



HAL
open science

Utilisation de la pyramide des biomasses pour quantifier les réponses des écosystèmes d'eau douce aux changements globaux

Valentin Marin

► **To cite this version:**

Valentin Marin. Utilisation de la pyramide des biomasses pour quantifier les réponses des écosystèmes d'eau douce aux changements globaux. Ecosystèmes. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2023. Français. NNT : 2023TOU30255 . tel-04577485

HAL Id: tel-04577485

<https://theses.hal.science/tel-04577485v1>

Submitted on 16 May 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
Valentin MARIN

Le 19 décembre 2023

**Utilisation de la pyramide des biomasses pour quantifier les
réponses des écosystèmes d'eau douce aux changements globaux**

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
Gaël GRENOUILLET et Julien CUCHEROUSET

Jury

Mme Véréna TRENKEL, Rapporteur
M. Éric ÉDELINE, Rapporteur
M. Maxime LOGEZ, Examineur
M. Régis CÉRÉGHINO, Examineur
M. Gaël GRENOUILLET, Directeur de thèse
M. Julien CUCHEROUSET, Co-directeur de thèse

Table des matières

Remerciements	1
Résumé (Français).....	3
Résumé (Anglais).....	5
Introduction générale.....	7
Écologie fonctionnelle et approches basées sur les traits.....	7
Importance de la taille corporelle pour les communautés et les écosystèmes	9
Taille corporelle et structure des réseaux trophiques	11
Réponse du spectre de taille aux changements environnementaux.....	13
Le spectre de taille dans les milieux lacustres.....	15
Objectifs de la thèse	18
Chapitre 1. Fish size spectrum as a complementary biomonitoring approach of freshwater ecosystems	21
Résumé	21
Abstract	23
Introduction	24
Methods.....	25
Results	30
Discussion	33
Chapitre 2. Interactive effects of anthropogenic stressors on the temporal changes in size spectrum of lake fish communities	37
Résumé.....	37
Abstract	38
Introduction	39
Methods.....	40
Results	43
Discussion	47
Chapitre 3. Biological invasions disrupt the relationship between size spectrum and energy flux in freshwater food webs	52
Résumé.....	52

Abstract	54
Introduction	55
Methods	56
Results	60
Discussion	62
Chapitre 4. Changes in the predominance of aquatic ecosystem controls across ecological levels	66
Résumé	66
Abstract	67
Introduction	68
Methods	69
Results	77
Discussion	81
Discussion générale	85
Rappel des résultats et présentation des axes de discussion.....	85
Variabilité du spectre de taille à travers les différentes approches écologiques	87
Le spectre de taille, indicateur de structure ou fonction ?.....	91
Vers une bio indication fonctionnelle	94
Conclusion et perspectives de recherche.....	99
Références	102
Annexes	131
Figures.....	131
Tableaux.....	136

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier l'Office Français pour la Biodiversité (OFB) d'avoir financé le projet SPECTRA, et d'avoir par le même temps mis à disposition les données de suivis nationaux. L'OFB a également financé le projet STABLELAKE et permit l'acquisition des données de terrain et expérimentales. Aussi, je tiens à remercier le LabEx TULIP de m'avoir donné l'opportunité de financer les analyses isotopiques du chapitre 4 par le biais des bourses dédiées aux doctorants.

Je remercie également Véréna Trenkel, Éric Edéline, Maxime Logez et Régis Céréghino qui ont accepté d'évaluer ce travail, et m'ont fourni une aide précieuse pour la future valorisation des manuscrits de cette thèse.

Ensuite, je tiens à remercier mes deux superviseurs qui m'ont fait confiance dès le premier jour pour défendre le sujet de thèse au concours. Merci à toi Julien de te franchise, de ta présence et de tes conseils avisés sur mille autres sujets que la science. Merci également à toi Gaël d'avoir été largement présent sur cette fin de thèse. J'espère que d'autres doctorants auront la chance de participer à une telle aventure avec vous.

Comment ne pas remercier l'Équipe, la « gravière team ». Merci à Alexis, Flavien, Chloé, Ignasi, Ivan, Marie, Paul, Pierre et Régina pour tous ces moments de partage au bureau. Ces thèses sont des œuvres collectives auxquelles chacun a contribué d'une manière directe ou indirecte. Merci ces les bons moments au labo, sur le terrain ou à l'extérieur, j'espère que vous poursuivrez tous le chemin que vous souhaitez car vous le méritez!

J'ai aussi une pensée à ceux j'ai appris à connaître pendant mes (nombreuses ?) pauses café devant le bâtiment. Vous saurez vous reconnaître, et voici un document qui résume bien tout ce que je vous expliquais depuis trois ans!

Aussi, je tiens à remercier les copains qui m'ont soutenu depuis le début et qui sont restés là-haut, où la mer et le mauvais temps dictent le quotidien. Il me tarde de vous retrouver.

Merci à toi Clara, d'avoir eu l'audace de me suivre à Toulouse et surtout de me supporter pendant dix ans. Merci mille fois de m'avoir soutenu jusque-là, c'est grâce à toi que je suis en mesure de proposer ce travail aujourd'hui.

Enfin, je te dois ces derniers remerciements Maman. Qui l'aurait cru qu'on en serait là il y a 15 ans? Probablement que toi. Je ne peux qu'être admiratif de la confiance et de la patience que tu as su m'accorder depuis toutes ces années.

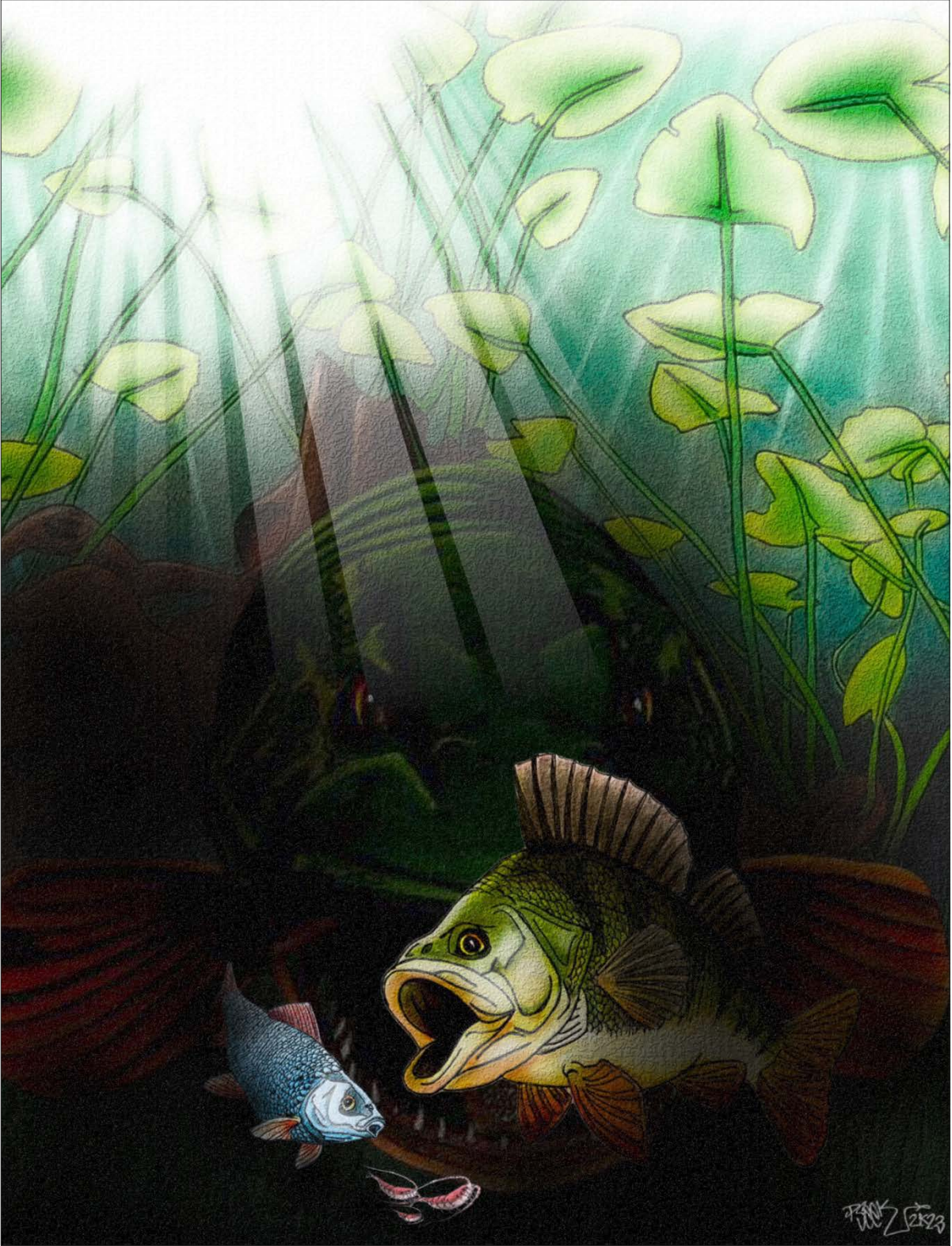
Résumé (Français)

La taille du corps est une caractéristique importante pour décrire la façon dont les organismes interagissent avec leur environnement biotique et abiotique. La distribution en taille dans les réseaux trophiques peut être synthétisée par une relation linéaire négative entre la taille des organismes et leur abondance. Cette relation, communément appelée "spectre de taille", est largement utilisée dans les écosystèmes marins pour évaluer les impacts des pêcheries commerciales sur les propriétés des réseaux trophiques. Durant cette thèse, notre objectif était de développer cette approche basée sur la taille des organismes dans le but de quantifier les effets des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes lacustres. Dans un premier chapitre, nous avons étudié la variation spatiale du spectre de taille des poissons dans les lacs naturels et de barrage à l'échelle nationale en utilisant de nombreuses campagnes de biosurveillance. Alors que les bioindicateurs étaient significativement affectés par l'eutrophisation et les invasions biologiques, nos résultats ont souligné la valeur ajoutée de l'utilisation du spectre de taille pour déceler les impacts des altérations physiques de l'habitat sur les communautés. Dans un deuxième chapitre, nous avons quantifié la stabilité temporelle de ces communautés de poissons en réponse aux changements d'intensité des facteurs du changement global. L'invasion biologique n'a pas eu d'influence sur la dynamique temporelle du spectre de taille, mais nous avons observé que l'augmentation de la température de l'eau, ainsi que l'augmentation de la charge en nutriments, pouvaient être liés à des changements à court terme dans les spectres de taille. Dans un troisième chapitre, nous avons évalué la relation entre le spectre de taille et la structure trophique réelle des communautés de poissons. En utilisant l'analyse des isotopes stables, nous avons montré qu'un faible rapport de masse prédateur-proie induisait des pentes du spectre de taille plus plates (abondances plus élevées des poissons de large taille corporelle), suggérant une efficacité de transfert trophique plus élevée. Cependant, la présence d'espèces non-natives altère cette relation et réduit la pertinence d'utiliser le spectre de taille pour refléter les flux d'énergies dans les réseaux trophiques. Dans un quatrième chapitre, notre objectif était d'identifier expérimentalement comment les changements dans le spectre de taille reflètent les changements dans le fonctionnement de l'écosystème. Les résultats ont démontré que le spectre de taille peut être lié à productivité primaire et secondaire par des processus ascendants, ainsi qu'aux changements dans l'intensité des cascades trophiques. Dans l'ensemble, ces résultats démontrent la pertinence de l'utilisation de la structure en taille des communautés pour quantifier les impacts anthropiques sur les

communautés lacustres et les conséquences potentielles sur le fonctionnement des écosystèmes, avec des applications possibles dans les programmes de gestion au niveau de l'écosystème.

Résumé (Anglais)

Body size is a powerful trait to describe how organisms interact with their biotic and abiotic environments. Size distribution in food webs can be formalized by a negative linear relationship between organism size and abundance. This relationship, usually referred as the "size spectrum", is commonly used in marine ecosystems to assess the impacts of commercial fisheries on food webs properties. In this work, our aim was to develop this size-based approach on communities to quantify the effects of global changes on the functioning of lacustrine ecosystems. In a first chapter, we investigated the spatial variation of the fish size spectrum in natural and reservoir lakes on a national scale using various biomonitoring surveys. While bioindicators were significantly affected by eutrophication and biological invasions, our findings highlighted the added value of using the size spectrum to highlight the impacts of habitat alterations. In a second chapter, we quantified the temporal stability of these communities in response to changes in the intensity of global change drivers. Biological invasion had no influence on the fish size spectrum dynamic, but we observed that increased water temperature, as well as increased nutrient loading could be linked to short-term changes in size spectra. In the third chapter, we assessed the relationship between size spectrum slope and the trophic structure of fish communities. Using stable isotope analysis, we showed that a low predator-prey mass ratio, suggesting to higher trophic transfer efficiency, induced flatter size spectrum slopes (higher abundance of large fishes). However, the presence of non-native species disrupted this relationship and reduced the potential for using the size spectrum to reflect energy flux in food webs. In the fourth chapter, our goal was to experimentally identify how changes in the size spectrum reflect changes in ecosystem functioning (e.g., productivity or metabolism). Results demonstrated that size spectrum can be linked to primary and secondary production through bottom-up processes, and changes in the intensity of trophic cascades through top-down processes. Taken together, these results demonstrate the relevance of using size structure to quantify anthropogenic impacts on lacustrine communities and the potential consequences on ecosystem functioning, with possible applications in biomonitoring programs at ecosystem level.



"Big fish eat little fish"
Pieter Bruegel the Elder, 1557

Introduction générale

Écologie fonctionnelle et approches basées sur les traits

Les écologues cherchent depuis toujours à comprendre comment les organismes interagissent et comment ces interactions déterminent la manière dont les flux de matière et d'énergie entrent, transitent, et sortent des écosystèmes (Hairston, & Hairston, 1993; Woodward *et al.* 2005; Thompson *et al.* 2012). Les organismes représentent la pierre angulaire du stockage de l'énergie dans les écosystèmes, et définissent par conséquent l'ensemble des fonctions associées telles que la productivité ou la séquestration du carbone (Atkinson *et al.* 2017). Historiquement, la diversité de ces fonctions au sein des écosystèmes était attribuée à la richesse en espèces, ce qui a largement soutenu le développement des approches de type B-EF (*Biodiversity - Ecosystem Functioning*). Par exemple, une grande diversité d'espèces d'arbres dans une forêt maximise le stockage du carbone (Gamfeldt *et al.* 2013), et une plus grande diversité d'invertébrés permettrait d'accélérer la décomposition de leur litière et un meilleur recyclage des nutriments (Gessner *et al.* 2010). Les preuves de cette relation abondent depuis les années 80, et ont largement contribué à mettre en avant l'importance de la biodiversité à l'échelle spécifique pour des mesures de gestion et de conservation (Duncan *et al.* 2015). Néanmoins, il est également possible de recenser des preuves de l'absence de relation entre la richesse d'espèces et les fonctions écologiques (Huston 1997; Wardle 1999; Srivastava & Vellend 2005). Ces observations ont replacé la notion d'espèce en écologie au cœur d'un long débat chez les écologues depuis les années 80, et a amené de nombreux appels pour définir les espèces par leur contribution dans l'écosystème plutôt que leur identité taxonomique (Gonzalez *et al.* 2020).

Lawton et Brown (1994) ont été les premiers écologues à proposer la notion de « fonctionnalité » des espèces, définie comme la résultante de la combinaison de leurs caractéristiques physiologiques, morphologiques et comportementales. Pour ces auteurs, les espèces possédant des caractéristiques (ou traits: Violle *et al.* 2014) similaires interagissent de manière identique dans leur environnement, et seraient par conséquent redondantes d'un point de vue fonctionnel. Par conséquent, la richesse en espèces peut effectivement augmenter le nombre de fonctions écologiques de façon linéaire, mais cela implique que chaque espèce ajoutée augmente la diversité en trait d'une quantité identique (Petchey *et al.* 2004). Or, la richesse fonctionnelle atteint rapidement une forme de saturation avec l'augmentation du nombre d'espèces (Rosenfeld 2002). Par conséquent, la relation entre nombre d'espèces et fonctionnement de l'écosystème n'est pas linéaire, et dépend principalement des traits

fonctionnels qui sont exprimés spécifiquement dans la communauté (Díaz & Cabido 2001). Par exemple, Fonseca & Ganade (2001) ont estimé que la disparition d'au moins 75 % des espèces composant le couvert végétal argentin était nécessaire pour affecter le rendement de la production primaire. Ainsi, bien que richesse en espèces et richesse fonctionnelle co-varient en raison des contraintes phylogénétiques sur l'évolution des traits et des niches (Tilman 2001; Wiens & Graham 2005), l'identification des traits propres à chaque communauté peut donner plus d'informations sur la manière dont la structure des communautés définit le fonctionnement des écosystèmes (Mcgill *et al.* 2006).

L'approche par les traits a également été particulièrement utilisée pour expliquer la présence des organismes le long de larges gradients environnementaux (Scherer-Lorenzen 2008; Louca *et al.* 2016; Robroek *et al.* 2017), en mettant de l'ordre aux « désordres » que généraient les approches taxonomiques, notamment dus au fort turn-over des espèces le long de ces gradients qui limitait l'extraction de patrons généraux (Mcgill *et al.* 2006; Violle *et al.* 2014). Par exemple, la capacité de faire des réserves énergétiques est un trait physiologique primordial pour expliquer la présence des espèces dans un environnement où les ressources fluctuent de manière importante, et ce trait se retrouve chez une large gamme d'organismes de groupes taxonomiques variés, des plantes aux vertébrés supérieurs (Rogers & Smith 1993; Humphries *et al.* 2002; Arakaki *et al.* 2011). Définissant comment les organismes interagissent avec leur environnement, les traits fonctionnels ont été regroupés en deux grandes catégories (Lavorel & Garnier 2002; Díaz *et al.* 2013): (i) les traits « réponses », qui définissent comment les individus sont sélectionnés par les filtres environnementaux (comme la capacité de faire des réserves précitée) et (ii) les traits « effets », qui représentent les traits par lesquels les organismes affectent directement leur environnement biotique ou abiotique (par exemple le régime alimentaire) et le fonctionnement de l'écosystème. Les traits réponses et effets ne sont pas indépendants et sont contraints par les organismes (Raffard *et al.* 2017), et l'unification des deux courants écologiques étudiant ces deux approches séparément a permis d'établir un nouveau cadre conceptuel qui vise à déterminer comment l'environnement affecte indirectement les fonctions écologiques à travers la structure des communautés (Lavorel & Garnier 2002). Ainsi, identifier les traits communs à la réponse et à l'effet permettrait de mieux comprendre comment les variations environnementales peuvent influencer le fonctionnement des écosystèmes en altérant la structure des communautés (Suding *et al.* 2008; Oliver *et al.* 2015) (Figure 1).

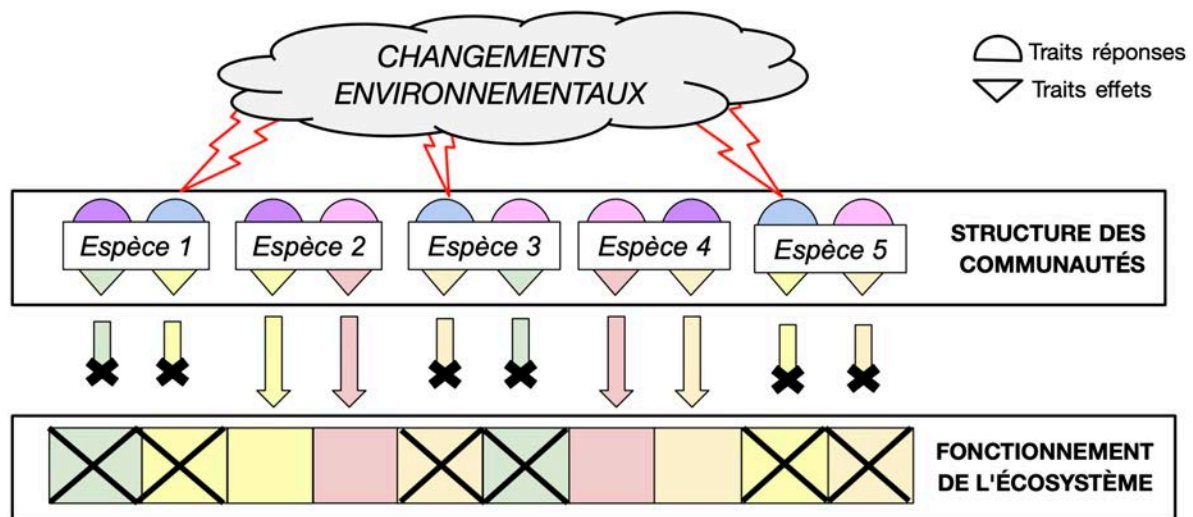


Figure 1. Représentation schématique des effets des changements environnementaux sur le fonctionnement de l'écosystème à travers les traits des organismes. Ici, les changements environnementaux induisent une disparition des espèces possédant le trait réponse « bleu ». La perte des organismes possédant le trait réponse « bleu » se traduit par une perte des traits effets « verts » et des fonctions écologiques associées, et réduisant l'efficacité de toutes les autres fonctions excepté la fonction « rose ».

Importance de la taille corporelle pour les communautés et les écosystèmes

La taille corporelle représente le trait ayant le plus de magnitude au sein du vivant, dans des échelles allant de quelques femtogrammes (10^{-15} g) pour des bactéries à une centaine de tonnes (10^8 g) pour les plus grands mammifères (Hildrew *et al.* 2007). La taille d'un organisme influence fortement de nombreux aspects de sa physiologie et de son écologie (Peters 1986; Brown *et al.* 2004; Woodward *et al.* 2005). Par exemple, elle définit les stratégies écologiques des espèces qui peuvent être regroupées en deux grands types: *r* étant les espèces de petites tailles, de longévité courte à fort pouvoir de colonisation, et *K* les espèces de large taille et à faible taux de reproduction qui s'épanouissent dans un environnement stable (Pianka 1970). Bergmann (1848) a été le premier scientifique à identifier l'importance de la taille corporelle pour expliquer la répartition des espèces dans l'environnement. Plus spécifiquement, il prétendait que la probabilité d'observer des organismes à large taille corporelle est plus grande à des latitudes élevées qu'à l'équateur afin de mieux conserver la chaleur. Depuis ces observations empiriques du 19^e siècle, les patrons macro-écologiques de distribution des tailles corporelles sont aujourd'hui bien décrits selon de multiples gradients environnementaux, faisant de la taille corporelle un trait majeur pour expliquer la distribution des espèces à large échelle géographique (Porter & Kearney 2009).

Bien qu'il soit possible de relier les gradients environnementaux à la présence des espèces en fonction de leur taille corporelle, il demeure d'importantes imprécisions chez les organismes ectothermes en raison de l'importante variabilité intraspécifique pour ce trait (Peters & Wassenberg 1983). En effet, chez de nombreux invertébrés, reptiles ou poissons, les taux de croissance et les tailles adultes sont beaucoup moins contraints que chez les vertébrés supérieurs (Sebens 1987; Charnov & Berrigan 1991; Heino & Kaitala 1999). L'observation des aquariophiles selon laquelle les poissons ont des tailles corporelles contraintes par la taille de l'aquarium malgré l'abondance des ressources alimentaires en est un exemple très concret. Par conséquent, l'environnement peut jouer un rôle plus important sur les tailles individuelles de ces organismes plutôt que leur appartenance taxonomique (Nash *et al.* 2014). Outre la taille de l'habitat, les taux de croissance sont largement contraints par les conditions environnementales telles que le climat chez la plupart des organismes ectothermes. Par exemple, les taux de croissance des poissons d'eau douce en Europe diminuent avec la latitude (climat plus froid), résultant en une variation des tailles corporelles qui peut être plus importante entre populations qu'entre les espèces (Blanck & Lamouroux 2006). Ainsi, la taille corporelle se révèle être un trait réponse pertinent pour étudier l'effet des changements environnementaux sur de nombreux organismes indépendamment de leur appartenance taxonomique (Logez & Pont 2011).

Au-delà d'être un puissant trait réponse pour quantifier les conditions environnementales, la taille corporelle traduit aussi directement les flux d'énergie et de matière dans les écosystèmes (c.f. trait effet). Par exemple, la taille corporelle détermine les distances que les organismes peuvent parcourir par jour, mais également la quantité de nourriture qui doit être ingérée, le volume de déchets excrétés, et d'autres caractéristiques ayant toutes des implications dans le cycle des nutriments (Hildrew *et al.* 2007; Raffard *et al.* 2022). Même si un grand nombre de petits individus peuvent assurer des fonctions spécifiques de l'écosystème (comme par exemple le recyclage de la matière organique), les grands individus peuvent assurer d'autres fonctions et impacter fortement la structuration de l'habitat ou le stockage de l'énergie (Thrush *et al.* 2006, 2017; Norkko *et al.* 2013). Par conséquent, la diversité en taille corporelle peut représenter une manière simple et intuitive d'évaluer la réponse des communautés aux changements environnementaux (Séguin *et al.* 2014), et d'en évaluer les conséquences sur les flux d'énergie dans les écosystèmes (Mindel *et al.* 2016).

Taille corporelle et structure des réseaux trophiques

La taille corporelle joue un rôle clef dans les interactions trophiques (Brose *et al.* 2006; Hildrew *et al.* 2007; Barnes *et al.* 2010). Dans les écosystèmes aquatiques il existe une forte relation entre la taille corporelle et le régime alimentaire, de telle sorte que les prédateurs sont généralement plus grands que leurs proies (Romanuk *et al.* 2011). Pour les consommateurs pélagiques (qui s'alimentent en suspension dans la colonne d'eau), les appendices servent à se mouvoir efficacement et non à manipuler des potentielles proies, ce qui fait de l'ouverture de la bouche le facteur limitant pour sélectionner la taille des proies car ils doivent ingérer l'entièreté de la proie sous peine d'en perdre le reste (Brose *et al.* 2006). Cependant, les consommateurs sont également limités par des contraintes énergétiques, ce qui fait que les proies les plus grosses sont généralement privilégiées pour limiter la perte d'énergie dans la recherche de nourriture (Arim *et al.* 2010; Segura *et al.* 2015). Les changements de régime alimentaire pendant l'ontogénie (développement de la phase juvénile à adulte) sont donc fréquents, avec une position trophique qui dépend de celle de la taille corporelle (Hildrew *et al.* 2007). Par conséquent, la notion d'espèce en écologie aquatique paraît peu appropriée pour définir les fonctions écologiques associées aux organismes (Trebilco *et al.* 2013), suggérant que la taille du corps peut donner plus d'information sur le rôle fonctionnel réel des organismes que leur simple identité taxonomique (Jennings *et al.* 2007; Gilljam *et al.* 2011; Des Roches *et al.* 2017).

L'abondance des organismes au sein d'un réseau trophique présente souvent des patrons déterministes. Dans son livre de 1927, *Animal Ecology*, Elton reporte que l'ensemble des communautés d'un même écosystème sont structurées par la taille sous une forme pyramidale, avec une relation inverse entre le nombre et la taille des organismes par unité de surface ou de volume. Cette relation négative reflète la perte d'énergie lors du transfert des biomasses à chaque niveau trophique (Kerr & Dickie 2001), due en partie à l'énergie dissipée dans toutes les activités biologiques autres que la croissance (par exemple les régulations physiologiques, la recherche de nourriture: Brown *et al.* 2004). En moyenne, 10 % de l'énergie est conservée du passage d'un niveau trophique au niveau trophique supérieur dans les écosystèmes aquatiques (Schramski *et al.* 2015; Eddy *et al.* 2021) (Figure 2a). Ainsi, dans une chaîne alimentaire simple à 5 niveaux trophiques (par exemple phytoplancton, zooplancton, planctonivore, piscivore, top-prédateur), seul 0.01 % de la biomasse du plus petit organisme à la base de la chaîne alimentaire participera à la croissance du top prédateur. Le reste de cette énergie sera dissipé en grande partie sous forme de chaleur (Figure 2b).

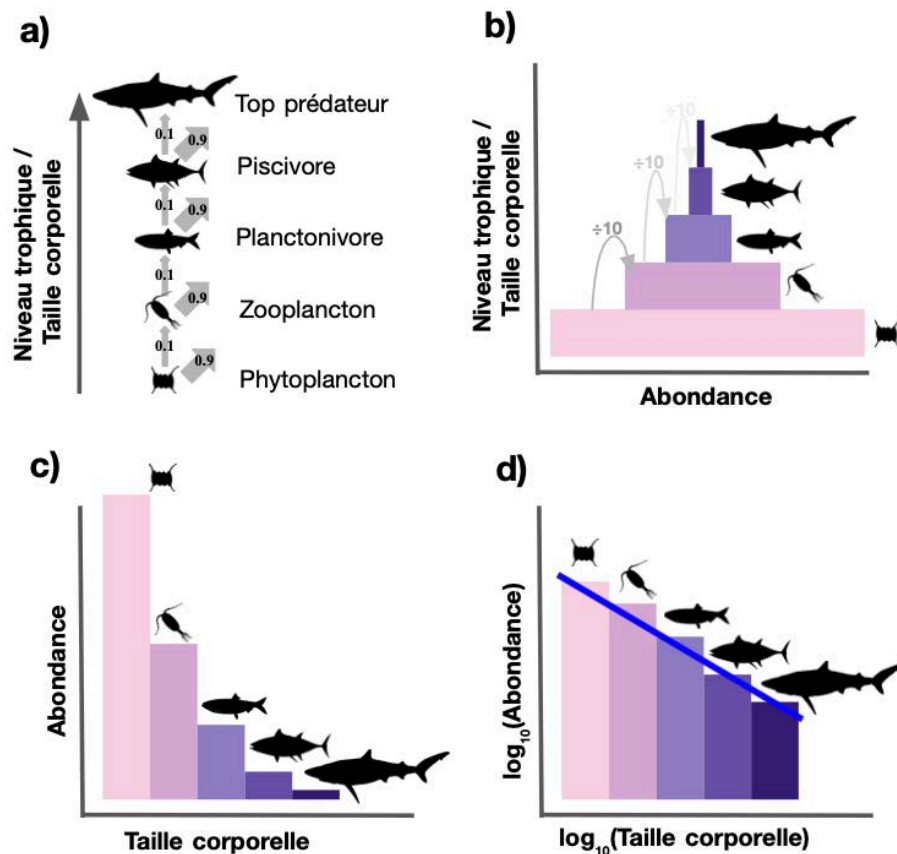


Figure 2. Dissipation de l'énergie dans la chaîne alimentaire d'un écosystème aquatique marin (a) et représentation de la biomasse de chaque niveau trophique sous la forme de pyramide (b). Relation entre l'abondance et la taille corporelle des organismes sans transformation logarithmique (c) et avec transformation logarithmique (d). Les proportions ne sont pas respectées pour améliorer la visualisation.

Cinquante ans après la théorie d'Elton, Sheldon et ses collaborateurs (1972) ont été les premiers à assembler les données sur l'abondance des organismes de quelques micromètres à plusieurs mètres, échantillonnées au cours de 70 expéditions dans les océans atlantique et pacifique. En accord avec leurs hypothèses, ils démontrent explicitement l'influence négative de la taille corporelle sur l'abondance des organismes sous la forme d'une exponentielle décroissante dans la majorité des sites étudiés (tel que montré en Figure 2c). Les auteurs proposent alors de transformer la relation dans un espace logarithmique afin de réduire les différences d'abondance entre les classes de taille et obtiennent une relation quasi-linéaire légèrement décroissante entre l'abondance et la taille corporelle des organismes (Figure 2d). En écrivant “ *The tendency for roughly similar amounts of particulate material to occur in logarithmically equal size ranges has ecological implications of considerable significance* ”,

ils donneront naissance à ce qui sera communément appelé le « spectre de taille des communautés » ou « *community size spectrum* », ouvrant la voie à une gamme variée de modèles visant à déterminer dans quelle mesure les processus basés sur la taille des individus interviennent dans la réponse des écosystèmes aux changements environnementaux (Trebilco *et al.* 2013; Blanchard *et al.* 2017). Depuis l'appel de Sheldon et ses collaborateurs (1972) pour valider le cadre théorique qu'ils proposaient hors de leur cadre géographique étudié, le spectre de taille s'est affirmé comme un moyen simple et robuste de prédire l'abondance des organismes marins du monde entier, des bactéries aux baleines (Blanchard *et al.* 2017).

Réponse du spectre de taille aux changements environnementaux

Calculé de manière empirique (c.-à-d. en tant que relation linéaire dans un espace logarithmique tel que représenté dans la Figure 2d), le spectre de taille donne des indications sur l'intégrité d'une myriade de processus écologiques à partir de 3 paramètres majeurs: (i) L'élévation, qui est définie comme étant l'ordonnée à l'origine de la relation (Sprules & Barth 2016). Les changements seulement dans l'élévation sont la conséquence de changements qui affectent toutes les classes de taille de la même manière (Heneghan *et al.* 2019). Par exemple, une diminution de l'élévation peut résulter d'une diminution des ressources à la base de la chaîne alimentaire qui peut être causée par une variation de nutriments ou de lumière qui alimentent le phytoplancton (Rossberg *et al.* 2019) (Figure 3a). (ii) La pente, qui mesure la vitesse de décroissement des abondances par classe de taille (Trebilco *et al.* 2013). Les changements de pente résultent de changements qui affectent proportionnellement les tailles corporelles. Par exemple, l'augmentation des températures augmente les dépenses métaboliques des individus proportionnellement en fonction de leur taille, réduisant l'efficacité de transfert entre niveaux trophiques à mesure que les échanges se situent en haut de la chaîne alimentaire (Yvon-Durocher *et al.* 2011) (Figure 3b). (iii) La linéarité, qui représente la capacité à approcher la structure en taille par une relation linéaire (Arranz *et al.* 2019) (Figure 3c). Des changements dans la linéarité surviennent généralement lorsque les réseaux trophiques sont peu structurés par la taille, ou que changements de l'environnement affectent les organismes indépendamment de leur taille corporelle. Par exemple, l'exploitation de certaines classes de taille qui ne sont pas immédiatement renouvelées (Rochet & Benoît 2012). Pris ensemble, les changements seuls ou associés de ces paramètres permettraient d'élucider comment les variations de taille corporelle à l'échelle individuelle en réponse aux changements environnementaux pourraient influencer les flux d'énergie au sein des réseaux trophiques, et donc le fonctionnement des écosystèmes (Heneghan *et al.* 2019).

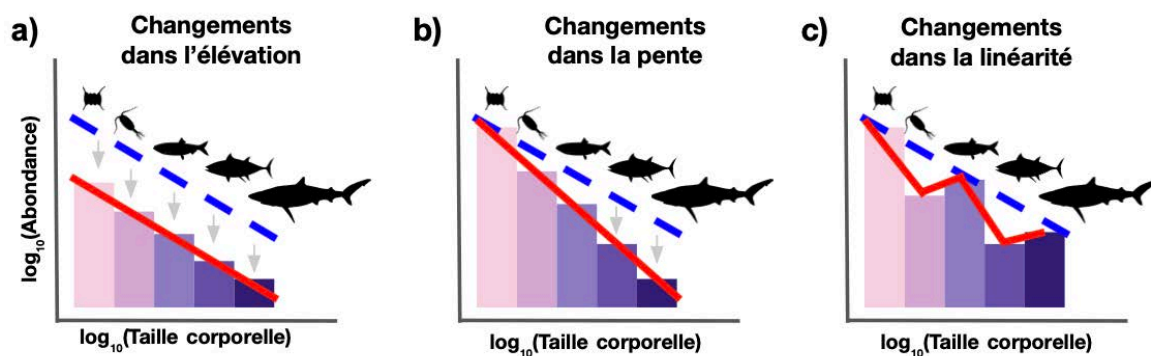


Figure 3. Réponses possibles des trois paramètres majeurs du spectre de taille linéaire aux changements environnementaux (a: l'élévation, b: la pente et c: la linéarité.). La ligne en pointillé dans chaque figure est un spectre hypothétique dans des conditions de référence, la ligne rouge celle du spectre impacté par des changements environnementaux. Figure adaptée de Heneghan *et al.* (2019).

La capacité des paramètres du spectre de taille à répondre aux changements environnementaux a très vite été adoptée en tant qu'indicateur pour compléter les approches visant à quantifier l'effet des pêcheries sur les communautés benthiques et démersales de la mer du Nord (Pope *et al.* 1988; Trenkel & Rochet 2003; Jennings & Blanchard 2004; Daan *et al.* 2005; Shin *et al.* 2005). La pêche commerciale a considérablement modifié la structure des écosystèmes marins en impactant les grands consommateurs et sélectionnant les espèces plus productives à petite taille corporelle et à cycle de vie court (Pauly *et al.* 1998; Baum & Worm 2009). La valeur de la pente diminue généralement avec l'intensité de la pression de pêche (Zwanenburg 2000; Dulvy *et al.* 2004; Graham *et al.* 2005; Rochet *et al.* 2005; Queirós *et al.* 2006; Howarth *et al.* 2020), contrairement à l'élévation qui peut augmenter en réponse au relâchement de la prédation sur les classes de tailles basales, ou bien de la remise en suspension de nutriments par le chalutage de fond (Gislason & Rice 1998; Jennings *et al.* 2002a). Aussi, la sélectivité des engins de pêche pour certaines espèces d'intérêt commercial peut entraîner des déviations de la linéarité (Shin & Cury 2004; Rochet & Benoît 2012). Plus important encore, les mécanismes identifiés par le spectre de taille en réponse aux pêcheries sont observés de manière consistante dans les zones côtières tempérées ou tropicales, indépendamment de la composition ou de la richesse en espèce (Bianchi 2000; Jacobsen *et al.* 2014).

Cette application du spectre de taille à large échelle géographique indépendamment de la composition taxonomique a suscité beaucoup d'intérêt chez les écologues d'autres

écosystèmes, et principalement en écologie aquatique d'eau douce ces dernières années (Figure 4). Étant donné que les réductions des tailles corporelles sont des processus qui sont généralisés dans différents taxons et biomes en réponse aux activités anthropiques (Bennett & Owens 1997; Magura *et al.* 2006; Gardner *et al.* 2011), la question d'une approche universelle pour détecter d'autres perturbations que les pêcheries paraît légitime (Petchey & Belgrano 2010). Par exemple, les écosystèmes aquatiques d'eau douce font face aujourd'hui à une multitude de pressions (telles que l'eutrophisation, les invasions biologiques ou les altérations hydromorphologiques) qui influencent fortement la distribution des tailles corporelles (Robson *et al.* 2005; Blanchet *et al.* 2010a; Scavia *et al.* 2014), et donc toutes les interactions biologiques et les fonctions écologiques qui en dépendent. Identifier la réponse du spectre de taille des différents types d'écosystèmes à différentes pressions anthropiques permettrait d'aider la mise en place moyens de gestions pertinents comme c'est le cas dans les écosystèmes marins (Kantoussan *et al.* 2009; Kolding & Van Zwieten 2014).

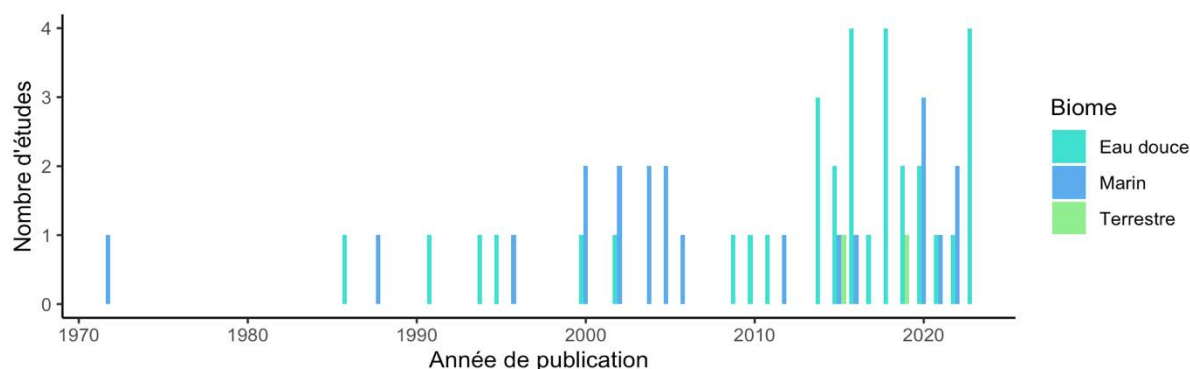


Figure 4. Évolution des études empiriques de terrain du spectre de taille depuis l'étude de Sheldon *et al.*, (1972). Chaque barre représente le cumul d'études par année et par biome. Les études ici correspondent à l'ensemble des références citées dans le manuscrit de thèse, représentant un total de 56 études empiriques. Plus d'informations sur ces études (c.-à-d. résolution spatiale et temporelle, modèles biologiques, déterminants environnementaux identifiés) sont disponibles en tableau A1.

Le spectre de taille dans les milieux lacustres

Les lacs peuvent être considérés comme les écosystèmes continentaux qui possèdent le plus de similarités avec les écosystèmes marins. En effet, ils possèdent une ségrégation des compartiments benthiques et pélagiques, avec les réseaux trophiques du compartiment pélagique alimentés par du phytoplancton, et les réseaux trophiques du compartiment benthique alimenté par les détritiques (Kopf *et al.* 2021). Bien que les premières études du spectre de taille

des poissons dans les lacs remontent aux années 90 (Sprules *et al.* 1991; Sprules & Goyke 1994), l'identification de ses déterminants environnementaux a connu un véritable essor cette dernière décennie depuis les travaux de Emmrich et ses collaborateurs (2011). En accord avec l'abondante littérature issue du milieu marin, les auteurs ont tenté de relier le spectre de taille des poissons avec l'intensité des pressions anthropiques (telle que la pêche récréative et l'artificialisation des berges) dans 78 lacs allemands. Bien que les lacs soient un modèle pertinent pour étudier l'impact des perturbations anthropiques (Loewen 2023), l'hypothèse selon laquelle l'intensité de la pêche récréative modifie la pente du spectre de taille n'a pas été validée. Les auteurs ont alors lancé un appel pour approfondir le sujet à plus large échelle géographique (Emmrich *et al.* 2011). C'est finalement en 2016 que la première étude démontre un effet négatif de la pêche récréative sur la pente du spectre de taille en utilisant un jeu de données de près de 700 lacs canadiens (Chu *et al.* 2016). Quelques années plus tard, Arranz *et al.* (2019) ont démontré également que la pêche récréative avait également un effet sur la linéarité en provoquant des déviations systématiques. Bien que ces résultats étaient largement attendus et ont fait écho aux patrons observés en milieu marin, ils ouvrent de nouvelles perspectives pour le développement d'indicateurs fonctionnels basés sur la taille pour quantifier les perturbations d'origine anthropique dans les milieux lacustres, et possiblement aux autres pressions auxquelles ces écosystèmes sont soumis.

Les recherches sur l'influence des activités anthropiques sur la distribution en taille des communautés lacustres ont également permis d'identifier des effets de l'environnement propres aux lacs qui étaient au moins autant influant sur le spectre de taille. Parmi les facteurs environnementaux ayant le plus d'influence sur la structure en taille, la morphologie des lacs (par exemple leur taille et leur profondeur) peut être considérée comme le déterminant local principal du spectre de taille, ayant non seulement un effet positif sur la valeur de la pente, mais également sur l'élévation (Emmrich *et al.* 2011). L'augmentation de la taille de l'habitat peut offrir un domaine géographique vital plus étendu pour les prédateurs de grande taille (Post *et al.* 2000; Haskell *et al.* 2002), mais peut par ailleurs entraîner une augmentation de la densité en raison de meilleures possibilités d'établissement de nouvelles espèces (MacArthur & Wilson 2001). Aussi, le statut trophique (directement associé aux taux de nutriments disponibles pour la production primaire) est souvent rapporté comme ayant les mêmes effets que la taille du lac, de telle sorte que l'augmentation du taux de nutriments entraîne une augmentation de la capacité de charge des réseaux trophiques (c.-à-d. l'ordonnée à l'origine de la relation, Rossberg *et al.* 2019). Enfin, le climat joue également un rôle prépondérant à plus large échelle géographique, avec les pentes les plus abruptes (proportion plus forte d'espèces de plus petite taille corporelle)

retrouvées dans les climats les plus chauds (Emmrich *et al.* 2014; Chu *et al.* 2016). Par conséquent, ces résultats démontrent que l'étude du spectre de taille des poissons dans les lacs pourrait s'avérer être un choix pertinent pour évaluer l'influence de pressions additionnelle sur les réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes comme le réchauffement climatique, ou les processus liés à l'eutrophisation. Seulement, aucune étude à ce jour n'a rapporté comment le spectre de taille des lacs pouvait répondre à l'augmentation rapide des températures ou des nutriments dans les lacs. Par conséquent, les recherches futures devraient également se concentrer spécifiquement sur la stabilité de la distribution en taille face à l'évolution de ces composantes majeures du changement global qui affecte largement les écosystèmes lacustres (Loewen 2023).

Malgré l'abondante littérature portant sur les réponses du spectre de taille aux variations environnementales, les conséquences de ces changements sur la distribution en taille et le lien présumé avec le fonctionnement des écosystèmes restent très mal connus (Eddy *et al.* 2021). Selon la théorie métabolique, les pentes plus fortes traduisent une plus faible efficacité d'énergie à travers les réseaux trophiques, mais la seule étude qui a exploré cette relation de manière empirique n'a pas pu valider cette hypothèse (Mehner *et al.* 2018). Cependant, une expérience en rivières artificielles a permis de mettre en relation la diminution de la pente et l'augmentation des flux de matière entre les niveaux trophiques (Ledger *et al.* 2013), ce qui suggère largement une plus faible efficacité de transfert trophique, conformément à la théorie. À ce jour, seules quelques études expérimentales de ce type ont relié les changements de la pente du spectre de taille à quelques propriétés spécifiques des écosystèmes aquatiques (Yvon-Durocher *et al.* 2010; Dossena *et al.* 2012). Par exemple, des pentes plus pentues liées à un réchauffement de l'eau auraient un impact négatif sur le taux de décomposition de la matière organique (Dossena *et al.* 2012) ainsi que le stockage du CO₂ atmosphérique (Yvon-Durocher *et al.* 2010). Cependant, une étude plus récente a révélé que l'augmentation des températures pouvait également conduire à des pentes plus plates du spectre de taille (O'Gorman *et al.* 2017), suggérant une possible dépendance au contexte environnemental de la réponse du spectre de taille et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques au réchauffement climatique. Ces observations mettent en avant la nécessité d'obtenir une vision d'ensemble des mécanismes par lesquels le spectre de taille peut influencer les fonctions écologiques. De tels efforts permettraient d'améliorer nos connaissances concernant l'implication du spectre de taille envers le fonctionnement des écosystèmes, et de développer un cadre opérationnel visant à utiliser la distribution en taille comme un indicateur universel de l'effet des changements

globaux sur les communautés et les fonctions écologiques de manière simultanée (Petchey & Belgrano 2010).

