Phytobenthos	1.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade -	Trophic cascade -
Chlorophyceae	Phytoplankton	1.0	Non-extinct	Trophic cascade -	Trophic cascade -	Trophic cascade -
Diatoms	Phytobenthos	1.0	Non-extinct	Trophic cascade +	Trophic cascade -	Trophic cascade -

Part 6. Interaction strengths in the food-web.

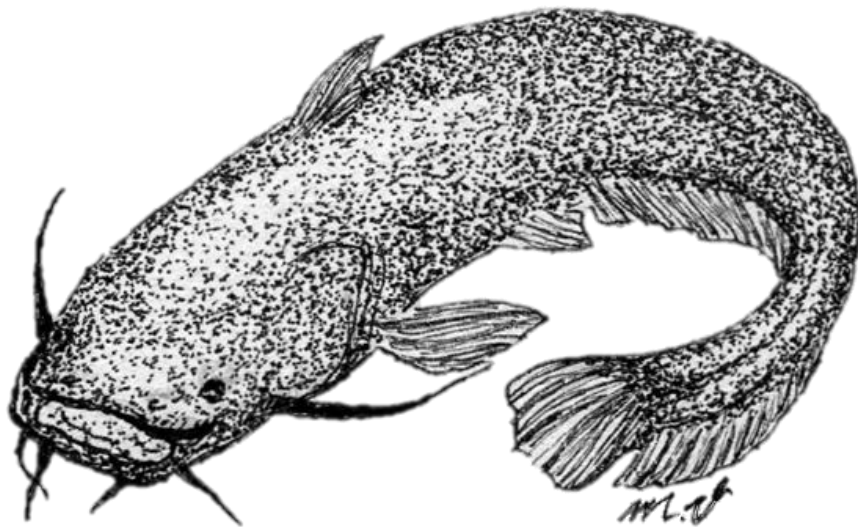
Table S4. Average interaction strengths found for consumers with and without different body size of *S. glanis*.

Scenario	Average interaction strength \pm SD (min – max)
No <i>S. glanis</i>	$2.02 \cdot 10^{-3} \pm 2.95 \cdot 10^{-3}$ ($5.26 \cdot 10^{-6} - 1.39 \cdot 10^{-2}$)
<i>S. glanis</i> of 40 cm	$1.96 \cdot 10^{-3} \pm 2.93 \cdot 10^{-3}$ ($5.26 \cdot 10^{-6} - 1.39 \cdot 10^{-2}$)
<i>S. glanis</i> of 85 cm	$1.99 \cdot 10^{-3} \pm 2.94 \cdot 10^{-3}$ ($5.26 \cdot 10^{-6} - 1.39 \cdot 10^{-2}$)
<i>S. glanis</i> of 150 cm	$1.98 \cdot 10^{-3} \pm 2.93 \cdot 10^{-3}$ ($2.69 \cdot 10^{-6} - 1.39 \cdot 10^{-2}$)

Literature cited in supplementary information:

- Bersier, L.F., Banasek-Richter, C. & Cattin, M.C. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83, 2394-2407.
- Brose, U. (2010). Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology*, 24, 28-34.
- Brose, U., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food-webs. *Ecology Letters*, 9, 1228-1236.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen A. P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- DeLong, J.P., Okie, J.G., Moses, M.E., Sibly, R.M. & Brown, J.H. (2010). Shifts in metabolic scaling, production, and efficiency across major evolutionary transitions of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 12941-12945.
- Flynn, K.J. & Raven, J.A. (2017). What is the limit for photoautotrophic plankton growth rates? *Journal of Plankton Research*, 39, 13-22.
- Hansson, L.-A., Tranvik, L.-J. (1996). Quantification of invertebrate predation and herbivory in food chains of low complexity. *Oecologia*, 108, 542-551.
- Jacobsen, D., Kaj, S.-J. (1994). Invertebrate herbivory on the submerged macrophyte *Potamogeton perfoliatus* in a Danish stream. *Freshwater Biology* 31, 43-52.
- Kalinkat, G., Schneider, F.D., Digel, C., Guill, C., Rall, B.C. & Brose, U. (2013). Body masses, functional responses and predator-prey stability. *Ecology Letters*, 16, 1126-1134.
- Kjørboe, T., Saiz, E., Tiselius, P. & Andersen, K.H. (2017). Adaptive feeding behavior and functional responses in zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 63, 308-321.
- Koen-Alonso, M. (2007). A process-oriented approach to the multispecies functional response. In: *From Energetics to Ecosystems: The Dynamics and Structure of Ecological Systems* (ed. Rooney, N, McCann, K.S., Noakes, D.L.G.). Springer Netherlands, pp. 1-36.
- Makarieva, A.M., Gorshkova, V.G., Li, B.L., Chownc, S.L., Reichd, P.B. & Gavrillove, V.M. (2008). Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life's major domains: Evidence for life's metabolic optimum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 16994-16999.
- Yoon, R. J., Williams, E., Levine, S., Yoon, J., Dunne, J., & Martinez, N. D. (2004). Webs on the web (wow): 3D visualization of ecological networks on the www for collaborative research and education. *Proceedings of the IS&T/SPIE Symposium on Electronic Imaging, Visualization and Data Analysis*, 5295, 124-132.

CHAPITRE 5



“In scientific work, those who refuse to go beyond fact rarely get as far as fact.”

Thomas Huxley

CHAPITRE 5. Vulnérabilité du lavaret (*Coregonus lavaretus*) face au silure dans le Lac du Bourget

1. Présentation du chapitre

Problématique : l'étude du régime alimentaire du silure dans le Lac du Bourget a permis d'identifier le lavaret comme espèce consommée par le prédateur exotique (Chapitre 1). De plus, l'inférence de la niche trophique de la population de silures (Chapitre 3) et la simulation des variations d'abondances des groupes d'espèces en sa présence dans les lacs périalpins (Chapitre 4) ont soulevé de potentiels impacts exercés sur le lavaret. Une investigation plus poussée de la vulnérabilité de ce *Salmonidae* à fort intérêt écologique, patrimonial et économique était donc nécessaire, principalement pour (i) valider sa consommation par le silure par le biais d'analyses de régime alimentaire complémentaires et (ii) évaluer son risque de prédation tout au long de son ontogénie et selon la période de l'année.

Méthodologie : la consommation effective du lavaret a été étudiée par metabarcoding réalisé sur des contenus intestinaux de silures ($n = 61$). La vulnérabilité du lavaret au cours de son ontogénie a ensuite été étudiée en utilisant l'aNM (Chapitre 2) pour inférer des liens trophiques entre des tailles de silures empiriques ($n = 185$) et un gradient de tailles de lavarets (1cm à 50 cm) afin d'identifier les tailles et les stades de vie de lavaret les plus vulnérables vis-à-vis de la structure en taille de la population actuelle de silures. Pour finir, une métrique de risque de prédation a été élaborée en se basant sur les facteurs conditionnant la réponse fonctionnelle d'un prédateur. Les données empiriques de temps de manipulation (« handling time ») et taux d'attaque (« attack rate ») n'étant pas disponibles pour les silures, le chevauchement des profondeurs occupées par les silures et les lavarets a été considéré afin d'estimer une probabilité de rencontre et de détection entre le prédateur et sa proie. Complémentairement, le taux métabolique du silure a été estimé comme proxy de sa demande énergétique et donc de la recherche et du taux d'attaque sur ses proies. Le risque de prédation a été étudié séparément pour le stade de vie 0^+ (jeunes de l'année) et pour les autres stades de vie (1^+ et plus) entre mars et octobre, de 2014 à 2019.

Principaux résultats : l'ADN de lavaret a été retrouvé dans 7% des contenus intestinaux analysés, induisant un plus fort taux de présence que dans les contenus stomacaux (1%). La vulnérabilité des lavarets mesurant entre 5 cm et 20 cm (individus 0^+) sembleraient forte (maximum de probabilité d'interaction avec les 5 cm) et diminuerait avec l'ontogénie, les adultes (> 35 cm, âge $> 2^+$) ne pouvant être prédatés que par les plus gros silures de l'échantillonnage (> 130 cm) avec des probabilité d'interaction faible. Cette plus forte vulnérabilité des 0^+ a également été retrouvée à travers l'étude du risque de prédation. En effet, le fort chevauchement entre les profondeurs occupées par les 0^+ et celles occupées par les silures, particulièrement pendant les mois où la demande énergétique des silures est forte (de la fin du printemps à la fin de l'été), induirait un risque de prédation significativement plus élevé pour les 0^+ que pour les autres stades de vie du lavaret.

Valorisation : Ce chapitre fait l'objet d'un article en vue d'une soumission dans *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

2. Article 5 – The vulnerability of whitefish (*Coregonus lavaretus*) to the invasive European catfish (*Silurus glanis*) in a large peri-Alpine lake

Chloé Vagnon¹✉, Franck Cattaneo², Chloé Goulon¹, Jean Guillard¹ and Victor Frossard¹

¹ Univ. Savoie Mont-Blanc, INRAE, CARRTEL, 74200 Thonon-les-Bains, France

² HES-SO / HEPIA, CH-1254 Jussy, Suisse

✉ Corresponding author: chloe.vagnon@gmail.com

2.1. Abstract

The whitefish (*Coregonus lavaretus*) is a core exploited species in numerous fisheries and the invasion of the European catfish (*Silurus glanis*) in peri-Alpine lakes may represent an emergent threat for this salmonid.

We aimed at assessing the vulnerability of whitefish to *S. glanis* in a French peri-Alpine lake (Lake Bourget) by combining diet analyses (metabarcoding), trophic link inferences derived from an allometric niche model (aNm) and the development of a predation risk metric derived from species depth-matching and *S. glanis* energy demand.

Whitefish DNA was found in 7% of *S. glanis* intestines, indicating a low but effective consumption. The aNm suggested that *S. glanis* (considering the current population size structure) may predate all whitefish life stages, though young-of-the-year (0⁺, 5-20 cm) may be the most exposed to predation. 0⁺ had higher depth-matching with *S. glanis* than other life stages, especially in summer when the catfish exhibit their highest energy demand, leading to an overall higher predation risk for 0⁺.

Our results highlight time and age-varying vulnerability of whitefish toward *S. glanis*, suggesting a new growing threat for this species in a context of global change.

Keywords: invasive species, metabarcoding, allometric niche model, predation risk, *Silurus glanis*, *Coregonus lavaretus*

2.2. Introduction

Wild salmonids represent important ecological, patrimonial and economic values worldwide (Fausch *et al.* 2006). Among them, whitefish species (Coregoninae) are found in a large number of freshwater ecosystems comprising a large genetic diversity characterized by different ecomorphs (Bernatchez *et al.* 1996; Ostbye *et al.* 2006; Bitz-Thorsen *et al.* 2020). These salmonids are among the most exploited resource in North American and European fisheries, reaching up to hundreds of tons harvested per fishery annually representing several millions US\$ of incomes per year (Ebener *et al.* 2008; Baer *et al.* 2017). Yet, many whitefish stocks appear currently threatened (Baer *et al.* 2017; Nöges *et al.* 2018; DGE 2019) due to their vulnerability to climatic (e.g., global warming) and local anthropogenic forcings (e.g., overfishing, habitat alteration) that ultimately affect their abundance, reproduction success and growth (Nöges *et al.* 2018; Eme *et al.* 2018; Stewart *et al.* 2021).

Invasions of exotic species is a seldom investigated threat that may participate to the alteration of wild salmonid populations (Fausch *et al.* 2006). Particularly, the European catfish (*Silurus glanis*), a large invasive predatory fish, can occasionally predate *Coregonus* sp. in Czech lakes (Vejřík *et al.* 2017) and has recently been shown to develop specific hunting behavior to predate wild salmonids such as *Salmo salar* in the Garonne river by means of synchronized presence with the salmonids in a fishway (Boulêtreau *et al.* 2018). Since few years, *S. glanis* has invaded large peri-Alpine lakes (Lake Bourget and Lake Geneva) and early investigations based on stable isotope analyses underlined its reliance on pelagic resources as well as anecdotal predation on the European whitefish *C. lavaretus* (Vagnon *et al.* submitted). The potential vulnerability of *C. lavaretus* to this new invader yet remained to be specifically investigated regarding its important ecological and economic values in peri-Alpine lakes.

The impact of *S. glanis* on *C. lavaretus* may be optimally expressed as the number or biomass of *C. lavaretus* consumed by *S. glanis* individual or biomass that will depend on *C. lavaretus* density usually formulated as a functional response (i.e., *per capita* foraging rate; Holling 1959). The functional response can typically be decomposed into two principal components (Sentis *et al.* 2013; DeLong *et al.* 2021): the attack rate a (i.e., number of attacks) and the handling time h (i.e., time between the prey detection by the predator and the end of its digestion) that can both be empirically estimated with specific experiments. Yet, for *S. glanis*, a and h are particularly challenging to quantify due to its large adult body size (also true in a least extent for *C. lavaretus*) strongly limiting empirical experiments. Alternatively, both a and h depend on energy demands of ectotherm predators shaped by their thermo-dependent metabolism (Brown *et al.* 2004) and thus fluctuate overtime according to thermal conditions (Englund *et al.* 2011). Specifically, warming will intensify a and exponentially reduce h (Sentis *et al.* 2013; Pepi *et al.* 2018). Consequently, in the absence of empirical assessments of both parameters, estimates of metabolic rate could constitute a first element to track a and h and figure out a predation risk for a prey. Complementarily, predation risk is highly related to the spatial-matching between a predator and its prey, correlated to the likelihood of their encounter and thus conditioning prey detection and attack success both involved in estimates of a (DeLong *et al.* 2021). Finally, predator-prey body size ratios also constrain predation interactions in aquatic ecosystems (Woodward *et al.* 2005; Gravel *et al.* 2013; Brose *et al.* 2019; Pomeranz *et al.* 2019) and consequently modulate the vulnerability of a species along its ontogeny as both predation rate and capture success generally decrease with prey body size increasing (Scharf *et al.* 2002; Schwartzbach *et al.* 2019).

In this study, we investigated how *S. glanis* may represent a threat to the *C. lavaretus* population in a large French peri-Alpine lake (Lake Bourget) by

coupling three complementary approaches. First, molecular analyses (i.e., metabarcoding) on *S. glanis* intestinal contents were conducted to clarify the effective consumption of *C. lavaretus* by the new predator. Molecular analyses were expected to circumvent difficulties inherent to stomach content analyses for identifying digested prey. Second, an allometric niche model (hereafter called aNM; Vagnon *et al.* 2021) was used to compute trophic link probabilities between the *S. glanis* body sizes currently present in the lake and the different life stages of *C. lavaretus*. This analysis step allowed quantifying a size-based vulnerability along whitefish ontogeny that is supposed to decrease with *C. lavaretus* body size increasing. Third, a predation risk metric was developed embedding both the depth-matching between *S. glanis* and *C. lavaretus* and the metabolic demand of *S. glanis* in lines with their respective implication at conditioning both *a* and *h* as previously indicated. The predation risk was distinctly computed for 0⁺ and other life stages of *C. lavaretus* (1⁺ and more) as their different behavior induce occupation of distinct depths and because they differently contribute to the population dynamic.

2.3. Material and methods

2.3.1. Study site and sampling

Lake Bourget is the largest natural French lake (45° 43' 46.842" N, 5° 52' 10.484" E), with an area of 44.5 km², an average depth of 85 m and a maximum depth of 145 m. This lake is currently oligo-mesotrophic after experiencing a reoligotrophication process since 1970, with a P_{tot} concentration decreasing from ~ 120 µg.L⁻¹ to ~ 10 µg.L⁻¹ nowadays (Jacquet *et al.* 2020). This change in the lake trophic state had profound consequences on the fish community, characterized by a burst of the *C. lavaretus* stock from 2010 to 2018 (Guillard *et al.* 2015) while species like pikeperch (*Sander lucioperca*) concomitantly declined (Jacquet *et al.*

2019). Since 2019, the whitefish fishing yields are severely decreasing (- 50%).

A total of 867 *C. lavaretus*, caught between 2012 and 2019, were used to obtain size-age relationships of the species. A total of 185 *S. glanis*, caught between 2017 and 2019, were used to obtain the body size range of the species found in Lake Bourget and their depths of capture. Fish were retrieved from catches of the recreational and professional fishermen as well as from fish sampling during the scientific survey of the lake (Jacquet *et al.* 2020). Pelagic and benthic nets (mesh size from 6.5 mm to 55.0 mm) were set at dusk, in depth layers comprised between 3 m and 55 m, and raised at dawn the following day. Each captured fish was measured (nearest 0.1 cm) and weighted (nearest 0.1 g). A specific supplementary sampling of 61 *S. glanis* covering the body size range of the current population (17 cm to 135 cm) was performed using bottom lines in 2019 for conducting the following molecular analyses.

2.3.2. Molecular analyses

Metabarcoding was used to identify fish species predated by *S. glanis* in Lake Bourget. The extractions of extracellular DNA were performed on 15g of crushed intestinal content with the NucleoSpin® Soil kit and the final elution was achieved in 100 µL of SE buffer. Each extract was amplified for four replicates with the fish specific primer *Tele02* (targets the 12S mtDNA; Tab. S1; Taberlet *et al.* 2018). Each PCR replicate was uniquely identified with a combination of two eight-nucleotide tags coupled in 5' end on the forward and reverse primers for bioinformatic refinement. Amplifications were achieved in 20 µL including an AmpliTaq Gold 360 PCR Master Mix™ (10 µL), the primer (0.4 µM), a bovine serum albumin (0.16 µL) and intestinal DNA extracts (2 µL) five times diluted. A specific blocking primer was added to the PCR mix (3.3 µM) to inhibit the host DNA amplification (Tab. S1). PCR products were combined and purified and

purification successes were checked with electrophoresis gels.

Library constructions and sequencing were treated by Fasteris SA (Switzerland), following the PCR-free MetaFast protocol (Taberlet *et al.* 2018). All amplicons were sequenced on a NextSeq500 sequencing platform. The experiment included negative extractions and PCR controls, as well as unused tags, to identify potential contaminations and false positives. Sequencing analyses were performed using OBITools (Tab. S1; Boyer *et al.* 2016) to gather paired sequences, assign sequences to the corresponding amplification replicates, filter artifactual sequences, dereplicate sequences, find the taxonomic assignment of each MOTU and aggregate amplification replicates for each sample. Refinements were performed to delete potential contaminants and keep plausible sequences (Tab. S1). Final results were obtained by calculating read proportions corresponding to fish species within each intestinal content. Fish species assemblages in diets were then investigated via a Principal Component Analysis (PCA; Pearson 1901) after removing rare species (i.e., species having one occurrence).

2.3.3. Size-based vulnerability

We used the aNM (Vagnon *et al.* 2021) to infer trophic link probabilities between the 185 *S. glanis* individuals sampled in Lake Bourget (Fig. S1) and a gradient of *C. lavaretus* body sizes between 1 cm and 50 cm (11 body sizes with 5cm-increment), corresponding to the whitefish ontogeny (i.e., from birth to 7⁺ years; Fig. S2). The aNM is based on the niche model principles (Williams & Martinez 2000) and derived from the method introduced by Gravel *et al.* (2013) in which predator i , with body size n_i (here the body sizes of the 185 *S. glanis*), is expected to feed on a continuous prey body size range r_i centered on c_i . The feeding range is defined by quantile regressions at 5% (r_{imin} = lower bound of r_i) and 95% (r_{imax} = upper bound of r_i).

Each matching between the prey body size range (r_i) estimated for each *S. glanis* i (i.e., predator) and the 11 body sizes of *C. lavaretus* (i.e., prey) was considered as a possible trophic link. These trophic links were then weighted using a Gaussian probability density function as the trophic link probability distribution is expected to be unimodal throughout r_i in lines with Williams *et al.* (2010). Maximum probabilities (at c_i) were set at 0.95 and minimal probabilities (at r_i bounds) were set at 0.1. The weighting procedure allowed obtaining the probability of a trophic link occurrence between *S. glanis* body size i and *C. lavaretus* body size j . The trophic vulnerability of *C. lavaretus* for a body size j (wTV_j) toward the current *S. glanis* population body size structure was hence calculated as the sum of trophic links between all *S. glanis* and each *C. lavaretus* body size j .

2.3.4. Predation risk

The predation risk Pr_z (eq. 1) was defined as a non-dimensional metric accounting for species depth distributions and thermal conditions. Pr_z was calculated for each month z as the product of the depth-matching (D_z) between *C. lavaretus* and *S. glanis*, and the metabolic rate of *S. glanis* (I_z). Both D_z and I_z were normalized by their maximum values (D_{all} and I_{all}) so that Pr_z was comprised between 0 (i.e., minimum risk, when *S. glanis* metabolic activity is minimum and occupied depths of both species do not overlap) and 1 (i.e., maximum risk, when *S. glanis* metabolic activity is maximum and both species occupy the same depths).

$$Pr_z = \frac{D_z}{\max(D_{all})} \times \frac{I_z}{\max(I_{all})} \quad (eq. 1)$$

D_z , characterizes the depth-matching between both species that is the proximity between depths occupied by *C. lavaretus* and *S. glanis* for month z . To reach a continuous estimate of D_z on the total depth range of *C. lavaretus* and *S. glanis* (i.e., 0 to

-55), we used a Log-normal probability density function $Log-N(\mu_z, \sigma_z^2)$. Parameters μ_z and σ_z were iteratively set so that the maximum value of the density function (i.e., maximum depth-matching estimate) corresponded to the modal depth value of *S. glanis* for each month z (d_{mz}) and the range $d_{mz} \pm 5$ m included $75 \pm 0.5\%$ of the surface area of curve from the density function. The departure of 5m from the modal depth value d_{mz} actually comprised 70% of the *S. glanis* catch depths and matches the prey detection distance of *S. glanis* observed by recreational fishermen using sonar probes.

D_z could then be obtained for the depth range occupied by 0^+ and other *C. lavaretus* at month z (with 1 m-increment) and D_{All} was computed for a sequence of depths from 0 m to -55 m at each 1 m. For each month, the occupied depths of 0^+ *C. lavaretus* were estimated from the literature (Eckmann 1991; Cretenoy & Gerdeaux 1997; Dufour & Gerdeaux 2005; Ponticelli 2006). The occupied depths of other *C. lavaretus* were transposed from depths at which professional fishermen set their pelagic nets (personal communications) and were confirmed with literature (Eckmann 1991; Dufour & Gerdeaux 2005). Finally, the occupied depths of *S. glanis* were retrieved from the depths at which the 185 individuals were sampled in Lake Bourget.

I_z provided insights on the metabolic demand of *S. glanis* for month z (eq.2) based on the metabolic theory of ecology (Brown *et al.* 2004) and was normalized by the maximum value of metabolic rate calculated over all months and years (I_{All}).

$$I_z = cM^{3/4}e^{-E/kT_z} \quad (eq. 2)$$

with c a constant ($c = e^{18.47}$ according to Brown *et al.* 2004), M the mean *S. glanis* body mass of the current population (4500 g), E the activation energy ($E = 0.63$ eV), k the Boltzmann's constant ($8.62 \cdot 10^{-5}$ eV.K⁻¹) and T_z the water temperature for month z (K). The monthly water temperatures from 2014 to 2019 (Fig. S3) were retrieved from the

open access database of the Observatory on Lakes, OLA (<http://www6.inra.fr/soere-ola> ©OLA-IS, AnaEE-France, INRAE Thonon-les-Bains, CISALB, developed by Eco-Informatics ORE INRAE Team).

The predation risk, Pr , for 0^+ and other *C. lavaretus* (i.e., 1^+ year and more) was quantified from March to October corresponding to relevant ecological periods for *S. glanis* (i.e., active period; Cucherousset *et al.* 2017) and for *C. lavaretus* (i.e., birth to first winter for 0^+ and period between two reproduction phases for adults; Eckmann 1991; Goulon *et al.* 2019).

Differences in Pr among years and months for 0^+ and the other whitefish life stages were tested using Kruskal-Wallis tests. Differences in Pr between 0^+ and the other life stages were tested using a Wilcoxon test.

All analyses were performed using R.3.5.1 (R Core Team 2018) using the packages `dunn.test` (Dinno 2017), `factoextra` (Kassambara & Mundt 2019), `factomineR` (Le *et al.* 2008), `ggplot2` (Wickham 2016), `vegan` (Oksanen *et al.* 2017). R codes are available at:

https://github.com/chloevagnon/Salmonids-Predation_Risk.

2.4. Results

2.4.1. Fish-based diet of *S. glanis*

Among the 61 intestinal contents of *S. glanis* analyzed, 26 individuals did not contain any fish DNA leading to the consideration of 35 individual fish-diet examinations. For these 35 individual fish-diets, the mean read number greatly varied among individuals with a mean value of 15603.6 ± 22626.7 reads for a total of 795783 reads allowing the identification of 11 fish species consumed by *S. glanis* (Fig. 1). The three main fish prey species exhibiting the highest read proportions were perch (*Perca fluviatilis* found in 14 individuals), followed by tench (*Tinca tinca* for 12 individuals) and roach (*Rutilus rutilus* for 10 individuals). The European whitefish (*C. lavaretus*), the pumpkinseed

(*Lepomis gibbosus*) and the burbot (*Lota lota*) were also identified in more restricted occurrences being found in four intestinal contents for the two first and in three intestinal contents for the last. The five other species had a single occurrence (Fig. 1), and was thus considered as rare prey not incorporated in the following PCA.

Different species assemblages in diets could be delineated by the PCA where the two first axes captured 48.2% of the total variance (PCA axis 1 = 25.6% and PCA axis 2 = 22.6%; Fig. 2). The PCA axis 1 was mainly characterized by variations in the proportions of *P. fluviatilis*, contributing at 64.6% of this PCA axis. This species frequently represented 100% of reads in intestinal contents (i.e., single prey identified) leading to interindividual overlapping of diets and thus of their location on the PCA biplot.

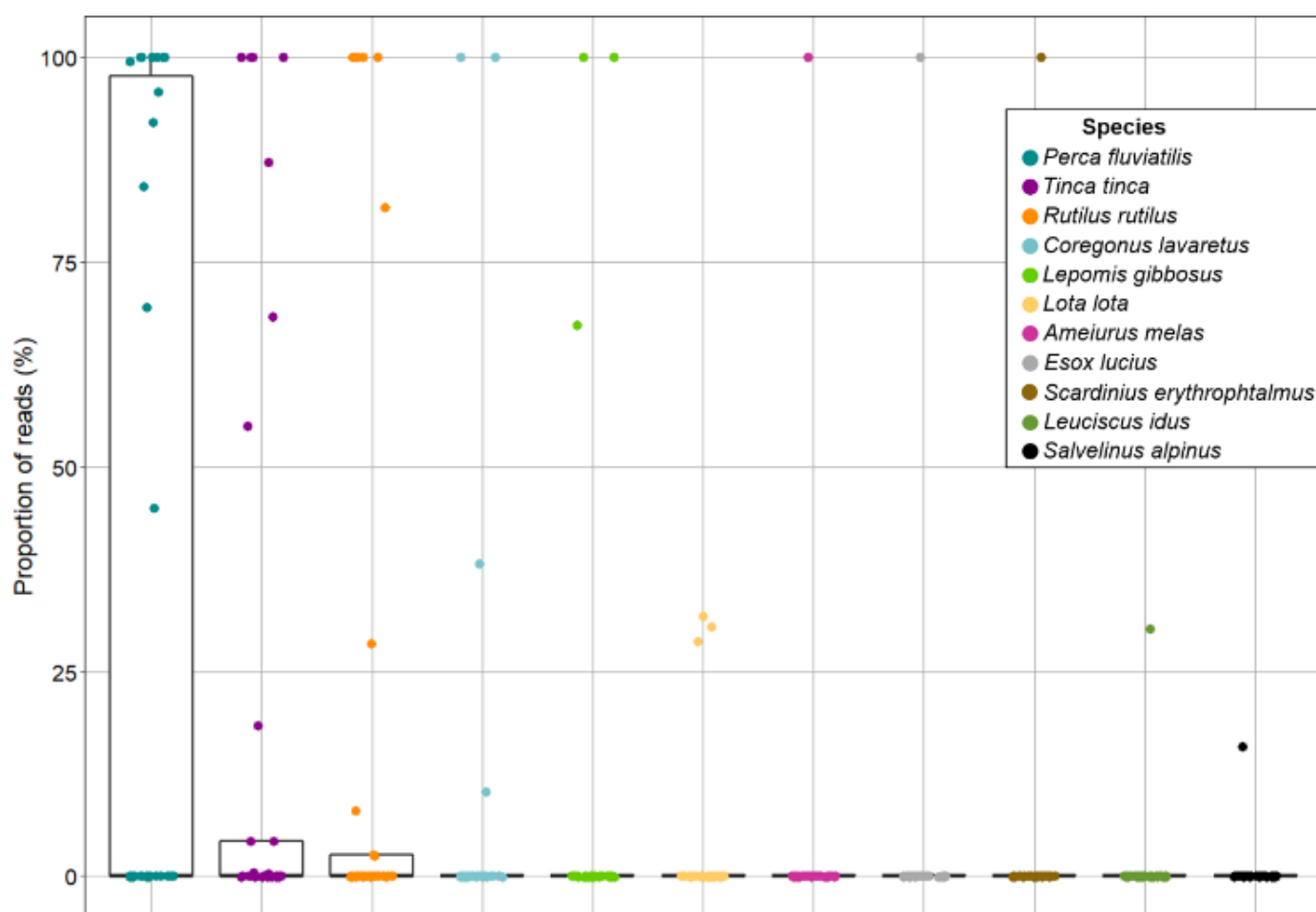


Figure 1: Read proportions of fish species identified in intestinal contents of *Silurus glanis* ($n = 35$). Points represent read proportions in each intestinal content. Fish species are ordered by decreasing occurrence from left to right and box of boxplots represent the 1st quartile and 3rd quartile of read proportions for each species.

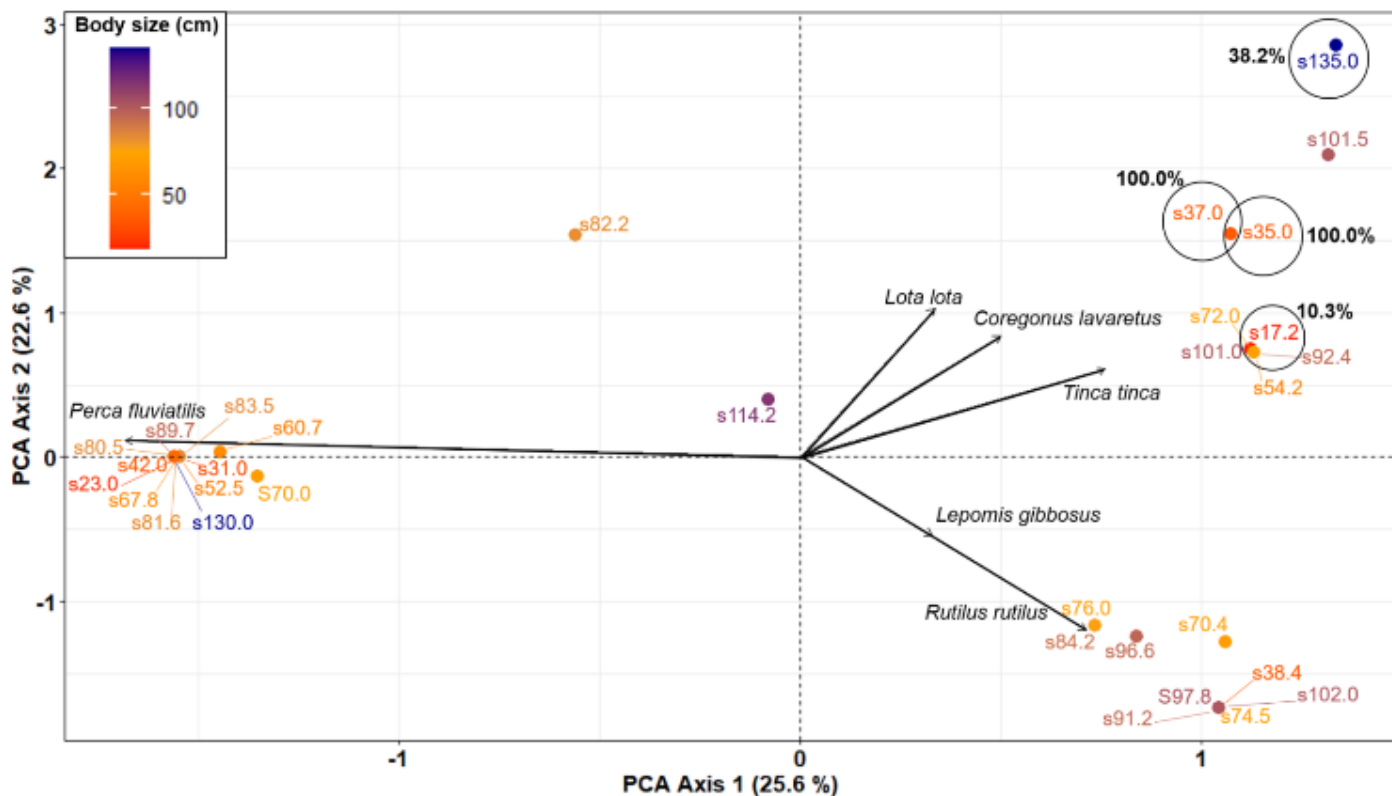


Figure 2: PCA biplot summarizing fish prey assemblages in *Silurus glanis* intestinal contents identified by metabarcoding ($n = 32$). The six fish prey retained had more than one occurrence. Each point represents a single *S. glanis* and the color gradient (red to blue) highlights increasing individual body size precised by identification codes of the fish preceded by the letter “s” for *Silurus glanis*. Black circles indicate *C. lavaretus* DNA occurrence in *S. glanis* intestinal contents for which read proportions of *C. lavaretus* are mentioned as percentage. Numerous *S. glanis* intestinal contents overlap due to the occurrence of a single prey (e.g. 100% of *P. fluviatilis*).

The PCA axis 2 was mostly constrained by *R. rutilus* and *L. lota* that contributed at 37.1% and 27.3% to this PCA axis, respectively. *R. rutilus* was mainly associated with *L. gibbosus* while *L. lota* was associated either with *C. lavaretus* or *T. tinca* (Fig. 2). *C. lavaretus* DNA was found in intestinal contents of *S. glanis* with a wide body size range measuring respectively 17.2 cm (with 10.3% of reads corresponding to *C. lavaretus*), 35 cm (100% of *C. lavaretus*), 37 cm (100% of *C. lavaretus*) and 135 cm (54.8 % of *C. lavaretus*).

