



HAL
open science

Effects of stocking practices on the functional and body size structure of fish communities in lake ecosystems

Marie Gimenez

► **To cite this version:**

Marie Gimenez. Effects of stocking practices on the functional and body size structure of fish communities in lake ecosystems. Biodiversity and Ecology. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2023. English. NNT : 2023TOU30272 . tel-04544225

HAL Id: tel-04544225

<https://theses.hal.science/tel-04544225v1>

Submitted on 12 Apr 2024

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

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



THÈSE

**En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE
Délivré par l'Université Toulouse 3 - Paul Sabatier**

**Présentée et soutenue par
Marie GIMENEZ**

Le 6 décembre 2023

**« Effets de la pratique du repeuplement sur la structure
fonctionnelle et en taille des communautés de poissons lacustres.**

»

Ecole doctorale : **SEVAB - Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et
Bioingenieries**

Spécialité : **Ecologie, biodiversité et évolution**

Unité de recherche :

EDB - Evolution et Diversité Biologique

Thèse dirigée par

Julien CUCHEROUSET et Gaël GRENOUILLET

Jury

M. Fabrice TELETCHÉA, Rapporteur

M. Sylvain DOLEDEC, Rapporteur

Mme Christine ARGILLIER, Examinatrice

M. Julien CUCHEROUSET, Directeur de thèse

M. Gaël GRENOUILLET, Co-directeur de thèse

Mme Géraldine LOOT, Présidente

Titre :

Structure des communautés piscicoles et repeuplement en milieu lacustre.

Intitulé :

« Effets de la pratique du repeuplement sur la structure fonctionnelle et en taille des communautés de poissons lacustres. »

Marie Gimenez

Jury

Fabrice TELETCHÉA, Maître de Conférences HDR, Université de Lorraine	Rapporteur
Sylvain DOLEDEC, Professeur, Université Lyon 1	Rapporteur
Christine ARGILLIER, Directrice de Recherches, INRAE	Examinatrice
Julien CUCHEROUSET, Directeur de Recherches, CNRS	Directeur
Gaël GRENOUILLET, Maître de Conférences HDR, Université Toulouse III	Co-directeur
Géraldine LOOT, Professeure, Université Toulouse III	Présidente

Remerciements

Je voudrais en premier lieu adresser un grand merci à mes deux directeurs de thèse, Julien Cucherousset et Gaël Grenouillet, pour m'avoir fait confiance tout au long de la réalisation de ce travail de thèse et m'avoir fourni l'appui scientifique et technique nécessaire. Ils ont su m'encourager et me guider dans cette grande expérience qu'est la thèse, mais surtout ils m'ont aidé à ne pas trop m'éparpiller lors de mes recherches et m'ont appris à canaliser mes idées. Toujours force de proposition, travailler avec eux a été une réelle source de stimulation et d'éveil scientifique. Merci encore à eux pour leur investissement et leur bienveillance tout au long de ces trois années, même si le début de thèse s'est surtout réalisé à distance et que la fin a été écourtée suite à mon départ pour Mayotte. Un merci tout particulier à Julien pour ses conseils toujours précieux, ses inépuisables connaissances de terrain et sa disponibilité sans faille. Je le remercie également de m'avoir intégré à la fameuse « Gravière Team » dont la réputation n'est plus à faire.

Une mention aussi toute spéciale et un chaleureux merci à Sébastien Villéger, « co-directeur » non-officiel de thèse, qui a su toujours apporter son expertise et se révéler être un véritable marin d'eau douce durant ce travail de recherche, et ce malgré un emploi du temps professionnel et personnel chargé. Sa réactivité était toujours au top et ses commentaires constructifs. Je tiens également à adresser mes remerciements à Nicolas Poulet et Chloé Goulon qui ont été, au côté de Sébastien, les membres de mon comité de suivi de thèse et dont les commentaires m'ont toujours été d'une grande aide. Merci pour leur bienveillance et leur gentillesse.

Comme évoqué précédemment, l'un des aspects fondamentaux qui a permis à ce projet d'être une de mes plus belles expériences, tant professionnelle que personnelle, est le soutien inconditionnel d'une équipe de choc, j'ai nommé la Gravière Team. J'adresse donc tout naturellement un immense merci à toutes les personnes formidables que j'ai eu la chance de rencontrer au travers de cette équipe dynamique. Pour commencer un grand merci à tous les stagiaires, Mathilde, Damien, Julien, Maxime et Quentin, qui certes ont fait un passage de

seulement quelques mois, mais ont toujours su amener un vent de fraîcheur à l'équipe ! Un merci tout particulier à Mathilde avec qui j'ai partagé des trajets de voiture toujours plein de péripéties et qui a su me redonner le sourire dans chacune de mes « galères ». Merci à tous mes collègues et maintenant amis, qui ont dû supporter mon syndrome de l'imposteur dont j'essaie encore de me défaire. J'aimerais ainsi commencer par remercier nos deux post-doctorants ibères, Ignasi et Ivan, et leur accent catalan qui faisait chanter le bureau de leurs iconiques « bale, bale ». Merci à nos rayons de soleil venus tout droit du Brésil, Régina, Amanda et Aline, vous m'avez toujours réchauffé le cœur et je dois admettre que tes noix de cajou vont me manquer Régina (je plaisante !). Une mention honorable à Valentin qui a su me supporter durant toutes ces années de thèse, mais surtout merci d'avoir partagé avec moi tant de cafés matinaux au fil des saisons toulousaines. Merci au duo de choc, Alexis et Flavien, pour leur bonne humeur et leurs débriefings sportifs du lundi matin, merci à Alexis de m'avoir fait découvrir (un peu) la pêche à la ligne, tu as été un pédagogue hors pair, et merci à Flavien de m'avoir encouragé dans la pratique du flag rugby, tu as été un capitaine et un coach formidable. Merci à Pierre et Paul pour leur travail et leur aide lors de la préparation des journées de terrain, mais ce que je retiendrais surtout ce sont nos discussions que nous avons pu partager et qui m'ont beaucoup enrichi, vous avez des philosophies de vie qui appellent à la réflexion et amènent à la sagesse. Un merci spécial à finalement ma plus vieille connaissance du groupe, Chloé, dont j'ai eu la chance de recroiser la route après nos années master. J'ai apprécié redécouvrir ta personnalité haute en couleur et non tu n'as pas le bouillard. Pour finir, j'aimerais juste vous dire que je n'oublierai jamais les jours que nous avons passés ensemble, que ce soit sur le terrain ou bien devant nos ordinateurs. Merci pour tous ces fous rires que j'ai eu grâce à votre douce folie et je me languis de partager à nouveau un bout de chemin avec vous tous.

J'adresse un également grand merci à toutes les personnes formidables avec qui j'ai eu la chance de collaborer hors du cadre purement académique et qui ont à un moment donné et à leur manière, amené une nouvelle impulsion au travail mené. Je pense ainsi à Olivier Plasseraud, ex-président de la fédération de pêche de Haute-Garonne, pour ses connaissances de longue date des écosystèmes du territoire toulousain et sa passion de la transmission, à Gille Lecaillon et Sébastien Fonbonne, respectivement directeur et directeur adjoint

d'ECOCEAN, pour leur investissement et leur intérêt pour le travail mené lors de mon expérimentation. Je tiens également à remercier Serge Boutes pour son indéfectible gentillesse et disponibilité leur de mes visites ou bien celles de mes collègues sur la plateforme expérimentale et les gravières, nos discussions représentaient toujours de jolis moments suspendus et j'espère que ta douceur a pu un peu déteindre sur moi.

Pour clôturer ces remerciements, je tiens à exprimer mes sentiments les plus sincères à ma famille pour leur soutien sans faille, leur amour et leurs encouragements, même s'ils ne comprenaient pas toujours l'objet de mes recherches. Je sais que pour vous aussi ces dernières années ont été pleines de rebondissements et pas toujours évidentes, mais vous avez su vous relever et j'espère que vous serez fiers de savoir que j'ai essayé de suivre vos pas. Merci à mes beaux-parents qui m'ont toujours accueilli à bras ouverts chaque week-end et dont j'ai pu profiter des bons petits plats bien revigorants. Des remerciements tous particuliers sont adressés à mon compagnon qui a dû subir les foudres de mes humeurs très changeantes et a dû s'accommoder d'une vie à deux à distance. Même si je suis actuellement à des milliers de kilomètres, tu restes toujours présent dans ma tête et dans mon cœur. Merci de me laisser mener tous mes projets même les plus insensés et de te réjouir pour moi, même si ce n'est pas toujours simple de me laisser partir. Tu as beaucoup contribué à apaiser mes angoisses et ma vie de doctorante a été plus douce à tes côtés. Merci de m'avoir fait des piqûres de rappel que la vie est bien plus belle quand on fait ce que l'on aime et que la curiosité n'est pas seulement un vilain défaut. Je crois profondément que ton soutien a été un atout précieux et j'aime à penser que cette expérience nous sera bénéfique tout au long de notre vie. Je reviens vite pour de nouvelles aventures, mais d'abord je dois finir ma collection de poissons mahorais.

Mes sentiments les plus sincères,

Marie GIMENEZ

Dembéni, Mayotte

27/09/2023

Tables des matières

REMERCIEMENTS	I
TABLES DES MATIERES	V
AVANT-PROPOS	VIII
RESUME	IX
ABSTRACT	XI
CHAPITRE 1. INTRODUCTION GENERALE	1
1.1 ECOSYSTEMES D'EAU DOUCE ET CHANGEMENTS GLOBAUX	3
1.2 LE ROLE ECOLOGIQUE, ECONOMIQUE ET SOCIOLOGIQUE DES POISSONS	5
1.3 LES COMMUNAUTES DE POISSONS FACE AUX CHANGEMENTS GLOBAUX	8
1.4 LA PECHE RECREATIVE EN EAUX DOUCES, UN SERVICE ECOSYSTEMIQUE MULTIPLE	10
1.5 GESTIONS DES STOCKS DE POISSONS ET PECHE RECREATIVE	12
1.6 REPEUPLEMENT, UNE PRATIQUE DE GESTION AUX MULTIPLES FACETTES ET EFFETS	14
1.7 QUANTIFICATION DES EFFETS DU REPEUPLEMENT SUR LES COMMUNAUTES PISCICOLES	17
1.8 REPEUPLEMENT ET ECOSYSTEMES LACUSTRES	21
1.9 OBJECTIFS DE LA THESE	22
CHAPITRE 2. SIMULATION-BASED RISK ASSESSMENT OF FISH STOCKING IMPACTS ON FUNCTIONAL AND BODY SIZE COMMUNITY STRUCTURES IN LARGE FRENCH LAKES.	25
RESUME	27
ABSTRACT	28
2.1 INTRODUCTION	29
2.2 MATERIALS AND METHODS	31
2.2.1 STOCKING PRACTICES	31
2.2.2 FISH COMMUNITY MONITORING	32
2.2.3 SIMULATION OF STOCKING SCENARIOS	33
2.2.4 FISH COMMUNITY STRUCTURE DESCRIPTORS	34
2.2.5 STATISTICAL ANALYSES	35
2.3 RESULTS	35
2.3.1 STOCKING PRACTICES IN MOUNTAIN LAKES	35
2.3.2 STOCKING PRACTICES IN LOWLAND LAKES	36
2.3.3 SIMULATED COMMUNITY EFFECTS OF STOCKING IN MOUNTAIN LAKES	38
2.3.4 SIMULATED COMMUNITY EFFECTS OF STOCKING IN LOWLAND LAKES	41
2.4 DISCUSSION	45

CHAPITRE 3. STOCKING PRACTICES SHAPE THE TAXONOMIC AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF FISH COMMUNITIES IN GRAVEL PIT LAKES. **49**

RESUME	51
ABSTRACT	52
3.1 INTRODUCTION	53
3.2 MATERIALS AND METHODS	55
3.2.1 STUDY AREA	55
3.2.2 FISH COMMUNITY AND LAKE MONITORING	57
3.2.3 RECENT STOCKING PRACTICES	57
3.2.4 COMMUNITY DESCRIPTORS AND STRUCTURE METRICS	57
3.2.5 STATISTICAL ANALYSES	59
3.3 RESULTS	60
3.3.1 RECENT STOCKING PRACTICES	60
3.3.2 DRIVERS OF RECENT STOCKING PRACTICES	65
3.3.3 CONSEQUENCES OF RECENT STOCKING ON RECIPIENT COMMUNITIES	67
3.4 DISCUSSION	70

CHAPITRE 4. CAN HABITAT ENHANCEMENTS LIMIT THE ECOLOGICAL IMPACTS OF NON-NATIVE FISH STOCKING? AN EXPERIMENTAL APPROACH. **75**

RESUME	77
ABSTRACT	78
4.1 INTRODUCTION	79
4.2 MATERIALS AND METHODS	81
4.2.1 MODEL SYSTEM	81
4.2.2 EXPERIMENTAL DESIGN	81
4.2.3 FISH STOCKING	82
4.2.4 MESOCOSM MONITORING AND SAMPLING	83
4.2.5 STATISTICAL ANALYSES	84
4.3 RESULTS	85
4.3.1 ECOLOGICAL EFFECTS BEFORE NON-NATIVE FISH STOCKING	85
4.3.2 ECOLOGICAL EFFECTS AFTER NON-NATIVE FISH STOCKING	88
4.4 DISCUSSION	93
HIGHLIGHTS	95

CHAPITRE 5. DISCUSSION ET PERSPECTIVES **97**

5.1 RAPPELS DES PRINCIPAUX RESULTATS	99
5.2 CONCLUSION GENERALE	101
5.3 PERSPECTIVES	103
5.3.1 INTEGRATION DES INTERACTIONS TROPHIQUES ET DE LA DIFFERENCE ENTRE INDIVIDUS DOMESTIQUES ET SAUVAGES	104
5.3.2 DYNAMIQUE ECO-EVOLUTIVE ET HOMOGENEISATION DES COMMUNAUTES	107
5.3.3 VERS DES MESURES DE GESTION PLUS INTEGRATIVES	109

CHAPITRE 6. ANNEXES GENERALES	113
6.1 ANNEXES RELATIVES AU CHAPITRE 2: SIMULATION-BASED RISK ASSESSMENT OF FISH STOCKING IMPACTS ON FUNCTIONAL AND BODY SIZE COMMUNITY STRUCTURES IN LARGE FRENCH LAKES.	115
6.2 ANNEXES RELATIVES AU CHAPITRE 3: STOCKING PRACTICES SHAPE THE TAXONOMIC AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF FISH COMMUNITIES IN GRAVEL PIT LAKES.	117
6.3 ANNEXES RELATIVES AU CHAPITRE 4: CAN HABITAT ENHANCEMENTS LIMIT THE ECOLOGICAL IMPACTS OF NON-NATIVE FISH STOCKING? AN EXPERIMENTAL APPROACH.	122
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	129

Ce travail de thèse a été réalisé au sein du Laboratoire Evolution et Diversité Biologique (EDB) et plus particulièrement au sein de l'équipe AquaEco, qui se situe sur le site de l'Université de Toulouse III – Paul Sabatier. Il a été financé par une demie bourse provenant de l'Office Français de la Biodiversité (OFB) et une demie bourse provenant de la Région Occitanie, et s'inscrivait dans le cadre du projet de recherche SPECTRA. Ce manuscrit de thèse est composé d'une introduction générale (Chapitre 1), de trois chapitres rédigés en anglais sous forme d'articles (Chapitres 2 à 4) et d'une discussion générale (Chapitre 5). Un article a été publié dans la revue Fisheries Management and Ecology (Chapitre 3), un est en révision dans la revue Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems (Chapitre 4) et le dernier est en cours de préparation en vue de sa future soumission (Chapitre 2). Des annexes relatives aux chapitres 2, 3 et 4 ont été également ajoutées en fin de manuscrit (Chapitre 6) afin d'apporter un éclairage ou d'illustrer certains propos.

Le repeuplement est une pratique de gestion communément utilisée par les gestionnaires des milieux d'eau douce. Cette pratique consiste à relâcher des poissons, souvent issus de pisciculture, dans un écosystème donné afin d'augmenter les stocks de poissons. Bien que les effets de cette pratique puissent se répercuter à travers tous les niveaux de l'organisation biologique, son impact sur les communautés et l'écosystème reste mal connu à cause d'un manque de suivi. Ainsi, l'objectif général de ce travail de thèse était de quantifier les effets du repeuplement sur la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes. Dans un premier chapitre, nous avons estimé les risques écologiques des programmes de repeuplement sur les communautés des grands lacs de France métropolitaine. Nos résultats ont montré que le repeuplement impactait significativement la structure fonctionnelle et en taille des communautés réceptrices, et ce même en l'absence de changement de leur composition taxonomique. Cependant, les effets étaient modulés par les caractéristiques initiales des communautés (i.e., densité de poissons et diversité d'espèces), soulignant la contexte-dépendance des effets du repeuplement. Dans un second chapitre, nous nous sommes attachés à comprendre les causes et les conséquences des pratiques récentes de repeuplement au sein d'un réseau de lacs de gravières situé dans la plaine alluviale de la Garonne. Nos résultats ont montré que l'intensification du repeuplement était associée à une augmentation de la richesse taxonomique et fonctionnelle, ainsi que des changements densité-dépendants de la structure en taille des communautés. Ces modifications de la structure des communautés étaient en partie expliquées par le fait que les poissons repeuplés présentaient des caractéristiques phénotypiques qui répondaient essentiellement à des demandes halieutiques (i.e., grande taille et espèces prédatrices). Dans un troisième chapitre, reposant sur une approche expérimentale, nous avons évalué si l'amélioration de l'habitat permettait de limiter l'impact du repeuplement sur les communautés de proies et le fonctionnement de l'écosystème. Nos résultats ont montré que le repeuplement a eu un impact limité sur les communautés de proies et que cet impact était compensé avec le déploiement d'un habitat ligneux placé dans une cage en acier. Cependant, le déploiement de cet habitat a aussi engendré, en contrepartie, un impact sur le fonctionnement de l'écosystème, démontrant ainsi toute la difficulté de compenser les impacts du repeuplement,

même à l'aide d'une pratique de gestion intégrative. Par conséquent, le repeuplement joue un rôle majeur dans la dynamique écologique des communautés, notamment par le déversement souvent massif et régulier d'individus dont le phénotype répond à des exigences halieutiques. Cependant, un meilleur suivi des pratiques et des études complémentaires seront déterminants pour comprendre toute l'ampleur des effets de cette pratique sur les dynamiques éco-évolutives, le fonctionnement des écosystèmes et les services qui en sont issus. L'étude de mesures complémentaires et intégratives sera également cruciale pour assurer la pérennité de la pratique de la pêche.

Mots-clés : *écosystèmes lacustres, pêche récréative, écologie des communautés, diversité fonctionnelle, spectre de taille, gestion intégrative*

Stocking is a management practice commonly used by freshwater managers. This practice consists of releasing fish, often from aquaculture, into a given ecosystem to enhance fish stocks. Although the effects of this practice can spread through all levels of biological organization, its impact on community and ecosystem remains poorly understood due to a lack of monitoring. Thus, the main objective of this work was to quantify the effects of stocking on community structure and ecosystem functioning. In the first chapter, we estimated the ecological risks of stocking programs on the community structure of large French lakes. Our results showed that stocking had a significant impact on the functional and body size structure of recipient communities, even in absence of change in their taxonomic composition. However, these effects were influenced by the initial characteristics of the communities (i.e., fish density and species diversity), underlining the context-dependence of the effects of stocking. In a second chapter, we identified the causes and quantified consequences of recent stocking practices within a network of gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain. Our results showed that an increase of stocking was associated with an increase in taxonomic and functional richness, as well as density-dependent changes in community body size structure. These changes were partly explained by the fact that phenotypic characteristics of stocked individuals met anglers' demands (i.e., large and predatory species). In a third chapter, based on an experimental approach, we assessed whether habitat enhancement could limit the impact of stocking on prey communities and ecosystem functioning. Our results showed that stocking had a limited impact on prey communities, and this impact was mitigated by the deployment of woody habitat surrounded by a steel cage. However, the deployment of this habitat had an effect on ecosystem functioning, showing that it is difficult to mitigate the effects of stocking, even with an ecosystem-based management practice. Stocking plays a major role in community dynamics, through the massive and regular release of individuals whose phenotype meets halieutic requirements. However, improved monitoring of practices and further studies will be essential to understand the full extent of the effects of stocking on eco-evolutionary dynamics, ecosystem functioning and the services derived from them. The study of complementary and

ecosystem-based management measures will also be crucial to ensure the sustainability of freshwater fisheries.

Keywords: *lake ecosystems, recreational fisheries, community ecology, functional diversity, size spectrum, ecosystem-based management*

Chapitre 1. Introduction générale

Ecosystèmes d'eau douce et changements globaux

1.1 Ecosystèmes d'eau douce et changements globaux

Comprendre comment la diversité biologique affecte le fonctionnement des écosystèmes (Cardinale et al., 2012; Loreau et al., 2001; Tilman et al., 2014), et par conséquent, comment elle affecte les services issus de ces écosystèmes (Balvanera et al., 2006) sont des questions fondamentales en écologie. Ces questions apparaissent d'autant plus importantes à l'heure de l'Anthropocène, que l'on définit comme l'expansion des populations humaines et la croissance exponentielle de leurs activités en tant que force évolutive majeure (Crutzen, 2006, 2002 ; Lewis et Maslin, 2015). Le terme Anthropocène a été popularisé afin de mettre en exergue l'impact des activités anthropiques sur la biodiversité qui décline à un rythme alarmant (Butchart et al., 2010). En effet, la vitesse d'érosion de la biodiversité n'a d'ailleurs jamais été observé précédemment et cette crise majeure est par conséquent qualifiée de « 6^{ème} extinction de masse » (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2017, 2015). Il est désormais assez largement admis et reconnu que les activités humaines impactent de façon significative la biosphère par une perte rapide et importante de la diversité biologique qui implique une modification du fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al., 2012; Larsen et al., 2005) et de leur résilience (de Mazancourt et al., 2013; Tilman et al., 2006). Cette perte de diversité affecte, en retour, la capacité des écosystèmes à fournir des services et des biens pérennes (Cardinale et al., 2006 ; Haines-Young et Potschin, 2010) qui profitent à l'Homme et à son bien-être (Díaz et al., 2006). Les services écosystémiques représentent les biens matériels et immatériels que l'Homme peut obtenir des ressources naturelles (Díaz et al., 2015). Ces services peuvent être d'ordre économique (Costanza et al., 2014; de Groot et al., 2012) comme d'ordre culturel (Díaz et al., 2018). Cette crise de la biodiversité est d'autant plus unique, car l'Homme est à la fois responsable de cette perte de biodiversité, menacé par elle, mais peut également adopter des mesures pour inverser ce phénomène. Ainsi, comprendre quels sont les facteurs anthropiques qui causent cette perte de biodiversité et les conséquences de cette perte sur les écosystèmes sont des enjeux majeurs tant sur le plan écologique que sur le plan sociétal et le plan économique.

Il existe cinq menaces principales clairement identifiées comme étant responsables du déclin de la biodiversité : le changement climatique, la pollution, les invasions biologiques, la surexploitation des ressources et la destruction des habitats (Bellard et al., 2022; Jaureguiberry et al., 2022). Les changements globaux altèrent la biodiversité au sein de tous

Ecosystèmes d'eau douce et changements globaux

les écosystèmes (Bellard et al., 2022; Jaureguiberry et al., 2022) ; néanmoins, les écosystèmes d'eau douce sont tout particulièrement impactés (Albert et al., 2021; Dudgeon, 2019; Su et al., 2021). En effet, les populations des espèces présentes dans les eaux continentales connaissent un déclin plus important que celles retrouvées dans les écosystèmes terrestres et marins (Dudgeon, 2019; Harrison et al., 2018). Cette observation peut amplement s'expliquer par le fait que les activités anthropiques ont particulièrement impacté les écosystèmes d'eau douce, notamment par la dégradation des habitats et la fragmentation de leur connectivité naturelle avec la construction de barrages (Brauer et Beheregaray, 2020), la modification de l'utilisation des sols (Dudgeon, 2019), la pollution des eaux (Amoatey et Baawain, 2019) ou encore par l'introduction d'espèces non-natives (Strayer, 2010). Le changement climatique (Scheffers et al., 2016; Woodward et al., 2010) et la surexploitation (Allan et al., 2005) sont également des menaces omniprésentes dans les écosystèmes d'eau douce. Bien souvent, ces menaces ne sont pas indépendantes les unes des autres (Dudgeon, 2019), et leurs interactions peuvent parfois amplifier leurs effets (e.g., Strayer, 2010; Wang et al., 2019). Leurs effets cumulés sont d'ailleurs identifiés comme étant une menace émergente très préoccupante du fait de son imprévisibilité (Reid et al., 2019). Par exemple, l'effet simultané du changement climatique, de la fragmentation des habitats et des invasions biologiques peut impacter les communautés de poissons et induire une importante réorganisation (Kuczynski et al., 2018). Ainsi comprendre comment la biodiversité répond à diverses pressions anthropiques est un enjeu majeur.

Bien que les eaux douces de surface ne représentent qu'une infime partie de la surface planétaire (i.e. < 1 % selon Strayer et Dudgeon, 2010), elles concentrent une part importante de la biodiversité globale (Balian et al., 2008; Dudgeon et al., 2006), et les services écosystémiques qui en découlent ont une contribution importante à l'économie mondiale (Costanza et al., 2014; de Groot et al., 2012). Leur valeur sanitaire, culturelle, scientifique et éducative est également inestimable (Albert et al., 2021). Par exemple, les eaux continentales participent à l'épuration de l'eau, à la protection contre les inondations, au cycle des nutriments, fournissent de l'eau pour les besoins domestiques, industriels et agricoles et fournissent également de la nourriture, notamment des protéines animales sous forme de poissons (Rinke et al., 2019). Ainsi, les eaux continentales se posent en véritable attracteur et concentrent également près de 80% de la population humaine (Green et al., 2015). Cette

Le rôle écologique, économique et sociologique des poissons

appropriation des eaux continentales pour les besoins humains croissants et leur dégradation menacent l'incroyable biodiversité qu'abrite ces écosystèmes fragiles (Lundberg et al., 2000) et compromettent l'intégrité écologique de ces écosystèmes et les services qu'ils fournissent (Dodds et al., 2013; Rinke et al., 2019; Vörösmarty et al., 2010). Au cours des dernières décennies, la détérioration des écosystèmes aquatiques et les conséquences écologiques associées sont devenues un des défis mondiaux majeurs faisant l'objet d'un nombre croissant de travaux de recherche (Aznar-Sánchez et al., 2019; Harrison et al., 2018, 2010). Ainsi, une gestion plus efficace des ressources et des écosystèmes d'eau douce doit figurer parmi les plus grandes priorités de l'humanité (Albert et al., 2021; Green et al., 2015).

1.2 Le rôle écologique, économique et sociologique des poissons

Les poissons d'eau douce font partie des groupes de vertébrés les plus diversifiés (Balian et al., 2008) et représentent un quart des vertébrés de la planète, soit environ 50 % des espèces de poissons (~18000 espèces) actuellement décrites (Helfman et al., 2009). Bien que les poissons fassent partie des organismes les plus charismatiques et les plus étudiés vivant en eau douce, leur diversité unique fait que le nombre exact d'espèces de poissons existantes est encore à déterminer (Lévêque et al., 2008) et plus de 5000 espèces ont été découvertes au cours des 30 dernières années (Nelson et al., 2016). Ainsi les écosystèmes d'eau douce qui les abritent, concentrent une part étonnante importante de la biodiversité à l'échelle globale (Balian et al., 2008; Dudgeon et al., 2006) et ce au sein d'une surface réduite à l'échelle planétaire. Les poissons représentent d'ailleurs la composante dominante de la faune vertébrée en eau douce (Near et al., 2012), et ont colonisé la quasi-totalité des eaux continentales (Dudgeon et al., 2006). Ils jouent un rôle fondamental au sein des écosystèmes où ils sont présents, et représentent le socle de nombreux services écosystémiques. Pour commencer, ils fournissent des services dits fondamentaux car ils permettent le maintien du fonctionnement des écosystèmes et leur résilience (Holmlund et Hammer, 1999). Ensuite, ils fournissent également des services dérivés des services fondamentaux, qui eux répondent à des demandes humaines (Holmlund et Hammer, 1999). Par exemple, ils fournissent une large part des protéines provenant des milieux aquatiques (Boyd et al., 2022) à l'échelle mondiale, et soutiennent des activités économiques telles que les pêcheries commerciales, récréatives et artisanales ou encore l'aquaculture. Au-delà de leur dimension économique et sociale, les

Le rôle écologique, économique et sociologique des poissons

communautés de poissons, de par leur diversité et leur abondance, jouent un rôle structurant majeur au sein des réseaux trophiques, dans la régulation des cycles de nutriments et dans le maintien physique des habitats (Holmlund et Hammer, 1999). Un exemple emblématique est celui des salmonidés qui provoquent de la bioturbation dans les cours d'eau pendant leur reproduction (construction des nids). Par cette bioturbation, ils créent et maintiennent ainsi leur propre habitat (Montgomery et al., 1996). Actuellement, le concept de services écosystémiques, qui encourage une vision utilitariste de la biosphère, est remis en question, notamment dans le cas des eaux continentales, étant donné qu'il existe un biais naturel en faveur des services liés à la pêche (Obregón et al., 2018; Olden et al., 2020). En effet, une large gamme de services dits culturels sont difficilement quantifiables et possèdent une dimension spirituelle et éducative inestimable. Par exemple, certaines parties des poissons peuvent être utilisées par la médecine pour leurs propriétés curatives (e.g., la peau, les écailles et les os) ou bien encore comme instruments et bijoux (Olden et al., 2020). Par conséquent, la notion d'apport de la nature à l'Homme (« *Nature's Contribution to People* ») a fait son apparition (Díaz et al., 2018). Cette approche tend à mettre en avant le rôle omniprésent de la culture dans la définition de tous les liens qui unissent l'Homme à la nature (Díaz et al., 2018). De plus, cette approche permet aussi de mettre en avant le rôle des diverses sources de connaissances locales et indigènes comme vecteurs d'amélioration des évaluations des services écosystémiques et offre une dimension plus spirituelle à ces derniers (Díaz et al., 2018). Dans ce cadre, les poissons ne sont plus uniquement des produits de consommations ou des sources de revenus, mais sont également une source de curiosité et d'apprentissage.

De par leur distribution et leur diversité, les poissons ont un fort pouvoir de structuration économique, sociale et écologique (Lynch et al., 2016). Tout d'abord, à l'échelle individuelle, ils participent à la sécurité alimentaire de nombreuses populations dans les pays en voie de développement (Welcomme et al., 2010), ainsi qu'à leur sécurité économique et leur autonomisation par le biais notamment des pêches et de l'aquaculture (FAO, 2014). À l'échelle de la société, les poissons jouent également un rôle dans de nombreuses cultures où ils sont considérés comme sacrés (Weeratunge et al., 2014) et supportent de nombreuses activités de loisir dont la plus populaire demeure la pêche récréative (Cooke et Cowx, 2004). Au niveau environnemental, leur biodiversité tant au niveau des espèces que des populations, permet de limiter les conséquences des perturbations grâce à une résilience plus importante

Le rôle écologique, économique et sociologique des poissons

des écosystèmes lorsque leur diversité est préservée (Lynch et al., 2016). Or, chaque continent possède une faune de poissons d'eau douce quasiment unique issue du résultat d'anciennes barrières physiques (e.g., glaciers) qui ont perturbé la dispersion des poissons par le passé, ainsi que leurs différentes adaptations à la température (Berra, 2001). Cette diversité trouve aussi son origine dans l'hétérogénéité des habitats qu'offrent les eaux douces et dans l'isolement géographique des différentes masses d'eau. Les exemples de radiations sont donc nombreux chez les poissons d'eau douce et leur spéciation peut être particulièrement rapide (Magurran, 2009). En effet, une des spéciations les plus connues est celle des cichlidés dans les grands lacs africains (Seehausen, 2006). Le fort niveau d'endémisme chez les poissons d'eau douce (Tedesco et al., 2017) illustre et alarme sur le besoin urgent de conserver leur biodiversité tant à l'échelle de l'espèce qu'individuelle (Lynch et al., 2016) et dont la perte pourrait être préjudiciable pour la biodiversité à l'échelle globale, y compris pour l'Homme.

Les poissons sont l'une des ressources renouvelables les plus précieuses, mais leurs populations sont des plus menacées. À titre d'exemple, les poissons d'eau douce comptent parmi les vertébrés les plus menacés d'Europe (Freyhof et Brooks, 2011) et près d'un tiers d'entre eux sont menacés d'extinction à l'échelle mondiale (Hughes, 2021). Les écosystèmes d'eau douce étant considérés comme les plus menacés de la planète (Dudgeon et al., 2006), les communautés de poissons d'eau douce y subissent de plein fouet les multiples menaces issues des changements globaux. Bien que l'érosion de la biodiversité affecte tous les taxons, les poissons sont particulièrement susceptibles car bon nombre d'entre eux sont des espèces rares avec par conséquent des populations aux effectifs restreints (Magurran, 2009) plus sensibles aux changements environnementaux. Cette incroyable biodiversité de poissons se retrouve également dans leurs stratégies écologiques qui sont diverses et très variées (Winemiller et Rose, 2011). De plus, les poissons sont des organismes ectothermes, ce qui signifie qu'ils dépendent de leur environnement pour réguler leur chaleur interne, ils sont donc particulièrement sensibles aux changements de température (Comte et al., 2013; Gunderson et Stillman, 2015; Heino et al., 2009). Ainsi, de par leur physiologie, leur diversité de milieu de vie et d'écologie, et parce qu'ils occupent un rôle central dans les écosystèmes d'eau douce, les poissons sont de précieux indicateurs des effets des changements globaux et de l'état écologique des écosystèmes d'eau douce (e.g., Argillier et al., 2013). Par conséquent, comprendre l'effet des perturbations sur les communautés de poissons et leurs futures

Les communautés de poissons face aux changements globaux

distributions est essentiel pour optimiser la conservation de ces espèces et pérenniser les services qu'ils fournissent.

1.3 Les communautés de poissons face aux changements globaux

Les changements globaux redessinent profondément les patrons de biodiversité des poissons. Tout d'abord, le changement climatique modifie directement et indirectement la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes des eaux douces du monde entier (Jeppesen et al., 2010; Woodward et al., 2010). Ces modifications de structure de communautés sont liées à des changements dans la distribution des espèces (Parmesan et Yohe, 2003) par migration des espèces d'eau froide (e.g., Comte et Grenouillet, 2013), et des changements dans les traits d'histoire de vie des poissons, en particulier liés à leur taille corporelle (Daufresne et al., 2009; Gardner et al., 2011). De plus, dans les milieux dulçaquicoles, la connectivité entre les habitats est également primordiale pour les communautés de poissons, car elle permet la migration des espèces que ce soit pour échapper au réchauffement des eaux ou bien pour effectuer leur cycle de vie ou leur reproduction. Or, la construction massive de barrages provoque une rupture physique de cette connectivité et coupe les voies naturelles de migrations et de mouvements (Dudgeon, 2019), ce qui augmente l'isolement des populations et crée des pièges écologiques (Ohms et al., 2022). Au-delà du déclin des populations sauvages, ces deux pressions peuvent aussi avoir des conséquences importantes sur l'état de santé des poissons. En effet, le réchauffement des eaux induit un effet sur l'émergence de maladies chez les poissons (Marcos-López et al., 2010) et l'isolement des populations par des barrières physiques engendrent également des conséquences sur la génétique des populations, avec la perte de certains génotypes qui, à plus long-terme, peut affecter la résilience des communautés (Brauer et Beheregaray, 2020; Junge et al., 2014; Van Leeuwen et al., 2018). Les espèces invasives représentent aussi une menace importante à tous les niveaux d'organisation biologique (Cucherousset et Olden, 2011), mais aussi d'un point de vue économique (Gozlan et al., 2010). En effet, les poissons sont parmi les espèces les plus fréquemment introduites dans les écosystèmes d'eau douce en raison de leur forte association avec les activités humaines (Copp et al., 2005; García-Berthou et al., 2005). Les effets des invasions biologiques de poissons d'eau douce comprennent la perte de biodiversité et l'homogénéisation biotique (Olden, 2006; Rahel, 2000), mais aussi l'hybridation entre

Les communautés de poissons face aux changements globaux

espèces natives et non-natives (Allendorf et al., 2001; Cucherousset et al., 2008). De plus, l'identité taxonomique et les caractéristiques biologiques des espèces non-natives sont non-aléatoires (Strayer, 2010), elles sont en moyenne plus grosses comparées aux espèces natives (Blanchet et al., 2010; Toussaint et al., 2018) et sont souvent des espèces prédatrices (Eby et al., 2006) du fait de la relation positive globale entre taille du corps et position trophique (Dantas et al., 2019; Layman et al., 2005; Romanuk et al., 2011). Le nombre d'espèces non-natives dans les écosystèmes va augmenter dans le futur et leur gestion va être d'autant plus difficile car les invasions biologiques refaçonnent des écosystèmes uniques par les changements de composition des communautés qu'elles induisent et qui se répercutent à terme dans le fonctionnement des écosystèmes (Strayer, 2010).

Toutes ces menaces induisent un déclin des populations de poissons et changent les patrons de biodiversité à l'échelle globale, notamment la structure des communautés et des réseaux trophiques. Cependant, ces perturbations n'impactent pas de la même manière tous les groupes de poissons. Par exemple, les espèces migratrices sont particulièrement impactées par la perte de connectivité des milieux (Liermann et al., 2012) alors que les espèces de grandes tailles sont particulièrement affectées par le changement climatique (Daufresne et al., 2009). Bien que les introductions d'espèces tendent à privilégier les espèces de grandes tailles, elles induisent une déstabilisation des communautés et des réseaux trophiques (Eby et al., 2006). Par conséquent, toutes ces pressions sont susceptibles d'impacter la structure des communautés de poissons avec la perte d'espèces à haute valeur marchande, spirituelle et environnementale, telles que les espèces migratrices, les poissons d'eau froide ou encore les espèces prédatrices. De plus, bien que les communautés de poissons soient assez uniques entre les continents, il s'avère que la richesse taxonomique (i.e., le nombre d'espèce) se concentre au niveau des zones tropicales (Toussaint et al., 2016) qui correspondent également aux pays en cours de développement économique. Les changements globaux impactent ainsi de manière disproportionnelle ces zones de points chauds de biodiversité qui sont également les zones avec une pauvreté accrue. Cependant, l'érosion globale de la biodiversité implique une vulnérabilité générale des assemblages de poissons et cette vulnérabilité est même plus forte au sein des régions tempérées (Toussaint et al., 2016). Cette modification des patrons de biodiversité et ce déclin général des populations de poissons semblent également entraîner

La pêche récréative en eaux douces, un service écosystémique multiple

un changement des points chauds des services rendus par les communautés de poissons et, au vu de l'impact non égal et disproportionné de ces changements, certains services écosystémiques vont être plus durement impactés.

1.4 La pêche récréative en eaux douces, un service écosystémique multiple

Les ressources halieutiques mondiales sont confrontées à un certain nombre de menaces, principalement attribuées à l'exploitation commerciale (Hilborn et al., 2003; Jackson et al., 2001; Pauly et al., 2003). Les effets de la pêche commerciale sur les stocks de poissons marins (Reynolds et al., 2001) et leurs écosystèmes (Lockwood, 2000) sont bien documentés. Cependant, les pêcheries commerciales et récréatives en eau douce ont souvent été négligées lors de ces études sur l'impact des pêches (Arlinghaus et al., 2002; Post et al., 2002). L'amélioration de la compréhension de l'impact des pêches sur les ressources naturelles est primordiale mais limitée en eau douce. En milieu marin, il a été mis en évidence que la surpêche menace la durabilité de cette activité, mais dans le cas des pêches en eau douce, les menaces identifiées sont principalement liées au changement climatique ou à la destruction des habitats (Beard et al., 2011; Cooke et al., 2014). La surexploitation par la pêche, qu'elle soit commerciale, artisanale ou récréative, est également présente dans les écosystèmes d'eau douce, bien qu'elle ait été pendant longtemps ignorée ou sous-évaluée en comparaison avec la pêche en milieu marin (Allan et al., 2005; Cooke et al., 2016). Pourtant, les pêches en eau douce représentent une part non-négligeable, à hauteur de 40% en incluant l'aquaculture, de la production mondiale de poissons et se placent ainsi comme étant une activité aux importantes retombées économiques et sociales (Lynch et al., 2016). Cette activité permet d'assurer la sécurité alimentaire en satisfaisant les besoins physiologiques en protéines animales, notamment dans les pays où les revenus des habitants sont faibles, tout en assurant une sécurité économique par les revenus générés par cette activité (Lynch et al., 2016; Welcomme et al., 2010). Les pêcheries dans les eaux continentales peuvent également représenter une émancipation et une prévention de la pauvreté, principalement pour les populations marginalisées (Weeratunge et al., 2014). À l'échelle de la société, les pêcheries et les poissons des eaux douces jouent un rôle fondamental (Weeratunge et al., 2014) et fournissent de nombreux services culturels et récréatifs, mais participent également à la santé et au bien-être humain (Lynch et al., 2016). Cependant, les captures dans les eaux douces

La pêche récréative en eaux douces, un service écosystémique multiple

comptent pour moins de 10%, mais ces chiffres semblent être largement sous-évalués à cause du manque de données fiables (Welcomme et al., 2010) et surtout ne reflètent pas la dynamique et l'importance de cette activité (Bartley et al., 2015; Welcomme et al., 2010). Cette dynamique n'est d'ailleurs pas la même sur tous les continents, avec notamment une intense exploitation des ressources en Asie et en Afrique, qui est plus orientée vers l'aquaculture et la pêche commerciale, alors que, dans les pays industrialisés, les pêcheries d'eau douce sont plus tournées vers une activité de loisir que pour la production de nourriture (Welcomme et al., 2010). La modification des patrons de biodiversité et le déclin généralisé des populations de poissons mettent en péril cette activité aux multiples retombées.

La pêche est un exemple de service écologique difficilement catégorisable, étant donnée qu'elle peut être à la fois considérée comme un service d'approvisionnement car elle permet de se fournir en poissons que ce soit pour de la subsistance ou bien à des fins commerciales, mais également comme un service culturel (Chan et al., 2012) notamment dans le cadre de la pêche récréative où les poissons sont principalement attrapés puis relâchés dans le milieu (Cooke et al., 2018). Cette activité de pêche récréative fait d'ailleurs partie des services écologiques fortement impactés par les changements globaux, et sa persistance et sa durabilité représentent un défi important (Elmer et al., 2017). De manière générale, la pêche récréative a été négligée malgré le fait que le nombre de pêcheurs récréatifs soit actuellement cinq fois plus élevé que le nombre de pêcheurs commerciaux (FAO, 2018). Cela peut s'expliquer par le fait qu'il est communément admis que les pêcheurs récréatifs ont un impact moins important sur les stocks de poissons et les écosystèmes que les pêcheurs commerciaux (Cooke et Cowx, 2006), alors qu'en eau douce la pêche récréative constitue l'utilisation dominante des stocks de poissons sauvages et ce plus particulièrement dans les pays industrialisés (FAO, 2012). Or, les pêcheries récréatives peuvent impacter les milieux aquatiques tout en générant des avantages sociaux et économiques importants (Tufts et al., 2015). En effet, les pêcheurs récréatifs prélèvent une part non-négligeable des poissons et contribuent ainsi à une réduction de l'abondance et de la taille des poissons à des niveaux considérés comme effondrés dans certaines localités (Lewin et al., 2006; Post et al., 2002). De par leur activité de prélèvement, ils peuvent également modifier les réseaux trophiques en ciblant de manière privilégiée les prédateurs, qui sont des poissons considérés comme des trophées de par le défi qu'ils représentent. Cette sélection non-aléatoire des individus peut

Gestions des stocks de poissons et pêche récréative

provoquer des changements évolutifs induits par la pêche et contribuer à la perturbation de l'habitat et de la faune (Lewin et al., 2006). La mobilité des pêcheurs peut être également un facteur de propagation d'organismes non-natifs (Cooke et Cowx, 2006; Lewin et al., 2006), tels que des écrevisses (e.g., Hobbs et al., 1989), des poissons (e.g., Mandrak et Cudmore, 2010) et même des vers de terre (e.g., Keller et al., 2007). Ces impacts viennent s'ajouter aux autres pressions déjà omniprésentes sur les écosystèmes d'eau douce, ce qui menace d'autant plus leur biodiversité et leur productivité (Carpenter et al., 2011). De plus, les impacts de la pêche récréative ne se résument pas qu'aux prélèvements effectués par les pêcheurs, mais comprennent également les activités connexes pour gérer les stocks de poissons. Ainsi, les écosystèmes d'eau douce, notamment quand ils sont gérés pour des activités halieutiques, sont un véritable carrefour où se conjuguent enjeux socio-économiques et écologiques où de nombreux échanges d'organismes, de matériaux et d'énergie s'opèrent, et dont la dynamique est fortement liée aux activités humaines. Ainsi, ils peuvent être considérés comme de véritables méta-socio-écosystèmes (Loreau et al., 2003b; Renaud et al., 2018), où les conflits d'usage entre les différentes parties prenantes sont de plus en plus fréquents (Arlinghaus, 2005). Par conséquent, la réconciliation entre les activités de pêche récréative et les enjeux écologiques est souhaitable car de nombreux problèmes liés à la conservation des poissons d'eau douce profitent également à la qualité des pêcheries et à l'économie qui en découle.