Objectifs de la thèse

L'objectif général de ce travail de thèse est d'évaluer la réponse du spectre de taille des communautés dans les écosystèmes lacustres aux perturbations d'origine anthropique et d'appréhender les conséquences fonctionnelles sur les écosystèmes. Étant donné que le spectre de taille se situe à l'interface entre la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes, nous prédisons que les modifications de la structure en taille dues aux perturbations impliquent des changements majeurs à des niveaux écologiques plus élevés (réseaux trophiques, fonctionnement des écosystèmes). Dans le cas contraire, nous observerons un découplage entre la réponse du spectre de taille et le fonctionnement des écosystèmes, signifiant que la taille corporelle contribue peu au fonctionnement. Cette question générale est abordée à travers 4 chapitres qui composent cette thèse, pour (i) quantifier les variations du spectre de taille en milieux naturels en réponse aux changements environnementaux à large échelle géographique, et (ii) identifier les mécanismes écologiques impliqués dans les conséquences sur du fonctionnement de l'écosystème (Figure 5). Les chapitres 1 et 2 visent à étudier l'effet des perturbations d'origine anthropique sur le spectre de taille à l'échelle nationale. S'ils possèdent le moins de pertinence pour identifier les mécanismes impliqués (les facteurs confondants pouvant influencer les patrons observés étant potentiellement nombreux), leurs approches offrent le plus de réalisme pour la généralisation des processus observés. Le chapitre 3 vise à étudier l'importance de la structure en taille dans la réponse des réseaux trophiques aux changements environnementaux. Il offre un réalisme intermédiaire car l'approche empirique de terrain a été réalisée à faible résolution géographique (environ 60 km²), impliquant des conditions climatiques et distributions taxonomiques équivalentes, mais permet d'étudier des réseaux d'interaction trophiques réalistes. Le chapitre 4 vise à identifier les mécanismes impliqués dans la réponse des écosystèmes aux perturbations d'origine anthropique à travers tous les niveaux de complexité en incluant le spectre de taille. Étant donné que la quantification du fonctionnement général d'un écosystème (par exemple la productivité, le métabolisme) dans des systèmes naturels peuvent aboutir à des résultats erronés, nous avons utilisé une approche expérimentale pour tester en milieu contrôlé les conséquences des modifications structurelles des communautés sur le fonctionnement des écosystèmes. Cependant, le niveau de contrôle pour la réplication implique l'absence de facteurs confondants,

et diminue par conséquent la transposabilité des résultats obtenus pour chaque niveau écologique dans les milieux naturels (Figure 5).

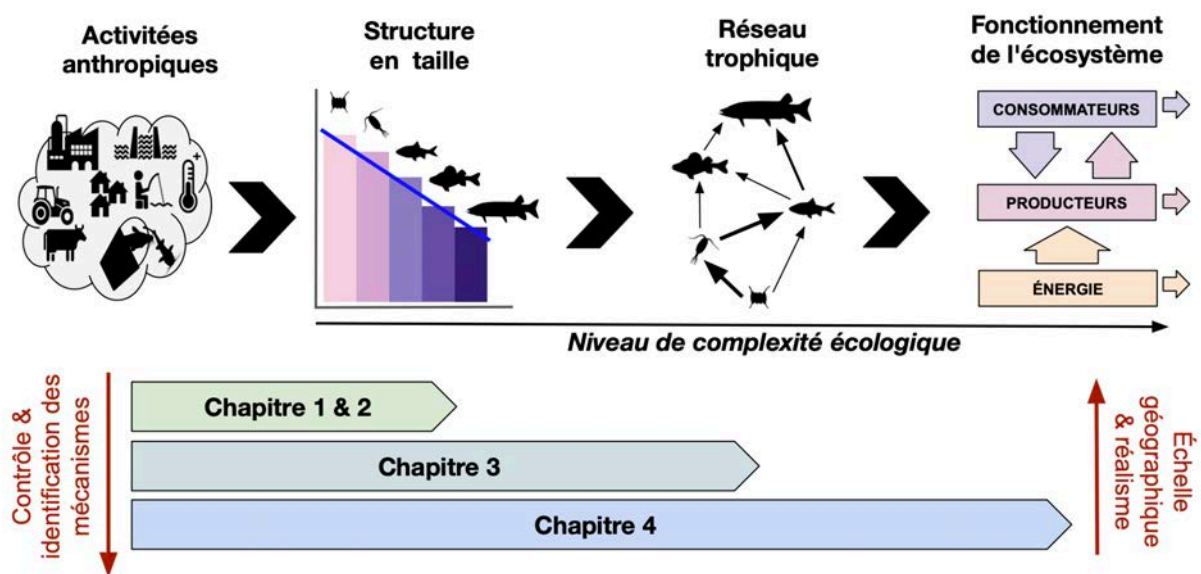


Figure 5. Structuration générale de la thèse en quatre chapitres.

Plus spécifiquement, le **chapitre 1** a pour objectif d'identifier les déterminants spatiaux des trois paramètres du spectre de taille (pente, élévation et linéarité), car leur variation respective est rarement explicitée par la même analyse. Nous avons testé les effets de facteurs environnementaux simples ou leurs effets indirects sur ces paramètres, et avons comparé leur réponse à celles d'autres indices réglementaires destinés à la détection des pressions d'origine anthropique pour évaluer la complémentarité entre les approches. Afin de permettre le plus grand réalisme des conditions naturelles et d'application concrète, nous avons mené cette analyse à large échelle géographique, en incluant l'analyse de 153 communautés de poissons lacustres distribuées en France métropolitaine répondant à une large diversité de gradients climatiques et de perturbations d'origine anthropique.

L'objectif du **chapitre 2** est de décrire la dynamique temporelle du spectre de taille en fonction des changements environnementaux. Bien que les approches spatiales abondent pour expliquer la réponse de la pente du spectre de taille aux variations environnementales dans les lacs, nous connaissons peu de chose sur sa stabilité face aux changements abrupts de l'environnement, et notamment les caractéristiques inhérentes aux communautés ou à l'habitat qui peuvent influencer sur sa dynamique. Les quelques preuves expérimentales témoignent de changements rapides de la structure en taille des communautés lacustres face aux perturbations,

nous avons alors vérifié alors si ces résultats peuvent être transposés en milieux naturels. Pour cela, nous avons testé la réactivité des spectres de taille dans une sous-ensemble des communautés de poisson du chapitre 1 (137 lacs), en réponse à des changements d'intensité de perturbations (c.-à-d. des changements climatiques, du niveau d'eutrophisation et du niveau d'invasion), afin d'identifier les caractéristiques de l'environnement qui sont susceptibles de moduler les trajectoires du spectre de taille et procurer une résistance / sensibilité des communautés en milieu naturel.

Le **chapitre 3** a pour objectif d'évaluer dans quelle mesure le spectre de taille substituer la structure des réseaux trophiques des lacs. Nous avons testé comment les variations du spectre de taille dues aux perturbations d'origine anthropique peuvent refléter des changements dans le ratio de masse entre les proies et les prédateurs. Nous avons mené cette approche à l'aide des isotopes stables qui représentent un outil intégrateur du régime alimentaire des organismes en milieu naturel. Au total, 25 lacs de gravière du bassin de la Garonne soumis à un fort gradient d'eutrophisation et d'invasion biologique ont été échantillonnés afin d'identifier si la variation de ces facteurs environnementaux peuvent aboutir à une interprétation erronée de la pente du spectre de taille en tant que proxy des flux au sein des réseaux trophiques.

Enfin, le **chapitre 4** a pour objectif de décrire la réponse des écosystèmes aquatiques à deux facteurs du changement global majeur (eutrophisation, réchauffement climatique) à tous les niveaux de complexité écologique (assemblage des communautés, structure en taille, structure trophique, fonctionnement de l'écosystème) afin d'évaluer l'hétérogénéité des réponses au sein de l'organisation écologique. À l'aide d'une expérience factorielle menée dans 24 mésocosmes de 1800L, nous avons appliqué ces deux perturbations pendant deux mois sur des communautés d'invertébrés benthiques et pélagiques constituées de plusieurs niveaux trophiques dans le but d'identifier les trajectoires communes entre le spectre de taille et les différents niveaux de complexité écologique qui composent les écosystèmes.

Chapitre 1

Fish size spectrum as a complementary biomonitoring approach of freshwater ecosystems

Résumé

Les bioindicateurs biologiques (ou bioindicateurs) sont couramment utilisés pour évaluer l'intégrité des écosystèmes aquatiques d'eau douce face aux perturbations d'origine anthropiques. La majorité écrasante des bioindicateurs est basée sur la tolérance des espèces animales et végétales, mais ne tiennent pas compte des interactions biologiques et des flux d'énergie entre les niveaux trophiques. La taille corporelle est un trait central pour les organismes aquatiques car elle définit comment ils interagissent dans leur environnement biotique et abiotique, mais n'est généralement pas utilisée dans les programmes de biosurveillance. Le spectre de taille des communautés correspond à la relation linéaire entre l'abondance et la taille des organismes. Cette relation traduit plusieurs caractéristiques écologiques importantes comme la capacité de charge de l'écosystème, les interactions prédation-proie et les flux d'énergie dans les réseaux trophiques. Dans cette étude, nous avons exploré le potentiel des trois paramètres du spectre de taille (pente, élévation et linéarité) de poissons comme bioindicateur complémentaire dans 51 lacs naturels et 102 lacs de barrage répartis dans toute la France. Nous avons déterminé comment le spectre de taille des poissons et d'autres bioindicateurs communs basés sur les communautés de poissons, de macrophytes et de phytoplancton réagissaient à la dégradation de la qualité de l'eau, aux altérations de l'habitat littoral et aux invasions de poissons non-natifs. Les résultats ont démontré que (i) le spectre de taille a été influencé par la dégradation de la qualité de l'eau dans les lacs naturels et les lacs de barrage, tandis qu'il a été affecté plus spécifiquement par la perte d'habitat dans les lacs naturels et par l'invasion de poissons dans les lacs de barrage (ii) le spectre de taille a été plus sensible à la perte d'habitat que les bioindicateurs communs dans les lacs naturels. Cette étude montre que l'utilisation du spectre de taille des communautés de poissons pourrait nous aider à mieux comprendre la réponse des écosystèmes d'eau douce aux changements globaux et à améliorer l'efficacité des programmes de gestion pour coût supplémentaire très limité car la taille du corps des poissons est couramment mesurée dans les protocoles de biosurveillance

Mots clefs: Perturbations d'origine anthropique – Bioindicateur – Spectre de taille – Communauté de poissons – Écosystèmes lacustres

Ce chapitre est tiré du manuscrit original: Marin, V., Arranz, I., Grenouillet, G. & Cucherousset, J. (2023). Fish size spectrum as a complementary biomonitoring approach of freshwater ecosystems. *Ecological Indicators*, 146, 109833.

Abstract

Freshwater bioindicators have been developed to assess ecosystem health and responses to human-induced stressors. To date, most bioindicators primarily rely on the species identity of plant and animal communities and do not account for interactions among organisms and fluxes of energy between trophic levels. Body size is one of the most important ecological traits in aquatic ecosystems because it governs interactions among organisms and is affected by environmental conditions but, surprisingly, many of assessment approaches do not use individual body size. The community size spectrum is defined as the linear relationship between the abundance and the body size of organisms and reflects several important ecological features including ecosystem carrying capacity, predation-prey interactions, and trophic energy fluxes. In this study, we explored the potential of using the size spectrum parameters (slope, elevation and linearity) of fish community as a complementary bioindicator in 51 natural lakes and 102 reservoirs distributed across France. We determined how the fish size spectrum and other common bioindicators based on fish, macrophyte and phytoplankton communities responded to the water quality degradation, littoral habitat alterations and fish invasions. Results demonstrated that: (i) the size spectrum was driven by water quality degradation both in lakes and reservoirs, while size spectrum was affected by habitat loss in natural lakes and by fish invasion in reservoirs and (ii) the size spectrum were more sensitive to habitat loss than common bioindicators in natural lakes. This study highlights that the use of fish community size spectrum could provide additional insights into our understanding of the responses of freshwater ecosystems to global changes and could serve to improve the efficiency of management programs. This can be done at very limited additional cost because fish body size is commonly measured in biomonitoring protocols.

Keywords: Anthropogenic stressors – Bioindicator – Size spectrum – Fish community – Lake ecosystems

This chapter is a part of the original work: Marin, V., Arranz, I., Grenouillet, G. & Cucherousset, J. (2023). Fish size spectrum as a complementary biomonitoring approach of freshwater ecosystems. *Ecological Indicators*, 146, 109833.

Introduction

Freshwater ecosystems are particularly vulnerable to multiple anthropogenic activities and are among the most threatened ecosystems on Earth (Vörösmarty *et al.* 2010; Dudgeon 2019; Tickner *et al.* 2020). Finding quantitative, integrative, and robust metrics that summarize complex information about ecosystem health (also called “status” or “quality”) is crucial to maintain their ecological integrity (O’Brien *et al.* 2016; Wang *et al.* 2021). Ecological indicators can reflect the relative long-term exposure of organisms to multiple environmental stressors (Dolédec & Statzner 2010; Holt & Miller 2011; Birk *et al.* 2012). Although bioindicators have been widely used to provide useful information on environmental pollution, limitations have been identified. For instance, most of freshwater bioindicators are based on the taxonomic composition of communities and therefore provide only limited information about biological interactions that shape community structure and ecosystem functioning (Mouchet *et al.* 2010; Santos *et al.* 2021). Therefore, bioindicators need to be reinforced by including higher levels of biological organization such as processes to provide a more comprehensive and generalizable assessment of ecosystem health (Mouillot *et al.* 2013; Bonilla-Valencia *et al.* 2022).

Body size is one of the most important ecological traits in aquatic ecosystems (Hildrew *et al.* 2007). Body size affects many physiological rates (e.g., respiration and growth) and determines how organisms interact with their biotic environment (Woodward *et al.* 2005). The empirical linear relationship between individual body size and abundance is traditionally quantified using the community size spectrum, which represents the pyramid of life from primary producers to top predators (Trebilco *et al.* 2013). The size spectrum integrates a myriad of bottom-up and top-down processes, including ecosystem carrying capacity, predation-prey interactions, and recruitment dynamics with three common parameters (Heneghan *et al.* 2019). First, the size spectrum slope indicates the efficiency of biomass transfer through body size distributions (Blanchard *et al.*, 2009). Second, the size spectrum elevation (i.e., formally stated as the midpoint height) represents the carrying capacity of ecosystems (Murry & Farrell 2014). Third, the size spectrum linearity describes the structure and dynamics of trophic relationships such as changes on the feeding preferences (e.g., predator-prey mass ratio, Kerr and Dickie, 2001). Taken together, these three size spectrum parameters may complement common bioindicators by including the spatial variation of the body size distributions and providing useful insights for the assessment of the ecological status of freshwater ecosystems.

Empirical studies have demonstrated that the size spectrum parameters respond to changes in environmental conditions and human impacts as increased temperature or physical habitat alteration can decrease the abundance of large-bodied individuals (Robson *et al.* 2005; Yvon-Durocher *et al.* 2011). Size spectrum elevation generally increases with increasing basal resource availability (e.g., nutrient inputs, Murry and Farrell, 2014), and deviations from linearity may arise when predator are constrained to consume prey much smaller than themselves (Arranz *et al.* 2019). Although size spectrum studies in freshwater ecosystems have confirmed its relevance for detecting the effects of environmental stressors (Emmrich *et al.*, 2014), the effects of multiple stressors on size spectrum variation remains undocumented (Chu *et al.* 2016). Multiple stressor assessment represent a general gap of knowledge, as environmental stressors may not only have a direct effect alone, but also an indirect effect through another stressors (Riseng *et al.* 2011; Santibáñez-Andrade *et al.* 2015).

The present study aims to investigate the response of lentic ecosystem health to multiple anthropogenic stressors using the size spectrum and common bioindicators. We used six water parameters quantifying agricultural or domestic effluents as a surrogate of water quality degradation, physical littoral habitat modification and biological invasion as anthropogenic stressors representing the main current stressors threatening freshwater ecosystems (Dudgeon 2019). We first quantified the spatial variability of fish size spectrum in French natural lakes and reservoirs and identified the relationships between its natural and anthropogenic drivers. We hypothesized steeper size spectrum slopes in warm climates and artificialized littoral habitats, higher elevations with degraded water quality and a decrease of linearity with fish invasions. We then compared the fish size spectrum responses to the responses of three common bioindicators of lentic ecosystems based on three different taxa (i.e., fish, phytoplankton, and macrophyte). We then hypothesized that the fish size spectrum and the three common bioindicators would differ in their responses to anthropogenic stressors as size-based approaches can provide additional insights about community integrity than taxonomic approaches (Coccia *et al.* 2022a).

Methods

Study area and fish data

The dataset used here was part of an extensive survey 153 lentic ecosystems conducted across France between 2005 and 2018 as part of the European Water Framework Directive (Argillier *et al.* 2013, 2015). We separated our dataset in two types of ecosystems: natural lakes (n = 51)

and reservoirs ($n = 102$). Natural lakes were more circular (lower shoreline index) and lower connectivity than reservoirs (Appendix: Figure A1). Fish were sampled using pelagic and benthic multi-mesh gillnets following the CEN standardized procedure (CEN 2005; Argillier *et al.* 2013). Multi-mesh gillnets were set overnight, and the number of multi-mesh gillnets changed (from 3 to 81 nets) according to the lake area and depth (CEN 2005). A total of 335,542 fish were sampled, identified to species, measured and weighed (wet mass) individually or grouped in batches (in total, 95,790) of approximately 25 individuals of the same species with similar body size. For individuals grouped in batches, we randomly assigned body size length between the minimum and maximum body sizes of the batch. When fish mass was not measured, we estimated fish body mass using a species length-weight relationship calculated from the observed data at national level.

Species assemblage variables

We calculated two integrative variables reflecting the structure of the fish species assemblage across natural lakes and reservoirs. First, community composition was defined using fish species assemblage (percentage (%) of the most common fish families: salmonids and cyprinids) and species richness as the total number of species in each lake. The three variables were reduced to a Principal Component Analysis (PCA) in the *ade4* package in R (Dray & Dufour 2007). We only used one synthetic variable (1st PCA axis, 57.4 %) showing clear differences in community composition: positive values indicate fish communities characterized by salmonid species (e.g., brown trout *Salmo trutta*, lake char *Salvelinus umbla* or rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*), and low species diversity whereas negative values were characterized by high percentage of cyprinid species (e.g., roach *Rutilus rutilus*, bream *Abramis brama* or common carp *Cyprinus carpio*) and high species diversity (Figure 6a). Second, the fish invasion variable was quantified using a synthetic variable (1st PCA axis, 76.8 %) based on three different measurements of fish invasions (percentage of non-native species, percentage of non-native individuals and percentage of non-native biomass; Catford *et al.*, 2012; Figure 6b): positive values indicate high levels of invasion whereas negative values indicate low levels of invasion. Species status (native and non-native) were defined following Keith *et al.* (2011) at national scale.

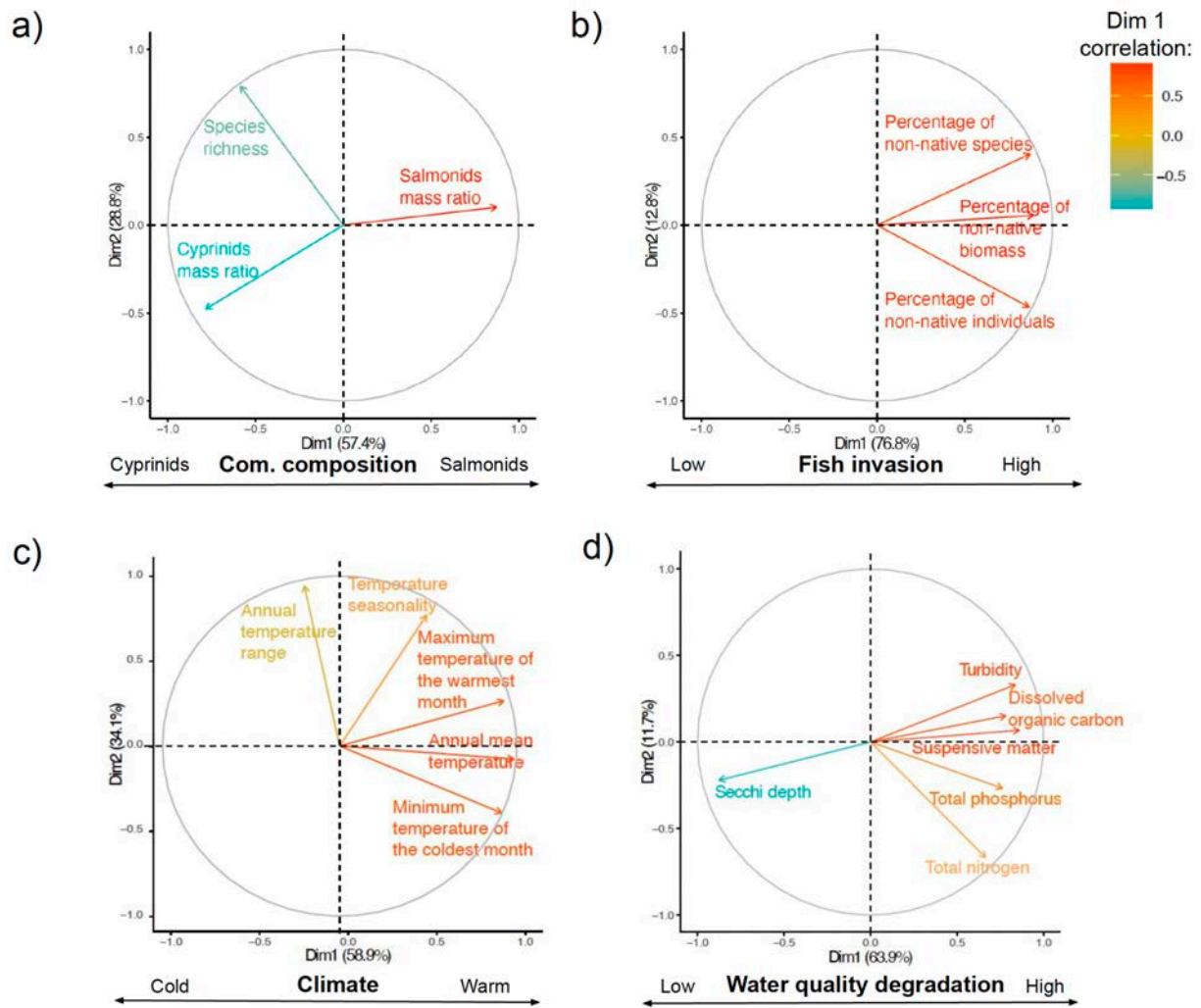


Figure 6. Principal Component Analyses of the environmental conditions in the lakes: (a) community composition (b) fish invasion level (c) climate and (d) water quality. The color of variables represent the intensity of the correlation to the first axis (Dim1) for each PCA.

Abiotic variables

Natural lakes and reservoirs were based on their climatic condition, water quality degradation, and littoral habitat modification. First, climatic conditions were defined by the mean of 5 bioclimatic variables related to air temperature recorded by *Météo France* during the 5 years before fish sampling: (i) mean annual air temperature, (ii) air temperature seasonality, (iii) maximum air temperature of the warmest month, and (iv) minimum air temperature of the coldest month and (v) temperature annual range. We transformed air temperature to water temperature following Punzet et al. (2012) for temperate freshwater ecosystems. Then, we used

a PCA and a synthetic variable (1st PCA axis, 58.9 %) summarizing ecosystems with "warm" climates for positive values and ecosystems with "cold" climates for negative values (Figure 6c). Second, water quality degradation was defined from the chemical data measured during the fish sampling season (available at <http://www.naiades.eaufrance.fr>). We compiled six parameters (Total phosphorus, total nitrogen, dissolved carbon, turbidity, Secchi depth and suspensive organic matter content), and performed a PCA to obtain a synthetic variable (1st PCA axis, 63.9 %) representing gradients of water quality: positive values indicate highly degraded water quality while negative values indicate minor water quality degradation (Figure 6d). Third, we measured an index of littoral habitat alteration by calculating the percentage of non-natural area in a 25-meter buffer around the littoral corresponding to the maximum resolution of the 2012 Corine Land Cover (Büttner 2014). The index of littoral habitat alteration ranged from 0 to 1 and a value of 1 would indicate to a total of littoral habitat artificialization (hereafter "Habitat loss").

Bioindicators

Lentic bioindicators were obtained from the Naiades database (available at <http://www.naiades.eaufrance.fr>) and using only values collected during the same period of the fish survey for each lentic ecosystem (maximum 5 years). Two different bioindicators were used for fish community according to ecosystem type: Indice Ichtyofaunique Lacustre (IIL) for natural lakes (Argillier *et al.* 2013) and Indice Ichtyofaunique pour les Retenues (IIR) for reservoirs (Argillier *et al.* 2015). The IIL index is based on total fish abundances and the biomass of omnivorous species with the aim to detect impacts from land cover changes and eutrophication (Argillier *et al.* 2013). The IIL was calibrated at the European scale using 455 natural lakes to allow comparisons between different Water Framework Directive (WFD) member states for the management of eutrophication (Argillier *et al.* 2013). The IIR has been developed following the same purposes (response to land cover and eutrophication level) but was calibrated on 188 French and 20 Czech reservoirs (Miguet *et al.*, 2018). Similarly than IIL, the IIR is a multimetric index based on total fish abundances (total biomass) and feeding preference of fish (number of planktivorous and of piscivorous individuals) stated at the species level (Argillier *et al.* 2015). Then, we used the Indice Phytoplanctonique LACustre (IPLAC) as indicator of phytoplankton communities. IPLAC was based on species composition and total biomass metrics to reflect the trophic status of lentic ecosystems (Laplace-Treytoure & Feret 2016). Finally, we used the Indice Biologique Macrophytique Lacustre (IBML), an indicator

based on macrophyte communities. The IBML is a single-metric indicator based on the sensitivity/tolerance of macrophyte taxa (and their relative abundance) to high trophic level (Boutry et al., 2015). The IPLAC and IBML indicators were developed and calibrated in French lakes and reservoirs.

Fish size spectrum parameters

The fish size spectra were calculated using the normalized abundance size spectrum from individual fish body mass. We chose a binned method following other size spectrum studies in lentic ecosystems (Emmrich et al., 2014; Arranz et al., 2019). Moreover, using a linear binned approach allowed to obtain the full descriptors of size spectrum parameters (slope, elevation and linearity) using a single statistical approach. Although binning methods may perform less than maximum likelihood estimation (MLE) in determining exact slope value, normalized size spectrum is among the methods that most covary with the maximum MLE (Edwards *et al.* 2017). For size spectrum calculations, we initially classified the body mass distribution of individual fish weight into fourteen size classes starting at 1 g and following a geometric series of two. Because of the underestimation of individuals less than 8 cm (equivalent to a mass of 5 g) in multimesh gillnets (CEN 2005), we remove all individuals <4 g (the two first classes) from size spectrum calculations to avoid any biases due to sampling inefficiency (Mehner *et al.* 2016; Sutton & Jones 2020). The maximum number of size classes was defined to maintain a homogenous representativeness of the size classes across all locations (Martínez et al., 2016, Appendix: Table A2). At the end, eight size classes were used ranging from 4-8g to 512-1024g. Then, we calculated one size spectrum per location as the ordinary-least-square linear regression between the \log_2 of each size class midpoint and the \log_2 of the total number of individuals per size class, normalized by bin width. Size spectrum slope was extracted from the linear regression equation, size spectrum elevation was stated as the midpoint height on the y-axis after scaling as a centered intercept to avoid high correlation with slope (Sprules & Barth 2016), and size spectrum linearity was defined as the determination coefficient (R^2) of the linear regression (Sprules & Barth 2016). Thus, we calculated the MLE in each lake fish community using the R package *sizeSpectra* (Edwards *et al.* 2017) and the obtained results through the MLE slope were consistent to the binning size spectrum slopes (Appendix: Table A3).

Environmental drivers of the size spectrum and bioindicators

We used Structural Equation Models (SEM) to create the causal model between each predictor of the size spectrum and main drivers by using *lavaan R* package (Rosseel 2012). SEMs allowed us to test whether the potential effects of all the stressors on the size spectrum in a single statistical analysis. SEMs are composed of a set of linear regressions among inter-correlated variables of several hierarchical levels and specify an estimate of direct, indirect, and total effects (direct + indirect) and are particularly relevant for addressing causality relationships in ecological structure (Pugesek *et al.* 2003). SEMs were initiated by constructing an *a priori* causal model among all potential predictors, which we potentially adjust to maximize the fit indicator values (Santibáñez-Andrade *et al.* 2015; Capmourteres & Anand 2016). We set the climate as an exogenous variable that could influence the water quality degradation or fish invasions. We based our model adjustment on 4 different SEM fit indicators: GFI, CFI, χ^2 and RMSEA (Fan *et al.* 2016). Habitat loss and fish invasion variables were log-transformed to fit graphically a normal distribution. According to our second hypothesis, we also tested the response of bioindicators in the final model and then extracted the normalized estimates of the total effect (direct + indirect) of water quality degradation, habitat loss and fish invasions. At the end, the structure of the final model was appropriate for our dataset with modeling indices indicating excellent model adjustments, even for size spectrum parameters and bioindicators except for IBML model in reservoirs where only three of the four indicators were in accordance to the threshold of good adjustment (Appendix: Table A4; Table A5). Finally, we compared their effect size values to evaluate significative differences between bioindicators and size spectrum.

Results

Spatial variability of size spectrum parameters

Among the 153 lentic ecosystems studied, all size spectrum slopes were negative (mean = -1.54, sd = 0.29, Figure 7a and d). Size spectrum elevations varied from -3.32 to 2.72 (mean = 0.27, sd = 1.19, Figure 7b and e), and linearities from 0.44 to 0.99 (mean = 0.87, sd = 0.11, Fig. 1c and f, see examples in Figure A2). There was no significant difference in size spectrum slopes and linearities between natural lakes and reservoirs (Bilateral Wilcoxon rank sum test (BWRST) = 2339.50, *p*-value = 0.31, BWRST = 2313, *p*-value = 0.27, respectively). Size

spectrum elevations were significantly lower in natural lakes than in reservoirs (BWRST = 3273.50, p -value = 0.01).

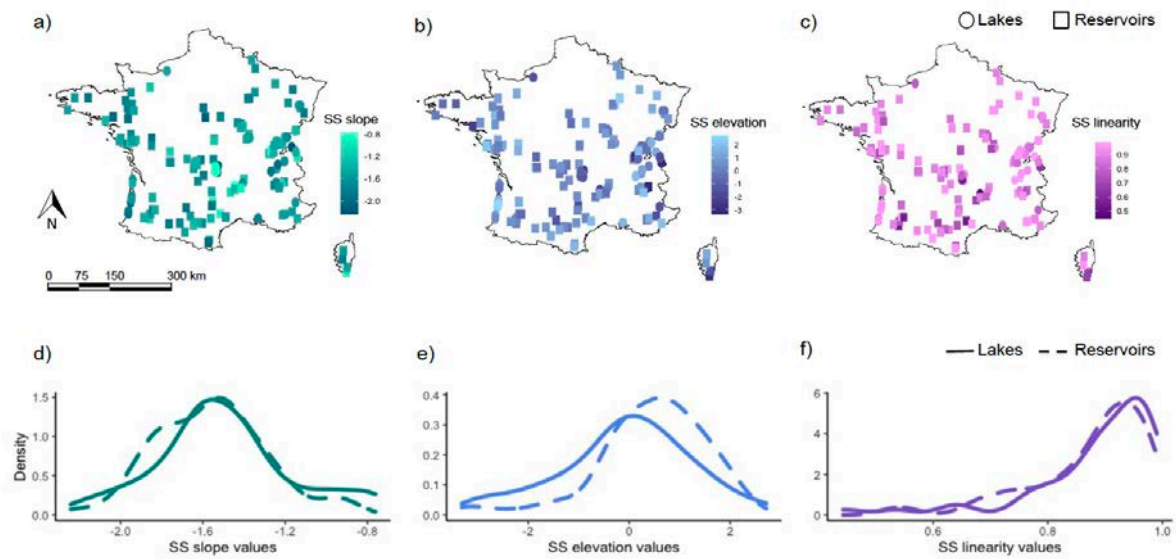


Figure 7. Spatial distribution of size spectrum slope (a), size spectrum elevation (b) and size spectrum linearity (c) in natural lakes (circles) and reservoirs (squares) and density plots for size spectrum slope (d), size spectrum elevation (e) and size spectrum linearity (f) in natural lakes (solid line) and reservoirs (dashed line).

Climate had a stronger effects in natural lakes than in reservoirs, both directly on the size spectrum parameters and indirectly through other stressors (Figure 8). For example, warm climates were associated to higher water quality degradation and higher fish invasion levels (Figure 8). By contrast, warm climates had a negative effect on community composition: more cyprinid species were caught in warmer locations. Size spectrum slopes in natural lakes were directly and negatively affected by climate and habitat loss: fish communities in warmer climatic conditions and more artificialized banks displayed steeper size spectrum slopes (Figure 8a). On the other hand, poor water quality steeped size spectrum slopes in reservoirs with a higher proportion of small-bodied individuals (Figure 8b). Size spectrum elevation and linearity were directly driven by climate and water quality in natural lakes (Figure 8c and e): warm climate favor higher linearities and higher carrying capacities whereas water quality degradation had a negative effect on these two size spectrum parameters. None of the size spectrum parameters were associated to community composition in natural lakes (Figure 8a, c and e) but community composition was the unique driver of both size spectrum elevation and linearity in reservoirs: assemblages dominated by salmonids displayed lower elevation and size spectrum linearity than reservoirs containing assemblages mainly composed of cyprinids (Figure 8d and f).

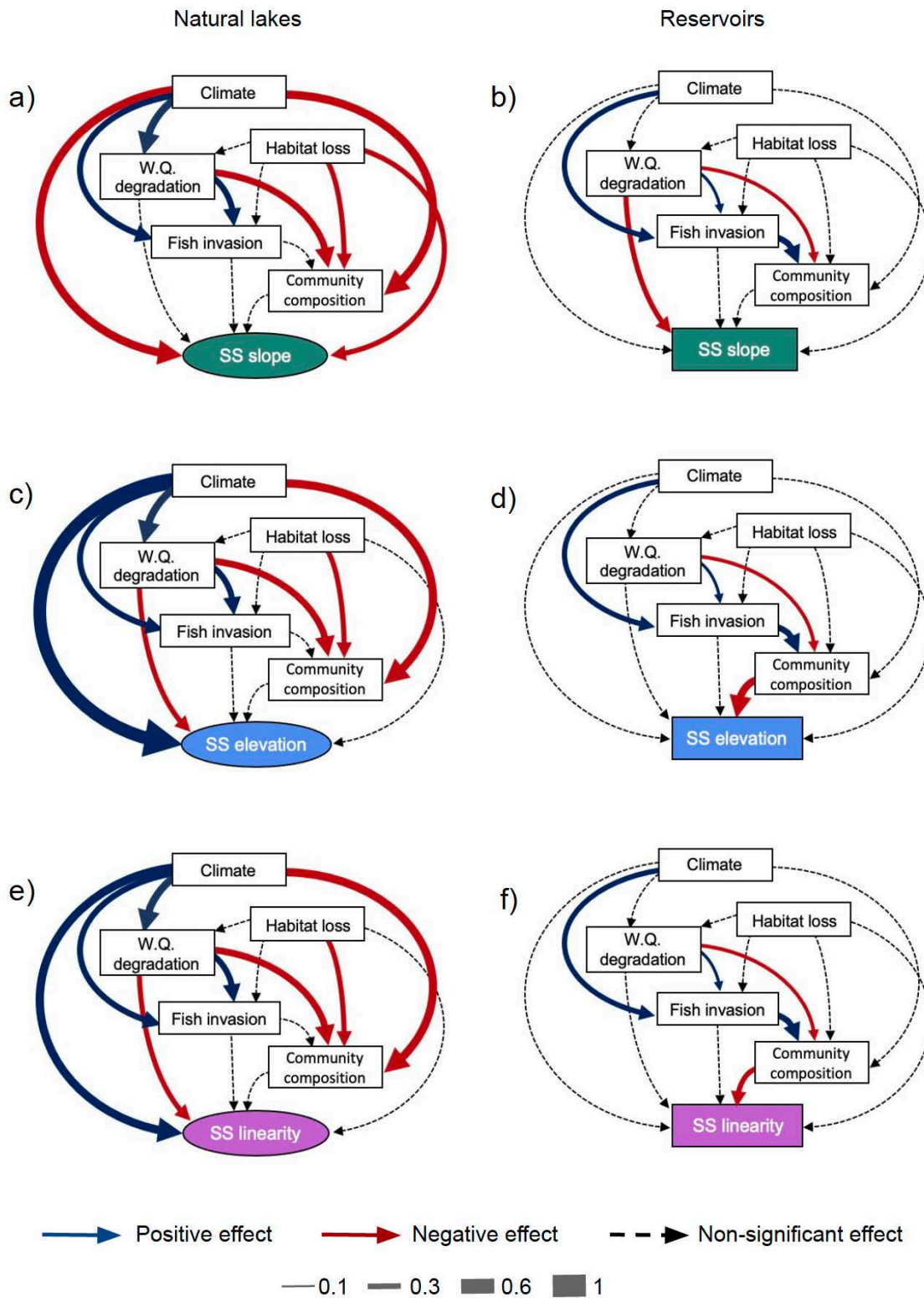


Figure 8. Structural equation models showing the direct and indirect effects of the potential drivers on size spectrum slope (a and b), size spectrum elevation (c and d) and size spectrum linearity (e and f) in natural lakes (left) and reservoirs (right). The thickness of the arrows indicates the magnitude of the significant path coefficients (effect size) and the color indicates the direction of the response (positive in blue or negative in red). Non-significant paths (p -value ≥ 0.05) are represented by a dashed line.

Total effects of stressors on size spectrum parameters and bioindicators

We observed a strong correlation between bioindicators in natural lakes and reservoirs (Appendix: Table A6). Similarly, the size spectrum parameters were highly correlated with each other. The size spectrum elevation was negatively correlated with the fish indicators in lakes and reservoirs (Appendix: Table A6) but in both ecosystem, elevation and fish indicators did not respond to the same drivers (Figure 9), suggesting that the covariation occurring between them was not related to the stressors tested. By contrast, the size spectrum slope was not correlated with the fish indicator or phytoplankton index in the reservoirs but they responded consistently with the negative effect of water quality degradation (Appendix: Table A6, Figure 9). We also observed a common negative response to quality degradation in the size spectrum elevation and IPLAC in natural lakes (Figure 9). The effect of water quality was direct on elevation while IPLAC responded indirectly through changes in fish species assemblages (Figure 9; Appendix: Table A7). Although we did not observe a direct effect of habitat loss on the linearity of the size spectrum in natural lakes (Figure 8e), we observed a total effect of habitat loss on linearity when indirect effects were summed (Figure 9, Appendix: Table A7). Contrary to size spectrum slope and linearity in natural lakes, there was not significant association between habitat loss and bioindicators, both in natural lakes and reservoirs (Figure 9). Finally, IIR and size spectrum linearity responded to fish invasion level in reservoirs. Direct effect was significant for IIR but the combination of indirect effect (via community composition) was required to detect an effect of fish invasion on linearity (Figure 9; Appendix: Table A7).

Discussion

The present study is the first directly comparing community fish size spectrum to common bioindicators used in monitoring programs and demonstrates the added-value of fish size spectrum as a complementary indicator to assess the consequences human-induced stressors in lentic ecosystems. As expected with the first hypothesis, we found a high spatial variability in size spectrum parameters that was driven by changes in environmental conditions in natural lakes and reservoirs. The response of the size spectrum to the three perturbations tested differed between ecosystems: the size spectrum parameters were able to detect the loss of littoral habitat and water quality degradation in natural lakes, while water quality and fish invasion were the most important drivers for assessing changes in size spectrum parameters in reservoirs. Regarding the second objective, we found that fish size spectra were sensitive to the changes

in environmental conditions and these changes differed from those captured by common bioindicators: fish size spectrum responded to littoral habitat loss in natural lakes while common bioindicators were unmodified. Our results suggest that the inclusions of body size distribution can provide complementary information to existing biomonitoring of lentic ecosystems for assessing hydro-morphological alterations.

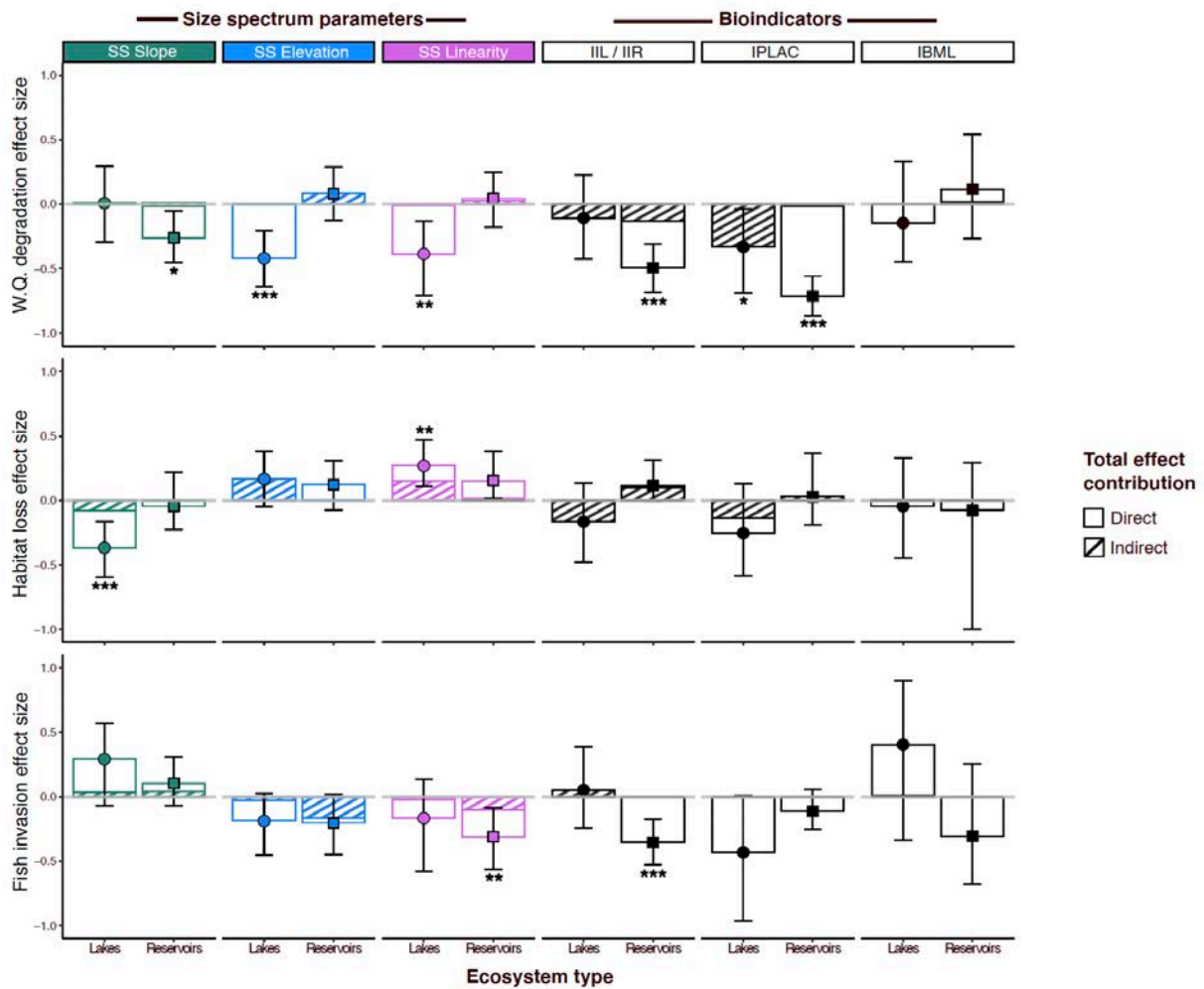


Figure 9. Comparison of the total effects of water quality degradation, habitat loss and fish invasion on the fish size spectrum parameters (size spectrum slope, size spectrum elevation, size spectrum linearity) and the common lentic bioindicators (fish: IIL or IIR, phytoplankton: IPLAC and macrophyte: IBML). Points represent the estimate of the total effect (\pm 95 % confidence intervals) on the normalized size spectrum parameters (left, color symbols) and the normalized bioindicators (right, black symbols) for natural lakes (circles) and for reservoirs (squares). The level of significance is indicated by asterisks (***) < 0.001 , ** < 0.01 and * < 0.05). Further details about bioindicator models are available in Appendix: Figure A3.

Littoral habitat is a key structuring factor of aquatic communities as it provides refuge for juveniles, additional spawning habitats and resource stability for predators (MacRae & Jackson 2001; Tokeshi & Arakaki 2012). In our study, we observed a steeper size spectrum slopes in artificialized littoral habitat in natural lakes, implying a reduction of large-bodied individuals proportion when decreasing habitat complexity. Moreover, we observed an increased linearity when increasing habitat loss across lentic ecosystems. In coral reefs, Rogers *et al.* (2014) found that fish communities had higher linearities in habitat with less structural complexity, partly due to the decrease in the number of small-bodied fish due to increased predation pressure. This response to habitat loss was not observed in the reservoirs and could be explained by higher water level fluctuations (e.g., irrigation, hydropower) that may naturally drive fish behavior to reduce their use of littoral habitat (Hirsch *et al.* 2017; Poikane *et al.* 2020). Thus, studying the body size distribution attests to the importance of littoral habitat for the structure of aquatic communities and would be a relevant tool to quantify directly the effectiveness of restoration measures on fish communities in natural lakes (Ritterbusch *et al.* 2022).