2.4.2. Size-based vulnerability

C. lavaretus trophic vulnerability (wTV) as well as the mean trophic link probability greatly varied over the whitefish body size gradient (Fig. 3). The three body sizes the more vulnerable (i.e., highest wTV and mean link probability) were individuals

measuring 5 cm (trophic links inferred for 99.5% of sampled *S. glanis*), 10 cm (for 93.5% of *S. glanis*) and 15 cm (for 67.6% of *S. glanis*), corresponding to 0^+ during spring and summer. *C. lavaretus* of 5 cm had the highest trophic link probabilities (median = 0.84) as it was especially close to most feeding range centres c inferred by the aNM for the current *S. glanis* body sizes ($c_{mean} = 5.4 \pm 1.8$ cm). The wTV as well as the mean trophic link probability then decreased with *C. lavaretus* body size. As a result, a few *S. glanis* individuals, larger than 110 cm, were expected to be able to consume *C. lavaretus* larger than 25 cm and only the largest *S. glanis* of the current population (180 cm) was predicted to be able to predate the largest body sizes of *C. lavaretus* (i.e., measuring between 35 cm and 50 cm).

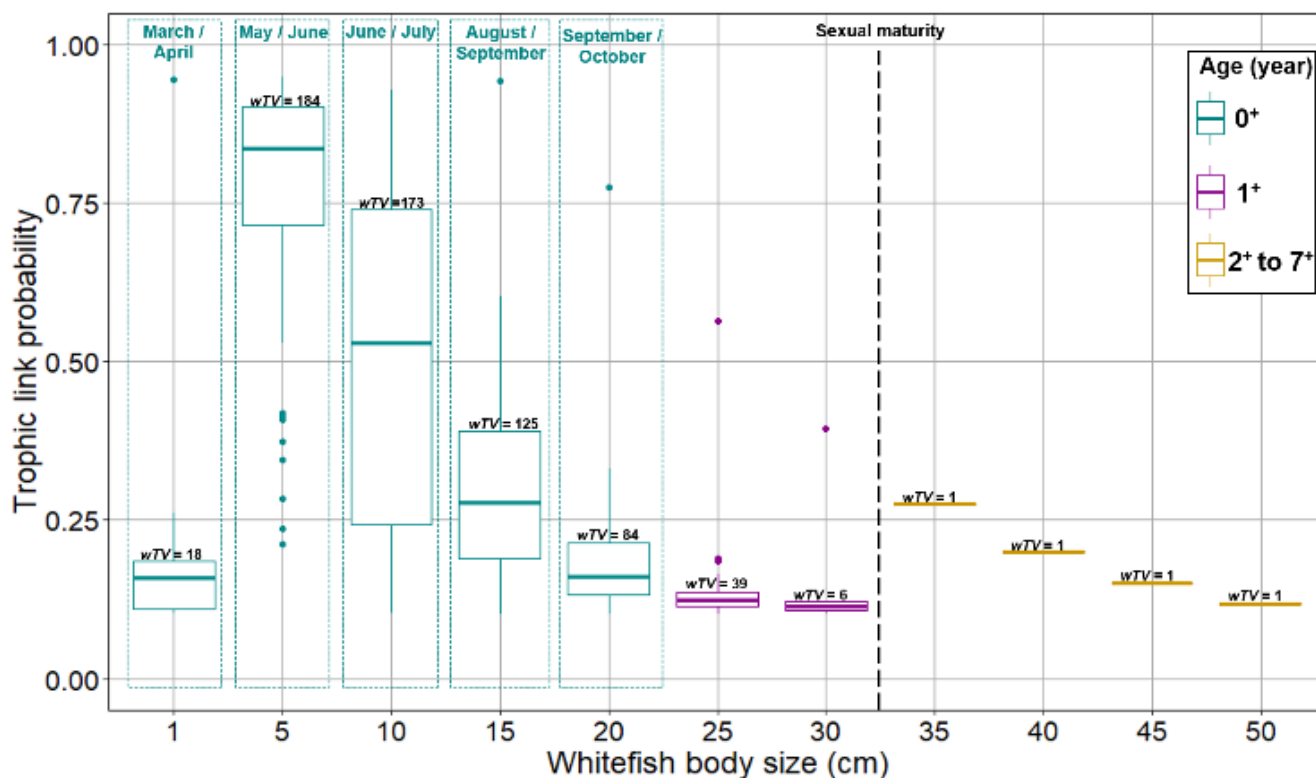


Figure 3: Trophic link probabilities inferred by the aNM between a body size gradient of *Coregonus lavaretus* covering the species lifespan and the *Silurus glanis* empirical body sizes found in Lake Bourget ($n = 185$). Boxplots for each body size of *C. lavaretus* are colored by life stages (see Fig. S2). For the young-of-the-year (0^+ individuals), body sizes highlight monthly size changes. The trophic vulnerability of each *C. lavaretus* body size toward *S. glanis* (wTV) refers to the number of *S. glanis* among the 185 individual whose feeding range includes each specific *C. lavaretus* body size.

2.4.3. Predation risk

The depth ranges occupied by *S. glanis* overlapped by different extent those of both 0^+ and other *C. lavaretus* life stages over months (Fig. 4a). The *S. glanis* modal depth (d_m) more frequently overlapped the 0^+ depth ranges than those of other *C. lavaretus*. Contrasted contexts were highlighted for particular months such as March or October, where *S. glanis* were found closer to the surface than *C. lavaretus*, although the depth ranges of both species still overlapped.

The metabolic rate of *S. glanis* was closely tied to the seasonal temperature variations (Fig. S3), leading to an increase in the metabolic demand from spring to summer reaching maximal values in August (Fig. 4b). Noticeable inter-annual differences were identified, especially for the maximal values in August, signing differences in summer warming among years with for instance an especially high metabolic rate in summer 2019.

The predation risk computed from depth-matching and metabolic demand was variable among *C. lavaretus* life stages and months (Fig. 5) while there were no significant differences among years, neither for 0^+ (Kruskal-Wallis test, $df = 7$, p -value = 0.9974; Fig. S4) nor for other life stages (Kruskal-Wallis test, $df = 7$, p -value = 0.9972; Fig. S4). The highest predation risk was identified for the period from July to September for 0^+ individuals (maximum in August; Fig. 5a) and in September for other life stages (Fig. 5b). A noticeable variability was identified within months due to variable depth-matching found with the different extent of depth ranges occupied by both *C. lavaretus* and *S. glanis* (Fig. S5 and S6). March and October were identified as months for which 0^+ would be the less vulnerable and April and October would be the safest months for other life stages. Overall, 0^+ were significantly more vulnerable to *S. glanis* than other life stages (Wilcoxon test, $W = 167460$, p -value < 0.005; Fig. S4).

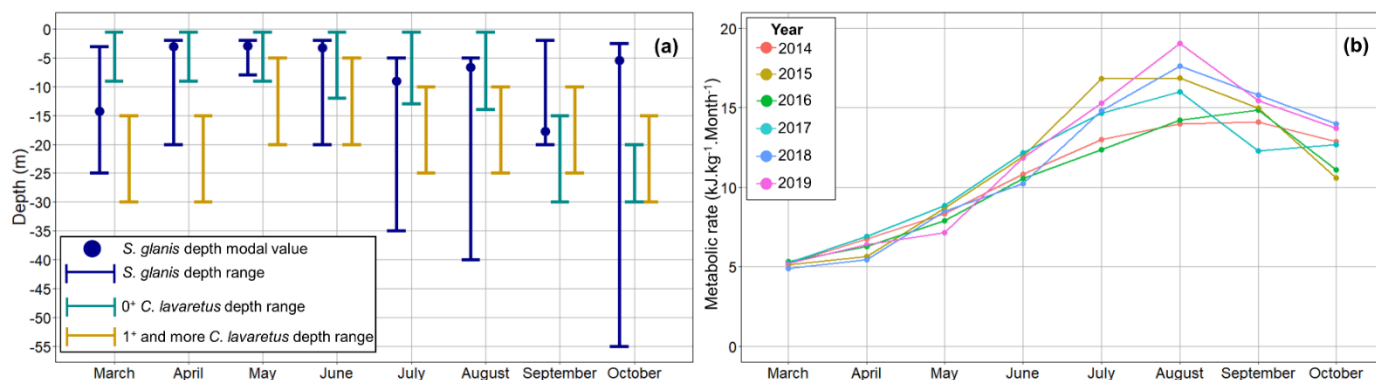


Figure 4: Descriptors defining the vulnerability of the 0^+ and other *C. lavaretus* life stages (i.e., 1^+ and more) to *S. glanis* along months. (a) Depths occupied by *S. glanis*, 0^+ and other *C. lavaretus* used to compute the depth-matching metric. (b) Metabolic rate of a typical *S. glanis* in Lake Bourget of 4.5 kg (i.e., mean body mass, $n = 185$) calculated according to the metabolic theory of ecology (Brown et al. 2004).

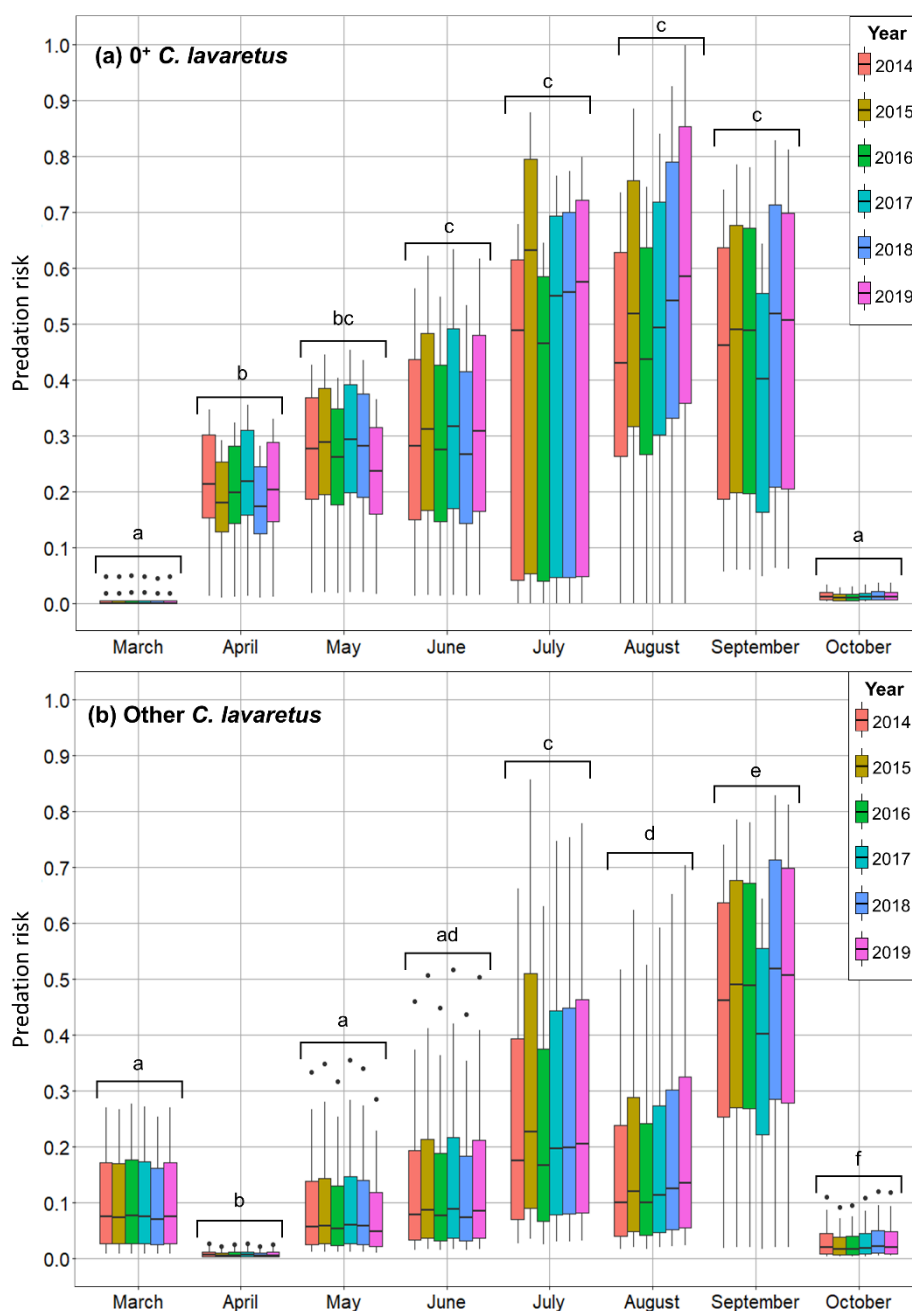


Figure 5: Variability of the predation risk for *Coregonus lavaretus* to *Silurus glanis* along months from 2014 to 2019 in Lake Bourget. 0^+ (a) and other *C. lavaretus* life stages (b; i.e., 1^+ and more) are distinguished. Lettering represents significant differences of Kruskal-Wallis tests in predation risk among months at p -value < 0.05 .

2.5. Discussion

The recent colonization of *S. glanis* in peri-Alpine lakes alerted on its possible impact on the native European whitefish as this invasive predator was already underlined to be able to consume wild salmonids (Guillerault *et al.* 2017; Vejřík *et al.* 2017; Boulêtreau *et al.* 2018). Our study provided empirical evidences of direct predation of *S. glanis* on *C. lavaretus* and a quantitative framework to detail the whitefish vulnerability to this new predator. In this way, we identified the more vulnerable life stages of *C. lavaretus* and highlighted time-varying predation risk for the native salmonid.

2.5.1. Diet from metabarcoding

The molecular analyses performed on intestinal contents underlined that *C. lavaretus* was not a core prey for *S. glanis* yet being non-negligibly consumed by this predator as *C. lavaretus* DNA was found in 7% of the analyzed intestines. This result indicates a higher proportion of *C. lavaretus* in *S. glanis* diet than previously reported in the recent study conducted in Lake Bourget based on stomach contents, where *C. lavaretus* was present in less than 1% of the *S. glanis* stomachs (i.e., 0.9% of stomachs; Vagnon *et al.* submitted). However, 7% denotes a restrained proportion compared to results obtained by De Santis and Volta (2021) in Lake Maggiore (Italia) that highlighted *Coregonus* sp. (*C. lavaretus* and *C. oxyrinchus*) in 40% of the analyzed *S. glanis* stomachs. This departure could be due to a higher number of large individuals (i.e., > 110 cm) in their sampling, more susceptible to consume fish, but also to an older colonisation of the population in this Italian lake (~ 30 years), possibly including individuals that developed specialization in pelagic resource use. In Lake Bourget, *C. lavaretus* was consumed by *S. glanis* presenting a wide body size range (from 17 cm to 135 cm) and represented variable diet proportions (10% to 100% of reads of prey species identified in intestines), suggesting *C. lavaretus* as an

exploitable prey for all *S. glanis* in the current population, regardless their body sizes.

Our results further underlined a consistent diversity of consumed fish species (11 species out the 35 living in the lake) occupying diverse ecological habits, supporting the generalist and opportunistic trophic behavior of *S. glanis* in Lake Bourget (Vagnon *et al.* submitted). For instance, *L. lota* is a typical deep benthic species while *L. gibbosus* is mainly associated to shallow littoral. Complementarily, half of the intestines analyzed did not contained fish DNA, suggesting that individuals may have consumed prey not identifiable with the *Tele02* primer such as crayfish, representing a large fraction of *S. glanis* diet in Lake Bourget (Vagnon *et al.* submitted). Therefore, we obtained a restrained number of individuals (i.e., 35) for characterizing the fish-diet of the *S. glanis* population despite considering an initial sampling of 61 individuals. These results could be completed by a larger sampling of individuals to obtain a more robust assessment of the fish-diet described in this study. A primer allowing to detect invertebrate DNA in intestinal contents could complementarily be used in further studies to confirm the presence of invertebrates in diets of individuals for which no fish DNA is found.

2.5.2. Size-based vulnerability

The size-based vulnerability of *C. lavaretus* toward *S. glanis* investigated using the aNM suggested that all life stages of the whitefish (i.e., body sizes from 1 cm to 50 cm representing life stages from 0⁺ to 7⁺) could be predated by the current *S. glanis* population body size range (16 cm to 180 cm). Yet, it varied according to *C. lavaretus* ontogeny with 0⁺ being the most vulnerable life stage (i.e., high trophic link probabilities for individuals between 5 cm and 15 cm). These results are in lines with previous *S. glanis* diet studies conducted in reservoirs and lakes that highlighted higher frequencies of 0⁺ individuals than adults in stomach contents of *S. glanis* (e.g., roach, bream

usually smaller than 20 cm; Wysujack & Mehner 2005; Alp 2017).

Adult *C. lavaretus* (i.e., age 2⁺ and more, 35 cm to 50 cm) were expected to be only accessible to *S. glanis* larger than 130 cm (0.5% of the current population), corresponding to a low trophic vulnerability (*wTV*) and restrained trophic link probabilities due to adult *C. lavaretus* body sizes close to the upper limits of the *S. glanis* feeding ranges. These results are in agreement with a decreasing vulnerability along prey body size (Scharf *et al.* 2002; Schwartzbach *et al.* 2019) and suggest a limited size vulnerability of adult whitefish to the current *S. glanis* population. However, large adult *C. lavaretus* (> 40 cm) are usually safe from the resident top predator in the lake (i.e., the Northern pike *Esox lucius*, rarely measuring more than 100 cm). The predation of *S. glanis* on adult *C. lavaretus* may prevent the salmonid from its size-refuge, adding a new pressure on spawners in the population.

2.5.3. Predation risk over time

Overall, the encounter between *S. glanis* and *C. lavaretus* may appear facilitated by the behavior plasticity of *S. glanis* for occupying a large depth range from the water surface to -50 m. However, the depth-matching between *S. glanis* and 0⁺ was stronger than the one with the other life stages. Indeed, the 0⁺ occupy more frequently the water column above the thermocline (Dufour & Gerdeaux 2005; Ponticelli 2006) where *S. glanis* are the more present. A higher predation risk was therefore estimated for 0⁺, converging with results from the size-based vulnerability assessment that highlighted a higher vulnerability for 0⁺. Furthermore, months of higher depth-matching with 0⁺ (i.e., from April to August) also corresponded to periods during which the energy demand of *S. glanis* is the strongest, enhancing the predation risk for 0⁺ during the end of the spring to the end of summer. In addition, active stocking in Lake Bourget characterized by yearly release of ~ 600 000 swimming larvae measuring around 3 cm

in March or April (Guillard *et al.* 2015), may facilitate *S. glanis* consumption of 0⁺ by increasing their encounter rate during spring.

Depth-matching could be refined by considering telemetric investigation on *S. glanis* behavior in the water column rather than considering the depth of capture but such data are remaining especially challenging to obtain. Complementarily, these telemetric investigations could be used for characterizing the spatial distribution of *S. glanis* and *C. lavaretus* (e.g., spatial coordinates) in the lake in addition to the depth-matching for a comprehensive assessment of their encounter rate considering three dimensions.

2.5.4. *S. glanis*: a real threat to whitefish?

S. glanis metabolic demand may putatively be used to provide a first attempt to quantify *C. lavaretus* consumption. The average daily biomass required for one *S. glanis* of 4.5 kg (i.e., mean weight in the sampling) based on Brown *et al.* (2004) would be ~ 15 g of *C. lavaretus* (representing the weight of one 0⁺) based on an energy density of 4286 J.g⁻¹ (Huuskonen *et al.* 1998) and assuming a mono-specific diet. This estimation is lower than the 45 g of prey (representing the weight of three 0⁺) that could be found in other ecosystems (e.g., daily ration of ~1% of *S. glanis* body mass in the Volga delta; Copp *et al.* 2009) while staying in a similar order of magnitude. Thus, considering the biomass required by an individual for satisfying its energy demand and the restricted fraction of *C. lavaretus* currently found in the *S. glanis* population diet in Lake Bourget, the total proportion of whitefish biomass extracted could be restrained. These suppositions could be in great accordance with the results of Vejřík *et al.* (2017) conducted in Most lake (Czech Republic) where the total biomass of *Coregonus* sp. consumed by the entire *S. glanis* population was lower than 10 kg. year⁻¹ and was not correlated with a population decline.

However, it appears fundamental to estimate both stocks of *C. lavaretus* and of *S. glanis* for making realistic assumptions about the total whitefish biomass consumed by the population of *S. glanis*. Moreover, 80-100 tons and 10-15 tons of whitefish were extracted by professional fishermen and anglers respectively before the severe decrease of the population (Jacquet *et al.* 2019). It could represent an additive forcing to biological and climatic pressures exerted on the whitefish population essential to take into account in the global whitefish vulnerability assessment in Lake Bourget.

2.5.5. Concluding remarks

Combining size-based vulnerability and predation risk represents a fruitful opportunity to decompose *S. glanis* impacts exerted on *C. lavaretus* when empirical data are challenging to obtain.

The predation pressure of *S. glanis*, despite being a likely moderate additive forcing to climate and fishery pressures, may constrain the whitefish population of Lake Bourget. Our results support the need to evaluate the effects of invasive predators on native species already submitted to other pressures to prevent or limit their impacts through adaptive management. The maintenance and development of conservatory measures to promote whitefish population (e.g., dynamic optimal fishing effort; Giron-Nava *et al.* 2021), associated to strategies limiting the development of *S. glanis* (e.g., functional eradication; Green & Grosholz 2020), may provide a relevant framework for a sustainable management of whitefish population of large peri-Alpine lakes to cope with the looming of invasive threats in a context of global change.

2.6. Acknowledgments

We are grateful to all the persons who help to collect fish analyzed in this study. We would like to thank Argaly (<https://www.argaly.com/>) for the outsourcing of DNA analyses of intestinal contents and the precious advises for the redaction of the methods on metabarcoding. We also wanted to thank the observatory OLA for providing easily full access to monitoring data on Lake Bourget and the CISALB for providing data on whitefish surveys. This research was funded by the Region Auvergne-Rhône-Alpes (SILAC program).

3. Bibliographie

- Alp, A. (2017). Diet Shift and Prey Selection of the Native European Catfish, *Silurus glanis*, in a Turkish Reservoir. *Journal of Limnology and Freshwater Fisheries Research*, 3, 15-23.
- Baer, J., Eckmann, R., Rösch, R., Arlinghaus, R. & Brinker, A. (2017). Managing Upper Lake Constance Fishery in a Multi-Sector Policy Landscape: Beneficiary and Victim of a Century of Anthropogenic Trophic Change. In: *Inter-Sectoral Governance of Inland Fisheries*.
- Bernatchez, L., Vuorinen, J.A., Bodaly, R.A. & Dodson, J.J. (1996). Genetic evidence for reproductive isolation and multiple origins of sympatric trophic ecotypes of Whitefish (*Coregonus*). *Evolution*, 50, 624-635.
- Bitz-Thorsen, J., Häkli, K., Bhat, S. & Präbel, K. (2020). Allochrony as a potential driver for reproductive isolation in adaptive radiations of European whitefish ecomorphs. *Ecology of Freshwater Fish*, 29, 40-49.
- Boulêtreau, S., Gaillagot, A., Carry, L., Tetard, S., De Oliveira, E. & Santoul, F. (2018). Adult Atlantic salmon have a new freshwater predator. *PLoS One*, 13, e0196046.
- Boyer, F., Mercier, C., Bonin, A., Le Bras, Y., Taberlet, P. & Coissac, E. (2016). obitools: a unix-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources*, 16, 176-182.
- Brose, U., Archambault, P., Barnes, A.D., Bersier, L.F., Boy, T., Canning-Clode, J. *et al.* (2019). Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 919-927.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen A. P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. *et al.* (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries*, 10, 252-282.
- Cretenoy, L. & Gerdeaux, D. (1997). Croissance et alimentation des larves de corégones (*Coregonus lavaretus*) dans le lac d'Annecy de mars à avril 1996. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 519-526.
- Cucherousset, J., Horáky, P., Slavík, O., Ovidio, M., Arlinghaus, R., Boulêtreau, S. *et al.* (2017). Ecology, behaviour and management of the European catfish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, DOI: 10.1007/s11160-017-9507-9.
- De Santis, V. & Volta, P. (2021). Spoiled for Choice during Cold Season? Habitat Use and Potential Impacts of the Invasive *Silurus glanis* L. in a Deep, Large, and Oligotrophic Lake (Lake Maggiore, North Italy). *Water*, 13, 2549.
- DeLong, J.P., Uiterwaal, S.F. & Dell, A.I. (2021). Trait-Based Variation in the Foraging Performance of Individuals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, DOI: 10.3389/fevo.2021.649542.
- DGE (2019). Statistique de pêche dans le Lac Léman.
- Dinno, A. (2017). dunn.test: Dunn's Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. *R package version 1.3.5.*, <https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>.
- Dufour, E. & Gerdeaux, D. (2005). Summer depth positioning of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Annecy inferred from oxygen thermometry of otoliths. *Advances in Limnology*, 60, 195-204.
- Ebener, M.P., Kinnunen, R.E., Schneeberger, P.J., Mohr, L.C., Hoyle, J.A. & Paul Peeter, P. (2008). Management of Commercial Fisheries for Lake Whitefish in the Laurentian Great Lakes of North America. In: *International Governance of Fisheries Ecosystems: Learning from the Past, Finding Solutions for the Future* (eds. Schechter, MG, Leonard, NJ & Taylor, WW). American Fisheries Society, pp. 458.
- Eckmann, R. (1991). A Hydroacoustic Study of the Pelagic Spawning Behavior of Whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 995-1002.
- Eme, J., Mueller, C.A., Lee, A.H., Melendez, C., Manzoni, R.G., Somers, C.M. *et al.* (2018). Daily, repeating fluctuations in embryonic incubation temperature alter metabolism and growth of Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Comparative Biochemistry Physiology Part A: Molecular Integrative Physiology*, 226, 49-56.
- Englund, G., Ohlund, G., Hein, C.L. & Diehl, S. (2011). Temperature dependence of the functional response. *Ecology Letters*, 14, 914-921.
- Fausch, K.D., Rieman, B.E., Young, M.K. & Dunham, J.B. (2006). Strategies for conserving native salmonid populations at risk from nonnative fish invasions: tradeoffs in using barriers to upstream movement. In:

- General Technical Report RMRS-GTR-174*. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 44.
- Giron-Nava, A., Ezcurra, E., Brias, A., Velarde, E., Deyle, E., Cisneros-Montemayor, A.M. *et al.* (2021). Environmental variability and fishing effects on the Pacific sardine fisheries in the Gulf of California. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 78, 623-630.
- Goulon, C., Concastie, G. & Guillard, J. (2019). Whitefish and perch spawning in Lake Geneva. *Rapport de Commision internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution, Campagne 2018*, 186-194.
- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., Mouillot, D. & Freckleton, R. (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1083-1090.
- Green, S.J. & Grosholz, E.D. (2020). Functional eradication as a framework for invasive species control. *Frontiers in Ecology and the Environment*, doi:10.1002/fee.2277.
- Guillard, J., Cachera, S., Champigneulle, A. & Montuelle, B. (2015). Le retour du lavaret : une action d'ingénierie écologique réussie à l'échelle d'un lac (Le Bourget). *Sciences, Eaux et Territoires*, 16, 18-23.
- Guillerault, N., Bouletreau, S., Iribar, A., Valentini, A. & Santoul, F. (2017). Application of DNA metabarcoding on faeces to identify European catfish *Silurus glanis* diet. *Journal of Fish Biology*, 90, 2214-2219.
- Holling, C.S. (1959). The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91, 293-320.
- Huuskonen, H., Karjalainen, J., Medgyesy, N. & Wieser, W. (1998). Energy allocation in larval and juvenile *Coregonus lavaretus*: validation of a bioenergetics model. *Journal of Fish Biology*, 52, 962-972.
- Jacquet, S., Cachera, S., Crépin, L., Girel, C., Goulon, C., Guillard, J. *et al.* (2020). Résumé du suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2019 et sur le long terme. *Synthèse INRAE-CISALB*, 1-21.
- Jacquet, S., D. Barbet, F. Biamino, S. Cachera, L. Crépin, L. Espinat *et al.* (2019). Suivi scientifique du Lac du Bourget pour l'année 2018. *INRAE-CISALB-CEN*, pp. 179.
- Kassambara, A. & Mundt, F. (2019). Package 'factoextra'. *R package version 1.0.6.*, <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>.
- Le, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1-18.
- Nøges, T., Anneville, O., Guillard, J., Haberman, J., Järvalt, A., Manca, M. *et al.* (2018). Fisheries impacts on lake ecosystem structure in the context of a changing climate and trophic state. *Journal of Limnology*, 77, 46-61.
- Oksanen, J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R. *et al.* (2017). vegan: Community Ecology Package. *R package version 2.5-6.*, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Ostbye, K., Amundsen, P.A., Bernatchez, L., Klemetsen, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R. *et al.* (2006). Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Molecular Ecology*, 15, 3983-4001.
- Pearson, K. (1901). On Lines and Planes of Closest Fit to Systems of Points in Space. *Philosophical Magazine*, 2.
- Pepi, A., Grof-Tisza, P., Holyoak, M. & Karban, R. (2018). As temperature increases, predator attack rate is more important to survival than a smaller window of prey vulnerability. *Ecology*, 99, 1584-1590.
- Pomeranz, J.P.F., Thompson, R.M., Poisot, T., Harding, J.S. & Lecomte, N. (2019). Inferring predator-prey interactions in food webs. *Methods in Ecology and Evolution*, 10, 356-367.
- Ponticelli, A. (2006). Suivi de la dynamique de croissance et des changements ontogéniques du régime alimentaire chez les larves de corégones (*Coregonus lavaretus*) dans le lac d'Annecy. Université BlaisePascal (Clermont Ferrand 2) (UBP) HAL-02824992 p. 55.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Scharf, F.S., Buckel, J.A. & Juanes, F. (2002). Size-dependent vulnerability of juvenile bay anchovy *Anchoa mitchilli* to bluefish predation: Does large body size always provide a refuge? *Marine Ecology Progress Series*, 233, 241-252.
- Schwartzbach, A., Behrens, J.W., Svendsen, J.C., Nielsen, P. & van Deurs, M. (2019). Size-dependent predation of round goby *Neogobius melanostomus* on blue mussels *Mytilus edulis*. *Fisheries Management and Ecology*, 27, 215-218.

- Sentis, A., Hemptinne, J.-L. & J. Brodeur, J. (2013). Parsing handling time into its components: implications for responses to a temperature gradient. *Ecology*, 94, 1675–1680.
- Stewart, T.R., Mäkinen, M., Goulon, C., Guillard, J., Marjomäki, T.J., Lasne, E. *et al.* (2021). Influence of warming temperatures on coregonine embryogenesis within and among species. *Hydrobiologia*, DOI: 10.1101/2021.02.13.431107.
- Taberlet, P., Bonin, A., Zinger, L. & Coissac, E. (2018). Diet analysis. In: *Environmental DNA: For Biodiversity Research and Monitoring*. Oxford University Press, pp. 131-139.
- Vagnon, C., Bazin, S., Cattaneo, F., Goulon, C., Guillard, J. & Frossard, V. (submitted). The opportunistic trophic behavior of the European catfish (*Silurus glanis*) in a newly colonized large peri-Alpine lake. *Submitted to Ecology of Freshwater Fish*.
- Vagnon, C., Cattaneo, F., Goulon, C., Grimardias, D., Guillard, J. & Frossard, V. (2021). An allometric niche model for species interactions in temperate freshwater ecosystems. *Ecosphere*, 12, e03420.
- Vejřík, L., Vejříková, I., Blabolil, P., Eloranta, A.P., Kočvara, L., Peterka, J. *et al.* (2017). European catfish (*Silurus glanis*) as a freshwater apex predator drives ecosystem via its diet adaptability. *Scientific Reports*, 7, 15970.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New-York.
- Williams, R.J., Anandanadesan, A. & Purves, D. (2010). The probabilistic niche model reveals the niche structure and role of body size in a complex food web. *PLoS One*, 5, e12092.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180-183.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A. *et al.* (2005). Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 402-409.
- Wysujack, K. & Mehner, T. (2005). Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 87-95.

4. Annexes

Table S1. Supplementary details of the method used for metabarcoding analyses.

Steps	Specific details
Intestinal content sampling	<ul style="list-style-type: none"> - material sterilization repeated 3 times (ethanol + burning) between each sample - homogenization of intestinal contents - sampling of 1 cm³ place in a container ¾ filled with silica - storage of samples at room temperature
DNA extraction	<p><i>NucleoSpin® Soil kit (Macherey-Nagel GmbH & Co, Germany):</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - resuspension of the sample material in Lysis Buffer added with the Enhancer SX + mechanical disruption using ceramic beads - precipitation of the proteins and PCR inhibitors with Lysis Buffer SL3 + pelleting by centrifugation (ceramic beads + undissolved sample material) - taking off of the supernatant and clearing with the NucleoSpin®Inhibitor removal column - addition of Binding Buffer SB to the flow and loading of the lysate onto a NucleoSpin® Soil Column - removing of the residual substances and other PCR inhibitors by washing with Binding Buffer SB and Wash Buffers SW1 / SW2 - drying and elution of the DNA with Elution Buffer SE (5 mM Tris/HCl)
DNA amplification	<p><i>Primer pairs Tele02:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - AAACCTCGTGCCAGCCACC - GGGTATCTAATCCCAGTTTG <p><i>Host specific blocking primer (ARGALY, unpublished data):</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - CCCAGTTTGTCTTAGCTTTAGTGGAGTCAGGA <p><i>Optimized thermocycling conditions:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - DNA polymerase activation: 10 min at 95°C - Denaturation: 45 cycles of 30 seconds at 95°C - Annealing: 30 seconds at 54°C - Elongation: 60 seconds at 72°C - Final extension: 7 minutes at 72°C <p><i>Information on material used:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - AmpliTaq Gold 360™ Master Mix: Applied Biosystems, Foster City, CA, USA - 20 mg.ml⁻¹ Bovine serum albumin: Roche Diagnostics, Basel, Switzerland - MinElute PCR purification kit: Qiagen, Hilden, Germany - Electrophoresis gel: E-Gel Power Snap; Invitrogen, Carlsbad, CA, USA

Table S1 continued.