1.5 Gestions des stocks de poissons et pêche récréative

Dans les écosystèmes d'eau douce, il existe plusieurs mesures de gestion qui peuvent être mises en place afin de réconcilier enjeux écologiques face aux déclin des populations et enjeux halieutiques. En effet, de nombreuses stratégies ont été élaborées pour faire face à la pression croissante de la pêche à la ligne et pour protéger ou améliorer les stocks de poissons exploités. Ces diverses stratégies se concentrent sur trois niveaux bien définis pour assurer une bonne productivité des pêcheries, à savoir la gestion i) des pêcheurs et leurs pratiques, ii) des habitats aquatiques et iii) des stocks de poissons (Arlinghaus et al., 2016). La première mesure de gestion est la réglementation des prises ou de toutes autres actions qui limitent le prélèvement des poissons par les pêcheurs. Cette stratégie de gestion vise à diminuer les captures et à gérer la mortalité des individus liée directement à l'activité de pêche et peut s'avérer utile lorsque la mortalité par le prélèvement est élevée ou lorsque les poissons

Gestions des stocks de poissons et pêche récréative

doivent être protégés à certaines tailles stratégiques, tailles dites « refuge » (Arlinghaus et al., 2016; Lewin et al., 2006). Les pêcheurs récréatifs peuvent être considérés comme de véritables apex prédateurs, dont l'activité cible spécifiquement certaines composantes du réseau trophique, en particulier les espèces de poissons prédateurs qui subissent par conséquent une mortalité plus importante (Post et al., 2002). Les pêcheurs exercent également une forte sélection sur les traits d'histoire de vie des individus, notamment sur leur taille (Lewin et al., 2006). En raison de cette pêche aux individus dits « trophées », des réglementations relatives uniquement à la longueur minimale peuvent accroître la sélection sur les individus avec les plus grandes tailles, plutôt représentés par des prédateurs, et donc augmenter leur vulnérabilité. Cette pratique de gestion est donc à mettre en place avec beaucoup de précaution et doit être évaluée dans le cadre d'une approche écosystémique des pêches afin d'en optimiser le régime d'exploitation optimal dans un environnement donné (Kolding et al., 2016). La seconde pratique de gestion se concentre sur la protection, la restauration ou l'amélioration de l'habitat. Actuellement, elle représente la pratique de gestion la moins mise en place et la moins populaire (Klefoth et al., 2023; Sass et al., 2017), probablement en raison de la difficulté de sa mise en œuvre et de la perception des pêcheurs (Arlinghaus et Mehner, 2005). Lorsque cette mesure est utilisée, elle consiste principalement à l'apport d'habitats dits artificiels faits de divers matériaux (Bolding et al., 2004). Cette gestion de l'habitat est principalement utilisée pour augmenter le potentiel de production des masses d'eau avec, par exemple, la création de substrats de frai ou d'habitats littoraux (Radinger et al., 2023) qui constituent un habitat essentiel pour les poissons mais qui ont tendance à être détruits par les activités humaines. Cette pratique est particulièrement coûteuse et peut échouer, en particulier si les habitats améliorés ne sont pas suffisamment étendus ou bien si l'identification des principaux goulots d'étranglement qui sont essentiels dans le cycle de vie d'un organisme ne sont pas bien identifiés (Palmer et al., 2010). Cependant, cette pratique est intéressante car elle permet une gestion dite écosystémique et est par conséquent plus intégrative que les mesures traditionnelles axées généralement sur une seule espèce. Elle permet également de prendre en considération les interconnexions entre les espèces, leur environnement et les pêcheurs (Delacámara et al., 2020). La troisième stratégie de gestion est le repeuplement. Cette pratique, qui est particulièrement appréciée des pêcheurs (Klefoth et al., 2023), consiste à lâcher des poissons sauvages ou issus de pisciculture afin d'augmenter les stocks de poissons dans un environnement donné (Cowx, 1994; Lorenzen et al., 2012). Le

Repeuplement, une pratique de gestion aux multiples facettes et effets

terme repeuplement regroupe ici les termes de rempoissonnement et de réensemencement que l'on peut trouver dans la langue française, et ce afin de coller au mieux au terme « stocking » issu de l'anglais. Le repeuplement peut être une stratégie payante et utile dans des situations où le recrutement naturel fait défaut, ou bien dans des situations où des populations d'espèces cibles ont disparu et doivent être rétablies (Arlinghaus et al., 2016). Bien que cette pratique soit largement répandue (Lorenzen, 2014) pour gérer les poissons d'eau douce, elle peut se révéler coûteuse pour les gestionnaires et son efficacité est parfois décriée ou bien inconnue faute de manque de suivis (Aas et al., 2018). En effet, il n'existe pas de données robustes sur les pratiques de repeuplements des gestionnaires (Aas et al., 2018), ce qui rend l'évaluation et le suivi de ces pratiques complexe (Cucherousset et al., 2021; Hunt et Jones, 2018). Cependant, le nombre de poissons repeuplés chaque année dans le monde est colossal (Cucherousset et al., 2021; Halverson, 2008; Hunt et Jones, 2018; Lorenzen, 2014). A titre d'exemple, la France compte 1.4 millions de personnes pratiquant la pêche récréative et, pour répondre à leur demande, les gestionnaires des associations agréées pour la pêche et la protection du milieu aquatique (AAPPMA) investissent en moyenne 65 % de leur budget annuel dans le repeuplement (Cucherousset et al., 2021). Cela représente plus de 2000 tonnes et plus de 90 millions d'individus repeuplés chaque année, appartenant à 22 espèces (Cucherousset et al., 2021). Il est donc crucial de mieux appréhender l'efficacité mais aussi les effets indésirables potentiels d'une telle pratique de gestion largement répandue.

1.6 Repeuplement, une pratique de gestion aux multiples facettes et effets

La pratique du repeuplement est difficile à quantifier et ses effets sont difficiles à évaluer par manque de suivi, mais aussi par le fait que les décisions en matière de pêche récréative sont prises au sein d'un système complexe qui implique de multiples acteurs et institutions décisionnelles ayant des objectifs souvent contradictoires et des notions concurrentes des problèmes autour du déclin des stocks de poissons (Arlinghaus, 2006). En effet, les écosystèmes d'eau douce représentent des socio-écosystèmes particulièrement complexes avec à la fois des enjeux sociaux et écologiques. Ces écosystèmes subissent une pression anthropique croissante, notamment de la part des usagers récréatifs tels que les pêcheurs à la ligne, mais cette demande grandissante impacte en retour la durabilité des services récréatifs fournis. Comme évoqué précédemment, les pêcheurs à la ligne apprécient les défis

Repeuplement, une pratique de gestion aux multiples facettes et effets

de pêche et les poissons trophées (Lewin et al., 2006) et ciblent généralement les individus de grande taille tels que les prédateurs supérieurs (Eby et al., 2006). Les décideurs tentent souvent de répondre à ces attentes (Birdsong et al., 2021) en maintenant des taux de capture élevés et des poissons de grande taille dans le milieu dont ils ont la gestion (Arlinghaus et al., 2020), en repeuplant des individus correspondant à ces critères. Cependant, bien que les pratiques de repeuplement soient principalement effectuées dans un but halieutique (Aprahamian et al., 2003; Cowx, 1994), elles peuvent également être tournées vers des fins de conservation d'espèce (Cowx, 1994; Roques et al., 2018) ou bien encore vers des fins de biomanipulation (Jeppesen et al., 2012; Lathrop et al., 2002). Lorsque les individus sont relâchés plutôt à des fins halieutiques, ils peuvent également être différenciés selon leur statut (natif ou non-natif) (Holmlund et Hammer, 2004). On différenciera ainsi deux principales stratégies de repeuplement, à savoir le repeuplement dit d'amélioration ou de supplémentation lorsque des espèces natives sont repeuplées pour maintenir ou améliorer des pêcheries existantes (Claussen et Philipp, 2022; Cowx, 1994) et un repeuplement dit d'introduction lorsque des espèces non-natives sont repeuplées pour créer des nouvelles opportunités de pêche (Cowx, 1994; Eby et al., 2006). Les individus relâchés peuvent également l'être à différents stades de leur vie et pas uniquement lorsqu'ils sont sexuellement matures ou considérés comme des adultes (Gerdeaux, 2004), bien que le lâché de poissons déjà adultes puisse permettre une capture directe par les pêcheurs à la ligne. Selon les conditions dans lesquelles le repeuplement est réalisé, cette pratique de repeuplement peut s'avérer être une méthode particulièrement rentable d'un point de vue économique pour les gestionnaires. Néanmoins, son efficacité est le plus souvent inconnue, et peut parfois être économiquement inutile, écologiquement nuisible et conduire à une perte irréversible de biodiversité (Fujitani et al., 2016). En effet, le repeuplement et le transfert illégal de poissons entre les écosystèmes d'eau douce (Johnson et al., 2009) sont classés parmi les principales menaces pour la biodiversité des poissons d'eau douce (Freyhof et Brooks, 2011).

La gestion des stocks de poissons par le repeuplement s'inscrit directement dans un enjeu global de conservation et une des principales préoccupations liées aux activités de repeuplement concerne l'impact sur la diversité génétique des populations sauvages (Aprahamian et al., 2003), notamment chez les salmonidés qui représentent des espèces

Repeuplement, une pratique de gestion aux multiples facettes et effets

particulièrement et historiquement repeuplées. En effet, le risque d'extinction par hybridation provient des espèces activement gérées qui sont intentionnellement relâchées dans les habitats natifs (Todesco et al., 2016). Parmi les cas les plus marquants, on peut citer le repeuplement de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) qui engendre une érosion génétique des populations natives de truites fardées (*Oncorhynchus clarkii*) au Canada (Rubidge et Taylor, 2004). De manière générale, le repeuplement peut induire des conséquences néfastes pour les populations sauvages et à différents niveaux d'intégration (Cowx, 1999). En premier lieu, il peut y avoir une perte de diversité génétique liée à l'hybridation, mais aussi à cause de la faible diversité génétique des stocks utilisés pour repeupler (Krieg et Guyomard, 1985), une réduction du succès reproducteur et le transfert de maladies. De plus, les flux de gènes provenant des poissons de pisciculture ont tendance à homogénéiser la structure génétique des populations sauvages (Eldridge et al., 2009) et à réduire la capacité de ces populations sauvages à s'adapter aux changements de conditions environnementales (McGinnity et al., 2009). En plus des variations génétiques, les poissons provenant d'écloserie peuvent manifester des variations comportementales importantes, notamment dans le comportement alimentaire (Huntingford, 2004) et une agressivité plus forte pour répondre aux attentes des pêcheurs à la ligne. Ainsi, bien que l'histoire de la domestication des poissons d'eau douce soit relativement récente en comparaison avec les autres histoires de domestication animale, il existe une différenciation entre les poissons sauvages et domestiqués et cette différenciation est d'autant plus forte lorsque le niveau de domestication augmente (Teletchea et Fontaine, 2014). Ainsi l'impact de la domestication sur la génétique et le phénotype des poissons est conséquent et démontre que même l'introduction de poissons natifs peut affecter tous les niveaux de l'organisation biologique allant du gène à l'écosystème (Cucherousset et Olden, 2020). Par conséquent, le repeuplement d'espèces natives hautement domestiquées comme les salmonidés peut s'apparenter à du repeuplement d'introduction, mais son effet demeure largement négligé et inexploré, bien qu'à l'échelle globale ces introductions d'individus puissent dépasser l'impact des introductions d'espèces non-natives (Buoro et al., 2016). Au niveau mondial, l'introduction et la pérennisation de poissons non-natifs pour améliorer l'expérience de pêche récréative à travers la pratique de repeuplement, est un phénomène répandu et qui préoccupe de plus en plus par ces effets parfois irréversibles qui entraînent des pertes économiques massives (Pejchar et Mooney, 2009; Pimentel et al., 2001). Comme

Quantification des effets du repeuplement sur les communautés piscicoles

précédemment pour le repeuplement d'individus natifs, l'introduction d'espèces non-natives peut avoir des impacts à différents niveaux de l'organisation biologique (Cucherousset et Olden, 2011) et ces impacts peuvent aller jusqu'à l'extinction d'espèces indigènes et une homogénéisation biotique. Bien que les communautés de poissons soient soumises à une série de pressions anthropiques, les changements récents de la composition des communautés de poissons sont mieux expliqués par les échanges de poissons liés à la pêche que par les changements climatiques car ces échanges engendrent une augmentation de la similarité taxonomique entre les communautés à l'échelle régionale (Cazelles et al., 2019). Bien que les pratiques de repeuplement n'aient pas toujours les résultats escomptés en terme d'amélioration des stocks (e.g., Daupagne et al., 2021), l'introduction d'individus natifs domestiqués ou bien provenant d'espèces non-natives (eux aussi domestiqués), peut avoir des conséquences importantes à tous les niveaux biologiques. Il est donc nécessaire de repenser le long engouement pour la pratique du repeuplement et mieux appréhender les effets de cette pratique pour en optimiser les effets bénéfiques dans un contexte de conservation et de restauration des populations de poissons.

1.7 Quantification des effets du repeuplement sur les communautés piscicoles

Les poissons ciblés par la pêche récréative sont généralement plus grands, possèdent une plus grande espérance de vie et ont un niveau trophique plus élevé que les poissons non ciblés (Cazelles et al., 2019; Donaldson et al., 2011). Par conséquent, les individus repeuplés, natifs ou non-natifs, peuvent impacter la structure des communautés réceptrices car leurs caractéristiques biologiques et écologiques, qui répondent aux attentes des pêcheurs récréatifs (Birdsong et al., 2022, 2021), peuvent avoir un fort effet structurant sur le reste des individus composant la communauté. L'introduction d'espèces non-natives a depuis longtemps posé question, notamment avec l'exemple emblématique de l'introduction de la perche du Nil (*Lates niloticus*) dans le lac Victoria qui a mené à l'extinction de nombreuses espèces endémiques (Witte et al., 1992). Ainsi, l'impact des espèces non-natives fait l'objet de nombreuses recherches notamment pour comprendre comment ces introductions redessinent les patrons de biodiversité non seulement d'un point de vue taxonomique mais aussi fonctionnel (Blanchet et al., 2010; Sagouis et al., 2015; Shuai et al., 2018; Toussaint et al., 2018). Cependant, la question relative au repeuplement d'espèces indigènes a pendant

Quantification des effets du repeuplement sur les communautés piscicoles

longtemps été ignorée (Champagnon et al., 2012) et demeure largement inexplorée alors que ces impacts sont au moins aussi importants que ceux induits par les espèces non-natives (Buoro et al., 2016). En introduisant un grand nombre d'individus ayant des caractéristiques biologiques et écologiques différentes, le repeuplement pourrait jouer un rôle important dans la composition et la structuration des communautés de poissons mais ces effets restent à quantifier notamment en capturant plus que de simples changements de composition taxonomique.

Au cours des deux dernières décennies, les preuves d'un lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes se sont multipliées (Cardinale et al., 2012; Duffy, 2009; Loreau et al., 2003a), et la diversité fonctionnelle, i.e., la diversité des rôles écologiques joués par les organismes, est apparue très tôt comme étant une composante essentielle de la biodiversité (Petchey et Gaston, 2006; Tilman et al., 1997). La quantification de la diversité fonctionnelle se base généralement sur des approches utilisant les traits dits fonctionnels (Violle et al., 2007), qui décrivent diverses fonctions écologiques. Par exemple, chez les poissons, ces fonctions peuvent être évaluées pour la mobilité, la prédation ou bien encore via les traits d'histoire de vie pour en apprendre plus sur la reproduction et les stratégies évolutives (Villéger et al., 2017). Les traits fonctionnels peuvent être décrits par des variables continues, généralement pris à l'échelle individuelle (Laliberté et Legendre, 2010), soit par des variables discrètes, généralement extraites de la littérature et mesurées à l'échelle de l'espèce (Mouillot et al., 2014). Les traits fonctionnels permettent de calculer une série d'indices décrivant les multiples facettes de la diversité fonctionnelle pour une ou plusieurs communautés données (Mouchet et al., 2010). Parmi ces indices, la richesse fonctionnelle, qui représente l'ensemble des rôles écologiques occupés pour un assemblage de poissons donné, et la régularité fonctionnelle, qui représente la régularité de distribution des rôles écologiques au sein de ce même assemblage, sont les plus couramment utilisées (Petchey et Gaston, 2006). D'autres indices tels que la divergence fonctionnelle, la dispersion fonctionnelle, la spécialisation fonctionnelle et l'originalité fonctionnelle existent également (Mouillot et al., 2013), pour permettre d'approfondir la compréhension des processus qui façonnent les communautés. L'approche fonctionnelle est particulièrement adaptée pour mesurer les réponses à de multiples pressions et a d'ailleurs démontré son intérêt dans le cadre des

Quantification des effets du repeuplement sur les communautés piscicoles

pêcheries marines (Martins et al., 2012; McLean et al., 2019b). À notre connaissance, elle n'a pas été utilisée dans le cadre du repeuplement et ce malgré le fait que l'introduction d'espèces non-natives puisse modifier la structure fonctionnelle des communautés de poissons d'eau douce (Toussaint et al., 2018), par exemple en augmentant la diversité des stratégies écologiques présentes dans une communauté (i.e., richesse fonctionnelle, Figure 1.1) ou la proportion d'individus avec des stratégies écologiques extrêmes.



Figure 1.1 Schéma représentant la richesse fonctionnelle d'une communauté de poissons composées de trois espèces selon deux traits fonctionnels, avant repeuplement et après repeuplement. Ici, nous sommes placés dans le cadre d'un repeuplement d'introduction, qui implique donc le lâché d'une espèce non-native et qui dans ce cas augmente la diversité des stratégies écologiques (i.e., la richesse fonctionnelle) de la communauté de poissons.

Parmi les traits fonctionnels, la taille corporelle des organismes apparaît comme étant l'un des traits les plus importants car il intègre de nombreuses fonctions écologiques liées à la physiologie (respiration, croissance, etc.), la survie ou encore la prédation, et cela est particulièrement vrai au sein des écosystèmes aquatiques (Hildrew et al., 2007; Woodward et al., 2005). Ainsi, la taille corporelle peut être considérée comme un trait « synthétique » (Woodward et al., 2005) à la fois simple à mesurer, mais également porteur de nombreuses informations écologiques. De plus, la taille des organismes est distribuée de manière non-aléatoire au sein des communautés et traduit le concept de pyramide trophique ou pyramide des biomasses (Elton, 1927; Trebilco et al., 2013). En conséquence, le spectre de taille qui correspond à la relation entre l'abondance des organismes et leur taille corporelle respective se traduit souvent par une relation linéaire négative (Trebilco et al., 2013) et intègre des processus qui se déroulent à l'échelle des communautés et des écosystèmes (Heneghan et al., 2019). Tout d'abord, la pente de cette relation qui décrit la distribution à travers la communauté et permet d'étudier les interactions entre les prédateurs en indiquant l'efficacité

Quantification des effets du repeuplement sur les communautés piscicoles

de transfert d'énergie (Blanchard et al., 2009; Heneghan et al., 2019). Ensuite, l'élévation de cette relation, qui correspond à l'ordonnée à l'origine (issu de l'anglais « intercept ») (Sprules et Barth, 2016), représente la capacité d'accueil d'un écosystème (Heneghan et al., 2019; Murry et Farrell, 2014). Pour finir, la linéarité de la pente du spectre de taille traduit la régularité de la structure en taille d'une communauté, à travers les différences composantes de cette communauté (Heneghan et al., 2019). Ces différentes métriques pourraient être intéressantes dans le cadre de l'étude des impacts du repeuplement, car la structure en taille d'une communauté est sensible aux pressions anthropiques (Petchey et Belgrano, 2010). L'étude des changements de spectre de taille a déjà démontré son intérêt dans le cadre des pêcheries en milieu marin (e.g., Zgliczynski et Sandin, 2017), mais également dans le cadre du repeuplement en milieu lacustre (Daupagne et al., 2021). En effet, l'ajout souvent important d'individus de grande taille, peut par exemple provoquer un changement de pente, qui la rendrait moins négative car la proportion d'individus de grande taille augmenterait dans la communauté (Figure 1.2). Cependant, les résultats de l'étude de Daupagne et al. (2021) n'ont pas révélé d'effets significatifs des activités de repeuplement sur la pente du spectre de taille et son élévation. Cela peut notamment s'expliquer par le fait que les activités de repeuplement ont été étudiées de manière non-continue et aussi le fait que la pression de pêche exercée a potentiellement compensée l'effet additif des lâchés de poissons dans les milieux.



Figure 1.2 Schéma représentant la pente du spectre de taille d'une communauté de poissons, avant repeuplement et après repeuplement. Ici, nous nous sommes placés dans le cadre d'un repeuplement d'une espèce de grande taille, qui dans ce cas, fait diminuer la valeur de la pente par le biais d'une augmentation de la proportion des individus de grande taille comparés aux individus de plus petite taille dans la communauté.

Repeuplement et écosystèmes lacustres

1.8 Repeuplement et écosystèmes lacustres

Les écosystèmes lacustres représentent 90% des eaux douces de surface à l'échelle globale (Shiklomanov et Rodda, 2004) et les lacs sont la source de nombreux enjeux économiques, sanitaires et sociaux (Reynaud et Lanzanova, 2017). En effet, les lacs fournissent de multiples services écosystémiques essentiels qui comprennent l'approvisionnement en eau pour les besoins domestiques, agricoles ou industriels, en nourriture avec la production de ressources alimentaires telles que les poissons, en énergie avec l'hydroélectricité, mais aussi des services qui participent à la lutte contre les inondations, la rétention des polluants et des nutriments, et la régulation du climat (Allan et al., 2017; Baron et al., 2002; Tranvik et al., 2009). Les lacs sont également des voies privilégiées pour la navigation de plaisance et le transport de marchandises et concentrent aussi de nombreuses activités de loisir (Allan et al., 2017; Steinman et al., 2017; Sterner et al., 2020) telles que la pêche récréative. Or, ces multiples services dépendent directement de l'intégrité écologique des lacs (Baron et al., 2002) et de l'incroyable biodiversité qu'ils abritent. Mais les lacs sont particulièrement vulnérables aux changements globaux (Dudgeon, 2019; Smol, 2019) et leur biodiversité s'en retrouve sérieusement menacée (Albert et al., 2021; Reid et al., 2019). De plus, les lacs et les communautés qu'ils hébergent possèdent un fort pouvoir intégrateur des perturbations et sont par conséquent des sentinelles efficaces pour suivre ces différents changements (Moser et al., 2019; Williamson et al., 2008).

Les lacs englobent une grande diversité de conditions environnementales liée à la diversité d'origine (naturelle ou artificielle) et, malgré cette diversité, ils ont pour points communs de posséder des frontières écologiques claires et sont répliqués dans l'espace (Loewen, 2023). Compte tenu de ces caractéristiques et de leur grande diversité, les lacs sont bien placés pour servir de systèmes modèles susceptibles de faciliter la compréhension de l'impact des changements globaux sur les systèmes biologiques, de l'échelle locale à globale (Loewen, 2023; Morris et al., 2022). De nombreux taxons tels que les algues, le zooplancton, les invertébrés et les poissons ont d'ores et déjà été utilisés en tant que bioindicateurs pour renseigner sur la santé ou l'intégrité des lacs et continuent d'être activement étudiés notamment dans le contexte européen de la Directive Cadre sur l'Eau (Derot et al., 2020; Pastorino et al., 2020; Phillips et al., 2013; Pont et al., 2021; Vitecek et al., 2021). Cette

Objectifs de la thèse

l'intégrité des lacs a été particulièrement évaluée à travers des mesures sur les communautés de poissons (O'Brien et al., 2016), car ces communautés sont fortement impactées par les activités humaines. Ainsi les communautés de poissons lacustres offrent une opportunité unique d'étudier le rôle du repeuplement sur la structuration des communautés. Cela est d'autant plus justifié car les gestionnaires investissent plus dans le repeuplement en milieu lacustre car les lacs ont des frontières écologiques bien définies (Fujitani et al., 2020), et que les changements de la composition des communautés de poissons lacustres ont pour principal moteur la dispersion assistée par l'Homme des poissons ciblés par la pêche (Cazelles et al., 2019).

1.9 Objectifs de la thèse

L'objectif général de ce travail de thèse est de quantifier les conséquences écologiques de la pratique du repeuplement sur les communautés de poissons et le fonctionnement des écosystèmes lacustres. Pour cela, nous avons mis en œuvre plusieurs méthodes complémentaires (i.e., modélisation, observations de terrain et expérimentation) reposant sur l'approche fonctionnelle et l'utilisation du spectre de taille, et cela en intégrant des échelles spatiales différentes. Ce travail est structuré sous la forme de trois chapitres.

Dans le premier chapitre, nous nous sommes d'abord attachés à prédire les effets potentiels des programmes de repeuplement sur la structure des communautés de poissons des grands lacs de France métropolitaine. D'abord, nous avons décrit les pratiques de repeuplement effectuées dans les écosystèmes lacustres, afin d'en quantifier la diversité et d'en identifier les principales stratégies grâce aux données issues d'une enquête nationale sur les pratiques de repeuplement réalisées en 2013 (Cucherousset et al., 2021). Au cours de cette enquête, plus de 518 associations de pêche à travers toute la France métropolitaine ont répondu. Après avoir caractérisé les pratiques de repeuplement, nous avons simulé ces pratiques pour déterminer les effets sur les communautés de poissons lacustres. L'approche par simulation nous a permis d'outrepasser l'absence de suivi des pratiques de repeuplement et a eu l'avantage de permettre l'évaluation des effets d'un large panel de pratiques au sein de milieux lacustres diversifiés. Lors de cette étude, nous avons pu simuler les pratiques de repeuplement dans 174 communautés de poissons en utilisant la base de données issue des

Objectifs de la thèse

échantillonnages effectués par l'Office Français de la Biodiversité (OFB). Ce chapitre a notamment permis de mettre en évidence que l'évaluation des risques écologiques des programmes de repeuplement est primordiale, notamment dans un contexte de gestion qui doit également inclure la conservation des stocks de poissons, et que leurs effets ne se limitent pas seulement à un changement de composition taxonomique des communautés.

Dans le second chapitre, nous nous sommes intéressés aux causes et aux conséquences de la pratique du repeuplement au sein d'un réseau de 34 lacs de gravières situé dans le sud-ouest de la France. Les lacs de gravières sont de petits lacs artificiels issus de l'exploitation de granulats qui sont de plus en plus communs dans le paysage. Ils sont particulièrement intéressants à étudier car ils sont déconnectés du réseau hydrographique (clos) et les activités humaines y jouent un rôle prépondérant dans la structuration de leur diversité biologique. D'abord, nous avons décrit et quantifié les pratiques de repeuplement récentes, comprises entre 2011 et 2017, en termes de composition et densité d'espèces, grâce à une enquête menée auprès des gestionnaires. Ici, les pratiques de repeuplement ont été évaluées à l'échelle de chaque lac et les gestionnaires n'étaient pas exclusivement représentés par des associations de pêches mais comprenaient également des structures privées. Ensuite, grâce à des données issues de l'échantillonnage des communautés de poissons sur ces lacs, nous avons mesuré les conséquences des pratiques de repeuplement sur la diversité taxonomique, fonctionnelle et la structure en taille des communautés. Ce chapitre a mis en évidence le fait que le repeuplement peut fortement impacter la structure des communautés de poissons et à plus long-terme influencer leur trajectoire écologique.

Dans le troisième chapitre, nous avons utilisé une approche expérimentale en mésocosmes pour tout d'abord quantifier l'effet du repeuplement d'une espèce non-native sur les communautés de proies et le fonctionnement de l'écosystème, mais aussi pour tester si l'amélioration de l'habitat permettait de limiter, voire compenser, les impacts du repeuplement. En effet, les gestionnaires repeuplent massivement et se tournent souvent vers des espèces non-natives et plutôt prédatrices. Or, le repeuplement d'un prédateur peut provoquer des effets en cascades sur les communautés de proies et à terme sur le fonctionnement de l'écosystème (Eby et al., 2006). Malgré les risques écologiques potentiels d'une telle pratique, le repeuplement demeure plus fréquent que le déploiement de la

Objectifs de la thèse

pratique de l'amélioration de l'habitat, certainement à cause du coût de cette dernière (Radinger et al., 2023). Cette pratique de l'amélioration de l'habitat présente pourtant l'avantage d'être une pratique de gestion intégrative qui ne cible pas uniquement les poissons et permet de soutenir les communautés de proies en offrant une structure physique à coloniser et un refuge contre la prédation. Ainsi, pour étudier le potentiel effet compensatoire de l'amélioration de l'habitat vis-à-vis des effets du repeuplement, nous avons mis en place une expérience comprenant quatre traitements, chacun répliqués six fois, pour un total de 24 mésocosmes. Pour commencer, nous avons un traitement contrôle dans lequel aucune pratique de gestion n'a été déployée, un traitement avec uniquement du repeuplement et ensuite deux traitements avec repeuplement et amélioration d'habitat avec chacun un habitat différent. Pour simuler la pratique du repeuplement, nous avons introduits des juvéniles de l'année de black-bass à grande bouche (*Micropterus nigricans*) qui représente une espèce très appréciée des pêcheurs particulièrement dans le sud-ouest de la France. Ce chapitre a mis en évidence le fait que l'amélioration de l'habitat est une pratique difficile à mettre en place car les bénéfices ne sont pas immédiats et ne sont pas forcément suffisants pour compenser les effets à court-terme du repeuplement.

Chapitre 2. Simulation-based risk assessment of fish stocking impacts on functional and body size community structures in large French lakes.

This chapter is adapted from the article:

Gimenez, M., Cucherousset, J., Villéger, S., and Grenouillet, G. 2023. Simulation-based risk assessment of fish stocking impacts on functional and body size community structures in large French lakes. Manuscript in preparation.

Résumé

Résumé

Les gestionnaires de pêches en eau douce s'attaquent aux enjeux de conservation face au déclin continu des stocks de poissons et créent de nouvelles possibilités de pêche grâce au déploiement de programmes de repeuplement. Cependant, malgré l'utilisation répandue de la pratique du repeuplement à travers le monde, notre compréhension des conséquences écologiques sur les communautés de poissons réceptrices est insuffisante. En utilisant les lacs français comme écosystèmes modèles, nous avons quantifié les pratiques de repeuplement mises en œuvre par 195 associations de pêche (AAPPMA) à l'aide d'une enquête nationale menée via des questionnaires. Nous avons prédit leurs effets potentiels sur la diversité fonctionnelle (évaluée à l'aide de la divergence fonctionnelle) et la structure en taille (évaluée à l'aide de la pente du spectre de taille) en utilisant une approche de simulation de scénario, combinant toutes les pratiques de repeuplement observées dans les lacs de montagne et de plaine, respectivement. Les pratiques étaient très variables d'une AAPPMA à l'autre en termes de densité de poissons, de masse corporelle des individus repeuplés et du statut des espèces repeuplées (i.e., natives ou non-natives). En outre, les stratégies de gestion différaient également entre les lacs de montagne et les lacs de plaine. Les simulations ont révélé que les effets écologiques des pratiques de repeuplement étaient principalement influencés par la densité de poissons repeuplés et l'importance relative des espèces natives et non-natives. Nous avons également constaté que la divergence fonctionnelle et la pente du spectre de taille étaient fortement affectées par le repeuplement, conduisant à une augmentation globale de la divergence fonctionnelle et de la raideur des pentes du spectre de taille lors de l'intensification des pratiques de repeuplement. Toutefois, les changements prédits dans la diversité fonctionnelle et la structure de la taille corporelle dépendaient fortement du contexte et des caractéristiques initiales (richesse spécifique et densité de poissons) des communautés réceptrices. Nos résultats démontrent que l'évaluation des risques écologiques est nécessaire pour optimiser l'efficacité des pratiques de repeuplement et minimiser leurs impacts. En outre, ils soulignent l'importance d'envisager des mesures de gestion plus intégratives, telles que l'amélioration de l'habitat, afin d'améliorer la gestion des pêches en eau douce et de préserver les écosystèmes.

Mots-Clés: *spectre de taille, diversité fonctionnelle, gestion des pêches, repeuplement d'amélioration, repeuplement d'introduction, lacs de montagne et de plaine*

Abstract

Abstract

Freshwater fishery managers are addressing the ongoing decline in fish stocks and creating new fishery opportunities through fish stocking. However, despite the widespread use of stocking worldwide, our understanding of the ecological consequences of stocking practices on recipient fish communities are lacking. Using French lakes as model ecosystems, we quantified stocking practices performed by 195 angling clubs using a nationwide questionnaire survey. We predicted their potential effects on functional diversity (assessed using functional divergence) and body size structure (assessed using the size spectrum slope) by employing a scenario simulation approach, combining all observed stocking practices in mountain and lowland lakes, respectively. Stocking practices were highly variable among angling clubs in terms of stocking density, body mass of stocked individuals, and the status of the stocked species (i.e., native or non-native). Additionally, management strategies also differed between mountain and lowland lakes. Simulations revealed that the ecological effects of stocking practices were primarily influenced by the density of fish stocked and the relative importance of native and non-native species. We also found that functional divergence and the slope of the size spectrum were strongly affected by stocking, leading to an overall increase in functional divergence and steeper size spectrum slopes when increasing stocking practices. However, the predicted changes in functional diversity and body size structure were highly context-dependent and strongly driven by the initial characteristics (species diversity and fish density) of recipient communities. Our findings demonstrate that ecological risk assessment is necessary to optimize the efficiency of stocking practices and minimize their ecological impacts. Furthermore, they underscore the importance of considering more integrative management measures, such as habitat enhancement, to improve the management of freshwater fisheries and preserve ecosystems.

Keywords: *size spectrum, functional diversity, fisheries management, enhancement stocking, introduction stocking, mountain and lowland lakes*

Introduction

2.1 Introduction

Freshwater ecosystems are particularly vulnerable to anthropogenic activities that are impacting their biodiversity (Dudgeon, 2019; Tickner et al., 2020). Freshwater fishes account for a large proportion of the global fish diversity (Strayer and Dudgeon, 2010), and play a central role in the ecological services provided by freshwater ecosystems (Holmlund and Hammer, 1999). However, they are also one of the most highly threatened groups (Reid et al., 2013), with many species experiencing declines in local abundance due to habitat degradation, overharvest and the introduction of non-native species or genotypes (Allan et al., 2005; Cooke et al., 2016; Laikre et al., 2010). Recreational angling is one of the most popular outdoor activities at the global scale, with recreational anglers being the primary users of wild fish stocks in inland waters of industrialized countries (Arlinghaus et al., 2019). This recreational activity can generate substantial economical returns, and the associated expenditures drive fish conservation and fisheries management actions (Arlinghaus, 2006; Hunt et al., 2017; Tufts et al., 2015). However, recreational inland fisheries can induce important decrease in abundance for targeted fishes (Cooke and Cowx, 2006; Lewin et al., 2006; Post et al., 2002).

To maintain or enhance fish abundance while meeting angler demands, inland fishery managers employ three main management strategies, namely habitat enhancement, harvest regulations and stocking (Arlinghaus et al., 2015). Stocking is frequently used to improve the quantity and/or the quality of catches by releasing cultured or wild-borne individuals (Claussen and Philipp, 2022; Cowx, 1994). To optimize the angling experience by maintaining high catch rates (Arlinghaus et al., 2020), the quantity of individuals released can be significant, with hundreds of millions of fish stocked worldwide every year (Cucherousset et al., 2021; Halverson, 2008; Hunt and Jones, 2018; Lorenzen, 2014). However, accurately estimating the exact amount of fish stocked is challenging because global records of stocking practices are lacking, due to the fact that, in many countries, there is no mandatory requirement to maintain a register of these practices (Aas et al., 2018). Stocking programs can vary markedly depending on the property rights regime, and decisions can therefore be made at a very small-scale by fishing right owners (Daedlow et al., 2011). Sustainable management of fish stocks implies understanding when to engage in stocking programs and when to consider alternative management actions (Arlinghaus et al., 2017, 2015; Lorenzen, 2014).

Introduction

However, risk assessment of stocking practices is complex due to a profound lack of knowledge (Cucherousset et al., 2021; Hunt and Jones, 2018).

Stocking can also play an important role in shaping fish communities by releasing numerous native individuals with novel phenotypes (i.e., cultured individuals) compared to wild conspecifics (enhancement stocking) or by introducing non-native species (Cucherousset and Olden, 2020, 2011; Holmlund and Hammer, 2004). However, there are still no comprehensive assessments of the impacts of stocking programs on fish community functional diversity, which describes the diversity of ecological attributes (Mouillot et al., 2013), and on community size structure, which depicts the abundance of individuals across a size range (Trebilco et al., 2013). Stocking programs often involve releasing large-bodied individuals, particularly predators (Eby et al., 2006), as anglers appreciate fishing challenges and trophy fish (Lewin et al., 2006). On average, game fish are larger and occupy higher trophic positions than non-game fish species (Donaldson et al., 2011), and this observation holds for non-native species as well (Blanchet et al., 2010). The addition of larger individuals with specific ecological characteristics through stocking, can lead to an increase in the proportion of certain functions and a change in size distribution within the community. When carried out properly, stocking can contribute to the recovery of fish stocks and provide benefits for fisheries (Amoroso et al., 2017; Johnston et al., 2018; Lorenzen et al., 2012). However, stocking programs can also contribute to the decline of fish stocks because recipient ecosystems' carrying capacity is rarely considered. This can potentially lead to alterations of community structure and food webs by increasing competition and predation, thereby affecting the growth and mortality rates of fish (Cowx, 1994; Lorenzen et al., 2012; van Poorten et al., 2011). The efficiency of stocking practices varies widely and is context-dependent (Cucherousset et al., 2007; Lorenzen et al., 2012; Roques et al., 2018), yet stocking is often carried out without any assessing the state of the fish community and recipient ecosystem (Claussen and Philipp, 2022). Given the widespread practice of fish stocking, determining its ecological effects on recipient communities remains a key challenge in improving fishery management.

The present study aimed to assess how stocking programs affect the structure of fish communities in French lakes. Specifically, the first objective was to quantify stocking practices at the national scale and identify the main management strategies using a nationwide

Materials and methods

questionnaire survey. We hypothesized that stocking practices would significantly differ between lakes in terms of the density and the status (native or non-native) of fish stocked. The second objective was to predict the effects of these stocking practices on the functional and body size structure of recipient fish communities using a scenario simulation approach. We hypothesized that stocking practices would lead to modifications in fish community structure, especially when non-native species and large-bodied individuals are stocked at high density.

2.2 Materials and methods

2.2.1 Stocking practices

In France, angling clubs own fishing rights for public waters and are responsible for fishery management, including stocking practices and for the conservation of freshwater ecosystems. Freshwater ecosystems managed by French angling clubs are highly diverse, encompassing a broad range of inland waters (Cucherousset et al., 2021). In this study, we specifically focused on lentic ecosystems, which include natural and artificial lakes, such as reservoirs and gravel pit lakes. In France, lakes are legally categorized into two groups, and angling practices and legislation differ between these categories. The first category consists of clear-water lakes where fish communities are dominated by salmonids (referred to as mountain lakes), while the second category includes all other inland lakes where fish communities are dominated by cyprinids (referred to as lowland lakes).

Stocking practices in these lakes were assessed through a nationwide survey among angling clubs conducted in metropolitan France toward the end of 2014 and the beginning of 2015 to gather information regarding practices performed in 2013 (Cucherousset et al., 2021; Fujitani et al., 2020; Riepe et al., 2017). Data were collected via a self-completion mail questionnaire, which was filled out by the person responsible for, or knowledgeable about, fish stocking performed in 2013. A total of 808 questionnaires (21 % of all angling clubs of France) were distributed, and a return rate of 64 % was achieved (Cucherousset et al. 2021). For lakes where stocking occurred, detailed information about the stocked fishes was recorded, including the species name, body mass (g) of stocked individuals, and stocked biomass (kg). Additionally, information about the type of lake in which the releases were

Materials and methods

conducted (i.e., mountain or lowland lakes) and their size (ha) was documented. We then selected the angling clubs that managed at least one lake. Among them ($n = 284$), 195 clubs performed fish stocking in 2013, with 36 of them performing stocking in mountain lakes and 159 in lowland lakes. We then calculated the lake stocking density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) for each species and for each angling club.

2.2.2 Fish community monitoring

Fish community structure data for French lakes were collected through an extensive survey conducted between 2005 and 2018 in 174 lakes by the French Biodiversity Agency (OFB) as part of the European Water Framework Directive (WFD) (European Commission, 2000). Among the 174 lakes sampled, 29 were classified as mountain lakes and 145 as lowland lakes (Figure 2.1). Analyses of environmental conditions revealed that mountain lakes were deeper and at higher altitude, whereas lowland lakes were larger and exhibited higher total phosphorus concentrations (see appendix Figure 6.1.1).

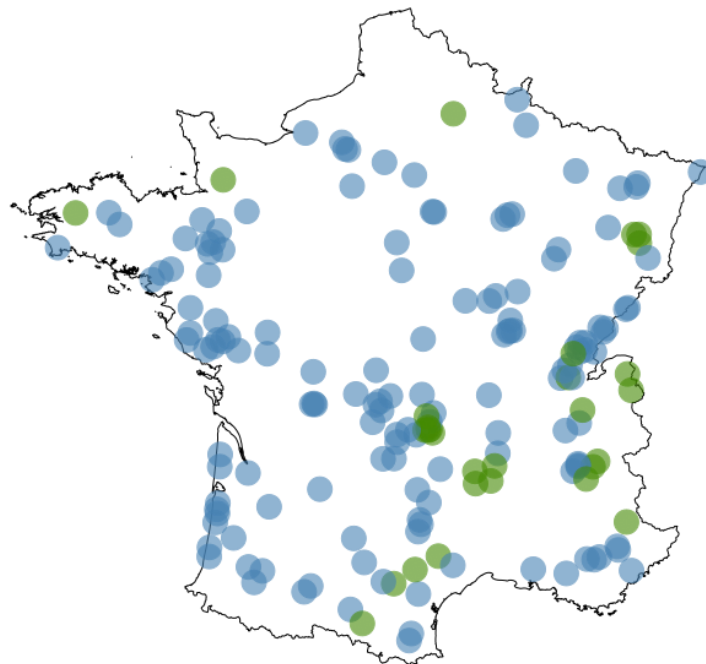


Figure 2.1 Locations of the 174 French lakes selected for the present study. Colors indicate the lake type: mountain (green, $n = 29$) and lowland (blue, $n = 145$) lakes.

Fish sampling was performed following the EN 14757 (CEN, 2005) standardized procedure using pelagic and benthic multi-mesh gillnets (Argillier et al., 2013). Fish sampling

Materials and methods

occurred between June and October, and the number of gillnets, ranging from 3 to 75, was adjusted based on lake depth and surface area. In total, 324,149 individuals were sampled and identified to the species level. Each individual was measured (mm) and weighted (wet mass, g) individually, or as a group in the case of large schools of the same species with similar body size. For these groups of fish, we randomly assigned body sizes within the range of the minimum and maximum measured size for each group, and we used species length-weight relationship from our database to estimate missing body weights (Marin et al., 2023). Subsequently, we transformed BPUE (biomass per unit effort) data into fish community production estimates ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$) for each species, using the relationship between fish production and mean annual total phosphorus ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) from Downing et al. (1990). The annual average of total phosphorus was extracted for each lake from NAIÄDES database (available at <https://www.naiades.eaufrance.fr>). Then, fish production was converted into fish density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) (Downing et al., 1990). Community composition differed between the two types of lakes, with lowland lakes exhibiting higher taxonomic diversity and fish density (see appendix Figure 6.1.2), as observed previously (Argillier et al., 2002).

2.2.3 Simulation of stocking scenarios

The potential impacts of stocking on fish community structure were investigated using a scenario simulation approach. Specifically, we simulated the potential stocking practices of each angling club in each lake's fish community to quantify the changes in community structure caused by stocking. As the ecological effects of stocking likely depend upon the composition of the recipient community, our goal was to simulate all potential scenarios, encompassing all stocking practices conducted by French angling clubs documented in both mountain and lowland French lakes with monitoring of fish communities. Although some combinations are unlikely to occur, our approach provides a comprehensive range of potential consequences based on the existing management practices in the country. Our simulations were based on an additive model of stocked fish, and mortality following stocking and/or harvesting was excluded. In each lake, the current fish community (list of species, species density and individual body mass) was combined with a stocking scenario of an angling club (list of species, stocking density and individual body mass), i.e., that stocked fish were added to the existing community. Thus, each mountain lake community ($n = 29$) was combined with the stocking practices observed in mountain lakes ($n = 36$), leading to a total of 1,044

Materials and methods

simulated scenarios in mountain lakes. In lowland lakes, 145 communities were combined with 159 stocking practices, resulting in a total of 23,055 simulated scenarios in lowland lakes.

2.2.4 Fish community structure descriptors

A functional approach based on species functional traits was used (Mouillot et al., 2013; Villéger et al., 2008; Violle et al., 2007). Specifically, we used nine morpho-functional traits describing food acquisition and locomotion obtained from FISHMORPH (Brosse et al., 2021). Alpine charr (*Salvelinus umbla*) was absent from FISHMORPH and its functional traits were estimated using the other three *Salvelinus* species. To compute functional diversity indices, we initially constructed a multidimensional functional space using a principal component analysis (PCA) computed on nine scaled traits (Villéger et al., 2008). The first three principal components explained 68.7% of the total variance (PC1 = 33.5%, PC2 = 22.6%; PC3 = 12.7%; respectively), and were kept to build a 3D functional space. Then, functional divergence, i.e., the proportion of total density supported by species with the most extreme trait values (Mouillot et al., 2013) was computed in each community according to the species' positions in the 3D functional space and their density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), using the *mFD* package (Magneville et al., 2022). Functional divergence is independent from species richness and total density (Villéger et al., 2008).

Community size structure was assessed using a size spectrum approach based on the log-linear relationship between fish density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) and body size class (Trebilco et al., 2013). In each lake, all sampled individuals were grouped into nine size classes based on their mass (g) using a binned method with a geometric series of base 2 (Sprules and Barth, 2016). The size interval ranged from 16 g to 2048 g, with the smallest individuals accumulated into the first size class and the largest ones into the ninth size class. Fish density within each size class was normalized by dividing it by the size width of the respective size class. Size spectrum slope, that quantifies the rate of decline in density with an increase in body size (Heneghan et al., 2019), was calculated using linear regression between \log_2 normalized density and \log_2 body mass midpoint of each size class (Sprules and Barth, 2016).

Results

2.2.5 Statistical analyses

Stocking practices were analyzed separately for native and non-native species as they correspond to enhancement stocking and introduction stocking, respectively. We compared the number of species stocked, total density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), and the average body mass (g) of stocked individuals between native and non-native species using Wilcoxon rank-sum tests. Stocking practices were summarized using a PCA based on the aforementioned stocking variables to identify management strategies in mountain and lowland lakes. Following simulations in mountain and lowland lakes, we compared functional divergence and size spectrum slope before and after stocking using paired Wilcoxon rank-sum tests. Then, we calculated the changes in functional divergence and size spectrum slope as the difference between the values of these parameters after and before stocking. We used linear mixed-effects models (LMM) to determine the main drivers of changes in community structure descriptors. As fixed variables, we used the first two PCA axes of stocking practices (including quadratic terms to assess the linear and non-linear changes), the initial taxonomic richness, the initial fish density before stocking, and their interaction to account for the initial characteristics of recipient communities. Initial community composition predictors were scaled, and lake and angling club identity were included as random factors. In all models, interaction and quadratic terms were removed when not significant ($p > 0.05$). Multicollinearity among explanatory variables was checked using variance inflation factors (VIF) (Dormann et al., 2013) and was low (all $\text{VIF} < 3$). All statistical analyses were performed using R 4.2.3 (R Core Team, 2022).

2.3 Results

2.3.1 Stocking practices in mountain lakes

A total of 10 species (6 native and 4 non-native) were stocked in French mountain lakes by angling clubs, and stocking was primarily dominated by two species, i.e., rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and brown trout (*Salmo trutta*), accounting for 52.7% and 33.9% of the total stocked quantity (kg), respectively (Table 2.1). The average total stocking density was $233.44 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (± 409.74 SD) but was highly variable, ranging from $0.07 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ to $1966.67 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$. Enhancement stocking was performed by 27.8% of angling clubs, introduction stocking was also performed by 27.8% of angling clubs, and 44.4% of angling clubs performed both.

Results

The number of species stocked and stocking density did not differ significantly between native and non-native species (Wilcoxon rank-sum test, $W = 717$, $p = 0.39$ and $W = 606.5$, $p = 0.64$, respectively), while the body mass of stocked non-native individuals was significantly higher than that of stocked native individuals (Wilcoxon rank-sum test, $W = 442$, $p < 0.05$).

2.3.2 Stocking practices in lowland lakes

A total of 16 species (11 native and 5 non-native) were stocked in French lowland lakes by angling clubs, and stocking was dominated by four species, i.e., roach (*Rutilus rutilus*) rainbow trout, common carp (*Cyprinus carpio*) and northern pike (*Esox lucius*), that represented 86.2% of the total stocked quantity (Table 2.1). Notably, two species, European sturgeon (*Acipenser sturio*) and grass carp (*Ctenopharyngodon idella*), were stocked by angling clubs but were never sampled in lowland lakes. The average total stocking density was $123.23 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ($\pm 220.98 \text{ SD}$) and was highly variable, ranging from $0.03 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ to $1415.12 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$. Among the angling clubs, 18.9% engaged in enhancement stocking, 17.0% were involved in introduction stocking, and 64.1% performed both. The stocked density did not differ between native and non-native species (Wilcoxon rank-sum test, $W = 13084$, $p = 0.59$). However, the number of native species stocked was significantly higher than the number of non-native species stocked (Wilcoxon rank-sum test, $W = 16449$, $p < 0.001$). Additionally, stocked non-native individuals were significantly larger than stocked native individuals (Wilcoxon rank-sum test, $W = 9129$, $p < 0.001$).