There is an urgent need to rapidly improve the methodological approaches of ecological indicators to cover different facets of community integrity in freshwater ecosystems (Wang *et al.* 2021). An ecological indicator has to (i) condense information about communities for rapid ecological assessment (ii) be low cost effective (iii) be easy to understand and handle for managers and (iv) be responsive independently of study scale for intercalibrate procedures (Pont *et al.* 2007; Pinna *et al.* 2013; Poikane *et al.* 2015). Although French bioindicators were designed to detect eutrophication level in lentic ecosystems, the fish- and macrophyte-indicators did not respond to water quality in natural lakes. This result can be explained by two main reasons: (i) the variables used to reflect trophic state in the development of bioindicators were different (generally total phosphorus concentration alone) and (ii) calibrations were performed on a wider spatial scale than the present study. For example, the IBML responded to trophic state on lakes and reservoirs combined (Boutry *et al.* 2015) and the IIL was calibrated on 455 natural lakes across Europe (including 40 French lakes) covering a wider eutrophic gradient than our study locations (Argillier *et al.* 2013). Size diversity vary less than species composition at large geographic scale but may vary more at the local scale, making it a relevant candidate metric to assess anthropogenic stressors (Basset *et al.* 2004; Solimini *et al.* 2009; Xu *et al.* 2016). Therefore, body size approach appeared as a pertinent tool for comparison across sites, especially to compare fish communities with heterogenous species richness and composition (Logez & Pont 2011).

Although length- and age-based metrics have been described as relevant tools for developing ecological indicators in the WFD framework (CEC, 2000), individual body size is only used for calculating total fish biomass in French bioindicators (i.e. BPUE) (Argillier *et al.*, 2013), underestimating all the ecological insights that could be obtained from this integrative trait. Other European countries already use individual body size for assessment purposes, usually through measurement of deviations from the reference sizes of the most abundant species (Ritterbusch *et al.* 2022). In Estonia, for example, size diversity is used directly as a metric to assess urbanization pressure (Ritterbusch *et al.* 2017). Individual body size is commonly measured in fish community inventory and therefore, size spectrum approach can be used, at no additional costs, in most ongoing biomonitoring programs with an important added-value. Size spectrum could also be integrated for other taxa with size not systematically measured, such as planktonic and benthic invertebrate communities. Indeed, current development of high-throughput imaging techniques for measuring organisms size (Álvarez *et al.* 2011; Vandromme *et al.* 2012; Kitahashi *et al.* 2018) will allow to obtain size spectrum across plant and animal communities (Petchey & Belgrano 2010).

In conclusion, our study represents a quantitative and integrative approach demonstrating the added value of size spectrum to assess anthropogenic stressors in lentic ecosystems. Overall, our work highlights that size spectrum in biomonitoring is reliable, time- and cost-effective and complementary of bioindicators. Integrating size-based approach in biomonitoring should be systematic to improve our understanding of ecosystem response to multiple stressors.

Chapitre 2

Interactive effects of anthropogenic stressors on the temporal changes in size spectrum of lake fish communities

Résumé

Le spectre de taille est une approche puissante pour quantifier les effets des changements environnementaux sur les processus dynamiques dans les communautés d'eau douce, mais notre compréhension de sa stabilité temporelle reste limitée. Nous avons utilisé l'approche du spectre de taille pour étudier les réponses de 137 communautés de poissons lacustres aux changements d'intensité de trois perturbations d'origine anthropique communes (c'est-à-dire les conditions climatiques, la charge en nutriments et les invasions biologiques) sur une période moyenne de 5 ans. Nos résultats ont démontré que (i) l'augmentation de la température estivale a déplacé l'abondance des poissons vers les classes de taille les plus grandes, ce qui a eu pour effet d'aplanir la pente du spectre de taille, (ii) la pente est restée stable malgré les changements dans l'abondance des espèces non-natives, et (iii) les changements dans la concentration de nutriments dépendait du type d'écosystème: l'augmentation de la concentration de phosphore a accentué la pente dans les lacs naturels, alors qu'une réponse opposée a été observée dans les lacs de barrage. L'étude de la variabilité temporelle du spectre de la taille des communautés peut améliorer notre compréhension de la dynamique des poissons d'eau douce à grande échelle spatiale dans le contexte des changements globaux.

Mots-clés: Taille corporelle – Structure des communautés – Réchauffement climatique – Eutrophisation – Poissons lacustres

Ce chapitre est la version originale du manuscrit: Marin, V., Cucherousset, J. & Grenouillet, G (2023). Interactive effects of anthropogenic stressors on the temporal changes in size spectrum of lake fish communities. *Soumis*.

Abstract

The size spectrum is a powerful approach for quantifying the effects of environmental changes on dynamic processes in freshwater communities but our understanding of its temporal stability remains limited. We used the size spectrum approach to investigate the responses of 137 lake fish communities to changes in the intensity of three common anthropogenic stressors (i.e., climatic conditions, nutrient loading and biological invasions) over an average 5-year time period. Our results demonstrated that (i) increasing summer temperature shifted fish abundance toward the largest size classes, resulting in flatter size spectrum slope, (ii) the slope remained stable despite changes in the abundance of non-native species, and (iii) the effect of changes in nutrient loading depended on ecosystem type: increasing phosphorus concentration steepened the slope in natural lakes, while an opposite response was observed in reservoirs. Studying the temporal variability of community size spectrum has the potential to enhance our understanding of freshwater fish dynamics at large spatial scale in the context of rapid global changes.

Keywords: Body size – Community structure – Climate warming – Eutrophication – Lacustrine fish

This chapter is a part of the manuscript: Marin, V., Cucherousset, J. & Grenouillet, G (2023). Interactive effects of anthropogenic stressors on the temporal changes in size spectrum of lake fish communities. *Submitted*.

Introduction

Freshwater ecosystems are subject to multiple anthropogenic stressors, such as global warming, eutrophication, or non-native species introductions (Vörösmarty *et al.* 2010; Dudgeon 2019). Fish communities are particularly sensitive to these stressors and are commonly used as indicators of the ecological status of inland water bodies (Ritterbusch *et al.* 2022). Most fish species have a long lifespan, typically several years (López-López & Sedeño-Díaz, 2015), making them a relevant choice for long-term monitoring of community dynamics (Collingsworth *et al.* 2017; Cabral *et al.* 2022). Moreover, freshwater fish communities cover multiple trophic levels, offering the potential to study not only the direct effects of anthropogenic stressors on species, but also the consequences on trophic interactions in food webs (Sagouis *et al.* 2015; Cazelles *et al.* 2019; Donázar-Aramendía *et al.* 2019). For example, lower proportion of piscivorous fish are commonly observed in eutrophic lakes (Poikane *et al.* 2017), suggesting lower trophic transfer efficiency. Although trophic guilds provide indirect measures of changes in trophic structures, they can provide a relevant and operational framework for improving our understanding of freshwater ecosystem functioning in response to anthropogenic stressors (Pont *et al.* 2006).

An alternative perspective is to consider trophic structure through the biomass pyramid (Trebilco *et al.* 2013). Freshwater fish communities are strongly size-structured (Emmrich *et al.* 2011, 2014; Mehner *et al.* 2016; Brucet *et al.* 2017) as body size is a key ecological trait in communities because it determines how individuals interact with their biotic and abiotic environment (Hildrew *et al.*, 2007). Fish ontogeny is commonly characterized by dietary shifts (Werner & Gilliam 1984) with, for instance, piscivorous species being typically invertivorous during their early life stages and becoming piscivorous when reaching sufficient gap size (Mittelbach & Persson 1998). Predatory fish are less abundant than their prey because of energy loss at each trophic level (Trebilco *et al.* 2013) and, consequently, there is a strong relationship between trophic position and body size. The rate of decrease in fish abundance as a function of body size (hereafter “size spectrum slope” which is roughly linear on double logarithmic axes) is related to food web structure (such as predator abundance), independently of the taxonomic structure of communities (Emmrich *et al.* 2014; Mehner *et al.* 2016).

The fish size spectrum is commonly used to monitor the effects of fisheries activities on marine fish assemblages (Garcia *et al.* 2006). In freshwater ecosystems, fish size spectra has been recently reported to covary with multiple anthropogenic stressors (Benejam *et al.* 2016; Arranz *et al.* 2021; Marin *et al.* 2023). For example, eutrophic lakes generally display lower

abundance of larger fish and steeper fish size spectrum slopes (Chu *et al.* 2016; Arranz *et al.* 2021; Marin *et al.* 2023). Conversely, non-native species are generally larger than native fish species (Blanchet *et al.* 2010a), and induce flatter slopes (Kopf *et al.* 2018; Arranz *et al.* 2021). Finally, natural drivers can also influence the fish size spectrum, such as warmer climates leading to steeper slopes, or larger and more connected ecosystems likely to support larger individuals and to display more resistance to anthropogenic stressors (Blanchet *et al.* 2010b; Emmrich *et al.* 2011; Pusey *et al.* 2020). However, despite accumulating evidence linking the spatial patterns in fish size spectra to biotic and abiotic environmental conditions, the temporal dynamics of fish size spectra in response to anthropogenic stressors in freshwater ecosystems have been overlooked. To our knowledge, only two studies have specifically investigated the temporal variation of the size spectrum in response to environmental changes. Murry & Farrell (2014) demonstrated that the simple effect of change in temperature and nutrients had no effect on the size spectrum slope, which could partly be explained by the interactive effect of other anthropogenic stressors that disrupt the dynamics underlying the size spectrum (Arranz *et al.*, 2023). Therefore, it is crucial to consider multiple anthropogenic stressors and their interactive effects when evaluating the temporal changes in freshwater fish size spectra.

In the present study, we quantified the temporal changes in the fish size spectra of 137 French lakes exposed to different levels of anthropogenic stressors. Our specific objectives were (i) to test fish size spectrum responses to impacts related to changes in summer water temperature, nutrient concentrations, biomass of non-native fish species and their interactive effect, and (ii) to address the role of lake hydro-morphology on the response of fish size spectrum to these specific anthropogenic stressors. More specifically, we expected steeper fish size spectrum slopes with temperature and phosphorus increases, and flatter slopes with increased relative biomass of non-native fish species. We finally expected that increasing connectivity and lake size would result in greater stability in slope (consistency in size abundance) to changes in anthropogenic stressors.

Methods

Study design and fish data

Fish sampling was conducted between 2005 and 2019 as part of the European Water Framework Directive (Argillier *et al.*, 2013). Studied ecosystems included 41 natural lakes and 96 reservoirs. Fish were sampled from June to October using pelagic multi-mesh gillnets set overnight and completed with benthic multi-mesh gillnets when the depth of the lake exceeded

the height of the pelagic nets (CEN 2005). Sampling effort (number of nets, varying from 4 to 81) was determined according to the lake area to obtain standardized catch per unit effort among lakes (CEN 2005). For each lake, we selected two sampling events, on average 5 years apart (Appendix: Figure A4). A total of 449,511 individuals were measured individually or grouped in batches per species when individuals were similar in body length. For these individuals (34.9 % of the total number of fish individuals, primarily juveniles (7 cm on average) from highly abundant species), we randomly assigned body length between the maximum and the minimum of the batch. Individual body mass was then estimated using specific length-weight relationships calculated from the entire database.

Environnemental conditions

We first categorized the lakes into two main groups: natural lakes and reservoirs, considering that fish size structures might exhibit varying responses to anthropogenic stressors in these different ecosystems (Marin *et al.* 2023). Subsequently, natural lakes and reservoirs were characterized by their size (volume ranging from 10^5 to 10^{11} m³) and the number of tributaries (ranging from 0 to 8, representing rivers and streams). Both variables were log-transformed to mitigate the influence of extreme values and improve the normality assumption. For each lake, climate change between two sampling events was quantified for summer temperature (mean temperature from June to August) using daily air temperature data provided by *Météo France* at the national level in a 8 x 8 km grid and then converted into water temperature following Punzet *et al.* (2012) for temperate freshwater ecosystems. To estimate temporal trends in temperature, we fitted a linear model to annual values of summer water temperature and used the slope of the linear regression over the period covering the two fish sampling events and including the two years preceding the first sampling event. Phosphorus concentration change was determined by dividing the difference in total phosphorus concentrations measured for the two sampling events by the time interval of the studied period. Total phosphorus concentration for each sampling event was defined as the average concentration in water column (from two to three water samples, depending on the lake depth) measured during the same season than the fish sampling event. Nutrients data were obtained from the *Naiades database* (<https://naiades.eaufrance.fr>). Finally, change of the relative biomass of non-native to total fish species in the community was determined as the change in the proportion of non-native biomass to total fish biomass (%) between the two sampling events.

Changes in size spectrum

We computed the fish size spectrum for each sampling event using the maximum likelihood estimation (MLE) following the recommendations from Edwards et al. (2017). To minimize sampling bias associated with the smallest size classes using standardized multi-mesh gillnets (Mehner *et al.* 2016), we only considered fish individuals with a body size greater than 4 g. This resulted in the exclusion of approximately half number of individual lengths estimated from batches (see section *Study design and fish data* above). The MLE was computed using the slope of the function that defines the probability function for finding a body mass m between the minimum and maximum size at each location. The equation used to determine the negative log-likelihood for the power-law distribution was taken from the sizeSpectra package (i.e. negLL.PLB function by Edwards 2019). As the non-linear method does not allow to detect whether the changes in slope are related to increases or decreases in abundance among the different size classes, we computed abundance variation rates by size class for each site following the empirical background of binned size spectrum (Arranz et al., 2023). We classified all body masses into 9 size classes following a geometric series of 2 (1st: 4-8g, 2nd: 8-16g, ... , 9th: 1024g and more) and calculated the variation in abundances between the first (t1) and the second (t2) sampling event for each class as:

$$\text{Abundance variation rate} = \frac{\log_2(\text{Fish Abundance}_{t2}) - \log_2(\text{Fish Abundance}_{t1})}{\log_2(\text{Fish Abundance}_{t1})}$$

Data analyses

First, the magnitude of anthropogenic stressors and fish size spectrum slope changes was quantified by comparing the changes in each parameter to the null expectation of 0 change using the bilateral Student test. Then, the effects of anthropogenic stressors on slope changes were tested using linear mixed models using the *LmerTest* R-package (version 3.1-3; Kuznetsova et al., 2017). Because surveys were conducted between May and October and recruitment dynamic may have an important effect on fish sampling (Miguet et al., 2018), we first used the seasonal trends of the sampling events as random factor with 3 possible combinations (same season, summer for the first sampling event and autumn for the second, autumn for the first sampling event and summer for the second). Second, the time interval (in years) between the two sampling events was categorized into 3 factors (short: 2-4 years, medium: 5-7 years, and long: > 7years) as a random effect in our analyses to account for any potential bias related to

this variability in the sampling design. Finally, we used the year of the first sampling event as a third random effect, categorized in three time periods (2005-2007, 2008-2010, >2010). Full models including single interactions between all anthropogenic stressors and hydro-morphological variables were built with all predictors. There was few evidence for multi-collinearity among all initial predictors with all variance inflation factors being lower than 5. We then performed a backward selection, prioritizing the following order: (i) random effects, (ii) interactive terms. The selection process stopped when all interactions remained significant (p -value < 0.05). Ultimately, only the year of the first sampling event exhibited a significant effect and was included as a random factor in the final model (see more details for the selection process in Appendix: Table A8), representing approximately half of the variance explained by the fixed terms (marginal $R^2 = 0.103$, conditional $R^2 = 0.190$).

Results

Across all lakes, summer water temperature increased by $0.07^\circ\text{C}\cdot\text{year}^{-1}$ ($t = 6.510$, p -value < 0.001). Although the majority of locations showed an increase in mean summer temperature, several locations displayed decreasing temperature (Figure 10a). Total phosphorous concentrations showed an overall decrease by $-1.276 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ (Figure 10b, $t = -2.458$, p -value = 0.015). Finally, changes in biomass of non-native fish species varied mostly between -10 and +10 $\%\cdot\text{year}^{-1}$, with no significant overall change over the studied period (Figure 10c, $t = -1.691$ p -value = 0.093).

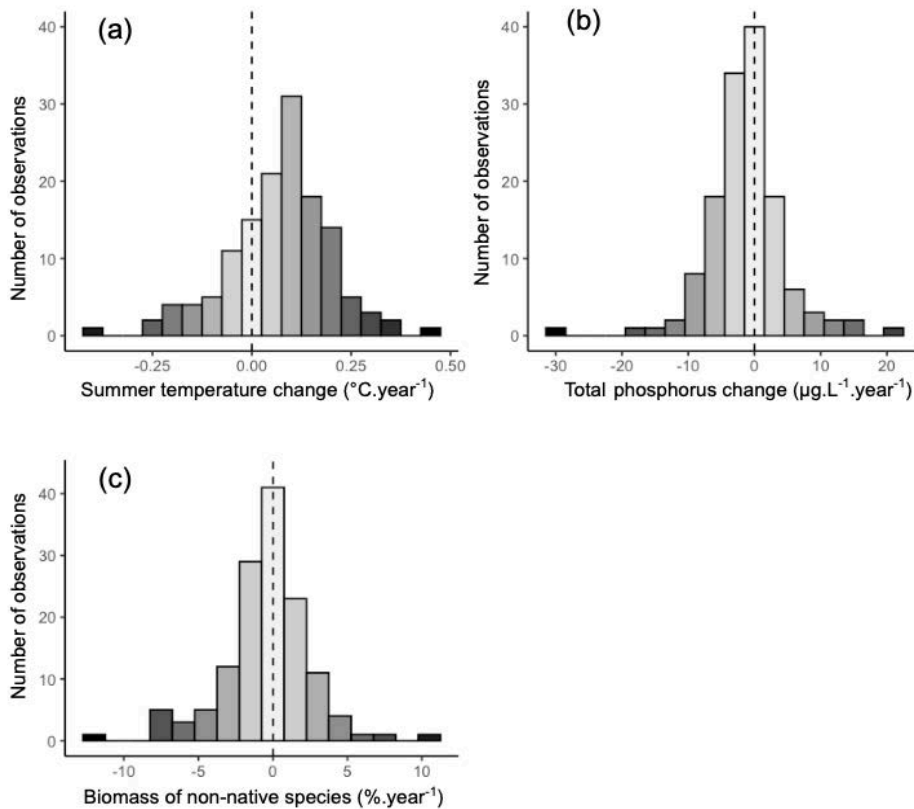


Figure 10. Distribution of the temporal changes in (a) summer temperature, (b) total phosphorus concentration and (c) fish invasion between the two fish sampling events in the studied lakes, $n = 137$.

The fish size spectrum slopes were all negative, ranging from -2.489 to -0.714 and from -2.743 to -0.544 for the first and second sampling event, respectively. Slopes did not differ between the two samplings (paired Student t-test: $t = 0.806$, $p = 0.421$) and did not show geographical patterns in their temporal changes (Figure 11a, Appendix: Figure A5). Slopes changes varied from $-0.254.\text{year}^{-1}$ to $+0.175.\text{year}^{-1}$ with an average variation that did not differ from zero ($t = -1.034$, $p\text{-value} = 0.303$, Figure 11b). An increase in slope indicated both a decrease in the abundance of the smallest fish (between 4 and 32g) and an increase in the abundance of the largest fish (between 128 and 1024g). Conversely, a decrease in slope reflected a shift in abundance towards smaller body sizes and lower predator abundance (Figure 12, Appendix: Figure A6).

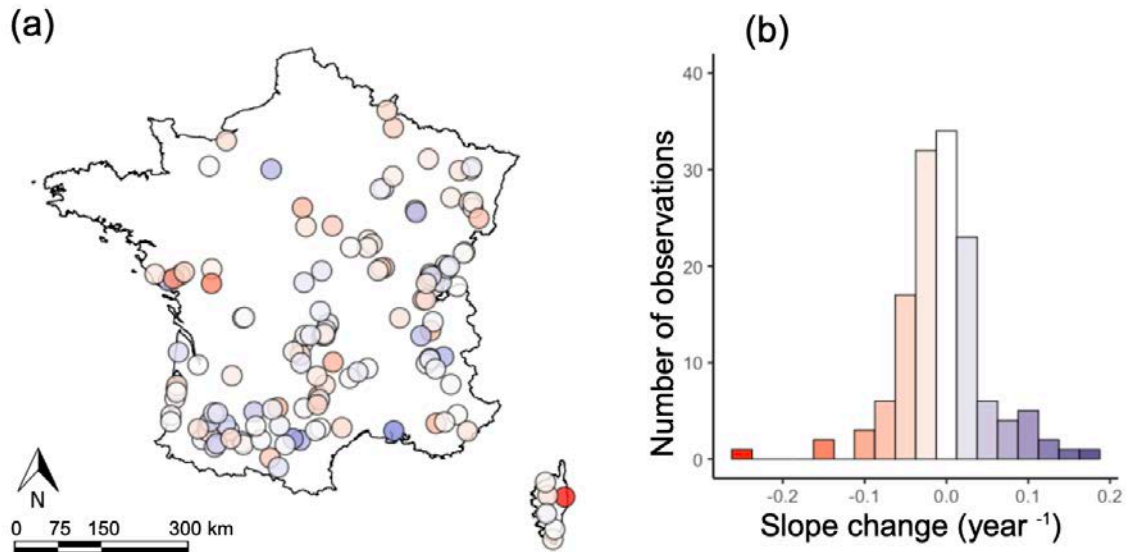


Figure 11. Spatial distribution (a) and (b) relative frequencies of temporal changes in fish size spectrum slopes across France ($n = 137$).

Regarding potential drivers of changes in slope, we identified two significant factors explaining the variance in slope changes (Table 1). First, we observed a positive effect of increasing mean summer temperature, which resulted in flatter slopes in lakes experiencing warming, while a decrease in summer temperature led to steeper slopes. (Table 1, Figure 13a). Second, we found a two-way interaction between lake type (natural or reservoir) and changes in total phosphorus concentrations (Table 1). Specifically, increasing total phosphorus concentrations led to steeper slopes in natural lakes, while it resulted in flatter slopes in reservoirs (Figure 13b). Finally, we did not observe any significant effects of changes in biomass of non-native fish species, lake size and lake connectivity on slope changes.

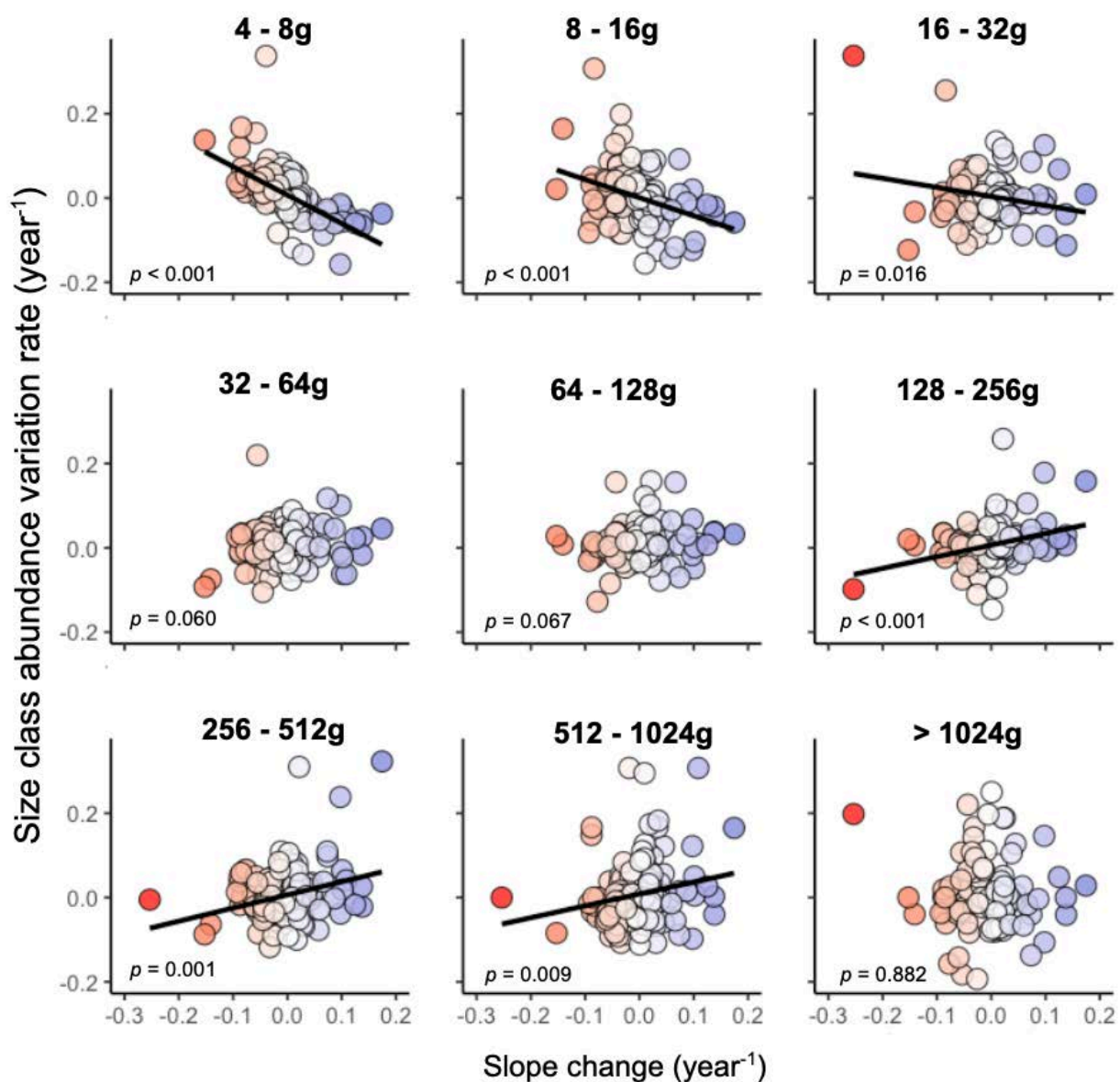


Figure 12. Relationships between abundance variation rate (\log_2 abundances) per size classes and changes in the slope of the fish size spectrum. There was a negative correlation between the increase in the smallest size classes (4-8g, 8-16g and 16-32g) and the increase in the slope of the size spectrum (Pearson p -value < 0.05 , and a positive correlation between the abundance of the largest size classes (128-256g, 256-512g and 512-1024g), except for the class representing individuals over 1024g.

Table 1. Effects of environmental drivers on changes in fish size spectrum slope.

Driver	Estimate	F-value	<i>p</i> -value
Summer temperature change	0.104	6.726	0.011
Total phosphorus change	-0.004	1.205	0.274
Biomass of non-native species	-0.069	0.188	0.665
Lake type _{Reservoir}	-0.014	1.437	0.233
Lake size	0.001	0.143	0.706
Lake connectivity	-0.015	1.564	0.213
Lake type _{Reservoir} : Total phosphorus change	0.005	6.512	0.012

Note: Only fixed terms (drivers) from the final model after backward selection are displayed. Significant *p*-values (< 0.05) are indicated in bold.

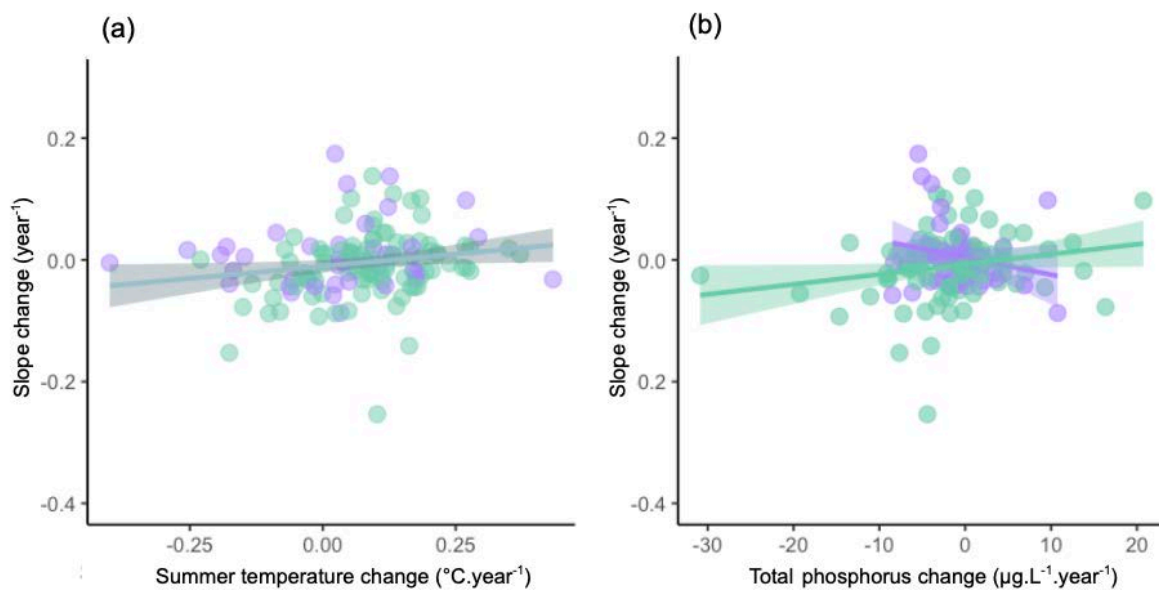


Figure 13. Effects of changes in (a) summer temperature changes on fish size spectrum slopes among natural lakes (purple) and reservoirs (green) combined and (b) total phosphorus concentration on temporal changes in fish size spectrum slope in natural lakes and reservoirs.

Discussion

In this study, we aimed to assess the effects of anthropogenic stressors on temporal changes in lake fish size spectra. Consistent with our first hypothesis, we observed significant effects of anthropogenic stressors on variation of fish size spectrum slope. However, some of these responses differed from the results observed in previous studies. We expected that increasing

total phosphorus concentrations would lead to steeper slopes in both natural lakes and reservoirs. Surprisingly, we found this effect only in natural lakes, while reservoirs exhibited an opposite response. Contrary to our expectations, we did not observe a positive effect of increasing proportion of non-native species on the slope. Interestingly, our study revealed a positive effect of increased water temperature on the slope. Lakes experiencing higher summer temperature showed a concurrent increase in the proportion of large fish, resulting in flatter slopes. Regarding our second hypothesis, lake size and connectivity criteria did not significantly affect slope variation but lake type (natural lake or reservoir) played a crucial role in modulating the responses of slope to increasing total phosphorus concentrations.

Changes in fish size structure over time are an inherent component of community dynamics (Broadway *et al.* 2015; Datta & Blanchard 2016). Stability in size spectrum implies that (i) the loss of organisms from certain size classes is continuously compensated for or (ii) the gain of organisms from certain classes are rapidly shifted to higher classes via recruitment or predation (Murry & Farrell 2014). The size structure of French lake fish communities displayed a high level of stability in response to changes in proportion of non-native species as their expansion or decline did not have an effect on size spectrum slope variation. Yet, non-native biomass represented non negligible changes in fish communities, fluctuating up to more than 10 % per year but with no clear pattern among lakes (Figure 10c). Invasions by non-native species represent a major interest for aquatic ecologists, especially considering that fish are among the most widely introduced aquatic animals in the world (Gozlan *et al.* 2010). While the establishment of non-native fish species can have substantial impacts on biodiversity patterns, there is evidence suggesting that these non-native species can act as substitutes for lost native fish species in the face of increased anthropogenic stressors, occupying vacant niches (Leprieur *et al.* 2009; Milardi *et al.* 2018, 2022) and potentially regressing when local anthropogenic stressors diminish (Kanehl *et al.*, 1997; Marchetti & Moyle, 2001; Scopettone *et al.*, 2005). These observations underline the importance of considering community dynamics when evaluating and predicting the severity of global changes on freshwater aquatic ecosystems.

Although the size spectrum is a relatively simple approach, it can address key changes in the organization of complex ecological communities including biological interactions (Brose *et al.* 2017). Following Bergmann's rule, we would expect larger individuals to be rarer with increasing temperature, as (i) their metabolic demands are exacerbated (ii) energy is further dissipated at each trophic level and (iii) juvenile life-stages of piscivorous species would be in strong feeding competition with their adult life-stage prey (whose abundance would increase in

response to reduced predation pressure) (Jeppesen et al., 2014). Although these thermal responses at the community level are well established in lakes (Jeppesen *et al.* 2014), we did not consistently observe a decrease in slope with increasing temperature. O’Gorman *et al.* (2017) had proposed that predators could compensate for their energy loss by increasing predation pressure if temperature increases were within their thermal tolerance, and can therefore result in flatter slopes. Similarly, Arranz et al. (2023) recently observed a positive effect of global warming on annual trends of fish size spectrum slopes in French streams but only on sites impacted by human activities. This could be explained by higher resource availability due to organic inputs which can counteract the negative effect of increasing temperature on the basal metabolism (O’Gorman *et al.* 2017), and suggest the importance of considering all human pressures (and their interactive effects) when evaluating temporal changes in freshwater fish communities.

In addition to global warming and the introduction of non-native species, human alterations to freshwater systems also include stressors associated with agricultural and domestic drainage, leading to increased nutrient concentrations. Although phosphorus concentrations generally decreased over time, some lakes showed a strong increase (up to +10 µg/L per year), which could lead to a shift from oligotrophic to mesotrophic or even eutrophic status in a few years (Nürnberg 1996). The consequences of high nutrient inputs on body size are complex and can occur at several levels of biological organization. First, one of the most serious being the decrease in oxygen concentration which affects the physiology of fish (Dybas 2005). This can result in increased mortality and stunted growth of individuals, leading to the accumulation of individual organisms in smaller size classes and steeper size spectrum slopes (Scavia *et al.* 2014), as we observed in natural lakes. Furthermore, the negative effect of increased phosphorus concentrations on the slope may be attributed to shifts in fish assemblages toward more tolerant species characterized by smaller size and fast reproductive strategies such as common bleak (*Alburnus alburnus*: Arranz *et al.*, 2021), whose average sizes in European lakes fit with the increased size classes in our study (van Dorst *et al.* 2022). We can also suggest that increased nutrients have increased the abundance of lower trophic levels, but our temporal scale does not permit measuring the biomass transfer on higher trophic levels and associated size classes, as trophic levels in lakes can require several years to reach biomass equilibrium (Sabel *et al.* 2020). Finally, although increased nutrients can enhance basal resources and increase food chain length (Vander Zanden *et al.* 1999; Doi *et al.* 2009) and therefore size spectrum slope, increased lake productivity is generally associated with a decrease in water

clarity, which can adversely affect visual feeder predator species (Bernes *et al.* 2015; Kokkonen *et al.* 2019). Consequently, studying body size from the individual to the community level provides a unique opportunity to link the physiological responses of organisms and their implications for ecosystem functioning in aquatic ecosystems (Ohlberger 2013; Lindmark *et al.* 2019), but future studies should focus on the specific ecological mechanisms inducing these changes to increase our ability to predict size structure over time.

Predicting pattern of community assemblage and ecosystem functioning in response to anthropogenic stressors and their interaction is a crucial challenge for ecologists (Klesse *et al.*, 2020). Large environmental gradients, such as climate, have been extensively studied and widely acknowledged as major drivers that explain the spatial patterns of freshwater fish community assemblages due to their influence on various aspects of fish life history (Padial *et al.*, 2014). Although species range shifts in response to future environmental conditions seems obvious for organisms that are able to track rapid environmental changes (Blois *et al.* 2013), the low dispersal capacities of inland fish communities raise serious questions about their future in the face of global changes (Griffiths 2006; Xu *et al.* 2022). Therefore, we must identify the wide range of possible trajectories that natural communities are likely to show in the face of anthropogenic stressors. Temporal approaches are an undeniable asset for identifying the mechanisms that allow communities to persist locally in the face of changes to complement space-for-time substitution approaches and avoid “ecological surprises” as all organisms (or species) may not respond with the same strength or synchronously in time (Meerhoff *et al.* 2012). In France, for instance, it has been observed that large fish individuals tend to be less abundant in natural lakes associated with warmer climates or highly eutrophic reservoirs (Marin *et al.* 2023), but we showed here that a concomitant increase in those drivers led to a surprising recruitment in largest size classes over 5 years. Therefore, we argue that the assessment of the fish size spectrum should be routinely incorporated to enhance our understanding of freshwater community trajectories and assist managers in accurately measuring the effects of their actions (Broadway *et al.*, 2015).

In conclusion, anthropogenic stressors can induce fundamental changes in community size structure and food web properties, with possible severe consequences on ecosystem functioning. This study is the first to date to investigate the temporal variability of the lake fish size spectrum and its relationship with interactive effects of anthropogenic stressors. The size spectrum provides a valuable approach for monitoring temporal changes in size-structured communities and detecting trophic changes. Furthermore, the size spectrum could be a useful

tool for anticipating the responses of freshwater ecosystems to global changes, thereby enhancing our understanding of fish community dynamics and improving our assessment of the current and future impacts of human activities on freshwater ecosystems.

Chapitre 3

Biological invasions disrupt the relationship between size spectrum and energy flux in freshwater food webs

Résumé

Le spectre de taille, qui décrit la relation entre l'abondance (ou la biomasse) et la taille corporelle, est une approche non taxonomique qui peut fournir des informations sur les flux d'énergie entre les niveaux trophiques. Cependant, les perturbations d'origine anthropique peuvent altérer la relation entre la taille corporelle et la position trophique, ainsi que la capacité du spectre de taille à refléter les flux d'énergie au sein des réseaux alimentaires. Dans cette étude, nous avons utilisé l'analyse des isotopes stables et des données sur la taille de 25 communautés de poissons de lacs de gravière pour étudier la relation entre le spectre de taille et la structure du réseau alimentaire, caractérisée en utilisant la relation entre le niveau trophique et la taille corporelle comme indicateur du rapport de masse prédateur-proie (PPMR). Alors qu'aucun effet significatif n'a été observé pour l'eutrophisation, nos résultats ont révélé un effet interactif significatif entre le PPMR et le niveau d'invasion biologique pour expliquer les changements dans le spectre de taille. Dans les lacs présentant de faibles niveaux d'invasions biologiques, les pentes abruptes du spectre de taille étaient associées à une PPMR élevée, tandis que dans les lacs présentant des niveaux élevés d'invasions biologiques, l'effet inverse a été observé. Ce résultat a été attribué à des préférences alimentaires différentes entre les espèces natives et non-natives: les petites espèces non-natives présentaient des positions trophiques plus élevées que les petites espèces natives, tandis que les grandes espèces non-natives présentaient des positions trophiques plus faibles que les grandes espèces natives. Compte tenu des multiples perturbations qui s'exercent sur les écosystèmes d'eau douce et qui peuvent modifier les patrons de taille corporelle et les interactions proies-prédateurs, nos résultats indiquent que le lien entre la structure de la taille de la communauté et les flux d'énergie au sein des réseaux trophiques pourrait être imprécis. Les études futures devraient interpréter avec précaution les implications des changements dans la structure de taille envers le fonctionnement des écosystèmes.

Mots-clés: Assemblage des communautés de poissons - Distribution de la taille corporelle - Transfert d'énergie - Analyse des isotopes stables - Position trophique - Rapport de masse prédateur-proie

Ce chapitre est tiré du manuscrit: Marin, V., Grenouillet, G., Arranz, I., & Cucherousset, J. (2023). Biological invasions disrupt the relationship between size spectrum and energy flux in freshwater food webs. *En prep.*

Abstract

The size spectrum, which defines the relationship between abundance (or biomass) and body size, is an ataxic approach that can provide insights into the energy fluxes across trophic levels. However, human-induced perturbations can alter the relationship between body size and trophic position, as well as the ability of size spectrum to track energy fluxes within food webs. In this study, we used stable isotope analyses and body size data from fish communities in 25 gravel pit lakes to investigate the relationship between the size spectrum and food web structure, characterized using the slope of the trophic level-body size relationship as a proxy for predator-prey mass ratio (i.e., PPMR). While no significant effect was observed for eutrophication, our results revealed a significant interactive effect between PPMR and the level of biological invasion in explaining changes in the size spectrum. In lakes with low levels of biological invasions, steep size spectrum slopes were associated with high PPMR, while in lakes with high levels of biological invasions, the opposite effect was observed. This phenomenon was likely attributed to differing trophic strategies between native and non-native species: small non-native species exhibited higher trophic positions than small native species, while large non-native species had lower trophic positions than large native species. Considering the multiple pressures impacting freshwater ecosystems, which can alter body size patterns and predator-prey relationships, our findings indicate that the linkage between community size structure and energy fluxes within food webs could be blurred. Future studies should carefully interpret the implications of changes in size structure for ecosystem functioning.

Keywords: Fish assemblage – Body size distribution – Energy transfer – Stable isotope analysis – Trophic position – Predator prey mass ratio

This chapter is a part of the manuscript: Marin, V., Grenouillet, G., Arranz, I., & Cucherousset, J. (2023). Biological invasions disrupt the relationship between size spectrum and energy flux in freshwater food webs. *In prep.*

Introduction

Body size is a fundamental attribute of organisms that co-varies with many biological traits (Pianka 1970; Brown *et al.* 2004) and shapes how organisms interact with their environmental context (Woodward *et al.* 2005; Hildrew *et al.* 2007). For instance, numerous empirical studies in aquatic ecosystems have demonstrated that individual body size is a better predictor of the trophic position than species information (Jennings *et al.* 2001; Al-Habsi *et al.* 2008; Soler *et al.* 2016). This is because in many aquatic organisms, size constraints, such as the size of the gap through which predators can swallow their prey (Hairston, & Hairston, 1993; Wainwright & Richard 1995), play a significant role. As a result, aquatic food webs tend to be strongly size-structured, with a generally observed positive relationship between body size and trophic position in both marine and freshwater ecosystems (Nakazawa *et al.* 2010; Romanuk *et al.* 2011; Potapov *et al.* 2019a).

Community size spectrum, i.e. the relationship between the abundance (or biomass) of organisms and their body size, theoretically reflect key attributes of food webs, including carrying capacity, predator-prey dynamics, or recruitment processes (Trebilco *et al.* 2013; Brose *et al.* 2017). Recently, the size spectrum approach has been successfully used to quantify the responses of food webs to perturbations in both marine (e.g., climate change or fishing exploitation; Rochet & Benoît 2012; Rogers *et al.* 2014; Heneghan *et al.* 2019) and freshwater ecosystems (e.g., eutrophication, hydro-morphological alterations, or non-native species introduction; Murry & Farrell 2014; Arranz *et al.* 2021; Marin *et al.* 2023). For instance, flatter size spectrum slopes are generally observed in highly invaded communities due to an increasing proportion of larger non-native individuals in the community (Kopf *et al.* 2018; Arranz *et al.* 2021b). In contrast, eutrophication or hydro-morphological alterations have been reported to induce steeper slopes by increasing the recruitment of a greater number of small individuals (Arranz *et al.* 2021; Marin *et al.* 2023). However, it remains unclear how variations in the size spectrum translate into changes in predator-prey interactions and food webs (Mehner *et al.* 2018).

The development of tools such as stable isotope analysis now represents a significant opportunity to quantify energy fluxes in food webs (Jennings *et al.* 2002b, 2008; Hertz *et al.* 2014). The abundance of $\delta^{15}\text{N}$ reflects the trophic position of individuals and incorporates differences in diet assimilated over time (Post 2002), enabling the quantification of food web properties such as the Predator-Prey Mass Ratio (PPMR), which is directly linked to energy fluxes. High PPMR (predators much bigger than their prey) may decrease trophic transfer

efficiency and food chain length (Jennings *et al.* 2002b; Barnes *et al.* 2010), and can therefore have implications on the size spectrum slope. Although studying the relationship between trophic position and the size spectrum could help directly link size-based approaches to energy fluxes in aquatic food webs (Hertz *et al.* 2014), only one recent study has specifically addressed the PPMR with isotope data to compare with size spectrum variation (Coghlan *et al.* 2022). In this study, authors observed that increasing temperature affected the relationship between PPMR and the slope of the size spectrum, suggesting the existence of confounding factors, such as global changes, that can blur the implication of body size in predator prey interactions. Interestingly, Trebilco *et al.* (2013) previously identified the potential context-dependence of the community size spectrum slope in translating food web structure and energy fluxes, as well as the influence of environmental conditions and anthropogenic stressors on this relationship. In the current context of multiple human-induced perturbations affecting aquatic ecosystems, empirical assessments of the relationship between the size spectrum and food web structure across other anthropogenic stressors are therefore needed.

Freshwater ecosystems are currently the ecosystems most exposed to anthropogenic stressors (Vörösmarty *et al.* 2010; Dudgeon 2019; Reid *et al.* 2019). In this study, we investigated whether anthropogenic stressors alter the relationship between size spectra and trophic structure in fish communities. Using a set of 25 gravel pit lakes with similar climatic condition but displaying strong gradients of eutrophication and biological invasion, we assessed the PPMR using stable isotope analyses. We hypothesized that the relationship between PPMR and size spectrum slope would differ depending on the levels of eutrophication and biological invasions, both of which can disrupt size-based interactions, and therefore complicate the interpretation of what the size spectrum can reveal about the food web (Trebilco *et al.* 2013).

Methods

Study sites and fish data

The study was conducted in 25 gravel pit lakes located in the Garonne floodplain, distributed from a maximum of 60 km apart and disconnected from the river network (Alp *et al.* 2016; Zhao *et al.* 2016; Jackson *et al.* 2017). Fish communities were sampled once in each lake, using a combination of gillnetting and electrofishing to encompass habitat variability within each lake. Sampling was performed at the end of the growing season, from mid-September to mid-October, and each lake was sampled between 2014 and 2022. Gillnetting was performed using 6 to 8 nets in the pelagic and littoral zones of the lakes, with the number of nets determined by

lake area. Gillnetting started at sunrise (approx. 7:00 am) with a duration of two hours per net. A wide range of mesh sizes was used to ensure coverage of fish size distributions among species (see details in Zhao *et al.* 2016, 2019). Electrofishing was performed in the early afternoon from a small boat, using a Point Abundance Sampling by Electrofishing (PASE) approach to sample the littoral habitat of each lake (Cucherousset *et al.* 2006). In each lake, a total of 25 PASE locations, spaced at least 20 m apart, were done (Zhao *et al.* 2016). Fish sampled were identified to species (except for *Blicca bjoerkna* and *Abramis brama*, which were pooled together as bream sp.) and measured for body length (mm). Individual body mass (g) was then estimated using body length-mass relationships from Zhao *et al.* (2019). In total, 10,099 individuals belonging to 23 species were sampled. Individual fish with an estimated body mass < 1 g were excluded from the analyses due to the limited sampling efficiency for smaller individuals. This exclusion accounted for approximately 25 % of the total fish sampled, with 80 % of them being mosquitofish (*Gambusia affinis*) with body lengths < 35 mm. The estimated body mass ranged from 1 to 31,625 g (mean = 112 g, sd = 741 g). See details of species identities and occurrences in Table A9.