DNA sequencing	<p>Quality control:</p> <ul style="list-style-type: none"> - 4 negative control extractions, - 12 PCR negative controls - 44 unused tag combinations <p>Sequencing platform:</p> <p>NextSeq 500 sequencing platform (Illumina, San Diego, CA, USA), using the rapid run mode generating 125 bp paired-end sequences</p>
Bioinformatic treatment	<p>Specific programs used in OBITools (https://pythonhosted.org/OBITools/welcome.html) and ROBITools (https://git.metabarcoding.org/obitools/ROBITools):</p> <ul style="list-style-type: none"> - Paired-end reads gathering: <i>illuminapairedend</i> - Assignment of aligned sequences to samples: <i>ngsfilter</i> - Sequence dereplication: <i>obiuniq</i> - Taxonomic assignment of each MOTU: <i>ecotag</i> - Reference data base building: <i>ecoPCR</i> to carry out an <i>in silico</i> PCR on the EMBL public databases (release 135) with the primer pair used for the experiment and allowing 3 mismatches per primer. The obtained reference database keep only sequences assigned at the species, genus or family level. <p>Data filtering:</p> <ul style="list-style-type: none"> - MOTUs with the best identity < 95% of similarity with the reference libraries (potential chimeras) - MOTUs more numerous in negative control replicates than in true PCR replicates (contaminants) - PCR replicates with a low sequencing coverage (<1000 sequences) - sequences presenting less than 100 times per sample after aggregating PCR replicates - class different from “Actinopteri” (e.g., mammals, birds) <p>Other filters for the study:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Geographic filter - Remaining host sequences

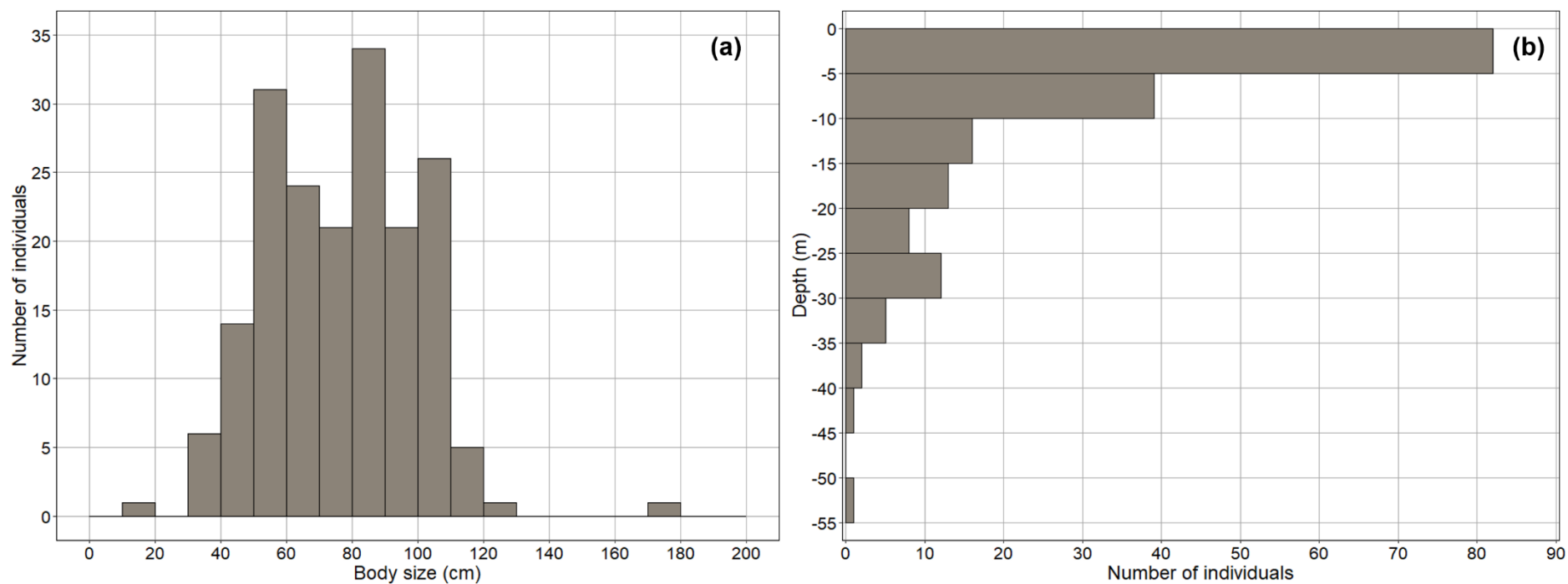


Figure S1. Sampling of *Silurus glanis* in Lake Bourget by professional and scientific surveys from 2014 to 2019 (n = 185). Histogram representing (a) Sampled *S. glanis* body size and (b) depth distribution.

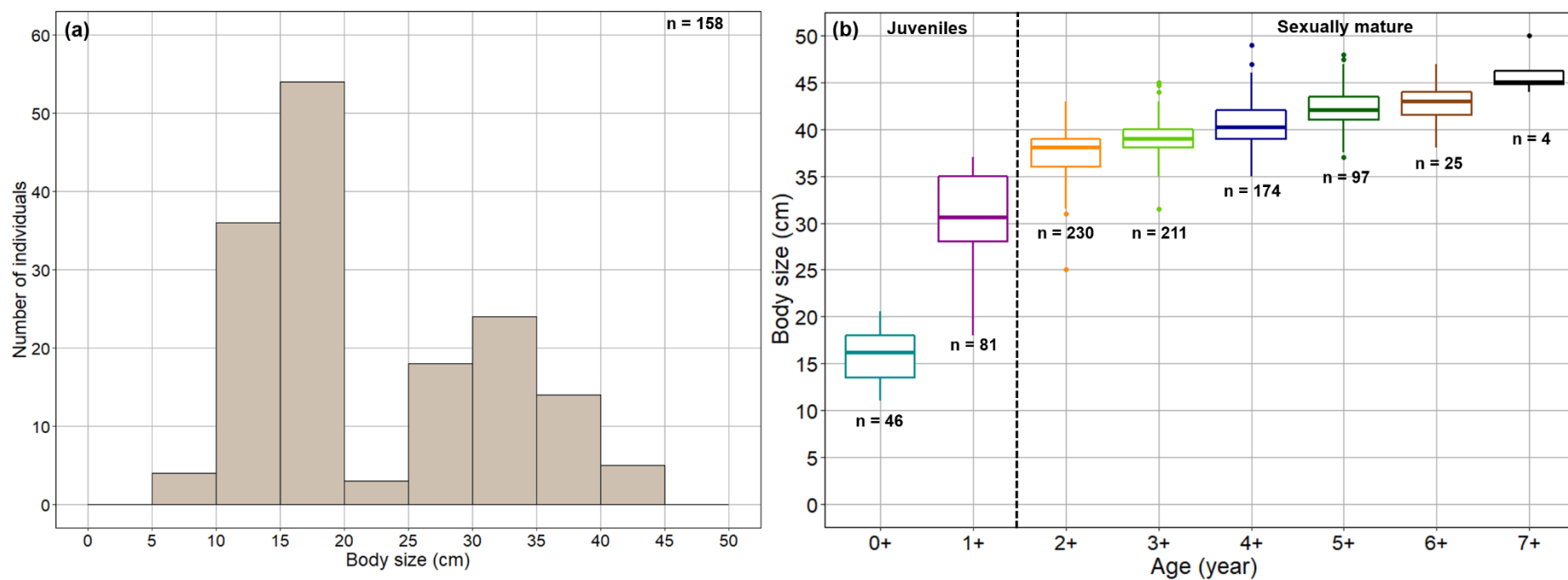


Figure S2. Body size distribution of *Coregonus lavaretus* in Lake Bourget originating from the scientific surveys from 2014 to 2019 (a) and body size-age relationship obtained by the scalimetry method (b). The dashed line represents the transition from juveniles to sexually mature adults.

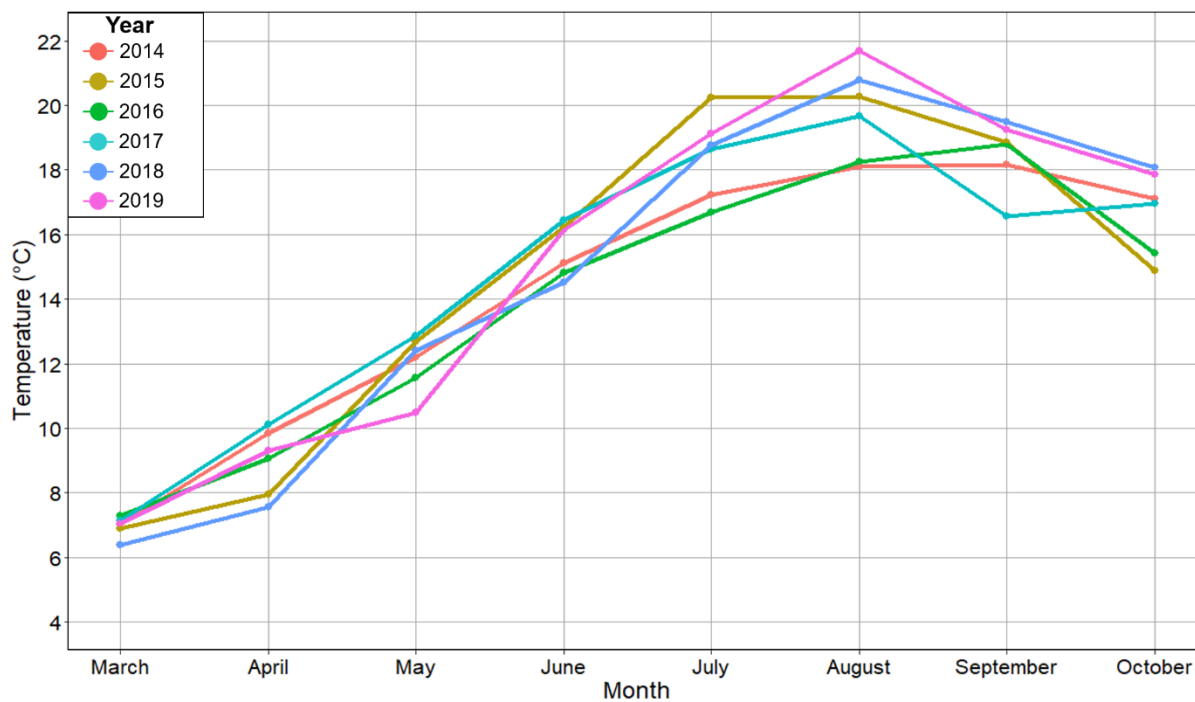


Figure S3. Water temperatures of the epilimnion (average of the first 20 meters) in Lake Bourget from the monitoring survey used to calculate the metabolic rate of *Silurus glanis* between March and October from 2014 to 2019.

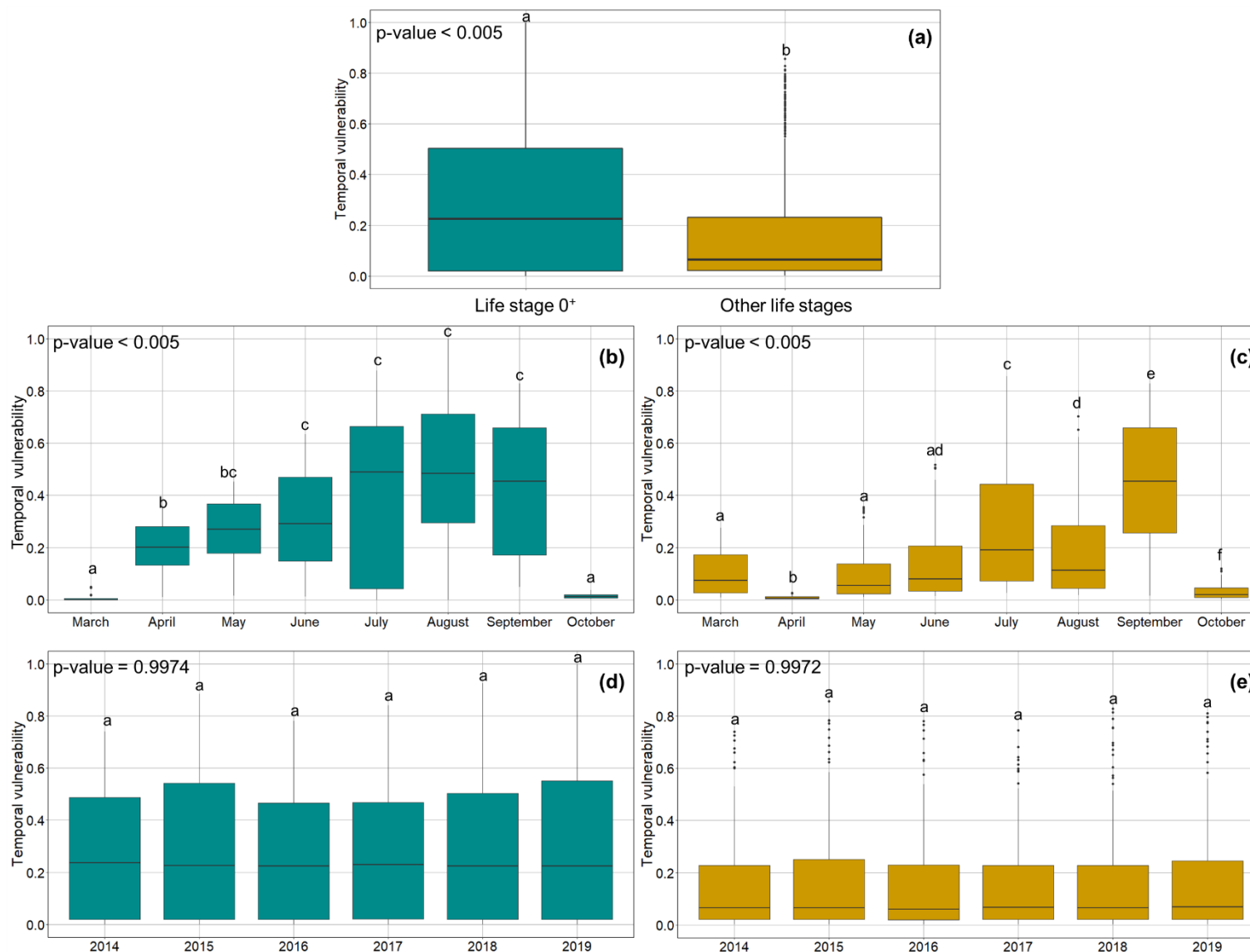


Figure S4. Temporal vulnerability for 0⁺ (in blue) and adult *Coregonus lavaretus* (in yellow) toward *Silurus glanis*. Differences considering only life stages are shown in (a). (b) and (c) represent differences among months and (d) and (e) are differences among years. Lettering represents significant differences in temporal vulnerability according to Wilcoxon test and Kruskal-Wallis tests (at p-value < 0.05) for the different variable tested.

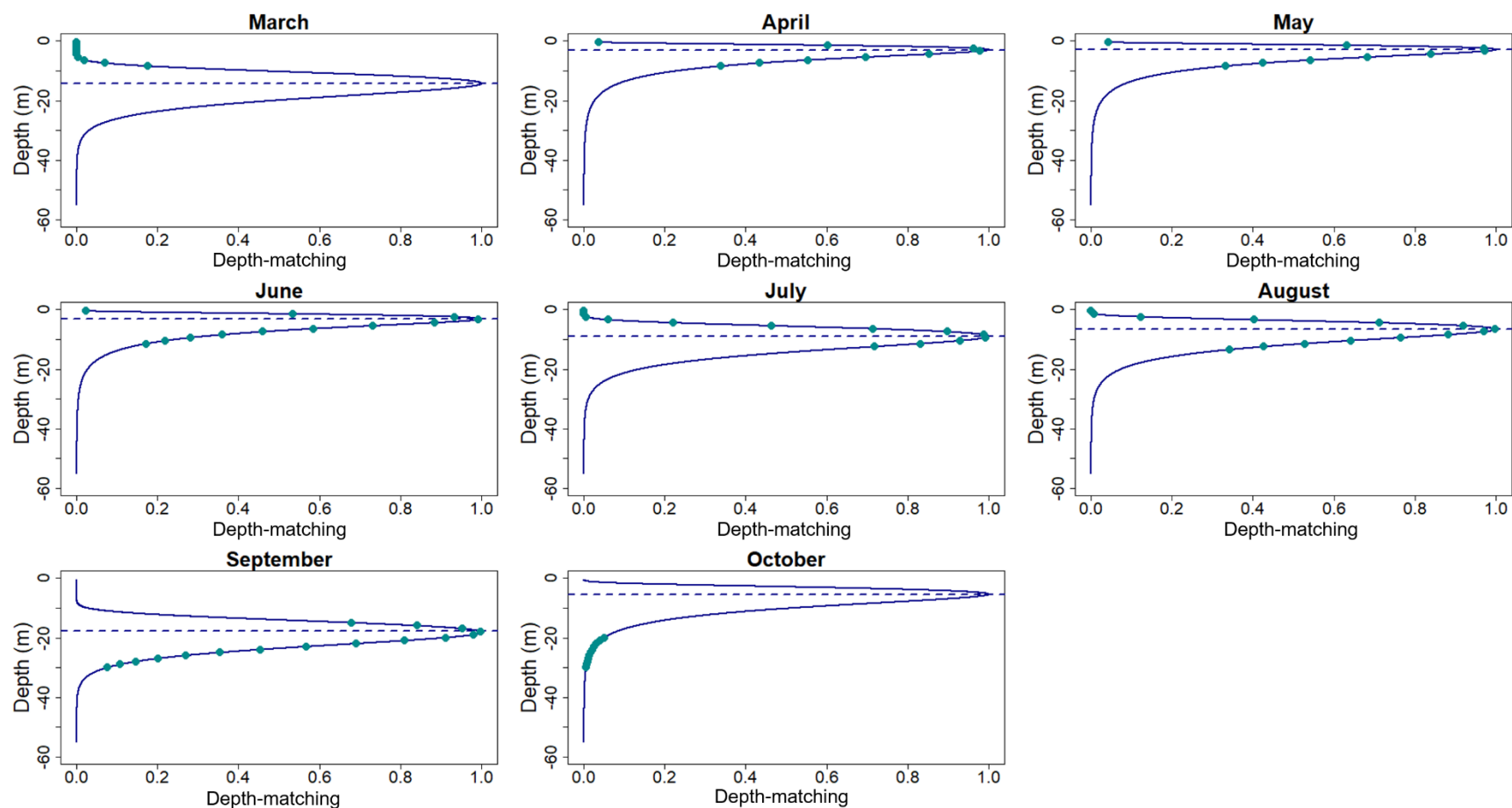


Figure S5. Depth-matching of 0⁺ *Coregonus lavaretus* from March to October. The full lines are density curves obtained from a Log-normal probability density function for depths ranging from -0.5 m and -55m (i.e., depth range occupied by *S. glanis* considering the whole sampling dataset). The density functions are fitted so that 75% of the density distribution stands within the *S. glanis* modal depth \pm 5m (dashed horizontal lines). Points are the expected depth-matching values for each month according to depth ranges occupied by *C. lavaretus* obtained from the literature and calculated at a meter interval.

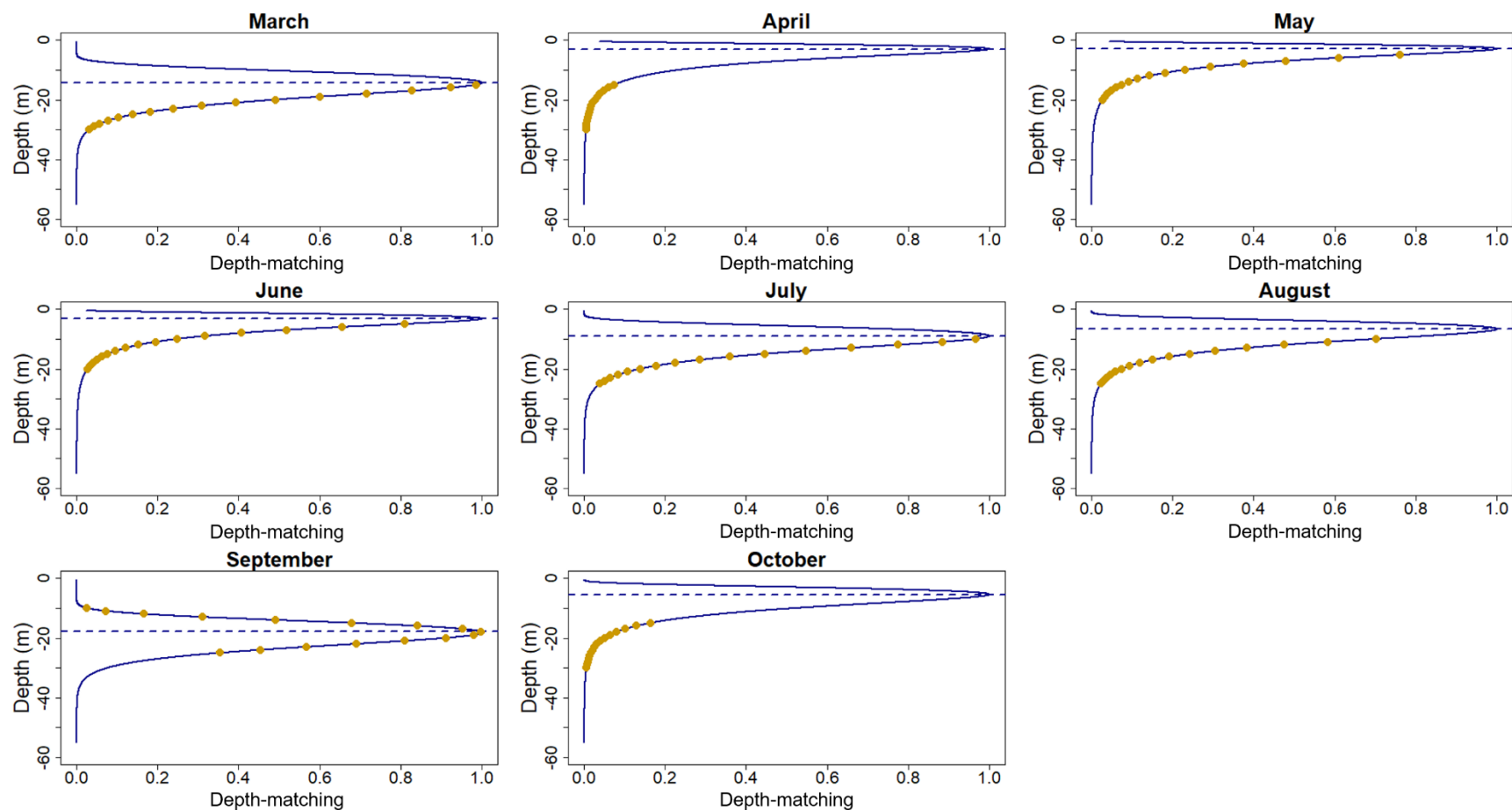
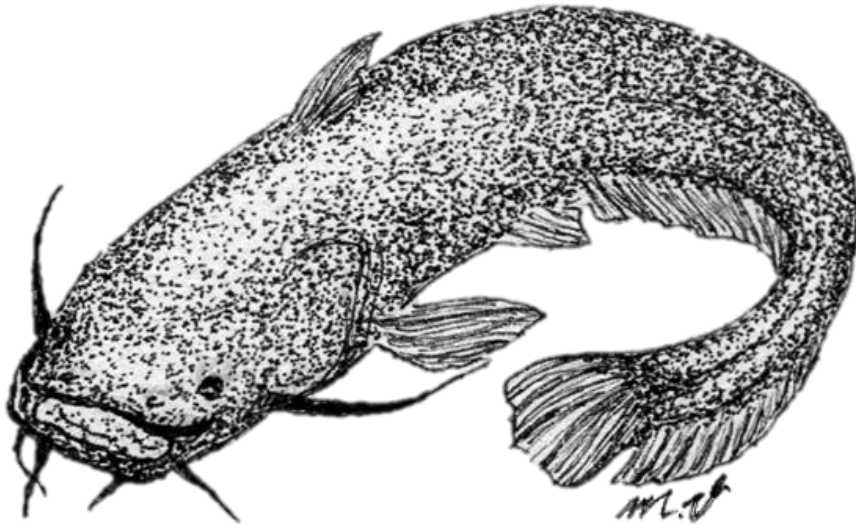


Figure S6. Depth-matching of *Coregonus lavaretus* of 1⁺ year and more from March to October. The full lines are density curves obtained from a Log-normal probability density function for depths ranging from -0.5 m and -55m (i.e., depth range occupied by *S. glanis* considering the whole sampling dataset). The density functions are fitted so that 75% of the density distribution stands within the *S. glanis* modal depth ± 5 m (dashed horizontal lines). Points are the expected depth-matching values for each month according to depth ranges occupied by *C. lavaretus* obtained from the literature and calculated at a meter interval.

CHAPITRE 6



« On ne fait jamais attention à ce qui a été fait ; on ne voit que ce qui reste à faire. »

Marie Curie

CHAPITRE 6. « Et dans le Léman ? » Etude préliminaire de l'écologie trophique des silures du Léman

1. Contexte

La colonisation du silure dans le Léman pose question tout comme dans le Lac du Bourget quant à l'impact d'un nouveau prédateur sur les espèces résidentes au sein de de l'écosystème. Ce lac périalpin est beaucoup plus grand et profond que le Lac du Bourget (580 km² contre 44,5 km² et 340 m contre 145 m de profondeur maximale) et possède la particularité d'être binational. En effet, situé entre la France et la Suisse, ce lac est soumis à des accords communs, particulièrement pour la pêche sauf pour le silure qui était jusque-là une des exceptions. En effet, l'interdiction de relâcher des silures pêchés est entrée en vigueur dans la réglementation suisse depuis le premier janvier 2017 alors qu'elle a été adoptée seulement depuis le 1 janvier 2021 dans la réglementation française, entraînant des divergences auprès des pêcheurs professionnels et amateurs dans les actions à mener lors de la capture d'un silure.

Les silures sont plus difficilement échantillonnables dans le Léman du fait de sa grande superficie. De plus, la colonisation de l'espèce y semblerait moins avancée que dans le Lac du Bourget. En effet, la majorité des individus sont pêchés dans le petit lac (au sud) dans la rade de Genève alors que les captures dans le grand lac (au nord) semblent plus restreintes pour le moment.

Malgré le faible nombre d'individus échantillonnés dans le Léman, des résultats préliminaires portant sur l'écologie trophique de la population de silures dans ce lac ont pu être obtenus et sont détaillés ci-dessous.

2. Méthodologie

Des méthodes de traitement de données identiques à celles appliquées à l'étude des silures du Lac du Bourget (Chapitre 1) ont été utilisées pour explorer les données récoltées sur le régime alimentaire des silures dans le Léman ($n = 18$) récupérés par le biais des pêcheurs professionnels les ayant capturés en prise accessoire dans leurs filets.

Les contenus stomacaux des 18 individus ont été analysés. Les proies ont été mesurées et pesées et leur abondance, biomasse et occurrence dans les estomacs non-vides ont été calculées. Complémentairement, les mêmes analyses moléculaires que celles réalisées sur les contenus intestinaux des silures du Lac du Bourget dans le cadre du Chapitre 5 (c.-à-d. metabarcoding) ont été réalisées sur 9 individus parmi les 18 échantillonnés.

Enfin, les signatures isotopiques de 14 individus sur les 18 échantillonnés ont été analysées de manière à déterminer la contribution des habitats lacustres aux signatures isotopiques des silures. Contrairement à ce qui a pu être fait pour le Lac du Bourget, un groupement de ressources littorales et un groupement de ressources pélagiques ont été considérés dans les modèles de mélange Bayésiens (Parnell 2019) mais l'habitat benthique profond n'a pas été considéré. Le groupement de ressources correspondant à l'habitat pélagique ($n = 25$) a été caractérisé par la signature isotopique de zooplanctons échantillonnés lors de campagnes de

prélèvements spécifiques réalisés mensuellement en 2020. Ces données ont été complétées avec des données issues d'un échantillonnage réalisé pour un autre projet de recherche en 2017. Dans les deux cas, le zooplancton a été prélevé avec un filet de maille de 100 μm en pleine eau. Le groupement de ressources correspondant à l'habitat littoral ($n = 37$) a été caractérisé par des chironomes et des corbicules (*Corbicula fluminea*) prélevés à la surface du sédiment à l'aide d'une benne Eckman dans moins de 15 m de fond lors de l'échantillonnage mensuel spécifique de 2020. Ce groupement de ressources littorales a été complété par des moules zébrées (*Dreissena polymorpha*), des écrevisses (*Pacifastacus leniusculus* et *Procambarus clarkii*) et des éphéméridés échantillonnés en 2017 dans les mêmes profondeurs à l'aide d'un filet Surber (maille = 500 μm).

Pour finir l'effet de la taille des silures (c.-à-d. de leur ontogénie) sur les contributions des deux habitats aux signatures isotopiques des silures échantillonnés et sur leurs signatures isotopiques en $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ a été testé par ajustement de modèles linéaires après vérification du respect de leurs conditions d'application. Tout en gardant en tête le potentiel manque de robustesse des relations étudiées du fait de l'échantillonnage réduit, ces premiers modèles ont permis de donner un aperçu des relations pouvant être trouvées dans le Léman.

Toutes les analyses et les graphiques ont été réalisés avec le logiciel R.3.5.1 (R Core Team 2018) avec les packages ggplot2 (Wickham 2016) et simmr (Parnell 2019).

3. Résultats préliminaires et discussion

3.1. Structure en taille

La structure en taille des individus échantillonnés est similaire à celle des silures dans le Lac du Bourget avec une majorité d'individus compris entre 50 cm et 90 cm (pesant entre 2 et 5 kg ; Fig. 1a et b), une taille minimale de 31 cm (< 1 kg) et une taille maximale de 137 cm (15 kg ; Fig. 1a et b).

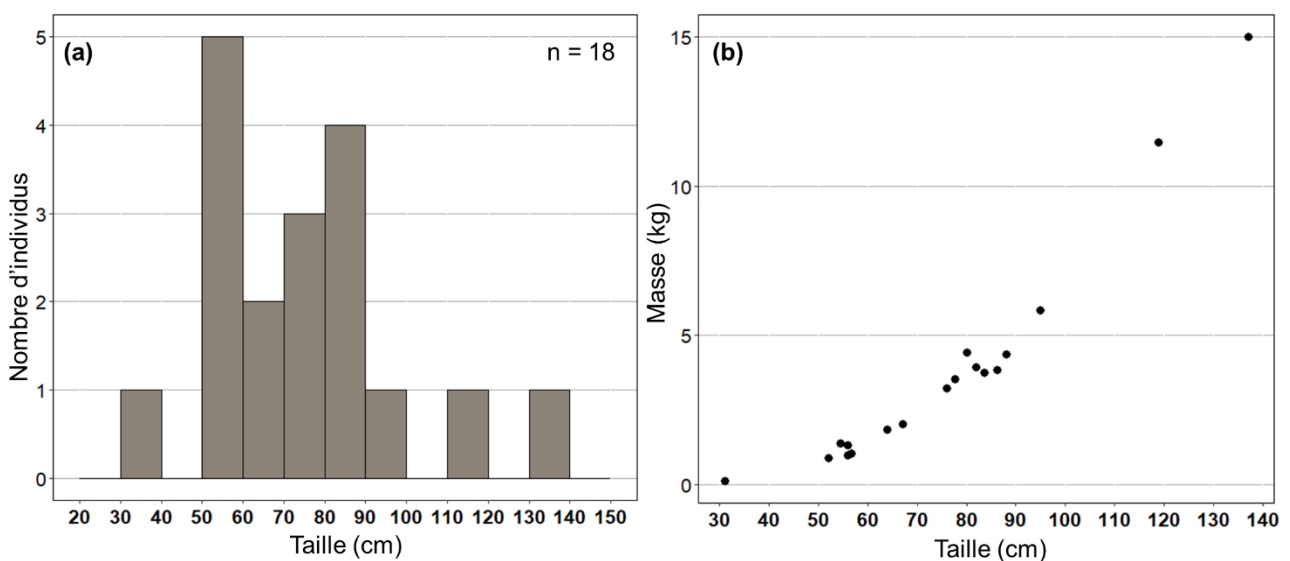


Figure 1 : Structure en taille des individus échantillonnés dans le Léman (a) et leur relation taille-poids (b).

3.2. Contenus stomacaux

Sur les 18 individus échantillonnés, la moitié possédait des estomacs vides (Fig. 2a). Parmi les estomacs non-vides les proies les plus abondantes étaient des perches (*Perca fluviatilis*) mesurant entre 5 cm et 10 cm, suivies d'invertébrés : *Physidae* et moules zébrées *D. polymorpha* (Fig. 2b). Une tanche (*Tinca tinca*) de 18 cm, une blennie fluviatile (*Salaria fluviatilis*) et un poisson non identifié ont également été retrouvés. En terme de biomasse et d'occurrence, la perche représentait une fois de plus la part la plus importante du régime alimentaire des silures, identifiée dans 70% des contenus stomacaux analysés (Fig. 2c et d).