Results

Table 2.1 Fish species (scientific and common names), status (native or non-native), occurrence (%), stocking quantity (kg), and body mass of individuals (g) stocked by French angling clubs in mountain and lowland lakes in 2013 ($n = 195$). Species are listed by alphabetic order.

Latin name	Common name	Status	Mountain lakes ($n = 36$)			Lowland lakes ($n = 159$)		
			Occurrence (%)	Quantity (kg)	Body mass (g)	Occurrence (%)	Quantity (kg)	Body mass (g)
<i>Abramis brama</i> / <i>Blicca bjoerkna</i>	Bream	Native	-	-	-	1.3	355.0	26.7 (± 51.9)
<i>Alburnus alburnus</i>	Bleak	Native	-	-	-	0.6	2.0	3.7 (± 0)
<i>Coregonus lavaretus</i>	Coregonus	Native	2.8	4.8	0.2 (± 0)	-	-	-
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Grass carp	Non-native	-	-	-	1.3	1640.0	1500.0 (± 0)
<i>Cyprinus carpio</i>	Common carp	Non-native	13.9	635.0	2384.2 (± 2797.7)	35.8	24589.5	126.0 (± 551.5)
<i>Esox lucius</i>	Northern pike	Native	-	-	-	52.2	9351.1	160.8 (± 277.7)
<i>Gobio gobio</i>	Gudgeon	Native	2.8	20.0	2.7 (± 0)	6.3	99.6	3.0 (± 1.2)
<i>Acipenser sturio</i>	European sturgeon	Native	-	-	-	0.6	200.0	4000.0 (± 0)
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Silver carp	Non-native	2.8	700.0	1814.6 (± 0)	-	-	-
<i>Micropterus nigricans</i>	Largemouth bass	Non-native	-	-	-	16.3	996.3	113.9 (± 136.6)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Rainbow trout	Non-native	63.9	13551.7	83.8 (± 168.8)	45.9	25311.7	208.9 (± 141.9)
<i>Perca fluviatilis</i>	European perch	Native	-	-	-	19.5	2507.0	23.9 (± 43.5)
<i>Rutilus rutilus</i>	Roach	Native	19.4	1208.1	3.1 (± 6.4)	64.8	41965.2	10.8 (± 11.6)
<i>Salmo trutta</i>	Brown trout	Native	55.6	8724.1	30.7 (± 42.7)	3.8	1287.1	19.6 (± 74.6)
<i>Salvelinus alpinus</i>	Arctic charr	Non-native	2.8	104.0	1.0 (± 0)	-	-	-
<i>Sander lucioperca</i>	Pikeperch	Non-native	-	-	-	23.3	3787.8	29.8 (± 142.5)
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rudd	Native	2.8	100.0	18.7 (± 0)	0.6	100.0	125.0 (± 0)
<i>Tinca tinca</i>	Tench	Native	19.4	680.4	33.1 (± 60.8)	34.6	5256.2	69.1 (± 143)

Results

2.3.3 Simulated community effects of stocking in mountain lakes

The first axis of the PCA, accounting for 29.4% of the total variation, differentiated the two types of stocking in mountain lakes, with positive values indicating an enhancement stocking with native species, while negative values indicated an introduction stocking with non-native species (Figure 2.2). Along the second axis, accounting for 23.6% of the variation, increasing values corresponded to stocking characterized by higher species diversity and larger individuals at relatively low density (Figure 2.2).

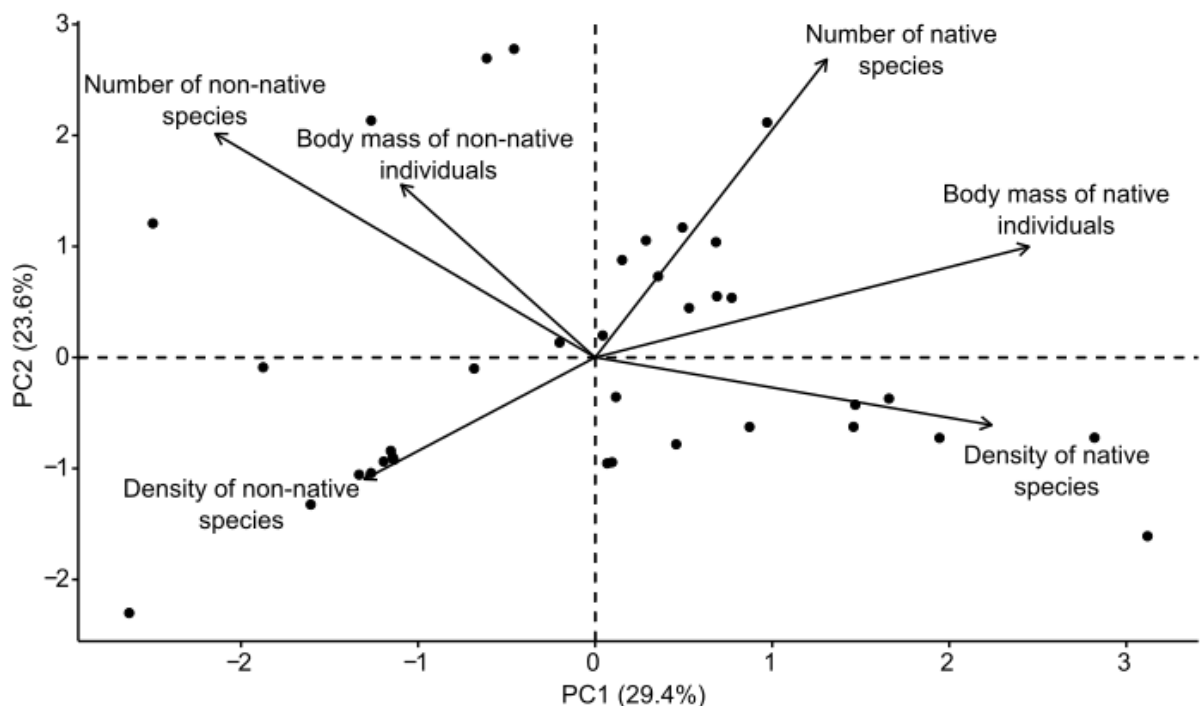


Figure 2.2 Principal component analyses (PCA) of stocking practices in mountain lakes. Each dot represents an angling club ($n = 36$) that carried out stocking in 2013.

Overall, our simulations predicted that stocking had a significant impact by both increasing functional divergence (Wilcoxon rank-sum test, $V = 187752$, $p < 0.0001$) and decreasing size spectrum slope, i.e., steeper slope after stocking (Wilcoxon rank-sum test, $V = 209081$, $p < 0.001$). On average, the density stocked by the angling clubs represented 57.0% (± 31.7 SD) of the community density after simulation. Regarding changes in functional divergence, the interaction terms between stocking practices (Axes 1 and 2) and the initial characteristics of the recipient community were significant, except the interaction term between stocking practices Axis 2 and initial fish density (Table 2.2, Figure 2.3c). Specifically, increasing values of stocking practices (Axes 1 and 2) increased the changes in functional

Results

divergence, and this increase was non-linear for stocking practices Axis 1 (Figure 2.3 a, b, d). This increase caused by stocking practices Axis 1 was exacerbated in lakes with high initial species richness (Figure 2.3b) and in lakes with low initial density (Figure 2.3a). Similarly, the effect of stocking practices Axis 2 was more pronounced in lakes with low initial fish richness (Figure 2.3d).

Regarding changes in size spectrum slopes, the interaction terms between stocking practices Axis 2 and initial density and richness were significant, while there was no significant effect observed for stocking practices Axis 1 (Table 2.2). Specifically, increasing values of stocking practices Axis 2 led to a decrease in the changes in size spectrum slope, and this effect was more pronounced in mountain lakes with high initial fish density and low initial species richness (Figure 2.4 a-b).

Results

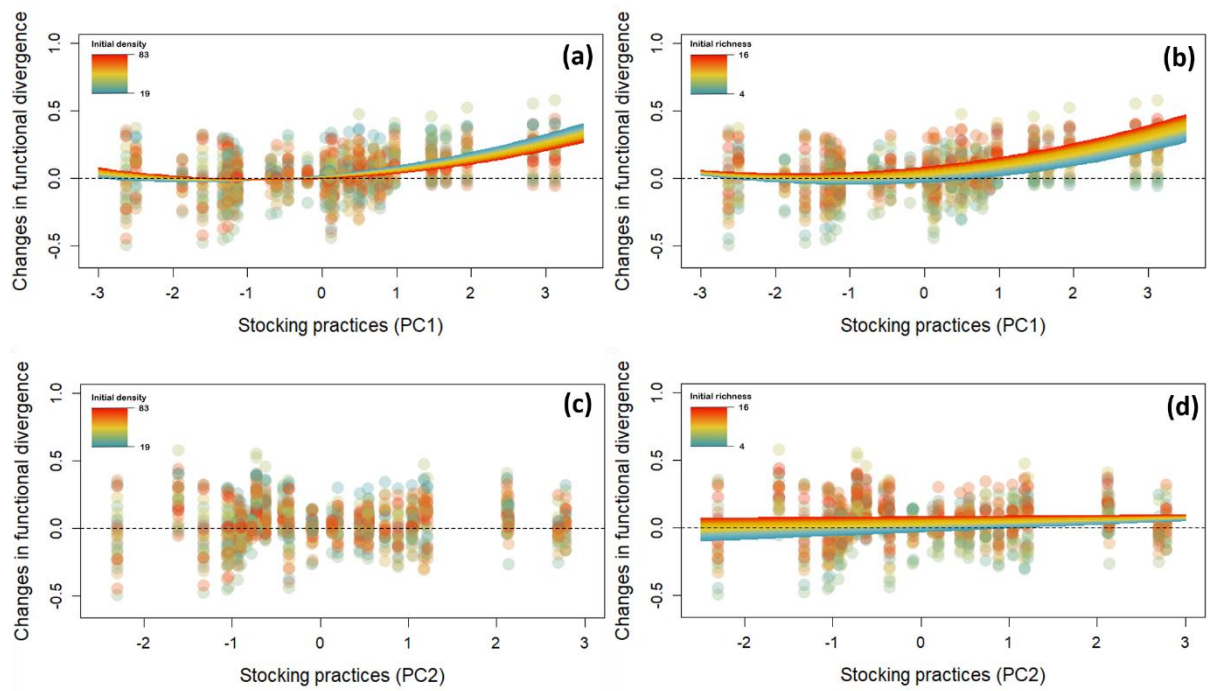


Figure 2.3 Effects of the interactions between stocking practices PCA axes and (a,c) initial fish density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) and (b,d) initial taxonomic richness, on the changes in functional divergence for mountain lakes. The colored lines, corresponding to different levels of initial density or richness, are drawn using the coefficient estimates from the model.

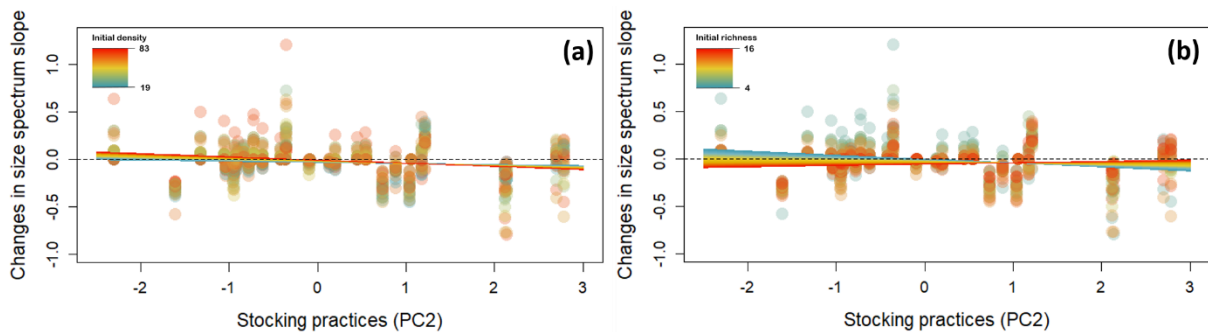


Figure 2.4 Effects of the interactions between stocking practices Axis 2 and (a) initial fish density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) and (b) initial taxonomic richness on the changes in size spectrum slope in mountain lakes. The colored lines, corresponding to different levels of initial density or richness, are drawn using the coefficient estimates from the model.

Results

2.3.4 Simulated community effects of stocking in lowland lakes

The first axis of the PCA, accounting for 32.4% of the total variation, primarily reflected stocking intensity, with positive values indicating higher stocking density and diversity with larger individuals. The second axis, accounting for 18.2% of the variation, was driven by stocking diversity and stocking density, with positive values indicating higher stocking density with smaller individuals, while negative values indicated a higher diversity of native species and stocking with larger individuals (Figure 2.5).

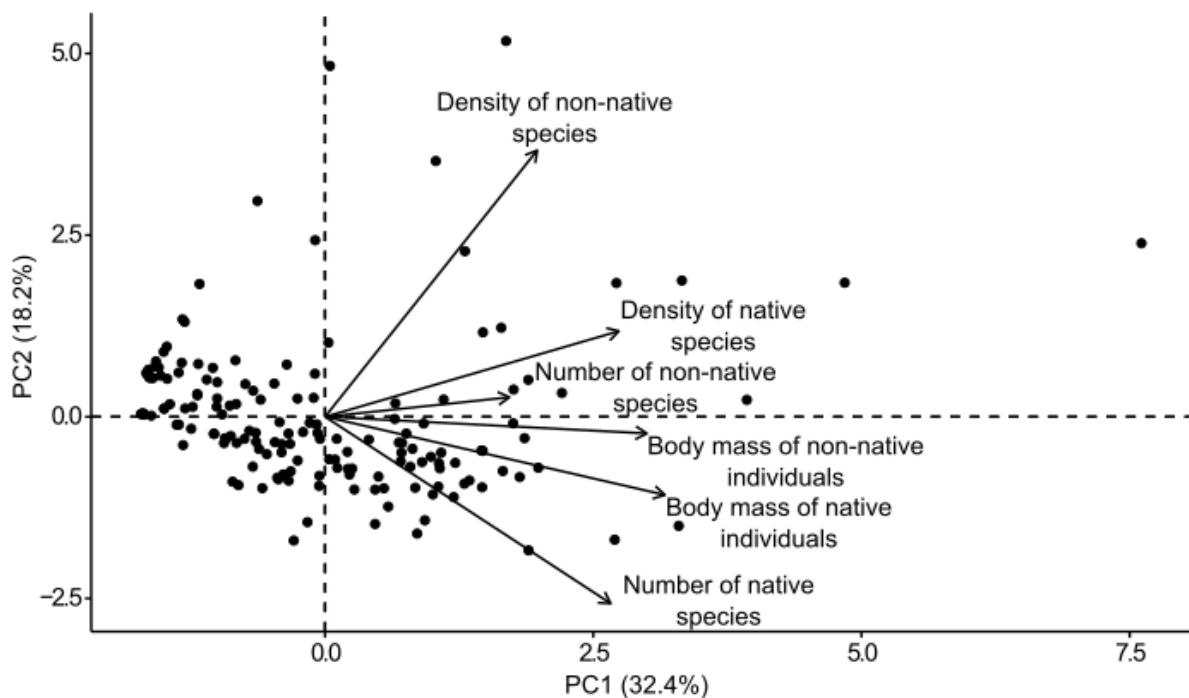


Figure 2.5 Principal component analyses (PCA) of stocking practices in lowland lakes. Each dot represents an angling club ($n = 159$) that carried out stocking in 2013.

Overall, our simulations predicted that stocking significantly increased functional divergence (Wilcoxon rank-sum test, $V = 49704369$, $p < 0.0001$) and significantly decreased size spectrum slope, i.e., steeper slopes (Wilcoxon rank-sum test, $V = 144767592$, $p < 0.0001$). On average, the density stocked by the angling clubs represented 41.4% (± 30.4 SD) of the community density after simulation. Regarding changes in functional divergence, the interaction terms between the stocking practices (Axes 1 and 2) and initial characteristics of recipient community were significant, except the interaction term between stocking practices Axis 1 and initial species richness (Table 2.2, Figure 2.6b). Specifically, increasing values of

Results

stocking practices axes increased the changes in functional divergence and this increase was non-linear (Figure 2.6 a, c, d). The effect of stocking practices Axis 1 was more pronounced in lakes with low initial fish density (Figure 2.6a), while along the Axis 2 of stocking practices, the increase in functional divergence was more pronounced in lakes with low initial density and high richness (Figure 2.6 c-d).

Regarding changes in size spectrum slope, all the interaction terms between the stocking practices (Axes 1 and 2) and initial characteristics of recipient community were significant (Table 2.2). Specifically, increasing values along stocking practices Axis 1 increased the changes in size spectrum slope (Figure 2.7 a-b), and this effect was more pronounced in lakes with low initial fish density (Figure 2.7a) and in lakes with high initial richness (Figure 2.7b). Changes in size spectrum slope displayed a hump-shape relationship along stocking practices Axis 2 (Figure 2.7 c-d). More precisely, for extreme negative values of stocking practices Axis 2, changes in the slope of the size spectrum were higher for lakes with low density and richness. Conversely, for extreme positive values, changes in slope were higher for lakes with high density and richness (Figure 2.7 c-d).

Results

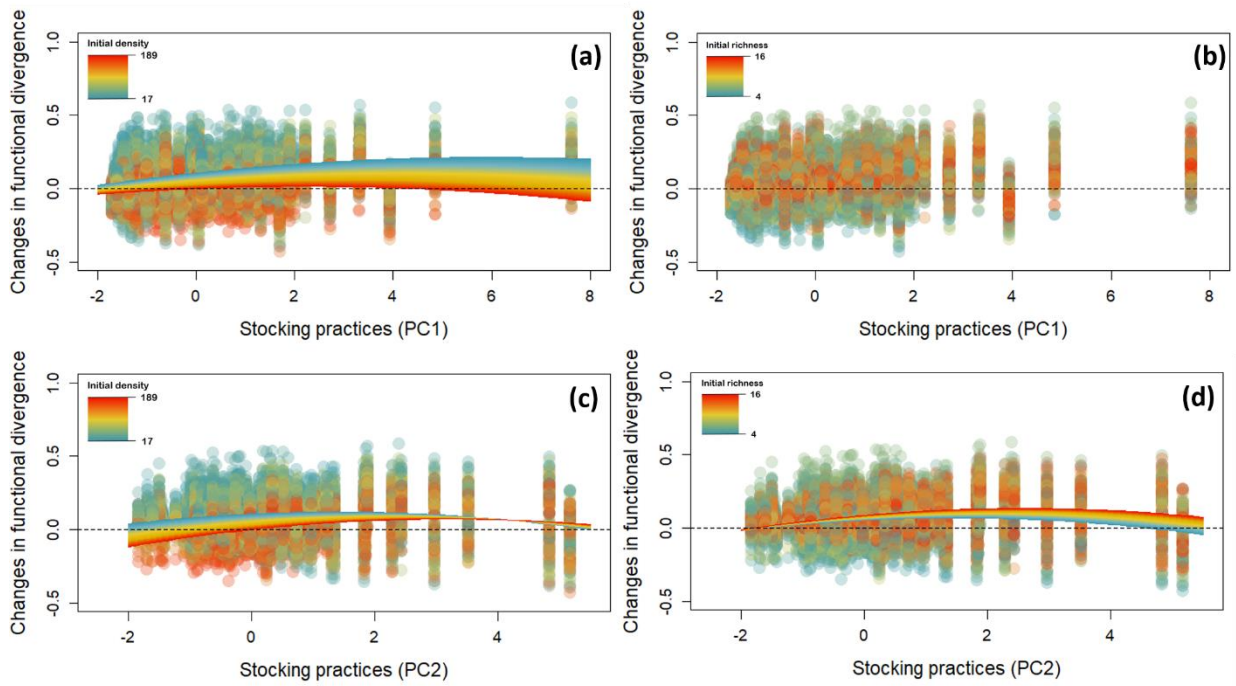


Figure 2.6 Effects of the interaction between stocking practices axes and (a,c) initial fish density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) and (b,d) initial taxonomic richness, on the changes in functional divergence for lowland lakes. The colored lines, corresponding to different levels of initial density or richness, are drawn using the coefficient estimates from the model.

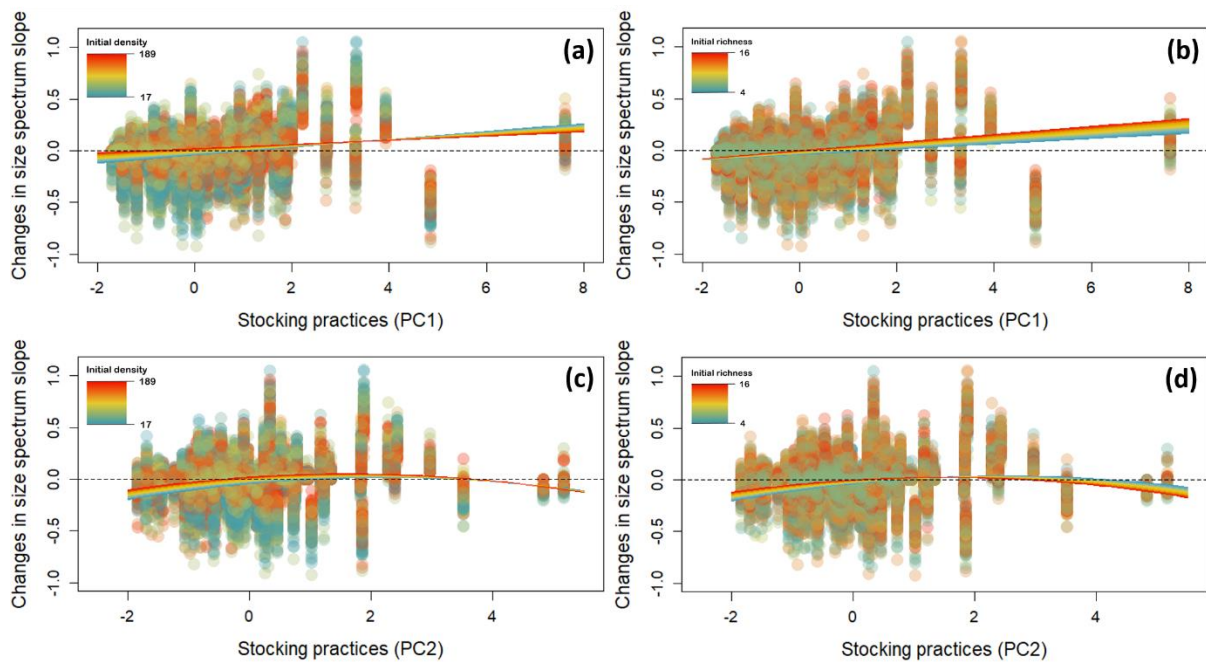


Figure 2.7 Effects of the interactions between stocking practices PCA axes and (a,c) initial fish density ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) and (b,d) initial taxonomic richness, on the changes in size spectrum slope for lowland lakes. The colored lines, corresponding to different levels of initial density or richness, are drawn using the coefficient estimates from the model.

Results

Table 2.2 Estimates for the fixed simple, quadratic and interaction effects from the linear mixed models (LMM) explaining the variability in changes of community structure descriptors for mountain and lowland lakes. The marginal R² showed the variance of the fixed effects and the conditional R² showed the variances of the fixed and random effects.

Terms	Mountain lakes		Lowland lakes	
	Functional divergence	Size spectrum slope	Functional divergence	Size spectrum slope
Stocking practices (PCA axis 1)	0.039***	-0.026	0.028***	0.032***
Stocking practices ² (PCA axis 1)	0.016***	-	-0.003***	-
Stocking practices (PCA axis 2)	0.019***	-0.022	0.028***	0.048**
Stocking practices ² (PCA axis 2)	-	-	-0.007***	-0.012*
Initial fish density	-0.006	0.007	-0.022***	0.013***
Initial taxonomic richness	0.030	-0.014	0.006	0.007
Stocking practices axis 1 x Initial fish density	-0.009***	-	-0.005***	-0.004***
Stocking practices axis 1 x Initial taxonomic richness	0.007**	-	-	0.003***
Stocking practices axis 2 x Initial fish density	-	-0.006*	0.005***	-0.003***
Stocking practices axis 2 x Initial taxonomic richness	-0.006*	0.015***	0.003***	-0.005***
Marginal R ² / Conditional R ²	0.240 / 0.591	0.090 / 0.707	0.152 / 0.609	0.090 / 0.832

p-value: * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001

Discussion

2.4 Discussion

Stocking is a widespread practice, yet programs involving it often overlook the associated ecological risks on recipient fish communities. Our findings provide novel insights into the potential impacts of stocking activities on fish community structure in French lakes. Our results support the hypothesis that stocking practices are highly variable between angling clubs in terms of density of stocked fish, body mass of stocked individuals and the status of the stocked species. This variability in stocking practices among angling clubs can be attributed to the fact that, in France, fish stocking is independently carried out by each fishing-rights holder (Fujitani et al., 2020). We also found that enhancement and introduction stocking were used in similar proportions by angling clubs, but this differed between lake types. In lowland lakes, more than half of the managers used both stocking practices simultaneously, while in mountain lakes, less than half of the managers used both types of stocking. In mountain lakes, stocking was mainly based on two salmonid species, the native common trout and the non-native rainbow trout. Despite their different statuses, these two species are released as a means of creating new fishing opportunities (e.g., Delacoste et al., 1997), as many high-altitude lakes were previously fishless. However, these salmonid introductions can pose a threat to the conservation of mountain lake biodiversity, as the introduced fish become the main predators, leading to profound ecological changes, including predation on native fauna (Knapp et al., 2005, 2001) and alterations of ecosystem processes (e.g., Schindler et al., 2001). In lowland lakes, multiple species were stocked (i.e., roach, rainbow trout, common carp and northern pike), with rainbow trout being important for many angling clubs, likely to establish put-and-take fisheries. These species are popular game fish (Donaldson et al., 2011), except for roach, which can be stocked as a prey fish for predators such as northern pike (Cucherousset et al., 2021). Our study therefore confirms that managers implement different practices to better meet the diverse expectations of anglers, especially in lowland lakes, where conservation is less of an issue compared to mountain lakes (Arlinghaus et al., 2020).

Our simulations predicted that both functional diversity and body size structures of fish communities could be affected by stocking activities, resulting in an overall increase in functional divergence and steeper slopes of the size spectrum. These effects were consistent in mountain and lowland lakes. The increase in functional divergence can be attributed to the

Discussion

addition, in some cases in massive amounts, of fish with extreme trait values, such as common carp and rainbow trout for non-native species and northern pike and brown trout for native ones, in lowland and mountain lakes, respectively. This uniqueness of introduced game fish species has already been observed at a global scale for non-native species (Donaldson et al., 2011; Toussaint et al., 2018). Changes in the slope of the size spectrum were more contrasted. Overall, the slopes became flatter as stocking density increased, likely due to the substantial addition of large-bodied individuals, leading to an increase in the proportion of large fish in the communities (Emmrich et al., 2011). At low stocking densities, slopes tended to steepen. Thus, changes in slopes of the size spectrum depended on stocking density, but were also sensitive to the body mass of stocked individuals. Indeed, although the stocked individuals were mainly predatory and/or large-bodied species, they belonged to the middle size-classed, and their stocking density could therefore play a pivotal role in the changes of the size spectrum slopes. Such changes in size, morphological and trophic structure could lead to profound alterations in food webs and ecosystem functioning.

Our simulations also revealed that the effects of stocking were highly dependent on the ecological characteristics of the recipient community before stocking, particularly in terms of fish diversity and density. The increase in functional divergence with stocking was particularly pronounced in lakes with low initial fish densities and high initial taxonomic richness. Low-density communities were probably more sensitive to the addition of individuals, as the proportion of stocked individuals was greater in communities with low initial density. The stocked individuals with unique functional characteristics thus increased the proportion of extreme traits in low-density communities. Species-rich communities were more sensitive to stocking. Indeed, in those species-poor communities species with extreme traits were dominant, since few species are present in the initial community and all species can therefore be considered as extreme, whereas in species-rich communities species with extreme traits were proportionally less represented. These results highlight the importance of the initial structure of traits and their redundancy within communities as key factors influencing the impact of disturbances (McLean et al., 2019a). The effects of the ecological characteristics of the recipient community on slope changes differed between mountain and lowland lakes. This discrepancy can be attributed to environmental differences, especially temperature (Atkinson, 1994; Brucet et al., 2013). Warmer environments tend to be

Discussion

populated by small-sized species or populations of smaller individuals, but with higher richness and density (Atkinson, 1994; Brucet et al., 2013). In addition, species diversity is positively related to size diversity (Brucet et al., 2018). Thus, in mountain lakes, the slopes became steeper for high-density and species-poor communities, likely because the size of stocked individuals was smaller than those already present, and their size diversity was low. Conversely, in lowland lakes, the slopes became flatter for low-density and species-rich communities, as the size of stocked individuals was larger than those already present. These diverse observations highlight the need to monitor fish communities and adapt management based on evidence-based knowledge, which is currently not the primary determinants of stocking practices in France and elsewhere (Aas et al., 2018; Fujitani et al., 2020).

In conclusion, our study highlights the role of stocking as an overlooked driver of functional diversity and body size distribution in lake fish communities and emphasizes the importance of assessing the ecological risks associated with stocking practices, even when native species are involved (Claussen and Philipp, 2022). These findings also underscore the need to document stocking practices by managers to ensure that their efficiency and potential impacts are quantified. This ensures that practices can be improved using more ecosystem-based management when needed, as alternative measures such as habitat enhancement may be more efficient in enhancing fish stocks and increasing fish productivity (Radinger et al., 2023).

Highlights

- Stocking practices are highly variable and differ according to the type of lake managed.
- Stocked fish can, at least in the very short term, account for a large proportion of fish density and affect the functional and body size structure of recipient communities.
- The effects of stocking practices are highly context-dependent, which underlines the need to assess risks before deploying such programs.

Chapitre 3. Stocking practices shape the taxonomic and functional diversity of fish communities in gravel pit lakes.

This chapter is adapted from the article:

Gimenez, M., Villéger, S., Grenouillet, G., and Cucherousset, J. 2023. Stocking practices shape the taxonomic and functional diversity of fish communities in gravel pit lakes. *Fisheries Management and Ecology* 30, 603–614. <https://doi.org/10.1111/fme.12621>



Résumé

Résumé

Les poissons d'eau douce sont communément repeuplés pour améliorer les stocks existants et créer de nouvelles opportunités de pêche, mais la quantification des effets écologiques du repeuplement sur les communautés réceptrices est encore limitée. Ici, nous avons quantifié les pratiques récentes de repeuplement dans des lacs de gravières géographiquement proches, avec une histoire et une gestion contrastées, et nous avons mesuré leurs effets sur la structure des communautés de poissons (diversité taxonomique et fonctionnelle ainsi que la structure en taille des individus). Entre 2011 et 2017, 50 % des gestionnaires ont repeuplé au moins une fois le lac dont ils avaient la gestion. Cependant, la densité de repeuplement (de $1.6 \text{ kg}\cdot\text{an}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$ à $907 \text{ kg}\cdot\text{an}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$), la diversité et les espèces repeuplées (passant de dominées par la truite arc-en-ciel à dominées par les cyprinidés) étaient très variables entre gestionnaires. L'intensité du repeuplement et le choix des espèces repeuplées étaient principalement déterminés par les objectifs de gestion et la taille du lac. L'intensité du repeuplement était associée à des changements dans la communauté de poissons réceptrice, avec une augmentation de la richesse taxonomique et fonctionnelle et des changements non linéaires (courbes en « cloche ») pour les indices du spectre de taille. Nos résultats démontrent que les pratiques récentes de repeuplement peuvent moduler la dynamique écologique des communautés de poissons dans les lacs de gravières, avec des conséquences importantes sur leurs caractéristiques fonctionnelles qui devraient être intégrées dans l'évaluation des pratiques de gestion.

Mots-Clés: *lacs artificiels, structure des communautés, gestion des pêches, traits fonctionnels, pêches récréatives, spectre de taille*

Abstract

Abstract

Freshwater fishes are widely stocked to enhance existing stocks and create new fishery opportunities, but quantification of ecological effects of stocking on recipient communities is still limited. Here, we quantified recent stocking practices in geographically close gravel pit lakes with contrasting history and management, and measured effects of stocking on fish community structure (taxonomic and functional diversity and body-size structure). Between 2011 and 2017, 50% of managers stocked fish into gravel pit lakes at least once. However, stocking density ($1.6 \text{ kg}\cdot\text{year}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$ to $907 \text{ kg}\cdot\text{year}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$), stocking diversity, and species stocked (from rainbow trout-dominated to cyprinid-dominated) were highly variable. Stocking intensity and choice of stocked species were primarily driven by management objectives and lake size. Stocking intensity was associated with changes in the recipient fish community, with an increase in taxonomic and functional richness and nonlinear changes (“U-shape” responses) in community size spectrum. Our findings demonstrate that recent stocking practices can modulate ecological dynamics of fish communities in gravel pit lakes with important consequences on functional characteristics that should be incorporated into management practices.

Keywords: *artificial lakes, community structure, fishery management, functional traits, recreational fisheries, size spectrum*

Introduction

3.1 Introduction

Freshwater ecosystems provide countless services to humans (Reid, 2005), but have been strongly altered by anthropogenic activities (Dodds et al., 2013; Dudgeon, 2019). In inland waters of developed countries, recreational anglers are important to the management of freshwater ecosystems (Arlinghaus et al., 2016). Most angling is recreational, with 220 million anglers worldwide (Arlinghaus et al., 2019), but some also harvest species for subsistence (Nyboer et al., 2022). To overcome declining fish stocks while maintaining recreational fisheries, several management strategies have been implemented in freshwater ecosystems, such as habitat restoration and pollution reduction, but one of the most widespread is stocking to enhance fish abundance by releasing farmed or wild-borne individuals (Arlinghaus et al., 2016; Guillerault et al., 2018). Although fish are also stocked for conservation of endangered species (Roques et al., 2018) or for biomanipulation (Jeppesen et al., 2012; Lathrop et al., 2002), the main purpose of stocking is fishery management (Aprahamian et al., 2003; Cowx, 1994). Based on species status, stocking can be categorized as enhancement stocking when native species are stocked to maintain or improve existing fisheries (Claussen and Philipp, 2022; Cowx, 1994) or as introduction stocking when non-native species are stocked to create a new fishery (Cowx, 1994; Eby et al., 2006).

Anglers appreciate fishing challenges and trophy fish (Lewin et al., 2006) and commonly target large-bodied individuals such as top predators (Eby et al., 2006). Decision-makers often try to meet these expectations (Birdsong et al., 2021) by maintaining high catch rates and large body sizes of fish (Arlinghaus et al., 2020). Fishing-rights holders usually define stocking practices in ecosystems they manage but their decisions are highly influenced by multiple interacting determinants, including psychological disposition, economic situation, and socio-cultural environment (Aas et al., 2018; Fujitani et al., 2020; Riepe et al., 2017). Global records of stocking practices by managers are lacking (Aas et al., 2018), thereby making the assessment and monitoring of stocking practices complex (Cucherousset et al., 2021; Hunt and Jones, 2018). Although values vary among countries (Halverson, 2008; Hunt and Jones, 2018; Lorenzen, 2014), numerous fish are stocked worldwide every year. For instance, in France, 1.5 kg of fish (about 64 fish individuals) are released per angler per year, totaling 90 million individual fish stocked across the country (Cucherousset et al., 2021). Identifying main

Introduction

drivers of stocking practices and how stocked fish subsequently affect recipient communities is therefore crucial to improve management strategies of freshwater ecosystems and recreational fisheries.

Stocking can play an important role in structuring fish communities by introducing a large number of individuals with novel phenotypes (i.e., native species from aquaculture), or by introducing non-native species (Cucherousset and Olden, 2020). In general, stocking programs rarely take into account the carrying capacity of recipient ecosystems, which could result in increased competition that affects growth and mortality rates of fish (Claussen and Philipp, 2022; Cowx, 1994; Lorenzen et al., 2012; van Poorten et al., 2011). A recent study in small lakes revealed that regular stocking can increase fish species richness (Matern et al., 2022) and that small artificial lakes, such as gravel pit lakes, managed for recreational fisheries through fish stocking can host similar fish abundance and richness as natural lakes (Matern et al., 2022). In particular, gravel pit lakes are usually disconnected from other permanent aquatic ecosystems, so human activities have a fundamental role in shaping biological diversity of these ecosystems. Gravel pit lakes are extremely common in many industrialized landscapes (Blanchette and Lund, 2016; Oertli, 2018), where they provide refuges or substitutes for lost habitats for endangered or rare species (Emmrich et al., 2014; Lenda et al., 2012; Santoul et al., 2004). Because they are often located near densely populated areas (Mollema and Antonellini, 2016), gravel pit lakes also offer many cultural services, such as recreational angling or water sports (Soni et al., 2014). Because gravel pit lakes are managed for different purposes (Zhao et al., 2016), and because their fish communities are strongly influenced by human activities, they provide a unique opportunity to investigate the causes and consequences of fish stocking intended for different purposes.

The present study aimed to determine whether stocking affected recipient fish communities in a network of geographically close gravel pit lakes with different management purposes. The first objective was to quantify recent stocking practices, including species composition and density of fish stocked, and to identify primary determinants of these practices. We hypothesized that stocking practices would strongly differ among gravel pit lakes and would be driven by the primary use of lakes and the type of fishing-rights holders managing lakes. The second objective was to assess consequences of stocking practices on

Materials and methods

taxonomic and functional diversity and body-size structure of fish community. We hypothesized that stocked species would have different ecological characteristics than non-stocked species (i.e., species present in the community but not recently stocked) and that fish community structure in gravel pit lakes would be affected by recent stocking practices.

3.2 Materials and methods

3.2.1 Study area

The department of Haute-Garonne is crossed by the upper part of the Garonne River for nearly 200 kilometers. As the third largest Atlantic river in France, the Garonne has a total length of 602 kilometers, and different types of floodplains have been created along this river by years of flooding. The nearest floodplain is located near Toulouse and can be submerged for about 30 days per year, when the water flow is about 650 to 750 m³.s⁻¹ (Chauvet and Décamps, 1989). With the demographic expansion especially in Toulouse and its surroundings, human impacts on the floodplain have increased, including flood protection, agriculture and urbanization, and, more recently, the digging of a large number of gravel pit lakes to develop the urban area. The study area included 34 gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France (Figure 3.1). These gravel pit lakes were located within a 55-km radius and disconnected from the hydrographical network and other gravel pit lakes (Alp et al., 2016; Paz-Vinas et al., 2021; Zhao et al., 2016) (Figure 3.1 and see appendix Table 6.2.1). Study lakes were distributed along a gradient of maturity (from 17 to 56 years following excavation), maximum depth (ranging from 1.7 to 22.4 m), and surface area (ranging from 0.73 to 47.43 ha; Colas et al., 2021; see appendix Table 6.2.1). Lakes were selected to represent different fishing-rights holders (i.e., private, communal, and public) and main use (from gravel exploitation to water sports and recreational fisheries) in the study area (Evangelista et al., 2015; Zhao et al., 2016). Overall, lakes were categorized into four management types (i.e., lake use describing the main management objective and structure): (i) gravel exploitation ($n = 5$, 15%), defined as gravel pit lakes managed by private companies for gravel extraction where angling and public access was prohibited; (ii) leisure activities ($n = 10$, 29%), defined as gravel pit lakes managed by private companies or private organizations for water sports and other recreational activities, with angling prohibited and restricted public access; (iii) private fishery ($n = 5$, 15%), defined as lakes with fishing rights owned by private

Materials and methods

companies or municipality and dedicated to recreational fisheries; and (iv) public fishery ($n = 14, 41\%$), defined as lakes managed by federal angling clubs with high accessibility to the public (Figure 3.1).

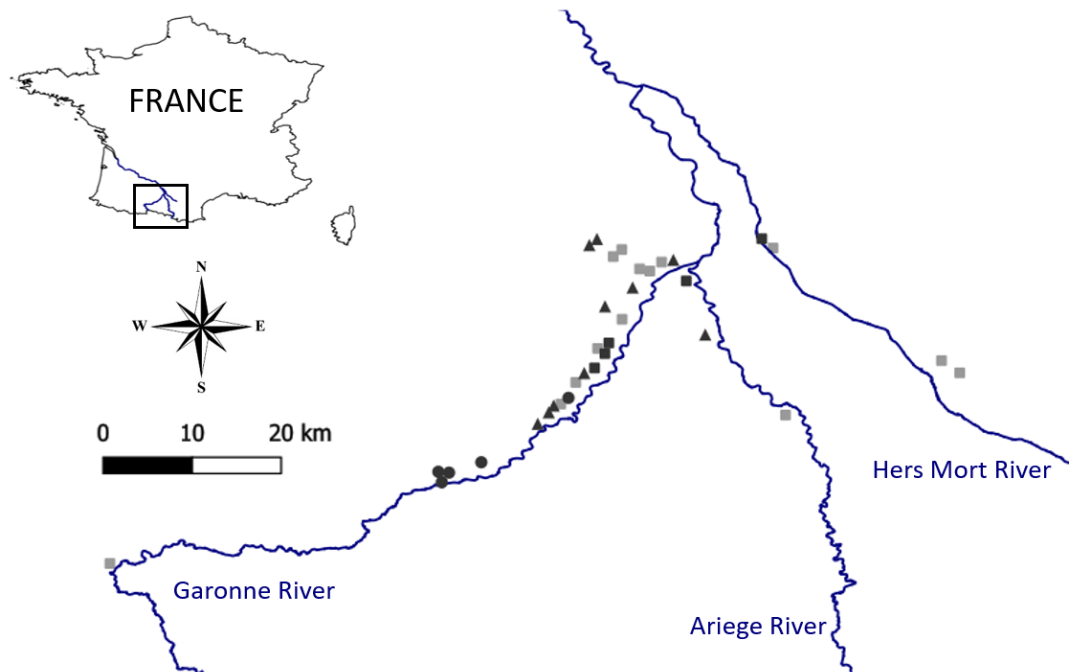


Figure 3.1 Locations of 34 gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France. Shapes indicate the management type: ● gravel exploitation, ▲ leisure activities, ■ private fishery, and ■ public fishery.

In the study area, fish communities of gravel pit lakes follow predictable changes associated with ecosystem maturity (i.e., age and productivity) and management practices that tend to increase over time (Zhao et al., 2016). Young, oligotrophic lakes are usually colonized by a limited number of native species such as European perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*). When ecosystem maturity increases, more fish species are observed, including more cyprinids and some predators such as northern pike (*Esox lucius*). Older and eutrophic lakes usually host more non-native species including pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and black bullhead (*Ameiurus melas*) (Zhao et al., 2016). Unfortunately, information about historical management practices and history of fish colonization in each lake is lacking. This process is likely to be complex and variable depending on lake age, lake history, lake location, and also fish species. Multiple pathways can act simultaneously to explain the

Materials and methods

colonization of gravel pit lakes, including legal and illegal stocking or introduction as stowaway during the stocking of other species (Paz-Vinas et al., 2021). For this reason, we focused our investigations on recent stocking events and current fish communities.

3.2.2 *Fish community and lake monitoring*

Fish communities were sampled between 2016 and 2019 (except one lake sampled in 2013) using a standardized protocol based on two complementary approaches, electrofishing, and gillnetting (details in Zhao et al., 2016). All sampled fishes were identified to species and total length was measured to the nearest mm. Body mass was subsequently estimated using length–weight relationships for each species in the study area (Zhao et al., 2019). For each sampled lake, five environmental variables describing lake morphology were measured: lake perimeter (m), surface area (ha), shoreline development ($SLD = \frac{Pr}{2\sqrt{\pi SA}}$; Hutchinson, 1959), where Pr is the lake perimeter (m) and SA is the lake surface area (m²), maximum depth (m) and lake volume (m³).

3.2.3 *Recent stocking practices*

Recent stocking practices were assessed for each lake using questionnaires conducted in person or by phone in 2018 and 2019 and completed by the person responsible for (or able to report) stocking practices performed between 2011 and 2017, prior to fish community sampling. We focused on recent stocking events because, as observed in most ecosystems worldwide (e.g., Aas et al., 2018), records of historical stocking (if any) were not available in the studied gravel pit lakes. We used this period because it was relatively recent, thereby allowing managers to answer the questionnaire, and ecologically relevant. When stocking occurred, data on stocking date and stocked fishes, including species name, body size or body mass of stocked individuals, and quantity (biomass or number of individuals), were collected. Complementary information on management type was also collected.

3.2.4 *Community descriptors and structure metrics*

Species richness (i.e., the number of species) was calculated to describe taxonomic diversity in each lake and a functional approach was used (Mouillot et al., 2013; Villéger et al., 2008) to assess the ecological role of species using their functional traits (Violle et al., 2007) and the

Materials and methods

diversity of roles in the community. Sampled individuals were classified into functional entities defined as life stages (i.e., young-of-the-year (YOY), juvenile, and adult) and discriminated by body size (i.e., fork length), within each species following Zhao et al. (2019). Accounting for intraspecific variability is important because it can provide a better understanding of variation of functional diversity patterns in communities facing human-induced perturbations (Zhao et al., 2019). The use of different life stages is appropriate to capture ontogenetic shifts that could be strong and ecologically important (e.g., Zhao et al., 2014). Functional entities richness (i.e., the number of functional entities), following the same principle as species richness, was also calculated to describe functional entities diversity within communities. Then, a set of 16 morpho-functional traits describing food acquisition and locomotion functions (Albouy et al., 2011; Mason et al., 2008) was used to describe functional entities (Zhao et al., 2019). On average, 21 individuals (± 20 SD; ranging from 4 to 119 individuals) were measured for each functional entity. To compute functional diversity indices, a multidimensional functional space was built using a principal component analysis (PCA) based on scaled traits (Villéger et al., 2008). The first four principal components were used to build a 4D functional space. Then, three functional diversity indices (functional richness, functional evenness, and functional divergence) describing complementary facets of functional diversity were computed (Mouillot et al., 2013) using functional entities' position in the 4D functional space and functional entities abundance. Within a given community, the functional richness corresponds to the range of ecological strategies present, the functional evenness corresponds to the regularity of abundance distribution among ecological strategies, and the functional divergence corresponds to the proportion of the total abundance supported by functional entities with the most extreme trait values (Mouillot et al., 2013). All the selected lakes ($n = 34$) had at least five functional entities, allowing to calculate functional diversity metrics that require more functional entities in a given community than the number of axes in the computed functional space, that is, four in the present study (Villéger et al., 2008). Four very rare species sampled in the lakes, namely barbel (*Barbus barbus*) (one adult and one juvenile), goldfish (*Carassius auratus*) (two adults), stone loach (*Barbatula barbatula*) (two adults), and European catfish (*Silurus glanis*) (five YOYs), were not included because morphometric data were not available. In total, 15,294 individuals from 22 species were analyzed (11 native and 11 non-native species) and categorized into 52 functional entities.