Anthropogenic stressors

The eutrophication level of each lake was assessed using the original Trophic State Index (TSI; Carlson, 1977), calculated based on three environmental variables (i.e., Secchi depth, chlorophyll *a* concentration and total phosphorus concentration) measured at 3 locations in the water column following Zhao *et al.* (2016). Across all gravel pit lakes, Secchi depth ranged from 15 to 242 cm, chlorophyll *a* concentration ranged from 1 to 128 $\mu\text{g.L}^{-1}$, and total phosphorus concentration ranged from 13 to 157 $\mu\text{g.L}^{-1}$. The calculated TSI values varied from 45 to 78, indicating a strong eutrophication gradient ranging from mesotrophic to hypereutrophic lakes (Carlson 2007). Furthermore, the level of biological invasion was estimated by determining the relative biomass (%) of non-native individuals within the community. Species status (native or non-native) was defined at the national scale following Keith *et al.* (2011). The proportion of biomass composed of non-native individuals ranged from 0 to 97 %.

Size spectrum

The fish size spectrum in each lake was fitted using a binned method at a log-log space, following the long-standing principles of size spectrum theory (Sprules & Barth 2016). All

individual body masses were categorized into 15 classes, based on a geometric series of 2 (1st: 1-2 g, 2nd: 2-4 g, ... , 15th: >16,384 g; Mehner *et al.* 2016). We then calculated the variation rate (exponent b) in abundances across size classes (\log_2 of normalized abundance) (Emmrich *et al.* 2014; Arranz *et al.* 2021; Marin *et al.* 2023). The normalization of abundances was achieved by dividing fish abundance per size class by the width of each size class (Sprules & Barth 2016). To ensure the reliability of the linear approach in predicting community size structure, we also extracted the coefficient of determination (R^2) of each linear regression. Additionally, following the recommendations of Edwards *et al.* (2017), we calculated the non-linear size spectrum using Maximum Likelihood Estimations (MLEs) based on the negative log-likelihood for the power-law distribution in the *sizeSpectra* package (negLL.PLB function, Edwards, 2019). Notably, the exponent b obtained through the MLE approach exhibited a strong correlation with those obtained using the binned method (Pearson correlation, $r = 0.78$, p -value < 0.001). We found qualitatively similar results from both the binned and MLE approaches (Table 2 and Appendix: Table A10).

PPMR

PPMR was quantified using stable nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) analyses to estimate the trophic position of each fish (Jennings *et al.* 2002b; Hertz *et al.* 2014; Reum *et al.* 2020). During the sampling process, fish fin clips were collected to cover the entire range of body sizes for each species in each lake (Zhao *et al.* 2019). In total, 1,079 individual fish were analyzed, with an average of 7 (± 2 sd) individuals per species per lake. Half of the species were non-native (9 native and 9 non-native). Among the non-native species, 3 were piscivorous (largemouth bass *Micropterus salmoides*, pikeperch *Sander lucioperca* and European catfish *Silurus glanis*), while 6 were non-piscivores (mosquitofish *Gambusia affinis*, ruffe *Gymnocephalus cernua*, pumpkinseed *Lepomis gibbosus*, black bullhead *Ameiurus melas*, gibel carp *Carassius gibelio* and the common carp *Cyprinus carpio*). In contrast, only two native species were piscivorous (Northern pike *Esox lucius* and European perch *Perca fluviatilis*), while the 7 others were non-piscivorous cyprinid species (bleak *Alburnus alburnus*, chub *Squalius cephalus*, roach *Rutilus rutilus*, rudd *Scardinius erythrophthalmus*, tench *Tinca tinca*, and two breams species *Abramis brama* and *Blicca bjoerkna*). To estimate the trophic position of fish, benthic invertebrates (primary consumers) were also collected in both littoral and pelagic habitats in each lake (Jackson *et al.* 2017). These included bivalvia (*Corbicula fluminea* or *Dreissena polymorpha*), gastropods (*Physa* sp.), or insect larvae (mayfly baetidae) that were collected at three different locations in

the littoral or pelagic zones of the lakes, with a minimum of 3 replicates per taxon. For insects, the entire body was used for stable isotope analyses, whereas only the foot muscle was analyzed for mollusks (Evangelista *et al.* 2019). The samples were dried and ground into a homogeneous powder for subsequent stable isotope analyzes at the Cornell Isotope Laboratory (COIL). Nitrogen stable isotope values were then used to calculate the trophic position of each fish (TP_{fish}) following Post (2002):

$$TP_{\text{fish}} = 2 + (\delta^{15}\text{N}_{\text{fish}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}) / 3.4$$

where 2 is the trophic position of the primary consumers (benthic invertebrates), $\delta^{15}\text{N}_{\text{fish}}$ is the nitrogen isotope ratio of fish, $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ is the $\delta^{15}\text{N}$ value of invertebrates (mean of insects and molluscs), and 3.4 is the fractionation factor between trophic levels (Post, 2002). TP_{fish} were then categorized and averaged into 15 size classes, matching the same size classes used for the size spectrum (\log_2 of body mass). We used the slope (b) describing the rate of trophic position change with size class as a proxy for PPMR (hereafter $PPMR_b$), as equation proposed by Hertz *et al.* (2014) to translate $PPMR_b$ into PPMR ($PPMR = 2^{1/PPMR_b}$) is not applicable for the negative values we observed. Consequently, high $PPMR_b$ values indicated low PPMR (where trophic position increased rapidly with body size), while low $PPMR_b$ reflected high PPMR (where trophic position increased slowly with body size).

Statistical analyses

First, we tested the potential interaction of TSI and biological invasion with $PPMR_b$ on the size spectrum slope using a linear mixed model (*lme4* R-package version 1.1-34). Sampling year was included as a random factor to account for interannual variability. A backward selection procedure based on a significance level of 0.05 was then used, removing non-significant interactions to obtain our final model. Given the significant interactive effect of biological invasions (see details in the Results section), we subsequently tested the effects of species status on body size using a linear mixed model, with lake included as a random factor. Additionally, we tested the influence of species status on the variance in body size using the *var.test* function in the *stats* R-package (version 4.2.3). Finally, we tested the effects of species status on the relationship between body size, trophic position, and their interaction, using a linear mixed model with lake as a random factor.

Results

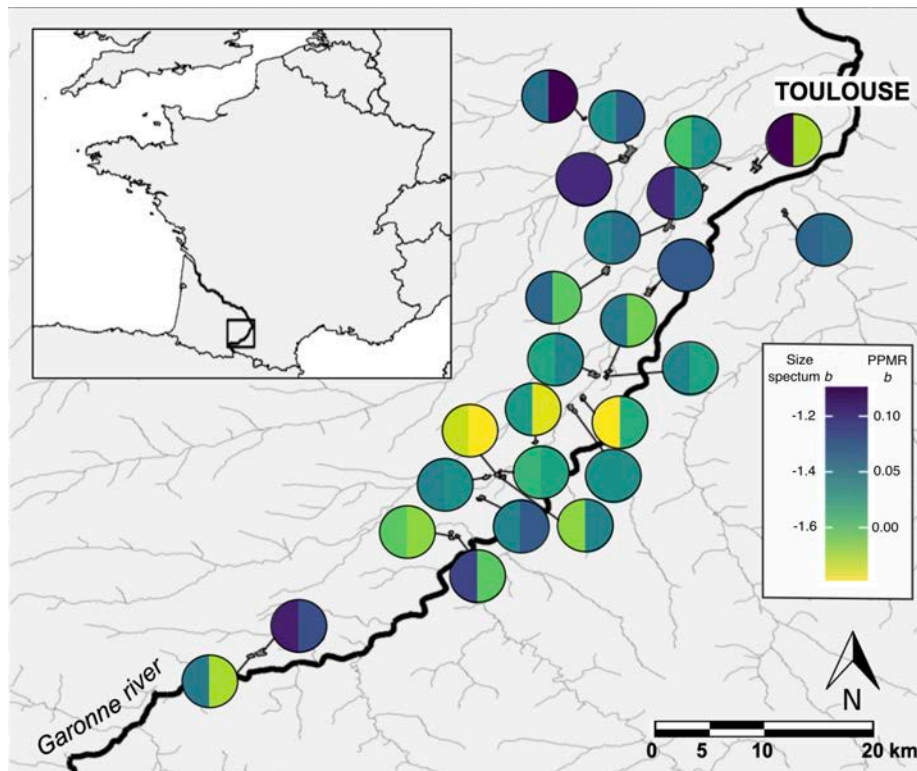


Figure 14. Locations of the 25 studied gravel pit lakes situated in the central part of the Garonne floodplain, Haute-Garonne, France. Colors represent size spectrum_b and PPMR_b values for the left and right part of the circles, respectively.

Both size spectrum_b and PPMR_b exhibited no geographical patterns within our study area (Figure 14). The size spectrum_b of fish communities consistently displayed negative values (mean = -1.360, sd = 0.148, Figure 14) and exhibited high levels of linearity (mean $R^2 = 0.894 \pm 0.060$ sd), indicating that lake fish communities were strongly size-structured. PPMR_b were highly variables, ranging from -0.028 to 0.123 (Figure 14), with an average of 0.040 (± 0.039 sd). This variation indicated that lower trophic positions could be found within the largest size classes. The interaction term between PPMR_b and biological invasion was found to be significant in explaining the variation in the size spectrum_b (Table 2). Specifically, in lakes with low levels of biological invasions, PPMR_b had a positive effect on size spectrum_b (i.e., resulting in flatter slopes when PPMR was low, Figure 15). Conversely, in lakes with high levels of biological invasions, PPMR_b had a negative effect on size spectrum_b (i.e., leading to steeper size spectrum slopes with low PPMR, Figure 15). Notably, we found no significant effect of eutrophication on the size spectrum_b (Table 2).

Table 2. Outputs of the final mixed model testing the effects of $PPMR_b$ and anthropogenic stressors (i.e., eutrophication and biological invasion) on size spectrum_b. Significant p -value are indicated in bold. Fixed terms accounted for 24.6 % of the variance (marginal R^2) and random effects (i.e., sampling year) for 23.6 %.

Predictor	Estimate	F-value	p -value
Eutrophication	0.002	0.727	0.407
$PPMR_b$	3.941	8.171	0.014
Biological invasion	0.276	4.117	0.060
$PPMR_b$: Biological invasion	-5.723	6.033	0.026

The body size of non-native species exhibited significantly higher variability than that of native species ($F = 0.077$, p -value < 0.001 ; Figure 16), but there was no significant difference in body size among species statuses ($F = 0.126$, p -value = 0.722). The interaction term between body mass and species status was found to be significant in explaining species trophic position (Table 3). Specifically, trophic positions for small native species were lower than those for non-native species, but they increased faster with increasing body mass compared to non-native species (Figure 16).

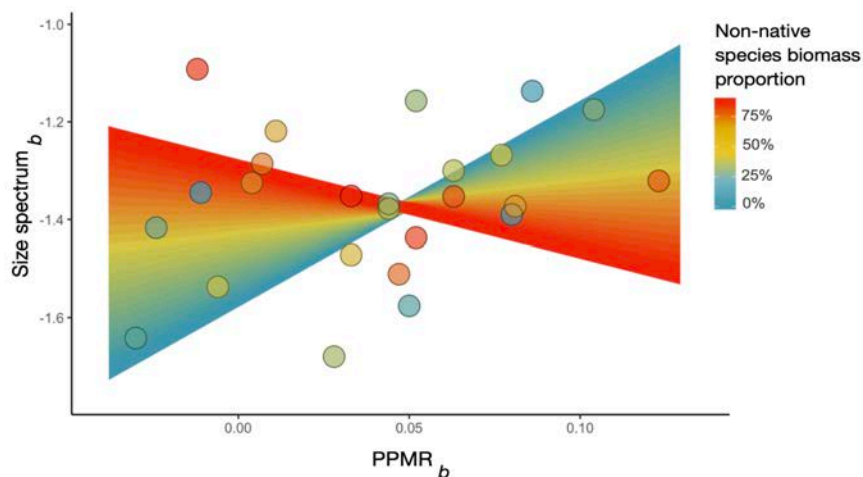


Figure 15. Interactive effect of biological invasion (i.e., non-native species proportion) on the relationship between $PPMR_b$ and size spectrum_b. Points represent observed values and are color-coded based on their non-native biomass proportion, from high proportions in red to low proportions in blue.

Table 3. Outputs of the final model testing the effects of species status (native or non-native) on trophic position. Significant *p*-value are indicated in bold. Fixed term accounted for 7.7 % of the variance (marginal R^2) and random effect (lake) for 40.7 %.

Predictor	Estimate	F-value	<i>p</i> -value
Log ₂ (Body mass)	0.061	123.246	< 0.001
Status _{non-native}	0.258	19.238	< 0.001
Log ₂ (Body mass) : Status _{non-native}	-0.020	4.585	0.03

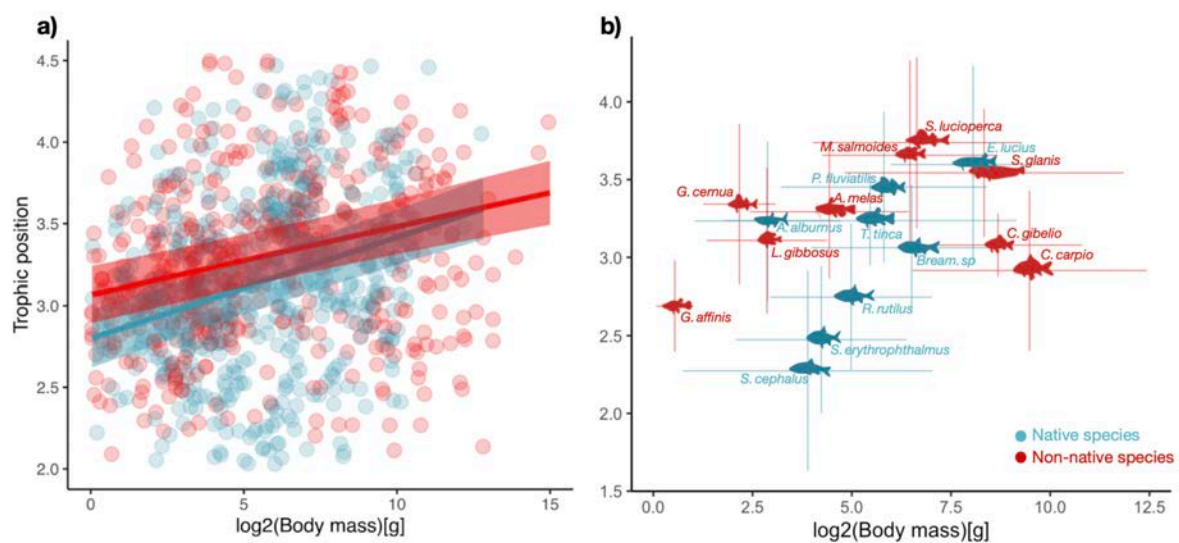


Figure 16. (a) Relationship between body mass and trophic position of native (blue) and non-native (red) individuals. The lines represent the relationships estimated for all individuals ($\pm 95\%$ CI) from the linear mixed model. (b) Mean mass and trophic position (\pm SD) per species including all life stages (from young of the year to adults).

Discussion

Ten years ago, Trebilco *et al.* (2013) stated that environmental conditions influenced by human activities could alter the relationship between size distribution and energy flux within food webs. This study represents, to the best of our knowledge, the first attempt to explore this relationship using stable isotope analysis and size spectrum slope, while taking the environmental context into account. Although the eutrophication level, either alone or in interaction with PPMR, did not explain the variation in size spectrum, we found that biological invasions disrupted the relationship between PPMR and size spectrum, and that this effect stemmed from the divergence in body size-trophic position relationships between native and non-native species.

The size spectrum is a crucial tool for assessing community structure because it is grounded in ecological principles applicable across all biomes (Hatton et al., 2015). In aquatic ecosystems, a size spectrum slope of approximately -2 is expected when normalized abundance is used alongside the classical trophic transfer efficiency of 10 % (Trebilco *et al.* 2013; Sprules & Barth 2016). However, in this study, our average values of size spectrum slopes were -1.3, indicating a higher proportion of large individuals than what theoretical predictions suggest. This phenomenon is commonly reported when external resources directly enter the food web at various trophic levels, and, in extreme cases, can lead to positive size spectrum slopes (Trebilco *et al.* 2016). While lake food webs are often likened to marine food webs as they are primarily fueled by phytoplankton (Kopf *et al.* 2021), gravel pit lakes are typically shallow (< 4 m) and exhibit limited differentiation between benthic, pelagic, and littoral zones, and therefore terrestrial subsidies entrance (Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002). The abundance and diversity of basal resources in freshwater ecosystems generally result in complex food web structures with multiple energy pathways, fostering a higher prevalence of omnivory and generalist behaviors among large individuals (Davis *et al.* 2012; González-Bergonzoni *et al.* 2012; Ou *et al.* 2017). Although the process of eutrophication can favor the recruitment of omnivorous species that can shift their diet to the resources toward the increasingly abundant resources at the base of the food webs (rather than adhering to the typical predator-prey relationships based on body size), our findings indicate that eutrophication levels did not affect the relationship between PPMR and size spectrum slope. Therefore, the lack of ability of PPMR to predict variations of size spectrum slope in response to eutrophication level suggest that previous studies reporting a negative effect of eutrophication on the size spectrum slope (e.g., Arranz *et al.* 2021; Marin *et al.* 2023) may be more related to changes in the abundance of different size classes rather than evident alterations in food web architecture.

According to Eddy *et al.* (2022), the size spectrum is a mathematical representation of food webs that groups individuals according to their size, with body size playing a central role as a primary determinant of feeding preferences. Although our present results align with the theory that trophic position increases with body size, we observed a low explained variance, suggesting an unclear pattern. More importantly, some lakes displayed a negative PPMR_b, implying that preys outweighed predators. These observations were strongly associated with the high abundance of common carp (*Cyprinus carpio*), which accounted for the most significant biomass in our study (Appendix: Table A9). Common carp is a generalist species in terms of habitat (e.g., water flow, climate) and feeding preferences (e.g., plants, invertebrates),

and has been widely introduced across the globe (Moyle & Marchetti 2006; Toussaint *et al.* 2016). The high abundance of common carp can simultaneously flatten the size spectrum slope by increasing the proportion of large individuals, and likely impede the transfer of energy from basal resources to higher trophic levels by consuming these resources (Kopf *et al.* 2018; Arranz *et al.* 2021). Consequently, the high prevalence of large omnivorous species represents a trophic dead-end, highlighting the challenges of using the size spectrum in freshwater fish communities to detect changes in energy fluxes within food webs. We caution against interpreting the size spectrum as a definitive indicator of food web properties in such cases.

Predicting trophic position for non-piscivorous species based solely on body size is challenging in freshwater ecosystems (Kopf *et al.* 2021). For instance, negative relationships between body size and trophic positions are frequently observed in cyprinid communities because large species tend to be benthivorous and have higher abilities to digest accidentally ingested plant materials (Burress *et al.* 2016; Ou *et al.* 2017). Recently, Van Dorst *et al.* (2022) identified this pattern in fish from European lakes and concluded that size distribution had little influence on energy flux in food webs. However, they pointed out that taking individual variability into account could yield different results. Our present study supports the importance of intraspecific variability and reveals that body size is indeed related to trophic positions at the individual level. Despite using lake-specific baselines, trophic positions were highly dependent on lake identity (Table 3). Ecological mechanisms that can explain these results are numerous, but we suggest that variations in feeding behavior played a key role among lakes. For instance, significant differences of more than one trophic level can be observed in northern pike (*Esox lucius*) with similar body sizes, partly due to the specialization of individuals in feeding on invertebrates or fish in different lakes (Beaudoin *et al.* 1999). Thus, predicting the realized trophic niche of organisms remains a considerable challenge for ecologists, even in highly size-structured food webs such as aquatic ecosystems. However, overcoming this challenge is essential for effectively tracking and predicting energy fluxes in ecosystems using size based models.

In conclusion, our findings underscore the connection between spatial variations in body size distributions and energy fluxes in fish communities, taking into account the environmental context. This emphasizes the importance of exploring the relationship between energy fluxes and size spectrum in various systems exposed to different anthropogenic stressors. Developing size-based approaches holds promise for straightforwardly inferring freshwater food web properties, but further research is required to fully comprehend their context dependence. Such

efforts would also enhance our understanding of the role of body size in interaction networks and shed light on how global changes are impacting ecosystem functioning.

Chapitre 4

Changes in the predominance of aquatic ecosystem controls across ecological levels

Résumé

Des forces descendantes (« *top-down* ») et ascendantes (« *bottom-up* ») contrôlent la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes terrestres et aquatiques. Bien que le contrôle descendant ait été identifié comme le contrôle prédominant des communautés aquatiques, on sait peu de choses sur le contrôle agissant à des niveaux écologiques plus élevés et sur l'interaction avec les forces ascendantes. À l'aide d'une expérience factorielle menée en mésocosme, nous avons appliqué des forces *top-down* (vague de chaleur de +4°C) et *bottom-up* (ajout de nutriments) et quantifié la prédominance du contrôle à quatre niveaux écologiques différents: composition des communautés, structure en taille, architecture des réseaux trophiques et fonctionnement des écosystèmes. Nous avons constaté que la composition de la communauté (zooplancton et invertébrés benthiques) était principalement contrôlée par des forces *top-down*, tandis que les forces *bottom-up* prédominaient sur les forces descendantes pour le fonctionnement de l'écosystème, comme les processus autotrophes. La structure en taille et l'architecture trophique représentaient des niveaux écologiques intermédiaires et ont été contrôlées par les deux forces sans prédominance claire. Ces résultats fournissent des indications utiles sur la réponse des écosystèmes aquatiques aux changements des forces ascendantes ou descendantes, et révèlent l'importance de prendre en compte plusieurs niveaux écologiques pour la compréhension générale des processus qui se déroulent dans les écosystèmes naturels.

Mots-clés: *Bottom-up* – *Top-down* – Écosystèmes d'eau douce – Composition des communautés – Structure en taille – Réseau trophique – Fonctionnement des écosystèmes

Ce chapitre est tiré du manuscrit: Marin, V., Colas, F., Boulêtreau, S., & Cucherousset, J. (2023). Changes in the predominance of aquatic ecosystem controls across ecological levels. *En prep.*

Abstract

Top-down and *bottom-up* forces control community structure and the functioning of terrestrial and aquatic ecosystems. Although *top-down* has been identified as the predominant control of aquatic communities, little is known about the control acting at higher ecological levels and the interplay with *bottom-up* forces. Using a full-factorial mesocosm experiment, we applied a *bottom-up* (nutrient addition) and a *top-down* (heat wave of +4°C) forces and quantified control predominance at four different ecological levels: community composition, size structure, food web architecture and ecosystem functioning. We found that community composition (zooplankton and benthic invertebrates) was predominantly controlled by *top-down* forces whereas *bottom-up* predominate over *top-down* to drive ecosystem functioning such as autotrophic processes. Size structure and trophic architecture at the intermediate ecological levels were controlled by both forces without clear predominance. These results provide valuable insights into the response of aquatic ecosystems to changes in *bottom-up* or *top-down* forces, and reveal the importance of considering multiple ecological levels for the general understanding of the processes occurring in natural ecosystems.

Key words: Bottom-up – Top-down – Freshwater ecosystems – Community composition – Size structure – Food web – Ecosystem functioning

This chapter is a part of the manuscript: Marin, V., Colas, F., Boulêtreau, S., & Cucherousset, J. (2023). Changes in the predominance of aquatic ecosystem controls across ecological levels. *In prep.*

Introduction

The debate on identifying the ecological processes that shape natural communities has been long and tedious among ecologists over the past century (Hunter & Price 1992; Kay 1998), but it is now widely accepted that they are regulated by effects of resource availability (*bottom-up*) and predator control (*top-down*) (Vidal & Murphy 2018). In aquatic ecosystems, high availability of basal resources (e.g., primary producers) can increase food chain length (Vander Zanden *et al.* 1999; Thompson & Townsend 2005; Doi *et al.* 2009), while trophic cascade induced by top-predators plays a key role in regulating primary production through herbivory control (Terborgh & Estes 2013). Emblematic examples of trophic cascades in aquatic ecosystems include the major recruitment of kelp forests due to killer whales presence (Estes *et al.* 1998), or benthic algae and macrophyte beds replacing phytoplankton in lakes and rivers in response to largemouth bass introduction (Power *et al.* 1985; Carpenter *et al.* 2001). In consequence, *bottom-up* and *top-down* forces act simultaneously (Lynam *et al.* 2017), and understanding their relative importance (or balance) in controlling ecosystems is essential to improve our general understanding of ecological processes in aquatic ecosystems (Terborgh & Estes 2013).

Top-down forces predominate in controlling aquatic communities (Burkepile & Hay 2006; Gruner *et al.* 2008; Smith *et al.* 2010), with predators determining prey species composition and diversity (Howeth & Leibold 2010; Jeppesen *et al.* 2010). Yet, *bottom-up* forces can have strong implications on ecosystem functions, even in aquatic ecosystems (Brett & Goldman 1997; Lemmens *et al.* 2018). For example, increasing nutrient levels can improve the transformation of basal resources, i.e. by increasing the biomass and quality of primary producers ("green" pathway) or detritus ("brown" pathway), and have a broad influence on primary productivity (Lourenço-Amorim *et al.* 2014; Ferreira *et al.* 2015). However, our knowledge on the predominance of *bottom-up* and *top-down* forces on higher more complex ecological levels is poorly documented (Cross *et al.* 2015; Dye *et al.* 2015) and investigations are needed to understand the implications of these controls in determining the full range of ecosystem properties in response to environmental changes (La Pierre & Hanley 2015).

Global changes are strongly modifying the intensity of *bottom-up* or *top-down* forces on natural ecosystems (Rosenblatt & Schmitz 2016; Collingsworth *et al.* 2017; Listiawati & Kurihara 2021), with impacts in freshwater surpassing all other ecosystems (Dudgeon 2019). Eutrophication, i.e. nutrient addition from agricultural or domestic runoff increasing primary producer abundance that exceed the transformation capacity of higher trophic levels, is one of

the most influential anthropogenic stressors acting on freshwater ecosystems (Smith *et al.* 1999). Furthermore, eutrophication rarely acts in isolation and is often linked to other effects of global change (Dudgeon 2019). Global warming is one of them, acting at the top of the food chain by affecting proportionately more large-bodied individuals due to higher metabolic demands and energy dissipation (Daufresne *et al.* 2009; Jeppesen *et al.* 2014). Therefore, global changes can stimulate the energy inputs at the base of food webs (e.g., eutrophication increases biomass of primary producers: *bottom-up* effect), and alter the length of food chains (e.g., warmer temperatures decrease the biomass of top predators: *top-down* effect), respectively (La Pierre & Hanley 2015; Binzer *et al.* 2016). Identifying how *bottom-up* and *top-down* forces may interact is not only a general question for ecologists, but is also crucial to understand how global changes may affect freshwater communities and food webs (Rosenblatt & Schmitz 2016).

The objective of the present study was to determine the balance of *bottom-up* and *top-down* forces controlling aquatic ecosystems at four different ecological levels (namely community composition, size structure, trophic structure and ecosystem functioning). We used a full factorial experiment in 1800 L mesocosms and applied two drivers of global changes as treatments, i.e. nutrient addition (eutrophication) and heat wave of 4°C (warming). We selected these two abiotic treatments to avoid any artificial changes in community composition (e.g., the addition of super predators such as fish to modify *top-down* control, or the direct addition of primary producers to modify *bottom-up* control). We first hypothesized that nutrient addition and warmer temperature would modulate the intensity of *bottom-up* and *top-down* forces. Specifically, nutrient addition was expected to increase *bottom-up* force through major recruitment of primary producers whereas increased temperature was expected to increase *top-down* forces by decreasing predator abundance. We then hypothesized that the balance of *bottom-up* and *top-down* controls would differ between ecological levels. Specifically, we predicted a predominance of *top-down* forces at low ecological levels and an increased predominance of *bottom-up* forces at higher ecological levels.

Methods

Experimental design

The experiment was performed using a set of 24 mesocosms (170 cm diameter and 100 cm high) located in Moulis, France (42°57'N 1°05'E) (Figure 17A). The experiment consisted of a full factorial design with 4 treatments replicated 6 times: (i) control (“C”), (ii) nutrient addition

(“N”), (iii) heat wave (“W”) and (iv) nutrient addition + heat wave (“NW”). Treatments were allocated to each mesocosm following a spatially heterogeneous and symmetrical design (Figure 17B). In early October 2020, the bottom of the mesocosms was covered with a thin layer of inert and dry gravel and filled with filtered water (sand and UV filtration) from the nearby stream. In addition, a hollow brick (60×20×30 cm) and two brooms were added at the centre of each mesocosm to increase habitat heterogeneity.

Inoculation started in autumn 2020 with the addition of natural communities from surrounding gravel pit lakes (Závorka *et al.* 2020; Raffard *et al.* 2023). Sediment, periphyton, phytoplankton and zooplankton were sourced from two different gravel pit lakes to maximize diversity. Periphyton was scraped from submerged littoral substrate and phyto- and zooplankton were collected with two nets of 20 and 80 µm mesh size, respectively. From April to early July 2021, a mix of benthic macroinvertebrates (collected with a 500 µm mesh SURBER net) from surrounding gravel pit lakes and from dead arms of the downstream part of the Garonne and the Ariège rivers or nearest river Lèze were introduced twice a month. For more details about inoculations (e.g., location, replicates, quantities), see details in Appendix: Table A11. All mesocosms were left fully open to allow aerial colonization by insects before and during experimentation. From April, 20 g of dried poplar leaves (*Populus nigra*) were added monthly to each mesocosm to mimic natural inputs of allochthonous subsidies and two macrophytes (*Elodea canadensis*) bunches of 5 (± 1) g wet mass were collected from local ponds and added to each mesocosm in early July. Unfortunately, macrophytes showed no or limited growth during the experiment.

Treatments were applied on July 21, 2021 until September 20, 2021 (duration: 9 weeks). Nutrient addition (N) was performed by adding weekly 100mg of phosphate (KH₂-PO₄ form) and 1.5g of nitrogen (NH₄-NO₃ form) in each N and NW mesocosm. At the end of the experiment, average total phosphorus concentrations differed among treatments ($F_3 = 9.063$, $p < 0.001$), with concentration in N and NW were three to four times higher than in treatment C (47 µg.L⁻¹ for treatment N and 36 µg.L⁻¹ for treatment NW versus 10 µg.L⁻¹ in treatment C, see Figure 17C). Total nitrogen concentrations also differed ($F_3 = 8.540$, $p < 0.001$) and were twice higher in N and NW treatments (0.63 mg.L⁻¹ in treatment N and 0.66 mg.L⁻¹ for treatment NW versus 0.35 mg.L⁻¹ in treatment C, see Figure 17D). The heat wave (W and NW) treatment consisted of increasing water temperature by 4°C compared to the average temperature of three control mesocosms using three 600W titanium heaters in each mesocosm at the center of the water column. All heated mesocosms were strictly maintained at the same temperature

throughout the experiment (in mean $25.4^{\circ}\text{C} \pm 3.5^{\circ}\text{C}$), while the unheated mesocosms (C and N treatments) had a mean temperature of $21.8 (\pm 3.4^{\circ}\text{C})$ throughout the experiment and differ significantly differ ($F_3 = 27.138, p < 0.001$, Figure 17E).

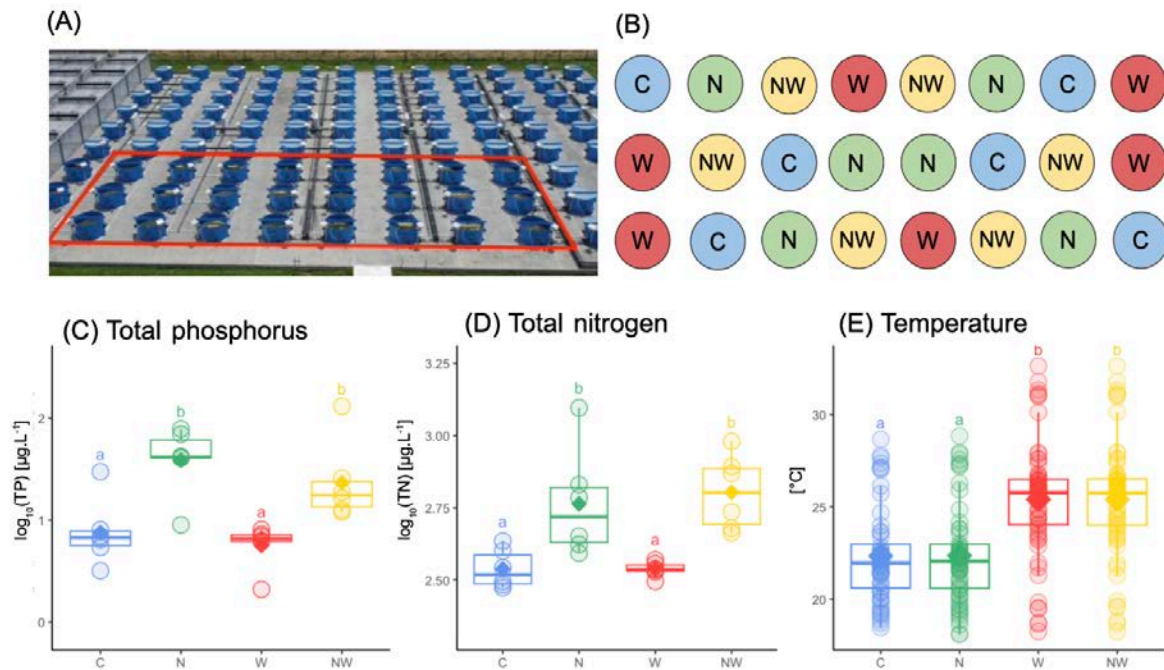


Figure 17. Experimental platform with the mesocosms used in this experimentation (red) (A) and design of treatments (B) colored by treatments with Control (C) in blue, Nutrient (N) in green, Warming (W) in red and Nutrient + Warming (NW) in yellow. Total concentration of phosphorus (C) and nitrogen (D) in the water column at the end of the experiments and mean daily water temperature during the experiment (E). Lozenges represent the mean value per treatments and different letters indicate significant differences (pairwise *t*-test, $p < 0.05$).

Community sampling and identification

Zooplankton organisms were sampled by collecting 12 L of water at three different depths in the center and periphery of the mesocosm using a 2L Van Dorm sampler. Water samples were then filtered through an 80 μm mesh (KC Denmark, Denmark) and the remainder fixed in ethanol (70 %). Taxonomy was determined to the family level for crustaceans and to the genus level for rotifers using an Olympus SZ61 magnifier glass ($\times 4.5$). This was done using at least three subsamples of 1 mL and more than 100 individuals per mesocosm. A total of 12 taxa were identified (5 crustaceans, 4 arthropods and 3 rotifers). Zooplankton biomass was estimated using information on body length. Body length of all individuals was determined using a high-throughput imaging system (FlowCam-Macro, Yokogawa, USA) with a resolution of 100 pixels. mm^{-1} and ImageJ software (Collins 2007). 10,275 individuals were in total measured. As it was not possible to discriminate between crustacean families (copepods and cladocerans), we

calculated individual body mass using the length-weight relationship established at the order level (Dumont *et al.* 1975). For rotifers, identification at the genus level was done and we assigned a mean mass for each genus (Dumont *et al.* 1975). For all pelagic dipterans (chaoborids and culicids), a mean dry mass of 30 μg for all individuals (approximately 1cm: Mährlein *et al.* 2016) was used.

Benthic macroinvertebrates were collected using 3 artificial substrates (plastic containers of 200×100×30 mm filled with gravels and placed at the bottom of each mesocosm in June 2023. At the end of the experiment, the artificial substrates were slowly removed and invertebrates were separated from the substrate using a 500 μm mesh sieve. The brick and brooms were also removed and rinsed to collect invertebrates. Samples were then fixed in ethanol (70 %) for subsequent determination in the laboratory. After identification and classification by family following Tachet *et al.* (2010) (with an Olympus SZ61 magnifier glass ($\times 2$)), all individuals were photographed (resolution of 30 pixels. mm^{-1}) and measured individually. In total, 17,314 invertebrates belonging to 16 families were identified and measured individually with ImageJ software (Collins 2007). Total benthic invertebrate abundance was then calculated for each mesocosm by extrapolating the artificial substrate area to the surface area of the mesocosm (2.25 m^2) and summing the number of invertebrates collected in the brick. The dry mass for each individual was obtained by using length-weight relationship given by Mährlein *et al.* (2016) at the order level.

Size structure

We used the size spectrum approach derived from the biomass pyramid theory to estimate an integrative proxy of community size structure (Yvon-Durocher *et al.* 2011; Pomeranz *et al.* 2019). Based on the negative linear relationship between organism abundance and body size in a *log-log* space, the community size spectrum reflects several important ecological features including food web carrying capacity, predation-prey interactions, and trophic energy fluxes with three common parameters: (i) the slope indicates the efficiency of biomass transfer through body size distributions (ii) the elevation (e.g., the “width” of the pyramid) represents the carrying capacity of food web and (iii) the linearity indicates the strength of predator prey relationships within food web (Rosberg, 2019). We started by classifying all individual body mass (in μg) in 5 bins following a geometric series of 10 covering the body size range of 10^{-1} to 10^4 μg (1st: 0.1-1 μg , 2nd: 1-10 μg , ... , 5th: 1,000-10,000 μg) including both zooplankton and benthic macroinvertebrates (Mehner *et al.* 2018). The first two

classes (10^{-1} to 10^1 μg) were essentially composed of planktonic primary consumers (crustacea, rotifer). The third class (10^1 to 10^2 μg) consists mainly of insects (pelagic as predators chaoborid or benthic as collectors chironomid and annelid) and small isopods (asellid). The fourth and fifth classes (10^2 to 10^4 μg) were essentially characterized by benthic organisms and included a wide variety of trophic groups (primary consumers such as asellids and baetids, omnivorous taxa such as lymenea, mesopredators such as planaria and odonata and the pelagic top-predator notonecta. We then calculated the variation rate in abundances across each class (\log_{10} of abundance) to calculate the size spectrum relationship in each invertebrate communities (Bruce *et al.* 2010). Slope was defined as the estimate coefficient of body size on organism abundance, the elevation was formalized as the midpoint height on the X axis to avoid too much correlation with the slope (Sprules and Barth, 2016), and the linearity as the R^2 coefficient of the relationship.

Food web architecture

Stable isotope analyses ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) were used to determine the origin of resources consumed and the trophic position of each taxon. Although we aimed to collect an equal number of samples for each taxon per mesocosm, this was not possible because the biomass sampled in each mesocosm was highly variable and sometime not sufficient for isotope analysis. Consequently, we created a unique food web per treatment by randomly sampling 3 replicates of each taxon (producers, consumers and detritus), attempting to cover all mesocosms within treatments following the approach used Nagelkerken *et al.* (2020). The whole body was used for zooplankton, arthropods and oligochaetes, while the foot muscle was used for gastropods (Evangelista *et al.* 2019). This was done using individuals preserved in ethanol that were rinsed with distilled water and oven-dried for 72h at 60°C . No particular correction of isotopic signatures of zooplankton and macroinvertebrates linked to alcohol conservation was used due to the negligible uncertainties in the interpretation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (Syväranta *et al.* 2008). On average, each sample contained 3 individuals, ranging from 1 for odonatans to 150 for copepods (see details for all taxa in Appendix: Table A12). For primary producers, macrophyte samples were collected with remaining fragments at the bottom of each mesocosm, phytoplankton samples were obtained by filtering approximately 100 L of water through a $20\ \mu\text{m}$ mesh net and periphyton samples were obtained by scrubbing three tiles ($20\times 20\ \text{cm}$) displayed 5 weeks before the end of the experiment. We also collected some poplar leaves used as allochthonous

inputs. All samples were dried and then grounded into a homogeneous powder. A total of 183 samples were analyzed at Cornell's stable isotope laboratory, COIL USA.

Consumers $\delta^{13}\text{C}$ values were corrected ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$) by scaling the values between 0 (representing mean signature of allochthonous carbon: poplar leaves) and 1 (representing the mean carbon signature of primary producers: phytoplankton + phytobenthos + macrophytes) in each mesocosm (Jackson *et al.* 2017). The values were then reported as a percentage to reflect the percentage of autochthony of consumers in the food web from 0 to 100 %. Then, trophic position (TP) of each consumer i was then determined using the following formula:

$$TP_i = 1 + \frac{\delta^{15}\text{N}_i - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline } i}}{\text{TEF}}$$

Where 1 is the trophic position of baseline (detritus or primary producers), $\delta^{15}\text{N}_i$ is the stable isotope nitrogen value of the individual i , $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ is the $\delta^{15}\text{N}$ value of the baseline (detritus or producers) and TEF is trophic enrichment factor constant of 3.4 (Post 2002). Because of the higher enrichment in $\delta^{15}\text{N}$ values of primary producers than detritus (from 1 to 2 ‰ depending treatments), we corrected for each individual i the $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ as the theoretical $\delta^{15}\text{N}$ value corresponding to the percentage of resource use between $\delta^{15}\text{N}_{\text{detritus}}$ and $\delta^{15}\text{N}_{\text{producers}}$ ($\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline } i}$). See more details for the method in Appendix: Figure A7. Based on the trophic positions of all taxa, we estimated the food chain lengths for each treatment, defined as the average trophic position value of the highest taxa in the food chain. Basically, notonecta was the top predator for treatment C, N, and W whereas maximal trophic position in treatment NW was surprisingly represented by planaria. Finally, we established isotopic niches sizes as an indicator of trophic diversity (space occupied by consumers in the bi-plot resource origin / trophic position: Cucherousset & Villéger 2015).

Ecosystem functioning

Ecosystem functioning was assessed by measuring 6 variables related to key ecosystem functions and processes: primary production (2), organic matter decomposition (2) and ecosystem metabolism (2).

First, primary production was estimated using the concentration of pelagic and benthic producers. Pelagic primary producers were quantified using the mean of three chlorophyll a measures (in $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) at different depth with a portable fluorometer (Algae Torch, bbe-Moldaenke: Germany). Benthic producers were quantified using a second portable fluorometer (Bentho-Torch: bbe-Moldaenke, Germany) on three tiles (20×20 cm) installed 5 weeks before

the end of the experiment in a heterogeneous pattern in each mesocosm to facilitate fluorometer reading (Raffard *et al.* 2023). We then used the average concentration (in $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) of the 3 measures.

Organic matter processing was estimated by quantifying total bacterial density and by leaf bag bioassays. Pelagic bacteria were sampled by collecting 1.5 mL of the heterogeneous water column sample described in section above for zooplankton. Benthic bacteria were obtained after scraping the 3 tiles used to quantify benthic primary production after Benthotorch measurements (see paragraph above), and collecting 1.5 mL of the periphyton mix. Pelagic and benthic bacteria were immediately fixed with formaldehyde (30 μL for 1.5 mL of sample water) and immediately stored at -80°C in cryovials. Bacteria were then counted by cytometry (FACS-Calibur flow cytometer) in the laboratory. Pelagic bacteria were expressed as cell number per L whereas benthic bacteria were expressed as cell number per m^2 . Densities were then extrapolated to the total volume or surface of each mesocosm and summed to obtain a total bacterial density. Leaf bags bioassays were made by placing 3 g (± 0.01) of air-dried senescent leaves of poplar into coarse mesh (10 mm mesh size) bags. Three leaf bags per mesocosm were deployed during the five last weeks of the experiment (Závorka *et al.* 2020). At the end of the experiment, all leaf bags were immediately frozen at -20°C , then oven-dried at 60°C during 72 hours in the laboratory (after rinsing to remove sediments and any invertebrates) and finally weighed to the rearrest 0.01 g. Then, the decomposition rate (expressed in day^{-1}) was calculated per mesocosm following Petersen & Cummins (1974) as :

$$\text{Decomposition rate} = -\frac{\ln\left(\frac{M_f}{M_i}\right)}{t}$$

where M_i is sum of the initial leaves dry mass of the three bags, M_f is sum of the remaining dry mass of the three bags and t is time of exposition in mesocosms in days (Alp *et al.* 2016; Raffard *et al.* 2017).

Ecosystem metabolism was assessed using two proxies of CO_2 and CH_4 emission. We used the partial pressure differential of both gazes from partial pressure of atmosphere (ΔpCO_2 and ΔpCH_4) to estimate differences in emissions between mesocosms. Concentrations of dissolved gazes were measured on September 20th and before all other samplings (approx. 10 A.M., two hours after the sunrise) by equilibrating 430 mL of mesocosm water with 570 mL of ambient air in a 1 L-bottle. After equilibration, 40 mL of the headspace was sample into 12 mL pre-evacuated Exetainers (Labco Limited, UK). The partial pressure (pCO_2 or pCH_4) in the samples were measured by injecting the headspace gas into a Cavity Ring Down Spectrometer

(CRDS, Picarro G2201-i, Picarro Inc, CA, USA) equipped with an open source autosampler (SAM, Saskatoon, Canada). The original partial pressure in the bottle was then calculated using the headspace ratio (1.32), water column temperature, and temperature of the air during equilibration using the solubility constants (Yamamoto et al. 1976). The pCO₂ or pCH₄ in the water were then expressed as a partial pressure differential (Δp) from partial pressure of atmosphere calculated from 40 mL samples of air performed during equilibration. Positive differential from partial pressure of atmosphere indicates gases emissions whereas negative differential indicates uptakes.