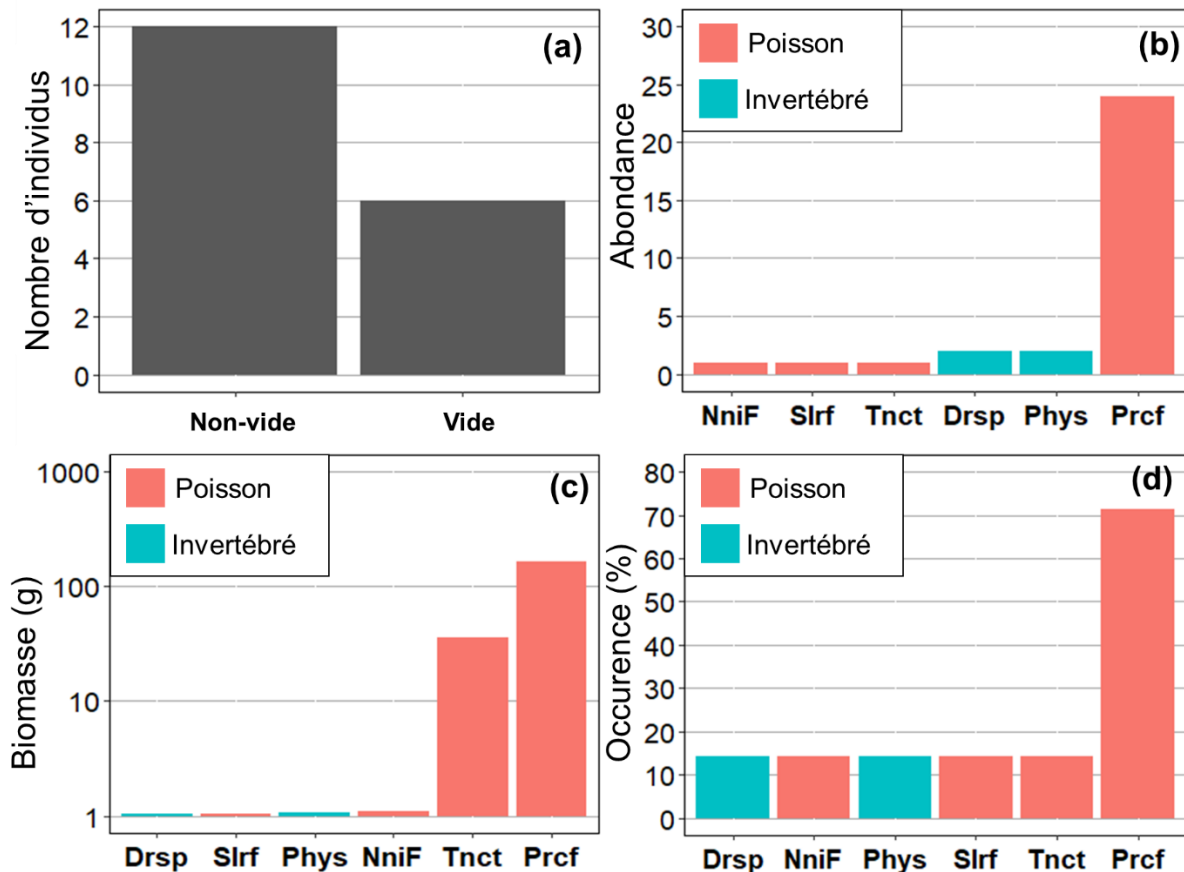


Figure 2 : Proportion d'estomacs vides et non-vides (a), abondance (b), biomasse (c) et occurrence (d) des proies trouvées dans les contenus stomacaux. Prcf = *Perca fluviatilis*, Phys = *Physidae*, Drsp = *Dresseina polymorpha*, Tnct = *Tinca tinca*, Slrf = *Salaria fluviatilis* et Nnif = poissons non-identifiés.

Les deux moules zébrées identifiées ont été retrouvées dans le contenu stomacal d'un silure ayant également consommé une blennie fluviatile. La blennie fluviatile est une espèce exploitant principalement des substrats caillouteux et rocheux (Gasith et Goren 2009 ; Elvira *et al.* 2021) tantant à soutenir l'hypothèse soulevée dans le Lac du Bourget de consommation non-intentionnelle des moules zébrées concomitante avec la prédation de proies volontairement prédatées.

La dominance des perches de l'année entre 5 cm et 10 cm (c.-à-d. stade de vie 0⁺) dans les contenus stomacaux des silures du Léman est convergente avec les résultats trouvés dans le Lac du Bourget ayant permis d'identifier la perche comme la deuxième proies la plus prédatée après

l'écrevisse américaine (*Orconectes limosus*). De plus, la taille des perches prédatées est similaire avec la taille des perches prédatées dans le Lac du Bourget mais également avec la taille de la majorité des poissons entrant dans le régime alimentaire des silures dans d'autres écosystèmes (c.-à-d. inférieure à 20 cm ; Wysujack et Mehner 2005 ; Alp 2017).

En revanche, aucune écrevisse n'a été identifiée dans les estomacs analysés alors que les écrevisses américaines représentent l'espèce de proie principale (occurrence = 58%) des silures échantillonnés dans le Lac du Bourget. Ces résultats dans le Léman pourraient s'expliquer par la technique de pêche par laquelle les silures ont été capturés. En effet, les silures du Léman ont été capturés uniquement par le biais de filets de pêche professionnelle, posés de manière à pêcher principalement les perches et les lavarets en milieu pélagique, alors que les individus du Bourget ont été capturés par le biais de filets de pêches professionnelle ainsi que par lignes de fond posées en littoral. Les chances de capturer des silures ayant consommé des écrevisses pourraient être plus importantes en utilisant de lignes de fond qu'en utilisant de filets pélagiques, particulièrement dans le Léman pour lequel la distance entre l'habitat littoral et l'habitat pélagique peut être importante (parfois plusieurs kilomètres).

3.3. *Contenus intestinaux*

Les résultats d'analyses moléculaires ont permis de valider la dominance de perches dans les contenus intestinaux, identifiées dans 8 contenus intestinaux sur 9 (Fig. 3) pour des individus mesurant entre 60 cm et 120 cm. Il peut être noté que la perche était souvent l'unique proie consommée (c.-à-d. 100% des « reads » ; Fig. 3).

Il a aussi été mis en évidence la consommation de goujon (*Gobio gobio*), de brochet (*Esox lucius*), de lavaret (*Coregonus lavaretus*) et de gardon (*Rutilus rutilus*) qui n'avaient pas été identifiés comme proies dans les contenus stomacaux, soulignant l'intérêt de coupler différentes méthodes d'analyses pour l'étude des régimes alimentaires. Le goujon n'avait pas été identifié comme proie prédatée dans le Lac du Bourget et est relativement rare dans le Léman. Il s'ajoute ainsi à la liste taxonomique des espèces pouvant être prédatées par les silures dans les lacs périalpins. Le gardon a été identifié en proportion restreinte dans le Léman alors qu'il constituait une des proies principales des silures dans le Lac du Bourget.

Pour finir, bien qu'ils aient été consommés en faible proportion, le lavaret (*Coregonus lavaretus*), à fort intérêt économique dans des lacs périalpins, et le brochet (*Esox lucius*), ont une fois de plus été recensés dans le régime alimentaire de silures mesurant plus de 80 cm. La consommation de ces espèces souligne à la fois la plasticité des silures à prédaté des proies exploitant l'habitat pélagique (c.-à-d. lavaret), comme démontré dans le Lac du Bourget (Chapitre 1) et récemment reporté dans le Lac Maggiore en Italie (De Santis et Volta, 2021), mais également leur capacité à consommer des proies atteignant de hauts niveaux trophiques dans le réseau (ici le brochet).

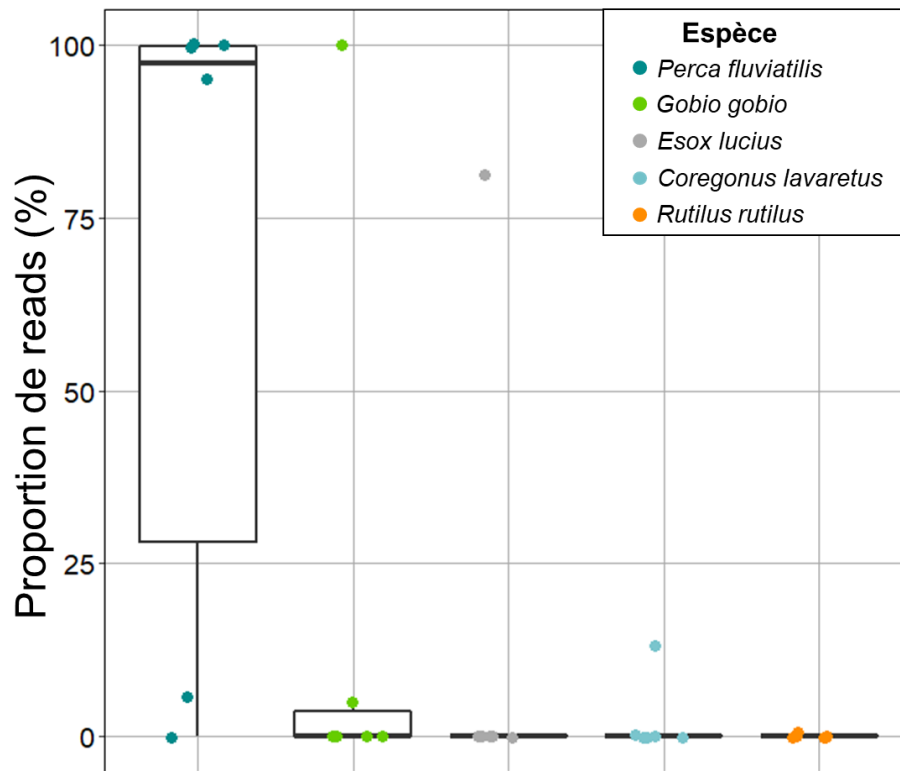


Figure 3 : Proportion de fragments d'ADN (« reads ») correspondant à chaque espèce identifiée dans les contenus intestinaux de silures échantillonnés dans le Léman ($n = 9$).

3.4. Isotopes stables

Les groupements de ressources permettant de caractériser l'habitat littoral et l'habitat pélagique possédaient des signatures isotopiques bien distinctes, facilitant la différenciation entre les deux et donc l'inférence des contributions de chaque groupement de ressources à la signature isotopique des silures (Fig. 4a). Les signatures en $\delta^{13}\text{C}$ étaient en moyenne plus basses pour les ressources pélagiques ($-32,3 \pm 3,1\text{‰}$) que pour les ressources littorales ($-22,0 \pm 3,1\text{‰}$). A l'inverse, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des ressources pélagiques étaient en moyenne plus hautes ($9,1 \pm 2,5\text{‰}$) que celle des ressources littorales ($7,9 \pm 1,8\text{‰}$). Les silures analysés avaient des signatures isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ proches de celle du groupement de ressources littorales ($-22,7 \pm 2,0\text{‰}$) et des signatures moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées ($14,2 \pm 1,0\text{‰}$) que celles des deux groupements de ressources considérés.

La contribution de l'habitat littoral aux signatures isotopiques des silures analysés apparaissait dominante ($65,8 \pm 10,5\%$ en moyenne contre $34,2 \pm 10,5\%$ pour le pélagique ; Fig. 4b), convergeant vers les résultats obtenus dans le Lac du Bourget. En revanche, pour certains individus la contribution de chaque habitat semblait représenter des proportions équivalentes et parfois même, l'habitat pélagique contribuait plus à leur signature isotopique que l'habitat littoral.

Cette forte contribution de l'habitat littoral reste en adéquation avec les proies identifiées dans les contenus stomacaux étant principalement connues pour exploiter cet habitat mais également avec les habitudes comportementales du silure connues à ce jour (c.-à-d. exploitation

d'habitats riches en abris, macrophytes ; Copp *et al.* 2009 ; Cucherousset *et al.* 2017). Comme dans le Lac du Bourget, la consommation de proies pélagiques est concordante avec la consommation de lavarets identifiés dans les contenus intestinaux et la présence de silures dans cet habitat est validée par les captures des pêcheurs professionnels dans des profondeurs de plus de 80 m à environ 15 m de la surface.

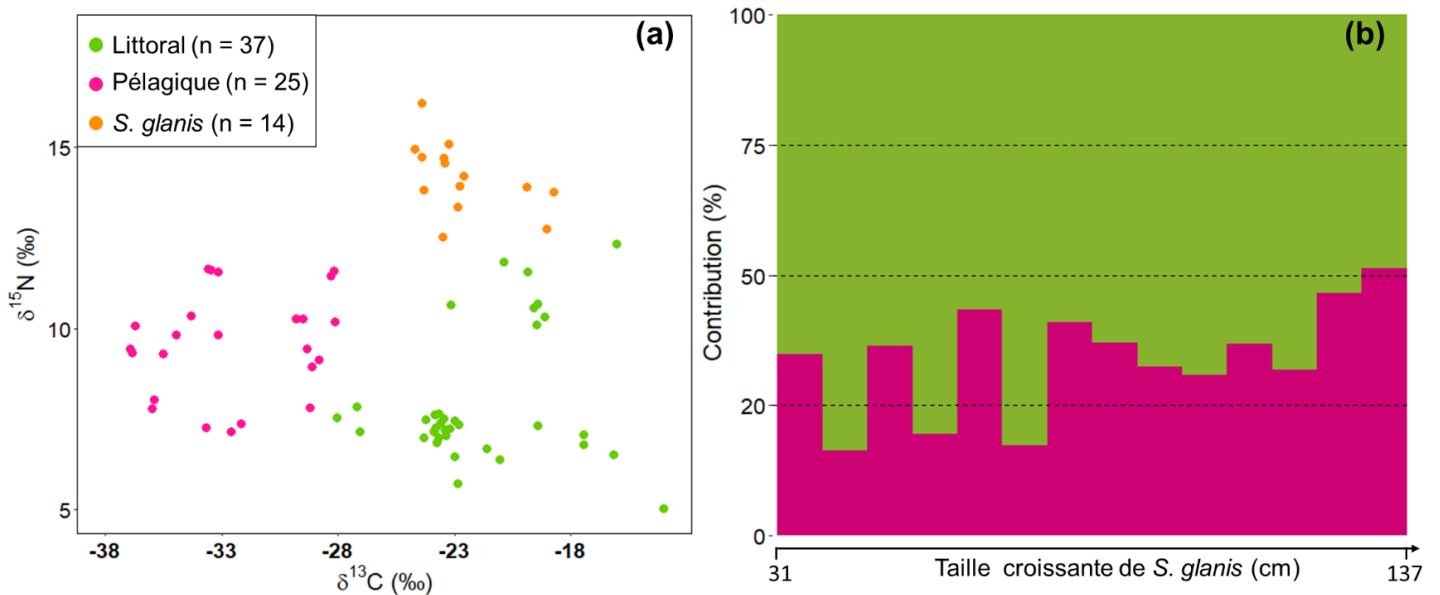


Figure 4 : Signatures isotopiques des silures analysés (en orange, $n = 14$) et des groupements de ressources littorales (en vert, $n = 37$) et pélagiques (en rose, $n = 25$) utilisés dans les modèles de mélange Bayésiens (a). Pourcentages de contribution des deux groupements de ressources caractérisant l'habitat littoral (en vert) et l'habitat pélagique (en rose) aux signatures isotopiques des silures analysés (b).

3.5. Changements ontogéniques

Les contributions des habitats diffèrent avec la taille des silures, suggérant une augmentation significative de la contribution des ressources pélagiques avec la taille des individus et inversement une diminution de la contribution littorale (Fig. 5). Ainsi, une augmentation de la consommation de proie pélagiques comme le lavaret pourrait être attendue avec l'augmentation de la taille des silures. Ces résultats apparaissent différents de ceux obtenus dans le Lac du Bourget qui n'ont pas permis de mettre en évidence une relation significative entre la contribution de l'habitat pélagique et la taille des silures échantillonnés. En revanche, ces résultats sont fortement concordants avec ceux récemment obtenus dans l'étude du régime alimentaire d'une population de silures dans le Lac Maggiore (Italie) ayant démontré une plus forte abondance d'individus mesurant plus de 110 cm dans l'habitat pélagique ayant une tendance fortement piscivore et consommant principalement des proies pélagiques, dont le lavaret (De Santis et Volta 2021).

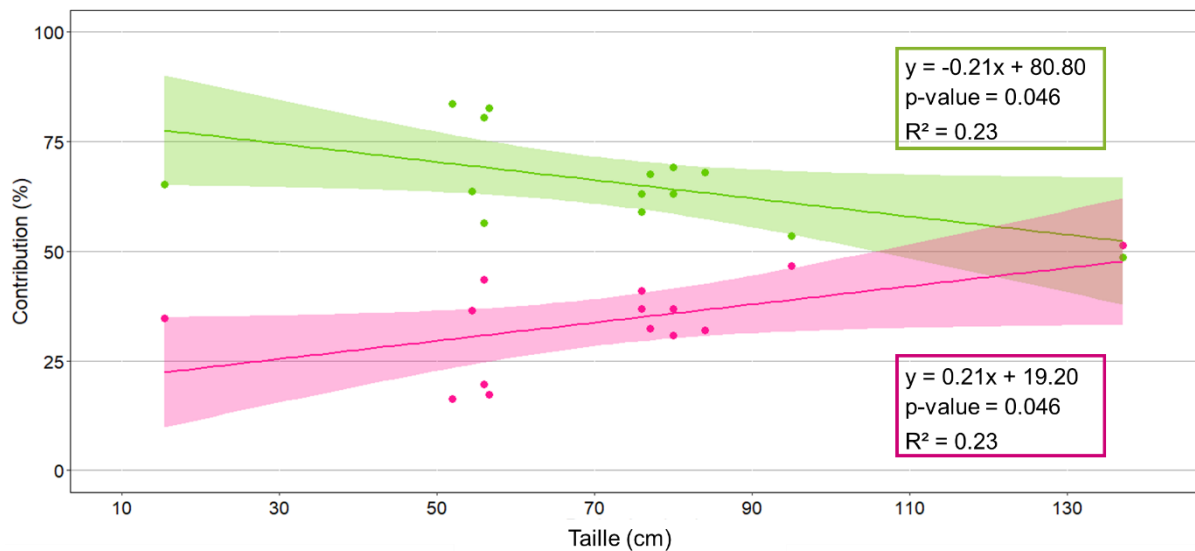


Figure 5 : Relations ajustées d'après des modèles linéaires et erreur standard associée entre la taille des silures échantillonnés dans le Léman et les pourcentages de contribution des groupements de ressources littorales (en vert) et pélagiques (en rose) à leurs signatures isotopiques.

La tendance à l'augmentation de la contribution pélagique aux signatures isotopiques des silures était également concomitante avec l'augmentation significative des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 6b) alors qu'aucune relation n'a pu être identifiée entre le $\delta^{13}\text{C}$ et la taille des individus (Fig. 6a). Ainsi, une augmentation de la position trophique avec la taille pourrait être attendue (Fry 2006) bien que les grands silures continueraient à tirer leur énergie de ressources exploitant à la fois l'habitat pélagique et littoral. Malgré la taille limitée de l'échantillon, ces premiers résultats pourraient être en accord avec l'étude de Syväranta *et al.* (2010) ayant démontré l'augmentation des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des silures le long de leur ontogénie.

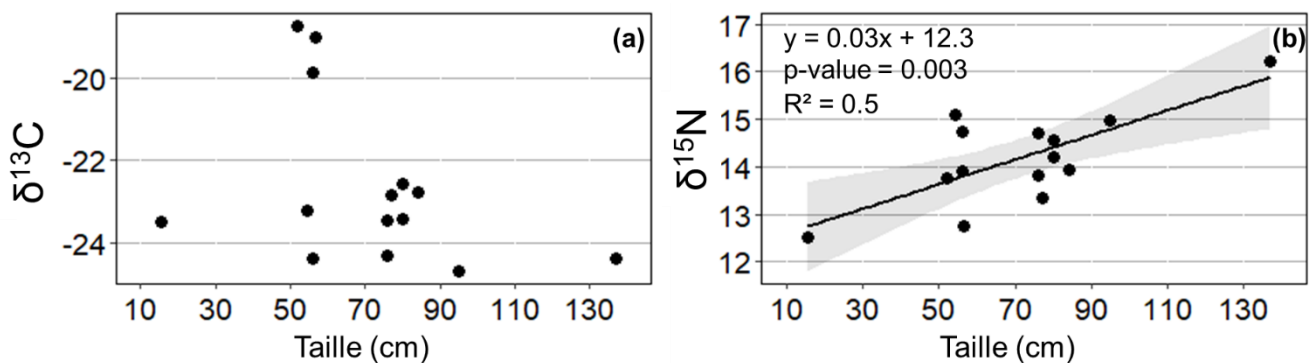


Figure 6 : Variations en $\delta^{13}\text{C}$ (a) et $\delta^{15}\text{N}$ (b) en fonction de la taille des silures échantillonnés.

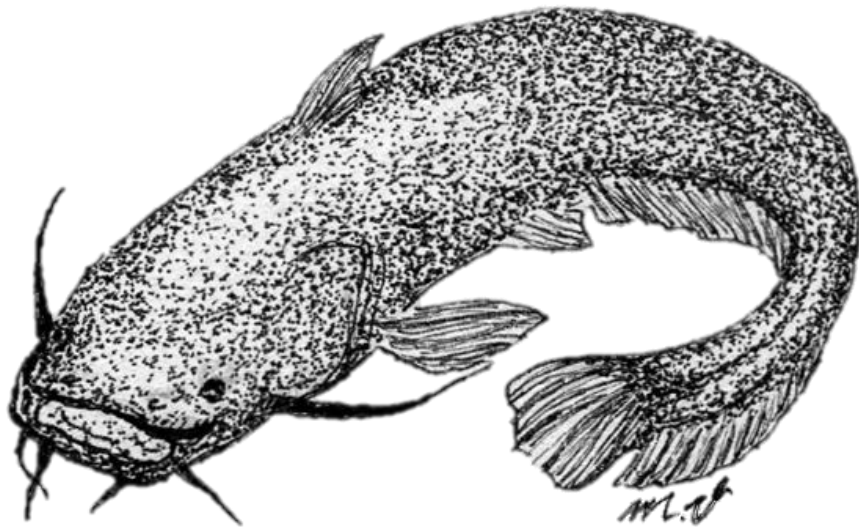
3.6. Conclusions

Ces résultats préliminaires restent à valider en considérant un échantillonnage de silures plus important et une gamme de tailles plus large afin d'obtenir plus de robustesse dans nos analyses et nos conclusions. Toutefois, ceux-ci sont en partie similaires avec les résultats obtenus dans le Lac du Bourget soulignant le régime alimentaire des silures fortement associé à l'habitat littoral mais également une plasticité trophique leur permettant d'exploiter les habitats caractéristiques des grands lacs périalpins (benthique profond et surtout pélagique) et leurs espèces associées comme le lavaret.

4. Bibliographie

- Alp, A. (2017). Diet Shift and Prey Selection of the Native European Catfish, *Silurus glanis*, in a Turkish Reservoir. *Journal of Limnology and Freshwater Fisheries Research*, 3, 15-23.
- Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. *et al.* (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries*, 10, 252-282.
- Cucherousset, J., Horky, P., Slavík, O., Ovidio, M., Arlinghaus, R., Boulêtreau, S. *et al.* (2017). Ecology, behaviour and management of the European catfish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, DOI: 10.1007/s11160-017-9507-9.
- De Santis, V. & Volta, P. (2021). Spoiled for Choice during Cold Season? Habitat Use and Potential Impacts of the Invasive *Silurus glanis* L. in a Deep, Large, and Oligotrophic Lake (Lake Maggiore, North Italy). *Water*, 13, 2549.
- Elvira, B., Nicola, G.G., Ayllón, D. & Almodóvar, A. (2021). Determinants of large-scale spatial distribution and seasonal microhabitat selection patterns of the endangered freshwater blenny *Salaria fluviatilis* in the Ebro River basin, Spain. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*.
- Fry, B. (2006). Stable Isotope Ecology. *Springer*.
- Gasith, A. & Goren, M. (2009). Habitat availability, reproduction and population dynamics of the fresh water blenny *Salaria fluviatilis* (Asso, 1801) in lake Kinneret, Israel *Electronic Journal of Ichthyology* 2, 34-46.
- Parnell, A. (2019). simmr: A Stable Isotope Mixing Model. *R package version 0.4.1*. <https://CRAN.R-project.org/package=simmr>.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Syväranta, J., Cucherousset, J., Kopp, D., Crivelli, A., Céréghino, R. & Santoul, F. (2010). Dietary breadth and trophic position of introduced European catfish *Silurus glanis* in the River Tarn (Garonne River basin), southwest France. *Aquatic Biology*, 8, 137-144.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New-York.
- Wysujack, K. & Mehner, T. (2005). Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 87-95.

DISCUSSION



*« Sachez vous éloigner car, lorsque vous reviendrez à votre travail,
votre jugement sera plus sûr. »*

Léonard de Vinci

DISCUSSION

1. Ecologie et impacts potentiels du silure dans les lacs périalpins

1.1. Ecologie trophique

1.1.1. Ressources exploitées

Le large spectre alimentaire du silure dans les lacs périalpins (principalement dans le Lac du Bourget) a été caractérisé grâce au couplage des analyses des contenus stomacaux, des isotopes stables et des contenus intestinaux (Chapitre 1 et 5), apportant des images complémentaires du régime alimentaire et de l'utilisation de la ressource à l'échelle individuelle et populationnelle ainsi qu'à différentes échelles temporelles.

Les analyses des contenus stomacaux et contenus intestinaux ont permis de mettre en évidence plus de 25 espèces de proies (exemple de contenus stomacaux Fig. 1), dominées par trois espèces majoritaires (c.-à-d. fortes occurrences) : l'écrevisse américaine (*Orconectes limosus*), la perche (*Perca fluviatilis*) et le gardon (*Rutilus rutilus*), toutes les proies mesurant principalement entre 4 et 15 cm. Ces espèces sont souvent identifiées dans le régime alimentaire du silure, représentant fréquemment une large fraction des proies identifiées dans de nombreux écosystèmes (Carol *et al.* 2009 ; Syväranta *et al.* 2010 ; Verdeyroux et Guerri 2016 ; Djait *et al.* 2019 ; Ferreira *et al.* 2019 ; De Santis et Volta 2021). D'autres items alimentaires, comme des végétaux ou des moules zébrées (*Dreissena polymorpha*), étaient associés à la présence des espèces les plus consommées, amenant à l'hypothèse de leur ingestion non-intentionnelle (Ptatscheck *et al.* 2020). En effet, leur proximité dans l'habitat avec les proies de prédilection des silures aurait favorisé leur consommation accidentelle (ex. moules zébrées ingérées en même temps que l'aspiration d'écrevisses sur des substrats rocheux).

D'autres proies ont été identifiées avec de faibles occurrences (< 10%), comme des invertébrés benthiques (ex. odonates, chironomes) trouvés dans les contenus stomacaux de petits silures (< 25 cm). Ces proies ont déjà été retrouvées dans les régimes alimentaires de silures inférieurs à 20 cm dans d'autres études (Orlova et Popova 1987 ; Carol *et al.* 2009 ; Copp *et al.* 2009 ; Haubrock *et al.* 2020) et pourraient avoir été sous-représentées dans les analyses car peu de silures mesurant moins de 20 cm ont pu être échantillonnés. Des espèces de poissons variées comme le brochet (*Esox lucius*), la tanche (*Tinca tinca*), la perche soleil (*Lepomis gibbosus*), le lavaret (*Coregonus lavaretus*) ou la lotte (*Lota lota*) ont également été trouvées en faibles proportions dans les contenus stomacaux (occurrences entre moins de 1% et moins de 5%) mais présentaient de plus fortes proportions dans les intestins (5% à 7%). Les analyses moléculaires ont aussi permis de mettre en évidence la consommation du rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*), du poisson chat (*Ameiurus melas*), de l'ide mélanote (*Leuciscus idus*) et de l'omble (*Salvelinus alpinus*), qui n'avaient pas été identifiés dans les contenus stomacaux car ils avaient potentiellement été classés dans la catégorie des poissons non identifiés ou avaient déjà été digérés lors des dissections. Ces espèces n'ont pas, ou rarement, été décrites dans la littérature (Tableau 1) et leur consommation atteste d'une adaptabilité du régime alimentaire du silure à la ressource disponible dans les lacs périalpins. Pour finir, des proies beaucoup plus anecdotiques comme un serpent ont été retrouvées (Fig. 1).

Tableau 1 : Synthèse des résultats des espèces de poissons consommées par le silure dans le Lac du Bourget et littérature référant leur présence dans le régime alimentaire de populations de silures issues d'autres écosystèmes.

Espèce	Contenus stomacaux	Contenus intestinaux	Déjà décrit
Brochet	Oui	Oui	5, 6, 14
Gardon	Oui	Oui	1, 2, 4, 8, 10, 11, 15, 17, 19, 20, 21, 22,23
Ide mélanote	Non	Oui	/
<i>Coregonus</i> sp.	Oui	Oui*	14, 23
Lotte	Oui	Oui*	12, 13, 23
Ombre	Non	Oui	/
Perche	Oui	Oui	2, 5, 7, 8, 9, 10, 14, 15, 16, 17, 20, 23
Perche soleil	Oui	Oui*	7, 10, 18
Poisson chat	Non	Oui	7, 22
Rotengle	Non	Oui	4, 7, 8, 9, 10, 14, 15, 16, 17, 20
Tanche	Oui	Oui*	3, 6, 7, 14, 15, 17

* Espèce identifiée en plus grande occurrence

(1) Bekbergenov et Sagitov (1984) / (2) Czarnecki et al.(2003) / (3) Doğan Bora et Gül (2004) / (4) Mamedov et Abbasov (1990) / (5) Omarov et Popova (1985) / (6) Orlova et Popova (1976) / (7) Pouyet (1987)/ (8) Stolyarov (1985)/ (9) Wysujack et Mehner (2005) / (10) Bruyenko (1971)/ (11) Pavlovic et al. (2015) / (12) Mihálik (1995) / (13) Muus et Dahlstrøm (1999) / (14) Vejřík et al. (2017b) / (15) Vejřík et al. (2017a) / (16) Djait et al. (2019) / (17) Faure et Tanzilli (2016) / (18) Haubrock (2021) / (19) Carol et al. (2009) / (20) Adámek et al. (2019) / (21) Guillerault et al. (2017) / (22) Belhamiti et Boisneau (2015) / (23) De Santis et Volta (2021)



Figure 1 : Différentes proies des silures du Lac du Bourget : Ecrevisse américaine entière (*O. limosus*) et restes de carapaces et de pinces, perchette (*P. fluviatilis*), mâchoire de brochet (*E. lucius*) et serpent (probablement une couleuvre vipérine *N. maura*) - Photos : Chloé Vagnon.

De manière générale, les espèces ayant été consommées sont des espèces exploitant principalement l'habitat lacustre littoral (ex. écrevisse, gardon). Ces résultats ont été confirmés par l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote réalisée sur les silures échantillonnés. La forte contribution de l'habitat littoral à l'approvisionnement en ressource des silures est concordante avec un comportement trophique présentant une préférence pour les milieux plus chauds, la température étant plus élevée en littoral qu'en profondeur (c.-à-d. < 10°C sous la thermocline à 15 m de profondeur ; Jacquet *et al.* 2020). En effet, les silures consommeraient

principalement des proies littorales actives au moment où ils s'alimentent en raison de leur proximité dans l'habitat, induisant potentiellement une diminution du temps de recherche et de capture de leurs proies et maximisant leur apport énergétique (« Optimal Foraging Theory » ; Pyke 2019). Également, la morphologie du silure (corps épais, tête et nageoire pectorales rondes) et sa façon de « sonder » son environnement avec ses barbillons (Copp *et al.* 2009) apparaissent plutôt adaptées pour la consommation de proies en zone littorale.

Les isotopes stables ont complémentaiement permis de témoigner que les silures tiraient aussi leur énergie des habitats pélagique et benthique profond par la détermination de leurs contributions non-négligeables (jusqu'à 50%) à leur approvisionnement en ressources. Ces contributions étaient moins attendues que celle de l'habitat littoral mais la présence des silures en milieu pélagique a été confirmée par les observations de terrain (ex. captures de silures par pêcheurs amateurs en sub-surface à 5-10 m de fond en zone pélagique dans des colonnes d'eau de 50 m à 100 m) et par les captures des pêcheurs professionnels dans des profondeurs supérieures à 15 m et jusqu'à 55 m (Chapitre 5). Ces contributions ont également été confirmées par la consommation de proies caractéristiques des habitats benthique profond (ex. lotte) ou pélagique (ex. lavaret) dans les lacs périalpins identifiées à partir des contenus stomacaux. Ces résultats attestent de la plasticité comportementale du silure à occuper différents habitats au sein d'un même écosystème. Ces conclusions sont fortement concordantes avec l'étude récente de De Santis et Volta (2021) dans le Lac Maggiore (Italie) ayant souligné une majorité d'individus présents dans l'habitat littoral, se nourrissant principalement des ressources littorales (ex. écrevisses), mais aussi une abondance non négligeable d'individus présents dans l'habitat pélagique et exploitant les ressources pélagiques (ex. *Coregonus* sp. et aloses). En revanche, la quantité de ressources pélagiques consommée était nettement supérieure (ex. $N_{\text{Coregonus sp.}} = 156$), probablement dû à de plus gros individus échantillonnés et une colonisation plus ancienne (> 30 ans) dans le lac italien.

Il convient de considérer que certaines espèces effectuent des migrations entre l'habitat benthique profond et littoral entre le jour et la nuit (ex. la lotte ; Cott *et al.* 2015), ou entre pélagique et littoral lors de leur reproduction (ex. lavarets ; Goulon *et al.* 2019). Leur probabilité de rencontre avec les silures est donc accentuée, induisant l'augmentation du risque de prédation sans pour autant que les silures chassent activement dans les habitats pélagique ou benthique profond. En effet, dû au manque de données de suivi par imagerie ou télémétrie, nous ne pouvons pas attester de techniques de chasse spécifiquement développées pour l'exploitation des ressources inhérentes aux lacs périalpins, comme cela a pu être démontré dans d'autres milieux par exemple pour chasser les saumons dans les passes à poissons ou les pigeons dans le Tarn (Cucherousset *et al.* 2012 ; Boulêtreau *et al.* 2018). En revanche, des silures ont souvent été observés en pélagique au niveau de la thermocline, où le pic de chlorophylle procure une zone de turbidité pouvant leur permettre de ne pas être repérés par leurs proies qu'ils peuvent attaquer par en-dessous en accord avec leur technique d'attaque observée aux échosondeurs.

A retenir

Trois proies principales ont pu être identifiées (écrevisse américaine, perche, gardon, Fig. 2) et une large niche trophique a été mise en évidence (grande richesse d'espèces de proies et d'habitats utilisés par le silure). Ces caractéristiques représentent un atout majeur dans la colonisation du silure et son maintien à long terme dans le milieu. Elles sont le reflet de son adaptabilité à un nouvel environnement et aux ressources disponibles.