Materials and methods

A community size-spectrum approach, based on the log-linear relation between fish abundance and body-size class (Trebilco et al., 2013), was used. In each lake, all sampled individuals were grouped according to their mass (g) into 10 size classes following a binned method based on a geometric series of base 2 (Sprules and Barth, 2016) and considering the size interval from 4 g to 1024 g. The smallest individuals were accumulated into the first size class and the largest ones into the 10th size class (see appendix Table 6.2.2). Then, fish abundance in each size class was normalized by dividing it by the size width of the associated size class. Size-spectrum parameters (slope, intercept, and regularity) were determined using linear regression between \log_2 normalized abundance and \log_2 body mass midpoint of each size class (Sprules and Barth, 2016). To avoid a strong correlation between the intercept and the slope, midpoints of size classes were centered (Sprules and Barth, 2016). The resulting slope quantifies the rate of decline in abundance with the increase in body size, the normalized intercept informs about the carrying capacity of the recipient ecosystem, and the regularity reflects the potential heterogeneous responses from different components of community (Heneghan et al., 2019). All selected lakes ($n = 34$) had at least 50 individuals to minimize potential biases in size-spectrum calculation (Arranz et al., 2021).

3.2.5 Statistical analyses

To assess recent stocking practices, annual stocking quantity ($\text{kg}\cdot\text{year}^{-1}$) was calculated for each lake and species and divided by lake size to obtain annual stocking density (in $\text{kg}\cdot\text{year}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$). Species representing less than 1% of total annual stocking quantity for all lakes combined were grouped. To summarize stocking practices, a PCA was performed on annual stocking density ($\log x+1$ transformed) of the most commonly stocked species and on combined annual stocking density of other species. Stocking practices were summarized with a PCA to address the issue of high collinearity among variables. The first two axes were used for subsequent analyses.

Hydromorphological variables (i.e., perimeter, surface, SLD, maximum depth, and volume) were also summarized using a PCA, due to high collinearity among variables (see appendix Figure 6.2.1). The first two principal components were used for subsequent analyses. Linear models were used to assess whether the first two PCA axes describing stocking practices varied according to management type, and along the first two axis of PCA

Results

describing lake hydromorphology. The first axis of PCA describing stocking practices was $\log x+2$ transformed prior to analysis to meet normality assumption of residuals of linear models, and a Tukey post hoc test was used when the factor variable was significant.

To investigate effects of stocking practices on communities, linear regressions with quadratic terms were considered to assess monotonic changes (i.e., linear relations) or non-monotonic changes (i.e., density-dependent relations) in community descriptors (species and functional entities richness) and community structure metrics (functional richness, functional evenness, functional divergence, slope, intercept, and regularity) along the first two PCA axes on stocking practices. Functional richness and divergence were Box–Cox transformed prior to analysis to meet normality assumption of residuals in linear models. For all models, quadratic and interaction terms were removed when not significant ($p > 0.05$). Differences in the number of species and functional entities (taxonomic richness), functional richness, total abundance, and total biomass were compared between lakes with and without recent stocking management using Student or Wilcoxon rank-sum tests. Finally, a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, Anderson, 2017) was used to test for differences in species traits between stocked and non-stocked species. Non-stocked species were defined as fish species not recently stocked by managers but sampled in gravel pit lakes (see appendix Table 6.2.3). Statistical analyses used R 4.0.2 (R Core Team, 2020). Specifically, functional space and functional diversity indices used the *mFD* package (Magneville et al., 2022).

3.3 Results

3.3.1 Recent stocking practices

Half of all lake managers ($n = 17$) reported having stocked fish at least once between 2011 and 2017. Fourteen fish species (six native and eight non-native) were stocked, including six predatory and eight non-predatory species (Table 3.1). Six species accounted for 99% of total annual stocking quantity in all lakes combined, including rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), roach, common carp (*Cyprinus carpio*), rudd (*Scardinius erythrophthalmus*), northern pike, and tench (*Tinca tinca*; Table 3.1). Annual stocking biomass across all lakes ranged among species from 8675.5 kg.year⁻¹ for rainbow trout to 0.6 kg.year⁻¹ for grass carp

Results

(*Ctenopharyngodon idella*). On average, 3.4 (± 1.6 SD) species were stocked into each lake and ranged from one to seven species. Roach was the most commonly stocked species (76.5%), followed by rainbow trout (47.1%) and pikeperch (*Sander lucioperca*) (35.3%; Table 3.1). Adults represented 88.5% of stocking ($\text{kg}\cdot\text{year}^{-1}$). Seven species were only stocked as adults (i.e., rainbow trout, common carp, rudd, northern pike, pikeperch, bleak, *Alburnus alburnus*, and European eel, *Anguilla anguilla*), and two species (i.e., Prussian carp, *Carassius gibelio*, and grass carp) were only stocked as YOY. The other five species (i.e., roach, tench, European catfish, Beluga sturgeon, *Huso huso*, and largemouth bass, *Micropterus nigricans*) were stocked at different life stages (Table 3.2). Stocking densities averaged $127.7 \text{ kg}\cdot\text{year}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$ (± 239.1 SD) and ranged among lakes from $1.6 \text{ kg}\cdot\text{year}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$ to $907 \text{ kg}\cdot\text{year}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$. Non-native species were 73.2% of stocking ($\text{kg}\cdot\text{year}^{-1}$).

Results

Table 3.1 Fish species (Latin and common names), status (native or non-native), occurrence (%), stocking quantity (kg.year⁻¹), and body mass of individuals (g) stocked in studied gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France between 2011 and 2017. Species are listed in decreasing order of stocking quantity.

Latin name	Common name	Status	Occurrence (%)	Quantity (kg.year ⁻¹)	Body mass (g)	
					Mean (± SD)	Min-max
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Rainbow trout	Non-native	47.1	8675.5	193.5 (± 27.3)	180-250
<i>Rutilus rutilus</i>	Roach	Native	76.5	1868.7	18.4 (± 11.5)	7-81
<i>Cyprinus carpio</i>	Common carp	Non-native	23.5	756.4	9213.4 (± 5880.7)	1500-15500
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rudd	Native	17.7	715.5	34.9 (± 1.3)	22-35
<i>Esox lucius</i>	Northern pike	Native	29.4	628.5	2274.8 (± 743.5)	600-2633
<i>Tinca tinca</i>	Tench	Native	23.5	305.0	100.5 (± 6.8)	100-200
<i>Silurus glanis</i>	European catfish	Non-native	23.5	68.6	3273.0 (± 1033.7)	3000-7000
<i>Sander lucioperca</i>	Pikeperch	Non-native	35.3	54.4	1082.1 (± 69.8)	800-1099
<i>Carassius gibelio</i>	Gibel carp	Non-native	11.8	35.7	21.0 (± 0)	21-21
<i>Huso huso</i>	Beluga sturgeon	Non-native	17.7	28.9	6491.7 (± 12340.8)	100-25000
<i>Alburnus alburnus</i>	Bleak	Native	5.9	4.8	16.0 (± 0)	16-16
<i>Anguilla anguilla</i>	European eel	Native	5.9	3.2	2220.0 (± 0)	2220-2220
<i>Micropterus nigricans</i>	Largemouth bass	Non-native	11.8	2.4	72.2 (± 32.8)	64-200
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Grass carp	Non-native	5.9	0.6	20.0 (± 0)	20-20

Results

Table 3.2 Detailed information on life stage and body size of recently stocked fish species in each gravel pit lake managed with stocking ($n = 17$). Scientific names are available in Table 3.1.

Lake code	Rainbow trout	Roach	Common carp	Rudd	Northern pike	Tench	European catfish	Pikeperch	Prussian carp	Beluga sturgeon	Bleak	European eel	Largemouth bass	Grass carp
A	Adult (230 mm)	Juvenile (110 mm)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C	-	-	-	-	Adult (450 mm)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	-	Adult (150 mm)	-	Adult (150 mm)	Adult (700 mm)	Juvenile (200 mm)	Juvenile (790 mm)	-	-	-	-	-	-	-
E	-	Adult (150 mm)	-	Adult (150 mm)	Adult (700 mm)	-	Juvenile (790 mm)	-	-	-	-	-	-	-
G	Adult (230 mm)	Juvenile (110 mm)	-	-	-	Juvenile (200 mm)	-	-	-	-	-	-	-	-
I	Adult (230 mm)	YOY (90 mm)	-	-	-	-	-	Adult (500 mm)	-	-	-	-	-	-
K	-	-	Adult (1135 mm)	-	Adult (500 mm)	-	Juvenile (800 mm)	Adult (500 mm)	-	-	-	-	-	-
L	Adult (230 mm)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Adult (1500 mm)	-	Adult (1000 mm)	Adult (250 mm)	-
O	-	Juvenile (130 mm)	Adult (640 mm)	Adult (130 mm)	-	-	-	-	-	Adult (1500 mm)	Adult (130 mm)	-	-	YOY (100 mm)
P	-	Juvenile (110 mm)	-	-	-	-	-	-	YOY (110 mm)	-	-	-	-	-
Q	-	Juvenile (125 mm)	Adult (500 mm)	-	-	-	-	-	YOY (110 mm)	-	-	-	-	-

Results

S	Adult (230 mm)	Juvenile (110 mm)	-	-	-	Juvenile (200 mm)	-	-	-	-	-	-	-
T	Adult (230 mm)	Juvenile (130 mm)	-	-	-	-	-	Adult (500 mm)	-	-	-	-	Juvenile (170 mm)
W	-	Juvenile (130 mm)	Adult (640 mm)	-	Adult (500 mm)	Adult (250 mm)	Adult (1050 mm)	Adult (500 mm)	-	Juvenile (200 mm)	-	-	-
Y	Adult (230 mm)	Adult (200 mm)	-	-	-	-	-	Adult (500 mm)	-	-	-	-	-
Z	Adult (230 mm)	YOY (90 mm)	-	-	-	-	-	Adult (500 mm)	-	-	-	-	-

Results

3.3.2 Drivers of recent stocking practices

In the PCA describing stocking practices, the first axis (36.5%) described stocking intensity (Figure 3.2), with increasing values indicating higher stocking density, and the second axis (28.5%) contrasted two stocking types, with negative values indicating rainbow trout-dominated stocking and positive values indicating cyprinid-dominated stocking. Regarding lake hydromorphology, the first PCA axis described lake size (50.4% of total variability) and the second PCA axis described lake depth (36.7% of total variability used). Hydromorphological conditions did not differ significantly between lakes from different management types, except maximum depth differed significantly between public fishery and gravel exploitation (Dunn test, $Z = 2.86$, $p < 0.05$, see appendix Table 6.2.1).

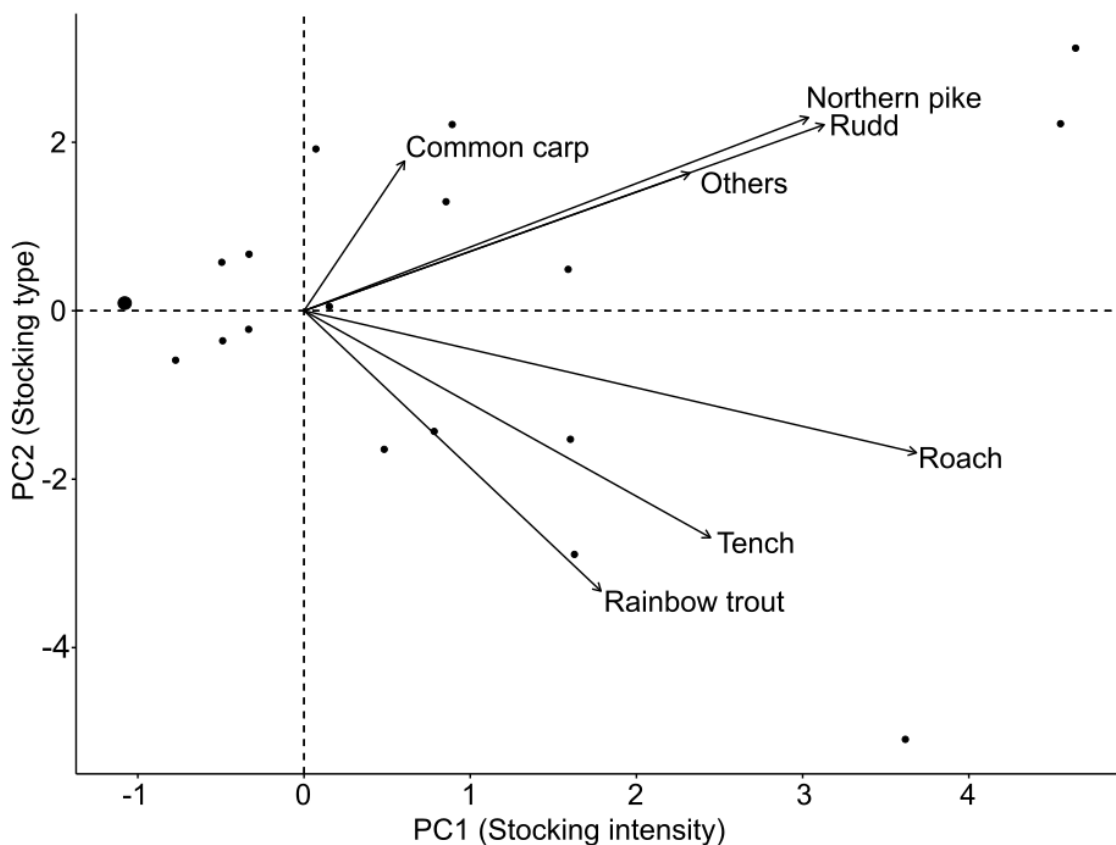


Figure 3.2 Principal component analysis (PCA) based on the log-transformed annual stocking density ($\log+1$) of the most commonly stocked species and others grouped the least stocked species (PC1: 36.5%, PC2: 28.5%) in 34 gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France between 2011 and 2017. Each small dot represents a gravel pit lake that has been recently stocked ($n = 17$) and the large dot represents gravel pit lakes that have not been recently stocked ($n = 17$).

Results

Stocking intensity differed significantly between management types ($F_{(3,28)} = 6.77$, $p < 0.01$), with higher annual stocking densities in gravel pit lakes managed for fishing activities (i.e., private and public fisheries) than in lakes managed for other activities (Tukey post hoc test, $p < 0.05$; Figure 3.3a). Stocked fish (stocking type) did not differ significantly between management types (Figure 3.3b). Stocking type increased significantly along the first PCA axis describing lake size (linear model, $F_{(1,28)} = 4.95$, $p < 0.05$; Figure 3.3d), but stocking intensity did not differ along the same axis (Figure 3.3c). The second PCA axis describing lake depth had no significant effect on stocking intensity or type (Figure 3.3 e-f).

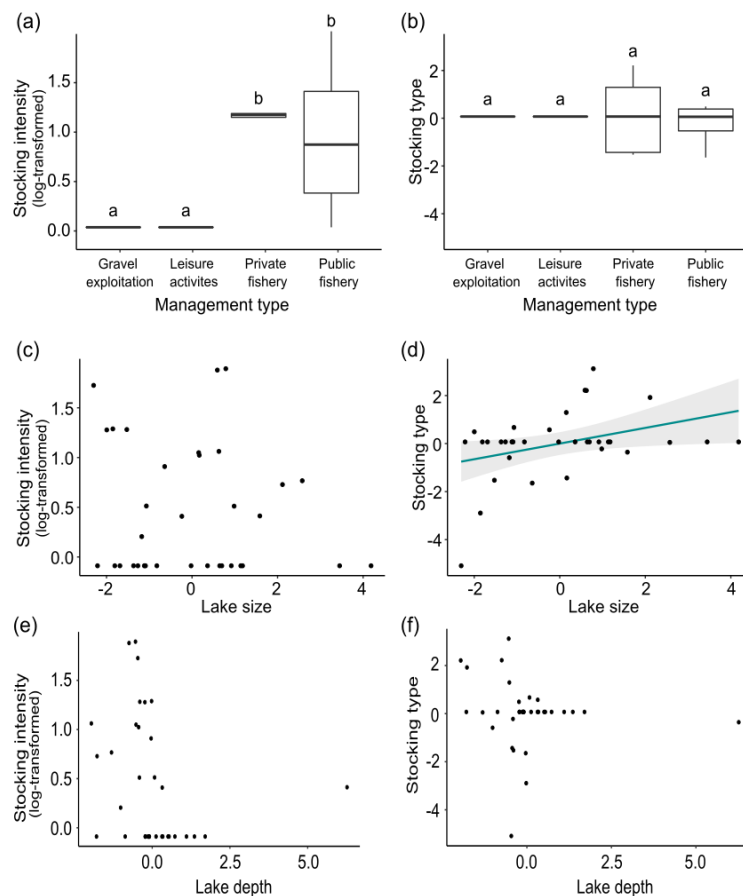


Figure 3.3 Comparison of (a) stocking intensity (log+2) and (b) stocking type between management types, and relationship between lake size (corresponding to the first axis of the PCA performed on hydromorphological variables) and (c) stocking intensity (log+2) and (d) stocking type, and between lake depth (corresponding to the second axis of the PCA performed on hydromorphological variables) and (e) stocking intensity (log+2) and (f) stocking type, in 34 gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France. Different letters indicate a significant difference between management types (Tukey post hoc test, $p < 0.05$). Solid line represents a significant relationship ($p < 0.05$). For stocking intensity, increased values indicate increased stocking density ($\text{kg}\cdot\text{yr}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$). For stocking type, negative values indicate rainbow trout-dominated stocking while positive values indicate cyprinid-dominated stocking.

Results

3.3.3 Consequences of recent stocking on recipient communities

The number of fish species (species richness) and the number functional entities (functional entities richness) sampled in gravel pit lakes significantly increased with stocking intensity (linear model, $F_{(1,31)} = 9.50$ and $F_{(1,31)} = 8.37$, $p < 0.01$, respectively; Figure 3.4 a-b). Stocking type had no significant effect on the two facets of taxonomic diversity (Figure 3.4 c-d). In addition, gravel pit lakes recently stocked displayed a higher number of species and functional entities (Student test, $t = -2.81$ and $t = -2.21$, $p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively) than gravel pit lakes not recently stocked (see appendix Figure 6.2.2 a-b). However, fish total abundance and biomass did not differ significantly between gravel pit lakes with or without recent stocking (see appendix Figure 6.2.2 c-d).

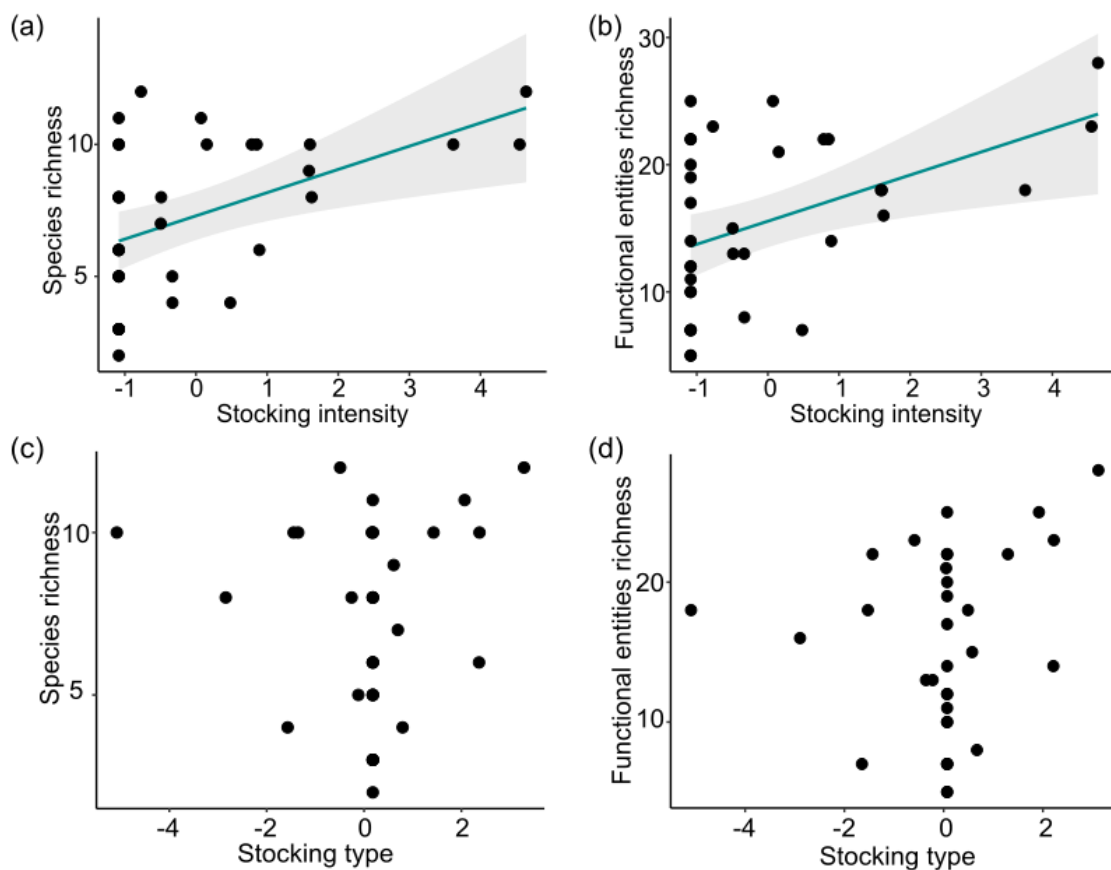


Figure 3.4 Relationship between stocking intensity and (a) species richness and (b) functional entities richness, and between stocking type and (c) species richness and (d) functional entities richness, in 34 gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France. Solid lines represent significant relationships ($p < 0.05$). For stocking type, negative values indicate rainbow trout-dominated stocking while positive values indicate cyprinid-dominated stocking.

Results

The first four principal components of the PCA, used to build the 4D functional space, explained 67.8% of total variance (PC1 = 25.1%, PC2 = 21.5%; PC3 = 13.1%, PC4 = 8.1%; respectively). Species recently stocked by managers differed significantly in functional traits from species not stocked by managers (PERMANOVA, $F_{(1,50)} = 2.31$, $p < 0.05$), especially for traits related to body size (e.g., mass), prey acquisition (e.g., oral gape surface), and locomotion (e.g., caudal peduncle throttling; Figure 3.5). Functional richness increased linearly (linear model, $F_{(1,31)} = 7.63$, $p < 0.01$) with stocking intensity (Figure 3.6a). In addition, gravel pit lakes recently stocked displayed a higher functional richness (Wilcoxon rank-sum test, $W = 83$, $p < 0.05$) than gravel pit lakes not recently stocked (see appendix Figure 6.2.2e). Stocking intensity was not significantly related to functional evenness and divergence (Figure 3.6 b-c). Functional diversity was not significantly related to stocking type (Figure 3.6 d-f). The size-spectrum slope displayed a U-shaped relationship with stocking intensity (linear model, $F_{(1,30)} = 6.05$ and $F_{(1,30)} = 5.14$, $p < 0.05$ for linear and quadratic terms, respectively; Figure 3.7a). The size-spectrum intercept displayed a significant hump-shape relationship with stocking intensity (linear model, $F_{(1,30)} = 7.12$ and $F_{(1,30)} = 6.15$, $p < 0.05$ for linear and quadratic terms, respectively; Figure 3.7b). Regularity was not significantly related to stocking intensity (Figure 3.7c). Size-spectrum parameters were not significantly related to stocking type (Figure 3.7 d-f).

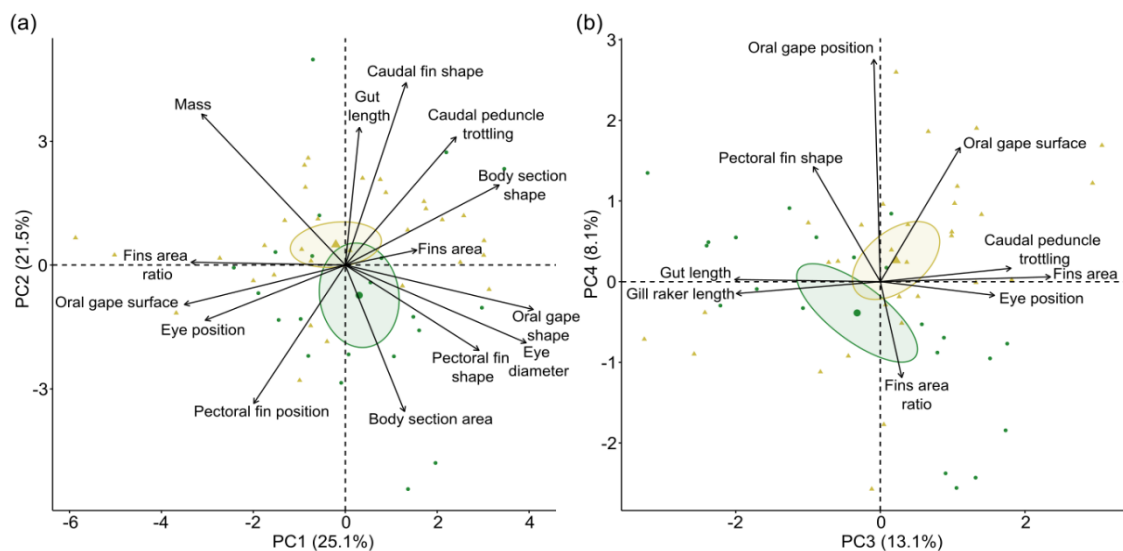


Figure 3.5 Functional space based on 16 functional traits for 52 functional entities (a = PC1 and PC2) and (b = PC3 and PC4) for species sampled in 34 gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France. Stocked species are displayed with yellow triangles and non-stocked species in green circles. Only functional traits that are significantly correlated with the displayed principal components are represented by arrows.

Results

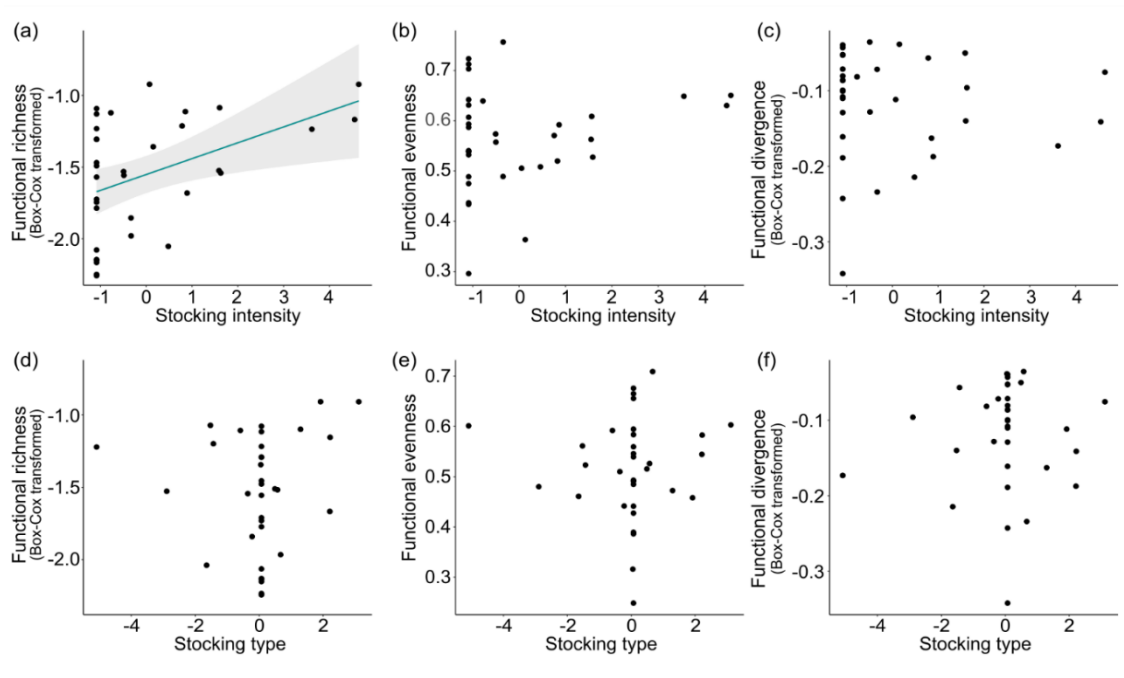


Figure 3.6 Effect of stocking intensity (a–c) and stocking type (d–f) on functional diversity of 34 gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France. Solid line represents a significant relationship ($p < 0.05$).

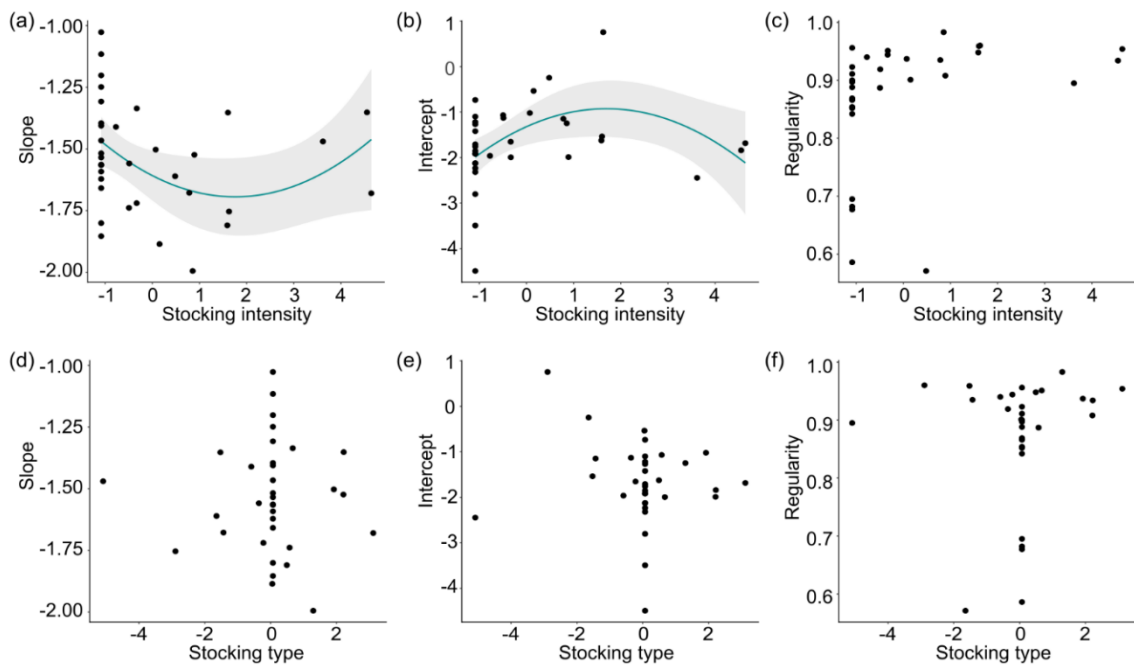


Figure 3.7 Effect of stocking intensity (a–c) and stocking type (d–f) on community size spectrum of 34 gravel pit lakes located in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France. Solid lines represent significant relationships ($p < 0.05$).

Discussion

3.4 Discussion

Our findings provide novel insight into effects of recent stocking activities on fish community structure in gravel pit lakes and identify a key role of management practices and lake attributes in driving these practices. Our results supported the initial hypothesis that stocking practices differed significantly among gravel pit lakes despite the small size of the study area. Specifically, management type describing the fishing-rights holders and the main use of the lake significantly affected stocking intensity. In addition, lake size affected stocked species. Our study also provides strong evidence of important effects of recent stocking on recipient communities in gravel pit lakes. Indeed, we found increases in both taxonomic (species and functional entities richness) and functional richness in fish communities with increasing stocking intensity. Body-size structure in the communities was also affected by stocking intensity, while stocking type did not significantly affect the recipient community.

Variability in recent stocking practices, both in terms of density and species stocked, could be explained by the fact that, in France, fish stocking can be independently carried out by each fishing-rights holder (Fujitani et al., 2017). In addition, choice of species stocked by managers appears to be influenced by size of the system they manage. Thus, to better understand their practices, managers should be questioned about their perception of the environment. Based on the list of species stocked and their quantity, stocking into gravel pit lakes is relatively similar to stocking by angling clubs at a national scale (Cucherousset et al., 2021). In our study, the most commonly stocked species were likely stocked to meet angler expectations. Indeed, four of the six most-stocked species in our study (i.e., rainbow trout, common carp, northern pike, and tench) are popular game fish (Donaldson et al., 2011) and three (i.e., rainbow trout, common carp, and northern pike) were stocked only as adults (i.e., at large body size). Accordingly, we also observed that most species were stocked only as adults when aiming to improve the quality of fisheries. Some species were, however, stocked at multiple life stages to meet different management objectives. For instance, roach and rudd can serve as both prey for stocked predators (e.g., northern pike, pikeperch, and largemouth bass) and targeted by some anglers. Other species targeted by anglers, such as largemouth bass and grass carp, could also be introduced to control invasive crayfish or reduce macrophyte abundance. Importantly, all lakes recently stocked, except one, were stocked

Discussion

simultaneously for both enhancement (i.e., stocking of native species) and introduction (i.e., stocking non-native species), which highlights the multifaceted nature of stocking.

Gravel pit lakes are usually disconnected from hydrographic networks (Mollema and Antonellini, 2016), so fish colonization relies primarily on stocking. We found that gravel pit lakes managed by stocking had a higher species richness than gravel pit lakes not recently stocked, and stocking mainly occurred in gravel pit lakes managed for fisheries. Previous studies also found that fishery management promoted a higher species richness, particularly a higher number of piscivorous species, especially sport fishing species and cyprinid prey species (Matern et al., 2019; Zhao et al., 2016). We also found that taxonomic richness increased with increasing stocking intensity, perhaps because higher stocking densities represent higher propagule pressures to facilitate species establishment. The same pattern was observed for functional richness, thereby confirming the establishment of self-sustaining populations of stocked species with multiple life stages sampled. Our findings confirm the importance of fishery management in shaping fish community composition in gravel pit lakes (Matern et al., 2022, 2019; Zhao et al., 2016).

The functional structure of fish communities was also affected by intensity of recent stocking. As observed for taxonomic richness, we found that gravel pit lakes managed by stocking had a higher functional richness than gravel pit lakes not recently stocked, indicating that gravel pit lakes managed by stocking support fish communities with a wider range of ecological strategies. In addition, functional richness increased with increasing stocking intensity, and we hypothesize that higher propagule pressures can facilitate the establishment and persistence of species with particular ecological strategies. This finding was likely caused by differences in functional traits between stocked and non-stocked species, which were caused by stocking of non-native species that differ functionally from native species (Zhao et al., 2019). Such differences have already been observed at the global scale (Blanchet et al., 2010; Toussaint et al., 2018) and were associated with important changes in the functional structure of communities (i.e., an increase in functional richness and functional divergence; Toussaint et al., 2018). We found that recent stocking practices were not associated with changes in functional evenness and divergence, which may have been caused by simultaneous introduction and enhancement stockings that blurred the independent effects of introduction

Discussion

and enhancement stocking. However, stocked native species can also have different traits than wild conspecifics due to domestication (Teletchea and Fontaine, 2014). Unfortunately, accounting for differences in functional traits between hatchery-reared and wild individuals (Cucherousset and Olden, 2020; Gross, 1998) would require more data. Stocking can modulate the dynamics of interactions between organisms (i.e., prey and predators), thereby resulting in a substantial density-dependent change in the proportion of individual sizes within the community and the carrying capacity of recipient ecosystem. In our study, however, recent stocking practices were not associated with increased total abundance or biomass of fish between gravel pit lakes managed with or without stocking. Although this remains to be measured empirically, our findings suggest that stocking might induce a replacement of individuals rather than an addition of individuals in recipient communities.

Colonization of fish in young gravel pit lakes (i.e., following gravel exploitation) remains unknown in many cases, and in our study, the colonization history of fish was not known in these artificial ecosystems. Knowledge of the composition of fish communities at the start of our study was limited, with no information about management history. Fish could have been introduced legally, illegally, or as stowaways during fish releases (Paz-Vinas et al., 2021), before our study, so we focused on recent stocking practices and their effects on current communities. Our results are consistent with a predictable shift in community composition previously observed in gravel pit lakes (Zhao et al., 2016) and confirm the influence of fishery management and stocking on the trajectory of community assembly in these ecosystems. Nevertheless, repeated stocking of a limited number of species could lead to biotic homogenization of taxonomic (Matern et al., 2022, 2019; Radomski and Goeman, 1995) and functional diversity among lakes managed for fishery purposes. Fishery managers must account for this potential risk of loss of community diversity at the regional level, especially because gravel pit lakes are primarily managed for recreational fisheries, as in Central Europe (Matern et al., 2019; Nikolaus et al., 2021).

In conclusion, integrative management of social-ecological systems, such as gravel pit lakes, requires an understanding of complex interactions between users, managers, and the environment (Mee et al., 2016). Moreover, gravel pit lakes can, in some cases, represent valuable habitats for conservation with important socio-economical values (Nakahashi et al.,

Discussion

2022), so management practices should account for ecological consequences of stocking. Integration of ecological principles is crucial to achieve long-term sustainability of recreational fisheries (Claussen and Philipp, 2022), particularly for stocking in small lakes that can have important effects on fish communities. Although recreational fisheries, through stocking, actively participate in colonization of new ecosystems, fish stocked in these programs have different characteristics than wild native fish communities. In the future, stocking could impact functioning of these ecosystems and their associated ecosystem services.

Highlights

- Stocking practices are highly variables in terms of density and species stocked, and depend on management objectives.
- Fish stocking plays an active role in the diversification of communities in new artificial ecosystems.
- Fish stocked in stocking programs have different characteristics than wild fish and can affect ecosystem functioning over the long term.

Chapitre 4. Can habitat enhancements limit the ecological impacts of non-native fish stocking? An experimental approach.

This chapter is adapted from the article:

Gimenez, M. and Cucherousset, J. 2023. Can habitat enhancements limit the ecological impacts of non-native fish stocking? An experimental approach. Under review in *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*.

Résumé

Résumé

Le repeuplement d'espèces non-natives est une mesure omniprésente dans la gestion des pêches en eau douce, mais peut avoir des répercussions importantes sur les communautés et le fonctionnement des écosystèmes. L'amélioration de l'habitat représente une approche intégrative pour limiter les impacts du repeuplement en soutenant directement la biodiversité et en maintenant le fonctionnement de l'écosystème. Dans cette étude, une expérience en mésocosmes a été réalisée pour évaluer si l'amélioration de l'habitat, par l'ajout d'habitat ligneux grossier sous forme de fines branches groupées entourées ou non d'une cage d'acier, peut limiter l'impact du repeuplement des juvéniles de black-bass à grande bouche *Micropterus nigricans* sur les communautés de proies et l'écosystème. Avant repeuplement, l'amélioration de l'habitat n'avait pas d'effet notable sur les communautés zooplanctoniques, mais un effet important sur les communautés de macroinvertébrés benthiques, engendrant à une diminution de la décomposition de la matière organique dans les mésocosmes contenant des habitats ligneux avec cage. Les black-bass ont considérablement affecté la structure des communautés de zooplancton, mais n'ont pas affecté les communautés de macroinvertébrés, ni le fonctionnement de l'écosystème. Cet effet sur la structure de la communauté zooplanctonique a été compensé par l'habitat ligneux avec cage. Cette étude montre que l'amélioration de l'habitat n'est peut-être pas une mesure suffisante pour compenser les effets potentiels du repeuplement de poissons, et que le choix des matériaux utilisés dans l'amélioration des habitats est fondamental pour en accroître l'efficacité.

Mots-Clés: *gestion écosystémique, gestion espèce-centrée, Micropterus nigricans, habitat ligneux grossier, gestion des pêches en eau douce*

Abstract

Abstract

Non-native fish stocking is a ubiquitous management measure in freshwater fisheries but it can induce important ecological impacts on native communities and recipient ecosystems. Habitat enhancement can directly support biodiversity and help maintaining ecosystem functioning, representing an integrative approach to limit the ecological impacts of non-native fish stocking. Here, we used a mesocosm experiment to assess whether habitat enhancement, through the addition of coarse woody habitat (CWH) in the form thin branches bundled or within a steel cage, can limit the impact of the stocking of juvenile non-native largemouth bass *Micropterus nigricans* on prey communities and ecosystem functioning. Results demonstrated that, prior to stocking, there was overall no significant effect of habitat enhancement on zooplankton communities and a strong effect on benthic macroinvertebrate communities that was associated with a decrease in the decomposition rate of organic matter in mesocosms containing caged-CWH. We then found that largemouth bass significantly affected the structure of zooplankton communities while we did not observe significant effects of stocking on macroinvertebrate communities and ecosystem functioning. This effect on zooplankton community structure was compensated by habitat enhancement, notably when using caged-CWH. This study showed that habitat enhancement alone may not be sufficient to compensate the potential effects of stocking, and that the choice of materials used to enhance habitats is fundamental in driving the efficiency.

Keywords: *ecosystem-based management, species-oriented management, Micropterus nigricans, coarse woody habitat, freshwater fisheries management*

Introduction

4.1 Introduction

Freshwater fisheries are facing important management challenges caused by the decline of fish stocks, eutrophication and substantial habitat degradation (Arlinghaus et al., 2016; Holder et al., 2020; Sbragaglia et al., 2023). To address these challenges, managers can implement diverse measures that could be classified into three main categories: harvest regulations, fish stocking and habitat enhancement (Arlinghaus et al., 2015). Harvest regulations and stocking practices are by far the most widespread and long-standing resource management measures, likely because of the ease of implementation (van Poorten et al., 2011). At the opposite, habitat enhancement measures are less common, notably because anglers show more positive beliefs toward fish stocking and exert social pressure on managers (Fujitani et al., 2020; Klefoth et al., 2023; Sass et al., 2017). However, the effectiveness of traditional single-species-oriented practices (i.e., harvest regulations and/or stocking) is now challenged as it could be counterproductive (Radinger et al., 2023). In contrast, more ecosystem-based management actions, such as habitat enhancement, can be more effective and sustainable, because they encompass not only the targeted fish populations but also their biotic (e.g., resources, predators) and abiotic (e.g., habitat, water quality) environments.

Stocking programs are primarily designed to enhance fish stocks by releasing hatchery-reared individuals (Lorenzen et al., 2012; Sass et al., 2017) to optimize the angling experience (Cowx, 1994). Financial investment by managers in stocking is high (Cucherousset et al., 2021; Hunt et al., 2017; Riepe et al., 2017) despite the fact that stocking is often controversial because of its potential ecological, financial and social impacts (Claussen and Philipp, 2022; Gozlan et al., 2010). In fact, to satisfy catch-challenge motivations of anglers, they often involve the release of non-native fish species which represent a fishing challenge, but are also known to affect recipient communities and ecosystems (Eby et al., 2006; Lewin et al., 2006). For instance, non-native species represent > 40% of the species stocked by angling clubs in French rivers and lakes (Cucherousset et al. 2021). The stocking of a non-native predator can result in a trophic cascade due to increased top-down control (Eby et al., 2006), and lead to altered trophic linkages through changes in prey community structure (Tiberti et al., 2014) that can subsequently affect ecosystem functions such as nutrient cycling and primary production (Schindler et al., 2001). Thus, it can be a possible threat to the long-term sustainability of fisheries activities and ecosystems.

Introduction

Habitat enhancement has received less consideration by freshwater managers than stocking (Lorenzen, 2014; Sass et al., 2017; Schindler and Hilborn, 2015). Nearshore habitats are often impacted by recreational activities or intentionally removed by fishery managers (Jennings et al., 2003), although it can affect the growth and cause a decline of fish populations (Sass et al., 2006). Increased investment in habitat enhancement and protection could have beneficial effects for the ecosystems, by increasing its carrying capacity, and for the fisheries, by improving the productivity of exploited fish stocks (Radinger et al., 2023) through increased natural recruitment in some popular fish species (Nilsson et al., 2014; Roni et al., 2008). Compared to stocking, habitat enhancement appears to be a more sustainable management, because restored habitats directly support biodiversity and contribute by extension to the ecosystem functioning and services (Dobson et al., 2006; Harrison et al., 2014; Radinger et al., 2023). In lake, littoral habitats such as coarse woody habitat (CWH) provide key habitats not only for fish, but also for invertebrates or periphyton, and affect ecosystem productivity and nutrient cycling (Czarnecka, 2016). Enhancing the quality and quantity of littoral habitats might limit some of the negative effects of non-native fish stocking by providing refuge to native prey and maintaining some important ecosystem functions, but this remains to be tested.

The main objective of the present study was to determine whether habitat enhancement can limit the ecological impacts of non-native predatory fish stocking. We used an experimental mesocosm approach and juvenile non-native largemouth bass *Micropterus nigricans*, a predator and a popular game fish for anglers (Donaldson et al., 2011), as a model species. We assessed the ecological consequences of two different habitat enhancements (i.e., CWH and CWH within a steel cage) prior and after fish stocking. We predicted that habitat enhancement will limit the ecological impacts of non-native fish stocking by supporting prey communities and maintaining some important ecosystem functions.

Materials and methods

4.2 Materials and methods

4.2.1 Model system

We used the stocking of non-native largemouth bass in gravel-pit lakes in southwestern France as a case study for this experiment. In many European countries, gravel pit lakes are becoming more and more common in the landscape and represent valuable ecosystems for recreational fisheries (Matern et al., 2019; Meyerhoff et al., 2019). In the study area, stocking is an important driver of fish community structure in gravel pit lakes (Garcia et al., 2023; Gimenez et al., 2022; Zhao et al., 2016). Largemouth bass is one of the most notorious and highly introduced species in freshwater ecosystems (Brown et al., 2009; Donaldson et al., 2011) and its introduction can affect recipient community through trophic cascade (Drenner et al., 2002; Jackson, 2002). Largemouth bass is well distributed in the study area, targeted by many recreational anglers and local angling authorities have recently implemented a regulation whereby catch-and-release angling is mandatory for this non-native species. The littoral habitat is particularly important for the all life stages of the species (Brown et al., 2009) but gravel pit lakes are usually characterized by steep slopes and higher littoral depth with a lack of macrophytes and deadwood compared to natural lakes (Emmrich et al., 2014). Thus, littoral habitat enhancement could be particularly efficient in such ecosystems (Radinger et al., 2023), and this is particularly true for this species.

4.2.2 Experimental design

We used an experimental approach (24 outdoors mesocosms, circular cattle tanks, 550 L) based on four treatments: i) nor non-native fish stocking or habitat enhancement (hereafter “no stocking”), ii) non-native fish stocking and no habitat enhancement (“stocking only”), iii) non-native fish stocking and habitat enhancement with a coarse woody habitat (CWH) (“stocking and CWH”) and iv) non-native fish stocking and habitat enhancement with a caged-CWH caged (“stocking and caged-CWH”). Each treatment was replicated six times and we used a block design with six blocks with each block containing the four treatments (Závorka et al., 2020) (see appendix Figure 6.3.1). CWH habitat enhancement consisted in a brush pile consisting of 2 kg of deadwood (thin branches < 1.5 cm diameter of downy oak *Quercus pubescens*) grouped into circular bundles (40 x 20 x 20 cm) (see appendix Figure 6.3.2a). Caged-CWH habitat enhancement consisted in the same bundle of deadwood that was placed

Materials and methods

within a steel cage (40 x 20 x 30 cm, Biohut[®], ECOCEAN, Montpellier, France) (see appendix Figure 6.3.2b). This device is deployed to restore nurseries in marine ecosystems and was used here to increase habitat complexity and verticality compared to CWH.