Statistical analysis

For each treatment, we determined the taxonomic diversity using the Shannon index, using the function *diversity* in the *vegan* package (version 2.6-4) available on the *R studio* software. To identify the effect of treatments on taxon identity, we established ordination based on dissimilarities in the taxon groups using a Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) analysis (performed with the *MetaMDS* function in *vegan* package; Oksanen et al. 2007) after Hellinger transformation (Legendre & Gallagher 2001). The values of each mesocosm according to the three variables (diversity and position on the two NMDS axis) were then analyzed by treatment using a one-way ANOVA. In case of significant differences ($p < 0.05$), a pairwise *t*-test was performed to identify which treatments differed from each other. The contribution of taxa to the observed dissimilarities between treatments was then determined using the SIMPER procedure using 9,999 permutations (Clarke 1993). Regarding size structure, we calculated one size spectrum per mesocosm to obtain six replicates for the three parameter values (slope, elevation and linearity). Differences between treatments among size spectrum parameters were then analyzed using a one-way ANOVA on size spectrum parameters across treatments. In case of significant differences ($p < 0.05$), we performed a pairwise *t*-test to identify which treatments differed from each other. Differences between treatments in carbon origin were analyzed using a one-way ANOVA on all taxa value on the autochthonous carbon. We then performed a pairwise *t*-test to identify which treatments differed from each other. Differences in food chain length were analyzed with the non-parametric equivalent of ANOVA due to the low replication (Kruskal-Wallis rank sum test). We then performed a Dunnett test for multiple comparisons to identify which treatments differed from each other. Differences in trophic niche size between treatments were estimated by comparing the overlapping of the 95 % confidence intervals with the Stable Isotope Bayesian Ellipses method in R (*SIBER* package

version 2.1.7; Jackson et al. 2011). Finally, the 6 variables related to ecosystem functioning were reduced to two principal components using a Principal Component Analysis (PCA) function of *FactoMineR* package version 2.8; Lê *et al.* 2008). All functions have first been \log_{10} transformed to mitigate the influence of extreme values and improve the normality assumption. PCA axis 1 (41.9 %) was strongly correlated with 3 functions measured and revealed a strong gradient of ecosystem primary production (autotrophic processes: Table A13 in appendix), with high value representing a strong pelagic and benthic primary production, low CO₂ emissions but high CH₄ emissions. Then, axis 2 accounting for 33.8 % of the total variance was positively correlated with the decomposition rate and bacterial density and negatively to CH₄ emissions, revealing a gradient of the organic matter processes (Appendix: Table A13). The coordinates of each mesocosm on the two axes according to the two variables (PCA axis 1 and PCA axis 2) were then compared among treatments using a one-way ANOVA. A pairwise t-test was performed to identify which treatments differed from each other on the PCA axis 1 with $p < 0.05$.

Similarities analyses

Similarities analyses were conducted with the mean value of each variable measured per ecological level and treatment (i.e. (i) NMDS axes and Shannon index and for community composition, (ii) Size spectrum slope, elevation and linearity for size structure, (iii) mean autochthony, food chain length and trophic niche size for and (iv) two first PCA axes for ecosystem functioning). We build dissimilarities matrix using the function *daisy* in the *cluster* package (version 2.1.4) based on Euclidian distances and phylogenetic trees representations were constructed with the *phangorn* package (version 2.11.1; Schliep 2011).

Results

Treatment effects across ecological levels

There was a strong effect of treatments on invertebrate taxonomic composition (Figure 18A). We found significant differences on the NMDS axis 1 ($F = 45.895, p < 0.001$), with W and NW having higher values than C and N treatments (Figure 19A). Calanoid copepods and aselids contributed strongly to these differences as they were almost eliminated from the W and NW treatments (Figure 18A and Appendix: Table A14). Conversely, zooplankton taxa such as cyclopids and bosminids, and benthic macroinvertebrate taxa such as chironomids and annelids

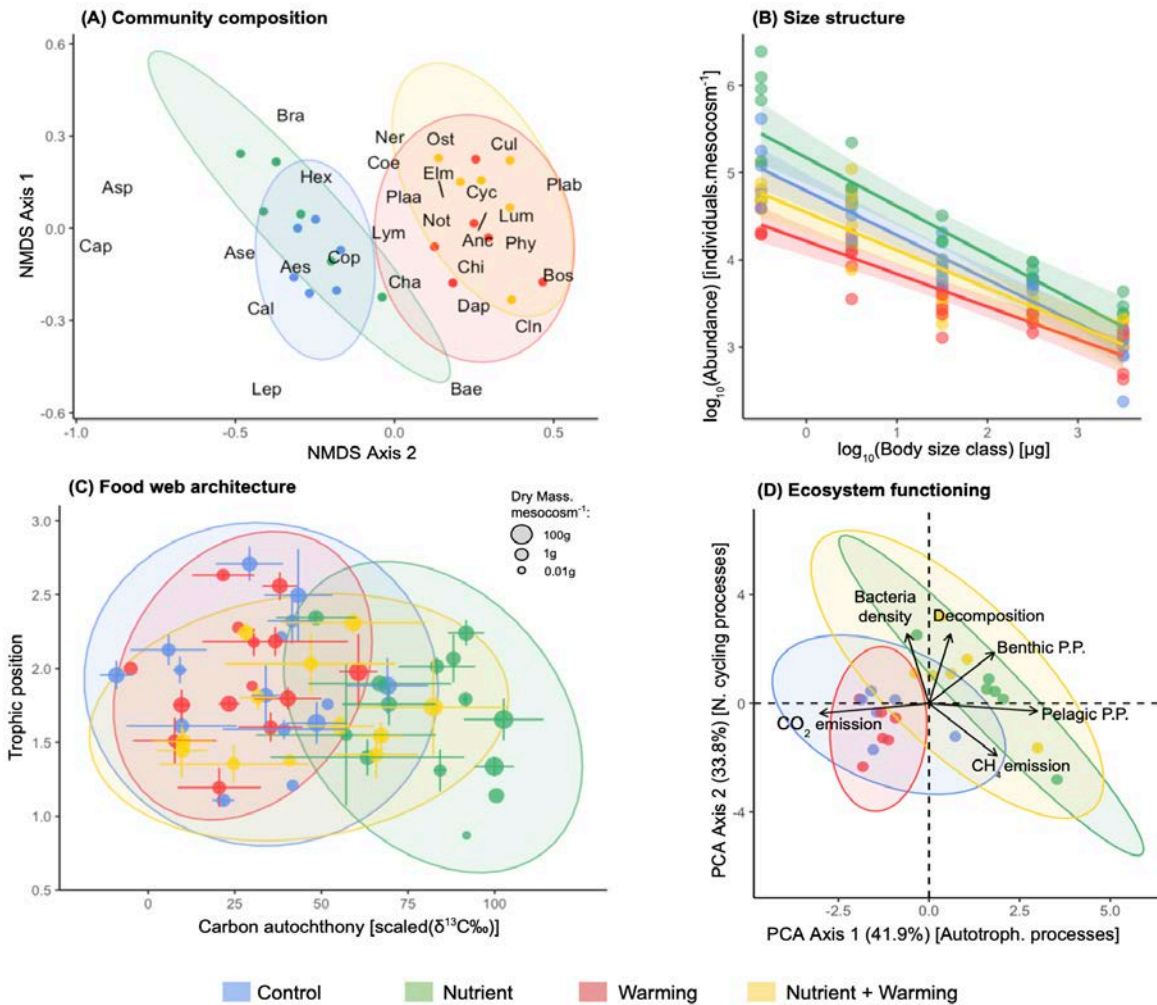


Figure 18. Effects of treatments on each ecological level. (A) Community composition with the first two non-metric multidimensional scaling (NMDS) axes of invertebrate consumers (stress = 0.14). Points represent individual mesocosms colored by treatments and ellipse surround the 95 % CI of each treatment. (B) Community size spectrum. Points represents abundances found per size class in each mesocosm. Solid line represents the mean size spectrum per treatment (CI: 95 %). (C) Food web architecture. Each point represents the feeding preference of each consumer defined as the origin resource (autochthonous / allochthonous) and mean trophic position (\pm SD). Point size was defined by the mean abundance of each taxon found per mesocosm and ellipse surround the 95 % CI of each treatment. (D) Ecosystem functioning. The two principal component analysis axes in response to treatments. Each point represents a mesocosm and ellipse surround the 95 % CI of each treatment. Abbreviations: Aes: Aeshnidae, Anc: Ancyliidae, Ase: Aselidae, Asp: Asplanchnidae, Bae: Baetidae, Bos: Bosminidae, Bra: Brachionidae, Cal: Calanoidae, Cap: Capniidae, Cha: Chaoboridae, Chi: Chironomidae, Cln: Cladocera nauplii, Coe: Coenagrionidae, Cop: Copepoda nauplii, Cul: Culicidae, Cyc: Cyclopidae, Dap: Daphniidae, Elm: Elmidae, Hex: Hexarthridae, Lep: Leptocentridae, Lum: Lumbricidae, Lym: Lymneaidae, Ner: Neretidae, Not: Notonectidae, Ost: Ostracoda, Phy: Physidae, Plaa: Planaridae, Plab: Planorbidae, Bac: Bacterial density, BPP: Benthic Primary Production, CO₂ em: CO₂ emission, CH₄ em: CH₄ emission, Dec: Decomposition rate, PPP: Pelagic Primary Production.

were preferentially observed in W and NW treatments (Figure 18A and Appendix: Table A14). We found no significant effect of treatments on the NMDS axis 2 ($F = 1.914, p = 0.160$, Figure 19B). In contrast, taxonomic diversity was higher in W treatment than C and N treatments ($F = 6.379, p = 0.003$, Figure 19C).

Communities were strongly size structured as all relationships between abundance and size classes were significant, except for one mesocosm in NW treatment ($p = 0.055$). All slopes were negative (Figure 18B), and significantly differed between treatments ($F = 4.640, p = 0.013$) with steeper slopes found in N than W treatment (Figure 19D). We also found a strong and significant effect of treatments on elevation ($F = 38.035, p < 0.001$), with elevations in treatment N higher than in treatments C and NW, and elevations in treatment W lower than in treatment C and NW (Figure 19E). There was no significant effect of treatments on size spectrum linearity ($F = 2.958, p = 0.057$, Figure 19F).

Regarding food web architecture, stable isotope analyses revealed significant differences between treatments in the contribution of autochthonous carbon to consumers ($F = 22.878, p < 0.001$, Figure 18C). The mean level of autochthony of treatments C, W, and NW were 22, 17, and 34 %, respectively, while it was significantly higher in the treatment N (71 %, Figure 19G), reflecting a higher proportion of carbon from primary production used by consumers. There was a significant effect of treatments on food chain length ($KW = 8.744, p = 0.033$), with lower food chain lengths found in NW treatment (2.31) than in C and W treatments (2.71 and 2.63 respectively, Figure 19H). The mean food chain length in N treatment was also lower (2.34) but did not differ from all other treatments (Figure 19H). Trophic niche size was similar in all treatments (Figure 19I), suggesting the same diversity of resources used by consumers.

Regarding ecosystem functioning, there was a significant difference between treatments on the first PCA axis ($F = 35.249, p < 0.001$; Figure 18D). More specifically, N and NW treatments had higher values of primary production and CO₂ uptake than C and W treatments (Figure 19J). There was no significant difference between treatments on PCA axis 2 (Figure 19K, $F = 2.645, p = 0.077$).

Predominance of top down and bottom-up controls

Top-down forces had a predominant role compared to *bottom-up* forces in controlling the changes in community composition, as community composition found in the NW treatment

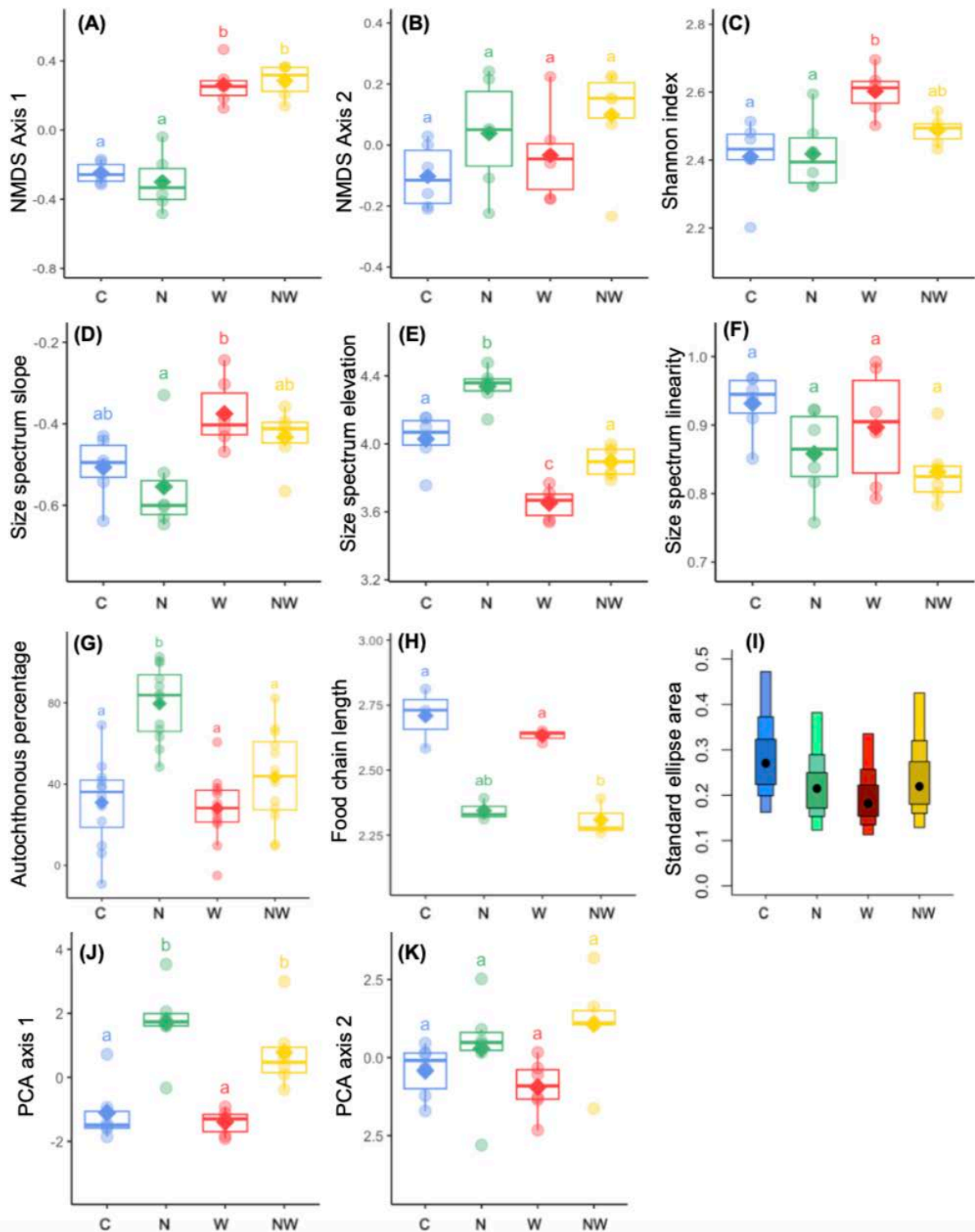


Figure 19. Effects of treatments on community composition (A to C), size spectrum parameters (D to F), food web architecture (G to I) and ecosystem functioning (J and K). Colors represent the treatments with control (C) in blue, Nutrient (N) in green, Warming (W) in red and Nutrient + Warming (NW) in yellow. For standard ellipse area (I), dot represents the estimate size and box represents the interval for 50, 75 and 95 % confidence. In other cases, lozenges indicate the mean value per treatment and significative difference ($p < 0.05$) are given by letters.

display a higher similarity with community compositions in the W treatment than in the N treatment (Figure 20A). Regarding size structure and trophic architecture, there was also a predominant effect of *top-down* forces on *bottom-up* forces, as changes in these ecological levels in the NW treatment also had higher similarities with changes observed in the W treatment (Figure 20B and C). However, the absence of dichotomous tree structure and the greater distances between the NW and W treatments suggest that the intensity of *top-down* force was less critical in controlling changes in size structure and trophic architecture in the NW treatment. Finally, *bottom-up* forces had a strong and predominant effect in controlling changes in ecosystem functioning, as we observed a dichotomous response separating C and W treatments from N and NW treatments (Figure 20D).

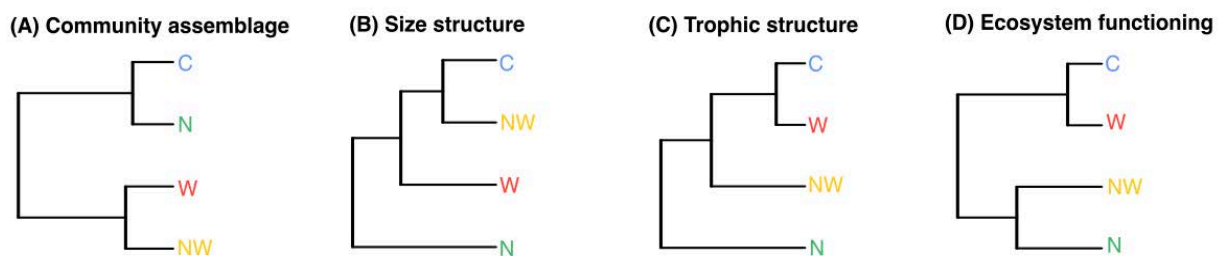


Figure 20. Rooted trees showing similarities in response to treatments of community assemblage (A), size structure (B), trophic structure (C) and ecosystem functioning (D). The highest similarities were found in the treatments diverging latest on the horizontal axis. Vertical distances provide no information on the similarities between treatments. Colors represent the treatments with Control (C) in blue, Nutrient (N) in green, Warming (W) in red and Nutrient + Warming (NW) in yellow.

Discussion

Ecologists are increasingly challenged to understand the fundamental basis of functioning of ecosystems to better appreciate the full range of changes induced by global changes (Woodward *et al.* 2010). Our study provides important knowledge on this topic by identifying the changes of the predominance of *bottom-up* and *top-down* controls at four ecological levels. In line with the first hypothesis, we found that nutrient addition and warmer temperature had a strong effect on aquatic biodiversity and ecosystem processes by modulating *bottom-up* and *top-down* forces. Although the warming treatment as a *top-down* force did not induce a reduction in predator abundance, we observed a strong effect of warming on community composition and size structure. We also found that nutrient addition induced a strong *bottom-up* force by increasing primary production and reorganizing trophic structure on primary producers as the main energy

source entering in the food web. In line with our second hypothesis, we found that the predominance of *top-down* and *bottom-up* controls changed at various ecological levels. Specifically, *top-down* force predominated in controlling community composition whereas *bottom-up* force predominated in controlling ecosystem functioning. For size structure and food web architecture, these two ecological levels responded additively to the two forces applied simultaneously without a clear pattern of predominance. The absence of consistent responses from communities to ecosystem functioning suggest that all levels of organization must be considered when studying the influence of environmental changes on aquatic ecosystems.

Increasing temperature is expected to eliminate large predators and release the predation on intermediate consumers (Jeppesen *et al.* 2010; Gardner *et al.* 2011). In our experimental study, these changes were not observed, and food chain lengths were not affected. Increases in the metabolic demands of predators due to increased temperature can be compensated by higher resource use if these are within their thermal tolerance range (O’Gorman *et al.* 2017), consequently induce stronger *top-down* control on primary consumers (Kratina *et al.* 2012; Shurin *et al.* 2012; Nagelkerken *et al.* 2020). This can partly explain the decrease in the abundance of the smallest primary consumers and therefore flatter size spectrum slopes. Ingram & Burns (2018) found similar results with the top predator notonecta by increasing temperature in a microcosm experiment. This increasing cascade effect in response to warming should be common in invertebrate food webs as freshwater notonecta species can have a high thermal optimum around 35°C (Streams 1987), which is a threshold rarely reached in experimentations (including ours). Also, an important role of top predators in communities is to regulate prey diversity by consuming the most abundant (Hammerschlag *et al.* 2019), explaining the increased diversity observed in the present study. However, a prolonged heat wave could lead predator populations to deplete prey populations, compromising their viability at a longer term (Nagelkerken *et al.* 2020). In consequence, long term experiments of warming can eliminate large predators and results in steeper size spectrum (as found in Yvon-Durocher *et al.* 2011; Dossena *et al.* 2012).

A key finding of our study was the mismatch between community composition and ecosystem functioning. Specifically, we observed that: (i) different taxa can lead to similar ecological functions, and (ii) similar communities could lead to different ecological functions. For example, heterotrophic ecosystem functions such the leaf litter decomposition were similar in ambient and warming treatments, despite important differences in benthic invertebrate communities. Although decomposition rate in our study can be mainly attributable to microbial

activity (strong correlation with bacterial density), there are multiple evidences that invertebrates composition and diversity can change leaf litter decomposition (Jonsson & Malmqvist 2000; McKie *et al.* 2008; Boyero *et al.* 2021). On the other hand, the higher contribution of primary producers to food web induced an increase in secondary production (i.e. increasing size spectrum elevation) but without changes in community composition. This reorganization of food web structure related to the generalist feeding behavior of taxa might allow the rapid assimilation and conversion of nutrients into biomass, limiting nutrient accumulation and eutrophication processes in inland waters (Champagne *et al.* 2022). However, eutrophication rarely acts in isolation and is often associated with other global change factors that can compromise the reorganization of food web in response to increasing *bottom-up* control (Jeppesen *et al.* 2009, 2014; Zhang *et al.* 2021). For example, summer heat waves overlap with cropping periods (and therefore nutrient addition nearby freshwater ecosystems), and our study shows that higher temperatures have prevented primary producers to become the main resource in the food web. These observation suggests that future studies should focus on the interactive effects of the multiple-stressors across all ecological levels to adequately predict the consequences on all ecosystem properties (Bunnell *et al.* 2014).

In line with our second hypothesis, our study confirms the predominant role of *top-down* forces in controlling the composition of freshwater communities. This predominant role is found in the majority of experimental studies that manipulate trophic cascades (Smith *et al.* 2010). However, *bottom-up* control can predominate over the longer term, especially in aquatic ecosystems with low levels of productivity (Hunter & Price 1992; Lourenço-Amorim *et al.* 2014; Rigosi *et al.* 2014). These impacts usually appear via ecological successions, which select the most competitive species for the acquisition of resources according to their availability (Menge, 2000), and were difficult to test experimentally (Smith *et al.* 2010). In turn, high availability of basal resources in eutrophic environment could favor species with higher levels resource use efficiency, inducing changes in trophic cascade with possible consequences in primary producers (Byers 2002). For example, the invasive *Dreissena* mussel establishment is largely favored by eutrophic environment, and then have a strong *top-down* effect on composition and biomass of phytoplankton (Nicholls & Hopkins 1993; Bastviken *et al.* 1998; Bierman *et al.* 2005). In this sense, *bottom-up* and *top-down* forces are interdependent and do not act at the same time scale on community composition and ecosystem functioning, but rather operate as feedback loops as initially suggested by Hunter & Price (1992).

In conclusion, our study provides novel insights into how global changes affects community composition, trophic networks and energy flows by modulating the intensity of *bottom-up* and *top-down* forces. Although apparent changes in community composition can occur rapidly following modification of the *top-down* force intensity, ecosystem functioning responded more rapidly to the change in the intensity of *bottom-up* forces. We encourage future researches to study the feedback loops between these two ecological levels to help improving our understanding of the importance *bottom-up* and *top-down* forces on the temporal dynamic of communities and ecosystem functioning.

Discussion générale

Rappel des résultats et présentation des axes de discussion

La présente thèse a révélé des patrons de réponses des écosystèmes lacustres aux changements environnementaux à différents niveaux d'organisation écologiques, avec une attention particulière sur la structure en taille des communautés. Elle apporte une preuve supplémentaire de l'importante structuration par la taille des communautés lacustres. Plus important encore, cette thèse met en avant que la relation taille-abondance, synthétisée à travers le spectre de taille, joue un rôle clef dans les écosystèmes car elle peut être reliée à l'assemblage des communautés (Chapitre 1, 3 et 4), à la structure des réseaux trophiques (Chapitre 2, 3 et 4), et au fonctionnement des écosystèmes (Chapitre 3 et 4).

À ce jour, le chapitre 1 est la première étude à révéler de manière simultanée la variation des trois paramètres du spectre de taille qui dérivent de l'approche historique dans les communautés de poissons de lac à large échelle géographique (153 lacs répartis en France Métropolitaine). Trois résultats principaux sont à retenir de ce chapitre: (i) nous avons confirmé que des pentes plus abruptes (abondance moins importante des individus de large taille) étaient retrouvées dans les lacs associés aux climats chauds, ainsi que dans les lacs les plus anthropisés (berges les plus artificialisées). Cependant, ces patrons étaient uniquement observés dans les lacs naturels. Les variations spatiales des pentes dans les lacs de barrage étaient uniquement associées aux variations du statut trophique (résumé par la concentration en nutriments), avec les pentes les plus abruptes retrouvées dans les lacs eutrophes. (ii) Les variations spatiales des deux autres paramètres du spectre de taille étaient fortement corrélées à celles de la pente dans les lacs naturels et de barrage, de telle sorte que les pentes les plus abruptes étaient associées à des élévations et des linéarités plus élevées. Cependant, la prise en compte de ces deux autres paramètres permettait de relier d'autres facteurs environnementaux avec la distribution en taille des poissons. Par exemple, l'élévation et la linéarité variaient avec le statut trophique des lacs naturels, tandis que la linéarité variait avec la proportion d'espèces non-natives dans les lacs de barrage. (iii) Le spectre de taille a permis de détecter l'influence des altérations hydromorphologiques dans les lacs naturels, tandis que les bioindicateurs basés sur l'assemblage des communautés (y compris ceux basés sur les poissons) n'y ont pas été sensibles.

Ensuite, l'intégration de la variabilité temporelle dans le chapitre 2 a permis pour la première fois de quantifier la stabilité de la pente du spectre de taille des poissons de lac à large

échelle spatiale (137 lacs) sur une période moyenne de 5 ans. Les variations de la pente au cours du temps étaient associées à des transferts de biomasse entre les petites classes de tailles (<32g) et les larges tailles corporelles (>128g). Nous avons montré que l'importance relative de ces classes de taille était peu sensible aux processus d'invasions biologiques car la variation des proportions d'espèces non-natives n'avait pas d'influence sur la pente. Cependant, l'augmentation des températures observées à l'échelle de la France métropolitaine durant cette période avait une influence positive sur la pente du spectre de taille (pente plus plate), traduisant un recrutement plus important des larges tailles corporelles, tandis que l'abondance des poissons des petites classes de tailles diminuait. Similairement, l'augmentation de la concentration en nutriments dans les lacs de barrage induisait des pentes plus plates, mais avait un effet inverse dans les lacs naturels.

Le chapitre 3 représente la première preuve empirique de l'association entre les variations spatiales du spectre de taille et celles de la structure des réseaux trophiques lacustres. L'approche par les isotopes stables a permis de révéler que les préférences alimentaires des poissons en fonction de leur masse avaient une influence sur la pente du spectre de taille. Plus spécifiquement, des rapports de masse entre les prédateurs et les proies (PPMR) faibles favorisaient une abondance plus élevée des poissons de large taille corporelle (pente plus plate), tandis que des PPMR élevés (prédateurs qui s'alimentent de proies beaucoup plus petites qu'eux) favorisaient des pentes abruptes. Cependant, les espèces non-natives étaient largement abondantes et avaient des préférences alimentaires différentes des espèces natives et altéraient la relation. Plus spécifiquement, les communautés largement représentées par les espèces non-natives avaient des pentes plus plates pour des PPMR élevés car les espèces de large taille corporelle étaient principalement omnivores et avaient des faibles positions trophiques.

Enfin, l'expérimentation présentée dans le chapitre 4 a étudié la réponse des écosystèmes aux changements environnementaux (augmentation de la température et de la concentration en nutriments), à tous les niveaux de complexité écologique, et pour la première fois, en intégrant le spectre de taille des communautés. Le réchauffement a induit une trajectoire commune entre la pente du spectre de taille et l'assemblage des espèces. Plus spécifiquement, le turn-over des espèces vers des espèces plus tolérantes à la température s'est manifesté par des pentes plus plates. En revanche, l'ajout de nutriment n'a eu aucun effet sur l'assemblage des espèces et la pente du spectre de taille, mais a fortement stimulé (i) la production primaire, (ii) l'entrée des producteurs dans le réseau trophique et (iii) l'élévation du spectre de taille. À

l'inverse, le réchauffement seul n'avait pas d'effet l'architecture des réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes.

Pris ensemble, les résultats de cette thèse mettent tout d'abord en avant une bonne consistance des patrons du spectre de taille à travers les différents chapitres et les échelles géographiques étudiées. Cependant, nous avons parfois observé des résultats inattendus concernant les patrons spatiaux et temporels spectre de taille en réponse aux mêmes drivers. Par exemple, nous avons observé des pentes plus abruptes du spectre de taille des lacs dans les climats chauds (Chapitre 1), mais l'augmentation des températures sur une faible échelle de temps avait un effet positif sur la pente du spectre de taille en réduisant principalement l'abondance des classes de taille les plus petites (Chapitre 2, Chapitre 4). J'aborderai dans un premier axe de discussion les mécanismes écologiques qui peuvent expliquer ces réponses multidirectionnelles, et développerai l'importance de la complémentarité des approches méthodologiques en écologie. Bien que la réponse du spectre de taille aux variations environnementales ait pu montrer parfois des manques de consistance, les chapitres 3 et 4 révèlent néanmoins que ces variations peuvent être associées à des changements dans le fonctionnement des écosystèmes. Cet aspect est le point fondamental et novateur de ce travail de thèse, car bien que couramment utilisé comme un substitut des propriétés fonctionnelles des écosystèmes, les preuves empiriques qui relient la variation du spectre de taille au fonctionnement des écosystèmes sont rares. Par conséquent, cet aspect mérite d'être discuté plus amplement, et sera développé dans un second axe de discussion. Dernier point, mais non des moindres, j'aborderai enfin les perspectives opérationnelles en matière de bioindication que ce travail de thèse peut susciter. Nous avons achevé le chapitre 1 en proposant l'intégration du spectre de taille comme un outil pouvant apporter plus de réalisme concernant l'évaluation des effets des perturbations d'origine anthropique sur le fonctionnement des écosystèmes. Pris dans son ensemble, ce travail peut aujourd'hui apporter des éléments supplémentaires pour poursuivre la discussion autour de ces perspectives. Ces aspects seront abordés dans un dernier axe de discussion où je développerai également la nécessité de continuer à acquérir des données empiriques à l'échelle des individus.

Variabilité du spectre de taille à travers les différentes approches écologiques

L'écologie se subdivise en de nombreuses disciplines qui dépendent principalement du niveau écologique étudié (cf. population, espèce, communauté ou écosystème) et de l'échelle d'étude (cf. spatiale ou temporelle) (Mcgill *et al.* 2006). Toutes ces disciplines ne sont pas mutuellement

exclusives, et cherchent toutes à identifier les mécanismes écologiques qui expliquent les patrons que nous observons dans les écosystèmes à un instant donné (Chave 2013). Les approches expérimentales constituent les approches les plus pertinentes pour identifier les mécanismes écologiques qui définissent la réponse des organismes aux changements environnementaux (Petersen *et al.* 2003; Stewart *et al.* 2013). De plus, la nature discrète d'une unité expérimentale offre un atout considérable aux écologues des écosystèmes pour analyser les flux d'énergie, qui sont peu quantifiables en milieu naturel (Trebilco *et al.* 2016). Cependant, l'extrapolation des résultats expérimentaux doit être réalisée avec précaution, car à mesure que la taille des unités expérimentales ou la complexité des systèmes biologiques étudiés augmentent (par exemple le nombre d'espèces), les facteurs de confusion et leurs interactions se multiplient (Lange *et al.* 2018; Birk *et al.* 2020). À l'inverse, les approches corrélatives à large échelle spatiale identifient des patrons écologiques réalistes en fonction des changements environnementaux, mais ne peuvent en revanche pas identifier l'origine des mécanismes écologiques qui sous-tendent les patrons observés (Levin 1992; Underwood *et al.* 2000). Par exemple, suggérer que des changements observés dans les communautés sont dus en majeure partie à la physiologie des organismes, ou bien à des changements dans les réseaux d'interactions dont ils dépendent peut s'avérer être spéculatif (Wisz *et al.* 2013). L'utilisation de variables biologiques résumant la structure des communautés, répétées à travers des approches expérimentales et de terrain, à différentes échelles spatiales et temporelles, représentent alors une opportunité unique pour tenter d'expliquer l'implication des mécanismes écologiques dans la réponse des écosystèmes aux changements environnementaux.

Le travail mené durant cette thèse s'inscrit largement dans cette démarche, puisque nous avons identifié la variation du spectre de taille à plusieurs échelles spatiales et temporelles. Pris dans leur ensemble, les résultats de cette thèse nous ont tout d'abord montré une certaine forme de consistance entre les échelles spatiales. Bien que ce résultat ait été peu mis en avant à travers le manuscrit, le cas de l'effet des invasions biologiques sur la pente du spectre de taille a été d'une grande consistance à travers l'échelle locale et nationale. Dans les chapitres 1 et 3, l'effet des espèces non-natives sur la pente du spectre de taille n'était pas significatif, mais à la limite du seuil avec un effet estimé positif, tandis les pentes estimées par la méthode non linéaire (MLE) étaient systématiquement significatives dans ces deux chapitres, avec des effets estimés également positifs (Annexes: Tableau A3, A10). Cela suggère non seulement que les deux méthodes de calculs sont consistantes entre elles, mais que le spectre de taille s'avère être un outil puissant pour détecter l'impact de l'introduction espèces non-natives sur la distribution en taille des poissons à des échelles géographiques variées (Kopf *et al.* 2018; Arranz *et al.* 2021).

Deuxièmement, la réponse de la pente du spectre de taille au niveau d'eutrophisation des lacs a également fait preuve de consistance à travers ces deux chapitres. En effet, les pentes calculées par les deux méthodes (méthode linéaire et non linéaire) ne montraient aucune covariation avec le statut trophique des espèces dans les 25 gravières à l'échelle locale ainsi que dans les 51 lacs répartis en France. La littérature concernant l'effet du statut trophique sur le spectre de taille en eau douce est bien documentée à multiples échelles géographiques, mais ne soutient pas de patrons généraux. Par exemple, l'augmentation locale des nutriments a un effet positif sur la pente des communautés de macro-invertébrés ou poissons dans les rivières (Bourassa & Morin 1995; deBruyn *et al.* 2002). Ces observations ont été soutenues dans 78 lacs tempérés du nord de l'Allemagne (Emmrich *et al.* 2011). Cependant, certaines études plus récentes ont montré des effets inverses à plus large échelle géographique, avec par exemple un effet négatif sur la pente, aussi bien dans les lacs (Chu *et al.* 2016), que les rivières (Arranz *et al.* 2021), tel que nous l'avons observé dans les 102 lacs de barrage répartis en France. Atkinson *et al.* (2021) ont récemment proposé une relation « en cloche » entre la pente du spectre de taille et la productivité, présumant que l'effet des nutriments ne dépendrait pas essentiellement de l'échelle géographique étudiée, mais principalement du gradient d'eutrophisation de la zone étudiée. Aussi, nous pouvons suggérer que ces effets multidirectionnels des nutriments sur la pente peuvent être liés à la temporalité du transfert des biomasses entre les classes de taille (ou niveaux trophiques), qui peuvent s'échelonner sur plusieurs années (Sabel *et al.* 2020). Par exemple, une augmentation rapide des premières classes de tailles liée à l'augmentation de la disponibilité des ressources basales aura tout d'abord un effet mécanique sur l'élévation (positif) et la pente (négatif), le temps que les larges classes de tailles bénéficient à leur tour de cette augmentation de ressources. Étant donné que les études reliant le spectre de taille des poissons aux variations du statut trophique se limitent essentiellement à la littérature précitée, de plus amples études empiriques seraient nécessaires pour valider ces hypothèses.

Le troisième facteur environnemental influençant le spectre de taille que nous avons largement testé à travers ce travail de thèse est la température (Chapitre 1, 2 et 4). Bien que l'effet négatif de la température sur l'abondance des larges tailles corporelles soit largement bien documenté (Brown *et al.* 2004), ce facteur a amené le plus d'inconsistance à travers les différents chapitres. Contrairement aux résultats du chapitre 1 ainsi qu'à l'abondante littérature d'eau douce ou marine qui montrent l'influence négative de la température sur la pente du spectre de taille (Emmrich *et al.* 2014; Chu *et al.* 2016; Coghlan *et al.* 2022), l'augmentation globale des températures observée dans le chapitre 2, ainsi que la vague de chaleur simulée dans le chapitre 4 ont tous deux entraîné de pentes plus plates. Pourtant, le déclin de la taille

corporelle est attendu comme une réponse universelle à l'augmentation de la température (Daufresne *et al.* 2009; Gardner *et al.* 2011). Le terme "surprise écologique" (d'après Paine *et al.*, 1998) est souvent utilisé pour décrire les changements inattendus dans les communautés, qui peuvent être particulièrement importants lorsque les structures biologiques considérées dépendent d'interactions trophiques (Thompson *et al.* 2018). Comme évoqué dans le paragraphe précédent, la vitesse de la réponse du réseau trophique entier dépend du temps de colonisation, du cycle de vie ou des capacités de dispersion des organismes à chaque niveau trophique (Krauss *et al.* 2010). L'expérimentation du chapitre 4 a apporté une opportunité unique d'identifier les mécanismes qui peuvent expliquer cette augmentation inattendue de la pente en réponse au réchauffement. Plus spécifiquement, l'augmentation de température contenue dans la tolérance thermique des prédateurs de large taille induit une dépense métabolique plus importante (Brown *et al.* 2004), mais que les prédateurs peuvent compenser temporairement en augmentant l'acquisition des ressources (O'Gorman *et al.* 2017). À la fin de l'expérimentation, les pentes plus plates étaient dues à une diminution de l'élévation en réponse à une prédation plus importante sur les petites classes de tailles. Les réponses opposées de la pente du spectre de taille à la température entre les patrons spatiaux et temporels ne sont donc pas exclusives et dépendent de la vitesse du réchauffement ainsi que de l'échelle temporelle à laquelle la réponse est observée. En effet, les conséquences sur le long terme d'une prédation accrue des prédateurs pourront se manifester par une diminution de leur abondance suite à l'épuisement des proies (Nagelkerken *et al.* 2020), et par conséquent une pente plus abrupte tel qu'observé pour les patrons spatiaux en réponse aux climats les plus chauds. Par conséquent, les trajectoires temporelles du spectre de taille en réponse aux variations environnementales sont régies par des dynamiques complexes, et les approches expérimentales peuvent fournir des éléments cruciaux pour mieux comprendre les mécanismes écologiques qui sous-tendent les patrons spatiaux observés en milieu naturel.

Ainsi, le spectre de taille des communautés, et plus particulièrement la pente, offre une approche pertinente pour identifier l'effet des changements environnementaux sur les communautés. Pour autant, sa signification seule, qui ne prend pas en compte les variations d'abondance absolue (comme le fait l'élévation), pourrait amener à des interprétations erronées des mécanismes écologiques impliqués dans ses variations. Il a pu être mentionné dans la littérature que la pente du spectre de taille pourrait ne pas être très utile en tant qu'indicateur à court ou moyen terme de la dynamique des écosystèmes (Rochet *et al.* 2005), mais ce travail permet de montrer l'importance de son utilisation dans cet objectif si elle est couplée à d'autres

métriques telles que l'élévation. Cependant, bien que les trois paramètres du spectre mesurent théoriquement des propriétés différentes des réseaux trophiques, ils sont contraints entre eux parce qu'ils sont obtenus par la même analyse statistique, ce qui par conséquent, diminue leur capacité de détection individuelle des processus écologiques qu'ils reflètent (Rice 1996; Gómez-Canchong *et al.* 2013). Explorer spécifiquement les relations causales entre les paramètres pourrait aider à une meilleure compréhension de leur interdépendance écologique et des biais statistiques qui les lient pour une application en tant qu'indicateurs indépendants de la propriété des réseaux trophiques aquatiques tels qu'explicité par (Heneghan *et al.* 2019) (Figure 3).

Le spectre de taille, indicateur de structure ou fonction ?

La distribution en taille des communautés a reçu une attention grandissante ces dernières années pour prédire comment les changements environnementaux affectent le fonctionnement des écosystèmes (Séguin *et al.* 2014; Fritschie & Olden 2016; García-Comas *et al.* 2016). Par exemple, la diversité en taille des invertébrés benthiques affecte le cycle des nutriments (Fritschie & Olden 2016), ou la diversité de taille des prédateurs dans le zooplancton augmente l'efficacité de transfert trophique (García-Comas *et al.* 2016). Le spectre de taille est aujourd'hui devenu une approche incontournable pour synthétiser l'ensemble des processus écologiques associés aux tailles corporelles telles que le recrutement, la prédation, la capacité d'accueil du milieu ou encore l'efficacité du transfert trophique (Blanchard *et al.* 2017). Cependant, le nombre important de paramètres abiotiques et mécanismes écologiques qui le font varier soulève la question légitime de sa pertinence pour refléter indépendamment chaque paramètre abiotique ou mécanisme écologique. Par conséquent, il y a un besoin urgent aujourd'hui de révéler empiriquement la contribution réelle du spectre de taille dans ces variations des différentes propriétés des réseaux trophiques (Mehner *et al.* 2018).

Le spectre de taille est considéré comme une représentation synthétique de la structure des réseaux trophiques et des flux qui y transitent (Eddy *et al.* 2021). Par conséquent, la taille du corps doit être le déterminant principal du régime alimentaire des individus. Or, le chapitre 3 a révélé que la corrélation entre la taille corporelle et la position trophique est faible dans les communautés de poisson d'eau douce et peut varier fortement entre les lacs. Malgré ces variations entre écosystèmes, il était possible de relier globalement la variation spatiale de la pente du spectre de taille à celle du ratio de masse entre les proies et les prédateurs, qui détermine directement la longueur de la chaîne alimentaire et l'efficacité de transfert trophique (Barnes *et al.* 2010). Cependant, le chapitre 4 a révélé l'absence de covariation avec la longueur

de la chaîne alimentaire. Ces manques de consistance entre la pente du spectre et la structure des réseaux trophiques observés dans les chapitre 3 et 4 étaient principalement dues à l'omnivorie, que les approches par la taille ne peuvent pas quantifier. Étant donné que ce comportement alimentaire est largement représenté dans les écosystèmes d'eau douce, y compris dans les communautés d'invertébrés (Chang *et al.* 2014), le spectre de taille doit aujourd'hui être couplé avec des analyses alimentaires telles que l'analyse des isotopes stables pour permettre d'appréhender les flux d'énergie qui circulent dans les réseaux trophiques dans ces écosystèmes. Identifier des patrons spatiaux et temporels de l'omnivorie dans les écosystèmes d'eau douce permettrait non seulement de réconcilier les prédictions théoriques basées sur les tailles corporelles et les flux réels dans les réseaux trophiques, mais également de comprendre dans quelles conditions l'énergie peut être stockée efficacement dans ces écosystèmes.

L'élévation du spectre de taille est décrite comme la capacité d'accueil du réseau trophique (c.f. « la largeur de la base de la pyramide des biomasses ») et varie de manière prévisible en fonction des changements de productivité, indépendamment de la structure des réseaux alimentaires (Ahrens & Peters 1991). Cependant, nous avons observé des réponses nuancées. L'augmentation de l'élévation est généralement observée avec l'augmentation de concentration en nutriments (Murry & Farrell 2014; Estévez *et al.* 2020; Mazurkiewicz *et al.* 2020), et nous avons apporté une preuve supplémentaire avec le chapitre 4, où nous montrons que l'élévation du spectre de taille était le seul paramètre à avoir covarié avec des changements de productivité. Cependant, il faut noter que le premier résultat en chapitre 1 montrait une relation inverse nette entre les taux de nutriments et l'élévation dans les lacs naturels, suggérant que les patrons entre élévation et quantité de ressources basales ne sont pas aussi évidents. Récemment, De Guzman *et al.* (2023) ont observé ce résultat avec le rejet des eaux usagées en rivière, car bien que plus riches en nutriments, elles étaient également polluées en métaux et avaient probablement un effet négatif sur l'abondance des organismes. Aussi, Larrañaga *et al.* (2023) ont démontré que l'augmentation des nutriments n'augmentait pas l'élévation du spectre de taille des communautés de macro-invertébrés détritivores, contrairement à la quantité de litière. Similairement, nous avons observé que la vague de chaleur du chapitre 4 a empêché les consommateurs primaires de diriger leur alimentation vers les producteurs primaires, et que la plus grande abondance de ces derniers n'a eu aucun effet sur l'élévation du spectre de taille des consommateurs totaux. Par conséquent, une augmentation de l'élévation en fonction de l'ajout de nutriments implique donc qu'ils soient convertis en biomasse dans le compartiment

biologique étudié, et dépend alors de la structure même du réseau trophique et des préférences alimentaires des organismes.

Face à l'absence de relation entre le spectre de taille et les fonctions écologiques auxquelles il est théoriquement relié dans les écosystèmes d'eau douce, certains auteurs ont proposé d'élargir les gammes de taille pour le calcul de la régression (Rossberg *et al.* 2019). Bien que la pente du spectre de taille calculée sur un sous-ensemble du spectre de taille incluant un seul groupe paraphylétique (cf. phytoplancton, zooplancton, poissons) puisse donner des résultats relativement consistants pour un même écosystème (Heneghan *et al.* 2020; Heather *et al.* 2021a; Figure 21), la pente du spectre de taille complète calculée à travers tous les groupes paraphylétiques offre une vision plus réaliste des processus écologiques (Rossberg *et al.* 2019; Benoit *et al.* 2021; Heather *et al.* 2021b). Par exemple, un spectre de taille calculé sur le phytoplancton et le zooplancton donne un aperçu sur leur proportion relative, avec des conséquences sur la balance métabolique, ainsi que le stockage du CO₂ (Yvon-Durocher *et al.* 2010; Serra-Pompei *et al.* 2022). Les spectres de tailles calculées sur des larges gammes de taille corporelles montrent alors des structures non linéaires sous la forme de dômes correspondants à chaque groupe paraphylétique, séparés par un facteur de 10⁵ à 10⁶g, ce qui correspond à l'échelle maximale que nous avons utilisé dans ces travaux de thèse. Ces dômes constitueraient la majeure partie des flux trophiques, alors que les flux au sein des dômes seraient majoritairement liés à la croissance (Rossberg *et al.* 2019), et aurait par conséquence directe de limiter l'influence de l'omnivorie dans les communautés qui intervient au sein des groupes monophylétiques. Ces structures en dôme peuvent également expliquer les incohérences qui peuvent être observées sur des faibles gammes de taille, et particulièrement si le spectre est calculé sous l'un des point d'inflexion (Figure 21). Bien que cette méthode puisse effectivement se rapprocher d'une forme de réalisme au niveau des processus à l'échelle des écosystèmes, les variations de la pente à large échelle de tailles corporelles sont généralement associées aux variations des biomasses des populations d'espèces de tailles maximales différentes, plutôt que par les variations de tailles intraspécifiques (Rossberg *et al.* 2019). Par conséquent, le spectre de taille peut être considéré comme un descripteur au niveau de la communauté avec des implications fiables au niveau des flux d'énergie dans l'écosystème s'il est calculé sur une large gamme de taille corporelle, mais sera moins pertinent pour détecter l'influence subtile des perturbations sur la structure en taille des communautés, que ce travail de thèse a largement mis en avant.