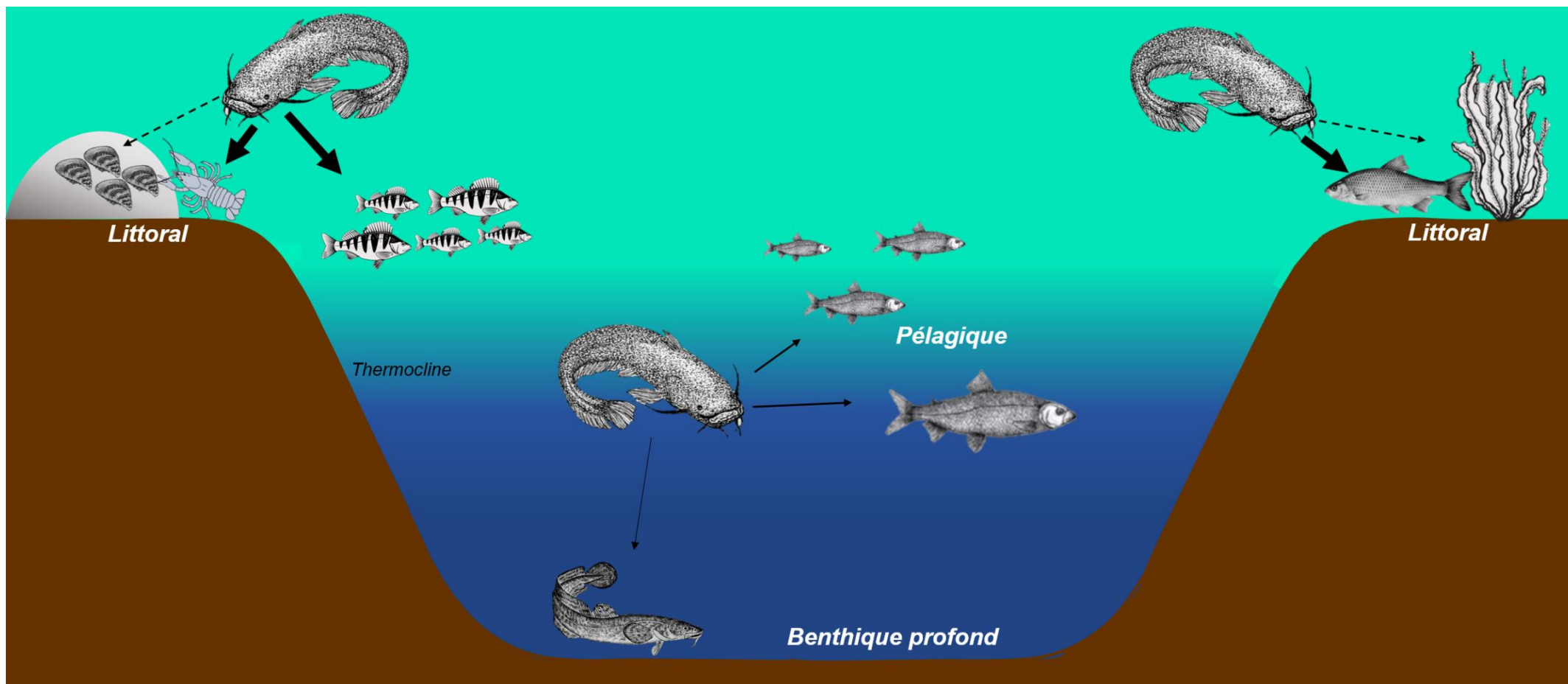


Figure 2 : Schéma de synthèse du régime alimentaire du silure dans le Lac du Bourget. Les proies principales (c.-à-d. écrevisses, perches et gardons ; flèches pleines épaisses) sont consommées dans l'habitat littoral et associées à des captures supposées non-intentionnelles (c.-à-d. végétaux, moules zébrées ; flèches en tirets). Des proies secondaires associées aux habitats benthique profond (ex. lottes) et pélagique (ex. lavarets) sont consommées de façon minoritaire mais restent présentes dans une partie des régimes alimentaires (dans 5 à 7% des contenus intestinaux analysés).

1.1.2. Stratégie de consommation

Différentes stratégies de consommation des ressources peuvent être adoptées par les espèces piscicoles. Fréquemment, les espèces exotiques s'établissent rapidement dans le milieu grâce à leur fort généralisme (García-Berthou 2007), leur permettant d'exploiter des ressources qui pourraient être peu consommées par les prédateurs résidents (ex. écrevisses américaines dans le Lac du Bourget) et ainsi limiter la compétition interspécifique. La spécialisation individuelle au sein de populations dites généralistes peuvent aussi être un atout pour une colonisation rapide (Layman et Allgeier 2012 ; Jackson *et al.* 2017). Une population composée d'individus capables d'exploiter différentes ressources selon différents traits (ex. sexe, ontogénie) permet de restreindre la compétition intraspécifique (Alofs et Polivka 2004 ; Araujo *et al.* 2011 ; Evangelista *et al.* 2014 ; Rossman *et al.* 2015 ; Sanchez-Hernandez *et al.* 2019).

Dans le Lac du Bourget, la population de silures semble généraliste et très opportuniste (plus de 25 espèces de proies recensées) sans forte spécialisation individuelle apparente (Chapitre 1). En effet, la variation trophique interindividuelle étudiée à partir des contenus stomacaux était élevée, traduisant la capacité de tous les individus à consommer des ressources variées et signant un comportement opportuniste plutôt que spécialiste en l'absence de mesures répétées sur les régimes alimentaires des mêmes individus (Bolnick *et al.* 2002). Ces résultats ont été confirmés par la faible spécialisation individuelle estimée par le biais des isotopes stables, bien que les plus grands silures (> 110 cm) avaient des signatures isotopiques éloignées de la signature moyenne de la population.

Ces conclusions peuvent apparaitre divergentes avec certains cas de spécialisation individuelle identifiés en France dans la Garonne (poissons anadromes = jusqu'à 50% des régimes alimentaires ; Syvaranta *et al.* 2009) et dans le Tarn (pigeons = 30-40% de certains régimes alimentaires ; Cucherousset *et al.* 2012). En revanche, ces résultats pourraient être en adéquation avec les conclusions émises par Vejřík *et al.* (2017a) ayant démontré plusieurs stratégies d'utilisation de la ressource des silures dans les lacs Tchèques, dont de la spécialisation à court terme et du généralisme à plus long terme. Ces résultats confirment également la majorité des études rapportant un régime alimentaire opportuniste et généraliste pour cette espèce dans la plupart des écosystèmes (Copp *et al.* 2009 ; Cucherousset *et al.* 2017). Ils pourraient également être en adéquation avec une colonisation récente induisant une taille de population restreinte et donc une faible compétition intraspécifique. Une faible compétition interspécifique pourrait aussi être favorisée par l'exploitation d'une large niche trophique et de proies peu prédatées par les espèces résidentes.

A retenir

Un fort opportunisme à court terme et du généralisme à long terme ont été identifiés, bien que les signatures isotopiques et l'indice de spécialisation issus de l'analyse des isotopes stables tendent à souligner une augmentation de la différence d'utilisation des ressources par les grands silures. L'efficacité de colonisation des silures dans le Lac du Bourget pourrait grandement être favorisée par cette stratégie d'utilisation de la ressource.

1.1.3. Facteurs pouvant contraindre l'exploitation de la ressource

La taille des individus est un facteur structurant dans l'exploitation de la ressource des populations piscicoles (Sanchez-Hernandez *et al.* 2019) mais ne semble pas avoir d'effets marqués sur les caractéristiques trophiques des silures dans le Lac du Bourget. En effet, la taille des individus n'explique qu'une fraction restreinte des caractéristiques trophiques étudiées (déviante expliquée par les modèles < 5% ; Chapitre 1). Toutefois, les variations interindividuelles basées sur les isotopes stables sembleraient s'accroître avec la taille des silures, tout comme la proportion de poissons consommés alors que celle des invertébrés tendrait à diminuer (Chapitre 3 – Annexe 4). Ces relations peu significatives peuvent s'expliquer en partie par le nombre limité d'individus inférieurs à 20 cm et supérieurs à 120 cm dans notre échantillonnage. En effet, les petits individus sont complexes à prélever et les grands restent rares dans dû à la récente colonisation. Ces relations pourraient s'accroître dans le futur suite au vieillissement de la population associée à une modification du spectre de tailles attendu au bout de plusieurs décennies (Faure et Tanzilli 2016) vers des tailles plus grandes de silures, potentiellement plus piscivores (Chapitre 3). L'augmentation de l'exploitation de l'habitat pélagique pourrait être attendue pour les individus mesurant plus de 110 cm comme démontré par De Santis et Volta (2021) et pourrait donc modifier les relations ontogéniques étudiées.

Le régime alimentaire des espèces opportunistes comme le silure reflète fréquemment la disponibilité en ressource dans le milieu de manière qualitative et/ou quantitative (Copp *et al.* 2009) et peut donc varier dans le temps (Doğan Bora et Gül 2004 ; Vejřík *et al.* 2017a ; Haubrock 2021). Dans le cas de la population de silures du Lac du Bourget, la saisonnalité ne semble pas impacter significativement le régime alimentaire (Chapitre 1 – Annexe 3). Dans le Lac du Bourget, la diversité spécifique de proies disponibles ne varie pas contrairement à d'autres milieux où il y a par exemple des migrations d'espèces (ex. saumons). En revanche, les abondances de proies disponibles peuvent fluctuer en fonction de leur cycle biologique. Par exemple, bien que l'échantillonnage des silures principalement réalisé au printemps et pendant l'été apparait limitant pour l'évaluation d'un effet saisonnier marqué, une majorité des perches identifiées dans les contenus stomacaux étaient des jeunes de l'année (c.-à-d. 0⁺), plutôt consommées en fin d'été (Annexe 1) au moment où elles sont en général les plus nombreuses.

L'abondance des ressources peut également varier interannuellement (ex. recrutement très variable des perches et des gardons d'une année à l'autre) ou à plus long terme avec par exemple de fortes fluctuations des populations de lavarets échelonnées sur plusieurs décennies (Jacquet *et al.* 2020). Les variations trophiques interannuelles restent inexplorées de par l'absence de données issues de suivis annuels des régimes alimentaires de la population de silures à plus long terme, principalement du fait d'une colonisation récente ayant limité l'échantillonnage.

A retenir

Le régime alimentaire de la population de silure étudiée ne semble pas être fortement influencé par l'ontogénie ni par la saison, bien que certaines tendances se dégagent (ex. légère augmentation de la piscivorie, signature isotopique des grands silures différentes de la signature moyenne de la population, plus de perches 0⁺ trouvées à la fin de l'été). Il est probable que le spectre de tailles des silures actuel et l'échantillonnage principalement réalisé au printemps et en été sur trois ans ne permettent pas encore d'observer de forts changements de régime alimentaire, qu'ils soient ontogéniques, saisonniers ou interannuels.

1.2. Position trophique et impacts au sein des réseaux

1.2.1. Importance de l'ontogénie

Les liens trophiques nouvellement créés suite à la colonisation récente du silure et ses impacts au sein des réseaux des lacs périalpins ont été étudiés en considérant l'ontogénie de l'espèce (Chapitre 3 et 4, Fig. 3). Ce changement ontogénique est un facteur primordial à prendre en compte car il influence la modification des liens trophiques, la position trophique du consommateur et donc les types d'impacts engendrés et les proies concernées par les interférences trophiques (Thomsen *et al.* 2014b ; Gallardo *et al.* 2015 ; Sagouis *et al.* 2015).

La prédiction de la niche trophique des silures par l'aNM et l'inférence des liens interspécifiques pouvant être nouvellement créés (Chapitre 3) ont pu être validées par l'étude empirique du régime alimentaire de l'espèce (Chapitre 1 et 5). Les silures sont en effet capables de consommer des espèces de divers niveaux trophiques, allant des consommateurs primaires (ex. *Epheméridae*) jusqu'aux prédateurs piscivores (ex. brochet), et exercent principalement une force de prédation sur les grands invertébrés détritvires (écrevisses) et les poissons méso-prédateurs (ex. perche, gardon), comme souligné dans d'autres études (Carol *et al.* 2009 ; Vejřík *et al.* 2017a). Ainsi, leur position trophique augmenterait avec leur taille jusqu'à être similaire à celle des prédateurs apicaux en accord avec de rares études menées sur la position des silures dans les réseaux trophiques (Syväranta *et al.* 2010 ; Vejřík *et al.* 2017a).

L'amplitude des impacts serait également modulée selon la taille des silures présents dans le réseau. Les silures de taille moyenne (~ 80 cm) engendreraient de plus fortes amplitudes d'impacts positifs et négatifs que ceux de petites ou de grandes tailles (c.-à-d. 40 ou 150 cm ; Chapitre 4 ; Fig. 3) dû au plus grand nombre d'interactions interspécifiques créées.

1.2.2. Répercussions sur les abondances d'espèces résidentes

En consommant des espèces de niveaux trophiques différents et en occupant des positions différentes dans le réseau, le silure peut en modifier la structure et par conséquent modifier les abondances d'espèces différemment, sans pour autant provoquer leur extinction (Chapitre 4).

Les impacts négatifs les plus forts sur les abondances étaient associés à la prédation (interaction directe) et à la compétition (interaction indirecte), concernant majoritairement les poissons méso-prédateurs (ex. perche, gardons) et les grands invertébrés (ex. écrevisses ; Fig. 3), en accord avec les proies majoritaires dans le régime alimentaire des silures et d'autres études d'impacts menées sur l'effet de l'introduction de prédateurs apicaux au sein des réseaux (Gozlan *et al.* 2010 ; David *et al.* 2017). Dans certaines rivières françaises, la densité et la biomasse de perches et de gardons ont été affectées après la colonisation du silure (Guillerault *et al.* 2015a) et ces variations seraient probablement dues à de la prédation car ces espèces ont été identifiées dans des études de régimes alimentaires des silures (Faure et Tanzilli 2016 ; Guillerault *et al.* 2017). Ainsi, les prédictions réalisées dans le cadre de ce travail seraient valides en considérant une colonisation de la population de silures à un stade plus avancé dans le temps que celui auquel nous nous trouvons dans les lacs périalpins (colonisation d'environ 10 ans), ne permettant pas encore de déceler les impacts des silures.

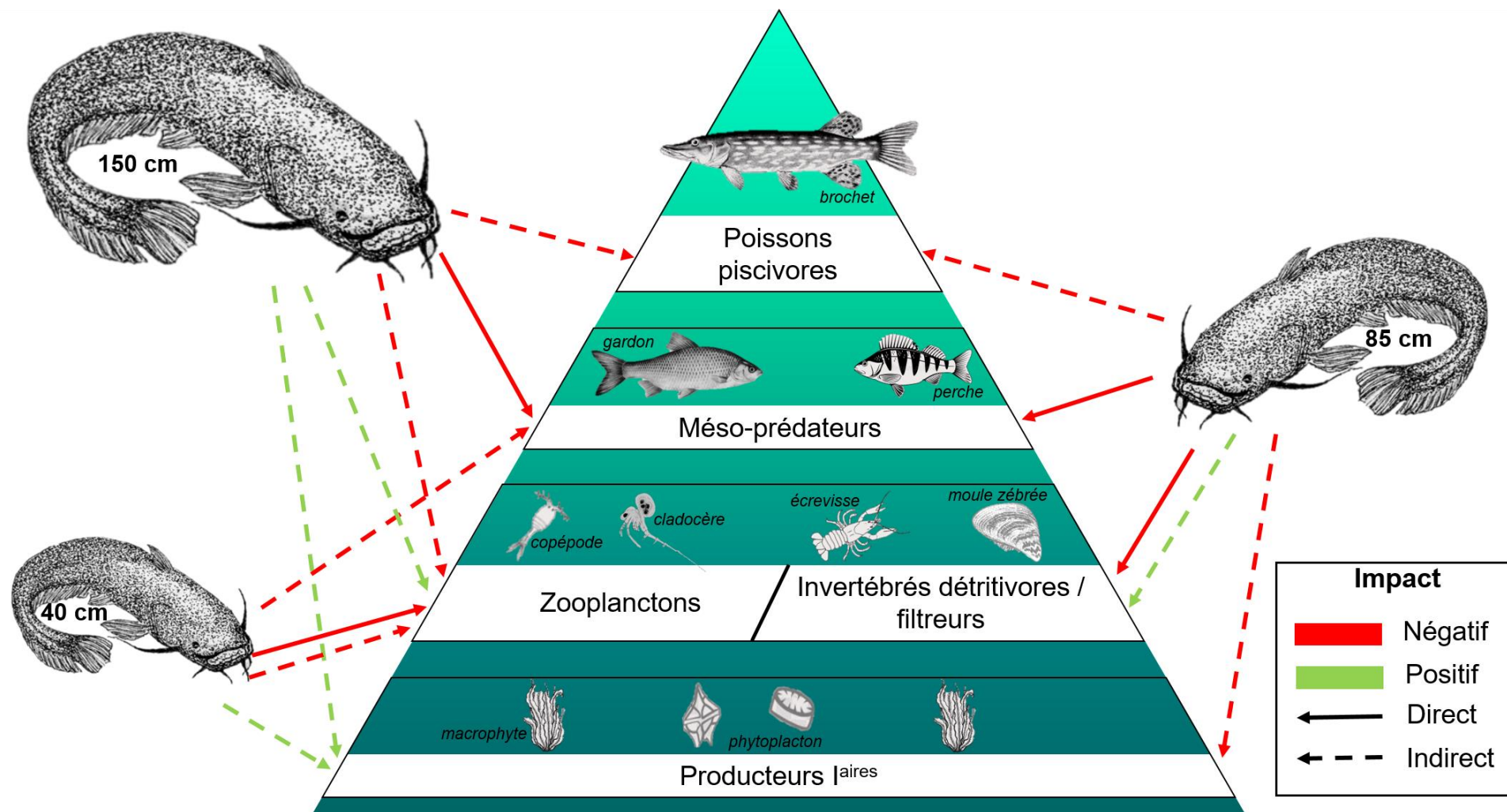


Figure 3 : Schéma de synthèse simplifié des différents impacts (c.-à-d. effet médian du changement d'abondance relative, MRAD dérivé du Chapitre 4) pouvant être provoqués par la population de silures dans les lacs périalpins de manière directe (prédation) ou indirecte (compétition et cascades trophiques) et ayant des répercussions positives et négatives sur l'abondance des différents niveaux trophiques.

Des effets positifs sur les abondances de certains groupes d'espèces sont également suggérés, et pourraient même être plus forts et plus nombreux que les impacts négatifs (Chapitre 4). Ces effets positifs résulteraient de cascades trophiques car ils concerneraient plutôt des groupes d'espèces aux positions trophiques distantes de plus d'un niveau trophique des silures dans le réseau. L'alternance d'effets positifs et négatifs comme trouvés dans ces prédictions d'impacts sont le signe de cascades trophiques « top-down » (Heath *et al.* 2014), souvent caractéristiques de l'impact des prédateurs non-natifs occupant une position apicale dans les réseaux trophiques colonisés (Gozlan *et al.* 2010 ; Cucherousset et Olden 2011 ; Wallach *et al.* 2017). De plus, les cascades trophiques sont favorisées par la diminution de la charge en nutriments dans le milieu, facilitant le contrôle des producteurs primaires par les communautés zooplanctoniques (Carpenter *et al.* 2010). Ainsi, les cascades seraient plus susceptibles de s'exercer dans les lacs périalpins dans lesquels la concentration en nutriments a fortement diminué suite à la réoligotrophisation engagée depuis plusieurs décennies (CIPEL 2020 ; Jacquet *et al.* 2020).

Comme pour les effets négatifs, ces résultats nécessiteraient une validation empirique par le biais d'estimations précises et comparables de l'abondance des espèces résidentes et des silures mesurée *in-situ*. Actuellement, aucune étude n'a pu démontrer un réel effet « top-down » du silure sur les réseaux trophiques dans les milieux qu'il colonise (Copp *et al.* 2009). Cela n'implique pas qu'elles soient inexistantes mais probablement plutôt qu'aucune étude de l'impact du silure à l'échelle des réseaux n'a pour le moment pu être spécifiquement réalisée et aucune expérimentation permettant d'étudier les effets en cascade sur plusieurs niveaux trophiques n'ont été mises en place. Ce type d'expérimentation représente un défi majeur car la taille des silures reste un facteur limitant non-négligeable.

1.2.3. Impacts renforcés ou modulés par des invasions concomitantes

L'effet du silure pourrait être limité à court terme du fait de la richesse spécifique et de la connectance élevée au sein du réseau (Downing et Leibold 2010 ; Smith-Ramesh *et al.* 2017). En revanche, l'impact du silure associé à celui d'autres espèces exotiques en cas d'invasions multiples serait susceptible de perturber plus facilement le milieu dû à des effets additifs (Chapitre 3). L'impact de *H. anomala* sur les producteurs et consommateurs primaires pourrait s'ajouter à celui du silure, augmentant la vulnérabilité trophique des poissons, invertébrés et producteurs primaires simultanément et perturbant l'écosystème (ex. modification des communautés zooplanctoniques herbivores) et des services écosystémiques (ex. baisse des rendements de pêche professionnelle). A l'inverse, *H. anomala* pourrait fournir une ressource supplémentaire aux poissons prédatés par les silures. Ces résultats apparaissent en accord avec d'autres études ayant démontré les effets additifs (c.-à-d. somme des effets respectifs de chaque espèce invasive), antagonistes (c.-à-d. moins que la somme des effets respectifs de chacune) et synergétiques (c.-à-d. plus que la somme des effets de chacune) de plusieurs espèces invasives introduites dans le même milieu. La méta-analyse de Jackson (2015) a démontré que les impacts de plusieurs envahisseurs étaient souvent additifs mais, qu'en moyenne, les impacts réalisés étaient inférieurs à ceux prédits (c.-à-d. effet moyen antagoniste). Dans l'étude de Beggel *et al.* (2016), les effets synergétiques de l'amphipode *Dikerogammarus villosus* et du gobie à taches noires *Neogobius melanostomus* étaient à l'origine de l'extinction de

l'amphipode *Gammarus pulex*. L'expérimentation de Braga *et al.* (2019) réalisée en mésocosme, visant à tester l'effet de l'ajout de différentes EEE (macrophytes, bivalves et poissons prédateurs) sur un réseau trophique natif simplifié, a également démontré l'augmentation des impacts avec le nombre de EEE introduites et leur caractère additif.

Les combinaisons d'impacts résultant d'invasions multiples restent ainsi site-dépendantes et propres aux types d'espèces introduites simultanément dans le milieu. Elles requièrent donc une attention particulière lors des évaluations d'impacts d'une espèce dans un écosystème.

A retenir

L'impact du silure sur les abondances d'espèces pourrait varier dû à l'augmentation de sa position trophique, la diminution de ses prédateurs et l'augmentation théorique de sa piscivorie durant son ontogénie.

Les abondances des trois proies majoritaires dans le régime alimentaire empirique de la population de silures dans le Lac du Bourget (écrevisses, perches et gardons) seraient susceptibles d'être les plus impactées.

Le silure en tant que compétiteur et prédateur apical pourrait provoquer des cascades trophiques « top-down », engendrant un enchaînement d'impacts positifs et négatifs sur les abondances des espèces résidentes appartenant à différents niveaux trophiques.

*L'impact du silure pourrait être modulé par celui d'autres espèces exotiques à la position trophique et au rôle fonctionnel différents (ex. *H. anomala*).*

1.3. Vulnérabilité des *Salmonidae* (focus sur *C. lavaretus*)

Le lavaret, espèce de *Salmonidae* dominante dans le Lac du Bourget, représentait 1% à 7% des proies consommées par la population de silures, parfois représentant l'unique proie trouvée dans les contenus intestinaux (Chapitre 5). En particulier, le stade de vie 0⁺ de la population de lavarets (c.-à-d. jeunes de l'année) pourrait être plus impacté que les autres stades de vie (1⁺ et plus) en regard de leur taille correspondant à la taille de proies les plus consommées par les silures dans le Lac du Bourget (c.-à-d. 5 cm à 20 cm) mais également dans d'autres écosystèmes (Wysujack et Mehner 2005 ; Alp 2017). De plus, le risque de prédation pourrait être supérieur pour les 0⁺ dû à leur répartition dans la colonne d'eau au-dessus de la thermocline jusqu'à la fin de leur premier été (Eckmann 1991 ; Dufour et Gerdeaux 2005) étant largement chevauchante avec celle occupée par la plupart des silures. Ce chevauchement serait important pendant les mois de Juin à Septembre, pendant lesquels les silures sont supposés posséder une demande énergétique accentuée par un réchauffement de l'eau et donc une plus forte activité (Slavík *et al.* 2007 ; Copp *et al.* 2009). Le risque de prédation sur les autres stades de vie de lavarets (à partir de 1⁺) pourrait s'accroître dans le futur avec l'évolution de la structure en taille de la population de silures et la plus forte abondance de silures mesurant plus de 120 cm (Chapitre 3 et 5). Ces résultats sont concordants avec les prédictions du modèle dynamique (Chapitre 4), selon lesquelles les silures de 40 cm ne seraient pas impactant pour les lavarets adultes alors que ceux de 150 cm pourraient provoquer la diminution de leur abondance à long terme par le biais d'interactions directes (prédation) et indirectes (cascades trophiques).

La survie des 0⁺ et 1⁺ est primordial pour le recrutement (Lowerre-Barbieri *et al.* 2017) et les potentiels impacts de la prédation du silure sur ces stades de vie ne pourraient se ressentir qu'après 2 ans au minimum, en considérant le décalage entre le moment de leur prédation par les silures et le moment de leur première reproduction (stade 2⁺). Au contraire, de potentiels impacts sur les lavarets sexuellement matures pourraient être identifiés rapidement par la diminution de leur abondance, et pourraient influencer à plus court terme le nombre de géniteurs dans le lac (Lowerre-Barbieri *et al.* 2017).

Différents scénarios de quantité de lavarets prélevés par la population de silures peuvent être formulés suivant l'équation 1 en considérant différents ordres de grandeur d'abondance de silures dans le Lac du Bourget de 1.10³, 1.10⁴ et 1.10⁵ individus (soit 0,9 kg.ha⁻¹, 9 kg.ha⁻¹ et 99 kg.ha⁻¹ en considérant que les silures sont présents dans la totalité du lac) et différentes densités de lavarets : 10 kg.ha⁻¹ pour une densité relativement faible et 50 kg.ha⁻¹ pour de fortes densités. Ces fortes densités correspondent à celles estimées pour les années 2018-2019 par hydroacoustique dans le Lac du Bourget (Communication personnelle, Chloé Goulon INRAE) et dans le Lac d'Annecy entre 2000 et 2006 (Janjua et Gerdeaux 2009). En considérant que l'habitat du lavaret représente ¾ de la surface total du lac (3000 hectares), les biomasses totales de lavarets représentent 30 tonnes et 150 tonnes de lavarets dans le Lac du Bourget pour 10 kg.ha⁻¹ et 50 kg.ha⁻¹ respectivement. Deux estimations de besoins métaboliques mensuels peuvent ensuite être considérées : une estimation basée sur la méthode de Brown *et al.* (2004) utilisée dans le Chapitre 5 et une autre basée sur une ration journalière quantifiée empiriquement (Orlova et Popova 1976 ; Omarov et Popova 1985 ; Copp *et al.* 2009).

$$B = \sum_i \frac{j(pnM_i)}{b} \quad (eq.1)$$

où B est la proportion de biomasse totale de lavarets prélevée par an par la population de silures (%), i est le mois d'activité des silures (entre mars et octobre), j est le nombre de jours dans le mois i , p est la proportion de la population de silures consommant spécifiquement du lavaret d'après les contenus stomacaux et intestinaux analysés dans le Chapitre 1 et 5 (soit 1,3%), n est l'abondance de silures, M est la masse de lavarets nécessaire pour remplir les besoins énergétiques pour le mois i (Tableau 2) d'un silure de 4,5 kg (poids moyen dans la population) en considérant la densité énergétique du lavaret de 4286 J.g⁻¹ (Huuskonen *et al.* 1998) et b est la biomasse de lavarets disponible.

Tableau 2 : Masse de lavaret journalière (M) nécessaire pour remplir les besoins métaboliques d'un silure de 4,5 kg calculée à partir de la méthode de Brown *et al.* (2004) et selon le ratio disponible dans la revue bibliographique de Copp *et al.* (2009) pour les mois d'activité des silures dans le Lac du Bourget.

		Masse de lavaret journalière (g)							
		Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre
Métabolisme	Brown	12,1	15	19	26	34	38	34	19
	Copp	68	68	54	54	63	90	54	45

Une grande variabilité dans la proportion de biomasse de lavarets prélevée est obtenue selon les scénarios considérés (de 0,05% à 65,7% selon les combinaisons de variables ; Tableau 3).

L'estimation d'abondance de 1.10^5 silures dans le Lac du Bourget est une estimation particulièrement haute et, à l'inverse, 1.10^3 individus représente un nombre relativement faible d'individus par rapport à ce qui pourrait être attendu dans le lac en regard du nombre de captures recensées ces dernières années (c.-à-d. plusieurs centaines). Ainsi, le scénario d'abondance de silures le plus plausible serait celui correspondant à 1.10^4 individus. Pour les années de haute recrudescence des captures de silures (2017 à 2019), le scénario de densité de lavarets correspondrait à $50 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$. Bien que ces résultats représentent des ordres de grandeur assez larges et puissent être surestimés pour les faibles densités de lavarets ($10 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) du fait d'un report de prédation possible sur d'autres espèces, la population de silures pourrait prélever annuellement environ 0,5% à 1,3% de la biomasse de lavarets disponibles dans le lac.

Tableau 3 : Scénarios de consommation de lavarets dans le Lac du Bourget.

Abondance de silures	Métabolisme	Biomasse nécessaire ($\text{kg}\cdot\text{an}^{-1}$)	Proportion de biomasse prélevée par an (%)	
			$10 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$	$50 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$
1.10^3	<i>Brown</i>	82	0,3	0,05
	<i>Copp</i>	197	0,7	0,1
1.10^4	<i>Brown</i>	822	2,7	0,5
	<i>Copp</i>	1972	6,6	1,3
1.10^5	<i>Brown</i>	8222	27,4	5,5
	<i>Copp</i>	19723	65,7	13,1

Afin de mettre en perspective ces résultats, entre 2018 et 2019, lorsque la population de lavarets était d'environ $50 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, les captures de lavarets annuelles effectuées par les pêcheurs professionnels s'élevaient à environ 80 tonnes de lavarets (Jacquet *et al.* 2020), soit plus de 50% de la population et celles des pêcheurs amateurs à environ 15 tonnes, soit environ 10% de la population. Ainsi, la proportion de biomasse de lavarets prélevée par les silures se trouverait dans des ordres de grandeur différents de ceux prélevés pour la pêche (du pourcent pour les silures à la dizaine de pourcents, voire plusieurs dizaines de pourcents, pour la pêche).

Toutefois, la dynamique à long terme des lavarets est le fruit d'une réponse complexe à un ensemble de forçages biologiques (ex. invasion), climatiques (ex. réchauffement des eaux) et anthropiques (ex. pêche) dont les interrelations devraient être plus précisément quantifiées dans de futures études sur leur vulnérabilité dans les lacs péri-alpins. Les résultats obtenus dans le cadre du Chapitre 5 et les estimations réalisées ci-dessus, restent donc à considérer avec précaution.

A retenir

Le lavaret est bien une des proies des silures dans le Lac du Bourget mais reste consommé en proportion limitée. Les 0⁺ seraient plus susceptibles d'être prédatés que les autres stades de vie car : leur taille correspond à la taille de poisson la plus souvent prédatée par les silures de 80 cm et leur occupation de la colonne d'eau est similaire à celle des silures (particulièrement de la fin du printemps à la fin de l'été, période de forte demande énergétique des silures). Ces résultats restent à moduler par la considération de facteurs croisés pouvant engendrer des répercussions plus complexes sur l'abondance des lavarets qu'uniquement celles pouvant être causées par les silures.

2. Choix méthodologiques : apports et limites

2.1. *Etudier l'écologie trophique*

Différents choix méthodologiques ont été dictés pour appréhender l'écologie trophique du silure. Tout d'abord, les analyses de contenus stomacaux, d'isotopes stables et de metabarcoding ont été sélectionnées afin de prendre en compte différentes échelles temporelles complémentaires dans la caractérisation du régime alimentaire des silures. Ensuite, un focus sur la variabilité interindividuelle d'utilisation de la ressource a été fait de manière à adresser une possible spécialisation individuelle (c.-à-d. une forte variabilité interindividuelle) pouvant expliquer des différences d'utilisation de la ressource. Enfin, du fait de la grande variabilité de la taille des silures, la considération de l'ontogénie de l'espèce a permis d'étudier un facteur supplémentaire pour mieux comprendre et caractériser l'écologie trophique de la population.

Un échantillonnage supplémentaire serait nécessaire pour obtenir des données sur des régimes alimentaires d'individus inférieurs à 20 cm et supérieurs à 120 cm, afin de renforcer les tendances déjà établies ou d'en trouver de nouvelles (ex. relation positive significative entre l'augmentation de la contribution de l'habitat lacustre pélagique au régime alimentaire et la taille des silures). L'utilisation des analyses isotopiques sur des composés spécifiques (ex. acides gras) pourrait également apporter plus de précision dans l'identification des ressources consommées (Twining *et al.* 2020). Pour finir, bien que l'estimation de la variabilité interindividuelle basée sur les contenus stomacaux permette de fournir une première approximation de la stratégie d'utilisation de la ressource (Araujo *et al.* 2009 ; Frédérick *et al.* 2010 ; Cusa *et al.* 2019), des mesures répétées sur les régimes alimentaires d'individus recapturés seraient nécessaires pour émettre des conclusions définitives sur la spécialisation individuelle au sein de la population (Bolnick *et al.* 2002).

2.2. *Inférer des liens trophiques à partir d'un modèle de niche allométrique (aNM)*

L'aNM (Chapitre 2) a démontré une bonne validité intrinsèque (spécificité = $87 \pm 12\%$, sensibilité = $59 \pm 29\%$, acuité = $81 \pm 10\%$) dans la prédiction de liens trophiques au sein de différents milieux tempérés d'eau douce et représente donc un outil précieux pour reconstituer des réseaux trophiques et prédire de nouvelles interactions interspécifiques, en considérant des consommateurs de 10 micromètres à plusieurs centaines de centimètres. Une paramétrisation allométrique comme celle utilisée dans l'aNM possède l'avantage de ne requérir que la taille des espèces comme descripteur de leur niche trophique et semble ainsi applicable à différents écosystèmes pour lesquels des inventaires d'espèces et leur taille sont disponibles mais peu de données sur d'autres traits le sont. De plus, l'aNM peut permettre de déterminer tous les liens trophiques possibles pouvant être trouvés à « long terme » dans le réseau (Chapitre 2) ou de générer des liens « à court terme » basés sur des probabilités d'occurrence (Chapitre 3). En effet, ces probabilités peuvent être utilisées pour générer des matrices d'interactions binaires basées sur des tirages de Bernoulli (Pomeranz *et al.* 2020), apportant plus de réalisme dans les prédictions de liens réalisés.