On April 29, 2021, 5 cm of gravel and 500 L of unfiltered water from a nearby gravel pit lake were added to each mesocosm. On June 10, 2021, each mesocosm was inoculated with phytoplankton and zooplankton collected from three gravel pit lakes (Téoula, Sou lance and Lamartine lakes) located in the floodplain of the Garonne river (Haute-Garonne, France) (Zhao et al., 2016). Phytoplankton and zooplankton inoculum were collected using nets with a mesh size of 10 and 50 μm , respectively. From May 18, 2021 to July 15, 2021, several additions of several macroinvertebrate taxa were made. In each mesocosm, 12 pond snails (immature *Lymnaea stagnalis*) reared in aquarium and two mesh bags containing 5 g of leaves of black poplar *Populus nigra* that have been placed in a nearby gravel pit lake for 21 days were added to each mesocosm. On June 28 and July 15, 2021, two additional inoculums of macroinvertebrates collected in the Ariège river using a dip net (500 μm mesh size) were added.

The experiment was composed of two periods. The first period (before stocking) started on November 22, 2021, when habitat enhancements were installed and lasted 34 weeks. The second period (after stocking) started on July 20, 2022 with fish stocking and ended on September 6, 2022 (duration: 8 weeks). From July 4, 2022 until the end of the experiment, nets (1.5 mm mesh size) were placed on the mesocosms to prevent fish escapees and potential predations. Summer 2022 was particularly warm and dry with multiple heat waves. Therefore, water was added to all mesocosms during the warmest period to compensate evaporation and an air bubbling system was placed in each mesocosm to avoid hypoxia.

4.2.3 Fish stocking

For all mesocosms with stocking, five hatchery-reared young-of-the-year (YOY) largemouth bass were introduced ($n_{total} = 90$ individuals) on July 20, 2022. In the hatchery, they were fed with pelletized food. To avoid handling stress, the total mass of largemouth bass introduced

Materials and methods

in each mesocosm was measured (mean = 33.6 g \pm 2.4 SD) and did not differ significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(2,17)} = 0.11$, $p = 0.95$) (see appendix Figure 6.3.3).

4.2.4 Mesocosm monitoring and sampling

On September 6, 2022, fish were collected from each mesocosm and subsequently euthanized individually using an overdose of anesthetic (benzocaine, 25mg.L⁻¹). The number of fish in each mesocosm was counted and individual size (nearest mm) and mass (nearest 0.01 g) were measured.

Regarding prey communities, zooplankton was sampled by filtering 20 and 40 L of water using a 80 μ m mesh sieve, respectively for each period (i.e., before stocking on July 19, 2022, and after stocking on September 5, 2022). Samples were stored in 96% ethanol and subsequently filtered again through a 160 μ m mesh sieve prior to counting. Zooplankton was identified to the lowest taxonomic level using a binocular magnifier (Leica MZ7.5 StereoZoom Microscope). A total of eight taxa (Chaoboridae, Cyclopoïda, Calanoïda, Ceriodaphnia, Simocephalus, Daphnia, Bosminidae, Chydoridae and Nauplii) were identified and counted. We then calculated zooplankton richness (number of taxa) and density (ind.L⁻¹). Benthic macroinvertebrates were sampled using three plastic trays buried in the substrate installed in the mesocosms on June 10 and July 22, 2022, respectively. Macroinvertebrates were collected using a sieve (before stocking on July 19, 2022, and after stocking on September 5, 2022) and stored in 96% ethanol before laboratory analysis. Macroinvertebrates inhabiting CWH and caged-CWH were also collected, but only at the end of the experiment (September 6, 2022) to avoid overly destructive sampling before fish introduction. Macroinvertebrates were then identified to the lowest taxonomic level (mainly Family) using a binocular magnifier (Leica MZ7.5 StereoZoom Microscope). A total of 16 macroinvertebrate taxa (*Lymnaea*, *Physa*, Ancyliidae, Asellidae, Gammaridae, Planarian, Chironomidae, Culicidae, Dytiscidae, Hydrachnidia, Annelida, Ceratopogonidae, Baetidae, Corixidae, Corbicula and Mesovellidae) were identified and counted. We then calculated macroinvertebrate richness (number of taxa) and density (ind.mesocosm⁻¹).

Materials and methods

Regarding ecosystem functioning, parameters were measured the day before community sampling to limit potential perturbations. Pelagic primary production was assessed by measuring total chlorophyll-*a* concentration ($\mu\text{g chl-}a\cdot\text{L}^{-1}$) using a portable fluorometer (AlgaeTorch; BBE moldaenke GmbH) before fish stocking. After stocking, chlorophyll-*a* concentration ($\mu\text{g chl-}a\cdot\text{L}^{-1}$) was quantified by filtering water samples (250 mL) due to high concentration in some mesocosms. Benthic primary production was assessed by measuring chlorophyll-*a* concentration ($\mu\text{g chl-}a\cdot\text{cm}^{-2}$) on three ceramic tiles (20 x 10 cm) using a portable fluorometer (BenthoTorch; BBE moldaenke GmbH; Kahlert and McKie, 2014). The decomposition rate of leaf litter was quantified by measuring breakdown of 3 g (± 0.02 g) of air-dried black poplar leaves (details in Alp et al., 2016; Závorka et al., 2020) placed into mesocosms. Leaf decomposition corresponded to the decomposition rate for each tank, which was calculated as follows (Lecerf et al., 2005):

$$k = \frac{-\ln \frac{M_f}{M_i}}{T}$$

where M_f is final and M_i is initial oven-dried mass of leaf litter, T the duration of leaf exposure in mesocosms (39 and 45 days for each period, respectively).

4.2.5 Statistical analyses

Overall, a similar general approach was used to test the effects of treatment on each response variables. We used mixed effects models (LMM and GLMM depending on data distribution, see details in appendix Table 6.3.1) using treatment as a fixed variable and experimental block as a random variable. The response variables used in the models were those measured directly during the sampling campaign and community identification, except for community structures where non-metric multidimensional scaling (nMDS with untransformed densities of each taxa and Bray-Curtis index; Kruskal, 1964) were performed and the first two axes used as response variables (see appendix Table 6.3.1). When response variables were significant, pairwise comparisons were subsequently used to identify differences between treatments (Tukey post-hoc test). All analyses were performed with R v. 4.2.2 (R Core Team, 2022) using *lme4* v. 1.1-32 (Bates et al., 2015) for LMM and GLMM, *emmeans* v.1.8.5 (Lenth et al., 2023) for pairwise comparisons, *vegan* v. 2.6-4 (Oksanen et al., 2022) for nMDS.

Results

4.3 Results

4.3.1 Ecological effects before non-native fish stocking

Zooplankton communities were dominated by Cyclopoïda (mean = 128.2 ind.L⁻¹ ± 316.6 SD), Bosminidae (mean = 114.2 ind.L⁻¹ ± 391.5 SD) and Ceriodaphnia (mean = 83.3 ind.L⁻¹ ± 303.0 SD) (see appendix Figure 6.3.4a). There were significant differences between treatments in the richness and density (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 10.52$, $p < 0.05$ and $\chi^2_{(3,23)} = 29.78$, $p < 0.0001$, respectively), with a significantly lower richness in stocking and caged-CWH treatment compared with stocking only treatment (Tukey post hoc test, $p < 0.05$, see appendix Figure 6.3.5a). Density was significantly lower in caged-CWH treatment compared to no stocking and stocking and CWH treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.01$, see appendix Figure 6.3.5b). There were no significant difference between treatments in zooplankton community structure (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 1.62$, $p = 0.65$ and $\chi^2_{(3,23)} = 0.43$, $p = 0.93$, for the two axes, respectively, Figure 4.1 a, c, e).

Macroinvertebrate communities were largely dominated by Asellidae (mean = 3376.7 ind.mesocosm⁻¹ ± 4765.7 SD), followed by Chironomidae (mean = 274.2 ind.mesocosm⁻¹ ± 786.5 SD) and Annelida (mean = 250.4 ind.mesocosm⁻¹ ± 1182.6 SD) (see appendix Figure 6.3.6a). Richness and density differed significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 12.57$, $p < 0.01$ and $\chi^2_{(3,23)} = 14.14$, $p < 0.01$, respectively), and both were significantly lower in the stocking and caged-CWH compared with no stocking and stocking only treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$, see appendix Figure 6.3.7 a-b). Community structure significantly differed between treatments (Figure 4.1b) along the two axis (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 11.82$, $p < 0.01$ and $\chi^2_{(3,23)} = 28.37$, $p < 0.0001$, respectively for the two axes, Figure 4.1 d, f). Along the first axis, stocking only and stocking and CWH treatments differed significantly (Tukey post hoc test, $p < 0.05$, Figure 4.1d), and along the second axis, stocking and caged-CWH treatment differed significantly with treatments without habitat enhancement (Tukey post hoc test, $p < 0.01$, Figure 4.1f).

Results

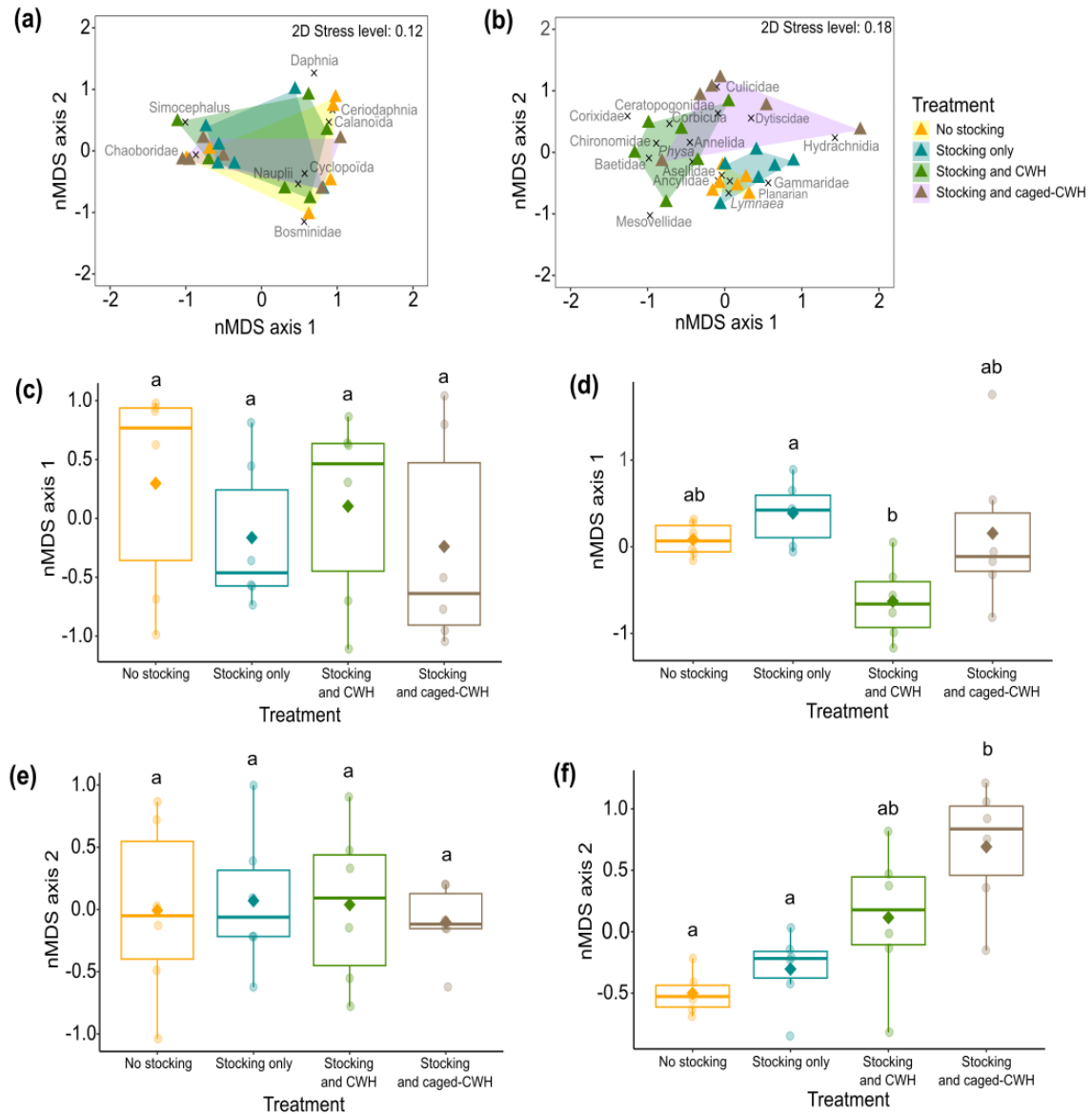


Figure 4.1 Effects of management practices before stocking on community structure quantified using (a-b) a non-metric multidimensional scaling (nMDS) analysis and analyzed along the (c-d) first and (e-f) second axes. Zooplankton communities are represented on the left side of the panel and macroinvertebrate communities on the right side. Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

Results

Treatments did not differ significantly for the pelagic and benthic primary production (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 5.64$, $p = 0.13$ and $\chi^2_{(3,23)} = 3.54$, $p = 0.32$, respectively, Figure 4.2 a-b). However, decomposition of organic matter differed significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 15.37$, $p < 0.01$), with a significant lower decomposition rate in the stocking and caged-CWH treatment compared with the no stocking treatment (Tukey post-hoc test, $p < 0.01$, Figure 4.2c).

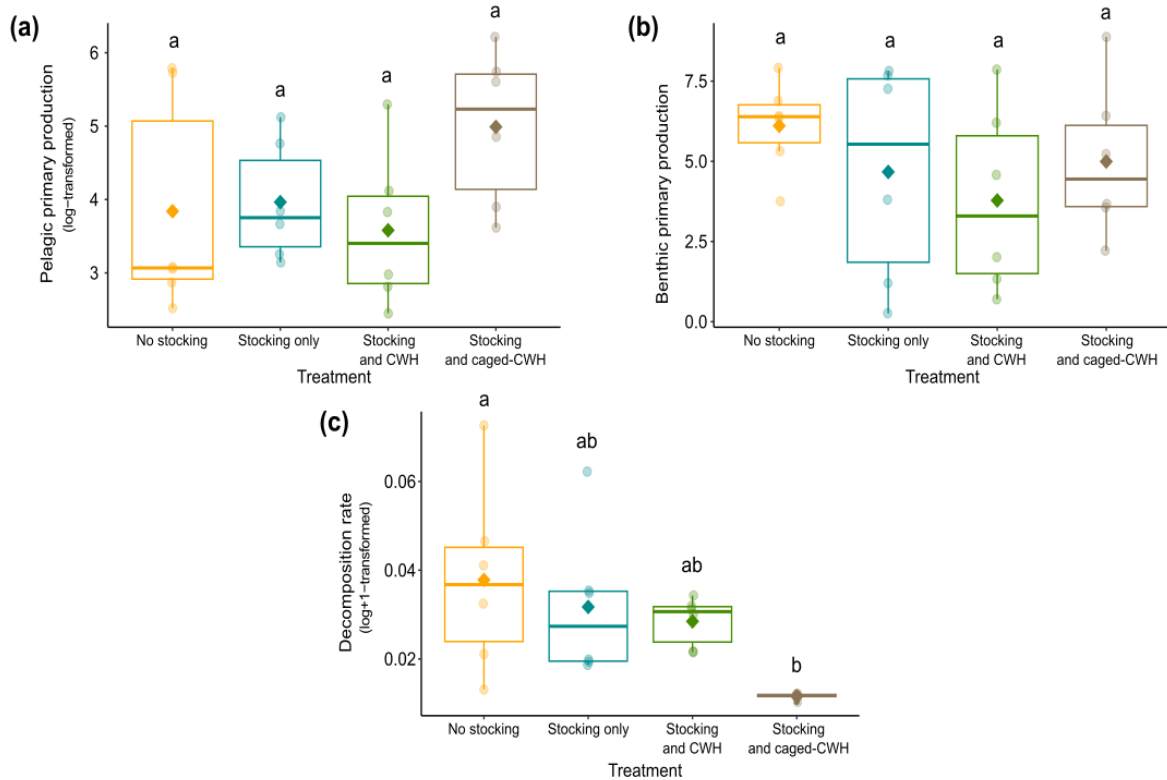


Figure 4.2 Ecological effects of treatments before stocking on (a) pelagic primary production, (b) benthic primary production and (c) decomposition rate. Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post-hoc test, $p < 0.05$).

Results

4.3.2 Ecological effects after non-native fish stocking

At the end of the experiment, there was no significant difference in individual fish body size between treatments (GLMM, $\chi^2_{(2,70)} = 5.03$, $p = 0.08$, Figure 4.3a). However, individual fish body mass significantly differ between treatments (GLMM, $\chi^2_{(2,70)} = 10.14$, $p < 0.01$), with fish displaying significantly lower body mass in mesocosms with caged-CWH compared to stocking only (Tukey post-hoc test, $p < 0.01$, Figure 4.3b). The survival rate did not differ significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(2,16)} = 3.56$, $p = 0.17$, Figure 4.3c).

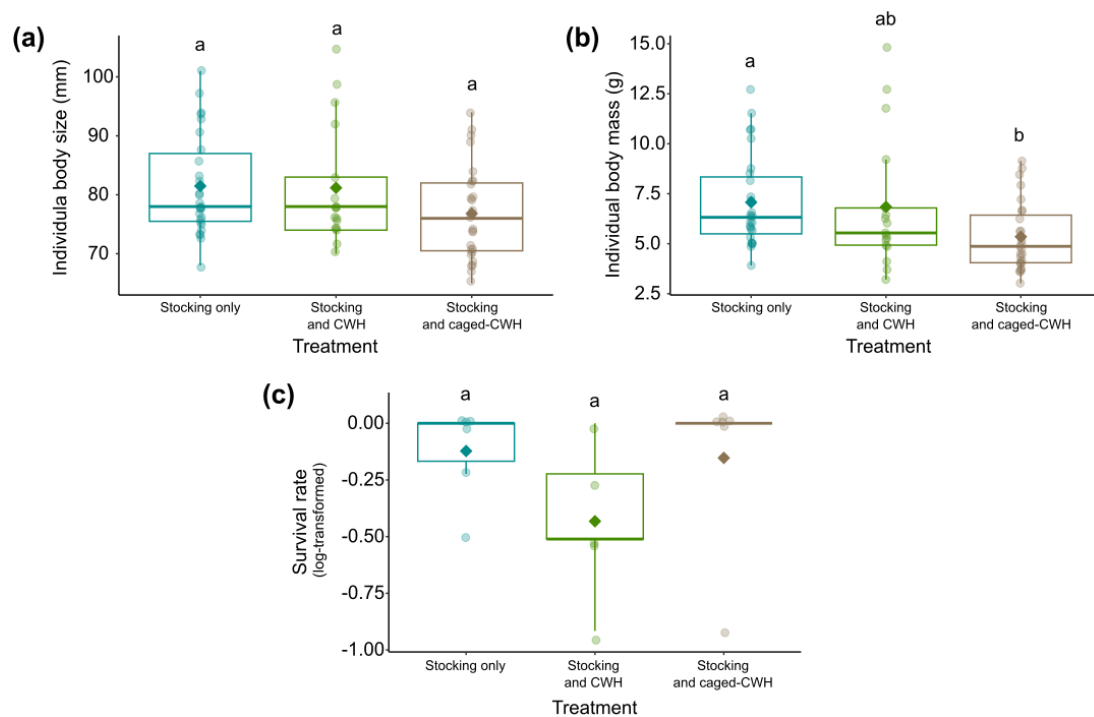


Figure 4.3 Treatment effects on (a) individual body size, (b) body mass and (c) survival rate at the end of the experiment. Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post-hoc test, $p < 0.05$).

Zooplankton communities were largely dominated by Bosminidae (mean = $147.7 \text{ ind.L}^{-1} \pm 267.6 \text{ SD}$), followed by Cyclopoidea (mean = $36.5 \text{ ind.L}^{-1} \pm 76.2 \text{ SD}$) and Ceriodaphnia (mean = $21.9 \text{ ind.L}^{-1} \pm 66.5 \text{ SD}$) (see appendix Figure 6.3.4b). There were no significant difference between treatments in zooplankton richness and density (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 6.15$, $p = 0.10$ and $\chi^2_{(3,23)} = 5.59$, $p = 0.15$, respectively, see appendix Figure 6.3.5 c-d). Community structure significantly differed between treatments (Figure 4.4a) along the first axis of the nMDS, (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 22.16$, $p < 0.0001$, Figure 4.4c), with no stocking and stocking and caged-CWH

Results

treatments significantly different with stocking only treatment (Tukey post hoc test, $p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively, Figure 4.4c). There was no significant difference between treatment along the second axis of the nMDS (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 3.19$, $p = 0.36$, Figure 4.4e).

Macroinvertebrate communities were largely dominated by Asellidae (mean = 2022.1 ind.mesocosm⁻¹ \pm 2896.5 SD), followed by Annelida (mean = 479.2 ind.mesocosm⁻¹ \pm 1382.8 SD) and *Physa* (mean = 52.9 ind.mesocosm⁻¹ \pm 178.5 SD) (see appendix Figure 6.3.6b). Richness differed significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 49$, $p < 0.0001$), with a significantly lower richness in the stocking and caged-CWH treatment compared to all other treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.01$, see appendix Figure 6.3.7c). However, density did not differ significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 7.20$, $p = 0.07$, see appendix Figure 6.3.7d). Community structure significantly differed between treatments (Figure 4.4b) only on the first axis of the nMDS (LMM, $\chi^2_{(3,20)} = 64.58$, $p < 0.0001$ and $\chi^2_{(3,20)} = 2.40$, $p = 0.49$, respectively for the two axes, Figure 4.4 d, f), with the stocking and caged-CWH treatment being significantly different from all other treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.001$, Figure 4.4d).

Results

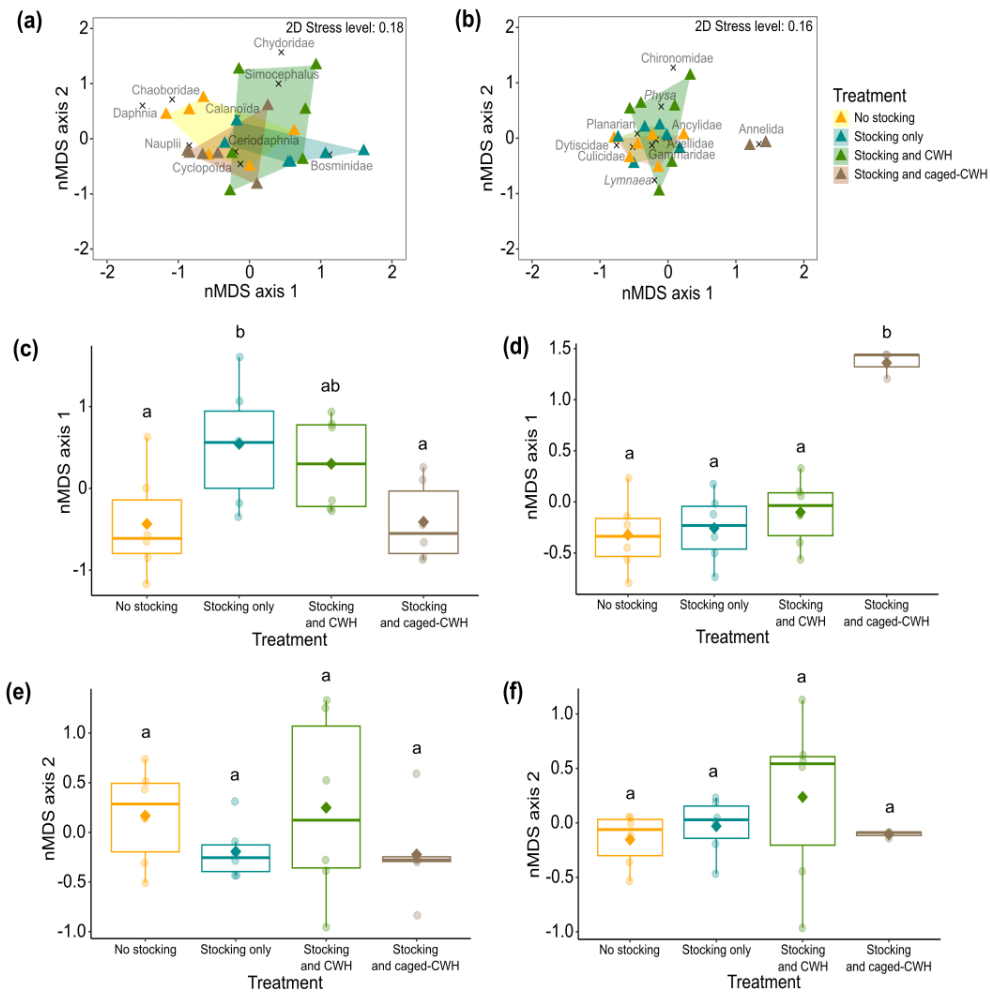


Figure 4.4 Effects of management practices after stocking on community structure quantified using (a-b) a non-metric multidimensional scaling (nMDS) analysis and analyzed along the (c-d) first and (e-f) second axes. Zooplankton communities are represented on the left side of the panel and macroinvertebrate communities on the right side. Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

Results

Macroinvertebrate communities in habitat were largely dominated by *Physa* (mean = 171.7 ind.mesocosm⁻¹ ± 370.1 SD) and Asellidae (mean = 59.5 ind.mesocosm⁻¹ ± 130.1 SD) (see appendix Figure 6.3.8). For the two treatments with habitat enhancement action, a large proportion of the macroinvertebrates sampled were found within the habitat, despite a high variability between samples (for stocking and CWH treatment: mean = 82.4 ± 19.4% and ranging from 45.7 to 96.9%; for stocking and caged-CWH treatment: mean = 50.2 ± 47.8% and ranging from 6.0 to 100%). No significant difference in richness was found between the two habitat devices (LMM, $\chi^2_{(1,11)} = 1.71$, $p = 0.19$, see appendix Figure 6.3.9a), but density of macroinvertebrates in caged-CWH was lower compared to density in CWH (LMM, $\chi^2_{(1,11)} = 8.96$, $p < 0.01$, see appendix Figure 6.3.9b). There was no significant difference in macroinvertebrate community structure in the added habitats (Figure 4.5a) along the first axis (LMM, $\chi^2_{(1,11)} = 0.13$, $p = 0.72$, Figure 4.5b) while a significant difference was found between CWH and caged-CWH along the second axis (LMM, $\chi^2_{(1,11)} = 24.92$, $p < 0.0001$, Figure 4.5c).

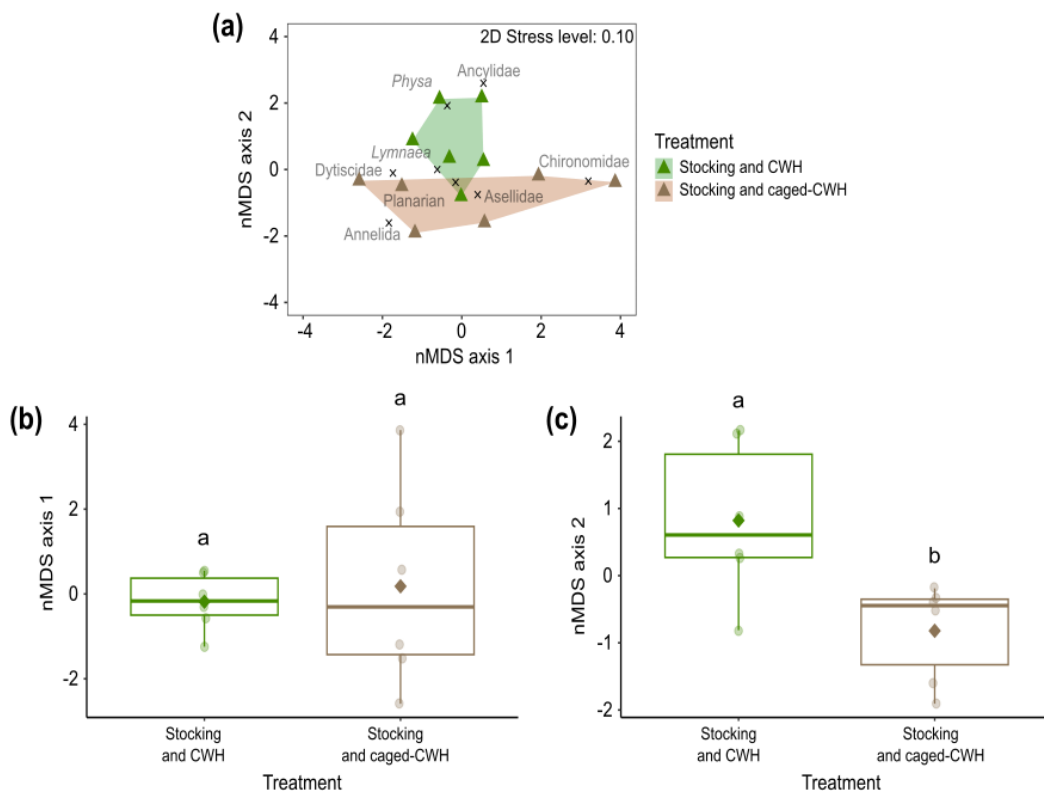


Figure 4.5 Macroinvertebrate community structure within the added habitats after stocking quantified using (a) a non-metric multidimensional scaling (nMDS) analysis and analyzed with the (b) first and (c) second axes. Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

Results

Regarding ecosystem functioning, pelagic primary production differed significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 52.78$, $p < 0.0001$, Figure 4.6a) with higher values observed in stocking and caged-CWH than in other treatments (Tukey post-hoc test, $p < 0.001$, Figure 4.6a). Benthic primary production did not differ significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 0.59$, $p = 0.90$, Figure 4.6b). The decomposition rate of organic matter differed significantly between treatments (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 14.70$, $p < 0.01$), with a significant lower decomposition rate in the stocking and caged-CWH treatment compared to the no stocking treatment (Tukey post-hoc test, $p < 0.01$, Figure 4.6c).

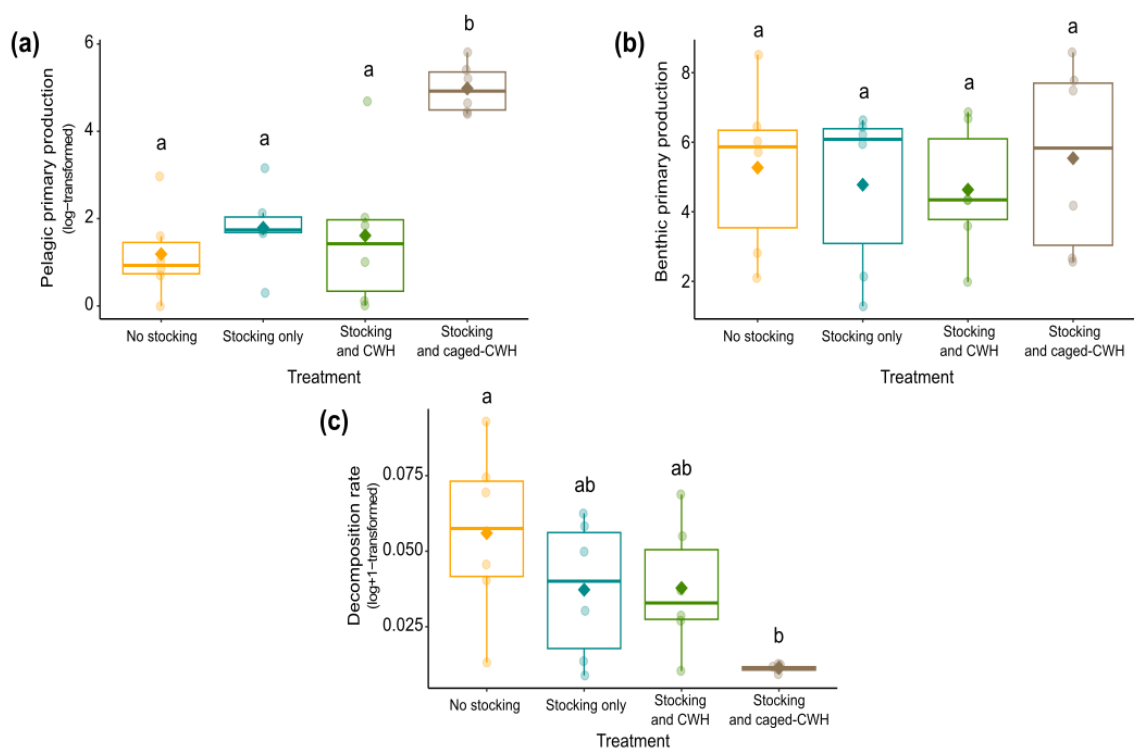


Figure 4.6 Ecological effects of management practices after stocking on (a) pelagic primary production, (b) benthic primary production and (c) decomposition rate. Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post-hoc test, $p < 0.05$).

Discussion

4.4 Discussion

Using an experimental approach, this study aimed to assess whether habitat enhancement, as a management practice, can help limiting the ecological impacts caused by the introduction of a non-native predatory species. First, we found that, prior to fish stocking, habitat enhancements had a contrasted effect on prey communities in mesocosms with coarse woody habitat (CWH) having no significant effect on zooplankton communities but a significant effect on macroinvertebrate community structure while caged-CWH had a significant effect on richness and density of zooplankton and on the richness, density and structure of benthic macroinvertebrate communities. In addition, the presence of caged-CWH was associated with a decrease in the decomposition rate of organic matter. We then found that stocked young-of-the-year largemouth bass induced significant changes in the structure of zooplankton communities, while macroinvertebrate communities and ecosystem functioning were not significantly impacted by stocking. We then found that the impacts of stocking on zooplankton community structure were compensated by habitat enhancement. However we also found that habitat enhancement with caged-CWH had a significant impact on fish growth.

While predatory fish stocking has been reported to induce important trophic cascade (Eby et al., 2006), we found a significant effect of stocking on zooplankton community structure but limited cascading effect on ecosystem functioning. Specifically, in presence of largemouth bass, we found that the density of some important zooplankton taxa strongly decreased (e.g., *Daphnia* and *Chaoboridae*), while the density of some small-bodied cladocerans (e.g., *Bosminidae*) increased. Such changes in the zooplankton community have already been observed in lakes after largemouth bass introduction (Baca and Drenner, 1995). By consuming large zooplankton taxa, largemouth bass have likely enabled smaller zooplankton to dominate. Surprisingly, we observed an increased phytoplankton with caged-CWH while zooplankton community did not differ from the control without stocking. This might be explained by the fact that food webs in this treatment were already weakened before stocking, with a different community structure and, in particular, a lower richness and density of organisms.

Regarding the benthic habitat, stocking of young-of-the-year bass did not affect, in our experiment, macroinvertebrate community, although they represent potential prey for them

Discussion

(Brown et al., 2009; Post, 2003). The introduction of predatory game fish into fishless lakes has been reported to strongly affect benthic macroinvertebrates (Knapp et al., 2005) and particularly largemouth bass (Jackson, 2002). The lack of effects measured here might be caused by the fact that largemouth bass used in this experiment were reared in a hatchery and fed with pelletized food prior to their introduction in the mesocosms. They may have exhibited different feeding behavior due to rearing conditions (Huntingford, 2004), such as surface feeding with limiting experience in consuming benthic prey. This could also explain why we only observed a consumption effect of largemouth bass on zooplankton without a cascading top-down effect on primary producers.

Contrary to a previous work conducted in a boreal lake (Theis et al., 2022), habitat enhancement did not increase macroinvertebrate productivity in the present study. This result is surprising given structural effect of the presence of CWH, it should have provided a prime habitat for benthic macroinvertebrates and a potential refuge from predators (Czarnecka, 2016; Everett and Ruiz, 1993; Smokorowski et al., 2006). A previous study in stream (Bond et al., 2006) showed a very rapid colonization of habitats by macroinvertebrates, within a month, but followed by a drastic drop in abundance and richness after several months. When adding a steel cage with the idea to increase habitat complexity, deleterious effects on the invertebrate community were observed, contrary to previous studies (Schmude et al., 1998; Taniguchi et al., 2003). We found that the presence of a steel cage increased water conductivity (see appendix Figure 6.3.10) and this might explain the effect on communities compared to CWH without cage (Cormier et al., 2013). The changes observed in zooplankton diversity and density can also be explained by this change in water quality (Yan et al., 1996). Macroinvertebrates communities found in the two added habitats differed in terms of diversity and structure, indicating that the choice of materials is crucial. We also observed that habitat enhancement did not have positive effects on fish growth, and we even found significantly lower body mass in fish in the treatment with caged-CWH. This difference can be explained by the fact that the addition of the cage resulted in a significant decrease in the density and richness of zooplankton, thereby reducing the abundance of potential food resources for YOY largemouth bass (Brown et al., 2009; Post, 2003).

Discussion

In conclusion, our experience provided some insights on the habitat enhancement to potentially limit the ecological impacts of stocking non-native predatory fish. We have demonstrated that habitat enhancement can partially compensate the predatory effect of fish, but that it can also alter water quality and key ecosystem functions. Ecosystem-based management is promising (Feng et al., 2023; Radinger et al., 2023), but remains complex to implement, particularly in the choice of materials used to ensure a sustainable and beneficial outcome (Cooke et al., 2023). The effects of habitat enhancement occur over the long-term whereas the effects of stocking may occur in the short term, indicating that the impacts of stocking with non-native predators are difficult to reverse, despite investment in habitat enhancement. This study suggests that the outputs of habitat enhancement are complex, and that the use of habitat enhancement alone might not be sufficient to compensate the rapid consequences induced by non-native fish stocking.

Highlights

- Habitat enhancement is a more integrative management practice than fish stocking, but also more complex to deploy.
- Non-native fish stocking had a rapid short-term effect that can affect prey communities.
- Habitat enhancement alone might not be sufficient to compensate introduction stocking.

Chapitre 5. Discussion et perspectives

5.1 Rappels des principaux résultats

Le repeuplement est une pratique de gestion qui consiste à relâcher délibérément des poissons dans un écosystème donné (Cowx, 1994; Lorenzen et al., 2012), et est communément utilisée par les gestionnaires en eau douce. Bien que ses objectifs soient divers, cette pratique est principalement utilisée à des fins halieutiques (Aprahamian et al., 2003; Cowx, 1994) afin de répondre aux attentes des pêcheurs récréatifs (Birdsong et al., 2021). Par conséquent, cette mesure de gestion est particulièrement populaire auprès des pêcheurs (Klefoth et al., 2023), mais la quantification de ses effets écologiques et son efficacité sont assez rare en raison d'un manque de suivi des activités de repeuplement (Aas et al., 2018). Ainsi, ce travail de thèse s'inscrivait dans le cadre de travaux visant à l'amélioration des connaissances sur les conséquences écologiques de la pratique du repeuplement, et plus particulièrement de son impact sur les communautés de poissons et le fonctionnement des écosystèmes.

Nous avons commencé par quantifier les risques écologiques liés à la pratique du repeuplement sur la structure des communautés de poissons des grands lacs de France métropolitaine, en étudiant les différentes activités de repeuplement réalisées par les associations de pêche (AAPPMA) (Chapitre 2). Cette étude a mis en évidence une grande variabilité des activités, tant en termes de densité de poissons repeuplés, que du choix des espèces et de la taille des individus relâchés. Néanmoins, certaines similarités dans les stratégies de gestion ont pu être mises en évidence en fonction du type de lac géré (i.e., lacs de montagne et de plaine). Les effets de ces pratiques ont été étudiés par une approche de modélisation et les prédictions issues des différentes simulations ont permis de mettre en évidence un effet significatif du repeuplement sur la structure des communautés. Globalement et indépendamment du type de lac, l'intensification des activités de repeuplement (i.e., l'augmentation de la densité de poissons repeuplés) engendrait une augmentation de la divergence fonctionnelle et des pentes plus raides dans les spectres de taille. Cependant, ces changements de structure prédits dépendaient également fortement de la composition initiale (i.e., diversité en espèces et densité de poissons) des communautés réceptrices. Ainsi, cette étude met l'accent sur le fait que les pratiques de repeuplement ne se limitent pas à des changements taxonomiques et qu'elles impactent également la structure

fonctionnelle et en taille des communautés qui les reçoivent, et que leurs effets diffèrent d'une communauté à l'autre.

Ensuite, nous avons quantifié de manière empirique les pratiques récentes de repeuplement et leurs effets sur la structure des communautés de poissons au sein d'un réseau de lacs de gravières, à l'histoire et la gestion contrastées, situé dans la plaine alluviale de la Garonne, près de Toulouse (Chapitre 3). Comme pour l'étude précédente, les pratiques de repeuplement étaient très variables et se discriminaient principalement par leur intensité et le choix des espèces. Ces deux paramètres étaient par ailleurs déterminés par les objectifs de gestion et la taille du lac géré. Après cette caractérisation des activités de repeuplement, leurs effets ont été quantifiés et, encore une fois, l'intensification du repeuplement a eu un effet significatif sur la structure des communautés. En effet, l'augmentation de l'activité de repeuplement engendrait une augmentation à la fois de la richesse taxonomique et de la richesse fonctionnelle. La structure en taille des communautés a également été affectée, mais avec des changements densité-dépendants, indiquant que le repeuplement joue un rôle dans la dynamique des interactions entre organismes. Le type de repeuplement (i.e., l'identité des espèces repeuplées) n'a pas eu d'effet probant sur la structure des communautés. Cependant, cet ajout d'individus à travers le repeuplement n'a pas positivement impacté l'abondance ou la biomasse totale des stocks poissons dans les lacs gérés avec cette pratique. Ces différents résultats suggèrent que le repeuplement est relativement peu efficace pour augmenter les stocks de poissons, mais participe à la diversification des communautés et influence leur trajectoire écologique.

Pour finir, nous avons décidé de mener une expérience en mésocosmes afin d'évaluer si l'amélioration de l'habitat, une autre mesure de gestion dite intégrative, pouvait limiter les impacts écologiques de la pratique du repeuplement sur les communautés de proies et le fonctionnement de l'écosystème (Chapitre 4). Dans cette étude, une espèce non-native et prédatrice particulièrement prisée des pêcheurs récréatifs du sud-ouest français, le black-bass à grande bouche (*Micropterus nigricans*), a été utilisée pour évaluer l'effet du repeuplement. L'effet de l'amélioration de l'habitat a, quant à lui, été évalué par l'ajout d'habitat ligneux grossier entouré ou non d'une cage d'acier. Le black-bass a eu un impact significatif sur la structure des communautés de proies, plus particulièrement sur le zooplancton, mais n'a pas

eu d'effet le fonctionnement de l'écosystème. Dans le cas du déploiement d'un habitat ligneux avec cage, l'effet du repeuplement sur la structure des communautés de zooplancton a été compensé. Néanmoins, bien que l'habitat ligneux avec cage ait montré un effet compensatoire pour les communautés de zooplancton, cette pratique de gestion a également eu un effet important sur la composition et la structure des communautés de macroinvertébrés benthiques. Qui plus est, l'ajout de cet habitat a engendré à une diminution de la décomposition de la matière organique et une augmentation de la production primaire pélagique. Dans le cas du déploiement d'un habitat ligneux sans cage, aucun effet significatif n'a été détecté ni sur les communautés de proies, ni sur le fonctionnement de l'écosystème. Ainsi, bien que l'amélioration de l'habitat soit une pratique de gestion écosystémique, sa mise en œuvre reste difficile et n'est pas forcément suffisante pour compenser les effets du repeuplement.

5.2 Conclusion générale

Les résultats de ces travaux de thèse démontrent que la pratique du repeuplement en milieu lacustre ne se limite pas à un effet sur la composition ou la structure taxonomique des communautés de poissons. En effet, bien que la pratique du repeuplement puisse participer à une certaine diversification des communautés de poissons, notamment dans les néo-écosystèmes tels que les lacs de gravières (Chapitre 3), ces études ont surtout démontré un fort effet des activités de repeuplement sur la structure fonctionnelle et la distribution en taille des individus au sein des communautés qui reçoivent de telles activités (Chapitres 2 et 3). Ces changements de structure s'expliquaient par l'introduction d'un grand nombre d'individus dont les traits écologiques (i.e., grande taille et haut niveau trophique) (Cazelles et al., 2019; Donaldson et al., 2011; Eby et al., 2006) répondaient essentiellement à des attentes halieutiques (Birdsong et al., 2021; Lewin et al., 2006). En effet, bien que les pratiques de repeuplement puissent être déployées à des fins diverses et que nous ayons observé une grande variabilité des pratiques, il se trouve qu'en France le repeuplement était principalement orienté à des fins halieutiques (Chapitres 2 et 3). Cela s'explique assez facilement au regard de la communauté de 1.4 millions de personnes pratiquant la pêche récréative en France (Cucherousset et al., 2021) et le fait que les pêcheurs récréatifs représentent les principaux usagers des stocks de poissons dans les pays industrialisés

(Arlinghaus et al., 2019; FAO, 2018, 2012). De plus, l'ajout de ces individus aux stratégies écologiques extrêmes et dont la taille permettait en général une capture immédiate, a engendré un remaniement important de la distribution des rôles écologiques et de la répartition des individus en fonction de leur taille au sein des communautés réceptrices (Chapitres 2 et 3). Ces remaniements de structure des communautés étaient, par ailleurs, fortement modulés par l'intensité de l'activité de repeuplement et dans une moindre mesure par l'identité taxonomique des espèces repeuplées. Cependant, indépendamment de leur statut (native ou non-native), les espèces repeuplées pouvaient impacter la structure des communautés, et ce même si les individus repeuplés provenant d'espèces non-natives étaient généralement plus gros que ceux des espèces natives (Chapitre 2). Ces changements de structure fonctionnelle et en taille témoignent de la dynamique interne des communautés et des interactions entre organismes. Ces ajouts réguliers et souvent massifs d'individus pouvaient également induire un changement profond de la trajectoire écologique des communautés, soulignant ainsi le lien étroit entre gestion halieutique et dynamique des communautés (Chapitre 3).

Bien que le repeuplement ait été majoritairement utilisé pour répondre à des objectifs halieutiques et donc augmenter les chances de capture afin d'accroître la satisfaction des pêcheurs suite à leur expérience de capture, nous n'avons pas observé une augmentation de l'abondance et de la biomasse des stocks de poissons (Chapitre 3). Cette inefficacité de la pratique du repeuplement et les changements importants qu'elle engendre remettent en cause le long engouement pour cette pratique (van Poorten et al., 2011). De plus, les répercussions de cette pratique ne se limitent au remaniement des communautés de poissons, mais peuvent également avoir des effets sur communautés connexes (Donald et al., 2001; Frossard et al., 2023), comme les communautés de proies (Chapitre 4), voire à plus large échelle sur le fonctionnement des écosystèmes (Eby et al., 2006; He et al., 2022). Ainsi, aucune pratique de gestion complémentaire à celle du repeuplement n'est à ignorer pour pallier les effets de cette pratique, en particulier la pratique de l'amélioration de l'habitat qui soutient directement la biodiversité (Dobson et al., 2006; Harrison et al., 2014; Radinger et al., 2023). Notre expérience a montré que la pratique du repeuplement avait des effets limités sur les communautés de proies et pas d'impact sur le fonctionnement des écosystèmes, et que les

effets du repeuplement observés sur le zooplancton pouvaient être compensés par l'amélioration de l'habitat (Chapitre 4). Cependant, notre étude montrait également que le déploiement de la pratique d'amélioration de l'habitat était complexe et demandait une expertise fine afin que les bénéfices de cette pratique soient optimaux.