Ainsi, les approches basées sur la taille offrent une méthode assez simple et peu coûteuse pour estimer des processus écologiques complexes. Son interprétation en tant qu'efficacité de transfert trophique dans les écosystèmes suppose que les organismes ont des positions trophiques largement déterminées par leur taille corporelle. Ce prérequis est difficile à obtenir lorsque des petits sous-ensembles des réseaux trophiques sont considérés comme les poissons d'eau douce qui se répartissent en majorité sur deux positions trophiques et possèdent une large diversité de taille corporelle. Cependant, calculé sur des plus grands sous-ensembles (en incluant par exemple le plancton), le spectre de taille révèle des estimations pertinentes du fonctionnement, mais devient moins sensible aux variations environnementales. Par conséquent, le spectre de taille intègre différents processus écologiques en fonction de la gamme de taille sur lequel il est calculé, et bien qu'il donne une approximation des flux d'énergie dans les réseaux trophiques avec des faibles échelles de taille, il en offre un aperçu plus pertinent que l'assemblage des espèces dans les écosystèmes aquatiques.

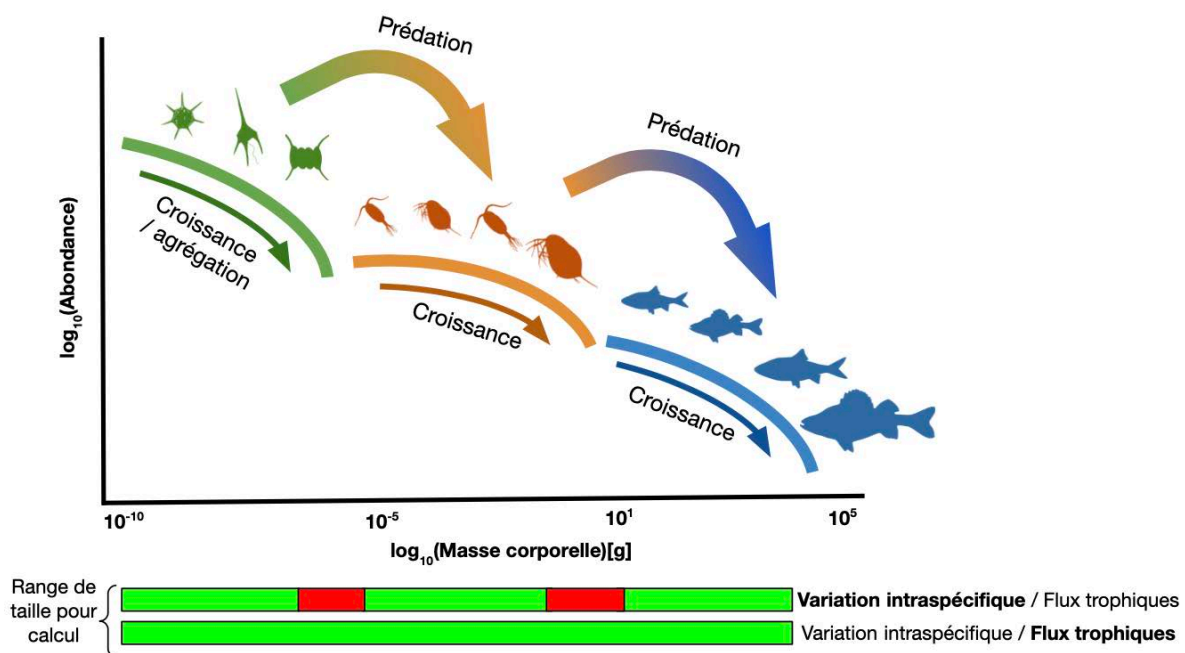


Figure 21. Exemple d'un spectre de taille multi-espèce d'eau douce montrant la formation de dôme entre les groupes paraphylétiques.

Vers une bio indication fonctionnelle

Face au constat alarmant de la chute de la biodiversité associée aux milieux aquatiques continentaux depuis les années 70, de nombreux cadres législatifs ont été mis en place à l'échelle mondiale pour identifier les perturbations d'origine anthropique les plus impactantes

pour les écosystèmes afin d'en limiter les impacts (Hering *et al.* 2010). À l'échelle européenne, la directive cadre sur l'eau (DCE: European Commission 2000) exige que tous les États membres parviennent à une bonne qualité écologique de ses masses d'eau continentales d'ici à 2027, étant définie comme « l'expression de la qualité de la structure et du fonctionnement des écosystèmes » (article 2). Plus concrètement, les états doivent attester de leurs efforts vers cet objectif tous les 6 ans depuis 2004 à travers des indicateurs de qualité biologique. Bien que les bioindicateurs basés sur l'assemblage des espèces représentent un moyen direct de quantifier l'évolution des activités anthropiques sur les organismes, au moins deux questions restent aujourd'hui ouvertes: (i) comment ces modifications de l'assemblage des communautés traduisent l'état écologique du fonctionnement des écosystèmes tel que décrit par la DCE ?, et (ii) comment détecter les perturbations qui peuvent modifier le fonctionnement sans modifications apparentes de l'assemblage des communautés ? Face à ce constat, il est nécessaire de trouver de nouveaux bioindicateurs mesurant directement le fonctionnement des écosystèmes pour en évaluer le « bon état écologique » dans tous ses aspects (Hette-Tronquart & Belliard 2018).

Le développement d'indicateurs basés sur le fonctionnement des écosystèmes offrirait des approches répétables à large échelle géographique car les fonctions écologiques (cf. recyclage de la matière organique, production primaire, secondaire) sont des processus qui interviennent dans tous les biomes, et par conséquent sont peu dépendantes du turn-over des espèces (Santos *et al.* 2021). Dans ce cadre, la distribution de la taille corporelle dans les écosystèmes apparaît alors comme une métrique candidate pertinente car elle permettrait à la fois d'estimer le bon état écologique de la structure, mais également de certaines fonctions écologiques, indépendamment du nombre ou de la composition en espèces (Logez & Pont 2011). Suite à l'émergence du spectre de taille dans les années 2000 en milieu marin, Petchey & Belgrano (2010) ont alors proposé d'utiliser la pente du spectre de taille comme un indicateur fonctionnel universel pour répondre aux besoins des gestionnaires. Parmi les études empiriques qui référencent ce travail, une vingtaine ont testé la réponse du spectre de taille des communautés d'invertébrés terrestres ou aquatiques en fonction de l'intensité des perturbations d'origine anthropique (généralement quantifiées à partir d'indices multi-pressions), et ont démontré l'influence négative sur la pente du spectre de taille des communautés d'invertébrés aquatiques et terrestres (par exemple Zhao *et al.* 2015; Krynak & Yates 2020; Coccia *et al.* 2022b), ainsi que les conséquences directes sur la dégradation de la matière organique (Potapov *et al.* 2019b, Larrañaga *et al.* 2023). En revanche, seules quelques études se sont concentrées sur les

communautés de poissons et montrent des résultats contrastés (Benejam *et al.* 2016; Chu *et al.* 2018; Sutton & Jones 2020; Osuka *et al.* 2021). Par exemple, Osuka *et al.* (2021) démontrent que la mise en place d'aires protégées marines induisent des pentes du spectre de taille des poissons plus pentues, alors que Chu *et al.* (2018) montrent à l'inverse que la mise en place d'aires protégées autour des lacs se traduit par des pentes plus plates des communautés de poissons de lacs. Par conséquent, il est nécessaire d'apporter plus de connaissances de la réponse spécifique de la pente du spectre de taille dans les communautés de poissons aux différentes perturbations, et d'en documenter les conséquences sur le fonctionnement. De tels efforts permettraient de développer l'applicabilité de la pente en tant que bioindicateur fonctionnel et universel tel que proposé par Petchey & Belgrano (2010).

Ce travail de thèse s'inscrit largement dans l'actuelle demande de bioindicateurs fonctionnels et universels. Nous avons commencé par tester les réponses des différents paramètres du spectre de taille aux trois plus grandes pressions exercées sur les écosystèmes d'eau douce (altération hydromorphologiques, invasions biologiques et eutrophisation) dans le chapitre 1. En accord avec nos hypothèses respectives, nous avons révélé que l'utilisation du spectre de taille pourrait rendre les programmes de gestion plus efficaces car il répondait à chacune des perturbations. Plus spécifiquement, la pente et la linéarité permettaient de détecter les impacts des altérations physiques sur les communautés (artificialisation des berges), dont la quantification reste aujourd'hui un challenge (Poikane *et al.* 2020; Ritterbusch *et al.* 2022). De plus, nous montrons également à travers le chapitre 2 que le spectre de taille est susceptible de varier en fonction des changements des conditions environnementales sur une période correspondant aux cycles DCE (environ six ans), ce qui permettrait d'être un outil opérationnel pour suivre les évolutions des pratiques de gestion. Cependant, l'étape suivante pour une application en tant que bioindicateur fonctionnel consistait à vérifier que les mécanismes trophiques que nous avons hypothétiquement désignés étaient impliqués à travers ces variations de la pente. En réalité, nous avons observé que le spectre de taille reflète également une grande diversité de processus écologiques qui ne sont pas pertinents dans le cadre de l'évaluation des perturbations d'origine anthropique sur le fonctionnement des écosystèmes. Par conséquent, la propriété extrêmement intégrative du spectre de taille se révèle être aussi une grande faiblesse dans le contexte spécifique de la bioindication, car isoler la réponse spécifique du spectre de taille à différentes perturbations afin d'en déduire des conséquences directes sur le fonctionnement des écosystèmes demandera des efforts conséquents de calibration ainsi que des recherches supplémentaires sur sa contexte dépendance avec le fonctionnement des écosystèmes. Néanmoins, les résultats présentés dans ce travail de thèse

sont en mesure de proposer son utilisation préliminaire en tant que bioindicateur fonctionnel s'il est couplé avec des analyses alimentaires telles que l'analyse des isotopes stables (Figure 22).

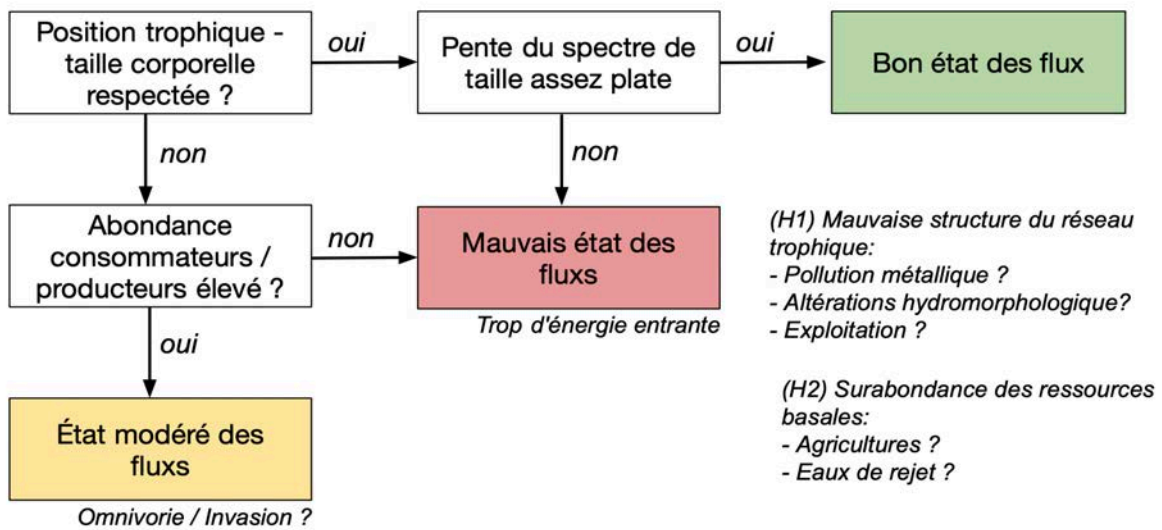


Figure 22. Cadre conceptuel visant à utiliser la pente du spectre de taille combiné aux approches isotopiques pour quantifier l'effet des perturbations d'origine anthropique sur les flux d'énergie dans les réseaux trophiques. H1 et H2 représentent les deux hypothèses au mauvais état des flux.

L'urgence actuelle des changements globaux justifie la nécessité de trouver rapidement des approches méthodologiques pour développer des bioindicateurs qui couvrent toutes les facettes de la biodiversité (Wang *et al.* 2021). Bien que les recherches en matière de bioindication semblaient montrer un fort engouement pour la quantification des impacts sur les processus écologiques la dernière décennie (Villéger *et al.* 2010; Cucherousset & Villéger 2015; Gagic *et al.* 2015), de nouvelles approches comme l'ADN environnemental semblent paradoxalement émerger ces dernières années pour répondre au contexte actuel de bioindication (Czechowski *et al.* 2020; Seymour *et al.* 2020; Pont *et al.* 2021). La recherche autour d'une biosurveillance par des approches génétiques s'intensifie car la majeure partie des bioindicateurs utilisés dans le cadre de la DCE tendent à rester basés sur des critères taxonomiques, et permettraient trois gros avantages au regard des méthodes traditionnelles: (i) une meilleure identification des espèces pour des coûts de logistique moins élevés, (ii) l'identification de l'expression gènes spécifiques en réponse à la pollution, et (iii) une limitation des impacts négatifs des échantillonnages sur les organismes et les écosystèmes (Santos *et al.* 2021). Bien que ces nouvelles méthodes semblent montrer des perspectives en termes de quantification de la biomasse par espèce (Sanchez *et al.* 2022), il faut rappeler que les approches taxonomiques

supposent que tous les individus d'une espèce sont égaux. Or, le présent travail de thèse rappelle une nouvelle fois la faible importance des critères taxonomiques dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. D'autres méthodes moins invasives et moins onéreuses comme l'hydroacoustique sont actuellement sur le banc d'essai pour quantifier le spectre de taille (Wheeland & Rose 2016; Braun & Mehner 2021; Tušer *et al.* 2022), et il s'avère précautionneux de poursuivre ces efforts pour conserver au minimum des approches de terrain basées sur les tailles corporelles individuelles. Les données individuelles représentent une richesse inestimable pour non seulement comprendre comment les perturbations impactent les communautés aquatiques, mais également le fonctionnement des écosystèmes. Ce n'est pas la richesse des espèces mais bien le fonctionnement des écosystèmes qui fournit directement les ressources et les services naturels, et nous devons aujourd'hui nous demander comment les fonctions écologiques peuvent persister malgré les changements inévitables de la biodiversité (Maureaud *et al.* 2019).

Ainsi, ce travail de thèse met en avant la valeur ajoutée du spectre de taille pour quantifier l'effet des perturbations d'origine anthropique sur les écosystèmes aquatiques d'eau douce. Le spectre de taille représente un outil simple à mettre en place en accord avec les protocoles de suivis de qualité environnemental actuels, et est intégrateur de multiples pressions auquel sont confrontés les écosystèmes d'eau douce. De plus, il présente l'avantage d'être utilisé et comparé entre des communautés dans lesquelles le nombre d'espèces est faible. Cependant, des études plus approfondies sur la contexte dépendance entre le spectre et le fonctionnement des écosystèmes seraient nécessaires pour s'affranchir des approches alimentaires auxquelles il est aujourd'hui dépendant pour être utilisé en tant que bioindicateur fonctionnel. Des efforts en ce sens permettraient d'évaluer plus amplement « le bon état écologique » du fonctionnement des écosystèmes aquatiques et leur vulnérabilité, indépendamment des critères taxonomiques, mais permettraient également de renforcer les connaissances de l'écologie de ces milieux.

Conclusion et perspectives de recherche

Il y 10 ans, Sutherland *et al.* (2013) avaient identifié les 100 questions fondamentales et prioritaires pour une meilleure compréhension des systèmes écologiques, parmi lesquelles: « *Dans quelle mesure les propriétés des communautés et les réponses aux changements environnementaux peuvent-elles être prédites à partir de la distribution de traits synoptiques simples, par exemple la taille du corps, la surface foliaire ?* » (#39). Aujourd'hui, nous sommes en mesure d'apporter quelques éléments de réponse. Bien que perçue comme un attribut trop synthétique, la taille corporelle des individus, mesurée à l'échelle des populations ou des communautés, a toute sa place comme outil pour résoudre des questions majeures en écologie (Hildrew *et al.* 2007). Bien entendu, elle représente un proxy indirect de traits plus spécifiques des organismes, et il peut être nécessaire de la compléter par d'autres caractéristiques pour améliorer notre capacité à prédire leurs réponses aux changements environnementaux. Hormis chez les végétaux supérieurs, où la surface foliaire a été proposée pour répondre aux mêmes enjeux (trait réponse des activités anthropiques, avec des conséquences sur la production primaire et le stockage du carbone, Bonilla-Valencia *et al.* 2022), la taille corporelle représente un attribut inhérent à tous les organismes. Par conséquent, elle présente l'avantage d'être une métrique standardisée pour tous les écologues à l'échelle mondiale, facile à mesurer, et peut nous aider à comprendre les similitudes et les différences qu'il peut y avoir entre les biomes (Potapov *et al.* 2019a). Presque un siècle après les travaux d'Elton (1927), nous commençons seulement à identifier des patrons clairs de la réponse des organismes à travers leur taille corporelle, mais nous ne sommes toujours pas en mesure de quantifier le potentiel des approches par la taille en écologie des écosystèmes (Brose *et al.* 2017).

Malgré l'essor de l'écologie par les traits dans la littérature, la compréhension des mécanismes par lesquels la variation des traits des organismes influe sur le fonctionnement des écosystèmes reste parcellaire (Bolnick *et al.* 2011). Cette question avait également été abordée par Sutherland *et al.* (2013) (#72 « *Peut-on prédire les réactions des écosystèmes aux changements environnementaux en se basant sur les traits des espèces ?* »). La réponse que nous pouvons apporter aujourd'hui est oui, car des déviations dans la relation taille corporelle – position trophique influencent les flux d'énergie dans les écosystèmes. Cependant, ces effets sont largement dépendants des variations intraspécifiques. La taille corporelle en est un exemple particulièrement pertinent puisque deux communautés strictement identiques sur le

plan taxonomique peuvent avoir des structures en taille différentes, induisant des réseaux d'interactions différents. Bien que nous soyons aujourd'hui en mesure de prédire les interactions possibles entre les organismes en se basant sur leurs traits, prédire les interactions réalisées et la structure des réseaux trophiques demeure un challenge, car elles sont la résultante de comportements individuels (Petchey *et al.* 2008). Les interactions trophiques intervenant à l'échelle individuelle, seule l'étude de la spécialisation des organismes pour des tailles de ressources en lien avec leur physiologie permettra de développer un cadre prédictif général des flux réels d'énergie et de matière dans les réseaux trophiques. Par conséquent, prédire la réaction des écosystèmes aux changements environnementaux en se basant sur les traits nécessite (i) d'identifier les sources et les patrons de la variation intraspécifique de ces traits, et (ii) d'identifier comment cette variabilité affecte notre capacité à prédire le fonctionnement des écosystèmes. Ces deux perspectives de recherche représentent aujourd'hui l'un des plus grands challenges en écologie (Bolnick *et al.* 2011), et je suggère que la taille corporelle et les réseaux alimentaires aquatiques offriraient des modèles d'étude de choix pour explorer ces questions.

Les variations intraspécifiques du régime alimentaire sont un moteur de l'évolution des espèces, et influent directement sur le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes (Harmon *et al.* 2009; Raffard *et al.* 2022, 2023). De nombreuses espèces couramment décrites comme généralistes pour leur alimentation peuvent en réalité regrouper un ensemble de populations spécialistes (Ford *et al.* 2010, Fonseca *et al.* 2011, Scholz *et al.* 2020). Par exemple, le bar commun (*Dicentrarchus labrax*) a longtemps été décrit comme généraliste dans l'utilisation des ressources benthiques et pélagiques, alors qu'il peut s'agir de populations distinctes dont les régimes alimentaires dépendent de l'habitat (Cobain *et al.* 2019). Ces observations sont capitales dans le cadre de la préservation des ressources des espèces d'intérêt commercial (Cobain *et al.* 2019). Dans les écosystèmes d'eau douce, la spécialisation alimentaire de l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) et les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes est un exemple emblématique (Harmon *et al.* 2009). Les populations pélagiques s'alimentent constamment de zooplancton de petite taille alors que les populations spécialistes dépensent moins d'énergie dans la recherche et s'alimentent essentiellement de macro-invertébrés de plus grande taille (Larson 1976). Étant donné que les processus de spécialisation alimentaire intraspécifiques apparaissent le plus souvent dans les environnements stables afin de limiter la compétition alimentaire (Dermond *et al.* 2018), nous pouvons alors suggérer que les perturbations d'origine anthropique exercées sur les écosystèmes d'eau douce contraindraient la niche trophique des espèces. Des métriques telles que la relation taille corporelle – position trophique à l'échelle des espèces deviendraient alors plus prévisibles que

dans les écosystèmes non perturbés. Par conséquent, comprendre comment les variations environnementales induisent des déviations vis-à-vis des tailles optimales de proies issues de chaque spécialisation alimentaire intraspécifique pourrait aider à appréhender les conséquences des changements globaux sur les flux d'énergie dans les écosystèmes (Rudolf & Rasmussen 2013).

Plus concrètement, les poissons représentent un modèle biologique pertinent pour approfondir ces perspectives de recherches, tant par leur forte variabilité intraspécifique que leur contribution au cycle des nutriments (Holmlund & Hammer 1999). Alors qu'il existe des sources de données jusqu'ici négligées concernant la distribution des tailles corporelles des poissons d'eau douce à l'échelle mondiale, les données individuelles concernant l'alimentation sont rares, ce qui nécessiterait alors l'acquisition de nouvelles données à large échelle géographique dans des contextes environnementaux variés. Les analyses isotopiques pourraient largement contribuer à documenter les patrons spatiaux et temporels de la spécialisation intraspécifique et les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes d'eau douce. Quantifier la variation spatiale des réseaux trophiques en utilisant ces approches est courant en milieu marin, et nous devons maintenant, au même titre que ce que nous avons fait avec le spectre de taille dans ce travail de thèse, nous en inspirer pour davantage comprendre l'écologie des écosystèmes aquatiques d'eau douce. Prédire le degré de spécialisation intraspécifique des niches trophiques en fonction des conditions environnementales permettrait non seulement de documenter les patrons spatiaux des réseaux trophiques et des flux qui y circulent, mais pourrait largement contribuer aux décisions de gestion à l'échelle des écosystèmes. Ces efforts pourraient être une première étape dans la définition de ce que devrait être un réseau trophique d'eau douce dans un état de référence sans perturbations, dans la mesure où il n'existe toujours pas de consensus scientifique dans ces écosystèmes (Hette-Tronquart & Belliard 2018).

Ainsi, le présent travail démontre tout l'intérêt de considérer la variation des traits pour expliquer la présence des organismes le long de gradients environnementaux. Plus encore, l'exemple de la taille corporelle démontre l'importance de considérer les traits à l'échelle des individus lorsqu'il s'agit de relier l'environnement au fonctionnement des écosystèmes. L'ensemble de ces travaux pourra servir de base à notre compréhension générale des interactions entre organismes, et la manière dont elles façonnent les flux d'énergie dans les réseaux trophiques. La poursuite d'efforts en ce sens devrait supporter le développement d'outils pertinents qui permettront d'appréhender les impacts des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques d'eau douce.

Références

- Ahrens, M.A. & Peters, R.H. (1991). Patterns and limitations in limnoplankton size spectra. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48, 1967–1978.
- Al-Habsi, S., Sweeting, C., Polunin, N. & Graham, N. (2008). $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ elucidation of size-structured food webs in a Western Arabian Sea demersal trawl assemblage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 353, 55–63.
- Alp, M., Cucherousset, J., Buoro, M. & Lecerf, A. (2016). Phenological response of a key ecosystem function to biological invasion. *Ecol. Lett.*, 19, 519–527.
- Álvarez, E., López-Urrutia, Á., Nogueira, E. & Fraga, S. (2011). How to effectively sample the plankton size spectrum? A case study using FlowCAM. *J. Plankton Res.*, 33, 1119–1133.
- Arakaki, M., Christin, P.-A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R.M., et al. (2011). Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 108, 8379–8384.
- Argillier, C., Caussé, S., Gevrey, M., Pédrón, S., De Bortoli, J., Brucet, S., et al. (2013). Development of a fish-based index to assess the eutrophication status of European lakes. *Hydrobiologia*, 704, 193–211.
- Argillier, C., Logez, M., Maire, A. & Blabolil, P. (2015). Indice ichtyofaune pour l'évaluation de l'état écologique des plans d'eau d'origine anthropique, IIR. (No. 38). IRSTEA.
- Arim, M., Abades, S.R., Laufer, G., Loureiro, M. & Marquet, P.A. (2010). Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*, 119, 147–153.
- 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.
- Arranz, I., Grenouillet, G. & Cucherousset, J. (2023). Human pressures modulate climate warming-induced changes in size spectra of stream fish communities. *Nat Ecol Evol.*, 1-7.
- Arranz, I., Hsieh, C., Mehner, T. & Brucet, S. (2019). Systematic deviations from linear size spectra of lake fish communities are correlated with predator-prey interactions and lake-use intensity. *Oikos*, 128, 33–44.
- Atkinson, C.L., Capps, K.A., Rugenski, A.T. & Vanni, M.J. (2017). Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: from individuals to ecosystems. *Biol. Rev.*, 92, 2003–2023.

- Barnes, C., Maxwell, D., Reuman, D.C. & Jennings, S. (2010). Global patterns in predator–prey size relationships reveal size dependency of trophic transfer efficiency. *Ecology*, 91, 222–232.
- Basset, A., Sangiorgio, F. & Pinna, M. (2004). Monitoring with benthic macroinvertebrates: advantages and disadvantages of body size descriptors. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshw.*, 14, S43–S58.
- Bastviken, D.T.E., Caraco, N.F. & Cole, J.J. (1998). Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. *Freshw. Biol.*, 39, 375–386.
- Baum, J.K. & Worm, B. (2009). Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *J. Anim. Ecol.*, 78, 699–714.
- Beaudoin, C.P., Tonn, W.M., Prepas, E.E. & Wassenaar, L.I. (1999). Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia*, 120, 386–396.
- Benejam, L., Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Loureiro, M., Jeppesen, E. & Brucet, S. (2016). Assessing effects of change in land use on size-related variables of fish in subtropical streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 73, 547–556.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. (1997). Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264, 401–408.
- Benoit, D.M., Giacomini, H.C., Chu, C. & Jackson, D.A. (2021). Identifying influential parameters of a multi-species fish size spectrum model for a northern temperate lake through sensitivity analyses. *Ecol. Modell.*, 460, 109740.
- Bergmann, C. (1848). Über die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer größe. Vandenhoeck und Ruprecht.
- Bernes, C., Carpenter, S.R., Gårdmark, A., Larsson, P., Persson, L., Skov, C., et al. (2015). What is the influence of a reduction of planktivorous and benthivorous fish on water quality in temperate eutrophic lakes? A systematic review. *Environ Evid.*, 4, 7.
- Bianchi, G. (2000). Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J. Mar. Sci.*, 57, 558–571.
- Bierman, V.J., Kaur, J., Depinto, J.V., Feist, T.J. & Dilks, D.W. (2005). Modeling the role of zebra mussels in the proliferation of blue-green algae in Saginaw bay, lake Huron. *J. Great Lakes Res.*, 31, 32–55.

- Binzer, A., Guill, C., Rall, B.C. & Brose, U. (2016). Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food-web structure. *Glob. Chang. Biol.*, 22, 220–227.
- Birk, S., Bonne, W., Borja, A., Brucet, S., Courrat, A., Poikane, S., et al. (2012). Three hundred ways to assess Europe's surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecol. Ind.*, 18, 31–41.
- Birk, S., Chapman, D., Carvalho, L., Spears, B.M., Andersen, H.E., Argillier, C., et al. (2020). Impacts of multiple stressors on freshwater biota across spatial scales and ecosystems. *Nat. Ecol. Evol.*, 4, 1060–1068.
- Blanchard, J.L., Heneghan, R.F., Everett, J.D., Trebilco, R. & Richardson, A.J. (2017). From Bacteria to Whales: Using Functional Size Spectra to Model Marine Ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 32, 174–186.
- Blanchard, J.L., Jennings, S., Law, R., Castle, M.D., McCloghrie, P., Rochet, M.-J., et al. (2009). How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs? *J. Anim. Ecol.*, 78, 270–280.
- Blanchet, S., Grenouillet, G., Beauchard, O., Tedesco, P.A., Leprieur, F., Dürr, H.H., et al. (2010a). Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecol. Lett.*, 13, 421–431.
- Blanchet, S., Rey, O., Etienne, R., Lek, S. & Loot, G. (2010b). Species-specific responses to landscape fragmentation: implications for management strategies: Species-specific responses to fragmentation. *Evol. Appl.*, 3, 291–304.
- Blanck, A. & Lamouroux, N. (2006). Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish: traits variation in freshwater fish. *J. Biogeogr.*, 34, 862–875.
- Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., Jackson, S.T. & Ferrier, S. (2013). Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 110, 9374–9379.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., et al. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 26, 183–192.
- Bonilla-Valencia, L., Castillo-Agüero, S., Zavala-Hurtado, J.A., Espinosa García, F.J., Lindig-Cisneros, R. & Martínez-Orea, Y. (2022). Linking functional diversity to ecological indicators: a tool to predict anthropogenic effects on ecosystem functioning. *Environ. Rev.*, 30, 175–183.

- Bourassa, N. & Morin, A. (1995). Relationships between size structure of invertebrate assemblages and trophic and substrate composition in streams. *JNABS*, 14, 393–403.
- Boutry, S., Bertrin, V. & Dutartre, A. (2015). Indice Biologique Macrophytique Lac (IBML). Notice de calcul.
- Boyero, L., López-Rojo, N., Tonin, A.M., Pérez, J., Correa-Araneda, F., Pearson, R.G., et al. (2021). Impacts of detritivore diversity loss on instream decomposition are greatest in the tropics. *Nat Commun.*, 12, 3700.
- Braun, L.-M. & Mehner, T. (2021). Size spectra of pelagic fish populations in a deep lake—methodological comparison between hydroacoustics and midwater trawling. *Water*, 13, 1559.
- Brett, M.T. & Goldman, C.R. (1997). Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science*, 275, 384–386.
- Broadway, K.J., Pyron, M., Gammon, J.R. & Murry, B.A. (2015). Shift in a large river fish assemblage: body-size and trophic structure dynamics. *PLoS One*, 10, e0124954.
- Brose, U., Blanchard, J.L., Eklöf, A., Galiana, N., Hartvig, M., R. Hirt, M., et al. (2017). Predicting the consequences of species loss using size-structured biodiversity approaches: consequences of biodiversity loss. *Biol. Rev.*, 92, 684–697.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., et al. (2006). Consumer-resource body size relationship in natural food webs. *Ecology*, 87, 2411–2417.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004b). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Brucet, S., Boix, D., Quintana, X.D., Jensen, E., Nathansen, L.W., Trochine, C., et al. (2010). Factors influencing zooplankton size structure at contrasting temperatures in coastal shallow lakes: Implications for effects of climate change. *Limnol. Oceanogr.*, 55, 1697–1711.
- Brucet, S., Tavşanoğlu, Ü.N., Özen, A., Levi, E.E., Bezirci, G., Çakıroğlu, A.İ., et al. (2017). Size-based interactions across trophic levels in food webs of shallow Mediterranean lakes. *Freshw. Biol.*, 62, 1819–1830
- Bunnell, D.B., Barbiero, R.P., Ludsın, S.A., Madenjian, C.P., Warren, G.J., Dolan, D.M., et al. (2014). Changing ecosystem dynamics in the Laurentian great lakes: bottom-up and top-down regulation. *BioScience*, 64, 26–39.
- Burkepile, D.E. & Hay, M.E. (2006). Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology*, 87, 3128–3139.

- Burress, E.D., Holcomb, J.M., Bonato, K.O. & Armbruster, J.W. (2016). Body size is negatively correlated with trophic position among cyprinids. *R. Soc. Open Sci.*, 3, 150652.
- Büttner, G. (2014). CORINE land cover and land cover change products. In: Land use and land cover mapping in Europe, remote sensing and digital image processing (eds. Manakos, I. & Braun, M.). *Springer Netherlands*, Dordrecht, pp. 55–74.
- Byers, J.E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, 97, 449–458.
- Cabral, H.N., Borja, A., Fonseca, V.F., Harrison, T.D., Teichert, N., Lepage, M., et al. (2022). Fishes and estuarine environmental health. In: Fish and fisheries in estuaries (eds. Whitfield, A.K., Able, K.W., Blaber, S.J.M. & Elliott, M.). *Wiley*, pp. 332–379.
- Capmourteres, V. & Anand, M. (2016). Assessing ecological integrity: A multi-scale structural and functional approach using Structural Equation Modeling. *Ecol. Ind.*, 71, 258–269.
- Carlson, R. (2007). Estimating trophic state. *LakeLine*, 27, 25–28.
- Carlson, R.E. (1977). A trophic state index for lakes I: Trophic state index. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 361–369.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Pace, M.L., Bade, D., et al. (2001). Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecol. Monogr.*, 71, 163–186.
- Catford, J.A., Veski, P.A., Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2012). Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invulnerable ecosystems. *Glob. Change Biol.*, 18, 44–62.
- Cazelles, K., Bartley, T., Guzzo, M.M., Brice, M., MacDougall, A.S., Bennett, J.R., et al. (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.
- CEN. (2005). Water quality – Sampling of fish with multi-mesh gillnets.
- Champagne, E.J., Guzzo, M.M., Gutgesell, M.K. & McCann, K.S. (2022). Riparian buffers maintain aquatic trophic structure in agricultural landscapes. *Biol. Lett.*, 18, 20210598.
- Chang, C.-W., Miki, T., Shiah, F.-K., Kao, S., Wu, J.-T., Sastri, A.R., et al. (2014). Linking secondary structure of individual size distribution with nonlinear size–trophic level relationship in food webs. *Ecology*, 95, 897–909.
- Charnov, E.L. & Berrigan, D. (1991). Evolution of life history parameters in animals with indeterminate growth, particularly fish. *Evol. Ecol.*, 5, 63–68.

- Chave, J. (2013). The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecol. Lett.*, 16, 4–16.
- Chu, C., Ellis, L. & De Kerckhove, D.T. (2018). Effectiveness of terrestrial protected areas for conservation of lake fish communities. *Conserv. Biol.*, 32, 607–618.
- Chu, C., Lester, N.P., Giacomini, H.C., Shuter, B.J. & Jackson, D.A. (2016). Catch-per-unit-effort and size spectra of lake fish assemblages reflect underlying patterns in ecological conditions and anthropogenic activities across regional and local scales. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 73, 535–546.
- Clarke, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral. Ecol.*, 18, 117–143.
- Cobain, M.R.D., Steward, W., Trueman, C.N. & Jensen, A. (2019). Individual trophic specialization in juvenile European seabass: implications for the management of a commercially important species. *ICES J. Mar. Sci.*, 76, 1784–1793.
- Coccia, C., Contreras-López, M., Farina, J.M. & Green, A.J. (2022a). Comparison of taxonomic and size-based approaches to determine the effects of environment and disturbance on invertebrate communities in coastal Chile. *Ecol. Ind.*, 143, 109356.
- Coccia, C., Vega, C. & Fierro, P. (2022b). Macroinvertebrate-based biomonitoring of coastal wetlands in mediterranean Chile: testing potential metrics able to detect anthropogenic impacts. *Water*, 14, 3449.
- Coghlan, A.R., Blanchard, J.L., Heather, F.J., Stuart-Smith, R.D., Edgar, G.J. & Audzijonyte, A. (2022). Community size structure varies with predator–prey size relationships and temperature across Australian reefs. *Ecol. Evol.*, 12.
- Collingsworth, P.D., Bunnell, D.B., Murray, M.W., Kao, Y.-C., Feiner, Z.S., Claramunt, R.M., et al. (2017). Climate change as a long-term stressor for the fisheries of the Laurentian Great Lakes of North America. *Rev. Fish Biol. Fisheries*, 27, 363–391.
- Collins, T.J. (2007). ImageJ for microscopy. *BioTechniques*, 43, S25–S30.
- Cross, W.F., Hood, J.M., Benstead, J.P., Hury, A.D. & Nelson, D. (2015). Interactions between temperature and nutrients across levels of ecological organization. *Glob. Change Biol.*, 21, 1025–1040.
- Cucherousset, J., Paillisson, J.-M., Carpentier, A., Eybert, M.-C. & Olden, J.D. (2006). Habitat use of an artificial wetland by the invasive catfish *Ameiurus melas*. *Ecol. Freshwater Fish*, 15, 589–596.
- Cucherousset, J. & Villéger, S. (2015). Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. *Ecol. Ind.*, 56, 152–160.

- Czechowski, P., Stevens, M.I., Madden, C. & Weinstein, P. (2020). Steps towards a more efficient use of chironomids as bioindicators for freshwater bioassessment: exploiting eDNA and other genetic tools. *Ecol. Ind.*, 110, 105868.
- Daan, N., Gislason, H., G. Pope, J. & C. Rice, J. (2005). Changes in the North Sea fish community: evidence of indirect effects of fishing? *ICES J. Mar. Sci.*, 62, 177–188.
- Datta, S. & Blanchard, J.L. (2016). The effects of seasonal processes on size spectrum dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 73, 598–610.
- Daufresne, M., Lengfellner, K. & Sommer, U. (2009). Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 106, 12788–12793.
- Davis, A.M., Blanchette, M.L., Pusey, B.J., Jardine, T.D. & Pearson, R.G. (2012). Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river: Isotopic ecology of some tropical fishes. *Freshw. Biol.*, 57, 2156–2172.
- De Guzman, I., Elozegi, A., Von Schiller, D., González, J.M., Paz, L.E., Gauzens, B., et al. (2023). Treated and highly diluted, but wastewater still impacts diversity and energy fluxes of freshwater food webs. *J. Environ. Manage.*, 345, 118510.
- DeBruyn, A.M.H., Marcogliese, D.J. & Rasmussen, J.B. (2002). Altered body size distributions in a large river fish community enriched by sewage. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59, 819–828.
- Dermond, P., Thomas, S.M. & Brodersen, J. (2018). Environmental stability increases relative individual specialisation across populations of an aquatic top predator. *Oikos*, 127, 297–305.
- Des Roches, S., Post, D.M., Turley, N.E., Bailey, J.K., Hendry, A.P., Kinnison, M.T., et al. (2017). The ecological importance of intraspecific variation. *Nat. Ecol. Evol.*, 2, 57–64.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H.C., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., et al. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecol. Evol.*, 3, 2958–2975.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.*, 16, 646–655.
- Doi, H., Chang, K.-H., Ando, T., Ninomiya, I., Imai, H. & Nakano, S. (2009). Resource availability and ecosystem size predict food-chain length in pond ecosystems. *Oikos*, 118, 138–144.

- Dolédec, S. & Statzner, B. (2010). Responses of freshwater biota to human disturbances: contribution of J-NABS to developments in ecological integrity assessments. *J. North Am. Benthol. Soc.*, 29, 286–311.
- Donázar-Aramendía, I., Sánchez-Moyano, J.E., García-Asencio, I., Miró, J.M., Megina, C. & García-Gómez, J.C. (2019). Human pressures on two estuaries of the Iberian Peninsula are reflected in food web structure. *Sci. Rep.*, 9, 11495.
- Van Dorst, R.M., Argillier, C., Brucet, S., Holmgren, K., Volta, P., Winfield, I.J., et al. (2022). Can size distributions of European lake fish communities be predicted by trophic positions of their fish species? *Ecol. Evol.*, 12.
- Dossena, M., Yvon-Durocher, G., Grey, J., Montoya, J.M., Perkins, D.M., Trimmer, M., et al. (2012). Warming alters community size structure and ecosystem functioning. *Proc. R. Soc. B.*, 279, 3011–3019.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 Package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Soft.*, 22.
- Dudgeon, D. (2019). Multiple threats imperil freshwater biodiversity in the Anthropocene. *Curr. Biol.*, 29, R960–R967.
- Dulvy, N.K., Polunin, N.V., Mill, A.C. & Graham, N.A. (2004). Size structural change in lightly exploited coral reef fish communities: evidence for weak indirect effects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61, 466–475.
- Dumont, H.J., Van de Velde, I. & Dumont, S. (1975). The dry weight estimate of biomass in a selection of cladocera, copepoda and rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19, 75–97.
- Duncan, C., Thompson, J.R. & Pettorelli, N. (2015). The quest for a mechanistic understanding of biodiversity–ecosystem services relationships. *Proc. R. Soc. B.*, 282, 20151348.
- Dybas, C.L. (2005). Dead zones spreading in world oceans. *BioScience*, 55, 552.
- Dye, L.A., Massad, T.J. & Forister, M.L. (2015). The question of scale in trophic ecology. In: *Trophic Ecology* (eds. Hanley, T.C. & La Pierre, K.J.). Cambridge University Press, pp. 288–317.
- Eddy, T.D., Bernhardt, J.R., Blanchard, J.L., Cheung, W.W.L., Colléter, M., Du Pontavice, H., et al. (2021). Energy flow through marine ecosystems: confronting transfer efficiency. *Trends Ecol. Evol.*, 36, 76–86.
- Edwards, A.M. (2019). The SizeSpectra package. <https://github.com/andrew-edwards/fitting-size-spectra>

- Edwards, A.M., Robinson, J.P.W., Plank, M.J., Baum, J.K. & Blanchard, J.L. (2017). Testing and recommending methods for fitting size spectra to data. *Methods Ecol. Evol.*, 8, 57–67.
- Elton, C.S. (1927). *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London, UK.
- 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: Size spectra of lake fish assemblages. *Freshw. Biol.*, 56, 2316–2333.
- Emmrich, M., Pédrón, S., Brucet, S., Winfield, I.J., Jeppesen, E., Volta, P., et al. (2014). Geographical patterns in the body-size structure of European lake fish assemblages along abiotic and biotic gradients. *J. Biogeogr.*, 41, 2221–2233.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M. & Doak, D.F. (1998). Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282, 473–476.
- Estévez, E., Larrañaga, A., Alonso, C. & Barquín, J. (2020). Effects of changes in food resources due to variations in forest cover on stream macroinvertebrate community size structure. *Aquat. Sci.*, 82, 40.
- European Commission. (2000). Water Framework Directive. Directive 2000/60/EC.
- Evangelista, C., Olden, J.D., Lecerf, A. & Cucherousset, J. (2019). Scale-dependent patterns of intraspecific trait variations in two globally invasive species. *Oecologia*, 189, 1083–1094.
- Fan, Y., Chen, J., Shirkey, G., John, R., Wu, S.R., Park, H., et al. (2016). Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: an updated review. *Ecol. Process*, 5, 19.
- Ferreira, V., Castagneyrol, B., Koricheva, J., Gulis, V., Chauvet, E. & Graça, M.A.S. (2015). A meta-analysis of the effects of nutrient enrichment on litter decomposition in streams: Nutrient enrichment and litter decomposition. *Biol. Rev.*, 90, 669–688.
- Fonseca, C.R. & Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J. Ecol.*, 89, 118–125.
- Fonseca, L., Colclough, S. & Hughes, R.G. (2011). Variations in the feeding of 0-group bass *Dicentrarchus labrax* (L.) in managed realignment areas and saltmarshes in SE England. *Hydrobiologia*, 672, 15–31.
- Ford, J.K.B., Ellis, G.M., Olesiuk, P.F. & Balcomb, K.C. (2010). Linking killer whale survival and prey abundance: food limitation in the oceans' apex predator? *Biol. Lett.*, 6, 139–142.
- Fritschie, K.J. & Olden, J.D. (2016). Disentangling the influences of mean body size and size structure on ecosystem functioning: an example of nutrient recycling by a non-native crayfish. *Ecol. Evol.*, 6, 159–169.

- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., et al. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B.*, 282, 20142620.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., et al. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nat. Commun.*, 4, 1340.
- Garcia, X.-F., Diekmann, M., Brämick, U., Lemcke, R. & Mehner, T. (2006). Correlations between type-indicator fish species and lake productivity in German lowland lakes. *J. Fish Biol.*, 68, 1144–1157.
- García-Comas, C., Sastri, A.R., Ye, L., Chang, C.-Y., Lin, F.-S., Su, M.-S., et al. (2016). Prey size diversity hinders biomass trophic transfer and predator size diversity promotes it in planktonic communities. *Proc. R. Soc. B.*, 283, 20152129.
- 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.
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., et al. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends Ecol. Evol.*, 25, 372–380.
- Gilljam, D., Thierry, A., Edwards, F.K., Figueroa, D., Ibbotson, A.T., Jones, J.I., et al. (2011). Seeing double: size-based and taxonomic views of food web structure. In: *Advances in ecological research. Elsevier*, pp. 67–133.
- Gislason, H. & Rice, J. (1998). Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES J. Mar. Sci.*, 55, 362–370.
- Gómez-Canchong, P., Blanco, J.M. & Quiñones, R.A. (2013). On the use of biomass size spectra linear adjustments to design ecosystem indicators. *Sci. Mar.*, 77, 257–268.
- Gonzalez, A., Germain, R.M., Srivastava, D.S., Filotas, E., Dee, L.E., Gravel, D., et al. (2020). Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research. *Ecol. Lett.*, 23, 757–776.
- González-Bergonzoni, I., Meerhoff, M., Davidson, T.A., Teixeira-de Mello, F., Baattrup-Pedersen, A. & Jeppesen, E. (2012). Meta-analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems. *Ecosystems*, 15, 492–503.
- 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.
- Graham, N., Dulvy, N., Jennings, S. & Polunin, N. (2005). Size-spectra as indicators of the effects of fishing on coral reef fish assemblages. *Coral Reefs*, 24, 118–124.
- Griffiths, D. (2006). Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *J. Anim. Ecology.*, 75, 734–751.