En revanche, l'application de l'aNM reste limitée aux milieux aquatiques dans lesquels peu de spécialisations trophiques existent. En effet, les prédictions seront moins justes pour des

interactions entre prédateurs et proies ayant des ratios de tailles atypiques (ex. grands prédateurs se nourrissant de très petites proies et inversement). Dans ce cas, le modèle nécessitera des affinements supplémentaires pour fournir des inférences plus réalistes. De plus, les probabilités de rencontre basées sur la prise en compte de l'abondance des espèces suivant des processus comme les « mécanismes neutres » (c.-à-d. des espèces rares ont de faibles probabilités d'interaction ; Canard *et al.* 2012 ; Poisot *et al.* 2015 ; Pomeranz *et al.* 2019) n'ont pas pu être considérées dû à l'absence de données précises et comparables d'abondances pour les espèces considérées (ex. phytoplancton en m³ et poissons en CPUE).

Un des développements suivant l'élaboration de réseaux trophiques inférés serait l'estimation des forces d'interactions calculées à partir des matrices binaires converties en matrices jacobiniennes, ouvrant la porte à divers calculs algébriques permettant d'estimer la stabilité et la résilience des réseaux reconstitués (Pomeranz *et al.* 2020). Enfin, l'aNM a été validé pour différents jeux de données empiriques mais sa performance n'a pas encore été comparée à celle d'autres méthodes allométriques pour l'inférence de liens trophiques (Petchey *et al.* 2008 ; Bartomeus *et al.* 2016 ; Pomeranz *et al.* 2019 ; Portalier *et al.* 2019). Il serait intéressant d'étudier dans quelle mesure l'ajout d'une composante phylogénétique (ex. "WebBuilder" de Gray *et al.* 2015) modifierait les inférences de liens ou serait complémentaire à l'aNM.

2.3. Etudier les réponses dynamiques des abondances à une invasion

L'approche mise en œuvre dans le Chapitre 4 visant à quantifier les changements d'abondances de groupes d'espèces résidentes en présence du silure a permis de considérer le réseau dans son entièreté. Selon trois scénarios de tailles, les effets positifs et négatifs du prédateur résultant d'interactions directes et indirectes ont ainsi pu être mis en évidence. Cette approche apparaît prometteuse dans le domaine des invasions biologiques en milieu aquatique en permettant de prendre en compte différentes facettes des invasions parfois sous-étudiées (ex. impacts positifs, interactions indirectes ; Thomsen *et al.* 2014a ; Crystal-Ornelas et Lockwood 2020). Le paramétrage allométrique des relations trophiques (c.-à-d. aNM) et des différents paramètres d'entrée du modèle dynamique (ex. taux métabolique, temps de manipulation) permet l'application de cette méthode à d'autres types de milieu et d'autres EEE.

La paramétrisation allométrique peut en revanche être plus limitante pour l'étude de réseaux trophiques dans lesquels un grand nombre d'espèces ont la même taille et les mêmes attributs trophiques, pouvant induire des singularités de calcul lors de la résolution des équations différentielles. De plus, les résultats obtenus restent à considérer plutôt d'un point de vue qualitatif que quantitatif car les abondances initiales simulées (abondances décroissantes avec l'augmentation de la taille ; Peters et Wassenberg 1983), permettent de comprendre des mécanismes complexes (ex. cascades trophiques) mais ne sont pas les plus appropriées pour formuler des conclusions directement applicables dans le cadre de plans de gestion. Pour finir, les facteurs externes à l'invasion du silure (ex. réchauffement climatique, surpêche) ont été considérés constants car ils ne représentaient pas l'objectif de ce travail mais restent à étudier pour l'application de cette approche à d'autres problématiques, particulièrement dans le contexte de changement global dans lequel nous nous trouvons.

2.4. Estimer la vulnérabilité et le risque de prédation

La vulnérabilité et le risque de prédation sur une espèce ont pu être décomposés selon des principes fondamentaux en écologie (Chapitre 5). Tout d'abord, l'aNM a permis d'étudier la vulnérabilité des classes de tailles d'une espèce de proie, et donc des stades de vie, en considérant des relations allométriques contraignant les probabilités de prédation, liées à la diminution du taux de prédation et du succès de capture avec l'augmentation de la taille des proies (Scharf *et al.* 2002 ; Schwartzbach *et al.* 2019). De plus, la considération de la demande métabolique du prédateur et des probabilités de rencontre avec ses proies (ici en fonction de la profondeur occupée) apparaît pertinente dans l'évaluation du risque de prédation en regard de leur lien direct avec le temps de manipulation (« handling time ») et le taux d'attaque (« attack rate ») d'un prédateur (Sentis *et al.* 2013 ; DeLong *et al.* 2021). Ces deux paramètres sont essentiels pour estimer la réponse fonctionnelle d'un prédateur mais restent complexes à mesurer empiriquement sur de grandes espèces, induisant la nécessité de trouver des proxys. Enfin, cette approche permet d'étudier la vulnérabilité de différentes tailles de proies, pour différentes profondeurs occupées et différentes échelles temporelles (jours/mois/années).

La profondeur des captures des espèces (une dimension) pour calculer leur probabilité de rencontre pourraient être mieux définie avec des données spatiales plus précises comme celles dérivant des suivis télémétriques, qui permettraient également de valider des chevauchements spatiaux en considérant l'occupation spatiale en 3-D selon l'écologie des espèces étudiées. De plus, bien que l'utilisation de la théorie métabolique (Brown *et al.* 2004) soit largement validée par la communauté scientifique, d'autres estimations de la demande énergétique d'un prédateur, comme par exemple celles issues des modèles « Fish Bioenergetics » (Deslauriers *et al.* 2017), pourraient être utilisées mais ne sont actuellement pas disponibles pour le silure.

2.5. Considérer des invasions concomitantes

En inférant les niches trophiques de deux espèces exotiques avec l'aNM, il a été possible d'obtenir une vision globale des différentes interactions interspécifiques nouvellement créées. Il est ainsi possible d'identifier de potentiels impacts additifs, synergétiques ou antagonistes exercés sur différents taxons et niveaux trophiques (Jackson *et al.* 2017). De plus, en ayant la possibilité de considérer chaque espèce comme prédateur et proie, il est possible d'évaluer la balance entre impacts positifs et négatifs selon les EEE considérées (ex. *H. anomala* = atout pour la production de poissons ; Marty 2008).

La méthode employée dans le cadre du Chapitre 3 reste tout de même dépendante des limites de l'aNM et fournit plutôt des informations qualitatives que quantitatives en regard du manque de données sur les abondances des espèces exotiques et des espèces résidentes. La structure en taille de la population de silure a été reconstituée de manière réaliste mais nécessiterait un échantillonnage couvrant un spectre de tailles plus large afin d'obtenir de meilleures relations pour les petits (< 20 cm) et les grands silures (> 120 cm). Cette structure en taille ainsi que l'abondance des silures dans le milieu restent des points clés à estimer et éclaircir pour les perspectives d'évolution de cette population. Enfin, des facteurs externes (ex. pêche) n'ont pas été étudiés mais pourraient représenter une pression additive à celle des espèces exotiques.

3. Perspectives de travail : améliorer, approfondir, découvrir

Différentes pistes sont proposées pour approfondir les méthodes élaborées dans le cadre de cette thèse, pour réduire les limites soulevées et pour approfondir la caractérisation de l'écologie du silure dans les lacs périalpins. Elles sont organisées selon un ordre de priorité qui pourrait permettre de maximiser l'utilisation des données récoltées et sont résumées à la fin de cette partie 3 (Fig. 6). Ces approches sont également applicables aux autres écosystèmes colonisés par cette espèce et pourraient être mises en place pour d'autres espèces piscicoles exotiques.

3.1. Capture-Marquage-Recapture (CMR)

L'utilisation de méthodes de Capture-Marquage-Recapture (CMR) permettrait d'évaluer l'abondance des silures, la structure en taille de la population, la spatialisation des captures, de faire des mesures répétées sur les individus et de déterminer d'autres traits populationnels (ex. taux de survie ; Seber et Schofield 2019). Des individus (représentatifs des différentes classes de tailles) seraient identifiés lors de leur capture (ex. tags spaghetti). Les données de recaptures pourraient être acquises lors de campagnes de pêches spécifiques, lors des pêches CEN annuelles réalisées par le CARRETEL et pourraient également faire appel aux pêcheurs professionnels et amateurs à travers l'élaboration d'une science participative. Bien que la méthode de CMR puisse être lourde à mettre en place dans des phases de colonisation récente ou dans de grands milieux induisant de faibles probabilités de recapture, cette approche permettrait d'avancer sur différentes questions de recherche comme indiqué ci-dessous :

► **Améliorer** – L'abondance et la structure en taille des silures pourraient être intégrées dans l'évaluation de l'impact multi-espèces (Chapitre 3), dans les modélisations dynamiques (Chapitre 4), et dans l'évaluation de la vulnérabilité des salmonidés (pour le calcul de la biomasse de lavaret prélevée approximative possible ; Chapitre 5).

► **Approfondir** – Les mesures répétées sur les contenus stomacaux permettrait d'obtenir un indice de spécialisation individuelle plus robuste (Chapitre 1).

► **Découvrir** – La spatialisation des captures permettrait d'avoir un indice d'utilisation de l'habitat et l'abondance de silures permettrait d'élaborer une courbe d'invasion de la population (Fig. 4) pour identifier le stade d'invasion auquel les lacs périalpins font face. Les paramètres populationnels des silures issus de l'analyse des données de CMR (ex. taux de mortalité) pourraient être intégrés à de futurs modèles dynamiques espèce-centrés.

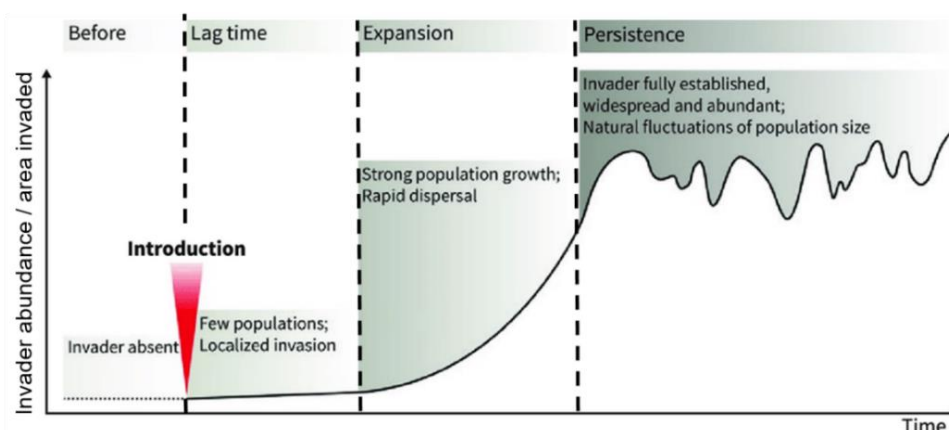


Figure 4 : Courbe d'invasion théorique et stades d'invasion associés (figure issue et modifiée de Geburzi et McCarthy 2018).

3.2. Suivis des abondances ou biomasses à large échelle

Grâce aux suivis écologiques des lacs périalpins réalisés par le CARRETEL, des données existent déjà sur certaines communautés ichtyologiques, zooplanctoniques et phytoplanctoniques (suivis OLA ; Rimet *et al.* 2020) mais pourraient être complétées (ex. peu d'espèces de poissons considérées et densités basées sur des CPUE estimées à partir des captures faites en septembre ou via la pêche professionnelle et amateur), en regard des données de suivis qui seraient nécessaires. Un suivi d'abondance à large échelle temporelle considérant la majorité des niveaux trophiques ayant des rôles fonctionnels distincts au sein du réseau trophique serait idéal, bien qu'étant coûteux financièrement et humainement.

► **Améliorer** – Les suivis des abondances permettraient de raffiner les liens trophiques inférés par l'aNM (Chapitre 1) en y incorporant des notions de probabilités d'interactions issues de probabilités de rencontre basées sur l'abondance des espèces (ex. « neutral process »), mais également d'inférer des abondances initiales empiriques dans les simulations de dynamiques d'abondances des espèces pour obtenir plus de réalisme dans les prédictions (Chapitre 4).

► **Approfondir** – Ces données de suivis permettraient d'avoir des chronologies des évolutions d'abondances ou biomasses corrélables à celles du silure et à son stade d'invasion dans les lacs, afin d'identifier empiriquement les impacts de ce dernier. Ainsi, les potentiels impacts soulevés par l'étude des dynamiques d'abondances d'espèces (Chapitre 4) et les compartiments taxonomiques identifiés comme les plus susceptibles d'être affectés par les impacts de l'invasion multi-espèces (Chapitre 3) pourraient être validés empiriquement.

► **Découvrir** – A condition de refaire des prélèvements de contenus stomacaux comme préconisé précédemment (Discussion, 3.1., §3), ces suivis permettraient également d'évaluer si le régime alimentaire des silures est conditionné par la disponibilité en ressources et présente des variabilités interannuelles influencées par les fluctuations d'abondance/biomasse de leurs proies. L'utilisation de métriques de préférence pour certaines ressources, comme un indice d'électivité (rapport entre la biomasse/abondance relative d'une proie dans le régime alimentaire d'un prédateur et la biomasse/abondance relative dans l'écosystème), pourrait permettre de valider ces hypothèses (Jacobs 1974 ; Vejřík *et al.* 2017a).

3.3. Télémétrie

L'utilisation spatiale de l'habitat par les silures et leur comportement dans les lacs périalpins restent mal connus. Un suivi télémétrique a été entrepris dans le cadre de cette thèse mais n'a pas été fructueux. Des tags externes PSAT (« pop-up satellite » ; Annexe 2), enregistrant la température, la bathymétrie et l'accélérométrie des poissons marqués ont été déployés plus de 12 fois en vain (techniques de marquage peu adaptées, mort de certains individus, dysfonctionnement du matériel). De nouveaux tests sont en cours avec de nouvelles techniques de marquage (actuellement deux poissons sont marqués dans le Lac du Bourget).

► **Améliorer** – Les données fournies par les PSAT permettraient d'améliorer la définition des chevauchements d'utilisation de la profondeur et des zones lacustres dans le temps pour l'évaluation du risque de prédation élaboré dans le Chapitre 5.

► **Découvrir** – Le rythme nyctéméral et/ou saisonnier des silures pourrait être étudié afin de valider les périodes d’activité déjà présumées et d’identifier de potentielles techniques de chasse spécifiques associées à l’exploitation des différents habitats dans les lacs périalpins.

Une autre possibilité de suivi télémétrique pourrait être envisagée en utilisant des tags acoustiques (émetteurs) et un suivi « actif-passif », basé sur un principe de science participative (Annexe 2). En effet, les hydrophones (récepteurs) pourraient être fixés aux bateaux des pêcheurs professionnels sillonnant activement le lac tous les jours à la tombée de la nuit et au lever du jour, et les données seraient récupérées plusieurs fois par mois. D’autres hydrophones fixes pourraient être placés aux jonctions lac-affluents afin de voir l’utilisation des affluents par les silures. Un suivi actif, n’incluant pas l’aide des pêcheurs professionnels mais faisant appel à du personnel de recherche, pourrait sinon être mis en place afin de réaliser des transects établis au préalable, à réaliser plusieurs fois par jour et sur une durée de plusieurs mois. La technologie utilisée pour les tag acoustiques n’est pas la même que celle des PSAT (Crossin *et al.* 2017). En effet, selon les tags acoustiques utilisés, des données de présence/absence, de position en 2-D ou des trajectoires en 3-D peuvent être obtenues. Selon les tags utilisés, la pression, l’accélérométrie, la température et la prédation peuvent également être enregistrés.

Les tags acoustiques permettent d’étudier l’utilisation des habitats par les silures dans l’espace et dans le temps (ex. rythme nyctéméral et phénologie), pouvant fournir des informations comportementales (Capra *et al.*, 2017 ; Capra *et al.*, 2018). En revanche, les probabilités de détection par les tags acoustiques sont dépendantes de différentes variables environnementales (ex. profondeur, température, stratification ; Bergé *et al.* 2012 ; Loher *et al.* 2017) et techniques (ex. distance de détection inhérente au matériel), et peuvent donc être complexes à mettre en place dans certains milieux.

3.4. Otolithométrie

Les otolithes (pièces calcifiées de l’oreille interne des ostéichtyens) sont un très bon indicateur de l’histoire de vie des poissons (ex. croissance, âge, zones traversées lors de migration ; Panfili *et al.* 2002). La récolte de données sur les silures a déjà été initiée suivant un protocole détaillé pour l’extraction, la préparation et la lecture d’âge des individus (Belhamiti et Boisneau 2015 ; Annexe 3) et les premiers résultats ont été obtenus (Fig. 5).

► **Découvrir** – La structuration en âge et la relation taille-âge des individus (Fig. 5) peuvent être utilisées pour estimer des paramètres démographiques de la population (ex. taux de croissance ; Tableau 4) d’après des modèles de croissance comme celui de Von Bertalanffy (1938 ; Annexe 4). Ces paramètres, couplés à ceux issus des analyses de données des CMR (ex. taux de mortalité), pourraient être intégrés à des modèles de dynamique espèce-centrés structurés en âge, permettant de modéliser l’augmentation de la population de silures au cours du temps, renseignant sur le caractère invasif et le stade d’invasion de cette dernière (Gallien et Carboni 2017). Cette dynamique pourrait également être incorporée dans des scénarios d’invasion et de gestion basés sur différentes dynamiques de la population (ex. effet de la diminution de l’abondance de certaines classes de tailles pour élaborer des mesures de gestion efficaces ; Green et Grosholz 2020).

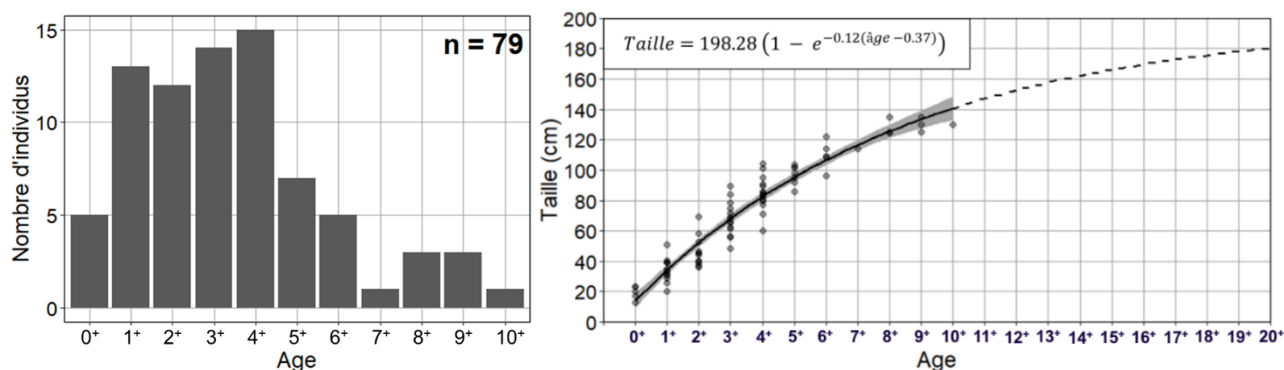


Figure 5 : Structure en âge de la population et relation taille-âge des silures ($n = 79$) dans le Lac du Bourget. La relation ajustée selon les données empiriques (points) avec le modèle de Von Bertalanffy est représentée en trait plein avec les intervalles de confiance associés. Les prédictions pour les âges non-échantillonnés sont représentées (tirets). La formule de Von Bertalanffy renseigne la taille asymptotique (L_{∞} , cm), le taux de croissance (k , cm.an^{-1}), et la constante t_0 trouvés pour la population.

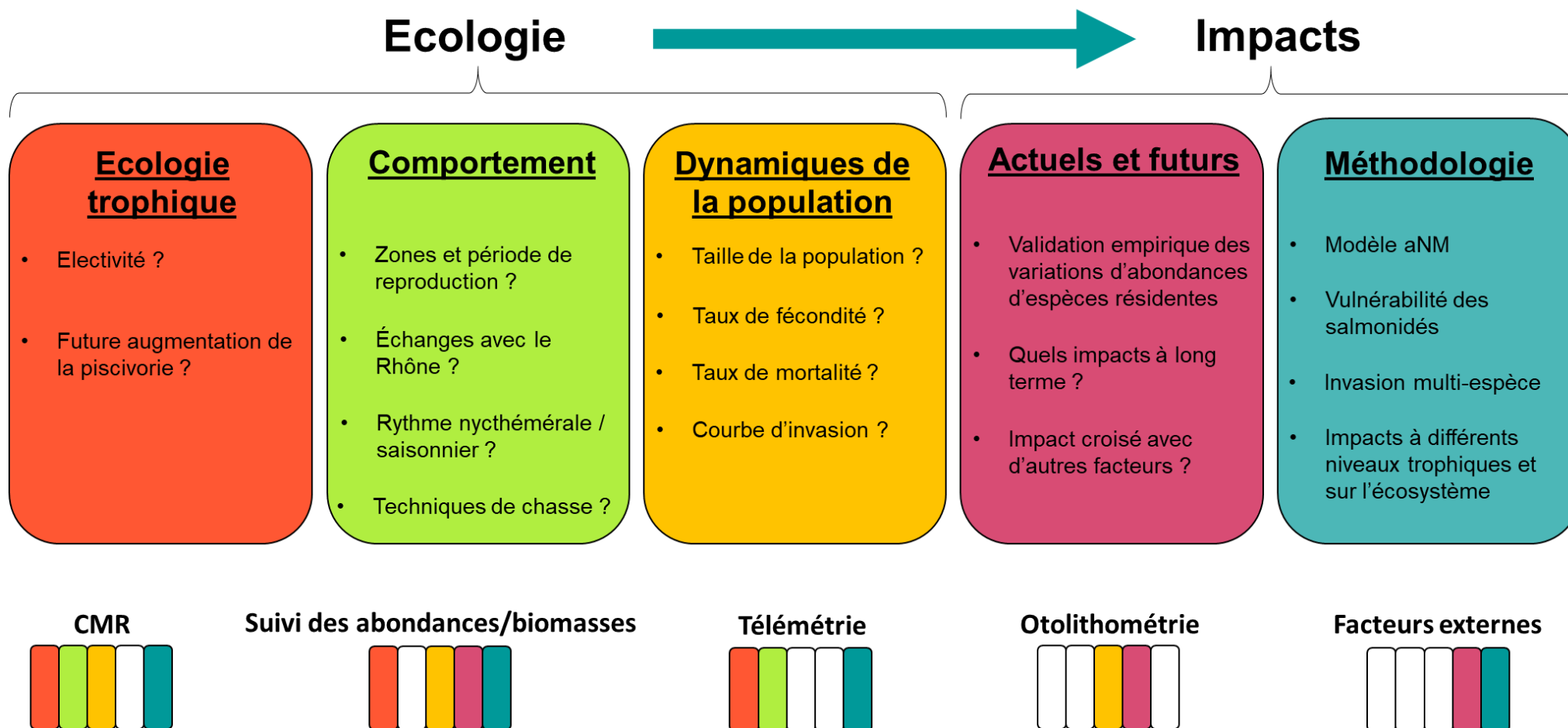
Tableau 4 : Paramètres estimés et intervalles de confiances (IC).

Paramètre	Estimé	IC à 2.5%	IC à 97.5%
Croissance asymptotique (L_{∞} en cm)	198.28	167.9	259.4
Taux de croissance (k en cm.an^{-1})	0.12	0.07	0.16
Constante (t_0)	0.37	0.08	0.67

3.5. Considération de facteurs externes

Tout au long de ce travail de thèse, l'attention a été focalisée sur l'impact du silure en considérant les facteurs externes constants. Ainsi, la considération des facteurs induits par le contexte de changement global pourrait apporter encore plus de réalisme aux modélisations élaborées pour considérer des facteurs croisés de l'impact des espèces exotiques avec les impacts dérivant de facteurs climatiques et/ou anthropiques (Hulme 2017). Par exemple, les impacts des EEE semblent s'accroître lorsque la température approche la température optimale pour leur reproduction, leur croissance et leur activité d'alimentation (Iacarella *et al.* 2015 ; Denley *et al.* 2019). Ainsi, un réchauffement de la température pourrait être favorable au développement des espèces à tendance thermophile comme le silure.

► **Approfondir** – Des facteurs externes, comme l'augmentation de la température, pourraient être pris en compte dans le calcul du métabolisme utilisé dans la paramétrisation du modèle dynamique (Chapitre 4) afin d'inclure une composante réaliste permettant de faire des prédictions d'impacts des EEE dans un contexte de changement climatique. Également, des facteurs anthropiques comme les pressions de pêche existantes sur certaines espèces (ex. lavarets) pourraient être considérés dans le but d'apporter une dimension réaliste supplémentaire à l'évaluation d'impacts croisés entre potentielles nouvelles pressions résultant des invasions et pressions déjà existantes (Chapitre 3 et 5).



Et dans les autres lacs périalpins ?

Figure 6 : Schéma de synthèse des perspectives de travail envisagées pour enrichir les connaissances sur l'écologie du silure dans les lacs périalpins, afin de finaliser la validation des résultats obtenus par simulation numérique, compléter et/ou améliorer les méthodes employées lors de ce travail de thèse. L'ensemble de ces pistes de recherche permettraient de tendre vers une quantification robuste de l'impact des EEE et, ici plus particulièrement, l'impact du silure au sein des lacs périalpins. Un code couleur est utilisé pour informer sur l'utilisation de chaque méthode pour répondre aux différentes nécessités soulevées.

4. Conclusion

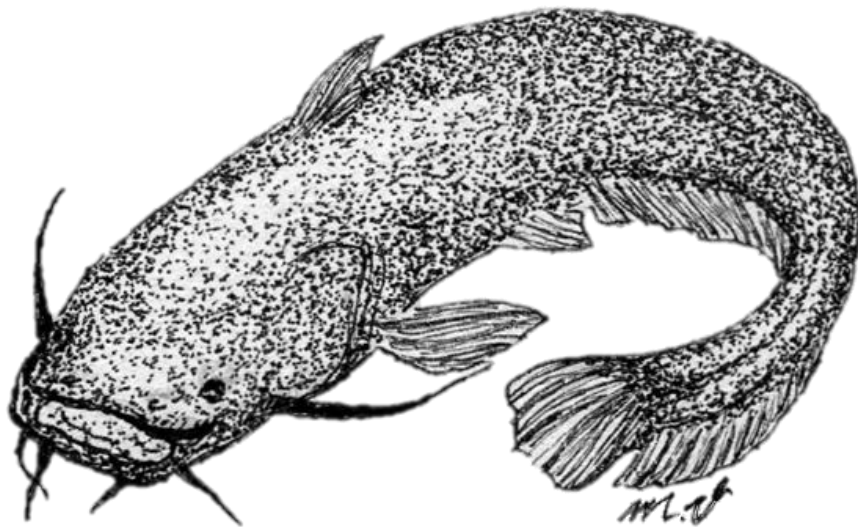
Les méthodes employées et élaborées tout au long de cette thèse sont perfectibles mais présentent l'avantage d'être reproductibles, comparables et applicables à d'autres espèces exotiques et à d'autres milieux aquatiques, contribuant ainsi au socle méthodologique visant à quantifier l'impact des EEE. Bien qu'il reste beaucoup à découvrir sur le silure, que ce soit dans les lacs périalpins encore peu étudiés ou dans d'autres milieux, mon travail de thèse, basé sur ces différentes méthodes, a permis d'apporter des connaissances supplémentaires sur cette espèce.

Le silure est particulièrement adaptable à la ressource à laquelle il a accès dans les lacs périalpins, allant même jusqu'à exploiter principalement d'autres espèces exotiques ayant colonisé le milieu avant lui comme l'écrevisse américaine (*O. limosus*). Sa grande taille et sa place dans le réseau trophique, induisant un pouvoir limité de régulation par la prédation par des espèces résidentes, pourraient alerter quant à son fort potentiel de développement et son impact en tant que prédateur apical au sein des réseaux. Cependant, les simulations des dynamiques d'abondances, réalisées pour l'ensemble des groupes d'espèces résidentes des lacs périalpins, soulignent des modifications d'abondances restreintes. La vulnérabilité des espèces à fort intérêt halieutique (perches et lavarets) reste tout de même à surveiller de par leur identification dans le régime alimentaire des silures étudiés, particulièrement pour la perche étant la deuxième espèce la plus prédatée dans les lacs périalpins.

A la question finale « le silure est-il invasif dans les lacs périalpins ? » je répondrais humblement qu'à ce stade, nous n'avons pas les clés en mains pour supporter un « Oui » franc. Il est pour l'instant difficile de prédire la future trajectoire de la population par rapport à la courbe standard d'invasion d'une EEE (Fig. 4) car nous ne savons pas quand s'arrêtera l'émergence exponentielle de l'espèce, ni quand la capacité biotique du milieu aura atteint son maximum. Le travail d'échantillonnage et d'analyse réalisé tout au long de cette thèse apporte déjà de nombreuses connaissances sur l'écologie du silure et ses potentiels impacts dans les lacs périalpins, tout en considérant une colonisation récente. En effet, l'âge de maturité sexuelle des silures étant atteinte après trois ou quatre ans, nous avons très probablement étudié deux à trois générations depuis le début de la colonisation accrue (~ 10 ans). Ainsi, cette étude fournit un référentiel solide pour de futures investigations de l'évolution de l'établissement des silures et de leurs impacts sur les espèces, l'écosystème et les services écosystémiques à plus long terme.

Ma préconisation d'effectuer des suivis à long terme des silures et des espèces résidentes susceptibles d'être impactées semble être une nécessité à l'évaluation des mesures de gestion à mettre en place afin de limiter la dispersion des silures. En effet, le silure est désormais présent dans les lacs périalpins, semble capable d'y persister et pourrait causer des problèmes si la population devient très abondante, mais « La nature reste résiliente et après tout le silure est un poisson comme un autre, certes beaucoup plus grand, mais l'Homme ne tardera pas à le mettre dans son assiette à toutes les sauces. C'est déjà le cas dans d'autres pays ! » comme diraient certains pêcheurs que j'ai pu rencontrer cherchant déjà à le valoriser.

BIBLIOGRAPHIE



BIBLIOGRAPHIE

- Adámek, Z., Mikl, L., Šlapanský, L., Jurajda, P. & Halačka, K. (2019). The diet of predatory fish in drinking water reservoirs – how can they contribute to biomanipulation efforts? *Folia Zoologica*, 68, 215-224.
- Albouy, C., Archambault, P., Appeltans, W., Araujo, M.B., Beauchesne, D., Cazelles, K. *et al.* (2019). The marine fish food web is globally connected. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 1153-1161.
- Alofs, K.M. & Polivka, K.M. (2004). Microhabitat-scale influences of resources and refuge on habitat selection by an estuarine opportunist fish. *Marine Ecology Progress Series*, 271, 297–306.
- Alp, A. (2017). Diet Shift and Prey Selection of the Native European Catfish, *Silurus glanis*, in a Turkish Reservoir. *Journal of Limnology and Freshwater Fisheries Research*, 3, 15-23.
- Alp, A., Kara, C. & Üyükçapar, H.M. (2004). Reproductive Biology in a Native European Catfish, *Silurus glanis* L., 1758, Population in Menzelet Reservoir. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 28, 613-622.
- Alp, M., Cucherousset, J., Buoro, M. & Lecerf, A. (2016). Phenological response of a key ecosystem function to biological invasion. *Ecology Letters*, 19, 519-527.
- Amundsen, P.A. & Sanchez-Hernandez, J. (2019). Feeding studies take guts - critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. *Journal of Fish Biology*, 95, 1364-1373.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I. & Layman, C.A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14, 948-958.
- Araujo, M.S., Bolnick, D.I., Martinelli, L.A., Giaretta, A.A. & Dos Reis, S.F. (2009). Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, 78, 848-856.
- Arrington, D.A., Winemiller, K.O., Loftus, W.F. & Akin, S. (2002). How often do fishes "run on empty"? *Ecology*, 83, 2145-2151.
- Balon, E.K. (1975). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board Canada*, 32, 821-864.
- Barst, B.D., Hudelson, K., Lescord, G.L., Santa-Rios, A., Basu, N., Cremazy, A. *et al.* (2020). Effects of Non-native Fish on Lacustrine Food Web Structure and Mercury Biomagnification along a Dissolved Organic Carbon Gradient. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 39, 2196-2207.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylanakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A., Bernard-Verdier, M. *et al.* (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology*, 30, 1894-1903.
- Baulaz, Y., Dorioz, J.-M. & Peyrache-Gadeau, V. (2021). Exploration fonctionnelle du territoire des grands lacs alpins par le prisme des services écosystémiques. In: *Lacs et sociétés : éclairages alpins, pyrénéens et andins*. Collection Edytem n°21 France.
- Beggel, S., Brandner, J., Cerwenka, A.F. & Geist, J. (2016). Synergistic impacts by an invasive amphipod and an invasive fish explain native gammarid extinction. *BMC Ecology*, 16, 32.
- Bekbergenov, Z.H. & Sagitov, N.I. (1984). Feeding habits of juveniles of some commercial fishes in the Amu Dar'ya River. *Journal of Ichthyology*, 24, 18-22.
- Belhamiti, N. & Boisneau, C. (2015). SILURUS: Etude du silure à l'échelle de la Loire en région Pays de la Loire. Université de Tours / Région Centre, CR pays de la Loire.
- Bergé, J., Capra, H., Pella, H., Steig, T., Ovidio, M., Bultel, E. *et al.* (2012). Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: Intrinsic and environmental determinants. *Fisheries Research*, 125-126, 1-13.
- Bersier, L.-F.I. & Kehrlí, P. (2008). The signature of phylogenetic constraints on food-web structure. *Ecological Complexity*, 5, 132-139.
- Berthon, K. (2015). How do native species respond to invaders? Mechanistic and trait-based perspectives. *Biological Invasions*, 17, 2199-2211.
- Bezerra, L.A.V., Angelini, R., Vitule, J.R.S., Coll, M. & Sánchez-Botero, J.I. (2017). Food web changes associated with drought and invasive species in a tropical semiarid reservoir. *Hydrobiologia*, 817, 475-489.

- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H.A.M., Gollasch, S. & Van der Velde, G. (2002). Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1159-1174.
- Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B.A. & James, A.C. (2011). On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 411-440.
- Boisneau, C. & Belhamiti, N. (2018). Prédation des poissons migrateurs par le silure en Loire.
- Bollache, L., Dick, J.T., Farnsworth, K.D. & Montgomery, W.I. (2008). Comparison of the functional responses of invasive and native amphipods. *Biology Letters*, 4, 166-169.
- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J.A., Davis, J.M. & Svanback, R. (2002). Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology*, 83.
- Bonnaffé, W., Danet, A., Legendre, S. & Edeline, E. (2021). Comparison of size-structured and species-level trophic networks reveals antagonistic effects of temperature on vertical trophic diversity at the population and species level. *Oikos*, 130, 1297-1309.
- Bornbusch, A.H. (1995). Phylogenetic relationships within the Eurasian catfish family *Siluridae* (Pisces: Siluriformes), with comments on generic validities and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 115, 1-46.
- Boulêtreau, S., Carry, L., Meyer, E., Filloux, D., Menchi, O., Mataix, V. *et al.* (2020). High predation of native sea lamprey during spawning migration. *Scientific Reports*, 10, 6122.
- Boulêtreau, S., Fauvel, T., Laventure, M., Delacour, R., Bouyssonnié, W., Azémar, F. *et al.* (2021). “The giants’ feast”: predation of the large introduced European catfish on spawning migrating allis shads. *Aquatic Ecology*, 55, 75-83.
- Boulêtreau, S., Gaillagot, A., Carry, L., Tetard, S., De Oliveira, E. & Santoul, F. (2018). Adult Atlantic salmon have a new freshwater predator. *PLoS One*, 13, e0196046.
- Boulêtreau, S. & Santoul, F. (2016). The end of the mythical giant catfish. *Ecosphere*, 7, e01606-n/a.
- Braga, R.R., Ribeiro, V.M., Padial, A.A., Thomaz, S.M., Affonso, I.d.P., Wojciechowski, J. *et al.* (2019). Invasional meltdown: an experimental test and a framework to distinguish synergistic, additive, and antagonistic effects. *Hydrobiologia*, 847, 1603-1618.
- Brose, U., Archambault, P., Barnes, A.D., Bersier, L.F., Boy, T., Canning-Clode, J. *et al.* (2019). Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 919-927.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen A. P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Bruyenko, V.P. (1971). Age and seasonal variation in the feeding of *Silurus glanis* in the lower reaches of the Danube. *Zoologicheskij zhurnal*, 50, 1214-1219.
- Byrnes, J.E., Reynolds, P.L. & Stachowicz, J.J. (2007). Invasions and extinctions reshape coastal marine food webs. *PLoS One*, 2, e295.
- Caldow, R.W., Stillman, R.A., dit Durell, S.E., West, A.D., McGrorty, S., Goss-Custard, J.D. *et al.* (2007). Benefits to shorebirds from invasion of a non-native shellfish. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 1449-1455.
- Calizza, E., Rossi, L., Careddu, G., Sporta Caputi, S. & Costantini, M.L. (2021). A novel approach to quantifying trophic interaction strengths and impact of invasive species in food webs. *Biological Invasions*, 23, 2093-2017.
- Canard, E., Mouquet, N., Marescot, L., Gaston, K.J., Gravel, D. & Mouillot, D. (2012). Emergence of structural patterns in neutral trophic networks. *PLoS One*, 7, e38295.
- Cang, H. & Richardson, D.M. (2017). *Invasion dynamics*. Oxford university press.
- Capra, H., Pella, H. & Ovidio, M. (2018). Individual movements, home ranges and habitat use by native rheophilic cyprinids and non-native catfish in a large regulated river. *Fisheries Management and Ecology*, 25, 136-149.
- Capra, H., Plichard, L., Berge, J., Pella, H., Ovidio, M., McNeil, E. *et al.* (2017). Fish habitat selection in a large hydropeaking river: Strong individual and temporal variations revealed by telemetry. *Science of the Total Environment*, 578, 109-120.
- Carol, J., Benejam, L., Benito, J. & García-Berthou, E. (2009). Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages. *Fundamental Applied Limnology*, 174, 317-328.

- Carol, J., Zamora, L. & García-Berthou, E. (2007). Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 450-456.
- Carpenter, S., Cole, J., Kitchell, J. & Pace, M. (2010). Chapter 4. Trophic Cascades in Lakes: Lessons and Prospects. In: *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature* (eds. John Terborgh & Este, JA). Island Press Washington D.C., USA.
- Casey, J.M., Meyer, C.P., Morat, F., Brandl, S.J., Planes, S., Parravicini, V. *et al.* (2019). Reconstructing hyperdiverse food webs: Gut content metabarcoding as a tool to disentangle trophic interactions on coral reefs. *Methods in Ecology and Evolution.*, 10, 1157-1170.
- Castaldelli, G., Pluchinotta, A., Milardi, M., Lanzoni, M., Giari, L., Rossi, R. *et al.* (2013). Introduction of exotic fish species and decline of native species in the lower Po basin, north-eastern Italy. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23, 405-417.
- Centre de ressources, E.E.E. (2020). Rapport d'activité 2019. *Office français de la biodiversité et Comité français de l'UICN*, 42.
- Christensen, V., Walters, C.J. & Pauly, D. (2005). Ecopath with Ecosim: a User's Guide. *Centre, University of British Columbia, Vancouver*. November 2005 edition, 154 (available online at www.ecopath.org).
- CIPEL (2020). Rapports sur les études et recherches entreprises dans le bassin lémanique (Campagne 2019). Conseil scientifique de la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution des eaux du Léman.
- Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. *et al.* (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries*, 10, 252-282.
- Corrales, X., Katsanevakis, S., Coll, M., Heymans, J.J., Piroddi, C., Ofir, E. *et al.* (2019). Advances and challenges in modelling the impacts of invasive alien species on aquatic ecosystems. *Biological Invasions*, 22, 907-934.
- Cott, P.A., Guzzo, M.M., Chapelsky, A.J., Milne, S.W. & Blanchfield, P.J. (2015). Diel bank migration of Burbot (*Lota lota*). *Hydrobiologia*, 757, 3-20.
- Crossin, G.T., Heupel, M.R., Holbrook, C.M., Hussey, N.E., Lowerre-Barbieri, S.K., Nguyen, V.M. *et al.* (2017). Acoustic telemetry and fisheries management. *Ecological Applications*, 27, 1031-1049.
- Crystal-Ornelas, R. & Lockwood, J.L. (2020). The 'known unknowns' of invasive species impact measurement. *Biological Invasions*, 22, 1513-1525.
- Cucherousset, J., Bouletreau, S., Azemar, F., Compin, A., Guillaume, M. & Santoul, F. (2012a). "Freshwater killer whales": beaching behavior of an alien fish to hunt land birds. *PLoS One*, 7, e50840.
- Cucherousset, J., Bouletreau, S., Martino, A., Roussel, J.M. & Santoul, F. (2012b). Using stable isotope analyses to determine the ecological effects of non-native fishes. *Fisheries Management and Ecology*, 19, 111-119.
- Cucherousset, J., Horky, P., Slavík, O., Ovidio, M., Arlinghaus, R., Boulêtreau, S. *et al.* (2017). Ecology, behaviour and management of the European catfish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, DOI: 10.1007/s11160-017-9507-9.
- Cucherousset, J. & Olden, J. (2011). Ecological Impacts of Non-native Freshwater Fishes. *Fisheries*, 36, 215-230.
- Cucherousset, J. & Villegier, S. (2015). Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: new metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators*, 56, 152-160.
- Cunico, A. & Vitule, J. (2014). First records of the European catfish, *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 in the Americas (Brazil). *BioInvasions Records*, 3, 117-122.
- Cusa, M., Berge, J. & Varpe, O. (2019). Seasonal shifts in feeding patterns: Individual and population realized specialization in a high Arctic fish. *Ecology and Evolution*, 9, 11112-11121.
- Cuthbert, R.N., Dickey, J.W.E., Coughlan, N.E., Joyce, P.W.S. & Dick, J.T.A. (2019). The Functional Response Ratio (FRR): advancing comparative metrics for predicting the ecological impacts of invasive alien species. *Biological Invasions*, 21, 2543-2547.

- Cuthbert, R.N., Pattison, Z., Taylor, N.G., Verbrugge, L., Diagne, C., Ahmed, D.A. *et al.* (2021). Global economic costs of aquatic invasive alien species. *Science of the Total Environment*, 775, 145238.
- Czarnecki, M., Andrzejewski, W. & Mastysiński, J. (2003). The feeding selectivity of Wels (*Silurus glanis* L.) in Lake Góreckie. *Archives of Polish Fisheries*, 11, 141-147.
- D'Alessandro, S. & Mariani, S. (2021). Sifting environmental DNA metabarcoding data sets for rapid reconstruction of marine food webs. *Fish and Fisheries*, 22, 822-833.
- Dalerum, F. & Angerbjorn, A. (2005). Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, 144, 647-658.
- Daněk, T., Horký, P., Kalous, L., Filinger, K., Břicháček, V. & Slavík, O. (2016). Seasonal changes in diel activity of juvenile European catfish *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758) in Byšická Lake, Central Bohemia. *Journal of Applied Ichthyology*, 32, 1093-1098.
- David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, P.F., Chapuis, E. & Loeuille, N. (2017). Impacts of Invasive Species on Food Webs. In: *Networks of Invasion: A Synthesis of Concepts*, pp. 1-60.
- De Santis, V. & Volta, P. (2021). Spoiled for Choice during Cold Season? Habitat Use and Potential Impacts of the Invasive *Silurus glanis* L. in a Deep, Large, and Oligotrophic Lake (Lake Maggiore, North Italy). *Water*, 13, 2549.
- Deagle, B.E., Thomas, A.C., McInnes, J.C., Clarke, L.J., Vesterinen, E.J., Clare, E.L. *et al.* (2019). Counting with DNA in metabarcoding studies: How should we convert sequence reads to dietary data? *Molecular Ecology*, 28, 391-406.
- Denley, D., Metaxas, A. & Fennel, K. (2019). Community composition influences the population growth and ecological impact of invasive species in response to climate change. *Oecologia*, 189, 537-548.
- DeRoy, E.M. & MacIsaac, H.J. (2020). Impacts of Invasive Species in the Laurentian Great Lakes. In: *Contaminants of the Great Lakes*, pp. 135-156.
- Deslauriers, D., Chipps, S.R., Breck, J.E., Rice, J.A. & Madenjian, C.P. (2017). Fish Bioenergetics 4.0: An R-Based Modeling Application. *Fisheries*, 42, 586-596.
- Dick, J.T.A., Laverty, C., Lennon, J.J., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P.J., Robert Britton, J. *et al.* (2017). Invader Relative Impact Potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species. *Journal of Applied Ecology*, 54, 1259-1267.
- Dickey, J.W.E., Cuthbert, R.N., Rea, M., Laverty, C., Crane, K., South, J. *et al.* (2018). Assessing the relative potential ecological impacts and invasion risks of emerging and future invasive alien species. *NeoBiota*, 40, 1-24.
- Djait, H., Bahri-Sfar, L., Laouar, H., Missaoui, N. & Ben Hassine, O.K. (2019). Dietary comparison of pike-perch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) and catfish, *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 in Sidi Salem dam reservoir (Tunisia). *International Journal of Ichthyology*, 13, 61-69.
- Doğan Bora, N. & Gül, A. (2004). Feeding Biology of *Silurus glanis* (L., 1758) Living in Hirfanlı Dam Lake. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 28, 471-479.
- Downing, A.L. & Leibold, M.A. (2010). Species richness facilitates ecosystem resilience in aquatic food webs. *Freshwater Biology*, 55, 2123-2137.
- Dufour, E. & Gerdeaux, D. (2005). Summer depth positioning of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Annecy inferred from oxygen thermometry of otoliths. *Advances in Limnology*, 60, 195-204.
- Eckmann, R. (1991). A Hydroacoustic Study of the Pelagic Spawning Behavior of Whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 995-1002.
- Eloranta, A.P., Vejříková, I., Čech, M., Vejřík, L., Holubová, M., Šmejkal, M. *et al.* (2017). Some like it deep: Intraspecific niche segregation in ruffe (*Gymnocephalus cernua*). *Freshwater Biology*, 62, 1401-1409.
- Eschmeyer, W.N. & Fong, J.D. (2021). Eschmeyer's Catalog of Fishes: Species by Family / Subfamily. 2021.
- Evangelista, C., Boiche, 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.

- Faure, J.P. & Tanzilli, J.C. (2016). L'installation du silure dans le bassin du Rhône : bilan de trois décennies de suivi de l'espèce. In: *Fédération du Rhône et de la Métropole de Lyon pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique*, pp. 1-50.
- Fausch, K.D., Rieman, B.E., Young, M.K. & Dunham, J.B. (2006). Strategies for conserving native salmonid populations at risk from nonnative fish invasions: tradeoffs in using barriers to upstream movement. In: *General Technical Report RMRS-GTR-174*. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, p. 44.
- Ferguson, Jake M., Taper, Mark L., Guy, Christopher S., Syslo, John M. & Tonn, W. (2012). Mechanisms of coexistence between native bull trout (*Salvelinus confluentus*) and non-native lake trout (*Salvelinus namaycush*): inferences from pattern-oriented modeling. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69, 755-769.
- Ferreira, M., Gago, J. & Ribeiro, F. (2019). Diet of European Catfish in a Newly Invaded Region. *Fishes*, 4, 58.
- Flory, S.L. & Lockwood, J.L. (2020). Advancing Toward a General Theory of Invasive Species Impacts: How Do Ecological Effects Vary Across Time and Space? *The Bulletin of Ecological Society of America*, 101, e01707.
- Frédérich, B., Lehanse, O., Vandewalle, P. & Lepoint, G. (2010). Trophic Niche Width, Shift, and Specialization of *Dascyllus aruanus* in Toliara Lagoon, Madagascar. *Copeia*, 2010, 218-226.
- Frossard, V., Laine, L., Rimet, F., Jacquet, S., Tran-Khac, V., Guillard, J. *et al.* (2020). Suivi scientifique du lac d'Annecy, Rapport annuel Année 2019. (ed. SILA). INRAE-Thonon, p. 117.
- Fry, B. (2006). Stable Isotope Ecology. *Springer*.
- Fukui, S., May-McNally, S.L., Taylor, E.B. & Koizumi, I. (2018). Maladaptive secondary sexual characteristics reduce the reproductive success of hybrids between native and non-native salmonids. *Ecology and Evolution*, 8, 12173-12182.
- Gago, J., Anastácio, P., Gkenas, C., Banha, F. & Ribeiro, F. (2016). Spatial distribution patterns of the non-native European catfish (*Silurus glanis*) from multiple online sources – a case study for River Tagus (Iberian Peninsula). *Fisheries Management and Ecology*, 23, 503-509.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sanchez, M.I. & Vila, M. (2015). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 151-163.
- Gallien, L. & Carboni, M. (2017). The community ecology of invasive species: where are we and what's next? *Ecography*, 40, 335-352.
- García-Berthou, E. (2007). The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology*, 71, 33-55.
- Geburzi, J.C. & McCarthy, M.L. (2018). How Do They Do It? – Understanding the Success of Marine Invasive Species. In: *YOUMARES 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from each other*, pp. 109-124.
- Gherardi, F., Gollasch, S., Minchin, D., Olenin, S. & Panov, V.E. (2008). Chapter 6: Alien Invertebrates and Fish in European Inland Waters. In: *Handbook of Alien Species in Europe* (ed. DAISIE). Springer.
- Goulon, C., Concastie, G. & Guillard, J. (2019). Whitefish and perch spawning in Lake Geneva. *Rapport de la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution, Campagne 2018*, 186-194.
- Goulon, C. & Guillard, J. (2020). Groupe de travail recherche piscicole : Principaux résultats du suivi halieutique 2019 et Exercice 2019-2020, pp. 13.
- Gozlan, R.E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish and Fisheries*, 9, 106-115.
- Gozlan, R.E., Britton, J.R., Cowx, I. & Copp, G.H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76, 751-786.
- Gravel, D., Poisot, T., Albouy, C., Velez, L., Mouillot, D. & Freckleton, R. (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1083-1090.
- Gray, C., Figueroa, D.H., Hudson, L.N., Ma, A., Perkins, D. & Woodward, G. (2015). Joining the dots: An automated method for constructing food webs from compendia of published interactions. *Food Webs*, 5, 11-20.

- Guillaume, M. (2012). Démographie et régime alimentaire du silure glane. Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse -ENVT, pp. 1-76.
- Guillerault, N., Bouletreau, S., Iribar, A., Valentini, A. & Santoul, F. (2017). Application of DNA metabarcoding on faeces to identify European catfish *Silurus glanis* diet. *Journal of Fish Biology*, 90, 2214-2219.
- Guillerault, N., Boulêtreau, S. & Santoul, F. (2018). Predation of European catfish on anadromous fish species in an anthropised area. *Marine and Freshwater Research*, 70.
- Guillerault, N., Delmotte, S., Boulêtreau, S., Lauzeral, C., Poulet, N. & Santoul, F. (2015a). Does the non-native European catfish *Silurus glanis* threaten French river fish populations? *Freshwater Biology*, 60, 922-928.
- Guillerault, N., Delmotte, S., Poulet, N. & Santoul, F. (2015b). Etudes des interactions du Silure glane (*Silurus glanis*) avec l'ichtyofaune métropolitaine. Onema - Ecolab Onema - Ecolab, pp. 1-51.
- Gutiérrez, J.L. (2017). Modification of Habitat Quality by Non-native Species. In: *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. (eds. Vilà, M & Hulme, P). Springer, Cham. Invasion Ecology, pp. 33-47.
- Haddaway, N.R., Wilcox, R.H., Heptonstall, R.E., Griffiths, H.M., Mortimer, R.J., Christmas, M. *et al.* (2012). Predatory functional response and prey choice identify predation differences between native/invasive and parasitised/unparasitised crayfish. *PLoS One*, 7, e32229.
- Haubrock, P.J. (2021). Seasonal variability in the diet of juvenile European catfish, *Silurus glanis*, in the Arno River (Italy) in Florence. *Fisheries and Aquatic Life*, 29, 54-61.
- Haubrock, P.J., Azzini, M., Balzani, P., Inghilesi, A. & Tricarico, E. (2020). When alien catfish meet—Resource overlap between the North American *Ictalurus punctatus* and immature European *Silurus glanis* in the Arno River (Italy). *Ecology of Freshwater Fish*, 29, 4-17.
- Heath, M.R., Speirs, D.C. & Steele, J.H. (2014). Understanding patterns and processes in models of trophic cascades. *Ecology Letters*, 17, 101-114.
- Holdich, D.M., Reynolds, J.D., Souty-Grosset, C. & Sibley, P.J. (2009). A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 11, 394-395.
- Holling, C.S. (1959). The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. *The Canadian Entomologist*, 91, 293-320.
- Howard, B.R., Barrios-O'Neill, D., Alexander, M.E., Dick, J.T.A., Therriault, T.W., Robinson, T.B. *et al.* (2018). Functional responses of a cosmopolitan invader demonstrate intraspecific variability in consumer-resource dynamics. *PeerJ*, 6, e5634.
- Hui, C., Richardson, D.M., Landi, P., Minoarivelo, H.O., Garnas, J. & Roy, H.E. (2016). Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions*, 18, 971-983.
- Hulme, P.E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10-18.
- Hulme, P.E. (2017). Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92, 1297-1313.
- Humair, F., Humair, L., Kuhn, F. & Kueffer, C. (2015). E-commerce trade in invasive plants. *Conservation Biology*, 29, 1658-1665.
- Huuskonen, H., Karjalainen, J., Medgyesy, N. & Wieser, W. (1998). Energy allocation in larval and juvenile *Coregonus lavaretus*: validation of a bioenergetics model. *Journal of Fish Biology*, 52, 962-972.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17, 411-429.
- Iacarella, J.C., Dick, J.T., Alexander, M.E. & Ricciardi, A. (2015). Ecological impacts of invasive alien species along temperature gradients: testing the role of environmental matching. *Ecological Applications*, 25, 706-716.
- IUCN (2000). Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien Invasive Species. International Union for the Conservation of Nature, Gland, Switzerland.
- Jackson, A., Inger, R., Parnell, A. & 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. (2015). Interactions among multiple invasive animals. *Ecology*, 96, 2035-2204.

- 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.
- Jackson, M.C., Wasserman, R.J., Grey, J., Ricciardi, A., Dick, J.T.A. & Alexander, M.E. (2017). Novel and Disrupted Trophic Links Following Invasion in Freshwater Ecosystems. In: *Networks of Invasion: Empirical Evidence and Case Studies*, pp. 55-97.
- Jacob, U., Thierry, A., Brose, U., Arntz, W., Berg, S., Brey, T. *et al.* (2011). The Role of Body Size in Complex Food Webs: A Cold Case. *Advances in Ecological Research*, 45, 181-223.
- Jacobs, J. (1974). Quantitative measurement of food selection. *Oecologia*, 14, 413-417.
- Jacquet, S., Cachera, S., Crépin, L., Girel, C., Goulon, C., Guillard, J. *et al.* (2020). Résumé du suivi environnemental des eaux du Lac du Bourget pour l'année 2019 et sur le long terme. Synthèse INRAE-CISALB, pp. 21.
- Jacquet, S., D. Barbet, F. Biamino, S. Cachera, L. Crépin, L. Espinat *et al.* (2019). Suivi scientifique du Lac du Bourget pour l'année 2018. INRAE-CISALB-CEN, pp. 179.
- Janjua, M.Y., Gerdeaux, D. (2009). Preliminary trophic network analysis of subalpine Lake Annecy (France) using an Ecopath model. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 392, 1-18.
- Jenny, J.-P. (2013). Réponses des grands lacs périalpins aux pressions anthropiques et climatiques récentes : reconstitutions spatio-temporelles à partir d'archives sédimentaires. In: *Sciences de la Terre*. Université de Grenoble HAL, tel-00982100, pp. 239.
- Jeschke, J.M. & Herger, T. (2018). *Invasion Biology: Hypotheses and Evidence*. CAB International.
- Johnson, P., Olden, J., Solomon, C. & Vander Zanden, M.J. (2009). Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system. *Oecologia*, 159, 161-170.
- Jousson, O., Pawlowski, J., Zaninetti, L., Meinesz, A. & Boudouresque, C.F. (1998). Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 172, 275-280.
- Kamenova, S., Bartley, T. J., Bohan, D. A., Boutain, J. R., Colautti, R. I., Domaizon, I., Fontaine, C., Lemainque, A., Le Viol, I., Mollot, G., Perga, M. E., Ravigné, V., Massol, F. (2017). Invasions Toolkit: Current methods for tracking the spread and impact of invasive species. In: *Networks of Invasion: A Synthesis of Concepts*. Londres : Academic Press, pp. 85-182.
- Kao, Y.-C., Adlerstein, S. & Rutherford, E. (2014). The relative impacts of nutrient loads and invasive species on a Great Lakes food web: An Ecopath with Ecosim analysis. *Journal of Great Lakes Research*, 40, 35-52.
- Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çinar, M.E., Oztürk, B. *et al.* (2014). Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquatic Invasions*, 9, 391-423.
- Kiruba-Sankar, R., Praveen Raj, J., Saravanan, K., Lohith Kumar, K., Raymond Jani Angel, J., Velmurugan, A. *et al.* (2018). Invasive Species in Freshwater Ecosystems – Threats to Ecosystem Services. In: *Biodiversity and Climate Change Adaptation in Tropical Islands*, pp. 257-296.
- Kiyashko, V.I., Osipov, V.V. & Slyn's'ko, Y.V. (2006). Size-age characteristics and population structure of *Clupeonella cultriventris* at its naturalization in the Rybinsk Reservoir. *Journal of Ichthyology*, 46, 64-73.
- Langkilde, T., Thawley, C.J. & Robbins, T.R. (2017). Behavioral Adaptations to Invasive Species. In: *Advances in the Study of Behavior*, pp. 199-235.
- Layman, C., Arrington, A., Montana, C. & Post, D. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88, 42-48.
- Layman, C.A. & Allgeier, J.E. (2012). Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas. *Marine Ecology Progress Series*, 448, 131-141.
- Layman, C.A., Araujo, 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, 545-562.
- Lenhardt, M.B., Smederevac-Lalić, M.M., Spasić, S.Z., Hont, Ş., Paraschiv, M., Iani, M.I. *et al.* (2021). Seasonal changes in depth position and temperature of European catfish (*Silurus glanis*) tracked

- by acoustic telemetry in the Danube River. *International Review of Hydrobiology*, 106, 191-201.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2013). *Invasion ecology (Second Edition)*. Wiley–Blackwell.
- Loher, T., Webster, R.A. & Carlile, D. (2017). A test of the detection range of acoustic transmitters and receivers deployed in deep waters of Southeast Alaska, USA. *Animal Biotelemetry*, 5, 1-22.
- Lowerre-Barbieri, S., DeCelles, G., Pepin, P., Catalán, I.A., Muhling, B., Erisman, B. *et al.* (2017). Reproductive resilience: a paradigm shift in understanding spawner-recruit systems in exploited marine fish. *Fish and Fisheries*, 18, 285-312.
- MacLennan, M.M., Dings-Avery, C. & Vinebrooke, R.D. (2015). Invasive trout increase the climatic sensitivity of zooplankton communities in naturally fishless lakes. *Freshwater Biology*, 60, 1502-1513.
- Mamedov, A.L. & Abbasov, G.S. (1990). Feeding of catfish in the pre-Kura region of the southern Caspian Sea. *Izvestiya Akademii Nauk Azerbaidzhanskoi SSR, Seriya Biologicheskikh Nauk*, 65–67.
- Marty, J. (2008). Biological Synopsis of the Bloody Red Shrimp (*Hemimysis anomala*). Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences, pp. 1-36.
- Massabuau, J.C. & Fogue, J. (1995). Les capacités d'adaptation du silure glane en hypoxie: Un cas exemplaire d'homostasie du milieu interieur. *Aquatic Living Resources*, 8, 423–430.
- Mihálik, J. (1995). *Der Wels (2nd edition)*. Die Neue Brehm-Bucherei, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- MNHN (2021). Inventaire National du Patrimoine Naturel Last accessed 1 juillet 2021.
- Montuelle, B. & Clémens, A. (2015). Le tour des grands lacs alpins naturels en 80 questions. Zone Atelier Bassin du Rhône, pp. 195.
- Muus, B.J. & Dahlstrøm, P. (1999). *Freshwater fish*. Scandinavian fishing year book, Denmark: Hedehusene.
- Navia, A.F., Cruz-Escalona, V.H., Giraldo, A. & Barausse, A. (2016). The structure of a marine tropical food web, and its implications for ecosystem-based fisheries management. *Ecological Modelling*, 328, 23-33.
- Newton, J. (2016). Stable Isotopes as Tools in Ecological Research. In: *eLS*, pp. 1-8.
- Nikolli, A. (2020). Tourisme et privatisation littorale : autour du privilège spatial de l'accès exclusif aux fronts d'eau. L'exemple des grands lacs périalpins savoyards (Annecy, Bourget, rive française du Léman). *Mondes du tourisme*, 17, 1-25.
- Nunes, A., Tricarico, E., Panov, V., Cardoso, A. & Katsanevakis, S. (2015). Pathways and gateways of freshwater invasions in Europe. *Aquatic Invasions*, 10, 359-370.
- Omarov, O.P. & Popova, O.A. (1985). Feeding behavior of pike, *Esox lucius*, and catfish, *Silurus glanis*, in the Arakum Reservoirs of Dagestan. *Journal of Ichthyology*, 25, 25-36.
- Orlova, E.L. & Popova, O.A. (1976). The feeding of predatory fish, the sheatfish, *Silurus glanis*, and the pike, *Esox lucius*, in the Volga Delta following regulation of the discharge of the river. *Journal of Ichthyology*, 16, 75-87.
- Orlova, E.L. & Popova, O.A. (1987). Age related changes in feeding of catfish, *Silurus glanis*, and pike, *Esox lucius*, in the outer delta of the Volga. *Journal of Ichthyology*, 27, 54-63.
- Pagnucco, K.S., Remmal, Y. & Ricciardi, A. (2016). An invasive benthic fish magnifies trophic cascades and alters pelagic communities in an experimental freshwater system. *Freshwater Sciences*, 35, 654-665.
- Panfili, J., Pontual, H., Troadec, H. & Wright, P.J. (2002). *Manuel de sclérochronologie des poissons.*, Co-edition Ifremer-IRD.
- Panov, V.E., Dgebuadze, Y.Y., Shiganova, T.A., Filippov, A.A. & Minchin, D. (2007). A risk assessment of biological invasions in the inland waterways of Europe: the Northern Invasion Corridor case study. In: *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*. Springer, Dordrecht Invading Nature - Springer Series In Invasion Ecology.
- Paterson, R.A., Dick, J.T., Pritchard, D.W., Ennis, M., Hatcher, M.J. & Dunn, A.M. (2015). Predicting invasive species impacts: a community module functional response approach reveals context dependencies. *Journal of Animal Ecology*, 84, 453-463.

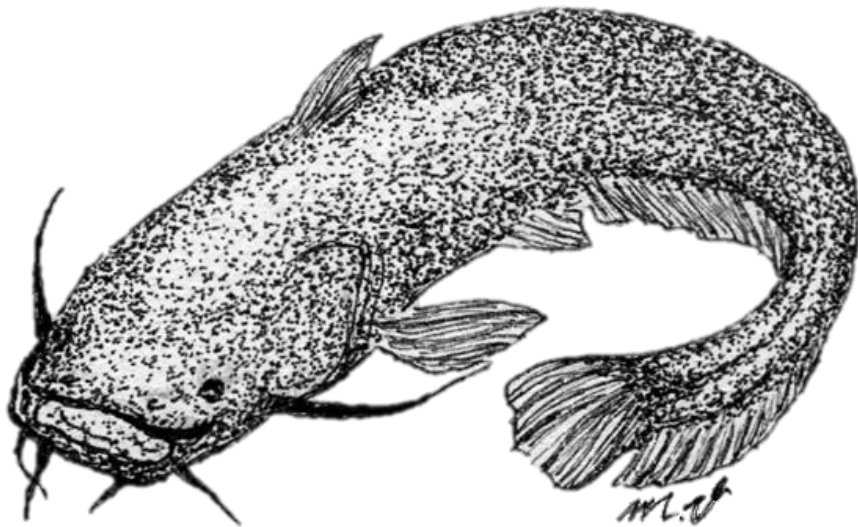
- Pease, K.M. & Wayne, R.K. (2014). Divergent responses of exposed and naive Pacific tree frog tadpoles to invasive predatory crayfish. *Oecologia*, 174, 241-252.
- Pejchar, L. & Mooney, H.A. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 497-504.
- Perga, M.-E. & Grey, J. (2010). Laboratory measures of isotope discrimination factors: Comments on Caut, Angulo & Courchamp (2008, 2009). *Journal of Applied Ecology*, 47, 942-947.
- Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O. & Warren, P.H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 105, 4191-4196.
- Peters, R.H. & Wassenberg, K. (1983). The effect of body size on animal abundance. *Oecologia* 60, 89-96.
- Poisot, T., Stouffer, D.B. & Gravel, D. (2015). Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124, 243-251.
- Pomeranz, J.P.F., Thompson, R.M., Poisot, T., Harding, J.S. & Lecomte, N. (2019). Inferring predator-prey interactions in food webs. *Methods in Ecology and Evolution.*, 10, 356-367.
- Pomeranz, J.P.F., Wesner, J.S. & Harding, J.S. (2020). Changes in stream food-web structure across a gradient of acid mine drainage increase local community stability. *Ecology*, 101, e03102.
- Portalier, S.M.J., Fussmann, G.F., Loreau, M. & Cherif, M. (2019). The mechanics of predator-prey interactions: first principles of physics predict predator-prey size ratios. *Fonctional Ecology*, 33, 323-334.
- Pouyet, C. (1987). Etude des relations trophiques entre poissons carnassiers dans une riviere de seconde categorie, reference particuliere au silure glane (*Silurus glanis*, *Siluridae*). Rapport technique de D.E.A. Universite de Lyon I, Villeurbanne, pp. 25.
- Preston, D., Henderson, J.S. & Johnson, P.J. (2012). Community ecology of invasions: direct and indirect effects of multiple invasive species on aquatic communities. *Ecology*, 93, 1254-1261.
- Proteau, J.-P., Schlumberger, O. & Élie, P. (2008). *Le silure glane : biologie, écologie, élevage*. Quae.
- Ptatscheck, C., Brüchner-Hüttemann, H., Kreuzinger-Janik, B., Weber, S. & Traunspurger, W. (2020). Are meiofauna a standard meal for macroinvertebrates and juvenile fish? *Hydrobiologia*, 847, 2755-2778.
- Pyke, G.H. (2019). Optimal Foraging Theory: An Introduction. In: *Encyclopedia of Animal Behavior*, pp. 111-117.
- 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.
- Rimet, F., Anneville, O., Barbet, D., Chardon, C., Crépin, L., Domaizon, I. *et al.* (2020). The Observatory on LAkes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public. *Journal of Limnology*, 79.
- Ripple, W.J., Estes, J.A., Schmitz, O.J., Constant, V., Kaylor, M.J., Lenz, A. *et al.* (2016). What is a Trophic Cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 31, 842-849.
- Roberge, C., Blanchet, S., Dodson, J.J., Guderley, H. & Bernatchez, L. (2008). Disturbance of social hierarchy by an invasive species: a gene transcription study. *PLoS One*, 3, e2408.
- Rodriguez, L.F. (2006). Can Invasive Species Facilitate Native Species? Evidence of How, When, and Why These Impacts Occur. *Biological Invasions*, 8, 927-939.
- Rohr, R.P., Naisbit, R.E., Mazza, C. & Bersier, L.-F. (2016). Matching-centrality decomposition and the forecasting of new links in networks. *Proceedings of the Royal Society B*, 283.
- Rohr, R.P., Scherer, H., Kehrl, P., Mazza, C. & Bersier, L.F. (2010). Modeling food webs: exploring unexplained structure using latent traits. *The American Naturalist*, 170-177.
- Rossmann, S., Berens McCabe, E., Barros, N.B., Gandhi, H., Ostrom, P.H., Stricker, C.A. *et al.* (2015). Foraging habits in a generalist predator: Sex and age influence habitat selection and resource use among bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Marine Mammal Sciences*, 31, 155-168.
- Ruland, F. & Jeschke, J.M. (2020). How biological invasions affect animal behaviour: A global, cross-taxonomic analysis. *Journal of Animal Ecology*, 89, 2531-2541.
- Rush, S.A., Paterson, G., Johnson, T.B., Drouillard, K.G., Haffner, G.D., Hebert, C.E. *et al.* (2012). Long-term impacts of invasive species on a native top predator in a large lake system. *Freshwater Biology*, 57, 2342-2355.
- Sáez-Gómez, P. & Prenda, J. (2019). Updating the distribution data of recently introduced freshwater fish in the Guadalquivir River Basin (Spain). *BioInvasions Records*, 8, 924-932.