Par conséquent, l'étude de l'effet du repeuplement sur les communautés de poissons doit évoluer vers une vision moins statique des impacts écologiques, qui se résument trop souvent à une vision purement taxonomique, et s'orienter vers une vision plus dynamique des approches, en intégrant par exemple, les traits et le rôle écologique des individus repeuplés (Cadotte, 2011). En effet, les études portant sur la réponse de la biodiversité en basant uniquement sur la diversité taxonomique peuvent avoir d'importantes limites (Loreau et Garnier, 2002; Tilman et al., 1997), et résulter en une image biaisée de l'ampleur des conséquences écologiques à plus fines échelles. Nous encourageons donc vivement l'utilisation des traits fonctionnels pour à la fois évaluer les risques écologiques du repeuplement et quantifier leurs effets. Nous conseillons plus particulièrement l'utilisation de la taille corporelle des individus comme première approche, car c'est un proxy simple et efficace à mettre à mesurer, et il permet de détecter des changements structuraux fins au sein des communautés. La gestion durable des stocks de poissons implique également de comprendre quand et comment les gestionnaires doivent investir dans des programmes de repeuplement et quand ils doivent envisager des mesures de gestion complémentaires (Arlinghaus et al., 2017, 2015; Lorenzen, 2014). Par conséquent, nous encourageons également la poursuite d'études portant sur les effets de mesures de gestion complémentaires au repeuplement, en particulier les mesures de gestion qui permettent d'intégrer non seulement la dimension halieutique, en améliorant la productivité en poissons d'un écosystème par exemple, mais également l'enjeu de conservation. En ce sens l'amélioration de l'habitat semble être une mesure de gestion prometteuse car elle permet d'intégrer les enjeux halieutiques et de conservation sur du long terme.

5.3 Perspectives

Le repeuplement est l'un des principaux outils de gestion de la pêche en eau continentale (Klefoth et al., 2023), mais il comporte à la fois des opportunités et des risques. Afin de limiter

au maximum les risques liés au déploiement de cette pratique, il est donc nécessaire de suivre un protocole bien établi qui permet d'évaluer les risques de manière robuste à plusieurs niveaux d'intégration (i.e., écologique, économique et sociologique) (Cowx et al., 2023). En effet, le repeuplement est une pratique qui doit conjuguer plusieurs enjeux, le tout dans un contexte de changement global. Or, actuellement la pratique du repeuplement est essentiellement tournée vers des enjeux sociaux et économiques, et les enjeux écologiques sont assez peu discutés et peu évalués. Ainsi, la gestion par le repeuplement doit être repensée afin d'être plus intégrative et durable. Actuellement le repeuplement peut même être considéré comme une perturbation et peut agir de concert avec d'autres perturbations anthropogéniques tels que la surexploitation des ressources et la destruction d'habitat. En effet, les différentes perturbations anthropogéniques peuvent être étroitement liées, et par conséquent les politiques de gestion doivent reconnaître la nécessité de gérer simultanément ces multiples perturbations qui affectent la biodiversité et les effets en cascade potentiels sur les écosystèmes (Brook et al., 2008). Ainsi, la compréhension des effets du repeuplement nécessite la mise en place d'approches interdisciplinaires et transversales afin de capturer toutes les facettes économiques, sociologiques et écologiques de cette pratique, et ce dans un contexte de changement global. Cependant, les perspectives de recherche identifiées et présentées ci-dessous se concentreront principalement sur la dimension écologique.

5.3.1 Intégration des interactions trophiques et de la différence entre individus domestiqués et sauvages

La diversité biologique peut s'appréhender à travers tous les niveaux de l'organisation biologique et au sein même d'un niveau biologique il existe diverses manières d'appréhender cette diversité. Nous l'avons d'ailleurs mis en évidence, lorsque nous avons étudié les effets du repeuplement sur les communautés de poissons. En effet, nous avons vu que les répercussions du repeuplement ne se limitaient à la dimension taxonomique et impactaient également la dimension fonctionnelle des communautés. Nous avons également montré que la prise en compte de la variabilité intraspécifique, notamment via la structuration en taille et en âge des communautés, est importante car elle permet de mieux comprendre les changements de la dynamique interne des communautés confrontées à des perturbations d'origine humaine, ce qui inclut les activités de repeuplement (Gimenez et al., 2023). Au

contraire ignorer cette variabilité intraspécifique peut entraîner d'importants biais dans l'évaluation des effets des perturbations d'origine humaine sur la biodiversité (Albert et al., 2012; Violle et al., 2012). Nous avons aussi montré que les changements de structure des communautés causés par le repeuplement venaient à la fois d'un effet lié à l'intensité de la pratique, d'un effet lié à la taille corporelle des individus repeuplés, et enfin d'un effet de l'identité fonctionnelle des individus repeuplés. Ces résultats démontrent clairement que l'intégration des approches basées à la fois sur la taille et le rôle écologique des espèces sont particulièrement adaptées pour étudier et prédire les effets repeuplement au niveau des communautés de poissons (Rudolf et al., 2014). Cependant il existe encore d'autres facettes des effets du repeuplement qui peuvent être fondamentales pour comprendre toutes les répercussions de cette pratique et avoir une image plus complète de ses effets. En effet, bien que la taille des individus dans les milieux aquatiques reflète assez fidèlement la position trophique des individus (Akin et Winemiller, 2008; Woodward et Hildrew, 2002), des études plus poussées sur l'impact du repeuplement sur la structure des réseaux trophiques sont nécessaires. En effet, au regard des caractéristiques des espèces repeuplées et appréciées par les pêcheurs (Donaldson et al., 2011), l'étude des effets du repeuplement sur les interactions trophiques au sein d'une communauté ne semble pas triviale, et permettrait une traduction plus fine des impacts du repeuplement sur la dynamique de transfert des flux d'énergie au sein d'un écosystème donné que l'on soupçonne avec les changements de pente observés dans nos spectre de taille (Blanchard et al., 2009; Heneghan et al., 2019). De plus, l'étude du remaniement des liens trophiques permettrait de faire un pont plus évident entre changement de structure des communautés et fonctionnement de l'écosystème, par la détection des mécanismes à fine échelle comme le partitionnement de niche et qui souligne encore une fois l'intérêt de prendre en considération à la fois la variabilité inter et intra-spécifique (Bašić et Britton, 2016; Britton et al., 2018; Santis et al., 2021). Cette amélioration des connaissances de l'impact du repeuplement sur les réseaux trophiques permettrait de mieux appréhender les risques écologiques liés au remplacement des individus sauvages au profit des individus repeuplés.

Au-delà des considérations trophiques, il est assez largement reconnu que les invasions biologiques représentent une menace pour la biodiversité des écosystèmes d'eau douce, car elles jouent un rôle important dans la formation des communautés et interviennent

dans le fonctionnement des écosystèmes (Dudgeon, 2019; Strayer, 2010). Or, bien que les programmes d'amélioration des stocks soient au moins autant utilisés que les programmes d'introduction, leurs effets demeurent largement négligés et méconnus (Buoro et al., 2016). Ce constat est d'autant plus alarmant lorsqu'on sait que le déversement d'espèces natives hautement domestiquées s'apparente à du repeuplement d'introduction. D'ailleurs dans de nombreux cas, les deux types de repeuplement (introduction et amélioration) se font conjointement, d'où l'intérêt de comprendre à la fois les effets des espèces natives et non-natives. Nous avons d'ailleurs remarqué que le repeuplement de la truite commune (*Salmo trutta*) pouvait avoir des impacts plus importants sur la structure fonctionnelle des communautés que son homologue non-natif, la truite-arc-en-ciel, dans les lacs de montagne. Néanmoins, même si nous avons mis en évidence l'impact des individus repeuplés sur la structure fonctionnelle et ce indépendamment de leur statut, nous avons peut-être sous-estimé leur impact réel. En effet, les individus utilisés dans le cadre des programmes de repeuplement sont souvent issus de pisciculture (Cowx et al., 2023), et les espèces utilisées lors de ces programmes font partie des espèces les plus fortement sélectionnées et sont par conséquent hautement domestiquées (Janssen et al., 2017; Teletchea, 2021; Teletchea et Fontaine, 2014). Or, la domestication induit des changements biologiques et des modifications phénotypiques complexes et profonds, qui peuvent varier d'une espèce à l'autre et d'une fonction physiologique à l'autre (e.g., croissance, reproduction, réponse au stress et immunité) (Milla et al., 2021). Par conséquent, le déversement d'individus domestiqués, présentant des caractéristiques génétiques et phénotypiques différentes de celles de leurs congénères sauvages, peut avoir un impact important sur la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Cucherousset et Olden, 2020). Cette différence entre individus sauvages et domestiqués souligne la nécessité de développer des bases de données qui recensent cette variabilité intra-spécifique encore méconnue et largement sous-estimée (Buoro et al., 2016). Ainsi, l'étude des effets du repeuplement gagnerait à capturer cette variabilité intraspécifique afin d'évaluer au mieux l'impact de la domestication sur la structure fonctionnelle des communautés et les interactions trophiques qui en découlent, et à plus large échelle sur leur dynamique éco-évolutive.

5.3.2 *Dynamique éco-évolutive et homogénéisation des communautés*

L'une des principales préoccupations liées aux activités de repeuplement concerne l'impact sur la diversité génétique des populations sauvages (Arahamian et al., 2003), notamment dans un contexte de conservation de la biodiversité. Effectivement, la richesse génotypique peut avoir un impact sur le fonctionnement des écosystèmes, mais cette richesse génétique est étroitement liée à la richesse fonctionnelle, qui elle aussi joue un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes (Raffard et al., 2021). Par conséquent, l'augmentation des stocks de poissons avec une gestion responsable et durable passe nécessairement par le développement de stratégies de gestion qui promeuvent la conservation de la diversité (Cox et al., 2023). Or, on l'a vu il existe un lien étroit entre les programmes de repeuplement et la production piscicole, et les flux de gènes provenant des poissons de pisciculture ont plus tendance à homogénéiser la structure génétique des populations sauvages qu'à promouvoir sa diversité (Eldridge et al., 2009). Cette diminution de la diversité génétique induit également la réduction de la capacité de ces populations sauvages à s'adapter aux changements de conditions environnementales (McGinnity et al., 2009). Ainsi, la question demeure de savoir si l'introduction de congénères domestiqués peut d'une certaine manière contribuer à assurer l'avenir des stocks de poissons sauvages si des efforts sont réalisés pour maintenir une forte diversité génétique chez individus élevés en aquaculture, ou bien si même avec ce maintien de la diversité génétique, l'introduction d'individus domestiqués entraverait tout de même la diversité génétiques des stocks sauvages par l'apport des caractères évolués en réponse à la domestication (Magurran, 2009). Actuellement la synergie qu'il existe entre l'aquaculture et les programmes de repeuplement indique que le déversement des individus domestiqués comporte des risques génétiques et écologiques importants (Claussen et Philipp, 2022; Cox, 1994), dont les effets peuvent se répercuter sur les trajectoires éco-évolutives des communautés de poissons et à plus long-terme, affecter la résilience des communautés (Brauer et Beheregaray, 2020; Junge et al., 2014; Van Leeuwen et al., 2018). Cependant, des études plus approfondies intégrant à la fois des aspects génétiques et écologiques sont nécessaires pour évaluer l'effet du repeuplement sur les trajectoires des communautés et leur dynamique éco-évolutive.

Dans certains cas le repeuplement peut participer activement à la colonisation de nouveaux écosystèmes, tels que les lacs de gravières, et permet une diversification rapide des communautés (Matern et al., 2022; Zhao et al., 2016). Ainsi, la colonisation de ces nouveaux milieux peut être perçue comme un aubaine, si l'on considère que ces lacs artificiels comme des refuges de biodiversité (Nakahashi et al., 2022). Cependant, bien qu'une certaine diversification des communautés soit observée à l'échelle locale (Matern et al., 2022; Zhao et al., 2016), cette colonisation assistée a tendance à homogénéiser les communautés à plus large échelle. En effet, les changements récents de composition de communauté observés ont principalement été expliqués par la propagation des espèces à fort intérêt halieutique, et ce malgré le fait que les communautés de poissons lacustres soient soumises à toute une série de pressions anthropiques (Cazelles et al., 2019; Tammi et al., 2003). Cette homogénéisation touche à la fois la structure génétique des populations sauvages (Eldridge et al., 2009) et la structure taxonomique (Cazelles et al., 2019; Matern et al., 2022). Or, comme évoqué précédemment cette érosion de la diversité peut à terme réduire la capacité des populations sauvages à s'adapter aux changements de conditions environnementales (McGinnity et al., 2009). Or, dans un contexte de changement global, ce phénomène peut s'avérer inquiétant. De plus, le fait que les individus repeuplés possèdent des caractéristiques fonctionnelles particulières laissent présager d'une homogénéisation également fonctionnelle des communautés et c'est d'ailleurs ce qui est observé dans les lacs de gravières (données non publiées). En plus, de la présence d'une homogénéisation, il y a également un remaniement des caractéristiques fonctionnelles avec des espèces ayant des stratégies écologiques extrêmes et par conséquent un changement de l'identité fonctionnelle des communautés (Toussaint et al., 2018). A terme cela peut produire des réseaux trophiques dominés par des espèces de poissons repeuplés (Cazelles et al., 2019). Cette artificialisation des propriétés des communautés par l'ajout massif d'individus domestiqués peut jouer sur le maintien des processus écologiques à l'échelle de l'écosystème. En effet, la dominance des caractéristiques et le degré de spécialisation des communautés sont déterminants pour le maintien des fonctions écosystémiques (Cardinale et al., 2012; Mouillot et al., 2011). Ainsi, l'homogénéisation et l'artificialisation globale de la diversité biologique (i.e., génétique, taxonomique et fonctionnelle) laisse présager une homogénéisation du fonctionnement des écosystèmes, et par conséquent la perte drastique de services écosystémiques. Or, l'activité de pêche récréative fait partie des services écologiques déjà fortement mis en péril par les

changement globaux, et sa persistance et sa durabilité représentent un défi important (Elmer et al., 2017). La gestion traditionnelle des stocks de poissons par la pratique du repeuplement ne semble, à ce jour, pas relever le défi d'une gestion durable. D'autres pressions, telles que le réchauffement climatique, semblent cependant modérer les impacts de l'introduction de poissons (Loewen et al., 2020) et mène aussi à une homogénéisation des traits au sein des communautés (McLean et al., 2019b). Qui plus est, les traits sélectionnés par le réchauffement climatique sont à l'opposé des traits sélectionnés pour répondre aux intérêts halieutiques des pêcheurs. Par conséquent, il est temps de repenser le long engouement pour le schéma traditionnel de gestion des stocks de poissons par la pratique de repeuplement traditionnelle et s'orienter vers des pratiques plus intégratives et qui se basent sur des principes écosystémiques.

5.3.3 Vers des mesures de gestion plus intégratives

Dans le contexte actuel de pressions croissantes sur les écosystèmes d'eau douce, aucune mesure de gestion n'est à exclure pour limiter l'érosion de la biodiversité tout en maintenant des activités récréatives. Ainsi, l'intégration à la fois de pratique de gestion plus intégrative et la révision des pratiques traditionnelles de repeuplement peuvent réellement être profitable pour la préservation de la diversité sous toutes ces formes (Devictor et al., 2010; Lamothe et al., 2018), et pour la productivité halieutique. Cependant, nous avons vu que le repeuplement n'est probablement pas un investissement judicieux si l'on cherche à augmenter les stocks de poissons tout en minimisant les risques écologiques, surtout dans le cadre de repeuplement d'espèces prédatrices (Hühn et al., 2023). Néanmoins, le repeuplement est un outil de gestion dont le déploiement est voué à rester important dans le cadre de la gestion des pêches (Arlinghaus et al., 2022; Lorenzen, 2014), car cette pratique est très populaire auprès des usagers (Klefoth et al., 2023). Nous pouvons donc tirer parti de cet engouement pour le repeuplement en testant l'effet de mesures compensatoires sur les effets écologiques de cette pratique. En d'autres termes, tester si des mesures de gestion plus intégrative qui se basent sur une gestion écosystémique permettent de compenser les effets écologiques du repeuplement, qui est une mesure de gestion dite espèce-centrée. L'amélioration de l'habitat entre dans cette catégorie de pratique de gestion dit écosystémique, car elle prend en considération non seulement les stocks de poissons, mais aussi le reste des composantes de

l'écosystème y compris les usagers (e.g., les pêcheurs) et vise à promouvoir la résilience des écosystèmes (Delacámara et al., 2020). Cependant, la gestion des pêches par l'amélioration de l'habitat demeure actuellement la pratique de gestion la moins mise en place par les gestionnaires (Lorenzen, 2014; Sass et al., 2017; Schindler et Hilborn, 2015) et la moins populaire auprès des pêcheurs (Klefoth et al., 2023; Sass et al., 2017). Ce constat s'explique probablement par la difficulté de sa mise en œuvre et son coût (Arlinghaus et Mehner, 2005; Radinger et al., 2023).

Cette mesure de gestion est néanmoins très intéressante qu'elle intervient dans un contexte où la majorité des habitats d'eau douce sont menacés par de multiples pressions anthropiques (Dudgeon et al., 2006; Vörösmarty et al., 2010). C'est notamment le cas des habitats littoraux ligneux dans les lacs qui sont souvent touchés par les activités récréatives voire intentionnellement enlevés (Jennings et al., 2003; Sass et al., 2006), alors qu'ils représentent des habitats clés pour toutes les communautés présentes dans les lacs, y compris les communautés de poissons (Czarnecka, 2016; Matern et al., 2023). Un des principaux freins à la mise en place de cette mesure de gestion est l'identification des habitats à restaurer ou des structures à déployer pour obtenir des résultats sur la biodiversité. En effet, de nombreuses études mettent plus facilement en évidence l'effet délétère de la perte d'habitat sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (e.g., Sass et al., 2006), alors qu'il est plus difficile de mettre en évidence l'effet bénéfique de la restauration de l'habitat même à long terme (Palmer et al., 2010; Sass et al., 2012). De plus, il existe effectivement un lien étroit et assez intuitif entre la présence d'habitat, notamment la présence d'habitats complexes (Kovalenko et al., 2012; Schmude et al., 1998; Taniguchi et al., 2003), et la biodiversité, qui par extension contribue au fonctionnement de l'écosystème et permet de profiter de multiples services (Dobson et al., 2006; Harrison et al., 2014; Radinger et al., 2023). Seulement en l'absence d'habitat, par exemple dans les lacs de gravières, il est difficile d'identifier l'infrastructure à mettre en place, les habitats clés à restaurer et l'étendue du déploiement de la pratique à mettre en œuvre. Cependant, l'amélioration de l'habitat est une mesure de gestion efficace que si elle implique la création d'habitat fonctionnel clé, tel que les zones de frayères (Radinger et al., 2023). Cependant, même lors d'une amélioration d'habitat qui implique la création d'une frayère par exemple, une attention particulière doit être accordée au substrat déployé, car certaines espèces sont plutôt opportunistes dans le choix du substrat

de frai (Lappalainen et al., 2003; Snickars et al., 2010), tandis que d'autres sont plus exigeantes (Casselman et Lewis, 1996). Ainsi, les leçons tirées de la restauration d'habitat en milieu sauvage pourraient profiter à l'amélioration d'habitat en milieu tourné vers une gestion plus halieutique (Sass et al., 2017). La gestion écosystémique par l'amélioration de l'habitat est une mesure prometteuse (Feng et al., 2023; Radinger et al., 2023), malgré les multiples freins qui peuvent subvenir lors de l'élaboration du projet jusqu'à son déploiement.

Chapitre 6. Annexes générales

6.1 Annexes relatives au chapitre 2: Simulation-based risk assessment of fish stocking impacts on functional and body size community structures in large French lakes.

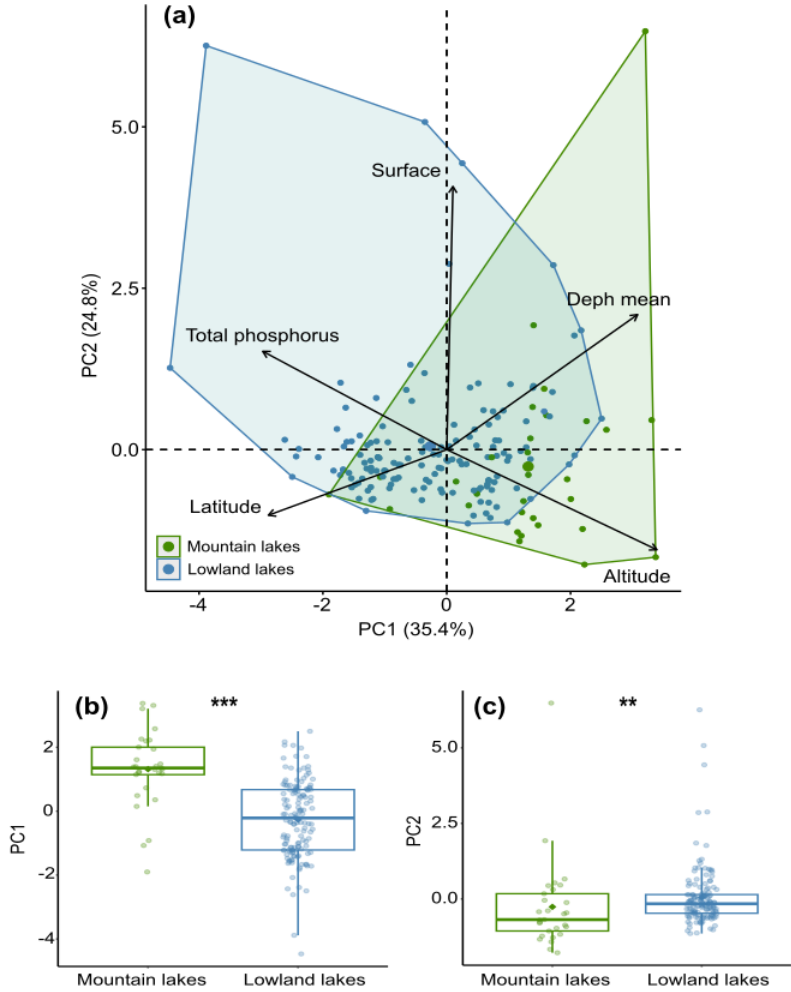


Figure 6.1.1 Comparison of environmental characteristics between mountain lakes (green) and lowland lakes (blue). Environmental gradient across lakes is illustrated using (a) a principal component analysis (PCA) and with Wilcoxon rank-sum tests on the coordinates of lakes along (b) the first and (c) second axes.

“***” and “**” indicate a significant difference with $p < 0.01$ and $p < 0.001$, respectively.

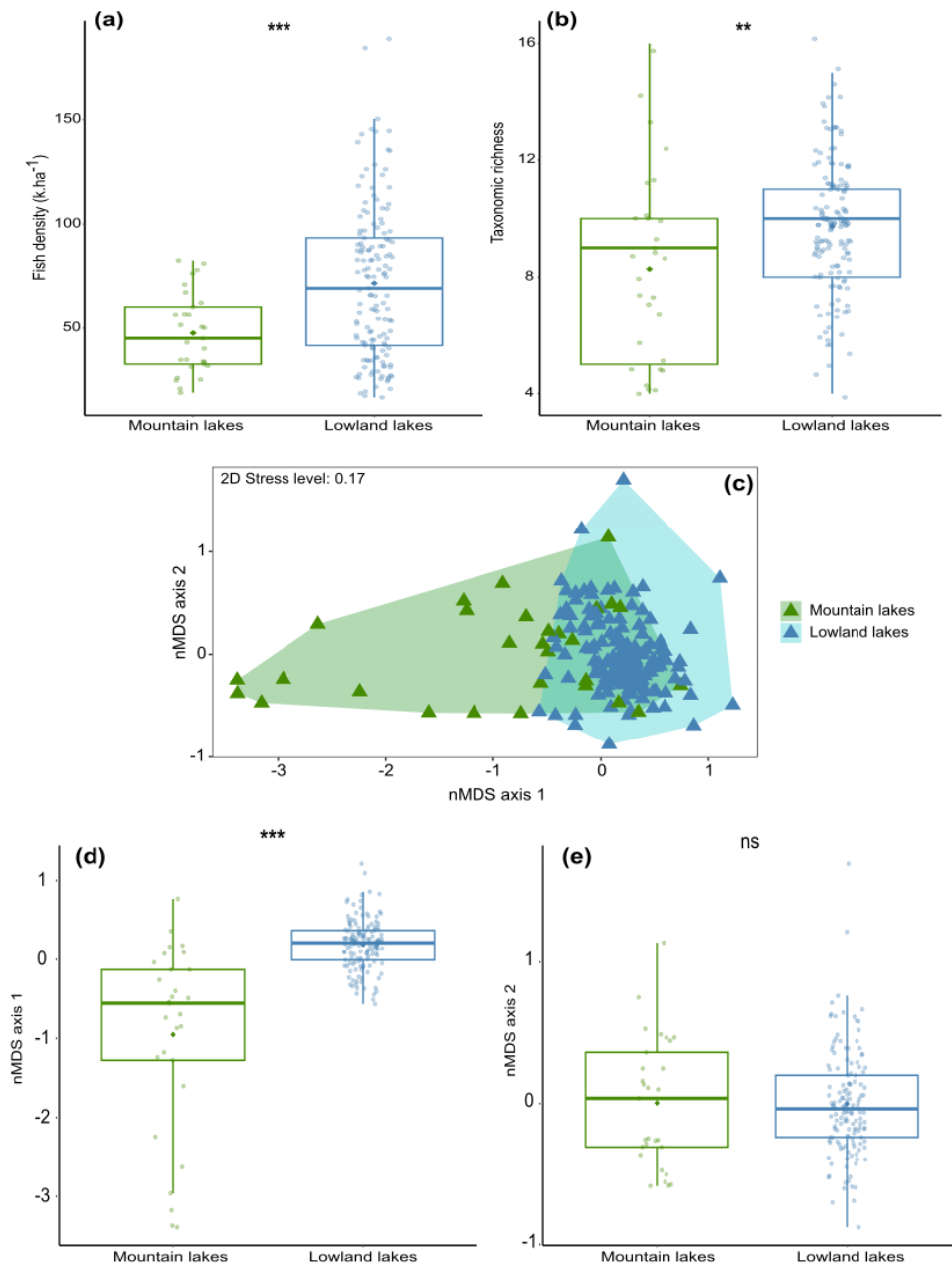


Figure 6.1.2 Comparison of fish communities between mountain lakes (green) and lowland lakes (blue). Community composition is described by (a) fish density (kg.ha⁻¹) and (b) taxonomic richness (i.e., number of species), with associated Wilcoxon rank-sum tests of lakes. Community structure is illustrated using (c) a non-metric multidimensional scaling (nMDS) analysis computed with untransformed fish densities and Bray-Curtis index, with associated Wilcoxon rank-sum tests of lakes positions along the (d-e) first and second axes.

“***” and “****” indicate a significant difference with $p < 0.01$ and $p < 0.001$, respectively.

6.2 Annexes relatives au chapitre 3: Stocking practices shape the taxonomic and functional diversity of fish communities in gravel pit lakes.

Table 6.2.1 Code, location, age and hydromorphological characteristics of the studied gravel pit lakes ($n = 34$).

Code	Latitude	Longitude	End of excavation (year)	Lake age at sampling (year)	Management type	Surface (ha)	Perimeter (m)	Shoreline development (SLD)	Maximum depth (m)	Volume (m ³)
A	43.322349	1.202065	1984	34	Public fishery	9.104	1617	1.51174807	4.4	400593.6
B	43.32443	1.20466	1998	20	Gravel exploitation	7.739	1180	1.196583665	4.8	371457.6
C	43.3171547	1.1989507	2000	17	Leisure activities	9.222	1797	1.669312519	6.1	562523.7
D	43.525573	1.285494	1993	25	Public fishery	15.184	2583	1.869959054	2.9	440324.4
E	43.530329	1.289764	1992	26	Public fishery	20.363	2634	1.646615089	2.6	529432.8
F	43.453752	1.27367	1990	26	Leisure activities	27.14	4934	2.671709849	5.6	1519840
G	43.519202	1.354537	1963	55	Public fishery	1.89	564	1.157445961	1.9	35900.5
H	43.371503	1.763676	1978	41	Public fishery	12.1	1470	1.192119296	3.6	435600
I	43.300372	1.535909	1990	28	Public fishery	20.2	2740	1.719768326	3.1	626200
J	43.22669	1.09359	1973	43	Gravel exploitation	6.175	1249	1.417924452	5.71	352569.7
K	43.43998	1.302606	1980	38	Public fishery	18.771	3922	2.553662975	2	375412
L	43.538114	1.513994	1990	29	Public fishery	4.011	1267	1.78461834	2	80220
M	43.552202	1.501987	1979	40	Private fishery	6.535	1010	1.114534832	7.5	490125
N	43.28273	1.17574	1982	34	Leisure activities	5.247	1276	1.571382577	5.5	288596
O	43.384887	1.273506	1972	44	Private fishery	6.66	2534	2.770339821	2	134489.6
P	43.506265	1.337336	1970	48	Public fishery	21.302	4139	2.529789477	3	639048
Q	43.505926	1.341368	1987	29	Public fishery	3.850	796	1.144459248	2.8	107788.8
R	43.386392	1.265891	1992	26	Public fishery	18.21	2485	1.642717602	3.7	673781.1
S	43.343186	1.22705	1987	31	Public fishery	4.395	862	1.159893069	3.7	162618.7
T	43.3885518	1.2752724	1982	35	Private fishery	7.148	1139	1.201759065	2.23	159407.1
U	43.521406	1.373171	1963	56	Leisure activities	13.36	3190	2.46196867	1.7	227120
V	43.077566	0.565956	1974	45	Public fishery	19.128	2600	1.677002208	5.4	1032912

W	43.4906696	1.3920236	1966	52	Private fishery	8.33	2151	2.102388526	4.8	399840
X	43.4812001	1.3138962	1980	37	Leisure activities	47.428	3847	1.575805441	2.33	1105058.4
Y	43.371928	1.258473	1996	22	Private fishery	10.391	2199	1.924392762	4.3	446808.7
Z	43.358071	1.799034	1979	40	Public fishery	12.6	1710	1.358957597	22.4	2822400
AA	43.364617	1.251335	1997	21	Leisure activities	16.286	2113	1.477005174	5.1	830606.4
AB	43.3073174	1.1917591	1976	41	Leisure activities	15.406	2650	1.904596767	2.65	408245.8
AC	43.205616	1.040017	1986	31	Gravel exploitation	8.704	1220	1.166548883	5.9	513518.3
AD	43.207631	1.046572	1992	25	Gravel exploitation	21	2070	1.27424723	6.9	1449013.8
AE	43.208923	1.038937	1998	19	Gravel exploitation	14.599	1679	1.23962877	7	1021895
AF	43.551857	1.261958	1984	29	Leisure activities	0.725	418.31	1.385875801	3.9	28275
AG	43.551353	1.259427	1984	33	Leisure activities	2.86	814.95	1.359386697	4.3	122980
AH	43.412617	1.419668	1982	36	Leisure activities	4.187	955.17	1.316813472	3.5	146545

Table 6.2.2 Fish body mass (g) distribution and size classes used to calculate size spectrum parameters.

Size class	Size range	Size midpoint	Size width	Proportions of lakes (%)
1	< 4	3	2	94
2	4-8	6	4	94
3	8-16	12	8	100
4	16-32	24	16	97
5	32-64	48	32	100
6	64-128	96	64	100
7	128-256	192	128	91
8	256-512	384	256	85
9	512-1024	768	512	71
10	> 1024	1536	1024	85

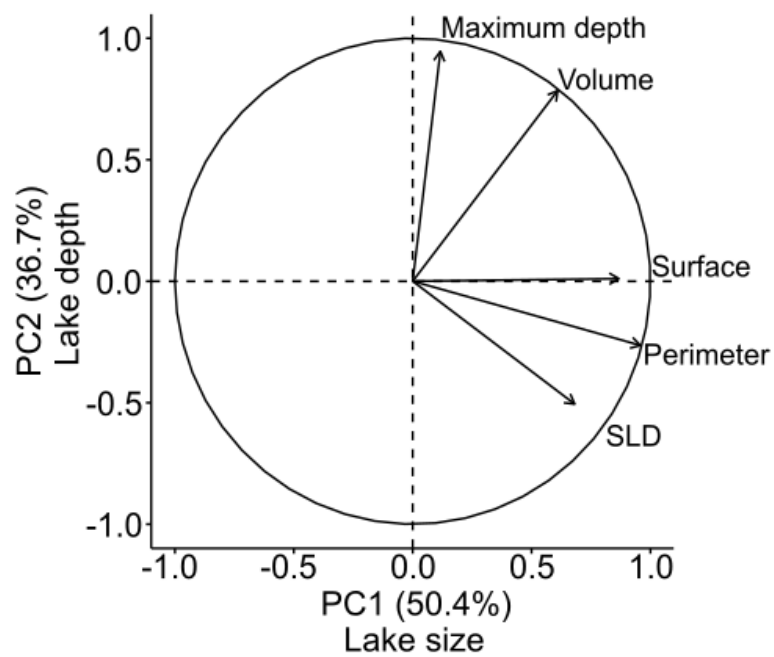


Figure 6.2.1 Principal Components Analysis (PCA) describing the hydromorphological characteristics of the studied gravel pit lakes ($n = 34$).

Table 6.2.3 Fish species ($n = 23$) sampled in the gravel pit lakes ($n = 34$) and/or stocked by managers with their occurrence (%). Stocking status indicates whether the species was recently stocked by managers.

Latin name	Common name	Stocking status	Occurrence (%)
<i>Abramis brama</i> / <i>Blicca bjoerkna</i>	Bream spp.	No	38.2
<i>Alburnus alburnus</i>	Bleak	Yes	8.8
<i>Ameiurus melas</i>	Black bullhead	No	50.0
<i>Anguilla anguilla</i>	European eel	Yes	2.9
<i>Carassius gibelio</i>	Prussian carp	Yes	14.7
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Grass carp	Yes	2.9
<i>Cyprinus carpio</i>	Common carp	Yes	64.7
<i>Esox lucius</i>	Northern pike	Yes	35.3
<i>Gambusia affinis</i>	Mosquito fish	No	47.1
<i>Gobio gobio</i>	Gudgeon	No	2.9
<i>Gymnocephalus cernua</i>	Ruffe	No	14.7
<i>Huso huso</i>	Beluga sturgeon	Yes	0.0
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Silver carp	No	2.9
<i>Lepomis gibbosus</i>	Pumpkinseed	No	76.5
<i>Micropterus nigricans</i>	Largemouth bass	Yes	47.1
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Rainbow trout	Yes	2.9
<i>Perca fluviatilis</i>	European perch	No	76.5
<i>Rutilus rutilus</i>	Roach	Yes	82.4
<i>Sander lucioperca</i>	Pikeperch	Yes	52.9
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rudd	Yes	55.9
<i>Silurus glanis</i>	European catfish	Yes	8.8
<i>Squalinus cephalus</i>	Chub	No	11.8
<i>Tinca tinca</i>	Tench	Yes	29.4

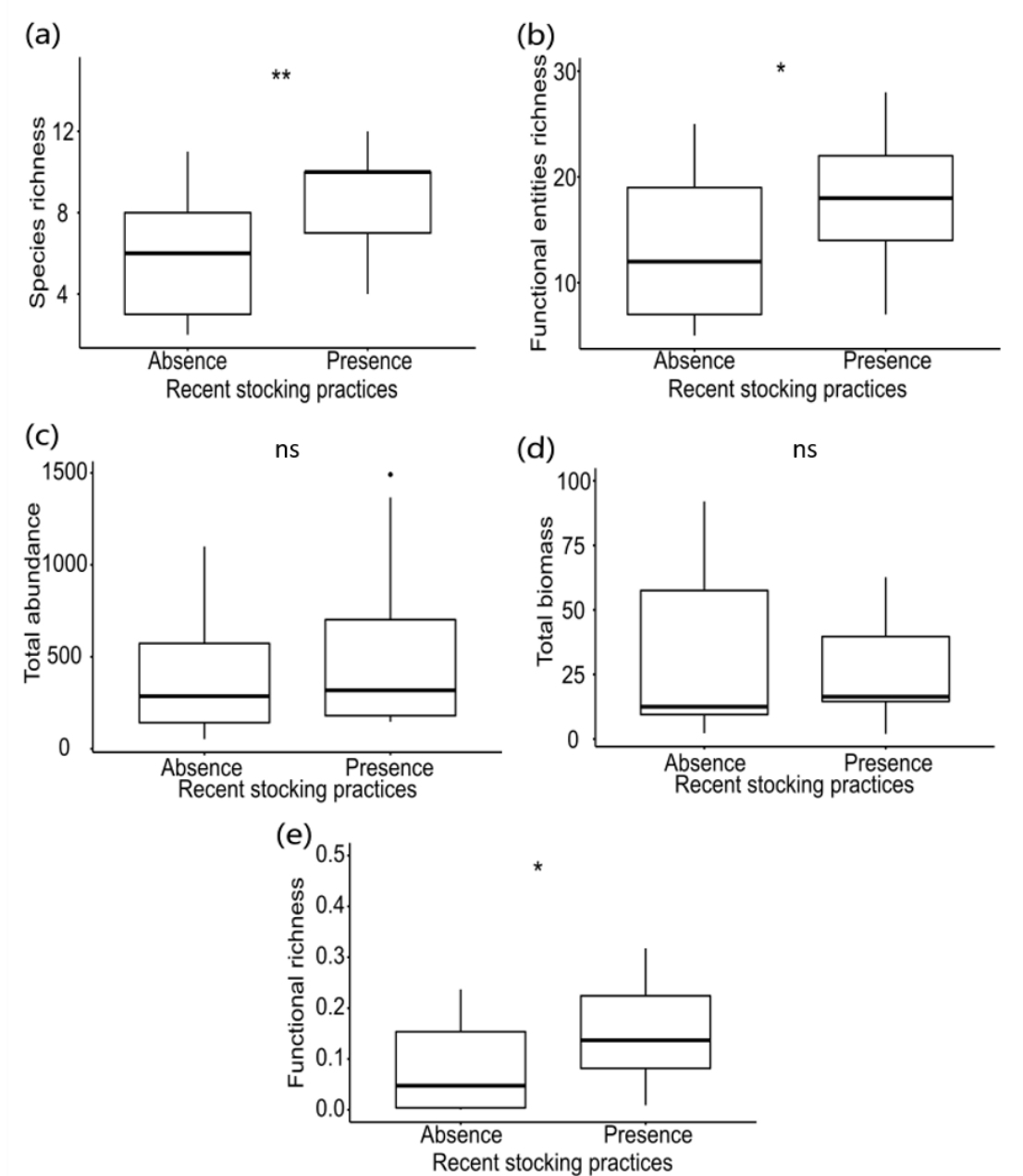


Figure 6.2.2 Comparison of (a) species richness (i.e., number of species), (b) functional entities richness (i.e., number of functional entities), (c) total abundance, (d) total biomass and (e) functional richness between gravel pit lakes that received recent stocking practices and gravel not recently stocked.

“*” and “**” indicate a significant difference with $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively.

6.3 Annexes relatives au chapitre 4: Can habitat enhancements limit the ecological impacts of non-native fish stocking? An experimental approach.

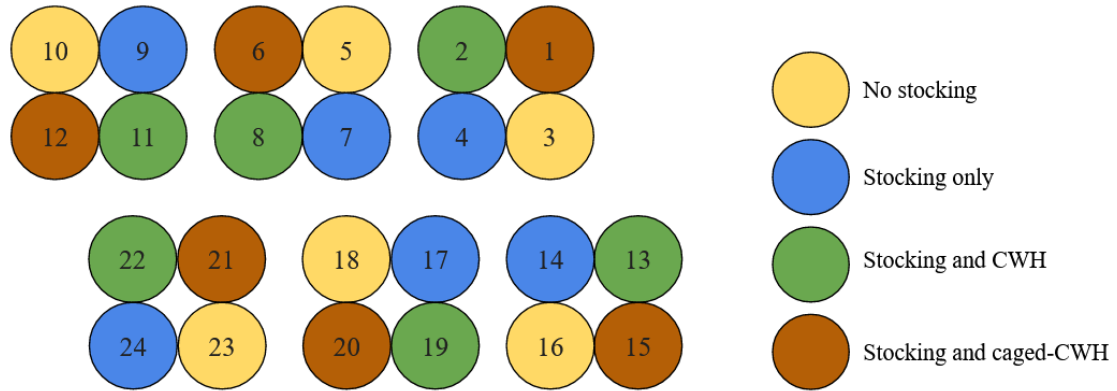


Figure 6.3.1 Block design of the experiment with each block ($n = 6$) containing each of the four treatments.

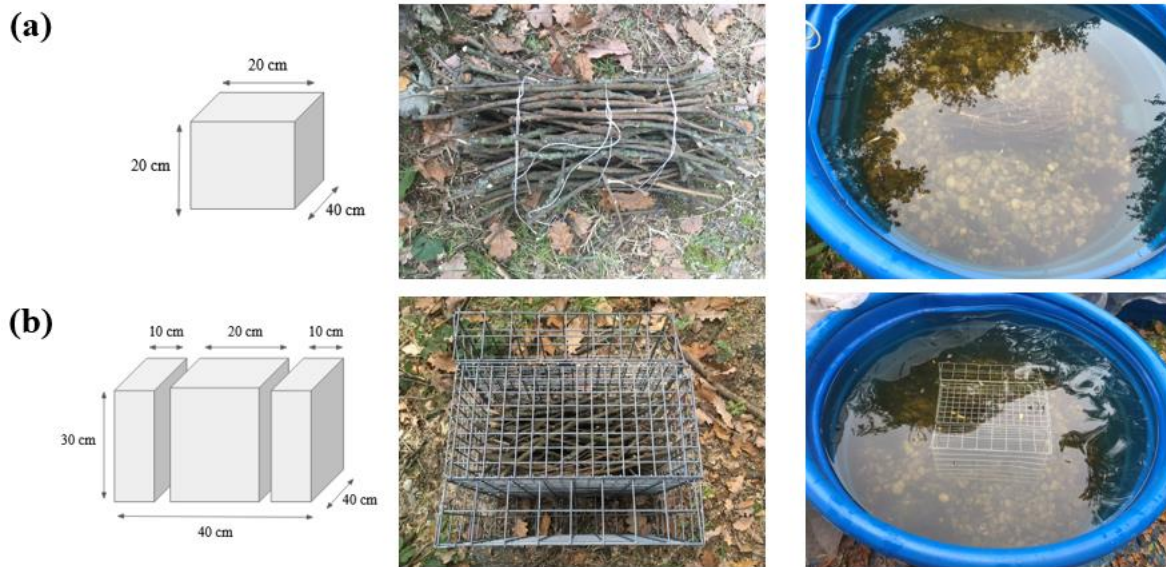


Figure 6.3.2 Additional habitats used in the experiment: (a) coarse woody habitat (CWH) composed of a deadwood bundle (downy oak *Quercus pubescens*) and (b) caged-CWH composed of a deadwood bundle (downy oak *Quercus pubescens*) installed within a steel cage (Biohut®, ECOCEAN, Montpellier, France). On the Biohut® device, the large meshes of the external modules measured 5 cm and the small meshes of the internal module measured 2.5 cm.

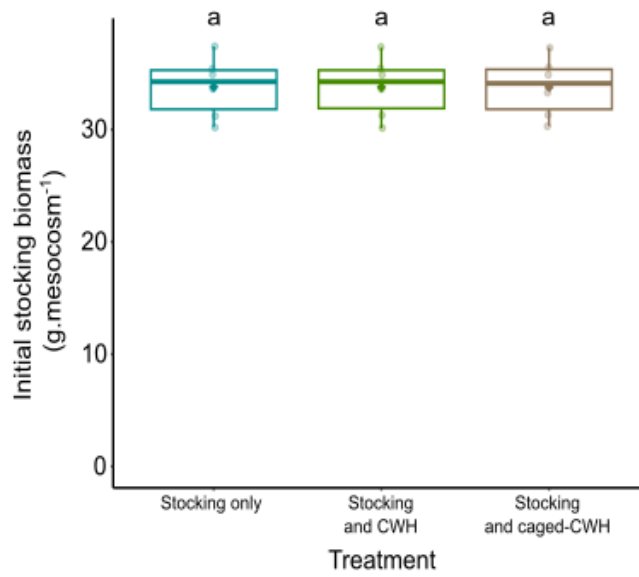


Figure 6.3.3 Initial stocking biomass of largemouth bass *Micropterus nigricans* in treatments with stocking. For all treatments, five hatchery-reared young-of-the-year (YOY) largemouth bass were introduced in each mesocosm ($n_{total} = 90$ individuals). There was no significant difference between treatments in initial stocking biomass (Tukey post-hoc test, $p > 0.05$).

Table 6.3.1 Details on the models, transformation and distributions used for each response variable before and after stocking.

Response variables	Before fish stocking			After fish stocking		
	Model	Transformation	Distribution	Model	Transformation	Distribution
<i>Individual level</i>						
Body size (mm)	-	-	-	GLMM	-	Gamma with log link function
Body mass (g)	-	-	-	GLMM	-	Gamma with log link function
Survival rate	-	-	-	LMM	log x	Normal
<i>Community level</i>						
Zooplankton richness	LMM	-	Normal	LMM	-	Normal
Zooplankton density (ind.L ⁻¹)	LMM	log x + 1	Normal	LMM	log x + 1	Normal
Zooplankton community structure (nMDS axis 1)	LMM	-	Normal	LMM	-	Normal
Zooplankton community structure (nMDS axis 2)	LMM	-	Normal	LMM	-	Normal
Macroinvertebrate richness	LMM	-	Normal	LMM	-	Normal
Macroinvertebrate density (ind.mesoscosm ⁻¹)	LMM	$\sqrt{x + 1}$	Normal	LMM	$\sqrt{x + 1}$	Normal
Macroinvertebrate community structure (nMDS axis 1)	LMM	-	Normal	LMM	-	Normal
Macroinvertebrate community structure (nMDS axis 2)	LMM	-	Normal	LMM	-	Normal
Macroinvertebrate richness in added habitat	-	-	-	LMM	-	Normal
Macroinvertebrate density in added habitat (ind.hab ⁻¹)	-	-	-	LMM	$\sqrt{x + 1}$	Normal
Macroinvertebrate community structure in added habitat (nMDS axis 1)	-	-	-	LMM	-	Normal
Macroinvertebrate community structure in added habitat (nMDS axis 2)	-	-	-	LMM	-	Normal
<i>Ecosystem level</i>						
Pelagic primary production ($\mu\text{g chl-}a\text{-L}^{-1}$)	LMM	log x	Normal	LMM	log x	Normal
Benthic primary production ($\mu\text{g chl-}a\text{-cm}^{-2}$)	LMM	-	Normal	LMM	-	Normal
Decomposition rate (k)	LMM	log x + 1	Normal	LMM	log x + 1	Normal

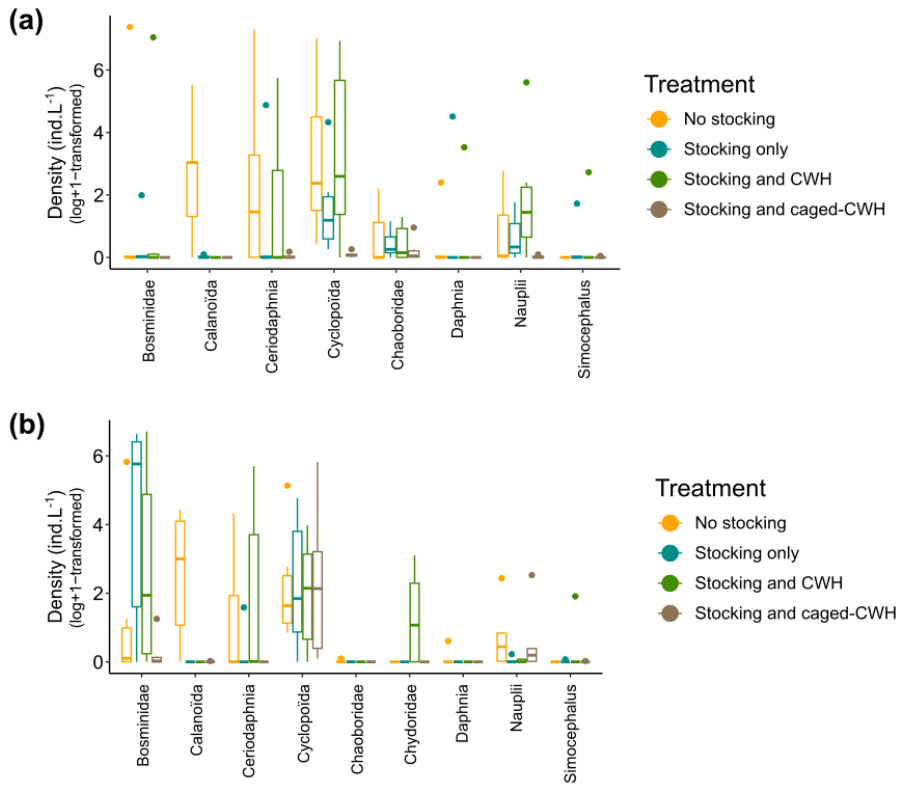


Figure 6.3.4 Density (ind.L^{-1}) of each zooplankton taxon sampled in each treatment (a) before and (b) after fish stocking.