- Gruner, D.S., Smith, J.E., Seabloom, E.W., Sandin, S.A., Ngai, J.T., Hillebrand, H., et al. (2008). A cross-system synthesis of consumer and nutrient resource control on producer biomass. *Ecol. Lett.*, 11, 740–755.
- Hairston, N.G. & Hairston, N.G. (1993a). Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *Am. Nat.*, 142, 379–411.
- Hammerschlag, N., Schmitz, O.J., Flecker, A.S., Lafferty, K.D., Sih, A., Atwood, T.B., et al. (2019). Ecosystem function and services of aquatic predators in the Anthropocene. *Trends Ecol. Evol.*, 34, 369–383.
- Harmon, L.J., Matthews, B., Des Roches, S., Chase, J.M., Shurin, J.B. & Schluter, D. (2009). Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning. *Nature*, 458, 1167–1170.
- Haskell, J.P., Ritchie, M.E. & Olf, H. (2002). Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature*, 418, 527–530.
- Heather, F.J., Blanchard, J.L., Edgar, G.J., Trebilco, R. & Stuart-Smith, R.D. (2021a). Globally consistent reef size spectra integrating fishes and invertebrates. *Ecol. Lett.*, 24, 572–579.
- Heather, F.J., Stuart-Smith, R.D., Blanchard, J.L., Fraser, K.M. & Edgar, G.J. (2021b). Reef communities show predictable undulations in linear abundance size spectra from copepods to sharks. *Ecol. Lett.*, 24, 2146–2154.
- Heino & Kaitala. (1999). Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *J. Evol. Biol.*, 12, 423–429.
- Heneghan, R.F., Everett, J.D., Sykes, P., Batten, S.D., Edwards, M., Takahashi, K., et al. (2020). A functional size-spectrum model of the global marine ecosystem that resolves zooplankton composition. *Ecol. Modell.*, 435, 109265.
- 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.
- Hering, D., Borja, A., Carstensen, J., Carvalho, L., Elliott, M., Feld, C.K., et al. (2010). The European Water Framework Directive at the age of 10: A critical review of the achievements with recommendations for the future. *Sci. Total Environ.*, 408, 4007–4019.
- Hertz, E., Robinson, J., Trudel, M., Mazumder, A. & Baum, J. (2014). Estimation of predator-prey mass ratios using stable isotopes: sources of errors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 516, 1–6.
- Hette-Tronquart, N. & Belliard, J. (2018). Fonctionnal indicators of streams, based on food webs. OFB.

- Hildrew, A.G., Raffaelli, D.G. & Edmonds-Brown, R. (Eds.). (2007). Body size: the structure and function of aquatic ecosystems. Ecological reviews. Cambridge University Press, Cambridge; New York.
- Hirsch, P.E., Eloranta, A.P., Amundsen, P.-A., Brabrand, Å., Charmasson, J., Helland, I.P., et al. (2017). Effects of water level regulation in alpine hydropower reservoirs: an ecosystem perspective with a special emphasis on fish. *Hydrobiologia*, 794, 287–301.
- Holmlund, C.M. & Hammer, M. (1999). Ecosystem services generated by fish populations. *Ecol Econ.*, 29, 253–268.
- Holt, E.A. & Miller, S.W. (2011). Bioindicators : using organisms to measure. *Nature*, 3, 8–13.
- Howarth, L.M., Somerfield, P.J., Blanchard, J.L., Waggitt, J.J., Allender, S. & Hiddink, J.G. (2020). The effects of trawling and primary production on size-structured food webs in seabed ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 77, 1659–1665.
- Howeth, J.G. & Leibold, M.A. (2010). Prey dispersal rate affects prey species composition and trait diversity in response to multiple predators in metacommunities: multiple predators in prey metacommunities. *J. Anim. Ecol.*, 79, 1000–1011.
- Humphries, M.M., Thomas, D.W. & Speakman, J.R. (2002). Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*, 418, 313–316.
- Hunter, M.D. & Price, P.W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73, 724–732.
- Huston, M.A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449–460.
- Ingram, T. & Burns, Z.D. (2018). Top-down control by an aquatic invertebrate predator increases with temperature but does not depend on individual behavioral type. *Ecol. Evol.*, 8, 8256–8265.
- Jackson, M.C., Evangelista, C., Zhao, T., Lecerf, A., Britton, J.R. & Cucherousset, J. (2017). Between-lake variation in the trophic ecology of an invasive crayfish. *Freshw. Biol.*, 62, 1501–1510.
- Jacobsen, N.S., Gislason, H. & Andersen, K.H. (2014). The consequences of balanced harvesting of fish communities. *Proc. R. Soc. B.*, 281, 20132701.
- Jennings, S., Barnes, C., Sweeting, C.J. & Polunin, N.V.C. (2008). Application of nitrogen stable isotope analysis in size-based marine food web and macroecological research. *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, 22, 1673–1680.
- Jennings, S. & Blanchard, J.L. (2004). Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *J. Anim. Ecol.*, 73, 632–642.

- Jennings, S., Dinmore, T.A., Duplisea, D.E., Warr, K.J. & Lancaster, J.E. (2002a). Trawling disturbance can modify benthic production processes: trawling disturbance and production processes. *J. Anim. Ecol.*, 70, 459–475.
- Jennings, S., Oliveira, J.A.A.D. & Warr, K.J. (2007). Measurement of body size and abundance in tests of macroecological and food web theory. *J. Anim. Ecol.*, 76, 72–82.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C. & Boon, T.W. (2001). Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *J. Anim. Ecol.*, 70, 934–944.
- Jennings, S., Warr, K. & Mackinson, S. (2002b). Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 240, 11–20.
- Jeppesen, E., Kronvang, B., Meerhoff, M., Søndergaard, M., Hansen, K.M., Andersen, H.E., et al. (2009). Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations. *J. Environ. Qual.*, 38, 1930–1941.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Davidson, T.A., Trolle, D., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., et al. (2014). Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *J. Limnol.*, 73.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S.A.J., et al. (2010). Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, 646, 73–90.
- Jonsson, M. & Malmqvist, B. (2000). Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos*, 89, 519–523.
- Kanehl, P.D., Lyons, J. & Nelson, J.E. (1997). Changes in the habitat and fish community of the Milwaukee river, Wisconsin, following removal of the woolen Mills dam. *N. Am. J. Fish. Manag.*, 17, 387–400.
- Kantoussan, J., Ecoutin, J.M., Fontenelle, G., Thiaw, O.T., Tito De Morais, L. & Laë, R. (2009). The relevance of size parameters as indicators of fishery exploitation in two West African reservoirs. *Aquat. Ecol.*, 43, 1167–1178.
- Kay, C.E. (1998). Are Ecosystems Structured from the Top-Down or Bottom-Up: A New Look at an Old Debate. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 26, 484–498.
- Keith, P., Persat, H. & Allardi, J. (2011). Les poissons d'eau douce de France. Collection Inventaires & biodiversité. 2e éd. revue, augmentée et mise à jour. Biotope Muséum national d'histoire naturelle, Mèze Paris.

- Kerr, S.R. & Dickie, L.M. (2001). The biomass spectrum: a predator-prey theory of aquatic production. Columbia University Press.
- Kitahashi, T., Watanabe, H.K., Tsuchiya, M., Yamamoto, H. & Yamamoto, H. (2018). A new method for acquiring images of meiobenthic images using the FlowCAM. *MethodsX*, 5, 1330–1335.
- Klesse, S., DeRose, R.J., Babst, F., Black, B.A., Anderegg, L.D.L., Axelson, J., et al. (2020). Continental-scale tree-ring-based projection of douglas-fir growth: testing the limits of space-for-time substitution. *Glob. Change Biol.*, 26, 5146–5163.
- Kokkonen, E., Mitikka, S., Huuskonen, H., Olin, M., Ruuhijärvi, J. & Vainikka, A. (2019). Structural equation models suggest that bottom-up processes override top-down processes in boreal pikeperch (*Sander lucioperca*) lakes. *Freshw. Biol.*, 64, 1054–1063.
- Kolding, J. & Van Zwieten, P. (2014). Sustainable fishing of inland waters. *J. Limnol.*, 73.
- Kopf, R.K., Humphries, P., Bond, N.R., Sims, N.C., Watts, R.J., Thompson, R.M., et al. (2018). Macroecology of fish community biomass – size structure: effects of invasive species and river regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 76, 109–122.
- Kopf, R.K., Yen, J.D.L., Nimmo, D.G., Brosse, S. & Villéger, S. (2021). Global patterns and predictors of trophic position, body size and jaw size in fishes. *Global Ecol. Biogeogr.*, 30, 414–428.
- Kratina, P., Greig, H.S., Thompson, P.L., Carvalho-Pereira, T.S.A. & Shurin, J.B. (2012). Warming modifies trophic cascades and eutrophication in experimental freshwater communities. *Ecology*, 93, 1421–1430.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., et al. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels: Immediate and time-delayed biodiversity loss. *Ecol. Lett.*, 13, 597–605.
- Krynak, E.M. & Yates, A.G. (2020). Intensive agriculture alters the biomass size spectrum and body-mass of benthic insects: evidence from a reciprocal transfer experiment. *Hydrobiologia*, 847, 1221–1235.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B. & Christensen, R.H.B. (2017). lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *J. Stat. Soft.*, 82.
- La Pierre, K.J. & Hanley, T.C. (2015). Bottom-up and top-down interactions across ecosystems in an era of global change. In: *Trophic Ecology* (eds. Hanley, T.C. & La Pierre, K.J.). Cambridge University Press, pp. 365–406.

- Lange, K., Bruder, A., Matthaei, C.D., Brodersen, J. & Paterson, R.A. (2018). Multiple-stressor effects on freshwater fish: Importance of taxonomy and life stage. *Fish Fish.*, 19, 974–983.
- Laplace-Treyture, C. & Feret, T. (2016). Performance of the Phytoplankton Index for Lakes (IPLAC): A multimetric phytoplankton index to assess the ecological status of water bodies in France. *Ecol. Indi.*, 69, 686–698.
- Larrañaga, A., Perkins, D.M., Basaguren, A., Larrañaga, S., Pozo, J. & Montoya, J.M. (2023). Land use drives detritivore size structure and decomposition through shifts in resource quality and quantity. *Sci. Total Environ.*, 892, 164552.
- Larson, G.L. (1976). Social behavior and feeding ability of two phenotypes of *Gasterosteus aculeatus* in relation to their spatial and trophic segregation in a temperate lake. *Can. J. Zool.*, 54, 107–121.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail: Plant response and effect groups. *Funct. Ecol.*, 16, 545–556.
- Lawton, J.H. & Brown, V.K. (1994). Redundancy in ecosystems. In: Biodiversity and ecosystem function (eds. Schulze, E.-D. & Mooney, H.A.). *Springer* Berlin, Heidelberg, pp. 255–270.
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *J of Stat. Soft.*, 25, 1-18.
- Ledger, M.E., Brown, L.E., Edwards, F.K., Hudson, L.N., Milner, A.M. & Woodward, G. (2013). Extreme climatic events alter aquatic food webs. In: Advances in ecological research. *Elsevier*, pp. 343–395.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271–280.
- Lemmens, P., Declerck, S.A.J., Tuytens, K., Vanderstukken, M. & De Meester, L. (2018). Bottom-up effects on biomass versus top-down effects on identity: A multiple-lake fish community manipulation experiment. *Ecosystems*, 21, 166–177.
- Leprieur, F., Olden, J.D., Lek, S. & Brosse, S. (2009). Contrasting patterns and mechanisms of spatial turnover for native and exotic freshwater fish in Europe. *J. Biogeogr.*, 36, 1899–1912.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award lecture. *Ecology*, 73, 1943–1967.

- Lindmark, M., Ohlberger, J., Huss, M. & Gårdmark, A. (2019). Size-based ecological interactions drive food web responses to climate warming. *Ecol. Lett.*, 22, 778–786.
- Listiawati, V. & Kurihara, H. (2021). Ocean warming and acidification modify top-down and bottom-up control in a tropical seagrass ecosystem. *Sci. Rep.*, 11, 13605.
- Loewen, C.J.G. (2023). Lakes as model systems for understanding global change. *Nat. Clim. Chang.*, 13, 304–306.
- Logez, M. & Pont, D. (2011). Development of metrics based on fish body size and species traits to assess European coldwater streams. *Ecol. Ind.*, 11, 1204–1215.
- López-López, E. & Sedeño-Díaz, J.E. (2015). Biological indicators of water quality: the role of fish and macroinvertebrates as indicators of water quality. In: Environmental indicators (eds. Armon, R.H. & Hänninen, O.). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 643–661.
- Louca, S., Parfrey, L.W. & Doebeli, M. (2016). Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. *Science*, 353, 1272–1277.
- Lourenço-Amorim, C., Neres-Lima, V., Moulton, T.P., Sasada-Sato, C.Y., Oliveira-Cunha, P. & Zandonà, E. (2014). Control of periphyton standing crop in an Atlantic Forest stream: the relative roles of nutrients, grazers and predators. *Freshw. Biol.*, 59, 2365–2373.
- Lynam, C.P., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G.A. & Stenseth, N.C. (2017). Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 114, 1952–1957.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (2001). The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- MacRae, P.S. & Jackson, D.A. (2001). The influence of smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) predation and habitat complexity on the structure of littoral zone fish assemblages. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58, 342–351.
- Magura, T., Tóthmérész, B. & Lövei, G.L. (2006). Body size inequality of carabids along an urbanisation gradient. *Basic Appl. Ecol.*, 7, 472–482.
- Mährlein, M., Pätzig, M., Brauns, M. & Dolman, A.M. (2016). Length–mass relationships for lake macroinvertebrates corrected for back-transformation and preservation effects. *Hydrobiologia*, 768, 37–50.
- Marchetti, M.P. & Moyle, P.B. (2001). Effects of flow regime on fish assemblages in a regulated California stream. *Ecol. Appl.*, 11, 530–539.
- Marin, V., Arranz, I., Grenouillet, G. & Cucherousset, J. (2023). Fish size spectrum as a complementary biomonitoring approach of freshwater ecosystems. *Ecol. Ind.*, 146, 109833.

- Martínez, A., Larrañaga, A., Miguélez, A., Yvon-Durocher, G. & Pozo, J. (2016). Land use change affects macroinvertebrate community size spectrum in streams: the case of *Pinus radiata* plantations. *Freshw. Biol.*, 61, 69–79.
- Maureaud, A., Hodapp, D., van Denderen, P.D., Hillebrand, H., Gislason, H., Spaanheden Dencker, T., et al. (2019). Biodiversity–ecosystem functioning relationships in fish communities: biomass is related to evenness and the environment, not to species richness. *Proc. R. Soc. B.*, 286, 20191189.
- Mazurkiewicz, M., Górská, B., Renaud, P.E. & Włodarska-Kowalczyk, M. (2020). Latitudinal consistency of biomass size spectra - benthic resilience despite environmental, taxonomic and functional trait variability. *Sci. Rep.*, 10, 4164.
- McGill, B., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178–185.
- McKie, B.G., Woodward, G., Hladysz, S., Nistorescu, M., Preda, E., Popescu, C., et al. (2008). Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density. *J. Anim. Ecol.*, 77, 495–504.
- Meerhoff, M., Teixeira-de Mello, F., Kruk, C., Alonso, C., González-Bergonzoni, I., Pacheco, J.P., et al. (2012). 4 - Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. In: *Advances in ecological research, global change in multispecies systems Part 1* (eds. Jacob, U. & Woodward, G.). *Academic Press*, pp. 259–349.
- Mehner, T., Keeling, C., Emmrich, M., Holmgren, K., Argillier, C., Volta, P., et al. (2016). Effects of fish predation on density and size spectra of prey fish communities in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 73, 506–518.
- Mehner, T., Lischke, B., Scharnweber, K., Attermeyer, K., Brothers, S., Gaedke, U., et al. (2018). Empirical correspondence between trophic transfer efficiency in freshwater food webs and the slope of their size spectra. *Ecology*, 99, 1463–1472.
- Menge, B.A. (2000). Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 250, 257–289.
- Miguet, P., Logez, M. & Argillier, C. (2018). Incertitudes liées à l'échantillonnage: Effet de la date de la campagne de pêche sur l'évaluation de l'état écologique des plans d'eau par l'ichtyofaune. IRSTEA.

- Milardi, M., Iemma, A., Waite, I.R., Gavioli, A., Soana, E. & Castaldelli, G. (2022). Natural and anthropogenic factors drive large-scale freshwater fish invasions. *Sci. Rep.*, 12, 10465.
- Milardi, M., Lanzoni, M., Gavioli, A., Fano, E.A. & Castaldelli, G. (2018). Long-term fish monitoring underlines a rising tide of temperature tolerant, rheophilic, benthivore and generalist exotics, irrespective of hydrological conditions. *J. Limnol.*, 77.
- Mindel, B.L., Neat, F.C., Trueman, C.N., Webb, T.J. & Blanchard, J.L. (2016). Functional, size and taxonomic diversity of fish along a depth gradient in the deep sea. *PeerJ*, 4, e2387.
- Mittelbach, G.G. & Persson, L. (1998). The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55, 1454–1465.
- 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.
- 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.
- Moyle, P.B. & Marchetti, M.P. (2006). Predicting invasion success: freshwater fishes in California as a model. *BioScience*, 56, 515.
- 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.
- Nagelkerken, I., Goldenberg, S.U., Ferreira, C.M., Ullah, H. & Connell, S.D. (2020). Trophic pyramids reorganize when food web architecture fails to adjust to ocean change. *Science*, 369, 829–832.
- Nakazawa, T., Sakai, Y., Hsieh, C., Koitabashi, T., Tayasu, I., Yamamura, N., et al. (2010). Is the relationship between body size and trophic niche position time-invariant in a predatory fish? First stable isotope evidence. *PLoS One*, 5, e9120.
- Nash, K.L., Allen, C.R., Barichievy, C., Nyström, M., Sundstrom, S. & Graham, N.A.J. (2014). Habitat structure and body size distributions: cross-ecosystem comparison for taxa with determinate and indeterminate growth. *Oikos*, 123, 971–983.
- Nicholls, K.H. & Hopkins, G.J. (1993). Recent changes in Lake Erie (North Shore) phytoplankton: Cumulative impacts of phosphorus loading reductions and the zebra mussel introduction. *J. Great Lakes Res.*, 19, 637–647.
- Norkko, A., Villnäs, A., Norkko, J., Valanko, S. & Pilditch, C. (2013). Size matters: implications of the loss of large individuals for ecosystem function. *Sci. Rep.*, 3, 2646.

- Nürnberg, G.K. (1996). Trophic state of clear and colored, soft- and hardwater lakes with special consideration of nutrients, anoxia, phytoplankton and fish. *Lake Reserv. Manag.*, 12, 432–447.
- 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. Ind.*, 69, 722–729.
- O’Gorman, E.J., Zhao, L., Pichler, D.E., Adams, G., Friberg, N., Rall, B.C., et al. (2017). Unexpected changes in community size structure in a natural warming experiment. *Nature Clim. Change*, 7, 659–663.
- Ohlberger, J. (2013). Climate warming and ectotherm body size – from individual physiology to community ecology. *Funct. Ecol.*, 27, 991–1001.
- Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Procter, D., Eigenbrod, F., et al. (2015). Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends Ecol. Evol.*, 30, 673–684.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O’Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., & Suggests, M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Comm. Ecol. Pack.*, 10, 631–637, 719.
- Osuka, K.E., Stewart, B.D., Samoilys, M.A., Roche, R.C., Turner, J. & McClean, C. (2021). Protection outcomes for fish trophic groups across a range of management regimes. *Mar. Pollut. Bull.*, 173, 113010.
- Ou, C., Montaña, C.G. & Winemiller, K.O. (2017). Body size–trophic position relationships among fishes of the lower Mekong basin. *R. Soc. Open Sci.*, 4, 160645.
- Padial, A.A., Ceschin, F., Declerck, S.A.J., De Meester, L., Bonecker, C.C., Lansac-Tôha, F.A., et al. (2014). Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. *PLoS One*, 9, e111227.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. & Torres, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279, 860–863.
- Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O. & Warren, P.H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 105, 4191–4196.
- Petchey, O.L. & Belgrano, A. (2010). Body-size distributions and size-spectra: universal indicators of ecological status? *Biol. Lett.*, 6, 434–437.
- Petchey, O.L., Hector, A. & Gaston, K.J. (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85, 847–857.
- Peters, R.H. (1986). The ecological implications of body size. *Cambridge University Press*.
- Peters, R.H. & Wassenberg, K. (1983). The effect of body size on animal abundance. *Oecologia*, 60, 89–96.

- Petersen, J.E., Kemp, W.M., Bartleson, R., Boynton, W.R., Chen, C.-C., Cornwell, J.C., et al. (2003). Multiscale experiments in coastal ecology: improving realism and advancing theory. *BioScience*, 53, 1181.
- Petersen, R.C. & Cummins, K.W. (1974). Leaf processing in a woodland stream. *Freshw. Biol.*, 4, 343–368.
- Pianka, E.R. (1970). On r- and K-selection. *Am. Nat.*, 104, 592–597.
- Pinna, M., Marini, G., Rosati, I., Neto, J.M., Patricio, J., Marques, J.C., et al. (2013). The usefulness of large body-size macroinvertebrates in the rapid ecological assessment of Mediterranean lagoons. *Ecol. Ind.*, 29, 48–61.
- Poikane, S., Birk, S., Böhmer, J., Carvalho, L., de Hoyos, C., Gassner, H., et al. (2015). A hitchhiker’s guide to European lake ecological assessment and intercalibration. *Ecol. Ind.*, 52, 533–544.
- Poikane, S., Ritterbusch, D., Argillier, C., Białokoz, W., Blabolil, P., Breine, J., et al. (2017). Response of fish communities to multiple pressures: Development of a total anthropogenic pressure intensity index. *Sci. Total Environ.*, 586, 502–511.
- Poikane, S., Zohary, T. & Cantonati, M. (2020). Assessing the ecological effects of hydromorphological pressures on European lakes. *Inland Waters*, 10, 241–255.
- Pomeranz, J.P.F., Warburton, H.J. & Harding, J.S. (2019). Anthropogenic mining alters macroinvertebrate size spectra in streams. *Fresh. Biol.*, 64, 81–92.
- Pont, D., Hugueny, B., Beier, U., Goffaux, D., Melcher, A., Noble, R., et al. (2006). Assessing river biotic condition at a continental scale: a European approach using functional metrics and fish assemblages: Biotic integrity assessment of European rivers. *J. Appl. Ecol.*, 43, 70–80.
- Pont, D., Hugueny, B. & Rogers, C. (2007). Development of a fish-based index for the assessment of river health in Europe: the European Fish Index. *Fish. Manag. Ecol.*, 14, 427–439.
- Pont, D., Valentini, A., Rocle, M., Maire, A., Delaigue, O., Jean, P., et al. (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.
- Pope, J.G., Stokes, T.K., Murawski, S.A. & Idoine, S.I. (1988). A comparison of fish size-composition in the North Sea and on Georges Bank. In: *Ecodynamics, research reports in physics* (eds. Wolff, W., Soeder, C.-J. & Drepper, F.R.). Springer Berlin Heidelberg, pp. 146–152.

- Porter, W.P. & Kearney, M. (2009). Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 106, 19666–19672.
- Post, D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703–718.
- Post, D.M., Pace, M.L. & Hairston, N.G. (2000). Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, 405, 1047–1049.
- Potapov, A.M., Brose, U., Scheu, S. & Tiunov, A.V. (2019a). Trophic position of consumers and size structure of food webs across aquatic and terrestrial ecosystems. *Am. Nat.*, 194, 823–839.
- Potapov, A. M., Klarner, B., Sandmann, D., Widyastuti, R., & Scheu, S. (2019b). Linking size spectrum, energy flux and trophic multifunctionality in soil food webs of tropical land-use systems. *J. Anim. Ecol.*, 88, 1845-1859.
- Power, M.E., Matthews, W.J. & Stewart, A.J. (1985). Grazing minnows, piscivorous bass, and stream algae: dynamics of a strong interaction. *Ecology*, 66, 1448–1456.
- Pugesek, B.H., Tomer, A. & Eye, A. von. (2003). Structural equation modeling: applications in ecological and evolutionary biology. *Cambridge University Press*.
- Punzet, M., Voß, F., Voß, A., Kynast, E. & Bärlund, I. (2012). A global approach to assess the potential impact of climate change on stream water temperatures and related in-stream first-order decay rates. *J. Hydrometeorol.*, 13, 1052–1065.
- Pusey, B.J., Douglas, M., Olden, J.D., Jackson, S., Allsop, Q. & Kennard, M.J. (2020). Connectivity, habitat, and flow regime influence fish assemblage structure: Implications for environmental water management in a perennial river of the wet–dry tropics of northern Australia. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 30, 1397–1411.
- Queirós, A.M., Hiddink, J.G., Kaiser, M.J. & Hinz, H. (2006). Effects of chronic bottom trawling disturbance on benthic biomass, production and size spectra in different habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 335, 91–103.
- Raffard, A., Bestion, E., Cote, J., Haegeman, B., Schtickzelle, N. & Jacob, S. (2022). Dispersal syndromes can link intraspecific trait variability and meta-ecosystem functioning. *Trends Ecol. Evol.*, 37, 322–331.
- Raffard, A., Cucherousset, J., Santoul, F., Di Gesu, L. & Blanchet, S. (2023). Climate and intraspecific variation in a consumer species drive ecosystem multifunctionality. *Oikos*.
- Raffard, A., Lecerf, A., Cote, J., Buoro, M., Lassus, R. & Cucherousset, J. (2017). The functional syndrome: linking individual trait variability to ecosystem functioning. *Proc. R. Soc. B.*, 284, 20171893.

- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., et al. (2019). Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol. Rev.*, 94, 849–873.
- Reum, J.C.P., Blanchard, J.L., Holsman, K.K., Aydin, K., Hollowed, A.B., Hermann, A.J., et al. (2020). Ensemble projections of future climate change impacts on the eastern bering sea food web using a multispecies size spectrum model. *Front. Mar. Sci.*, 7, 124.
- Rice, J. (1996). Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES J. Mar. Sci.*, 53, 1214–1225.
- Rigosi, A., Carey, C.C., Ibelings, B.W. & Brookes, J.D. (2014). The interaction between climate warming and eutrophication to promote cyanobacteria is dependent on trophic state and varies among taxa. *Limnol. Oceanogr.*, 59, 99–114.
- Riseng, C.M., Wiley, M.J., Black, R.W. & Munn, M.D. (2011). Impacts of agricultural land use on biological integrity: a causal analysis. *Ecological Applications*, 21, 3128–3146.
- Ritterbusch, D., Argillier, C., Arle, J., Bialokoz, W., Birzaks, J., Blabolil, P., et al. (2017). Water Framework Directive Intercalibration: Central-Baltic Lake Fish fauna ecological assessment methods. Part A: Descriptions of fish-based lake assessment methods (report). European Commission.
- Ritterbusch, D., Blabolil, P., Breine, J., Erős, T., Mehner, T., Olin, M., et al. (2022). European fish-based assessment reveals high diversity of systems for determining ecological status of lakes. *Sci. Total Environ.*, 802, 149620.
- Robroek, B.J.M., Jassey, V.E.J., Payne, R.J., Martí, M., Bragazza, L., Bleeker, A., et al. (2017). Taxonomic and functional turnover are decoupled in European peat bogs. *Nat Commun*, 8, 1161.
- Robson, B.J., Barmuta, L.A., Fairweather, P.G., Robson, B.J., Barmuta, L.A. & Fairweather, P.G. (2005). Methodological and conceptual issues in the search for a relationship between animal body-size distributions and benthic habitat architecture. *Mar. Freshwater Res.*, 56, 1–11.
- Rochet, M.-J. & Benoît, E. (2012). Fishing destabilizes the biomass flow in the marine size spectrum. *Proc. R. Soc. B.*, 279, 284–292.
- Rochet, M.-J., Trenkel, V., Bellail, R., Coppin, F., Le Pape, O., Mahé, J.-C., et al. (2005). Combining indicator trends to assess ongoing changes in exploited fish communities: diagnostic of communities off the coasts of France. *ICES J. Mar. Sci.*, 62, 1647–1664.
- Rogers, A., Blanchard, J.L. & Mumby, P.J. (2014). Vulnerability of coral reef fisheries to a loss of structural complexity. *Curr. Biol.*, 24, 1000–1005.

- Rogers, C.M. & Smith, J.N. (1993). Life-History Theory in the Nonbreeding Period: Trade-Offs in Avian Fat Reserves? *Ecology*, 74, 419–426.
- Romanuk, T.N., Hayward, A. & Hutchings, J.A. (2011). Trophic level scales positively with body size in fishes: Trophic level and body size in fishes. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 20, 231–240.
- Rosenblatt, A.E. & Schmitz, O.J. (2016). Climate change, nutrition, and bottom-up and top-down food web processes. *Trends Ecol. Evol.*, 31, 965–975.
- Rosenfeld, J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.
- Rossberg, A.G., Gaedke, U. & Kratina, P. (2019). Dome patterns in pelagic size spectra reveal strong trophic cascades. *Nat. Commun.*, 10, 4396.
- Rosseel, Y. (2012). lavaan : An R package for Structural Equation Modeling. *J. Stat. Soft.*, 48.
- Rudolf, V.H.W. & Rasmussen, N.L. (2013). Population structure determines functional differences among species and ecosystem processes. *Nat. Commun.*, 4, 2318.
- Sabel, M., Eckmann, R., Jeppesen, E., Rösch, R. & Straile, D. (2020). Long-term changes in littoral fish community structure and resilience of total catch to re-oligotrophication in a large, peri-alpine European lake. *Fresh. Biol.*, 65, 1325–1336.
- Sagouis, A., Cucherousset, J., Villéger, S., Santoul, F. & Boulétreau, S. (2015). Non-native species modify the isotopic structure of freshwater fish communities across the globe. *Ecography*, 38, 979–985.
- Sanchez, L., Boulanger, E., Arnal, V., Boissery, P., Dalongeville, A., Dejean, T., et al. (2022). Ecological indicators based on quantitative eDNA metabarcoding: the case of marine reserves. *Ecol. Ind.*, 140, 108966.
- Santibáñez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S., Vega-Peña, E.V., Lindig-Cisneros, R. & Zavala-Hurtado, J.A. (2015). Structural equation modeling as a tool to develop conservation strategies using environmental indicators: The case of the forests of the Magdalena river basin in Mexico City. *Ecol. Ind.*, 54, 124–136.
- Santos, J.I., Vidal, T., Gonçalves, F.J.M., Castro, B.B. & Pereira, J.L. (2021). Challenges to water quality assessment in Europe – Is there scope for improvement of the current Water Framework Directive bioassessment scheme in rivers? *Ecol. Ind.*, 121, 107030.
- Scavia, D., David Allan, J., Arend, K.K., Bartell, S., Beletsky, D., Bosch, N.S., et al. (2014). Assessing and addressing the re-eutrophication of Lake Erie: Central basin hypoxia. *J. Great Lakes Res.*, 40, 226–246.

- Scherer-Lorenzen, M. (2008). Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Funct. Ecol.*, 22, 547–555.
- Schliep, K.P. (2011). phangorn: phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, 27, 592–593.
- Scholz, C., Firozpoor, J., Kramer-Schadt, S., Gras, P., Schulze, C., Kimmig, S.E., et al. (2020). Individual dietary specialization in a generalist predator: A stable isotope analysis of urban and rural red foxes. *Ecol. Evol.*, 10, 8855–8870.
- Schramski, J.R., Dell, A.I., Grady, J.M., Sibly, R.M. & Brown, J.H. (2015). Metabolic theory predicts whole-ecosystem properties. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 112, 2617–2622.
- Scopettone, G.G., Rissler, P.H., Gourley, C. & Martinez, C. (2005). Habitat restoration as a means of controlling non-native fish in a Mojave desert oasis. *Restor. Ecol.*, 13, 247–256.
- Sebens, K.P. (1987). The ecology of indeterminate growth in animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 18, 371–407.
- Séguin, A., Harvey, É., Archambault, P., Nozais, C. & Gravel, D. (2014). Body size as a predictor of species loss effect on ecosystem functioning. *Sci. Rep.*, 4, 4616.
- Segura, A.M., Franco-Trecu, V., Franco-Fraguas, P. & Arim, M. (2015). Gape and energy limitation determine a humped relationship between trophic position and body size. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 72, 198–205.
- Serra-Pompei, C., Ward, B.A., Pinti, J., Visser, A.W., Kiørboe, T. & Andersen, K.H. (2022). Linking plankton size spectra and community composition to carbon export and its efficiency. *Glob. Biogeochem.*, 36.
- Seymour, M., Edwards, F.K., Cosby, B.J., Kelly, M.G., De Bruyn, M., Carvalho, G.R., et al. (2020). Executing multi-taxa eDNA ecological assessment via traditional metrics and interactive networks. *Sci. Total Environ.*, 729, 138801.
- Sheldon, R.W., Prakash, A. & Sutcliffe, W.H. (1972). The size distribution of particules in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 327–340.
- Shin, Y.-J. & Cury, P. (2004). Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61, 414–431.
- Shin, Y.-J., Rochet, M.-J., Jennings, S., Field, J.G. & Gislason, H. (2005). Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J. Mar. Sci.*, 62, 384–396.
- Shurin, J.B., Clasen, J.L., Greig, H.S., Kratina, P. & Thompson, P.L. (2012). Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 367, 3008–3017.
- Smith, J.E., Hunter, C.L. & Smith, C.M. (2010). The effects of top-down versus bottom-up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia*, 163, 497–507.

- Smith, V.H., Tilman, G.D. & Nekola, J.C. (1999). Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environ. Pollut.*, 100, 179–196.
- Soler, G.A., Edgar, G.J., Stuart-Smith, R.D., Smith, A.D.M. & Thomson, R.J. (2016). Predicting the diet of coastal fishes at a continental scale based on taxonomy and body size. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 480, 1–7.
- Solimini, A.G., Ptacnik, R. & Cardoso, A.C. (2009). Towards holistic assessment of the functioning of ecosystems under the Water Framework Directive. *TrAC*, 28, 143–149.
- 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.
- Sprules, W.G., Brandt, S.B., Stewart, D.J., Munawar, M., Jin, E.H. & Love, J. (1991). Biomass size spectrum of the Lake Michigan pelagic food web. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48, 105–115.
- Sprules, W.G. & Goyke, A.P. (1994). Size-based structure and production in the pelagia of Lakes Ontario and Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 2603–2611.
- Srivastava, D.S. & Vellend, M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 267–294.
- Stewart, R.I.A., Dossena, M., Bohan, D.A., Jeppesen, E., Kordas, R.L., Ledger, M.E., et al. (2013). Mesocosm experiments as a tool for ecological climate-change research. In: *Advances in ecological research. Elsevier*, pp. 71–181.
- Streams, F.A. (1987). Within-habitat spatial separation of two notonecta species: Interactive vs. noninteractive resource partitioning. *Ecology*, 68, 935–945.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., et al. (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob. Change. Biol.*, 14, 1125–1140.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., et al. (2013). Identification of 100 fundamental ecological questions. *J. Ecol.*, 101, 58–67.
- Sutton, I.A. & Jones, N.E. (2020). Measures of fish community size structure as indicators for stream monitoring programs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 77, 824–835.
- Syväranta, J., Vesala, S., Rask, M., Ruuhijärvi, J. & Jones, R.I. (2008). Evaluating the utility of stable isotope analyses of archived freshwater sample materials. *Hydrobiologia*, 600, 121–130.

- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M. & Usseglio-Polatera, P. (2010). Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. Nouvelle édition revue et augmentée. CNRS édition, Paris.
- Tavşanoğlu, Ü.N., Šorf, M., Stefanidis, K., Brucet, S., Türkan, S., Agasild, H., et al. (2017). Effects of nutrient and water level changes on the composition and size structure of zooplankton communities in shallow lakes under different climatic conditions: a pan-European mesocosm experiment. *Aquat. Ecol.*, 51, 257–273.
- Terborgh, J. & Estes, J.A. (2013). Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature. *Island Press*.
- Thompson, P.L., MacLennan, M.M. & Vinebrooke, R.D. (2018). An improved null model for assessing the net effects of multiple stressors on communities. *Glob. Change. Biol.*, 24, 517–525.
- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladysz, S., Kitching, R.L., et al. (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 689–697.
- Thompson, R.M. & Townsend, C.R. (2005). Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos*, 108, 137–148.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Gibbs, M., Lundquist, C. & Norkko, A. (2006). Functional role of large organisms in intertidal communities: community effects and ecosystem function. *Ecosystems*, 9, 1029–1040.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Kraan, C., Lohrer, A.M., Pilditch, C.A. & Douglas, E. (2017). Changes in the location of biodiversity–ecosystem function hot spots across the seafloor landscape with increasing sediment nutrient loading. *Proc. R. Soc. B.*, 284.
- Tickner, D., Opperman, J.J., Abell, R., Acreman, M., Arthington, A.H., Bunn, S.E., et al. (2020). Bending the curve of global freshwater biodiversity loss: An emergency recovery plan. *BioScience*, 70, 330–342.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3, 109–120.
- Tokeshi, M. & Arakaki, S. (2012). Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, 685, 27–47.
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S. & Villéger, S. (2016). Worldwide freshwater fish homogenization is driven by a few widespread non-native species. *Biol. Invasions*, 18, 1295–1304.
- Trebilco, R., Baum, J.K., Salomon, A.K. & Dulvy, N.K. (2013a). Ecosystem ecology: size-based constraints on the pyramids of life. *Trends Ecol. Evol.*, 28, 423–431.

- Trebilco, R., Dulvy, N.K., Anderson, S.C. & Salomon, A.K. (2016). The paradox of inverted biomass pyramids in kelp forest fish communities. *Proc. R. Soc. B.*, 283.
- Trenkel, V.M. & Rochet, M.-J. (2003). Performance of indicators derived from abundance estimates for detecting the impact of fishing on a fish community. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 60, 67–85.
- Tušer, M., Guillard, J., Rustadbakken, A. & Mehner, T. (2022). Comparison of fish size spectra obtained from hydroacoustics and gillnets across seven European natural lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 79, 2179–2190.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G. & Connell, S.D. (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 250, 97–115.
- Vander Zanden, M.J., Shuter, B.J., Lester, N. & Rasmussen, J.B. (1999). Patterns of food chain length in lakes: A stable isotope study. *Am. Nat.*, 154, 406–416.
- Vander Zanden, M.J. & Vadeboncoeur, Y. (2002). Fishes as integrators of benthic and pelagic food web in lakes. *Ecology*, 83, 2152–2161.
- Vandromme, P., Stemmann, L., Garcia-Comas, C., Berline, L., Sun, X. & Gorsky, G. (2012). Assessing biases in computing size spectra of automatically classified zooplankton from imaging systems: A case study with the ZooScan integrated system. *Methods Oceanogr.*, 1–2, 3–21.
- Vidal, M.C. & Murphy, S.M. (2018). Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: a meta-analysis. *Ecol. Lett.*, 21, 138–150.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F. & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.*, 20, 1512–1522.
- Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J. & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 111, 13690–13696.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., et al. (2010). Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467, 555–561.
- Wainwright, P.C. & Richard, B.A. (1995). Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environ. Biol. Fish.*, 44, 97–113.
- Wang, J., Soinenen, J. & Heino, J. (2021). Ecological indicators for aquatic biodiversity, ecosystem functions, human activities and climate change. *Ecol. Ind.*, 132, 108250.

- Wardle, D.A. (1999). Is “Sampling Effect” a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos*, 87, 403.
- Werner, E.E. & Gilliam, J.F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 15, 393–425.
- Wheeland, L.J. & Rose, G.A. (2016). Acoustic measures of lake community size spectra. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 73, 557–564.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 519–539.
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., et al. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realized assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol. Rev.*, 88, 15–30.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J., Olesen, J., Valido, A., et al. (2005). Body size in ecological networks. *Trends Ecol. Evol.*, 20, 402–409.
- Woodward, G., Perkins, D.M. & Brown, L.E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365, 2093–2106.
- Xu, G., Xu, Y. & Xu, H. (2016). Insights into discriminating water quality status using new biodiversity measures based on a trait hierarchy of body-size units. *Ecol. Ind.*, 60, 980–986.
- Xu, L., Clark, A.T., Rees, M. & Turnbull, L.A. (2022). Estimating competition in metacommunities: accounting for biases caused by dispersal. *Methods. Ecol. Evol.*, 2041–210X.14022.
- Yvon-Durocher, G., Jones, J.I., Trimmer, M., Woodward, G. & Montoya, J.M. (2010). Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365, 2117–2126.
- Yvon-Durocher, G., Montoya, J.M., Trimmer, M. & Woodward, G. (2011). Warming alters the size spectrum and shifts the distribution of biomass in freshwater ecosystems. *Glob. Change. Biol.*, 17, 1681–1694.
- 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.
- Zhang, H., Zhang, P., Wang, H., García Molinos, J., Hansson, L.-A., He, L., et al. (2021). Synergistic effects of warming and eutrophication alter zooplankton predator–prey interactions along the benthic–pelagic interface. *Glob. Change. Biol.*, 27, 5907–5919.

- Zhao, J., Xun, R., He, X., Zhang, W., Fu, W. & Wang, K. (2015). Size spectra of soil nematode assemblages under different land use types. *Soil Biol. Biochem.*, 85, 130–136.
- 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.
- 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.
- Zwanenburg, K. (2000). The effects of fishing on demersal fish communities of the Scotian Shelf. *ICES J. Mar. Sci.*, 57, 503–509.

Annexes

Figures

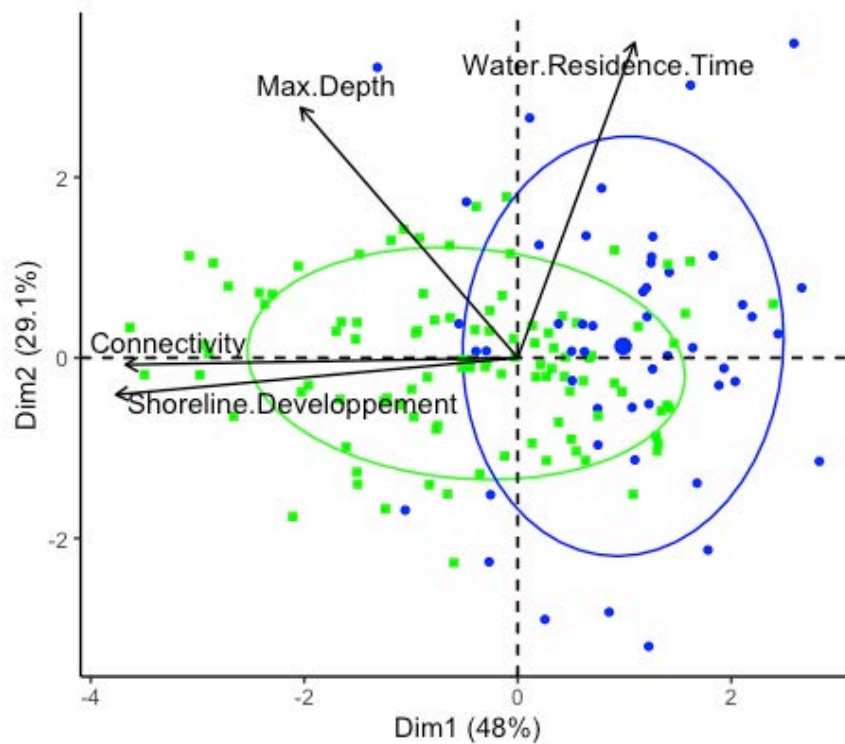


Figure A1. Principal Component Analysis of the hydro-morphological characteristics in natural lakes (circles, blue) and reservoirs (squares, green).

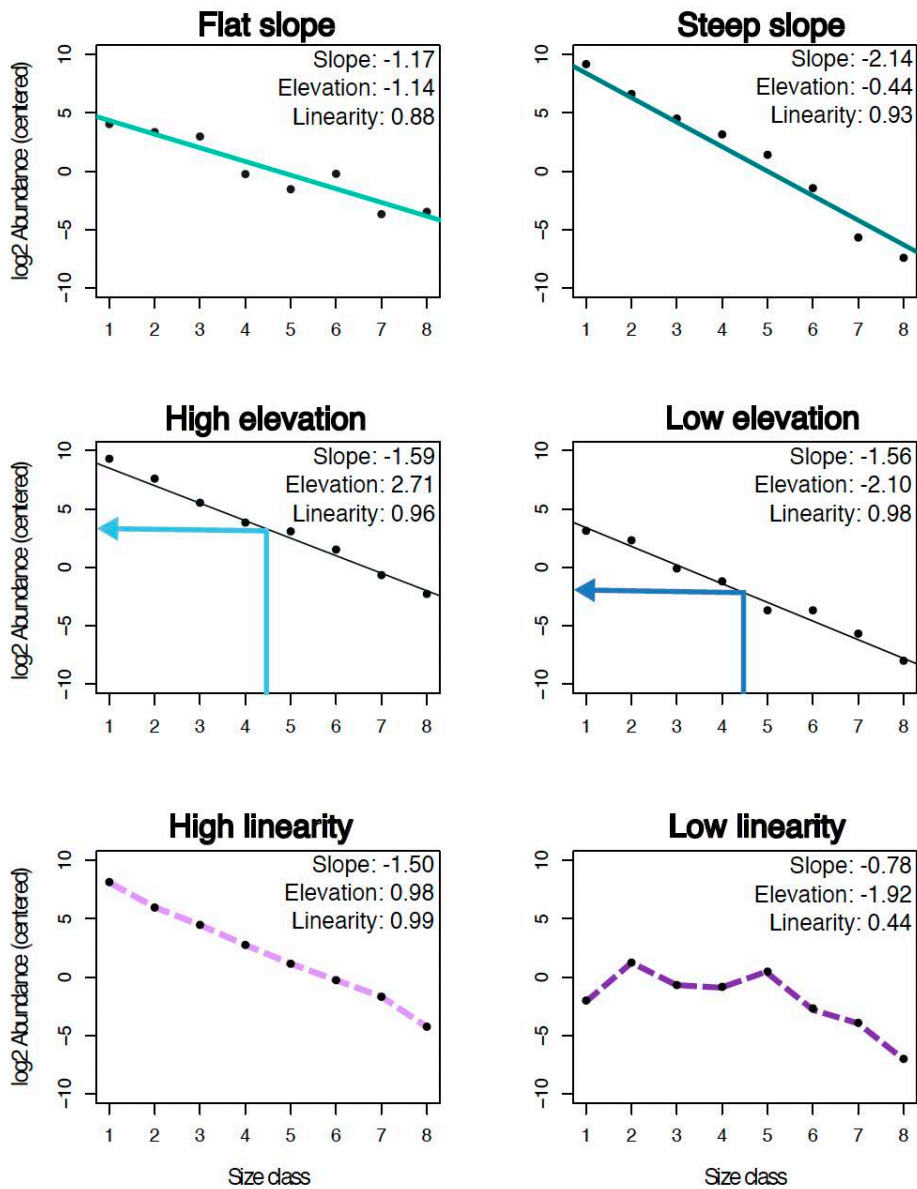


Figure A2. Examples of variability in fish size spectrum parameters in French natural lakes and reservoirs.