- 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*, 38, 979-985.
- Sanchez-Hernandez, J., Nunn, A.D., Adams, C.E. & Amundsen, P.A. (2019). Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, 94, 539-554.
- Sato, H., Sogo, Y., Doi, H. & Yamanaka, H. (2017). Usefulness and limitations of sample pooling for environmental DNA metabarcoding of freshwater fish communities. *Scientific Reports*, 7, 14860.
- Schlaepfer, M., Sax, D. & Olden, J. (2011). The Potential Conservation Value of Non-Native Species. *Conservation Biology*, 25, 428-437.
- Schlumberger, O., Sagliocco, M. & Proteau, J.P. (2001). Biogéographie Du Silure Glane (*Silurus glanis*) : Causes Hydrographiques, Climatiques Et Anthropiques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 533-547.
- Seber, G.A.F. & Schofield, M.R. (2019). *Capture-Recapture: Parameter Estimation for Open Animal Populations*. Springer.
- Shikhshabekov, M.M. (1978). The sexual cycles of the catfish, *Silurus glanis*, the pike, *Esox lucius*, the perch, *Perca fluviatilis*, and the pike-perch, *Lucioperca lucioperca*. *Journal of Ichthyology*, 18, 457-468.
- Silveira, M.J., Alves, D.C. & Thomaz, S.M. (2018). Effects of the density of the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and root competition on growth of one native macrophyte in different sediment fertilities. *Ecological Research*, 33, 927-934.
- Slavik, O. & Horky, P. (2012). Diel dualism in the energy consumption of the European catfish *Silurus glanis*. *Journal of Fish Biology*, 81, 2223-2234.
- Slavík, O., Horký, P., Bartoš, L., Kolářová, J. & Randák, T. (2007). Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic. *Journal of Fish Biology*, 71, 101-114.
- Smith-Ramesh, L.M., Moore, A.C. & Schmitz, O.J. (2017). Global synthesis suggests that food web connectance correlates to invasion resistance. *Global Change Biology*, 23, 465-473.
- Solomon, C., Carpenter, S., Clayton, M., Cole, J., Coloso, J., Pace, M. *et al.* (2011). Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope Bayesian mixing model. *Ecology*, 92, 1115-1125.
- Sousa, L.L., Silva, S.M. & Xavier, R. (2019). DNA metabarcoding in diet studies: Unveiling ecological aspects in aquatic and terrestrial ecosystems. *Environmental DNA*, 1, 199-214.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O. & Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review*, 2, 81-98.
- Stewart, T.J., Johannsson, O.E., Holeck, K., Sprules, W.G. & O'Gorman, R. (2010). The Lake Ontario zooplankton community before (1987-1991) and after (2001-2005) invasion-induced ecosystem change. *Journal of Great Lakes Research*, 36, 596-605.
- Stolyarov, I.A. (1985). Dietary features of catfish, *Silurus glanis*, and pike-perch, *Stizostedion lucioperca* in Kizlyarsk Bay, northern Caspian Sea. *Journal of Ichthyology*, 25, 140-145.
- Stone, R. (2007). The last of the Leviathans. *Science*, 316, 1684-1688.
- Syväranta, J., Cucherousset, J., Kopp, D., Crivelli, A., Céréghino, R. & Santoul, F. (2010). Dietary breadth and trophic position of introduced European catfish *Silurus glanis* in the River Tarn (Garonne River basin), southwest France. *Aquatic Biology*, 8, 137-144.
- Syväranta, J., Cucherousset, J., Kopp, D., Martino, A., Cereghino, R. & Santoul, F. (2009). Contribution of anadromous fish to the diet of European catfish in a large river system. *Naturwissenschaften*, 96, 631-635.
- Taberlet, P., Bonin, A., Zinger, L. & Coissac, E. (2018). Diet analysis. In: *Environmental DNA: For Biodiversity Research and Monitoring*. Oxford University Press, pp. 131-139.
- Terry, J.C.D. & Lewis, O.T. (2020). Finding missing links in interaction networks. *Ecology*, 101, e03047.
- Therriault, T.W., Weise, A.M., Higgins, S.N., Guo, Y. & Duhaime, J. (2012). Risk Assessment for Three Dreissenid Mussels (*Dreissena polymorpha*, *Dreissena rostriformis bugensis*, and *Mytilopsis*

- leucophaeata*) in Canadian Freshwater Ecosystems. *Canadian Science Advisory Secretariat research document 1919-50442012/174*, National Capital Region.
- Thomas, S.M., Kiljunen, M., Malinen, T., Eloranta, A.P., Amundsen, P.-A., Lodenius, M. *et al.* (2016). Food-web structure and mercury dynamics in a large subarctic lake following multiple species introductions. *Freshwater Biology*, 61, 500-517.
- Thomaz, S.M., Kovalenko, K.E., Havel, J.E. & Kats, L.B. (2015). Aquatic invasive species: general trends in the literature and introduction to the special issue. *Hydrobiologia*, 746, 1-12.
- Thomsen, M., Wernberg, T., Olden, J., Byers, J.E., Bruno, J., Silliman, B. *et al.* (2014a). Forty years of experiments on aquatic invasive species: are study biases limiting our understanding of impacts? *NeoBiota*, 22, 1-22.
- Thomsen, M.S., Byers, J.E., Schiel, D.R., Bruno, J.F., Olden, J.D., Wernberg, T. *et al.* (2014b). Impacts of marine invaders on biodiversity depend on trophic position and functional similarity. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 39-47.
- Thoresen, J.J., Towns, D., Leuzinger, S., Durrett, M., Mulder, C.P.H. & Wardle, D.A. (2017). Invasive rodents have multiple indirect effects on seabird island invertebrate food web structure. *Ecological Applications*, 27, 1190-1198.
- Tissot, L. & Souchon (2010). Synthesis on thermal tolerances of the principal freshwater fish species of large Western Europe rivers. *Hydroécologie Appliquée*, 17, 17-76.
- Traugott, M., Kamenova, S., Ruess, L., Seeber, J. & Plantegenest, M. (2013). Empirically Characterising Trophic Networks. In: *Ecological Networks in an Agricultural World*, pp. 177-224.
- Tricarico, E., Junqueira, A.O.R. & Dudgeon, D. (2016). Alien species in aquatic environments: a selective comparison of coastal and inland waters in tropical and temperate latitudes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26, 872-891.
- Tumolo, B.B. & Flinn, M.B. (2017). Top-down effects of an invasive omnivore: detection in long-term monitoring of large-river reservoir chlorophyll-a. *Oecologia*, 185, 293-303.
- Twining, C.W., Taipale, S.J., Ruess, L., Bec, A., Martin-Creuzburg, D. & Kainz, M.J. (2020). Stable isotopes of fatty acids: current and future perspectives for advancing trophic ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375, 20190641.
- Valadou, B. (2007). Le silure glane (*Silurus glanis*, L.) en France. Evolution de son aire de répartition et prédiction de son extension. IRD, ONEMA, CEMAGREF, pp. 1-81.
- Vander Zanden, M.J., Casselman, J.M. & Rasmussen, J.B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, 401, 464-467.
- Vander Zanden, M.J., Clayton, M.K., Moody, E.K., Solomon, C.T. & Weidel, B.C. (2015). Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: a literature synthesis. *PLoS One*, 10, e0116182.
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. (1999). Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 80, 1395-1404.
- Vejřík, L., Vejříková, I., Blabolil, P., Eloranta, A.P., Kočvara, L., Peterka, J. *et al.* (2017a). European catfish (*Silurus glanis*) as a freshwater apex predator drives ecosystem via its diet adaptability. *Scientific Reports*, 7, 15970.
- Vejřík, L., Vejříkova, I., Kocvara, L., Sajdlova, Z., Hoang The, S.C., Smejkal, M. *et al.* (2017b). Thirty-Year-Old Paradigm about Unpalatable Perch Egg Strands Disclaimed by the Freshwater Top-Predator, the European Catfish (*Silurus glanis*). *PLoS One*, 12, e0169000.
- Verdeyroux, P. & Guerri, O. (2016). Etude du Silure sur la Dordogne : Synthèse des résultats des quatre premières années. EPIDOR (Etablissement Public Territorial du bassin de la Dordogne), pp. 32.
- Vilà, M. & Hulme, P.E. (2017). *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. Springer International Publishing.
- Vincent, F., Bertolo, A., Lacroix, G., Mouchet, M. & Edeline, E. (2020). Trait-dependency of trophic interactions in zooplankton food webs. *Oikos*, 129, 891-902.
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). *Human Biology*, 10, 181-213.
- Wallach, A.D., Dekker, A.H., Lurgi, M., Montoya, J.M., Fordham, D.A., Ritchie, E.G. *et al.* (2017). Trophic cascades in 3D: network analysis reveals how apex predators structure ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 135-142.

- Walsh, J.R., Carpenter, S. R., Vander Zanden, M. J. (2016). Invasive species triggers a massive loss of ecosystem services through a trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 113, 4081-4085.
- Ward, J.M. & Ricciardi, A. (2007). Impacts of Dreissena invasions on benthic macroinvertebrate communities: a meta-analysis. *Diversity and Distribution*, 13, 155-165.
- Williamson, M. (1996). *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Woodward, G. & Hildrew, A.G. (2001). Invasion of a stream food web by a new top predator. *Journal of Animal Ecology*, 70, 273–288.
- Wysujack, K. & Mehner, T. (2005). Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 87-95.
- Yarra, A.N. & Magoulick, D.D. (2019). Modelling effects of invasive species and drought on crayfish extinction risk and population dynamics. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29, 1-11.
- Zhang, H., Rutherford, E.S., Mason, D.M., Wittmann, M.E., Lodge, D.M., Zhu, X. *et al.* (2019). Modeling potential impacts of three benthic invasive species on the Lake Erie food web. *Biological Invasions*, 21, 1697-1719.

ANNEXES



ANNEXE 1. Saisonnalité de la consommation de perches et des captures de silures dans le Lac du Bourget.

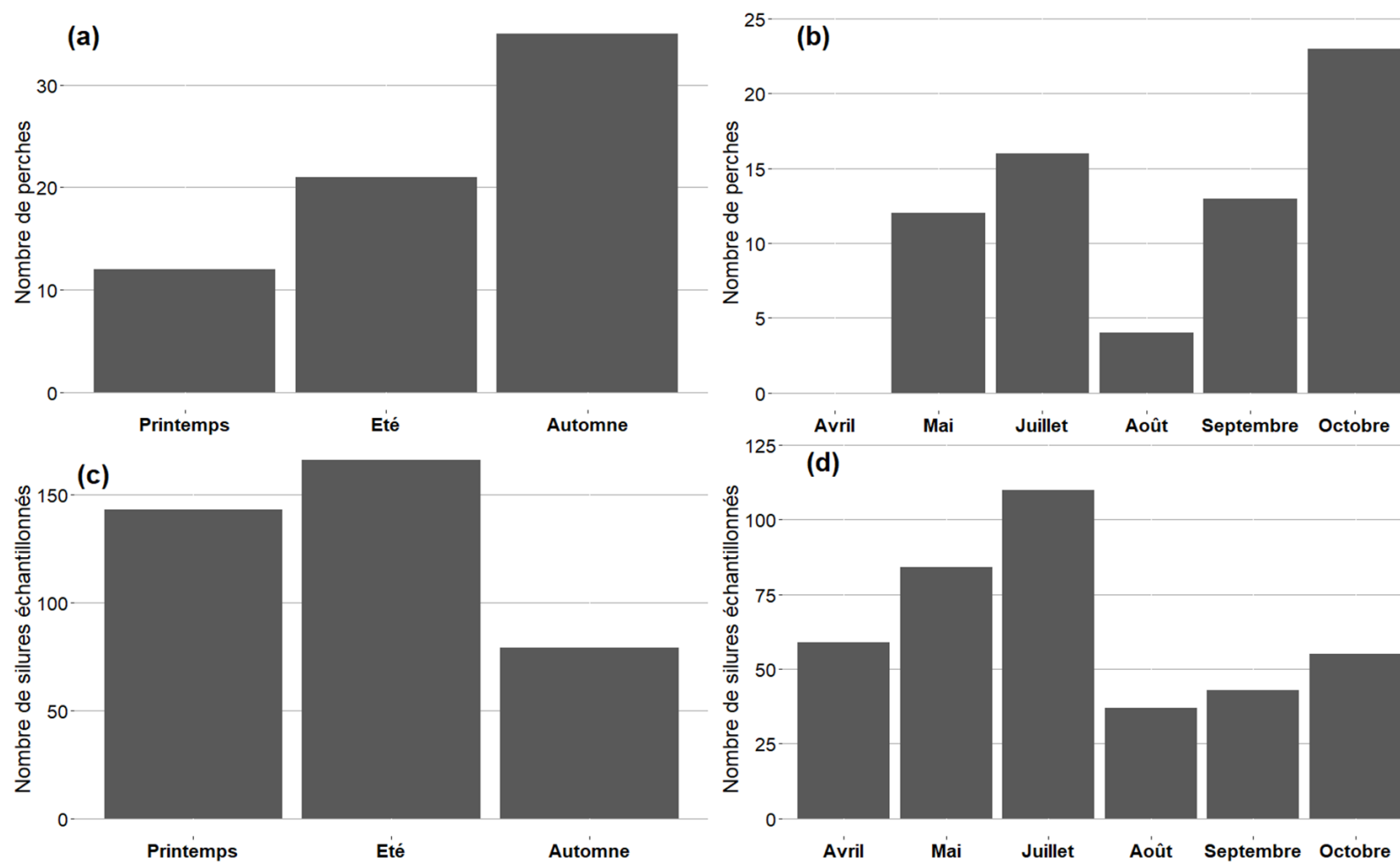
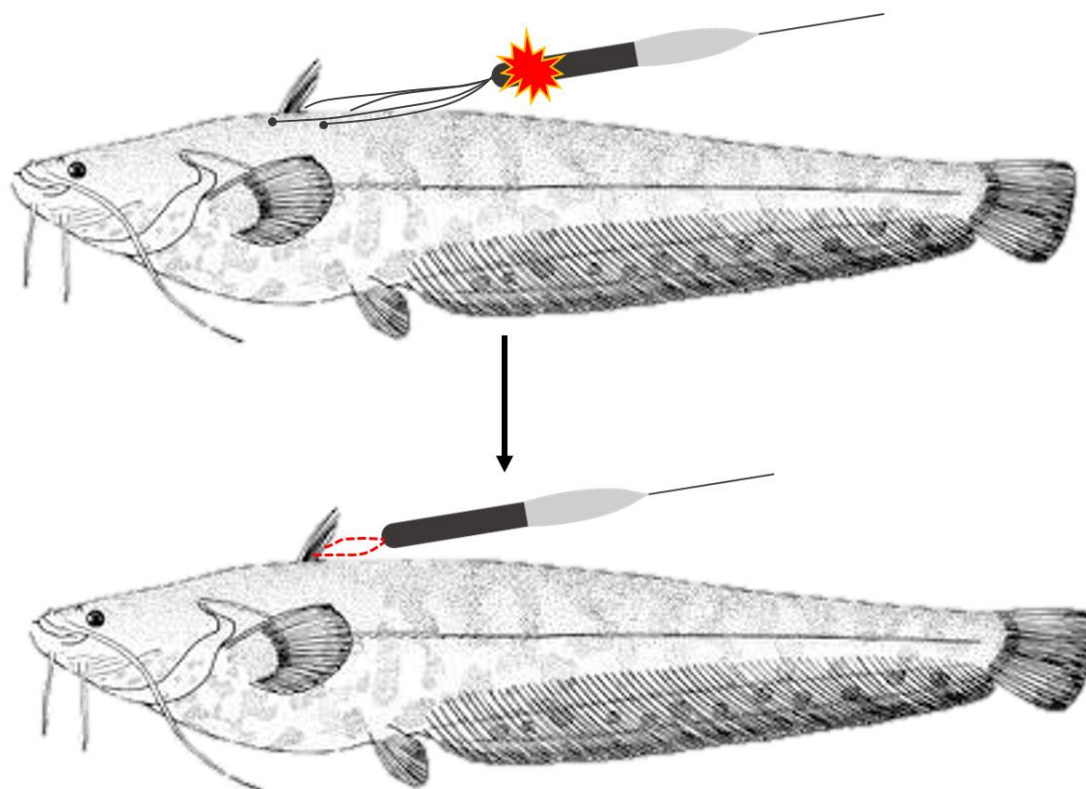


Figure S1 : Nombre de perches identifiées dans les contenus stomacaux analysés en fonction des saisons (a) et des mois (b) d'échantillonnage. Nombre de silures pêchés en fonction des saisons (c) et des mois (b) d'échantillonnage.

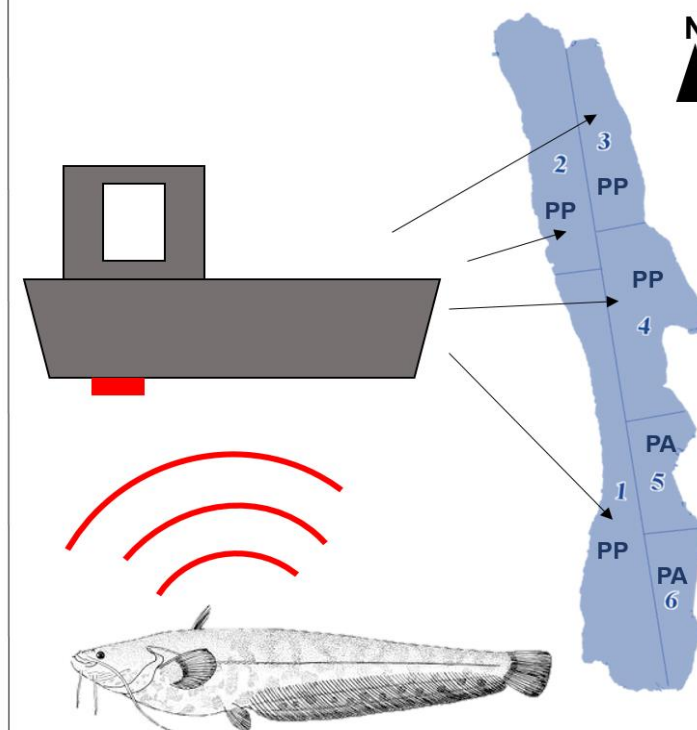
ANNEXE 2. PSAT et alternative proposée afin de suivre l'utilisation de l'habitat et le comportement des silures dans le Lac du Bourget.

Dans la Méthode 1, le premier type de marquage se faisait au niveau des muscles dorsaux avec deux points d'ancrage de chaque côté du silure et un système d'explosif devait se déclencher pour libérer le PSAT et qu'il remonte à la surface. Ce système n'a jamais marché et certains poissons n'ont pas supporté le marquage. Du fil résorbable (schématisé en pointillés rouges) a donc été utilisé et seulement un point d'ancrage à la base de la nageoire dorsale est désormais réalisé. Les problèmes de capacité d'enregistrement des tags ont tenté d'être résolus en diminuant la fréquence des mesures, passant de toutes les minutes à toutes les 30 minutes.

Méthode 1 : Tag PSAT (« pop-up satellite »)



Méthode 2 : Tag acoustique « actif - passif »



ANNEXE 3. Protocole de préparation des otolithes et lectures d'âge.

- **Extraction des otolithes**

Le silure possède 3 paires d'otolithes : *asteriscus*, *sagittae* et *lapillus*.

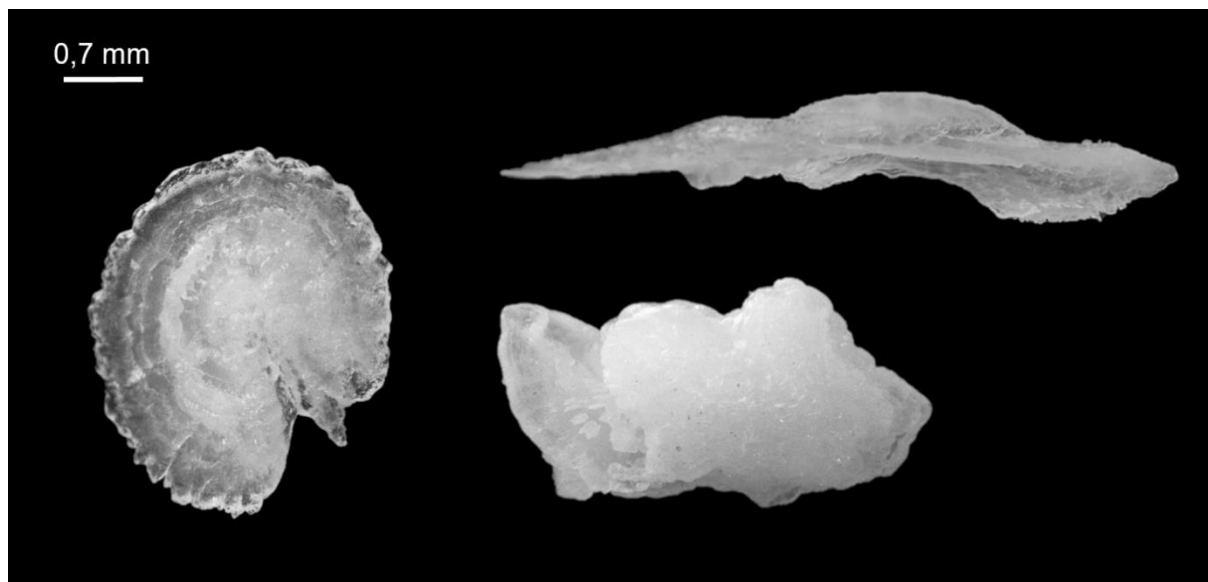


Figure S1 : Photo prise à la loupe binoculaire en lumière directe représentant un *asteriscus* (à gauche), un *sagittae* (en haut à droite) et un *lapillus* (en bas à droite) - Photos : Chloé Vagnon.

L'extraction des otolithes de silure peut parfois s'avérer compliquée, particulièrement sur les gros individus de par la taille très imposante de leur tête et la dureté de leur crâne. Ainsi l'extraction a été effectuée en plusieurs étapes détaillées ci-dessous et représentées en photos dans la Figure S2.

- 1) Séparer la partie inférieure de celle supérieure de la mâchoire en utilisant un couteau ou une scie à métaux pour les individus > 70cm.
- 2) Enlever la membrane blanche de la partie supérieure de la tête.
- 3) Effectuer une coupe longitudinale de la partie supérieure de la tête en utilisant un scalpel pour petits individus et une scie à métaux pour les grands individus.
- 4) Les différentes cavités (i.e., *sacculus*, *utricle* et *lagena*) renfermant les otolithes (i.e., *sagittae*, *lapilli* et *asterisci*) sont accessibles et les otolithes peuvent être récupérés avec des pinces. Chez le silure se sont les *lapilli* qui sont généralement gardés.

- **Préparation des otolithes**

Les otolithes droits et gauches sont reconnaissables selon un sillon caractéristique en face interne de l'otolithe devant être orienté du bas vers le haut selon l'axe dorso-ventral et vers l'avant de la tête selon l'axe antéro-postérieur. La préparation des otolithes se fait en plusieurs étapes : nettoyage/séchage, inclusion, découpe et ponçage.

Nettoyage/séchage – Les otolithes une fois extraits et identifiés sont nettoyés de façon à supprimer toute matière organique restante, sont ensuite séchés et sont stockés dans des tubes eppendorf au sec à température ambiante.

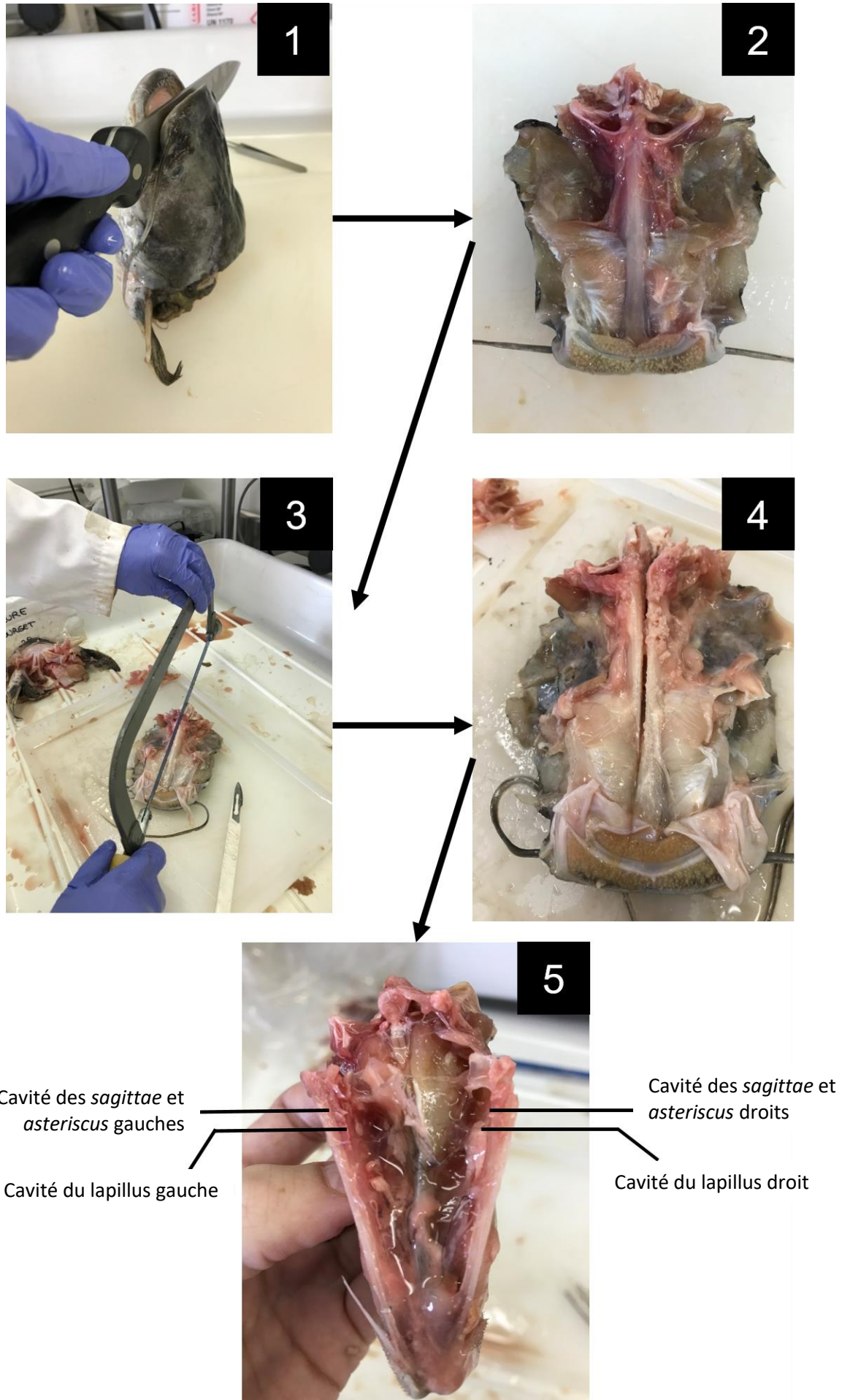


Figure S2 : Protocole d'extraction des otolithes de silures en images - Photos : Simon Basin

Inclusion – Des fonds de moules sur lesquels viennent reposer les otolithes lors de leur inclusion sont préalablement préparés en coulant quelques millimètres de résine Epoxy™ (résine A et durcisseur B dosés selon le protocole standard d'utilisation) devant sécher au moins 24h à l'étuve à 35°C. Une fois les fonds de moules polymérisés, les otolithes sont positionnés en prenant soin de toujours les orienter de la même façon pour une standardisation des inclusions et en réalisant un plan d'inclusion (Figure S3). De la résine Epoxy™ est coulée sur les otolithes et les otolithes sont retournés plusieurs fois dans la résine afin d'être enrobés au mieux pour limiter la formation de bulles d'air. De la même façon que pour les fonds de moule, les otolithes inclus sont mis à sécher à l'étuve à 35°C pendant au moins 24h.

Coupe – Après vérification que la résine ait bien durci, les otolithes peuvent être coupés avec une scie à lame diamantée de manière transversale en prenant soin d'effectuer une coupe de chaque côté du noyau de l'otolithe (au centre) perpendiculaire à l'axe le plus long (Fig. S3).

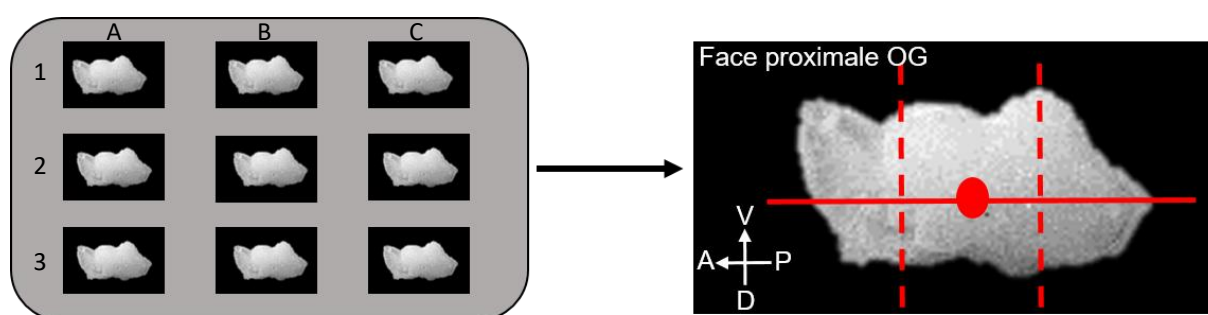


Figure S3 : Schéma de plan d'inclusion (à gauche) et axes de découpe (en pointillés) d'un otolithe gauche (OG) par rapport à l'axe antéro-postérieur (en trait plein) et au noyau (cercle rouge). A = antérieur, P = postérieur, V= ventre, D = dos - Photos : Chloé Vagnon.

Ponçage – Les coupes sont collées sur des lames en verre avec du Crystalbond™ puis ponçées manuellement d'un côté pour se rapprocher du noyau (en effectuant des « 8 » pour une régularité) avec des disques de ponçage de différentes épaisseurs de grain (600 µm, 1200 µm et 2400 µm, toujours utilisés du grain le plus épais au grain le plus fin) et poli avec de la poudre d'alumine. La coupe est ensuite décollée et retournée et va être affinée de l'autre côté. La coupe finale fait souvent moins d'un millimètre.

- **Lecture d'âge**

La lecture d'âge s'effectue du centre vers le bord de l'otolithe de préférence sur l'axe de lecture le plus long. La croissance du silure diminue pendant l'hiver tout comme celle des otolithes. Une année de croissance correspond donc à une strie opaque épaisse (croissance annuelle) et une délimitation plus foncée (hiver) intercalées (Fig. S4).

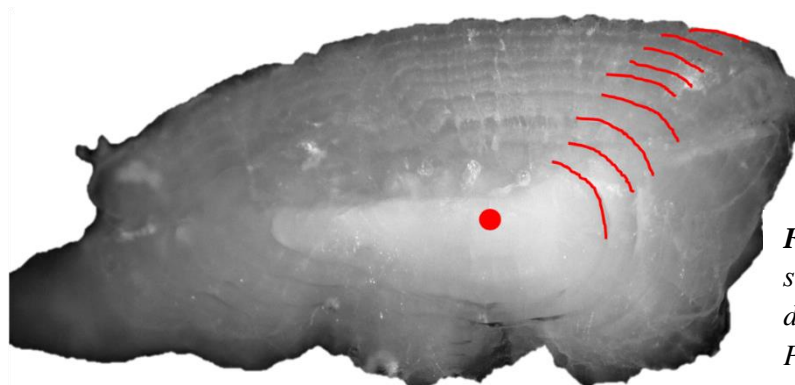


Figure S4 : Exemple de lecture d'âge sur un otolithe poncé d'un silure entré dans sa 9^{ème} année mesurant 137 cm - Photos : Chloé Vagnon.

ANNEXE 4. Modèle de croissance de Von Bertalanffy

Une des équations utilisées pour représenter les courbes de croissance au sein des populations piscicoles est l'équation de Von Bertalanffy (eq. 1 ; 1938). Il permet d'estimer des paramètres de croissance précis et réalistes pour la croissance des silures contrairement à de plus simples modèles linéaires (Alp *et al.* 2010).

$$Lt = L_{\infty} \left[1 - e^{-k(t-t_0)} \right] \quad (\text{eq. 1})$$

où L_t est la taille à l'âge (cm), L_{∞} est la taille asymptotique (cm), k est le coefficient de croissance (cm.an-1), t est l'âge (année) et t_0 est une constante.

Dans le cadre de ces analyses préliminaires, la méthode des moindres carrés non linéaire a d'abord été utilisée afin de trouver la relation taille-âge pour les données disponibles. Un processus de « bootstrap » a ensuite été appliqué afin de réajuster les paramètres du modèle et de fournir les estimations de L_{∞} , k et t_0 ainsi que leur intervalle de confiance. Pour finir une prédiction de tailles a été faite à partir du modèle ajusté pour des âges allant de 0^+ à 20^+ .

L'ajustement du modèle de Von Bertalanffy et les figures ont été réalisées avec les packages R *ggplot2* (Wickham 2016), *car* (Fox & Weisberg 2019) et *FSA* (Ogle *et al.* 2021).

- **Littérature citée :**

Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) *Hum. Biol.*, 10, 181-213.

Fox, J. & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression, Third Edition*. Sage.

Ogle, D.H., Doll, J.C., Wheeler, P. & Dinno, A. (2021). *FSA: Fisheries Stock Analysis*. R package version 0.9.1.

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New-York