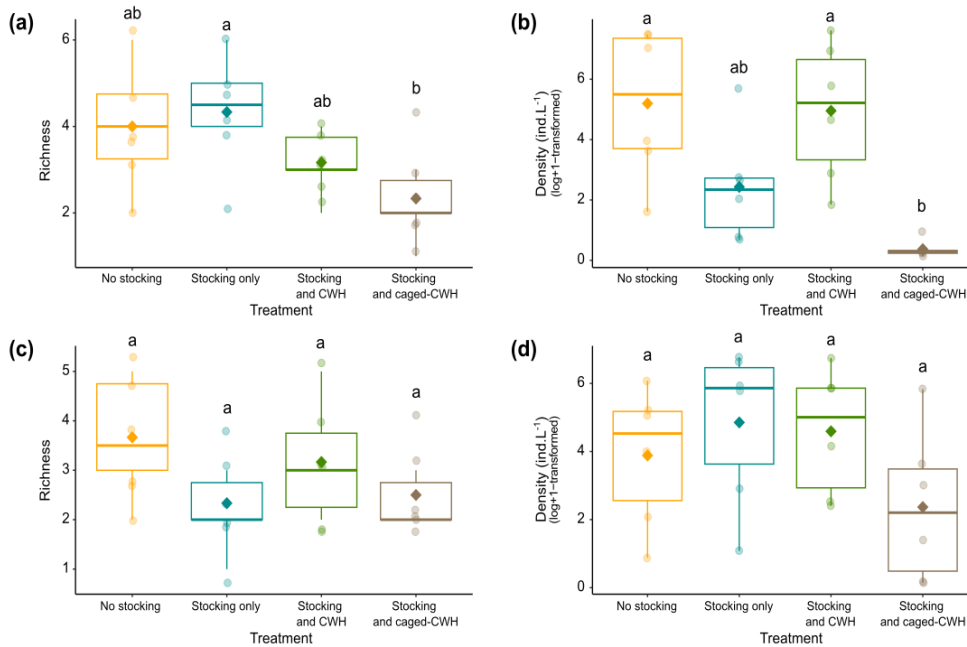


Figure 6.3.5 Effect of management practices (a-b) before and (c-d) after fish stocking on zooplankton richness and density (ind.L^{-1}). Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

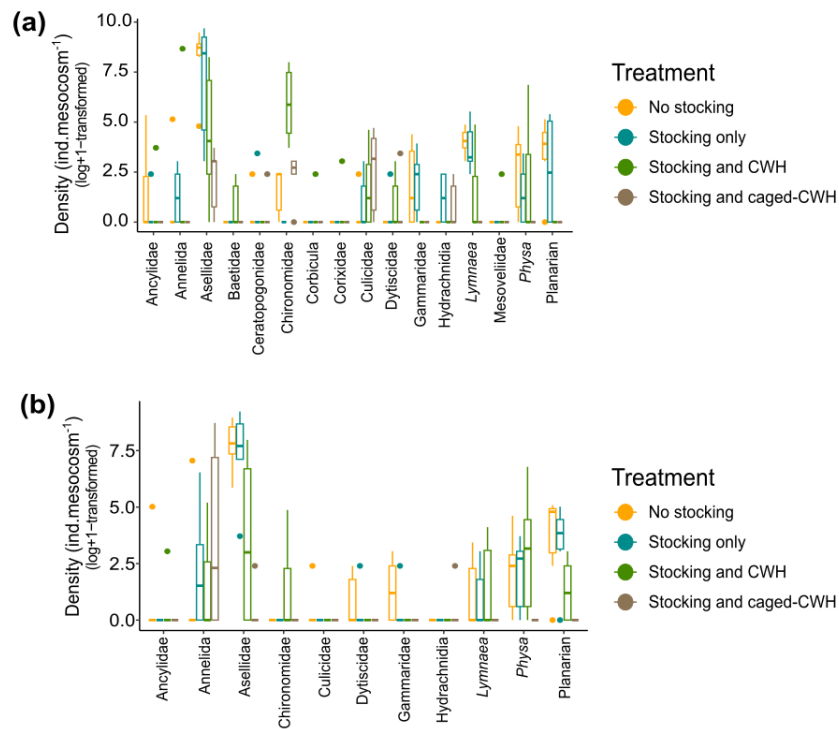


Figure 6.3.6 Density (ind.mesocosm⁻¹) of each macroinvertebrate taxon sampled in each treatment (a) before and (b) after fish stocking.

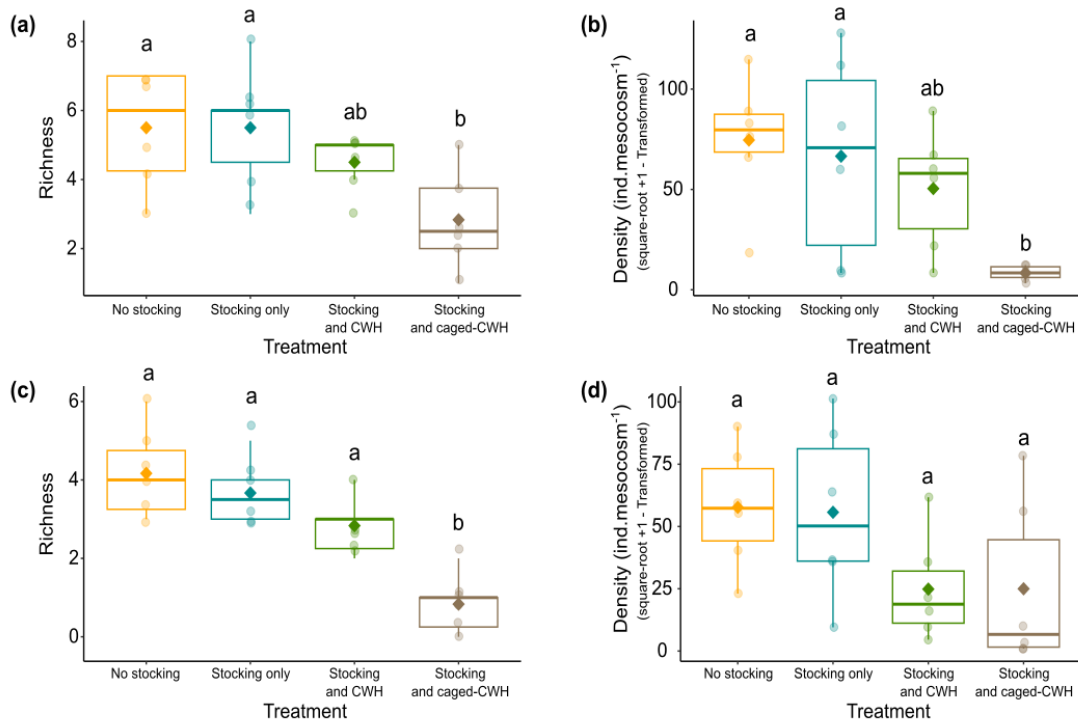


Figure 6.3.7 Effect of management practices (a-b) before and (c-d) after fish stocking on macroinvertebrate richness and density (ind.mesocosm⁻¹). Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

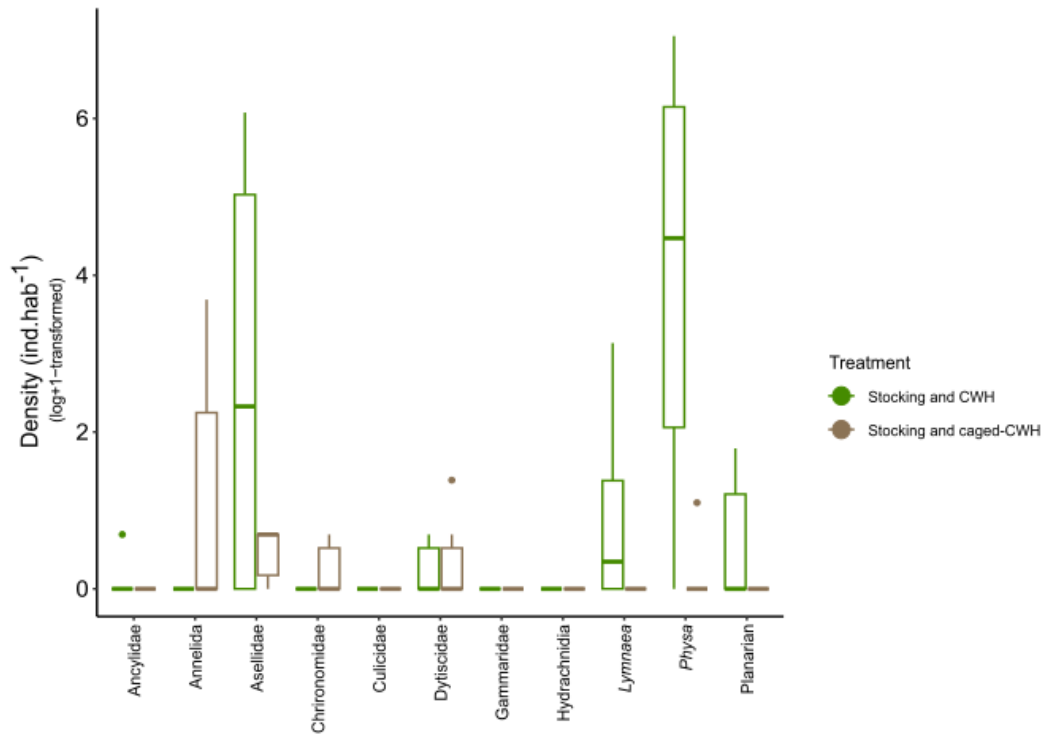


Figure 6.3.8 Density (ind.hab⁻¹) of each taxon of macroinvertebrates for each treatment with a habitat enhancement device (CWH only and caged-CWH) after fish stocking.

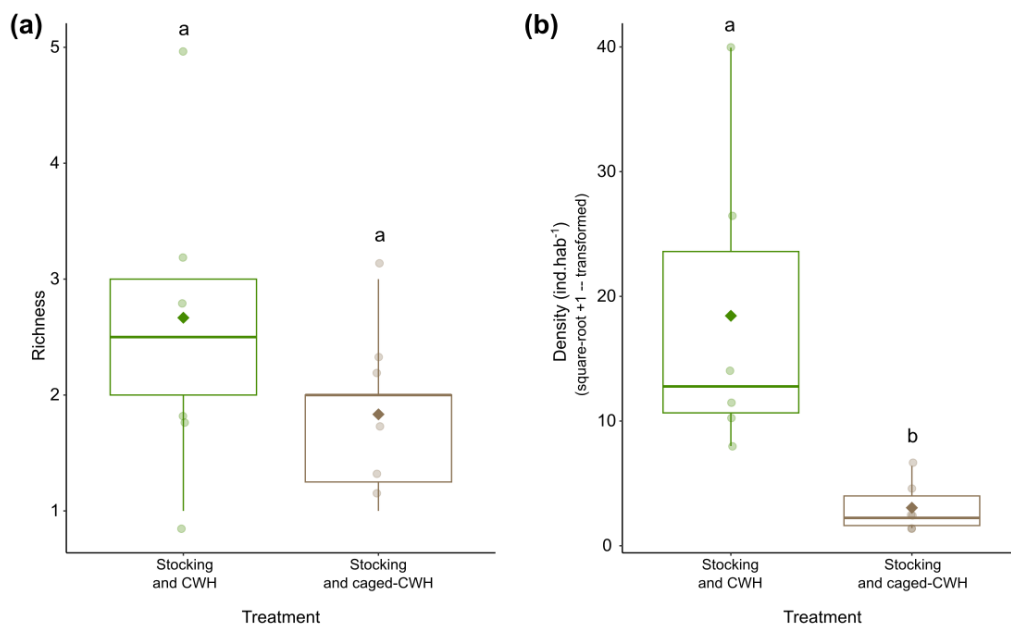


Figure 6.3.9 Macroinvertebrate (a) richness and (b) density (ind.hab⁻¹) within the CWH and the caged-CWH. Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

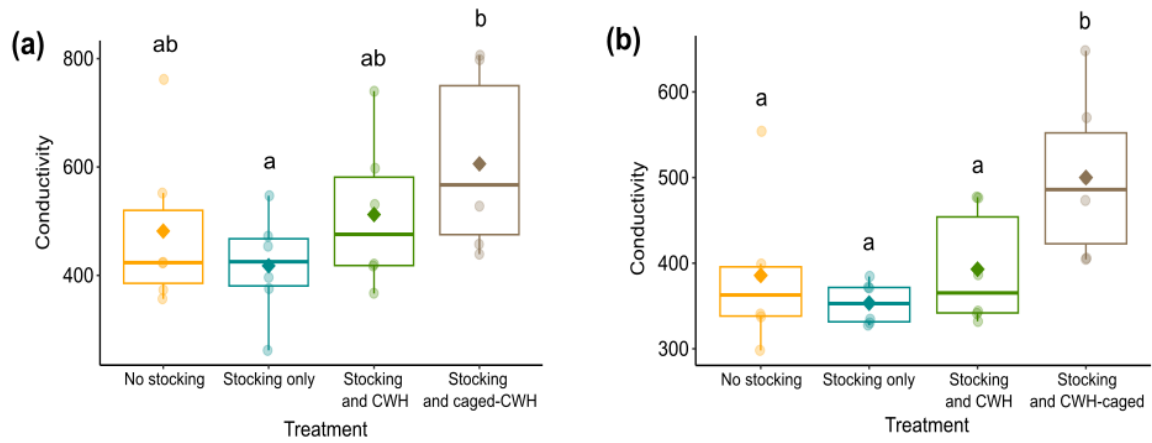


Figure 6.3.10 Effects of treatments (a) before and (b) after stocking on conductivity ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Different letters indicate significant difference between treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

To assess difference in conductivity, we used a linear mixed effects model using treatment as a fixed variable and experimental block as a random variable. Conductivity was measured directly during the sampling campaign using a parameter probe (ProDSS YSI) in each mesocosm. Conductivity differed significantly between treatments before (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 7.94$, $p < 0.05$) and after stocking (LMM, $\chi^2_{(3,23)} = 31.04$, $p < 0.0001$).

Références bibliographiques

- Aas, Ø., Cucherousset, J., Fleming, I.A., Wolter, C., Höjesjö, J., Buoro, M., Santoul, F., Johnsson, J.I., Hindar, K., Arlinghaus, R., 2018. Salmonid stocking in five North Atlantic jurisdictions: Identifying drivers and barriers to policy change. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 28, 1451–1464. <https://doi.org/10.1002/aqc.2984>
- Akin, S., Winemiller, K.O., 2008. Body size and trophic position in a temperate estuarine food web. *Acta Oecologica* 33, 144–153. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.08.002>
- Albert, C.H., de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S., Thuiller, W., 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121, 116–126. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19672.x>
- Albert, J.S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S.M., Magurran, A.E., Oberdorff, T., Reis, R.E., Winemiller, K.O., Ripple, W.J., 2021. Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio* 50, 85–94. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>
- Albouy, C., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mouchet, M., Mercier, L., Culioli, J.M., Tomasini, J.A., Loc'h, F.L., Mouillot, D., 2011. Predicting trophic guild and diet overlap from functional traits: statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 436, 17–28. <https://doi.org/10.3354/meps09240>
- Allan, J.D., Abell, R., Hogan, Z., Revenga, C., Taylor, B.W., Welcomme, R.L., Winemiller, K., 2005. Overfishing of Inland Waters. *BioScience* 55, 1041–1051. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[1041:OOIW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[1041:OOIW]2.0.CO;2)
- Allan, J.D., Manning, N.F., Smith, S.D.P., Dickinson, C.E., Joseph, C.A., Pearsall, D.R., 2017. Ecosystem services of Lake Erie: Spatial distribution and concordance of multiple services. *J. Gt. Lakes Res.* 43, 678–688. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2017.06.001>
- Allendorf, F.W., Leary, R.F., Spruell, P., Wenburg, J.K., 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16, 613–622. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)
- Alp, M., Cucherousset, J., Buoro, M., Lecerf, A., 2016. Phenological response of a key ecosystem function to biological invasion. *Ecol. Lett.* 19, 519–527. <https://doi.org/10.1111/ele.12585>
- Amoatey, P., Baawain, M.S., 2019. Effects of pollution on freshwater aquatic organisms. *Water Environ. Res.* 91, 1272–1287. <https://doi.org/10.1002/wer.1221>
- Amoroso, R.O., Tillotson, M.D., Hilborn, R., 2017. Measuring the net biological impact of fisheries enhancement: pink salmon hatcheries can increase yield, but with apparent costs to wild populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74, 1233–1242. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0334>
- Anderson, M.J., 2017. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA), in: Wiley StatsRef: Statistics Reference Online. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 1–15. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Aprahamian, M.W., Martin Smith, K., McGinnity, P., McKelvey, S., Taylor, J., 2003. Restocking of salmonids—opportunities and limitations. *Fish. Res., The Scientific Basis for Management of Salmonid stocks in the British Isles* 62, 211–227. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(02\)00163-7](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(02)00163-7)
- Argillier, C., Caussé, S., Gevrey, M., Pédrón, S., De Bortoli, J., Brucet, S., Emmrich, M., Jeppesen, E., Lauridsen, T., Mehner, T., Olin, M., Rask, M., Volta, P., Winfield, I.J., Kelly, F., Krause, T., Palm, A., Holmgren, K., 2013. Development of a fish-based index to assess the eutrophication status of European lakes. *Hydrobiologia* 704, 193–211. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1282-y>
- Argillier, C., Pronier, O., Irz, P., 2002. A typology of fish communities in French lakes. 1. Fish assemblages in mountain lakes (over 1500 m altitude). *Bull. Fr. Pêche Piscic. Fr.*
- Arlinghaus, R., 2006. Overcoming human obstacles to conservation of recreational fishery resources, with emphasis on central Europe. *Environ. Conserv.* 33, 46–59. <https://doi.org/10.1017/S0376892906002700>
- Arlinghaus, R., 2005. A conceptual framework to identify and understand conflicts in recreational fisheries systems, with implications for sustainable management. *Aquat. Resour. Cult. Dev.* 1, 145–174. <https://doi.org/10.1079/ARC200511>

- Arlinghaus, R., Abbott, J.K., Fenichel, E.P., Carpenter, S.R., Hunt, L.M., Alós, J., Klefoth, T., Cooke, S.J., Hilborn, R., Jensen, O.P., Wilberg, M.J., Post, J.R., Manfredi, M.J., 2019. Governing the recreational dimension of global fisheries. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 5209–5213. <https://doi.org/10.1073/pnas.1902796116>
- Arlinghaus, R., Alós, J., Beardmore, B., Daedlow, K., Dorow, M., Fujitani, M., Hühn, D., Haider, W., Hunt, L.M., Johnson, B.M., Johnston, F., Klefoth, T., Matsumura, S., Monk, C., Pagel, T., Post, J.R., Rapp, T., Riepe, C., Ward, H., Wolter, C., 2017. Understanding and Managing Freshwater Recreational Fisheries as Complex Adaptive Social-Ecological Systems. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 25, 1–41. <https://doi.org/10.1080/23308249.2016.1209160>
- Arlinghaus, R., Beardmore, B., Riepe, C., Pagel, T., 2020. Species-specific preference heterogeneity in German freshwater anglers, with implications for management. *J. Outdoor Recreat. Tour., Choice Experiments in Outdoor Recreation and Tourism* 32, 100216. <https://doi.org/10.1016/j.jort.2019.03.006>
- Arlinghaus, R., Cooke, S.J., Sutton, S.G., Danylchuk, A.J., Potts, W., Freire, K. de M.F., Alós, J., da Silva, E.T., Cowx, I.G., van Anrooy, R., 2016. Recommendations for the future of recreational fisheries to prepare the social-ecological system to cope with change. *Fish. Manag. Ecol.* 23, 177–186. <https://doi.org/10.1111/fme.12191>
- Arlinghaus, Robert, Lorenzen, K., Johnson, B.M., Cooke, S.J., Cowx, I.G., 2016. Management of freshwater fisheries: addressing habitat, people and fishes. *Freshw. Fish. Ecol.* 1, 557–559.
- Arlinghaus, R., Lorenzen, K., Johnson, B.M., Cooke, S.J., Cowx, I.G., 2015. Management of freshwater fisheries, in: *Freshwater Fisheries Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 557–579. <https://doi.org/10.1002/9781118394380.ch44>
- Arlinghaus, R., Mehner, T., 2005. Determinants of management preferences of recreational anglers in Germany: Habitat management versus fish stocking. *Limnologica* 35, 2–17. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2004.10.001>
- Arlinghaus, R., Mehner, T., Cowx, I.G., 2002. Reconciling traditional inland fisheries management and sustainability in industrialized countries, with emphasis on Europe. *Fish Fish.* 3, 261–316.
- Arlinghaus, R., Riepe, C., Theis, S., Pagel, T., Fujitani, M., 2022. Dysfunctional information feedbacks cause the emergence of management panaceas in social-ecological systems: The case of fish stocking in inland recreational fisheries. *J. Outdoor Recreat. Tour., Sustainably Managing Outdoor Recreation and Nature-based Tourism as Social-ecological Systems* 38, 100475. <https://doi.org/10.1016/j.jort.2021.100475>
- Arranz, I., Brucet, S., Bartrons, M., García-Comas, C., Benejam, L., 2021. Fish size spectra are affected by nutrient concentration and relative abundance of non-native species across streams of the NE Iberian Peninsula. *Sci. Total Environ.* 795, 148792. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148792>
- Atkinson, D., 1994. Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms?, in: Begon, M., Fitter, A.H. (Eds.), *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp. 1–58. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60212-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60212-3)
- Aznar-Sánchez, J.A., Velasco-Muñoz, J.F., Belmonte-Ureña, L.J., Manzano-Agugliaro, F., 2019. The worldwide research trends on water ecosystem services. *Ecol. Indic.* 99, 310–323. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.12.045>
- Baca, R.M., Drenner, R.W., 1995. Do the effects of piscivorous largemouth bass cascade to the plankton? *Hydrobiologia* 316, 139–151. <https://doi.org/10.1007/BF00016895>
- Balian, E.V., Segers, H., Lévêque, C., Martens, K., 2008. The Freshwater Animal Diversity Assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia* 595, 627–637. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9246-3>
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9, 1146–1156. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57.

- Baron, J.S., Poff, N.L., Angermeier, P.L., Dahm, C.N., Gleick, P.H., Hairston, N.G., Jackson, R.B., Johnston, C.A., Richter, B.D., Steinman, A.D., 2002. Meeting Ecological and Societal Needs for Freshwater. *Ecol. Appl.* 12, 1247–1260. <https://doi.org/10.2307/3099968>
- Bartley, D.M., De Graaf, G. j., Valbo-Jørgensen, J., Marmulla, G., 2015. Inland capture fisheries: status and data issues. *Fish. Manag. Ecol.* 22, 71–77. <https://doi.org/10.1111/fme.12104>
- Bašić, T., Britton, J.R., 2016. Characterizing the trophic niches of stocked and resident cyprinid fishes: consistency in partitioning over time, space and body sizes. *Ecol. Evol.* 6, 5093–5104. <https://doi.org/10.1002/ece3.2272>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beard, T.D., Arlinghaus, R., Cooke, S.J., McIntyre, P.B., De Silva, S., Bartley, D., Cowx, I.G., 2011. Ecosystem approach to inland fisheries: research needs and implementation strategies. *Biol. Lett.* 7, 481–483. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0046>
- Bellard, C., Marino, C., Courchamp, F., 2022. Ranking threats to biodiversity and why it doesn't matter. *Nat. Commun.* 13, 2616. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-30339-y>
- Berra, T.M., 2001. *Freshwater Fish Distribution*. Academic Press.
- Birdsong, M., Hunt, L.M., Arlinghaus, R., 2021. Recreational angler satisfaction: What drives it? *Fish Fish.* 22, 682–706. <https://doi.org/10.1111/faf.12545>
- Birdsong, M., Hunt, L.M., Beardmore, B., Dorow, M., Pagel, T., Arlinghaus, R., 2022. Does the relevance of catch for angler satisfaction vary with social-ecological context? A study involving angler cultures from West and East Germany. *Fish. Res.* 254, 106414. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106414>
- Blanchard, J.L., Jennings, S., Law, R., Castle, M.D., McCloghrie, P., Rochet, M.-J., Benoît, E., 2009. How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs? *J. Anim. Ecol.* 78, 270–280. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01466.x>
- Blanchet, S., Grenouillet, G., Beauchard, O., Tedesco, P.A., Leprieur, F., Dürr, H.H., Busson, F., Oberdorff, T., Brosse, S., 2010. Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecol. Lett.* 13, 421–431. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01432.x>
- Blanchette, M.L., Lund, M.A., 2016. Pit lakes are a global legacy of mining: an integrated approach to achieving sustainable ecosystems and value for communities. *Curr. Opin. Environ. Sustain., Open Issue, part I* 23, 28–34. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2016.11.012>
- Bolding, B., Bonar, S., Divens, M., 2004. Use of Artificial Structure to Enhance Angler Benefits in Lakes, Ponds, and Reservoirs: A Literature Review. *Rev. Fish. Sci.* 12, 75–96. <https://doi.org/10.1080/10641260490273050>
- Bond, N.R., Sabater, S., Glaister, A., Roberts, S., Vanderkruk, K., 2006. Colonisation of Introduced Timber by Algae and Invertebrates, and its Potential Role in Aquatic Ecosystem Restoration. *Hydrobiologia* 556, 303–316. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1251-9>
- Boyd, C.E., McNevin, A.A., Davis, R.P., 2022. The contribution of fisheries and aquaculture to the global protein supply. *Food Secur.* 14, 805–827. <https://doi.org/10.1007/s12571-021-01246-9>
- Brauer, C.J., Beheregaray, L.B., 2020. Recent and rapid anthropogenic habitat fragmentation increases extinction risk for freshwater biodiversity. *Evol. Appl.* 13, 2857–2869. <https://doi.org/10.1111/eva.13128>
- Britton, J.R., Ruiz-Navarro, A., Verreycken, H., Amat-Trigo, F., 2018. Trophic consequences of introduced species: Comparative impacts of increased interspecific versus intraspecific competitive interactions. *Funct. Ecol.* 32, 486–495. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12978>
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.* 23, 453–460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>
- Brosse, S., Charpin, N., Su, G., Toussaint, A., Herrera-R, G.A., Tedesco, P.A., Villéger, S., 2021. FISHMORPH: A global database on morphological traits of freshwater fishes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 30, 2330–2336. <https://doi.org/10.1111/geb.13395>
- Brown, T.G., Runciman, B., Pollard, S., A.D.A., 2009. Biological Synopsis of Largemouth Bass. *Can Manuscr Rep Fish Aquat Sci* 2884 V 27 P.

- Brucet, S., Arranz, I., Mehner, T., Argillier, C., Beklioğlu, M., Benejam, L., Boll, T., Holmgren, K., Lauridsen, T.L., Svenning, J.-C., Winfield, I.J., Jeppesen, E., 2018. Size diversity and species diversity relationships in fish assemblages of Western Palearctic lakes. *Ecography* 41, 1064–1076. <https://doi.org/10.1111/ecog.03255>
- Brucet, S., Pédrón, S., Mehner, T., Lauridsen, T.L., Argillier, C., Winfield, I.J., Volta, P., Emmrich, M., Hesthagen, T., Holmgren, K., Benejam, L., Kelly, F., Krause, T., Palm, A., Rask, M., Jeppesen, E., 2013. Fish diversity in European lakes: geographical factors dominate over anthropogenic pressures. *Freshw. Biol.* 58, 1779–1793. <https://doi.org/10.1111/fwb.12167>
- Buoro, M., Olden, J.D., Cucherousset, J., 2016. Global Salmonidae introductions reveal stronger ecological effects of changing intraspecific compared to interspecific diversity. *Ecol. Lett.* 19, 1363–1371. <https://doi.org/10.1111/ele.12673>
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C., Watson, R., 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328, 1164–1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- Cadotte, M.W., 2011. The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *J. Appl. Ecol.* 48, 1067–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02056.x>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M., Jouseau, C., 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443, 989–992.
- Carpenter, S.R., Stanley, E.H., Vander Zanden, M.J., 2011. State of the World's Freshwater Ecosystems: Physical, Chemical, and Biological Changes. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 36, 75–99. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-021810-094524>
- Casselman, J.M., Lewis, C.A., 1996. Habitat requirements of northern pike (*Esox lucius*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 161–174. <https://doi.org/10.1139/f96-019>
- Cazelles, K., Bartley, T., Guzzo, M.M., Brice, M.-H., MacDougall, A.S., Bennett, J.R., Esch, E.H., Kadoya, T., Kelly, J., Matsuzaki, S., Nilsson, K.A., McCann, K.S., 2019. Homogenization of freshwater lakes: Recent compositional shifts in fish communities are explained by gamefish movement and not climate change. *Glob. Change Biol.* 25, 4222–4233. <https://doi.org/10.1111/gcb.14829>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 1, e1400253.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, E6089–E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- CEN, 2005. Water quality - Sampling of fish with multi-mesh gillnets. EN 14757. [WWW Document]. ITeh Stand. Store. URL <https://standards.iteh.ai/catalog/standards/cen/4a3ba20b-a713-448e-b0cb-9742759654d9/en-14757-2005> (accessed 7.17.23).
- Champagnon, J., Elmberg, J., Guillemain, M., Gauthier-Clerc, M., Lebreton, J.-D., 2012. Conspicuous can be aliens too: A review of effects of restocking practices in vertebrates. *J. Nat. Conserv.* 20, 231–241. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.02.002>
- Chan, K.M.A., Guerry, A.D., Balvanera, P., Klain, S., Satterfield, T., Basurto, X., Bostrom, A., Chuenpagdee, R., Gould, R., Halpern, B.S., Hannahs, N., Levine, J., Norton, B., Ruckelshaus, M., Russell, R., Tam, J., Woodside, U., 2012. Where are Cultural and Social in Ecosystem Services? A Framework for Constructive Engagement. *BioScience* 62, 744–756. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.8.7>
- Chauvet, E., Décamps, H., 1989. Lateral Interactions in a Fluvial Landscape: The River Garonne, France. *J. North Am. Benthol. Soc.* 8, 9–17. <https://doi.org/10.2307/1467398>

- Claussen, J.E., Philipp, D.P., 2022. Assessing the role of supplementation stocking: A perspective. *Fish. Manag. Ecol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/fme.12573>
- Colas, F., Baudoin, J.-M., Bonin, P., Cabrol, L., Daufresne, M., Lassus, R., Cucherousset, J., 2021. Ecosystem maturity modulates greenhouse gases fluxes from artificial lakes. *Sci. Total Environ.* 760, 144046. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144046>
- Comte, L., Buisson, L., Daufresne, M., Grenouillet, G., 2013. Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends. *Freshw. Biol.* 58, 625–639. <https://doi.org/10.1111/fwb.12081>
- Comte, L., Grenouillet, G., 2013. Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades. *Ecography* 36, 1236–1246. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00282.x>
- Cooke, S.J., Allison, E.H., Beard, T.D., Arlinghaus, R., Arthington, A.H., Bartley, D.M., Cowx, I.G., Fuentesvilla, C., Leonard, N.J., Lorenzen, K., Lynch, A.J., Nguyen, V.M., Youn, S.-J., Taylor, W.W., Welcomme, R.L., 2016. On the sustainability of inland fisheries: Finding a future for the forgotten. *Ambio* 45, 753–764. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0787-4>
- Cooke, S.J., Arlinghaus, R., Bartley, D.M., Beard, T.D., Cowx, I.G., Essington, T.E., Jensen, O.P., Lynch, A., Taylor, W.W., Watson, R., 2014. Where the waters meet: sharing ideas and experiences between inland and marine realms to promote sustainable fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 71, 1593–1601. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0176>
- Cooke, S.J., Cowx, I.G., 2006. Contrasting recreational and commercial fishing: Searching for common issues to promote unified conservation of fisheries resources and aquatic environments. *Biol. Conserv.* 128, 93–108. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.019>
- Cooke, S.J., Cowx, I.G., 2004. The Role of Recreational Fishing in Global Fish Crises. *BioScience* 54, 857–859. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0857:TRORFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0857:TRORFI]2.0.CO;2)
- Cooke, S.J., Piczak, M.L., Vermaire, J.C., Kirkwood, A.E., 2023. On the troubling use of plastic ‘habitat’ structures for fish in freshwater ecosystems – or – when restoration is just littering. *FACETS* 8, 1–19. <https://doi.org/10.1139/facets-2022-0210>
- Cooke, S.J., Twardek, W.M., Lennox, R.J., Zolderdo, A.J., Bower, S.D., Gutowsky, L.F.G., Danylchuk, A.J., Arlinghaus, R., Beard, D., 2018. The nexus of fun and nutrition: Recreational fishing is also about food. *Fish Fish.* 19, 201–224. <https://doi.org/10.1111/faf.12246>
- Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskaya, N.G., Erős, T., Falka, I., Ferreira, M.T., Fox, M.G., Freyhof, J., Gozlan, R.E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A.M., Peñáz, M., Povž, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I.C., Stakėnas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C., 2005. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *J. Appl. Ichthyol.* 21, 242–262. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x>
- Cormier, S.M., Suter II, G.W., Zheng, L., Pond, G.J., 2013. Assessing causation of the extirpation of stream macroinvertebrates by a mixture of ions. *Environ. Toxicol. Chem.* 32, 277–287. <https://doi.org/10.1002/etc.2059>
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S.J., Kubiszewski, I., Farber, S., Turner, R.K., 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Glob. Environ. Change* 26, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>
- Cowx, 1994. Stocking strategies. *Fish. Manag. Ecol.* 1, 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.1970.tb00003.x>
- Cowx, I.G., 1999. An appraisal of stocking strategies in the light of developing country constraints. *Fish. Manag. Ecol.* 6, 21–34. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.1999.00139.x>
- Cowx, I.G., Funge-Smith, S.J., Lynch, A.J., 2023. Stocking fish in inland waters: Opportunities and risks for sustainable food systems. *Fish. Manag. Ecol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/fme.12656>
- Crutzen, P.J., 2006. The “anthropocene,” in: *Earth System Science in the Anthropocene*. Springer, pp. 13–18.
- Crutzen, P.J., 2002. The “anthropocene,” in: *Journal de Physique IV (Proceedings)*. EDP sciences, pp. 1–5.
- Cucherousset, J., Aymes, J.C., Poulet, N., Santoul, F., Céréghino, R., 2008. Do native brown trout and non-native brook trout interact reproductively? *Naturwissenschaften* 95, 647–654. <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0370-3>

- Cucherousset, J., Lassus, R., Riepe, C., Millet, P., Santoul, F., Arlinghaus, R., Buoro, M., 2021. Quantitative estimates of freshwater fish stocking practices by recreational angling clubs in France. *Fish. Manag. Ecol.* 28, 295–304. <https://doi.org/10.1111/fme.12471>
- Cucherousset, J., Olden, J.D., 2020. Are domesticated freshwater fish an underappreciated culprit of ecosystem change? *Fish Fish.* 21, 1253–1258. <https://doi.org/10.1111/faf.12499>
- Cucherousset, J., Olden, J.D., 2011. Ecological Impacts of Nonnative Freshwater Fishes. *Fisheries* 36, 215–230. <https://doi.org/10.1080/03632415.2011.574578>
- Cucherousset, J., Paillisson, J.-M., Roussel, J.-M., 2007. Using PIT technology to study the fate of hatchery-reared YOY northern pike released into shallow vegetated areas. *Fish. Res.* 85, 159–164. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.01.011>
- Czarnecka, M., 2016. Coarse woody debris in temperate littoral zones: implications for biodiversity, food webs and lake management. *Hydrobiologia* 767, 13–25. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2502-z>
- Daedlow, K., Beard, T.D., Arlinghaus, R., 2011. A property rights-based view on management of inland recreational fisheries: Contrasting common and public fishing rights regimes in Germany and the United States., in: *American Fisheries Society Symposium*. pp. 13–38. <https://doi.org/10.47886/9781934874240.ch2>
- Dantas, D.D.F., Caliman, A., Guariento, R.D., Angelini, R., Carneiro, L.S., Lima, S.M.Q., Martinez, P.A., Attayde, J.L., 2019. Climate effects on fish body size–trophic position relationship depend on ecosystem type. *Ecography* 42, 1579–1586. <https://doi.org/10.1111/ecog.04307>
- Daufresne, M., Lengfellner, K., Sommer, U., 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Daupagne, L., Rolan-Meynard, M., Logez, M., Argillier, C., 2021. Effects of fish stocking and fishing pressure on fish community structures in French lakes. *Fish. Manag. Ecol.* 28, 317–327. <https://doi.org/10.1111/fme.12476>
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L.C., ten Brink, P., van Beukering, P., 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosyst. Serv.* 1, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005>
- de Mazancourt, C., Isbell, F., Larocque, A., Berendse, F., De Luca, E., Grace, J.B., Haegeman, B., Wayne Polley, H., Roscher, C., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Loreau, M., 2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecol. Lett.* 16, 617–625. <https://doi.org/10.1111/ele.12088>
- Delacámara, G., O’Higgins, T.G., Lago, M., Langhans, S., 2020. Ecosystem-Based Management: Moving from Concept to Practice, in: O’Higgins, T.G., Lago, M., DeWitt, T.H. (Eds.), *Ecosystem-Based Management, Ecosystem Services and Aquatic Biodiversity: Theory, Tools and Applications*. Springer International Publishing, Cham, pp. 39–60. https://doi.org/10.1007/978-3-030-45843-0_3
- Delacoste, M., Baran, P., Lascaux, J.M., Abad, N., Besson, J.P., 1997. Bilan des introductions de salmonidés dans les lacs et ruisseaux d’altitude des Hautes-Pyrénées. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 205–219. <https://doi.org/10.1051/kmae:1997023>
- Derot, J., Jamoneau, A., Teichert, N., Rosebery, J., Morin, S., Laplace-Treyture, C., 2020. Response of phytoplankton traits to environmental variables in French lakes: New perspectives for bioindication. *Ecol. Indic.* 108, 105659. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105659>
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecol. Lett.* 13, 1030–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>
- Díaz, S., Demissew, S., Carabias, J., Joly, C., Lonsdale, M., Ash, N., Larigauderie, A., Adhikari, J.R., Arico, S., Báldi, A., Bartuska, A., Baste, I.A., Bilgin, A., Brondizio, E., Chan, K.M., Figueroa, V.E., Duraiappah, A., Fischer, M., Hill, R., Koetz, T., Leadley, P., Lyver, P., Mace, G.M., Martin-Lopez, B., Okumura, M., Pacheco, D., Pascual, U., Pérez, E.S., Reyers, B., Roth, E., Saito, O., Scholes, R.J., Sharma, N., Tallis, H., Thaman, R., Watson, R., Yahara, T., Hamid, Z.A., Akosim, C., Al-Hafedh, Y., Allahverdiyev, R., Amankwah, E., Asah, S.T., Asfaw, Z., Bartus, G., Brooks, L.A., Caillaux, J., Dalle, G., Darnaedi, D., Driver, A., Erpul, G., Escobar-Eyzaguirre, P., Failler, P., Fouda, A.M.M., Fu, B., Gundimeda, H.,

- Hashimoto, S., Homer, F., Lavorel, S., Lichtenstein, G., Mala, W.A., Mandivenyi, W., Matczak, P., Mbizvo, C., Mehrdadi, M., Metzger, J.P., Mikissa, J.B., Moller, H., Mooney, H.A., Mumby, P., Nagendra, H., Nesshover, C., Oteng-Yeboah, A.A., Pataki, G., Roué, M., Rubis, J., Schultz, M., Smith, P., Sumaila, R., Takeuchi, K., Thomas, S., Verma, M., Yeo-Chang, Y., Zlatanova, D., 2015. The IPBES Conceptual Framework — connecting nature and people. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, Open Issue 14, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.11.002>
- Díaz, S., Fargione, J., Iii, F.S.C., Tilman, D., 2006. Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLOS Biol.* 4, e277. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R.T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K.M.A., Baste, I.A., Brauman, K.A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P.W., van Oudenhoven, A.P.E., van der Plaats, F., Schröter, M., Lavorel, S., Aumeeruddy-Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C.A., Hewitt, C.L., Keune, H., Lindley, S., Shirayama, Y., 2018. Assessing nature’s contributions to people. *Science* 359, 270–272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>
- Dobson, A., Lodge, D., Alder, J., Cumming, G.S., Keymer, J., McGlade, J., Mooney, H., Rusak, J.A., Sala, O., Wolters, V., Wall, D., Winfree, R., Xenopoulos, M.A., 2006. Habitat Loss, Trophic Collapse, and the Decline of Ecosystem Services. *Ecology* 87, 1915–1924. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1915:HLTCAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1915:HLTCAT]2.0.CO;2)
- Dodds, W.K., Perkin, J.S., Gerken, J.E., 2013. Human Impact on Freshwater Ecosystem Services: A Global Perspective. *Environ. Sci. Technol.* 47, 9061–9068. <https://doi.org/10.1021/es4021052>
- Donald, D.B., Vinebrooke, R.D., Anderson, R.S., Syrgiannis, J., Graham, M.D., 2001. Recovery of zooplankton assemblages in mountain lakes from the effects of introduced sport fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 1822–1830. <https://doi.org/10.1139/f01-121>
- Donaldson, M.R., O’Connor, C.M., Thompson, L.A., Gingerich, A.J., Danylchuk, S.E., Duplain, R.R., Cooke, S.J., 2011. Contrasting Global Game Fish and Non-Game Fish Species. *Fisheries* 36, 385–397. <https://doi.org/10.1080/03632415.2011.597672>
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Downing, J.A., Plante, C., Lalonde, S., 1990. Fish Production Correlated with Primary Productivity, not the Morphoedaphic Index. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47, 1929–1936. <https://doi.org/10.1139/f90-217>
- Drenner, R.W., Baca, R.M., Gilroy, J.S., Ernst, M.R., Jensen, D.J., Marshall, D.H., 2002. Community Responses to Piscivorous Largemouth Bass: A Biomanipulation Experiment. *Lake Reserv. Manag.* 18, 44–51. <https://doi.org/10.1080/07438140209353928>
- Dudgeon, D., 2019. Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the Anthropocene. *Curr. Biol.* 29, R960–R967. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.002>
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.* 81, 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Duffy, J.E., 2009. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 7, 437–444. <https://doi.org/10.1890/070195>
- Eby, L.A., Roach, W.J., Crowder, L.B., Stanford, J.A., 2006. Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends Ecol. Evol.* 21, 576–584. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.016>
- Eldridge, W.H., Myers, J.M., Naish, K.A., 2009. Long-term changes in the fine-scale population structure of coho salmon populations (*Oncorhynchus kisutch*) subject to extensive supportive breeding. *Heredity* 103, 299–309. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.69>
- Elmer, L.K., Kelly, L.A., Rivest, S., Steell, S.C., Twardek, W.M., Danylchuk, A.J., Arlinghaus, R., Bennett, J.R., Cooke, S.J., 2017. Angling into the Future: Ten Commandments for Recreational Fisheries Science, Management, and Stewardship in a Good Anthropocene. *Environ. Manage.* 60, 165–175. <https://doi.org/10.1007/s00267-017-0895-3>
- Elton, C.S., 1927. *Animal ecology*: London. Sidgwick Jackson Ltd.