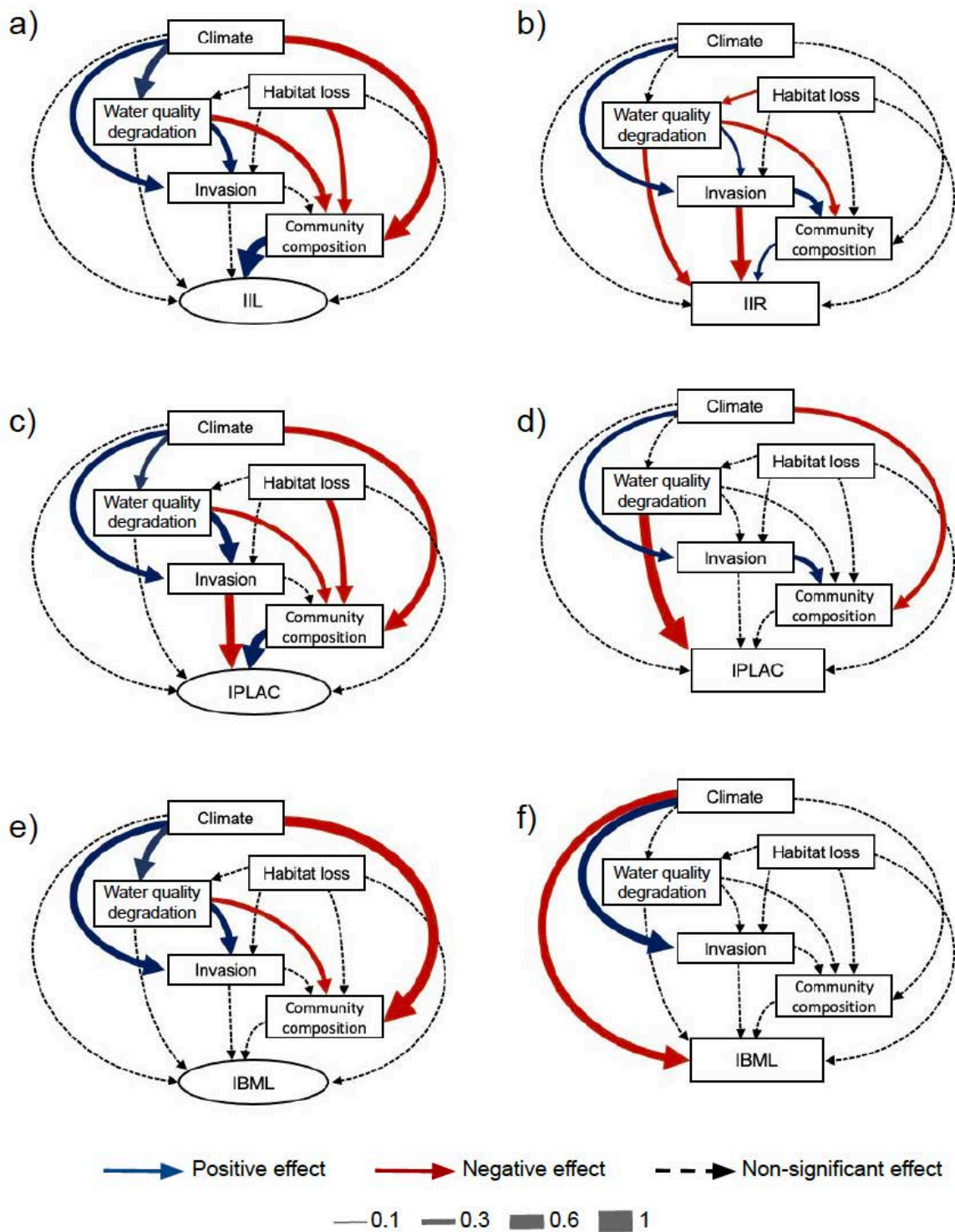


Figure A3. Structural equation models in natural lakes (left) and reservoirs (right) for fish bioindicators (a - IIL and b - IIR), phytoplankton bioindicator (c and d: IPLAC) and macrophyte bioindicator (e and f: IBML). The thickness of the arrows indicates the magnitude of the significant path coefficients (effect size) and the color indicates the direction of the response (positive in blue or negative in red). Non-significant paths (p -value ≥ 0.05) are represented by a dashed line.

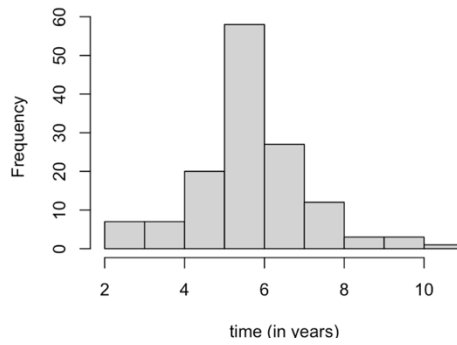


Figure A4. Distribution of time intervals between the two fish sampling events.

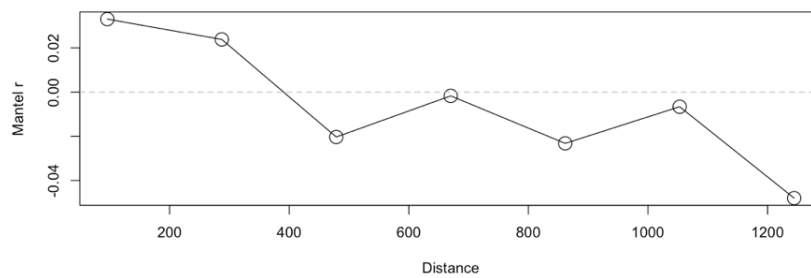


Figure A5. Mantel autocorrelation of fish size spectrum slope changes and the distance (km) between natural lakes and reservoirs ($n = 137$). Open circles indicate non-significant correlations.

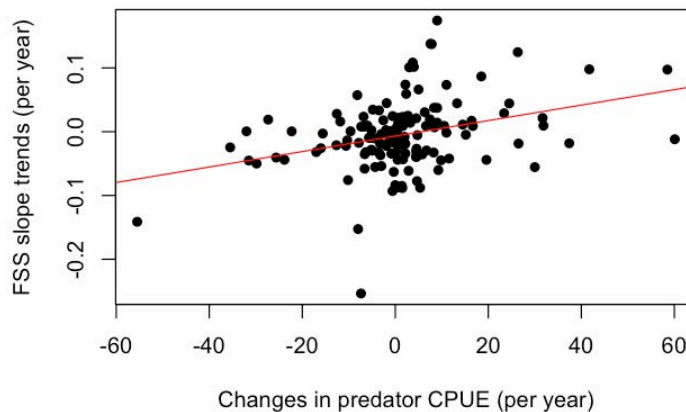


Figure A6. Positive relationship between changes in fish size spectrum (FSS) slope and change in the number of predators in each community. Predators were defined following Mehner *et al.*, (2016) as individuals belonging to a piscivorous species with a body mass $> 32g$.

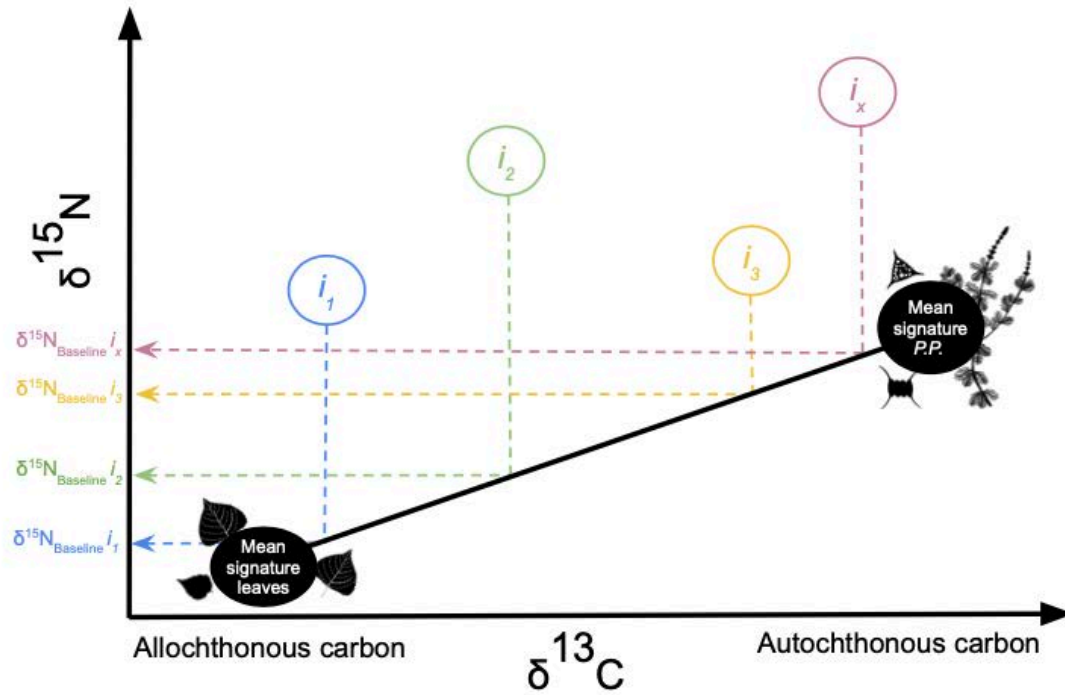


Figure A7. Obtaining the individual baseline of each isotopic signature i ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Baseline } i}$). Baselines are weighted by the natural $\delta^{15}\text{N}$ enrichment of basal resource resources (detritus: leaves or primary producers: *P.P.*) or their theoretical proportions found in with the $\delta^{13}\text{C}$ signature.

Tableaux

Table A1. Reference of the literature cited in this manuscript linking the spatial variation of the size spectrum to variations in environmental conditions. When several parameters are studied, the direction of the drivers' effects is listed in the respective order. For example, Benejam *et al.* (2018) demonstrated a positive effect of altitude on the slope of the size spectrum of fish in South American rivers (flatter), but this effect was negative on both elevation and linearity (line 8).

1 st Author	Doi	Publication Year	Biome	Ecosystem	Size spectrum parameter	Biological Model	Approach	Site number (Years)	Area	Driver (magnitude)
Arranz	10.1139/cjfas-2014-0508	2016	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Spatial	356	Europe	Fishes density (-)
Arranz	10.1111/oik.05355	2019	Freshwater	Lake	Linearity	Fishes	Spatial	74	Germany	PPMR (-), Fishing (-)
Arranz	10.1016/j.scitotenv.2021.148792	2021	Freshwater	River	Slope	Fishes	Spatial	118	North Spain	Invasions (+), Resources (-)
Arranz	10.1038/s41559-023-02083-z	2023	Freshwater	River	Slope	Fishes	Temporal	583(24)	France	Temperature * Antr. Perturbations (-+)
Atkinson	10.1002/lno.11613	2020	Marine	Sea	Slope	Plankton	Temporal	1 (6)	Plymouth L4 shelf	Ressources (hump)
Basset	10.1016/j.ecolind.2011.06.012	2012	Marine	Coastal	Slope	Macoinvertebrates	Spatial	12	Black Sea	Antr. Perturbations (-)
Benejam	10.1139/cjfas-2015-0025	2016	Freshwater	River	Slope	Fishes	Spatial	26	Uruguay	Antr. Perturbations (+)
Benejam	10.1016/j.ecolind.2018.03.012	2018	Freshwater	River	Slope, Elevation, Linearity	Fishes	Spatial	2	Colombia, Perou	Altitude (+,-,-)
Benoit	10.1016/j.ecolmode.1.2021.109740	2021	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Modeling	-	-	Predator density (+)
Bianchi	10.1006/jmsc.2000.0727	2000	Marine	Sea	Slope	Fishes	Temporal	13 (20)	Global	Fishing (-)
Boussara	10.2307/1467205	1995	Freshwater	River	Slope	Macoinvertebrates	Spatial	9	Quebec	Ressources (+)
Broadway	10.1371/journal.pone.0124954	2015	Freshwater	River	Slope, Elevation	Fishes	Temporal	1(7)	Wabash River	Benthic Invertivorous (+,0)
Bruet	10.4319/lo.2010.55.4.1697	2010	Freshwater	Lake	Slope	Plankton	Spatial	8	Spain, Danemark	Fish predation (-)
Chu	10.1139/cjfas-2015-0150	2016	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Spatial	693	Canada	Fishing (-), Ressources (-), Area (+) Temperature(-)
Chu	10.1111/cobi.13034	2017	Freshwater	Lake	Slope	Poisson	Spatial	175	Canada	Protected Area (+)
Coccia	10.1016/j.ecolind.2022.109356	2022	Marine	Sea	Slope	Macoinvertebrates	Spatial	18	Chili	Extreme events (-)
Coglan	10.1016/j.ecolind.2022.109356	2022	Marine	Sea	Slope	Fishes	Spatial	15000	Australia	PPMR (+) Temperature (-)

Collyer	10.1111/gcb.16720	2023	Freshwater	River	Slope, Elevation	Macoinvertebrates	Spatial	100	Brasil	Antr. Perturbations (+,-)
Daan	10.1016/j.icesjms.2004.08.020	2005	Marine	Sea	Slope, Elevation	Fishes	Temporal	>150 (23)	North Sea	Fishing (-,-)
DeGuzman	10.1016/j.jenvman.2023.118510	2023	Freshwater	River	Slope, Elevation	All	Temporal	9(1)	North Spain	Wastewater (0,-)
DeBruyn	10.1139/f02-056	2002	Freshwater	River	Slope	Fishes	Spatial	12	St. Lawrence river	Wastewater (+)
Dossena	10.1098/rspb.2012.0394	2012	Freshwater	Lake	Slope	Macoinvertebrates	Experimental	-	-	Temperature (-)
Dulvy	10.1139/f03-169	2004	Marine	Coastal	Slope	Fishes	Spatial	13	Australia	Fishing (-)
Emmrich	10.1111/j.1365-2427.2011.02658.x	2011	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Spatial	78	Germany	Area (+) Predator Abondance (+) Ressources (+)
Emmrich	10.1111/jbi.12366	2014	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Spatial	356	Europe	Temperature (-) Area (+)
Estévez	10.1007/s00027-020-0713-5	2020	Freshwater	River	Slope, Elevation	Macoinvertebrates	Spatial	10	North Spain	Ressources (0,+)
Gislason	10.1006/jmsc.1997.0323	1998	Marine	Sea	Slope, Elevation	Fishes	Modeling	-	-	Fishing (-,+)
Graham	10.1007/s00338-004-0466-y	2005	Marine	Coastal	Slope	Fishes	Spatial	10	Fidji	Fishing (-)
Howarth	10.1139/cjfas-2020-0025	2020	Marine	Sea	Slope	Macoinvertebrates	Spatial	18	Irish and North Sea	Fishing (-)
Irwin	10.1093/plankt/fbi148	2005	Freshwater	Lake	Slope	Plankton	Modeling			Ressources (+)
Jennings	10.1046/j.1365-2656.2001.00504.x	2002	Marine	Sea	Slope, Elevation	Macoinvertebrates	Spatial	20	North Sea	Fishing (-,+)
Jennings	-	2004	Marine	Sea	Slope	Fishes	Spatial	74	North Sea	Fishing (-)
Kantoussan	10.1007/s10452-009-9236-9	2009	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Temporal	2	East Africa	Fishing (-)
Kolding	10.4081/jlimnol.2014.818	2014	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Spatial	4	East Africa	Fishing (-)
Kopf	10.1139/cjfas-2017-0544	2018	Freshwater	River	Slope	Fishes	Spatial	251	East Australia	Invasions (+)
Krynak	10.1007/s10750-020-04178-1	2020	Freshwater	River	Slope	Macoinvertebrates	Spatial	4	North USA	Agriculture (-)
Larrañaga	10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x	2023	Freshwater	River	Slope, Elevation	Macoinvertebrates	Spatial	20	North Spain	Agriculture (-,-), Ressources (0,+)
Martinez	10.1007/s10750-013-1459-z	2015	Freshwater	River	Slope	Macoinvertebrates	Spatial	6	North Spain	Shredder (+)
Mazurkiewicz	10.1038/s41598-020-60889-4	2020	Marine	Coastal	Slope, Elevation	Macoinvertebrates	Spatial	18	Norway	Ressources (0,+)
Mehner	10.1139/cjfas-2015-0034	2016	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Spatial	356	Europe	Predator abundance (+)
Mehner	10.1002/ecy.2347	2018	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Spatial	4	Europe	Trophic transfert (0)

Murry	10.1111/fwb.12255	2014	Freshwater	River	Slope, Elevation	Fishes	Temporal	5(22)	Ontario	Ressources (0,+) Temperature (0,-)
O'gardman	10.1038/nclimate33 68	2017	Freshwater	River	Slope	Macoinvertbrates	Experimental		North USA	Temperature (+)
Osuka	10.1016/j.marpolbu 1.2021.113010	2021	Marine	Sea	Slope, Elevation	Fishes	Spatial	4	Global	Protected Area (-,+)
Pomeranz	10.1111/fwb.13196	2018	Freshwater	River	Slope	Macoinvertbrates	Spatial	25	South New Zelande	Mining Pollution (+)
Popatov	10.1111/1365- 2656.13027	2019	Terrestrial	-	Slope	Macoinvertbrates	Spatial	32	Sumatra	Antr. Perturbations (0)
Pope	10.1007/978-3-642- 73953-8 14	1988	Marine	Sea	Slope	Fishes	Spatial	2	North Sea	Fishing (-)
Queirós	10.1016/j.jembe.20 06.03.001	2006	Marine	Sea	Slope, Elevation	Fishes	Spatial	14	Irish and North Sea	Fishing (-,-)
Rice	10.1006/jmsc.1996. 0146	1996	Marine	Sea	Slope, Elevation	Fishes	Temporal	1 (20)	North Sea	Fishing (-,+)
Rochet	10.1016/j.icesjms.2 005.06.009	2005	Marine	Sea	Slope	Fishes	Modeling	-	-	Fishing (0)
Rochet	10.1016/j.icesjms.2 005.06.009	2012	Marine	Sea	Linearity	Fishes	Modeling	-	-	Fishing (-)
Sheldon	10.4319/lo.1972.17. 3.0327	1972	Marine	Ocean	Slope	All	Spatial	70	Atlantic, Pacific	-
Shin	10.1139/f03-154	2005	Marine	Sea	Slope	Fishes	Modeling			Fishing (-)
Solimini	10.2307/1468039	2000	Freshwater	River	Slope	Macoinvertbrates	Spatial	11	North USA	Pollution (0)
Sprules	10.1139/f86-222	1986	Freshwater	Lake	Slope	All	Spatial	25	Canada	Ressources (-)
Sprules	10.1139/f91-015	1991	Freshwater	Lake	Slope	All	Spatial	9	Michigan lake	Stocking (-)
Sprules	10.1139/f94-260	1994	Freshwater	Lake	Slope	All	Spatial	2	Michigan and Ontario lake	-
Sutton	10.1139/cjfas-2019- 0268	2019	Freshwater	River	Slope	Fishes	Spatial	73	Ontario lake	Agriculture (0)
Tavşanoğlu	10.1007/s10452- 017-9615-6	2017	Freshwater	Lake	Slope	Plankton	Experimental		Europe	Température (+)
Trebilco	10.3354/meps1133 0	2015	Marine	Coastal	Slope	Fishes	Spatial	12	Australia	Habitat heterogeinity (-)
Trebilco	10.1098/rspb.2016. 0816	2016	Marine	Coastal	Slope	Fishes	Spatial	12	Australia	External subsidies (+)
Trenkel	10.1139/f02-163	2002	Marine	Sea	Slope	Fishes	Temporal	5	Celtic Sea	Fishing (0)
Van dorst	10.1002/ece3.9087	2022	Freshwater	Lake	Slope	Fishes	Spatial	235	Europe	Fishes density (-) PPMR (-)
Yvon-Durocher	10.1111/j.1365- 2486.2010.02321.x	2010	Freshwater	Lake	Slope	Plankton	Experimental	-	-	Temperature (-)
Zhao	10.1016/j.soilbio.20 15.02.035	2015	Terrestrial	-	Slope	Macoinvertbrates	Spatial	16	China	Antr. Perturbations (-)
Zwanenburg	10.1006/jmsc.2000. 0744	2000	Marine	Sea	Slope	Fishes	Temporal	2(28)	Scottish Sea	Fishing (-)

Table A2. Size classes used for the binned size spectrum. Shaded cells represent the classes that were not included for size spectrum calculations.

Size classes	Size range (g)	Proportion of locations (%)	Number of individuals
1	1-2	98.0	7835
2	2-4	98.7	98374
3	4-8	99.3	71157
4	8-16	98.7	56191
5	16-32	99.3	43076
6	32-64	100.0	29367
7	64-128	100.0	15695
8	128-256	100.0	8481
9	256-512	99.3	3470
10	512-1024	98.0	1463
11	1024-2048	87.6	331
12	2048-4096	56.9	78
13	4096-8192	23.5	20
14	8192-16384	3.9	4

Table A3. Comparison of the total effects of drivers on Binning Slope and the Maximum Likelihood Estimated (MLE) slope. Significant estimates and associated *p*-values are displayed in bold.

	Driver	Binning Slope		MLE Slope	
		Estimate	p-value	Estimate	p-value
Lakes	Climate	-0.477	0.000	-0.284	0.011
	Habitat loss	-0.367	0.001	-0.336	0.015
	Invasions	0.293	0.067	0.410	0.006
	W.Q. degradation	0.008	0.955	0.242	0.087
	Com. comp	0.126	0.430	0.081	0.618
Reservoirs	Climate	-0.133	0.210	-0.233	0.348
	Habitat loss	-0.045	0.682	-0.233	0.053
	Invasions	0.102	0.294	0.215	0.070
	W.Q. degradation	-0.260	0.012	-0.204	0.038
	Com. comp	0.111	0.352	-0.057	0.695

Table A4. Fitting estimators of structural equation modeling for each size spectrum parameters (natural lakes and reservoirs). n: number of individuals. GFI (Goodness of Fit Index) and CFI (Comparative Fit Index) range from 0 to 1 and should be close or higher than 0.90 for a good model adjustment. χ^2 : Chi-square of the model evaluates the overall fit and the difference between the sample and the fitted covariance matrices. RMSEA: Root Mean Square Error of Approximation. χ^2 and RMSEA are statistic tests of the overall model fit and p-value should not be significant (>0.05). All models demonstrate a high fit.

Size spectrum parameter	Ecosystem type	n	GFI >0.90	CFI >0.90	χ^2 p-value >0.05	RMSEA p-value >0.05
Slope	Reservoir	102	0.999	1.000	0.642	0.682
Slope	Natural lake	51	0.988	0.991	0.166	0.193
Elevation	Reservoir	102	0.999	1.000	0.642	0.682
Elevation	Natural lake	51	0.988	0.992	0.166	0.193
Linearity	Reservoir	102	0.999	1.000	0.642	0.682
Linearity	Natural lake	51	0.991	0.988	0.166	0.193

Table A5. Fitting estimators of structural equation modeling for bioindicators (lakes and reservoir). n: number of individuals. GFI: Goodness of Fit Index. CFI: Comparative Fit Index. GFI and CFI range from 0 to 1 and value should be close or higher than 0.90 for an ideal model adjustment. χ^2 : Chi-square of the model evaluates the overall fit and the difference between the sample and the fitted covariance matrices. RMSEA: Root Mean Square Error of Approximation. χ^2 and RMSEA are statistic test of the overall model fit and p-value should not be significant (>0.05). All models show a high fit except IBML model in reservoir where χ^2 p-value was significant.

Bioindicator	Ecosystem type	n	GFI >0.90	CFI >0.90	χ^2 p-value >0.05	RMSEA p-value >0.05
IIR	Reservoir	102	1.000	1.000	0.741	0.771
IIL	Natural lake	51	0.985	0.981	0.117	0.140
IPLAC	Reservoir	80	0.999	1.000	0.693	0.721
IPLAC	Natural lake	43	0.984	0.984	0.143	0.164
IBML	Reservoir	27	0.957	0.913	0.049	0.057
IBML	Natural lake	38	0.989	0.994	0.252	0.275

Table A6. Spearman rank correlations between size spectrum parameters (size spectrum slope, size spectrum elevation and size spectrum linearity) and bioindicators (Fish: IIL or IIR, phytoplankton: IPLAC and macrophyte: IBML) in natural lakes (white cells) and reservoirs (grey cells). The significance levels of correlation coefficients are displayed (*** < 0.001, ** < 0.01 and * < 0.05).

	Slope	Elevation	Linearity	IIR/IIL	IPLAC	IBML
Slope	-	-0.21*	-0.52***	0.02	0.18	0.08
Elevation	-0.58***	-	0.48***	-0.36***	-0.07	0.14
Linearity	-0.53***	0.47***	-	0.03	0.04	0.31
IIL/IIR	0.43**	-0.52***	-0.10	-	0.54***	0.12
IPLAC	0.16	-0.23	-0.01	0.35*	-	0.47*
IBML	0.23	-0.26	-0.03	0.41*	0.35*	-

Table A7. Decomposition of significant total effects where indirect and direct effects were not significant (water quality degradation on IPLAC in natural lakes, habitat loss on linearity in natural lakes and invasion in reservoirs). Significant estimates are displayed in bold.

Stressor	Indicator	Ecosystem	Path	Estimate	Significance
W.Q. degradation	IPLAC	Lakes	Direct	0.10	N.S.
W.Q. degradation	IPLAC	Lakes	Via Invasion	-0.25	N.S.
W.Q. degradation	IPLAC	Lakes	Via Community composition	-0.17	N.S.
W.Q. degradation	IPLAC	Lakes	Total estimate	-0.32	S.
Habitat loss	Linearity	Lakes	Direct	0.12	N.S.
Habitat loss	Linearity	Lakes	Via W.Q. degradation	0.10	N.S.
Habitat loss	Linearity	Lakes	Via Invasion	0.03	N.S.
Habitat loss	Linearity	Lakes	Via Community composition	0.02	N.S.
Habitat loss	Linearity	Lakes	Total estimate	0.27	S.
Invasion	Linearity	Reservoirs	Direct	-0.21	N.S.
Invasion	Linearity	Reservoirs	Via Community composition	-0.10	N.S.
Invasion	Linearity	Reservoirs	Total estimate	-0.31	S.

Table A8. Backward reduced random-effect table of the full model based on Log-likelihood criterion.

Random effect	Eliminated	logLik	AIC	LRT	Df	Pr (>Chisq)
(1 Season trend)	1	140.76	-237.52	0.00	1	1.00
(1 Time interval)	2	140.76	-239.52	0.00	1	1.00
(1 Year of the first sampling)	0	138.24	-236.47	5.05	1	0.02*

Note: the column "Eliminated" defines the order of elimination during the selection. 0 indicates that the random effect was maintained. logLik: on Log-likelihood estimation, AIC: Akaike information *criterion value of the* logLik estimation, LRT: likelihood ratio test (twice the difference in log-likelihood, chi-square distributed), Df: degree of freedom (difference in parameter at each step), Pr: *p*-value.

Table A9. Common and scientific names, status (native or non-native), occurrence (percentage of total individuals) and relative biomass (percentage of total biomass) of each fish species sampled in the studied gravel pit lakes. Species status was defined at the country level.

Common name	Latin name	Species Status	% Occurrence	% Biomass
European perch	<i>Perca fluviatilis</i>	Native	35.11	11.43
Roach	<i>Rutilus rutilus</i>	Native	19.15	3.22
Pumpkinseed	<i>Lepomis gibbosus</i>	Non-native	17.9	1.09
Black bullhead	<i>Ameiurus melas</i>	Non-native	7.12	2.2
Bream sp.	<i>Abramis brama & Blicca bjoerkna</i>	Native	4.41	9.65
Largemouth bass	<i>Micropterus salmoides</i>	Non-native	4.24	3.2
Common carp	<i>Cyprinus carpio</i>	Non-native	2.76	44.45
Mosquitofish	<i>Gambusia affinis</i>	Non-native	2.16	0.02
Rudd	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Native	1.97	0.56
Ruffe	<i>Gymnocephalus cernua</i>	Non-native	1.25	0.05
Northern Pike	<i>Esox lucius</i>	Native	1.09	6.19
Pikeperch	<i>Sander lucioperca</i>	Non-native	0.85	2.35
Bleak	<i>Alburnus alburnus</i>	Native	0.61	0.04
Tench	<i>Tinca tinca</i>	Native	0.45	0.98
European catfish	<i>Silurus glanis</i>	Non-native	0.40	11.95
Gibel carp	<i>Carassius gibelio</i>	Non-native	0.26	1.38
Chub	<i>Squalius cephalus</i>	Native	0.12	0.06
Grass carp	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Non-native	0.02	1.08
Barbel	<i>Barbus barbus</i>	Native	0.01	<0.01
European eel	<i>Anguilla anguilla</i>	Native	0.01	<0.01
Goldfish	<i>Carassius auratus</i>	Non-native	0.01	0.01
Gudgeon	<i>Gobio gobio</i>	Native	0.01	<0.01
Toxostome	<i>Parachondrostoma toxostoma</i>	Native	0.01	<0.01

Table A10. Outputs of the final model testing the effects of PPMR*b* and anthropogenic stressors (Eutrophication and biological invasion) on size spectrum slope estimated from the maximum Likelihood. Significant *p*-value are indicated in bold.

Predictor	Estimate	F-value	<i>p</i> -value
Eutrophication	0.001	0.260	0.617
PPMR <i>b</i>	4.670	11.457	0.004
Biological invasion	0.410	8.688	0.010
PPMR <i>b</i> : Biological invasion	-7.401	9.350	0.007

Table A11. Details of sampling events for mesocosm inoculation.

Ecosystem type	Location name	Geographical Coordinates	Biological Compartment	Sampling date	Total quantities filtered / sampled
Lake	Lamartine	43°30'N, 1°20'E	Phytoplankton (1)	October 2020	Approx. 1,000L
			Zooplankton (1)	October 2020	Approx. 1,000L
			Periphyton (1)	October 2020	60cm ²
			Sediments (1)	October 2020	30mL
	Soulance	43°12'N, 1°02'E	Phytoplankton (2)	April 2021	Approx. 1,000L
			Zooplankton (2)	April 2021	Approx. 1,000L
			Periphyton (2)	April 2021	60 cm ²
			Sediments (2)	April 2021	30 mL
	Lamartine	43°30'N, 1°20'E	Macroinvertebrate (1)	April 2021	Approx. 100 individuals
	Birazel	43°31'N, 1°17'E	Macroinvertebrate (2)	May 2021	Approx. 100 individuals
River	Lez	42°57'N, 1°05'E	Macroinvertebrate (3,4)	May 2021	Approx. 200 individuals
	Ariège	43°30'N, 1°23'E	Macroinvertebrate (4,5)	May 2021 June 2021	Approx. 400 individuals
	Garonne	43°42'N, 1°20'E	Macroinvertebrate (6)	June 2021	Approx. 150 individuals

Note: numbers in brackets indicate replicates per biological compartment.

Table A12. Stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) per taxa according to treatments. Values in brackets represent standard deviations. Nb samples: Number of isotopic values. Nb individuals: number of individuals per sample.

Treatment	Sample type	Taxon	Nb samples	Nb individuals	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Control	Invertebrate	Notonectidae	3	2(\pm 0)	-26.91(\pm 1.03)	5.14(\pm 0.35)
Control	Invertebrate	Aeshnidae	0	0	NA	NA
Control	Invertebrate	Planaridae	3	10 (\pm 0)	-25.41(\pm 1.04)	4.48(\pm 1.1)
Control	Invertebrate	Coenagrionidae	3	1(\pm 0)	-25.6(\pm 0.75)	3.88(\pm 0.49)
Control	Invertebrate	Chaoboridae	2	2.50 (\pm 0.71)	-29.39(\pm 1.17)	3.04(\pm 0.29)
Control	Invertebrate	Lymneidae	3	4(\pm 0)	-22.67(\pm 1.24)	2.53(\pm 0.67)
Control	Invertebrate	Physidae	3	6(\pm 0)	-26.41(\pm 0.43)	2.13(\pm 0.71)
Control	Invertebrate	Elmidae	1	4	-25.93	3.5
Control	Invertebrate	Ephemeridae	1	4	-25.58	0.1
Control	Invertebrate	Cladocera	2	100(\pm 0)	-27.7(\pm 0.33)	-0.34(\pm 0.14)
Control	Invertebrate	Copepoda	3	150(\pm 0)	-30.99(\pm 0.51)	2.39(\pm 0.31)
Control	Invertebrate	Asellidae	3	10(\pm 0)	-24.84(\pm 0.93)	1.57(\pm 0.43)
Control	Invertebrate	Capniidae	1	2	-24.51	2.02
Control	Invertebrate	Leptocentridae	2	1.5(\pm 0.71)	-29.04(\pm 0.21)	2.6(\pm 0.3)
Control	Invertebrate	Chironomidae	3	10(\pm 0)	-28.99(\pm 1.69)	1.31(\pm 0.3)
Control	Invertebrate	Lumbricidae	2	8(\pm 0)	-25.85(\pm 1.88)	1.38(\pm 0.14)
Control	Baseline	Phytoplankton	3	NA	-12.34(\pm 1.24)	0.33(\pm 1.38)
Control	Baseline	Phytobenthos	3	NA	-18.34(\pm 2.6)	-0.9(\pm 0.28)
Control	Baseline	Elodea	3	NA	-24.28(\pm 0.55)	-0.26(\pm 0.33)
Control	Baseline	Populus	3	NA	-28.95(\pm 0.23)	-1.26(\pm 0.28)
Nutrient	Invertebrate	Notonectidae	3	2(\pm 0)	-25.48(\pm 1.2)	4.9(\pm 0.16)
Nutrient	Invertebrate	Aeshnidae	2	1.50(\pm 0.71)	-21(\pm 0.09)	3.19(\pm 0.15)
Nutrient	Invertebrate	Planaridae	3	10(\pm 0)	-20.98(\pm 0.54)	4.72(\pm 0.28)
Nutrient	Invertebrate	Coenagrionidae	3	2(\pm 0)	-21.86(\pm 1.15)	3.91(\pm 0.18)
Nutrient	Invertebrate	Chaoboridae	2	2.50 (\pm 0.71)	-21.36(\pm 0.03)	4.12(\pm 0.55)
Nutrient	Invertebrate	Lymneidae	3	4(\pm 0)	-19.86(\pm 1.19)	2.76(\pm 0.48)
Nutrient	Invertebrate	Physidae	3	6(\pm 0)	-23.29(\pm 1.4)	2.99(\pm 0.48)
Nutrient	Invertebrate	Elmidae	2	3.5(\pm 0.71)	-24.58(\pm 2.69)	2.23(\pm 1.52)
Nutrient	Invertebrate	Ephemeridae	1	5	-20.97	0.06
Nutrient	Invertebrate	Cladocera	2	100(\pm 0)	-20.07	1.01
Nutrient	Invertebrate	Copepoda	3	150(\pm 0)	-23.57(\pm 2.14)	3.45(\pm 0.11)
Nutrient	Invertebrate	Asellidae	3	10(\pm 0)	-20.14(\pm 0.59)	1.68(\pm 0.21)
Nutrient	Invertebrate	Capniidae	0	0	NA	NA
Nutrient	Invertebrate	Leptocentridae	0	0	NA	NA
Nutrient	Invertebrate	Chironomidae	3	10(\pm 0)	-23.94(\pm 2.9)	1.74(\pm 0.36)
Nutrient	Invertebrate	Lumbricidae	2	9.67(\pm 0.57)	-21.76(\pm 0.19)	1.52(\pm 0.48)
Nutrient	Baseline	Phytoplankton	3	NA	-19.9(\pm 0.37)	-1.28(\pm 0.51)
Nutrient	Baseline	Phytobenthos	3	NA	-14.38(\pm 1.44)	0.74(\pm 0.38)
Nutrient	Baseline	Elodea	3	NA	-23(\pm 2.22)	2.24(\pm 0.69)
Nutrient	Baseline	Populus	3	NA	-29.46(\pm 0.27)	-0.23(\pm 0.3)
Warming	Invertebrate	Notonectidae	3	1.67(\pm 0.58)	-27.41(\pm 0.91)	5.19(\pm 0.15)
Warming	Invertebrate	Aeshnidae	1	1	-26.58	2.72
Warming	Invertebrate	Planaridae	3	10 (\pm 0)	-25.79(\pm 0.53)	5.11(\pm 0.33)
Warming	Invertebrate	Coenagrionidae	3	2(\pm 0)	-25.92(\pm 2.02)	3.82(\pm 0.23)
Warming	Invertebrate	Chaoboridae	1	3	-26.96	4.02
Warming	Invertebrate	Lymneidae	3	4(\pm 0)	-23.57(\pm 0.52)	3.37(\pm 0.83)
Warming	Invertebrate	Physidae	3	6(\pm 0)	-27.25(\pm 0.3)	2.25(\pm 0.07)
Warming	Invertebrate	Elmidae	2	5(\pm 0)	-26.54(\pm 0.08)	3.74(\pm 0.32)
Warming	Invertebrate	Ephemeridae	2	4.5(\pm 0.71)	-28.76(\pm 1.21)	1.24(\pm 0.41)
Warming	Invertebrate	Cladocera	2	100(\pm 0)	-27.5(\pm 1.2)	0.29(\pm 0.32)
Warming	Invertebrate	Copepoda	1	150	-30.06	2.77
Warming	Invertebrate	Asellidae	3	10(\pm 0)	-25.57(\pm 0.99)	2.54(\pm 0.34)
Warming	Invertebrate	Capniidae	0	0	NA	NA
Warming	Invertebrate	Leptocentridae	0	0	NA	NA
Warming	Invertebrate	Chironomidae	3	10(\pm 0)	-28.58(\pm 0.26)	2.08(\pm 0.32)
Warming	Invertebrate	Lumbricidae	3	10(\pm 0)	-26.07(\pm 0.9)	1.83(\pm 0.43)
Warming	Baseline	Phytoplankton	3	NA	-11.63(\pm 0.59)	1.92(\pm 0.9)
Warming	Baseline	Phytobenthos	3	NA	-20.57(\pm 0.49)	-0.59(\pm 0.11)
Warming	Baseline	Elodea	3	NA	-23.9(\pm 0.59)	0.3(\pm 0.28)
Warming	Baseline	Populus	3	NA	-28.53(\pm 0.57)	-1.5(\pm 0.09)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Notonectidae	3	2(\pm 0)	-26.72(\pm 0.31)	4.95(\pm 0.25)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Aeshnidae	0	0	NA	NA
Nutrient + Warming	Invertebrate	Planaridae	3	10 (\pm 0)	-23.1(\pm 2.44)	5.38(\pm 0.12)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Coenagrionidae	3	1(\pm 0)	-24.53(\pm 2.86)	4.35(\pm 0.53)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Chaoboridae	2	3(\pm 0)	-26.31(\pm 0.61)	3.47(\pm 0.3)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Lymneidae	3	4(\pm 0)	-20.4(\pm 2.53)	3.6(\pm 0.98)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Physidae	3	6(\pm 0)	-23.55(\pm 1.17)	2.97(\pm 0.17)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Elmidae	1	3	-25.23	2.09
Nutrient + Warming	Invertebrate	Ephemeridae	0	0	NA	NA
Nutrient + Warming	Invertebrate	Cladocera	3	100(\pm 0)	-27.14(\pm 2.53)	1.89(\pm 0.29)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Copepoda	3	150(\pm 0)	-28.83(\pm 1.02)	2.31(\pm 0.22)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Asellidae	3	10(\pm 0)	-22.16(\pm 0.78)	2.83(\pm 0.33)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Capniidae	0	0	NA	NA
Nutrient + Warming	Invertebrate	Leptocentridae	0	0	NA	NA
Nutrient + Warming	Invertebrate	Chironomidae	3	10(\pm 0)	-28.88(\pm 0.84)	2.1(\pm 0.68)
Nutrient + Warming	Invertebrate	Lumbricidae	3	9(\pm 1)	-22.33(\pm 1.41)	2.39(\pm 0.62)
Nutrient + Warming	Baseline	Phytoplankton	3	NA	-16.21(\pm 3.48)	1.35(\pm 0.54)
Nutrient + Warming	Baseline	Phytobenthos	3	NA	-11.48(\pm 0.37)	0.82(\pm 0.33)
Nutrient + Warming	Baseline	Elodea	3	NA	-23.82(\pm 1.05)	1.65(\pm 0.4)
Nutrient + Warming	Baseline	Populus	3	NA	-28.84(\pm 0.64)	-0.09(\pm 1.31)

Table A13. Correlation of the six ecosystem functions (Corr) to the two first axes of the Principal Component Analysis (PCA).

	PCA Axis 1		PCA Axis 2	
	Corr	p	Corr	p
Pelagic Primary production	0.94	< 0.001 ***	-0.09	0.677
Benthic Primary production	0.56	0.003 **	0.59	0.002 **
CO ₂ emission	-0.95	< 0.001 ***	-0.11	0.588
CH ₄ emission	0.59	0.002 **	-0.61	0.001 **
Bacteria density	-0.18	0.374	0.80	< 0.001 ***
Decomposition rate	0.54	0.385	0.80	< 0.001 ***

Note: Stars indicates the level of significance of the p-value (p < 0.05: *, p < 0.01: **, p < 0.001: ***).

Table A14. Contribution of individual taxa to the overall dissimilarity observed on the NMDS (Bray-Curtis distance) between treatments using the SIMPER method.

Taxa	Abrev.	Control vs Warming		Control vs Nutrient		Control vs Nutrient+Warming		Warming vs Nutrient		Warming vs Nutrient+Warming		Nutrient vs Nutrient+Warming	
		Contribution	p	Contribution	p	Contribution	p	Contribution	p	Contribution	p	Contribution	p
Aeshnidae	Aes	0,001	0,501	0,002	0,237	0	0,896	0,001	0,108	0,001	0,577	0,001	0,326
Ancylidae	Anc	0,003	0,369	0,001	0,51	0	0,88	0,003	0,069	0,004	0,445	0,001	0,535
Aselidae	Ase	0,149	0,002	0,037	1	0,162	>0,001	0,137	0,003	0,051	1	0,15	>0,001
Asplanchnidae	Asp	0,018	0,636	0,051	0,045	0,017	0,618	0,025	0,282	0	0,952	0,024	0,241
Baetidae	Bae	0,017	0,034	0,008	0,883	0,006	0,79	0,015	0,117	0,023	0,022	0,003	0,898
Bosminidae	Bos	0,028	0,004	0	0,953	0,005	0,84	0,026	0,005	0,035	0,031	0,004	0,841
Brachionidae	Bra	0,068	0,763	0,158	0,032	0,062	0,812	0,092	0,16	0,06	0,983	0,102	0,012
Calanoidae	Cal	0,111	0,001	0,089	0,907	0,133	>0,001	0,063	0,753	0,036	1	0,08	0,032
Capniidae	Cap	0,002	0,501	0,006	0,108	0,002	0,371	0,002	0,767	0	0,754	0,002	0,6193
Chaoboridae	Cha	0,019	0,714	0,029	0,697	0,021	0,3	0,014	0,98	0,031	0,122	0,023	0,059
Chironomidae	Chi	0,072	0,001	0,04	0,998	0,034	0,948	0,083	>0,001	0,058	0,659	0,045	0,336
Cladocera nauplii	Cln	0,048	0,072	0,044	0,89	0,029	0,869	0,054	0,006	0,044	0,789	0,038	0,31
Coenagrionidae	Coe	0,008	0,517	0,01	0,671	0,006	0,758	0,008	0,383	0,011	0,399	0,007	0,518
Copepoda nauplii	Cop	0,061	0,174	0,079	0,457	0,056	0,234	0,048	0,631	0,071	0,463	0,037	0,929
Culicidae	Cul	0,005	0,511	0,003	0,766	0,004	0,635	0,006	0,406	0,009	0,244	0,005	0,437
Cyclopidae	Cyc	0,058	0,98	0,081	0,989	0,113	0,003	0,07	0,729	0,106	0,483	0,123	>0,001
Daphniidae	Dap	0,057	0,33	0,073	0,584	0,026	0,991	0,068	0,024	0,077	0,296	0,046	0,549
Elmidae	Elm	0,011	0,644	0,015	0,721	0,012	0,182	0,009	0,888	0,016	0,408	0,012	0,136
Hexarthridae	Hex	0	0,982	0,044	0,254	0,021	0,605	0,027	0,288	0,028	0,663	0,035	0,098
Leptocentridae	Lep	0,001	0,102	0,002	0,006	0,001	0,067	0	0,764	0	0,76	0	0,762
Lumbricidae	Lum	0,055	0,068	0,025	0,999	0,046	0,312	0,062	0,003	0,053	0,655	0,054	0,02
Lymnaeidae	Lym	0,033	0,414	0,049	0,314	0,043	0,003	0,023	0,932	0,037	0,724	0,025	0,746
Neretidae	Ner	0,009	0,795	0,013	0,793	0,01	0,29	0,009	0,709	0,013	0,423	0,009	0,351
Notonectidae	Not	0,001	0,502	0,001	0,752	0,001	0,409	0,001	0,627	0,001	0,292	0,001	0,473
Ostracoda	Ost	0,039	0,394	0,046	0,899	0,037	0,313	0,037	0,32	0,056	0,096	0,029	0,883
Physidae	Phy	0,044	0,087	0,027	0,997	0,047	0,012	0,036	0,321	0,042	0,689	0,04	0,047
Planariidae	Plaa	0,028	0,972	0,049	0,847	0,054	0,013	0,028	0,951	0,063	0,162	0,056	0,003
Planorbidae	Plab	0,057	0,184	0,019	0,998	0,052	0,229	0,054	0,179	0,073	0,198	0,049	0,2315

Note: Significant p-value (p) and respective contribution are indicated in bolt.