- Emmrich, M., Brucet, S., Ritterbusch, D., Mehner, T., 2011. Size spectra of lake fish assemblages: responses along gradients of general environmental factors and intensity of lake-use. *Freshw. Biol.* 56, 2316–2333. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02658.x>
- Emmrich, M., Schällicke, S., Hühn, D., Lewin, C., Arlinghaus, R., 2014. No differences between littoral fish community structure of small natural and gravel pit lakes in the northern German lowlands. *Limnologica* 46, 84–93. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.12.005>
- European Commission, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council establishing a framework for Community action in the field of water policy — European Environment Agency [WWW Document]. URL <https://www.eea.europa.eu/policy-documents/directive-2000-60-ec-of> (accessed 8.8.23).
- Evangelista, C., Britton, R.J., Cucherousset, J., 2015. Impacts of invasive fish removal through angling on population characteristics and juvenile growth rate. *Ecol. Evol.* 5, 2193–2202. <https://doi.org/10.1002/ece3.1471>
- Everett, R.A., Ruiz, G.M., 1993. Coarse woody debris as a refuge from predation in aquatic communities. *Oecologia* 93, 475–486. <https://doi.org/10.1007/BF00328954>
- FAO, 2018. The State of World Fisheries and Aquaculture 2018 (SOFIA): Meeting the sustainable development goals, El estado mundial de la pesca y la acuicultura (SOFIA). FAO, Rome, Italy.
- FAO, 2014. The State of World Fisheries and Aquaculture 2014 (SOFIA): Opportunities and challenges, The State of World Fisheries and Aquaculture (SOFIA). FAO, Rome, Italy.
- FAO, 2012. Recreational fisheries. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. No. 13 | La pêche continentale | Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture [WWW Document]. URL <https://www.fao.org/inland-fisheries/tools/detail/fr/c/1142008/> (accessed 7.21.23).
- Feng, K., Yuan, J., Zhang, Y., Qian, J., Liu, J., Li, Z., Lek, S., Wang, Q., 2023. Application of artificial spawning substrates to support lacustrine fish recruitment and fisheries enhancement in a Chinese lake. *Front. Ecol. Evol.* 10.
- Freyhof, J., Brooks, E., 2011. European red list of freshwater fishes. Publications Office of the European Union Luxembourg.
- Frossard, V., Sabatier, P., Bruel, R., Vagnon, C., Tissot, N., Curt-Grand-Gaudin, N., Perga, M.-E., 2023. Intense touristic activities exceed climate change to shape aquatic communities in a mountain lake. *Aquat. Sci.* 85, 71. <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00968-6>
- Fujitani, M., McFall, A., Randler, C., Arlinghaus, R., 2017. Participatory adaptive management leads to environmental learning outcomes extending beyond the sphere of science. *Sci. Adv.* 3, e1602516. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602516>
- Fujitani, M.L., McFall, A., Randler, C., Arlinghaus, R., 2016. Efficacy of lecture-based environmental education for biodiversity conservation: a robust controlled field experiment with recreational anglers engaged in self-organized fish stocking. *J. Appl. Ecol.* 53, 25–33. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12560>
- Fujitani, M.L., Riepe, C., Pagel, T., Buoro, M., Santoul, F., Lassus, R., Cucherousset, J., Arlinghaus, R., 2020. Ecological and social constraints are key for voluntary investments into renewable natural resources. *Glob. Environ. Change* 63, 102125. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2020.102125>
- Garcia, F., Paz-Vinas, I., Gaujard, A., Olden, J.D., Cucherousset, J., 2023. Multiple lines and levels of evidence for avian zoochory promoting fish colonization of artificial lakes. *Biol. Lett.* 19, 20220533. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0533>
- García-Berthou, E., Alcaraz, C., Pou-Rovira, Q., Zamora, L., Coenders, G., Feo, C., 2005. Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 453–463. <https://doi.org/10.1139/f05-017>
- Gardner, J.L., Peters, A., Kearney, M.R., Joseph, L., Heinsohn, R., 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends Ecol. Evol.* 26, 285–291. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.005>
- Gerdeaux, D., 2004. The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva: the roles of stocking, reoligotrophication, and climate change. *Ann. Zool. Fenn.* 41, 181–189.
- Gimenez, M., Villéger, S., Grenouillet, G., Cucherousset, J., 2023. Stocking practices shape the taxonomic and functional diversity of fish communities in gravel pit lakes. *Fish. Manag. Ecol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/fme.12621>

- Gimenez, M., Villéger, S., Grenouillet, G., Cucherousset, J., 2022. Stocking practices shape the taxonomic and functional diversity of fish communities in gravel pit lakes. *Fish. Manag. Ecol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/fme.12621>
- Gozlan, R.E., Britton, J.R., Cowx, I., Copp, G.H., 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *J. Fish Biol.* 76, 751–786. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02566.x>
- Green, P.A., Vörösmarty, C.J., Harrison, I., Farrell, T., Sáenz, L., Fekete, B.M., 2015. Freshwater ecosystem services supporting humans: Pivoting from water crisis to water solutions. *Glob. Environ. Change* 34, 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2015.06.007>
- Gross, M.R., 1998. One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 131–144. <https://doi.org/10.1139/d98-024>
- Guillerault, N., Hühn, D., Cucherousset, J., Arlinghaus, R., Skov, C., 2018. Stocking for pike population enhancement, *Biology and Ecology of Pike*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781315119076-12>
- Gunderson, A.R., Stillman, J.H., 2015. Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20150401. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0401>
- Haines-Young, R., Potschin, M., 2010. The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. *Ecosyst. Ecol. New Synth.* 1, 110–139.
- Halverson, M.A., 2008. Stocking Trends: A Quantitative Review of Governmental Fish Stocking in the United States, 1931 to 2004. *Fisheries* 33, 69–75. <https://doi.org/10.1577/1548-8446-33.2.69>
- Harrison, I., Abell, R., Darwall, W., Thieme, M.L., Tickner, D., Timboe, I., 2018. The freshwater biodiversity crisis. *Science* 362, 1369–1369. <https://doi.org/10.1126/science.aav9242>
- Harrison, P.A., Berry, P.M., Simpson, G., Haslett, J.R., Blicharska, M., Bucur, M., Dunford, R., Egoh, B., Garcia-Llorente, M., Geamănă, N., Geertsema, W., Lommelen, E., Meiresonne, L., Turkelboom, F., 2014. Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosyst. Serv.* 9, 191–203. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.05.006>
- Harrison, P.A., Vandewalle, M., Sykes, M.T., Berry, P.M., Bugter, R., de Bello, F., Feld, C.K., Grandin, U., Harrington, R., Haslett, J.R., Jongman, R.H.G., Luck, G.W., da Silva, P.M., Moora, M., Settele, J., Sousa, J.P., Zobel, M., 2010. Identifying and prioritising services in European terrestrial and freshwater ecosystems. *Biodivers. Conserv.* 19, 2791–2821. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9789-x>
- He, H., Qian, T., Shen, R., Yu, J., Li, K., Liu, Z., Jeppesen, E., 2022. Piscivore stocking significantly suppresses small fish but does not facilitate a clear-water state in subtropical shallow mesocosms: A biomanipulation experiment. *Sci. Total Environ.* 842, 156967. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156967>
- Heino, J., Virkkala, R., Toivonen, H., 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biol. Rev.* 84, 39–54. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00060.x>
- Helfman, G.S., Collette, B.B., Facey, D.E., Bowen, B.W., 2009. *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. John Wiley & Sons.
- Heneghan, R.F., Hatton, I.A., Galbraith, E.D., 2019. Climate change impacts on marine ecosystems through the lens of the size spectrum. *Emerg. Top. Life Sci.* 3, 233–243. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190042>
- Hilborn, R., Branch, T.A., Ernst, B., Magnusson, A., Minte-Vera, C.V., Scheuerell, M.D., Valero, J.L., 2003. State of the World's Fisheries. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28, 359–399. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105509>
- Hildrew, A.G., Raffaelli, D.G., Edmonds-Brown, R., 2007. *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge University Press.
- Hobbs, H.H., Jass, J.P., Huner, J.V., 1989. A Review of Global Crayfish Introductions with Particular Emphasis on Two North American Species (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana* 56, 299–316.
- Holder, P.E., Jeanson, A.L., Lennox, R.J., Brownscombe, J.W., Arlinghaus, R., Danylchuk, A.J., Bower, S.D., Hyder, K., Hunt, L.M., Fenichel, E.P., Venturelli, P.A., Thorstad, E.B., Allen, M.S., Potts, W.M., Clark-Danylchuk, S., Claussen, J.E., Lyle, J.M., Tsuboi, J., Brummett, R., Freire, K.M.F., Tracey, S.R., Skov, C., Cooke, S.J., 2020. Preparing for a changing future in recreational fisheries: 100 research

- questions for global consideration emerging from a horizon scan. *Rev. Fish Biol. Fish.* 30, 137–151. <https://doi.org/10.1007/s11160-020-09595-y>
- Holmlund, C.M., Hammer, M., 2004. Effects of Fish Stocking on Ecosystem Services: An Overview and Case Study Using the Stockholm Archipelago. *Environ. Manage.* 33, 799–820. <https://doi.org/10.1007/s00267-004-0051-8>
- Holmlund, Cecilia M., Hammer, M., 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecol. Econ.* 29, 253–268.
- Holmlund, Cecilia M., Hammer, M., 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecol. Econ.* 29, 253–268. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00015-4)
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., O'Connor, M.I., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486, 105–108.
- Hughes, K., 2021. The World's Forgotten Fishes | Publications | WWF [WWW Document]. World Wildl. Fund. URL <https://www.worldwildlife.org/publications/the-world-s-forgotten-fishes> (accessed 7.20.23).
- Hühn, D., Gwinn, D.C., Shaw, S.L., Alós, J., Allen, M.S., Pagel, T., Skov, C., Arlinghaus, R., 2023. Density- and size-dependent mechanisms modulate the outcome of stocking in a naturally recruiting freshwater piscivore (northern pike, *Esox lucius*): A replicated whole-lake experiment. *Fish. Res.* 267, 106799. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106799>
- Hunt, T.L., Jones, P., 2018. Informing the Great Fish Stocking Debate: An Australian Case Study. *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 26, 275–308. <https://doi.org/10.1080/23308249.2017.1407916>
- Hunt, T.L., Scarborough, H., Giri, K., Douglas, J.W., Jones, P., 2017. Assessing the cost-effectiveness of a fish stocking program in a culture-based recreational fishery. *Fish. Res., Fisheries Enhancement* 186, 468–477. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.09.003>
- Huntingford, F.A., 2004. Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *J. Fish Biol.* 65, 122–142. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00562.x>
- Hutchinson, G.E., 1959. A treatise on limnology. Volume 1. Geography, physics and chemistry. *Limnol. Oceanogr.* 4, 108–114. <https://doi.org/10.4319/lo.1959.4.1.0108>
- Jackson, D.A., 2002. Ecological effects of *Micropterus* introductions: the dark side of black bass, in: American Fisheries Society Symposium, American Fisheries Society. pp. 221–232.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R., 2001. Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 293, 629–637. <https://doi.org/10.1126/science.1059199>
- Janssen, K., Chavanne, H., Berentsen, P., Komen, H., 2017. Impact of selective breeding on European aquaculture. *Aquaculture, International Symposium on Genetics in Aquaculture XII (ISGA XII)* 472, 8–16. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.03.012>
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D.E., Coscieme, L., Golden, A.S., Guerra, C.A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z., Purvis, A., 2022. The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Sci. Adv.* 8, eabm9982. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982>
- Jennings, M.J., Emmons, E.E., Hatzenbeler, G.R., Edwards, C., Bozek, M.A., 2003. Is Littoral Habitat Affected by Residential Development and Land Use in Watersheds of Wisconsin Lakes? *Lake Reserv. Manag.* 19, 272–279. <https://doi.org/10.1080/07438140309354092>
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., Gonzalez-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S.A.J., De Meester, L., Sondergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., Maria Conde-Porcuna, J., Mazzeo, N., Iglesias, C., Reizenstein, M., Malmquist, H.J., Liu, Z., Balayla, D., Lazzaro, X., 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *HYDROBIOLOGIA* 646, 73–90. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0171-5>
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Davidson, T.A., Liu, Z., Mazzeo, N., Trochine, C., Özkan, K., Jensen, H.S., Trolle, D., Starling, F., Lazzaro, X., Johansson, L.S., Bjerring, R., Liboriussen, L., Larsen, S.E., Landkildehus, F., Egemose, S., Meerhoff, M., 2012. Chapter 6 - Biomanipulation as a Restoration Tool to Combat Eutrophication: Recent Advances and Future Challenges, in: Woodward, G., Jacob, U., O'Gorman, E.J. (Eds.), *Advances in Ecological Research, Global Change in*

- Multispecies Systems Part 2. Academic Press, pp. 411–488. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398315-2.00006-5>
- Johnson, B.M., Arlinghaus, R., Martinez, P.J., 2009. Are We Doing All We Can to Stem the Tide of Illegal Fish Stocking? *Fisheries* 34, 389–394. <https://doi.org/10.1577/1548-8446-34.8.389>
- Johnston, F.D., Allen, M.S., Beardmore, B., Riepe, C., Pagel, T., Hühn, D., Arlinghaus, R., 2018. How ecological processes shape the outcomes of stock enhancement and harvest regulations in recreational fisheries. *Ecol. Appl.* 28, 2033–2054. <https://doi.org/10.1002/eap.1793>
- Junge, C., Museth, J., Hindar, K., Kraabøl, M., Vøllestad, L.A., 2014. Assessing the consequences of habitat fragmentation for two migratory salmonid fishes. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 24, 297–311. <https://doi.org/10.1002/aqc.2391>
- Kahlert, M., McKie, B.G., 2014. Comparing new and conventional methods to estimate benthic algal biomass and composition in freshwaters. *Environ. Sci. Process. Impacts* 16, 2627–2634. <https://doi.org/10.1039/C4EM00326H>
- Keller, R.P., Cox, A.N., Loon, C.V., Lodge, D.M., Herborg, L.-M., Rothlisberger, J., 2007. From Bait Shops to the Forest Floor: Earthworm Use and Disposal by Anglers. *Am. Midl. Nat.* 158, 321–328. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2007\)158\[321:FBSTTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2007)158[321:FBSTTF]2.0.CO;2)
- Klefoth, T., Wegener, N., Meyerhoff, J., Arlinghaus, R., 2023. Do anglers and managers think similarly about stocking, habitat management and harvest regulations? Implications for the management of community-governed recreational fisheries. *Fish. Res.* 260, 106589. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106589>
- Knapp, R.A., Hawkins, C.P., Ladau, J., McClory, J.G., 2005. Fauna of Yosemite National Park Lakes Has Low Resistance but High Resilience to Fish Introductions. *Ecol. Appl.* 15, 835–847.
- Knapp, R.A., Matthews, K.R., Sarnelle, O., 2001. Resistance and Resilience of Alpine Lake Fauna to Fish Introductions. *Ecol. Monogr.* 71, 401–421. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2001\)071\[0401:RAROAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2001)071[0401:RAROAL]2.0.CO;2)
- Kolding, J., Jacobsen, N.S., Andersen, K.H., van Zwieten, P.A.M., 2016. Maximizing fisheries yields while maintaining community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73, 644–655. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0098>
- Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M., Warfe, D.M., 2012. Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0974-z>
- Krieg, F., Guyomard, R., 1985. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L): large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Génétique Sélection Évolution* 17, 225. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-17-2-225>
- Kruskal, J.B., 1964. Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika* 29, 115–129. <https://doi.org/10.1007/BF02289694>
- Kuczynski, L., Legendre, P., Grenouillet, G., 2018. Concomitant impacts of climate change, fragmentation and non-native species have led to reorganization of fish communities since the 1980s. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 213–222. <https://doi.org/10.1111/geb.12690>
- Laikre, L., Schwartz, M.K., Waples, R.S., Ryman, N., 2010. Compromising genetic diversity in the wild: unmonitored large-scale release of plants and animals. *Trends Ecol. Evol.* 25, 520–529. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.06.013>
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lamothe, K.A., Alofs, K.M., Jackson, D.A., Somers, K.M., 2018. Functional diversity and redundancy of freshwater fish communities across biogeographic and environmental gradients. *Divers. Distrib.* 24, 1612–1626. <https://doi.org/10.1111/ddi.12812>
- Lappalainen, J., Dörner, H., Wysujack, K., 2003. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) – a review. *Ecol. Freshw. Fish* 12, 95–106. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00005.x>
- Larsen, T.H., Williams, N.M., Kremen, C., 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 8, 538–547. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00749.x>
- Lathrop, R.C., Johnson, B.M., Johnson, T.B., Vogelsang, M.T., Carpenter, S.R., Hrabik, T.R., Kitchell, J.F., Magnuson, J.J., Rudstam, L.G., Stewart, R.S., 2002. Stocking piscivores to improve fishing and water

- clarity: a synthesis of the Lake Mendota biomanipulation project. *Freshw. Biol.* 47, 2410–2424. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.01011.x>
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Layman, C.A., Winemiller, K.O., Arrington, D.A., Jepsen, D.B., 2005. Body Size and Trophic Position in a Diverse Tropical Food Web. *Ecology* 86, 2530–2535. <https://doi.org/10.1890/04-1098>
- Lecerf, A., Dobson, M., Dang, C.K., Chauvet, E., 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146, 432–442. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0212-3>
- Lenda, M., Skórka, P., Moroń, D., Rosin, Z.M., Tryjanowski, P., 2012. The importance of the gravel excavation industry for the conservation of grassland butterflies. *Biol. Conserv.* 148, 180–190. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.014>
- Lenth, R.V., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Herve, M., Jung, M., Love, J., Míguez, F., Riebl, H., Singmann, H., 2023. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means.
- Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M.L.J., Tedesco, P.A., 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater, in: Balian, E.V., Lévêque, C., Segers, H., Martens, K. (Eds.), *Freshwater Animal Diversity Assessment, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 545–567. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7_53
- Lewin, W.-C., Arlinghaus, R., Mehner, T., 2006. Documented and Potential Biological Impacts of Recreational Fishing: Insights for Management and Conservation. *Rev. Fish. Sci.* 14, 305–367. <https://doi.org/10.1080/10641260600886455>
- Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the anthropocene. *Nature* 519, 171–180.
- Liermann, C.R., Nilsson, C., Robertson, J., Ng, R.Y., 2012. Implications of Dam Obstruction for Global Freshwater Fish Diversity. *BioScience* 62, 539–548. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.6.5>
- Lockwood, S.J., 2000. *The Effects of Fishing on Marine Ecosystems and Communities (Fish Biology and Aquatic Resources Series 1)*, by Stephen J. Hall. Blackwell Science, Oxford, 1999, 274 pp. Price: £55. ISBN 0-632-04112-9. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 10, 226–227. [https://doi.org/10.1002/1099-0755\(200005/06\)10:3<226::AID-AQC411>3.0.CO;2-9](https://doi.org/10.1002/1099-0755(200005/06)10:3<226::AID-AQC411>3.0.CO;2-9)
- Loewen, C.J.G., 2023. Lakes as model systems for understanding global change. *Nat. Clim. Change* 13, 304–306. <https://doi.org/10.1038/s41558-023-01624-5>
- Loewen, C.J.G., Strecker, A.L., Gilbert, B., Jackson, D.A., 2020. Climate warming moderates the impacts of introduced sportfish on multiple dimensions of prey biodiversity. *Glob. Change Biol.* 26, 4937–4951. <https://doi.org/10.1111/gcb.15225>
- Loreau, M., Mouquet, N., Gonzalez, A., 2003a. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 12765–12770. <https://doi.org/10.1073/pnas.2235465100>
- Loreau, M., Mouquet, N., Holt, R.D., 2003b. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecol. Lett.* 6, 673–679. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294, 804–808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Lorenzen, K., 2014. Understanding and managing enhancements: why fisheries scientists should care. *J. Fish Biol.* 85, 1807–1829. <https://doi.org/10.1111/jfb.12573>
- Lorenzen, K., Beveridge, M.C.M., Mangel, M., 2012. Cultured fish: integrative biology and management of domestication and interactions with wild fish. *Biol. Rev.* 87, 639–660. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00215.x>
- Lundberg, J.G., Kottelat, M., Smith, G.R., Stiassny, M.L.J., Gill, A.C., 2000. So Many Fishes, So Little Time: An Overview of Recent Ichthyological Discovery in Continental Waters. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 87, 26–62. <https://doi.org/10.2307/2666207>
- Lynch, A.J., Cooke, S.J., Deines, A.M., Bower, S.D., Bunnell, D.B., Cowx, I.G., Nguyen, V.M., Nohner, J., Phouthavong, K., Riley, B., Rogers, M.W., Taylor, W.W., Woelmer, W., Youn, S.-J., Beard, T.D., 2016. The social, economic, and environmental importance of inland fish and fisheries. *Environ. Rev.* 24, 115–121. <https://doi.org/10.1139/er-2015-0064>

- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Leprieur, F., Maire, E., Mouillot, D., Villéger, S., 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography* 2022.
- Magurran, A.E., 2009. Threats to Freshwater Fish. *Science* 325, 1215–1216. <https://doi.org/10.1126/science.1177215>
- Mandrak, N.E., Cudmore, B., 2010. The fall of Native Fishes and the rise of Non-native Fishes in the Great Lakes Basin. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 13, 255–268. <https://doi.org/10.1080/14634988.2010.507150>
- Marcos-López, M., Gale, P., Oidtmann, B.C., Peeler, E.J., 2010. Assessing the Impact of Climate Change on Disease Emergence in Freshwater Fish in the United Kingdom. *Transbound. Emerg. Dis.* 57, 293–304. <https://doi.org/10.1111/j.1865-1682.2010.01150.x>
- Marin, V., Arranz, I., Grenouillet, G., Cucherousset, J., 2023. Fish size spectrum as a complementary biomonitoring approach of freshwater ecosystems. *Ecol. Indic.* 146, 109833. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109833>
- Martins, G.M., Arenas, F., Neto, A.I., Jenkins, S.R., 2012. Effects of Fishing and Regional Species Pool on the Functional Diversity of Fish Communities. *PLOS ONE* 7, e44297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044297>
- Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Argillier, C., 2008. Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. *J. Anim. Ecol.* 77, 285–296. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01350.x>
- Matern, S., Emmrich, M., Klefoth, T., Wolter, C., Nikolaus, R., Wegener, N., Arlinghaus, R., 2019. Effect of recreational-fisheries management on fish biodiversity in gravel pit lakes, with contrasts to unmanaged lakes. *J. Fish Biol.* 94, 865–881. <https://doi.org/10.1111/jfb.13989>
- Matern, S., Klefoth, T., Wolter, C., Hussner, A., Simon, J., Arlinghaus, R., 2022. Fish community composition in small lakes: The impact of lake genesis and fisheries management. *Freshw. Biol.* 67, 2130–2147. <https://doi.org/10.1111/fwb.14001>
- Matern, S., Robichon, C., Nikolaus, R., Monk, C.T., Arlinghaus, R., 2023. Environmental determinants of coarse woody habitat in gravel pit lakes. *Lake Reserv. Manag.* 0, 1–14. <https://doi.org/10.1080/10402381.2023.2243251>
- McGinnity, P., Jennings, E., deEyto, E., Allott, N., Samuelsson, P., Rogan, G., Whelan, K., Cross, T., 2009. Impact of naturally spawning captive-bred Atlantic salmon on wild populations: depressed recruitment and increased risk of climate-mediated extinction. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 3601–3610. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0799>
- McLean, M., Auber, A., Graham, N.A.J., Houk, P., Villéger, S., Violle, C., Thuiller, W., Wilson, S.K., Mouillot, D., 2019a. Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. *Glob. Change Biol.* 25, 3424–3437. <https://doi.org/10.1111/gcb.14662>
- McLean, M., Mouillot, D., Lindegren, M., Villéger, S., Engelhard, G., Murgier, J., Auber, A., 2019b. Fish communities diverge in species but converge in traits over three decades of warming. *Glob. Change Biol.* 25, 3972–3984. <https://doi.org/10.1111/gcb.14785>
- Mee, J.A., Post, J.R., Ward, H., Wilson, K.L., Newton, E., Cantin, A., 2016. Interaction of ecological and angler processes: experimental stocking in an open access, spatially structured fishery. *Ecol. Appl.* 26, 1693–1707. <https://doi.org/10.1890/15-0879.1>
- Meyerhoff, J., Klefoth, T., Arlinghaus, R., 2019. The value artificial lake ecosystems provide to recreational anglers: Implications for management of biodiversity and outdoor recreation. *J. Environ. Manage.* 252, 109580. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109580>
- Milla, S., Pasquet, A., Mohajer, L.E., Fontaine, P., 2021. How domestication alters fish phenotypes. *Rev. Aquac.* 13, 388–405. <https://doi.org/10.1111/raq.12480>
- Mollema, P.N., Antonellini, M., 2016. Water and (bio)chemical cycling in gravel pit lakes: A review and outlook. *Earth-Sci. Rev.* 159, 247–270. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.05.006>
- Montgomery, D.R., Buffington, J.M., Peterson, N.P., Schuett-Hames, D., Quinn, T.P., 1996. Stream-bed scour, egg burial depths, and the influence of salmonid spawning on bed surface mobility and embryo survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 1061–1070. <https://doi.org/10.1139/f96-028>

- Morris, O.F., Loewen, C.J.G., Woodward, G., Schäfer, R.B., Piggott, J.J., Vinebrooke, R.D., Jackson, M.C., 2022. Local stressors mask the effects of warming in freshwater ecosystems. *Ecol. Lett.* 25, 2540–2551. <https://doi.org/10.1111/ele.14108>
- Moser, K.A., Baron, J.S., Brahney, J., Oleksy, I.A., Saros, J.E., Hundey, E.J., Sadro, S., Kopáček, J., Sommaruga, R., Kainz, M.J., Strecker, A.L., Chandra, S., Walters, D.M., Preston, D.L., Michelutti, N., Lepori, F., Spaulding, S.A., Christianson, K.R., Melack, J.M., Smol, J.P., 2019. Mountain lakes: Eyes on global environmental change. *Glob. Planet. Change* 178, 77–95. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.04.001>
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24, 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J.E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A., Vigliola, L., Bellwood, D.R., 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 13757–13762. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., Mason, N.W.H., 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLOS ONE* 6, e17476. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017476>
- Murry, B.A., Farrell, J.M., 2014. Resistance of the size structure of the fish community to ecological perturbations in a large river ecosystem. *Freshw. Biol.* 59, 155–167. <https://doi.org/10.1111/fwb.12255>
- Nakahashi, H., Yamada, T., Ishiyama, N., Nakamura, F., 2022. Ecological value of gravel pit ponds for floodplain wetland fish. *Freshw. Biol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/fwb.14029>
- Near, T.J., Eytan, R.I., Dornburg, A., Kuhn, K.L., Moore, J.A., Davis, M.P., Wainwright, P.C., Friedman, M., Smith, W.L., 2012. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 13698–13703.
- Nelson, J.S., Grande, T.C., Wilson, M.V.H., 2016. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons.
- Nikolaus, R., Schafft, M., Maday, A., Klefoth, T., Wolter, C., Arlinghaus, R., 2021. Status of aquatic and riparian biodiversity in artificial lake ecosystems with and without management for recreational fisheries: Implications for conservation. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 31, 153–172. <https://doi.org/10.1002/aqc.3481>
- Nilsson, J., Engstedt, O., Larsson, P., 2014. Wetlands for northern pike (*Esox lucius* L.) recruitment in the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 721, 145–154. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1656-9>
- Nyboer, E.A., Embke, H.S., Robertson, A.M., Arlinghaus, R., Bower, S., Baigun, C., Beard, D., Cooke, S.J., Cowx, I.G., Koehn, J.D., Lyach, R., Milardi, M., Potts, W., Lynch, A.J., 2022. Overturning stereotypes: The fuzzy boundary between recreational and subsistence inland fisheries. *Fish Fish.* 23, 1282–1298. <https://doi.org/10.1111/faf.12688>
- Obregón, C., Lyndon, A.R., Barker, J., Christiansen, H., Godley, B.J., Kurland, S., Piccolo, J.J., Potts, R., Short, R., Tebb, A., Mariani, S., 2018. Valuing and understanding fish populations in the Anthropocene: key questions to address. *J. Fish Biol.* 92, 828–845. <https://doi.org/10.1111/jfb.13536>
- O'Brien, A., Townsend, K., Hale, R., Sharley, D., Pettigrove, V., 2016. How is ecosystem health defined and measured? A critical review of freshwater and estuarine studies. *Ecol. Indic.* 69, 722–729. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.004>
- Oertli, B., 2018. Editorial: Freshwater biodiversity conservation: The role of artificial ponds in the 21st century. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 28, 264–269. <https://doi.org/10.1002/aqc.2902>
- Ohms, H.A., Chargualaf, D.N., Brooks, G., Hamilton, C., Palkovacs, E.P., Boughton, D.A., 2022. Poor downstream passage at a dam creates an ecological trap for migratory fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 79, 2204–2215. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2022-0095>
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M.D., Durand, S., Evangelista, H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M.,

- Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.-H., Cunha, E.R., Smith, T., Stier, A., Braak, C.J.F.T., Weedon, J., 2022. *vegan*: Community Ecology Package.
- Olden, J.D., 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *J. Biogeogr.* 33, 2027–2039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x>
- Olden, J.D., Vitule, J.R.S., Cucherousset, J., Kennard, M.J., 2020. There's more to Fish than Just Food: Exploring the Diverse Ways that Fish Contribute to Human Society. *Fisheries* 45, 453–464. <https://doi.org/10.1002/fsh.10443>
- Palmer, M.A., Menninger, H.L., Bernhardt, E., 2010. River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice? *Freshw. Biol.* 55, 205–222. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02372.x>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pastorino, P., Pizzul, E., Bertoli, M., Perilli, S., Brizio, P., Salvi, G., Esposito, G., Abete, M.C., Prearo, M., Squadrone, S., 2020. Macrobenthic invertebrates as bioindicators of trace elements in high-mountain lakes. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 27, 5958–5970. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-07325-x>
- Pauly, D., Alder, J., Bennett, E., Christensen, V., Tyedmers, P., Watson, R., 2003. The Future for Fisheries. *Science* 302, 1359–1361. <https://doi.org/10.1126/science.1088667>
- Paz-Vinas, I., Lang, I., Millet, P., Veyssi re, C., Loot, G., Cucherousset, J., 2021. Inference of local invasion pathways in two invasive crayfish species displaying contrasting genetic patterns. *J. Appl. Ecol.* 58, 2854–2865. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14023>
- Pejchar, L., Mooney, H.A., 2009. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends Ecol. Evol.* 24, 497–504. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.016>
- Petchey, O.L., Belgrano, A., 2010. Body-size distributions and size-spectra: universal indicators of ecological status? *Biol. Lett.* 6, 434–437. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0240>
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Phillips, G., Lyche-Solheim, A., Skjelbred, B., Mischke, U., Drakare, S., Free, G., J rvinen, M., de Hoyos, C., Morabito, G., Poikane, S., Carvalho, L., 2013. A phytoplankton trophic index to assess the status of lakes for the Water Framework Directive. *Hydrobiologia* 704, 75–95. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1390-8>
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T., Tsomondo, T., 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 84, 1–20. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00178-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00178-X)
- Pont, D., Valentini, A., Rocle, M., Maire, A., Delaigue, O., Jean, P., Dejean, T., 2021. The future of fish-based ecological assessment of European rivers: from traditional EU Water Framework Directive compliant methods to eDNA metabarcoding-based approaches. *J. Fish Biol.* 98, 354–366. <https://doi.org/10.1111/jfb.14176>
- Post, D.M., 2003. Individual Variation in the Timing of Ontogenetic Niche Shifts in Largemouth Bass. *Ecology* 84, 1298–1310.
- Post, J.R., Sullivan, M., Cox, S., Lester, N.P., Walters, C.J., Parkinson, E.A., Paul, A.J., Jackson, L., Shuter, B.J., 2002. Canada's Recreational Fisheries: The Invisible Collapse? *Fisheries* 27, 6–17. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2002\)027<0006:CRF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2002)027<0006:CRF>2.0.CO;2)
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing (Version 4.0. 2). R Found. Stat. Comput.
- R Core Team (2022) - R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. [WWW Document], n.d. URL <https://www.r-project.org/>
- Radinger, J., Matern, S., Klefoth, T., Wolter, C., Feldhege, F., Monk, C.T., Arlinghaus, R., 2023. Ecosystem-based management outperforms species-focused stocking for enhancing fish populations. *Science* 379, 946–951. <https://doi.org/10.1126/science.adf0895>
- Radomski, P.J., Goeman, T.J., 1995. The Homogenizing of Minnesota Lake Fish Assemblages. *Fisheries* 20, 20–23. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1995\)020<0020:THOMLF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1995)020<0020:THOMLF>2.0.CO;2)

- Raffard, A., Cucherousset, J., Montoya, J.M., Richard, M., Acoca-Pidolle, S., Poésy, C., Garreau, A., Santoul, F., Blanchet, S., 2021. Intraspecific diversity loss in a predator species alters prey community structure and ecosystem functions. *PLOS Biol.* 19, e3001145. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001145>
- Rahel, F.J., 2000. Homogenization of Fish Faunas Across the United States. *Science* 288, 854–856. <https://doi.org/10.1126/science.288.5467.854>
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., MacCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Smol, J.P., Taylor, W.W., Tockner, K., Vermaire, J.C., Dudgeon, D., Cooke, S.J., 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol. Rev.* 94, 849–873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>
- Reid, G.M., MacBeath, T.C., Csátádi, K., 2013. Global challenges in freshwater-fish conservation related to public aquariums and the aquarium industry. *Int. Zoo Yearb.* 47, 6–45. <https://doi.org/10.1111/izy.12020>
- Reid, W.V., 2005. Millennium ecosystem assessment.
- Renaud, P.-C., de O Roque, F., Souza, F.L., Pays, O., Laurent, F., Fritz, H., Fischer, E., Fabricius, C., 2018. Towards a Meta-Social-Ecological System Perspective: A Response to Gounand et al. *Trends Ecol. Evol.* 33, 481–482. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.005>
- Reynaud, A., Lanzanova, D., 2017. A Global Meta-Analysis of the Value of Ecosystem Services Provided by Lakes. *Ecol. Econ.* 137, 184–194. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2017.03.001>
- Reynolds, J., Jennings, S., Dulvy, N., 2001. Life histories of fishes and population responses to exploitation, in: Reynolds, J., Mace, G., Redford, K., Robinson, J. (Eds.), *Conservation of Exploited Species*. Cambridge University Press, pp. 147–168.
- Riepe, C., Fujitani, M., Cucherousset, J., Pagel, T., Buoro, M., Santoul, F., Lassus, R., Arlinghaus, R., 2017. What determines the behavioral intention of local-level fisheries managers to alter fish stocking practices in freshwater recreational fisheries of two European countries? *Fish. Res.* 194, 173–187. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.06.001>
- Rinke, K., Keller, P.S., Kong, X., Borchardt, D., Weitere, M., 2019. Ecosystem Services from Inland Waters and Their Aquatic Ecosystems, in: Schröter, M., Bonn, A., Klotz, S., Seppelt, R., Baessler, C. (Eds.), *Atlas of Ecosystem Services: Drivers, Risks, and Societal Responses*. Springer International Publishing, Cham, pp. 191–195. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96229-0_30
- Romanuk, T.N., Hayward, A., Hutchings, J.A., 2011. Trophic level scales positively with body size in fishes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 231–240. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00579.x>
- Roni, P., Hanson, K., Beechie, T., 2008. Global Review of the Physical and Biological Effectiveness of Stream Habitat Rehabilitation Techniques. *North Am. J. Fish. Manag.* 28, 856–890. <https://doi.org/10.1577/M06-169.1>
- Roques, S., Berrebi, P., Rochard, E., Acolas, M.L., 2018. Genetic monitoring for the successful re-stocking of a critically endangered diadromous fish with low diversity. *Biol. Conserv.* 221, 91–102. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.032>
- Rubidge, E.M., Taylor, E.B., 2004. Hybrid zone structure and the potential role of selection in hybridizing populations of native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) and introduced rainbow trout (*O. mykiss*). *Mol. Ecol.* 13, 3735–3749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02355.x>
- Rudolf, V.H.W., Rasmussen, N.L., Dibble, C.J., Van Allen, B.G., 2014. Resolving the roles of body size and species identity in driving functional diversity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20133203. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3203>
- 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. <https://doi.org/10.1111/ecog.01348>
- Santis, V.D., Roberts, C.G., Britton, J.R., 2021. Trophic consequences of competitive interactions in freshwater fish: Density dependent effects and impacts of inter-specific versus intra-specific competition. *Freshw. Biol.* 66, 362–373. <https://doi.org/10.1111/fwb.13643>
- Santoul, F., Figuerola, J., Green, A.J., 2004. Importance of gravel pits for the conservation of waterbirds in the Garonne river floodplain (southwest France). *Biodivers. Conserv.* 13, 1231–1243. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000018154.02096.4b>

- Sass, G.G., Carpenter, S.R., Gaeta, J.W., Kitchell, J.F., Ahrenstorff, T.D., 2012. Whole-lake addition of coarse woody habitat: response of fish populations. *Aquat. Sci.* 74, 255–266. <https://doi.org/10.1007/s00027-011-0219-2>
- Sass, G.G., Kitchell, J.F., Carpenter, S.R., Hrabik, T.R., Marburg, A.E., Turner, M.G., 2006. Fish Community and Food Web Responses to a Whole-lake Removal of Coarse Woody Habitat. *Fisheries* 31, 321–330. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2006\)31\[321:FCAFWR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2006)31[321:FCAFWR]2.0.CO;2)
- Sass, G.G., Rypel, A.L., Stafford, J.D., 2017. Inland Fisheries Habitat Management: Lessons Learned from Wildlife Ecology and a Proposal for Change. *Fisheries* 42, 197–209. <https://doi.org/10.1080/03632415.2017.1276344>
- Sbragaglia, V., Brownscombe, J.W., Cooke, S.J., Buijse, A.D., Arlinghaus, R., Potts, W.M., 2023. Preparing recreational fisheries for the uncertain future: An update of progress towards answering the 100 most pressing research questions. *Fish. Res.* 263, 106662. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106662>
- Scheffers, B.R., De Meester, L., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H.M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K.M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W.B., Martin, T.G., Mora, C., Bickford, D., Watson, J.E.M., 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354, aaf7671. <https://doi.org/10.1126/science.aaf7671>
- Schindler, D.E., Hilborn, R., 2015. Prediction, precaution, and policy under global change. *Science* 347, 953–954. <https://doi.org/10.1126/science.1261824>
- Schindler, D.E., Knapp, R.A., Leavitt, P.R., 2001. Alteration of Nutrient Cycles and Algal Production Resulting from Fish Introductions into Mountain Lakes. *Ecosystems* 4, 308–321. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0013-4>
- Schmude, K.L., Jennings, M.J., Otis, K.J., Piette, R.R., 1998. Effects of Habitat Complexity on Macroinvertebrate Colonization of Artificial Substrates in North Temperate Lakes. *J. North Am. Benthol. Soc.* <https://doi.org/10.2307/1468052>
- Seehausen, O., 2006. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1987–1998. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3539>
- Shiklomanov, I.A., Rodda, J.C., 2004. *World Water Resources at the Beginning of the Twenty-First Century*. Cambridge University Press.
- Shuai, F., Lek, S., Li, X., Zhao, T., 2018. Biological invasions undermine the functional diversity of fish community in a large subtropical river. *Biol. Invasions* 20, 2981–2996. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1751-y>
- Smokorowski, K.E., Pratt, T.C., Cole, W.G., McEachern, L.J., Mallory, E.C., 2006. Effects on periphyton and macroinvertebrates from removal of submerged wood in three Ontario lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63, 2038–2049. <https://doi.org/10.1139/f06-104>
- Smol, J.P., 2019. Under the radar: long-term perspectives on ecological changes in lakes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286, 20190834. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0834>
- Snickars, M., Sundblad, G., Sandström, A., Ljunggren, L., Bergström, U., Johansson, G., Mattila, J., 2010. Habitat selectivity of substrate-spawning fish: modelling requirements for the Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 398, 235–243. <https://doi.org/10.3354/meps08313>
- Soni, A., Mishra, B., Singh, S., 2014. Pit lakes as an end use of mining: A review. *J. Min. Environ.* 5, 99–111. <https://doi.org/10.22044/jme.2014.326>
- Sprules, W.G., Barth, L.E., 2016. Surfing the biomass size spectrum: some remarks on history, theory, and application. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73, 477–495. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0115>
- Steinman, A.D., Cardinale, B.J., Munns, W.R., Ogdahl, M.E., Allan, J.D., Angadi, T., Bartlett, S., Brauman, K., Byappanahalli, M., Doss, M., Dupont, D., Johns, A., Kashian, D., Lupi, F., McIntyre, P., Miller, T., Moore, M., Muenich, R.L., Poudel, R., Price, J., Provencher, B., Rea, A., Read, J., Renzetti, S., Sohngen, B., Washburn, E., 2017. Ecosystem services in the Great Lakes. *J. Gt. Lakes Res.* 43, 161–168. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2017.02.004>
- Sterner, R.W., Keeler, B., Polasky, S., Poudel, R., Rhude, K., Rogers, M., 2020. Ecosystem services of Earth's largest freshwater lakes. *Ecosyst. Serv.* 41, 101046. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2019.101046>
- Strayer, D.L., 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshw. Biol.* 55, 152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>

- Strayer, D.L., Dudgeon, D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J. North Am. Benthol. Soc.* 29, 344–358. <https://doi.org/10.1899/08-171.1>
- Su, G., Logez, M., Xu, J., Tao, S., Villéger, S., Brosse, S., 2021. Human impacts on global freshwater fish biodiversity. *Science* 371, 835–838. <https://doi.org/10.1126/science.abd3369>
- Tammi, J., Appelberg, M., Beier, U., Hesthagen, T., Lappalainen, A., Rask, M., 2003. Fish Status Survey of Nordic Lakes: Effects of Acidification, Eutrophication and Stocking Activity on Present Fish Species Composition. *AMBIO J. Hum. Environ.* 32, 98–105. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-32.2.98>
- Taniguchi, H., Nakano, S., Tokeshi, M., 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshw. Biol.* 48, 718–728. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01047.x>
- Tedesco, P.A., Beauchard, O., Bigorne, R., Blanchet, S., Buisson, L., Conti, L., Cornu, J.-F., Dias, M.S., Grenouillet, G., Hugueny, B., Jézéquel, C., Leprieur, F., Brosse, S., Oberdorff, T., 2017. A global database on freshwater fish species occurrence in drainage basins. *Sci. Data* 4, 170141. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.141>
- Teletchea, F., 2021. Fish domestication in aquaculture: 10 unanswered questions. *Anim. Front.* 11, 87–91. <https://doi.org/10.1093/af/vfab012>
- Teletchea, F., Fontaine, P., 2014. Levels of domestication in fish: implications for the sustainable future of aquaculture. *Fish Fish.* 15, 181–195. <https://doi.org/10.1111/faf.12006>
- Theis, S., Ruppert, J.L.W., Shirton, J.R., Poesch, M.S., 2022. Measuring beta diversity components and beneficial effects of coarse woody habitat introduction on invertebrate and macrophyte communities in a shallow northern boreal lake; implications for offsetting. *Aquat. Ecol.* 56, 793–814. <https://doi.org/10.1007/s10452-022-09949-7>
- Tiberti, R., von Hardenberg, A., Bogliani, G., 2014. Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia* 724, 1–19. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1696-1>
- Tickner, D., Opperman, J.J., Abell, R., Acreman, M., Arthington, A.H., Bunn, S.E., Cooke, S.J., Dalton, J., Darwall, W., Edwards, G., Harrison, I., Hughes, K., Jones, T., Leclère, D., Lynch, A.J., Leonard, P., McClain, M.E., Muruven, D., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Robinson, J., Tharme, R.E., Thieme, M., Tockner, K., Wright, M., Young, L., 2020. Bending the Curve of Global Freshwater Biodiversity Loss: An Emergency Recovery Plan. *BioScience* 70, 330–342. <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa002>
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277, 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J.M., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629–632.
- Todesco, M., Pascual, M.A., Owens, G.L., Ostevik, K.L., Moyers, B.T., Hübner, S., Heredia, S.M., Hahn, M.A., Caseys, C., Bock, D.G., Rieseberg, L.H., 2016. Hybridization and extinction. *Evol. Appl.* 9, 892–908. <https://doi.org/10.1111/eva.12367>
- Toussaint, A., Charpin, N., Beauchard, O., Grenouillet, G., Oberdorff, T., Tedesco, P.A., Brosse, S., Villéger, S., 2018. Non-native species led to marked shifts in functional diversity of the world freshwater fish faunas. *Ecol. Lett.* 21, 1649–1659. <https://doi.org/10.1111/ele.13141>
- Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S., Villéger, S., 2016. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Sci. Rep.* 6, 22125. <https://doi.org/10.1038/srep22125>
- Tranvik, L.J., Downing, J.A., Cotner, J.B., Loiselle, S.A., Striegl, R.G., Ballatore, T.J., Dillon, P., Finlay, K., Fortino, K., Knoll, L.B., Kortelainen, P.L., Kutser, T., Larsen, Soren., Laurion, I., Leech, D.M., McCallister, S.L., McKnight, D.M., Melack, J.M., Overholt, E., Porter, J.A., Prairie, Y., Renwick, W.H., Roland, F., Sherman, B.S., Schindler, D.W., Sobek, S., Tremblay, A., Vanni, M.J., Verschoor, A.M., von Wachenfeldt, E., Weyhenmeyer, G.A., 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnol. Oceanogr.* 54, 2298–2314. https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2298

- Trebilco, R., Baum, J.K., Salomon, A.K., Dulvy, N.K., 2013. Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends Ecol. Evol.* 28, 423–431. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.03.008>
- Tufts, B.L., Holden, J., DeMille, M., 2015. Benefits arising from sustainable use of North America's fishery resources: economic and conservation impacts of recreational angling. *Int. J. Environ. Stud.* 72, 850–868. <https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1022987>
- Van Leeuwen, C.H.A., Dalen, K., Museth, J., Junge, C., Vøllestad, L.A., 2018. Habitat fragmentation has interactive effects on the population genetic diversity and individual behaviour of a freshwater salmonid fish. *River Res. Appl.* 34, 60–68. <https://doi.org/10.1002/rra.3226>
- van Poorten, B.T., Arlinghaus, R., Daedlow, K., Haertel-Borer, S.S., 2011. Social-ecological interactions, management panaceas, and the future of wild fish populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 12554–12559. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013919108>
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., Vanni, M.J., 2017. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquat. Sci.* 79, 783–801. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0546-z>
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V., Messier, J., 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.* 27, 244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vitecek, S., Johnson, R.K., Poikane, S., 2021. Assessing the Ecological Status of European Rivers and Lakes Using Benthic Invertebrate Communities: A Practical Catalogue of Metrics and Methods. *Water* 13, 346. <https://doi.org/10.3390/w13030346>
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Liermann, C.R., Davies, P.M., 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467, 555–561. <https://doi.org/10.1038/nature09440>
- Wang, Z., Lui, G.C.S., Burton, G.A., Leung, K.M.Y., 2019. Thermal extremes can intensify chemical toxicity to freshwater organisms and hence exacerbate their impact to the biological community. *Chemosphere* 224, 256–264. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.02.103>
- Weeratunge, N., Béné, C., Siriwardane, R., Charles, A., Johnson, D., Allison, E.H., Nayak, P.K., Badjeck, M.-C., 2014. Small-scale fisheries through the wellbeing lens. *Fish Fish.* 15, 255–279. <https://doi.org/10.1111/faf.12016>
- Welcomme, R.L., Cowx, I.G., Coates, D., Béné, C., Funge-Smith, S., Halls, A., Lorenzen, K., 2010. Inland capture fisheries. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2881–2896. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0168>
- Williamson, C.E., Dodds, W., Kratz, T.K., Palmer, M.A., 2008. Lakes and streams as sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes. *Front. Ecol. Environ.* 6, 247–254. <https://doi.org/10.1890/070140>
- Winemiller, K.O., Rose, K.A., 2011. Patterns of Life-History Diversification in North American Fishes: implications for Population Regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* <https://doi.org/10.1139/f92-242>
- Witte, F., Goldschmidt, T., Wanink, J., van Oijen, M., Goudswaard, K., Witte-Maas, E., Bouton, N., 1992. The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environ. Biol. Fishes* 34, 1–28. <https://doi.org/10.1007/BF00004782>
- Woodward, G., Hildrew, A.G., 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *J. Anim. Ecol.* 71, 1063–1074. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00669.x>
- Woodward, G., Perkins, D.M., Brown, L.E., 2010. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2093–2106. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0055>
- Woodward, G., Speirs, D.C., Hildrew, A.G., 2005. Quantification and Resolution of a Complex, Size-Structured Food Web, in: *Advances in Ecological Research, Food Webs: From Connectivity to Energetics*. Academic Press, pp. 85–135. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(05\)36002-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(05)36002-8)

- Yan, N.D., Keller, W., Somers, K.M., Pawson, T.W., Girard, R.E., 1996. Recovery of crustacean zooplankton communities from acid and metal contamination: comparing manipulated and reference lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 1301–1327. <https://doi.org/10.1139/f96-065>
- Závorka, L., Lassus, R., Britton, J.R., Cucherousset, J., 2020. Phenotypic responses of invasive species to removals affect ecosystem functioning and restoration. *Glob. Change Biol.* 26, 5693–5704. <https://doi.org/10.1111/gcb.15271>
- Zgliczynski, B.J., Sandin, S.A., 2017. Size-structural shifts reveal intensity of exploitation in coral reef fisheries. *Ecol. Indic.* 73, 411–421. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.09.045>
- Zhao, T., Grenouillet, G., Pool, T., Tudesque, L., Cucherousset, J., 2016. Environmental determinants of fish community structure in gravel pit lakes. *Ecol. Freshw. Fish* 25, 412–421. <https://doi.org/10.1111/eff.12222>
- Zhao, T., Villéger, S., Cucherousset, J., 2019. Accounting for intraspecific diversity when examining relationships between non-native species and functional diversity. *Oecologia* 189, 171–183. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4311-3>
- Zhao, T., Villéger, S., Lek, S., Cucherousset, J., 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecol. Evol.* 4, 4649–4657. <https://doi.org/10.1002/ece3.1260>