

UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE
ED 251 SCIENCES ET ENVIRONNEMENT
Unité FRESHCO, IRSTEA, Aix-en-Provence

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Spécialité : Écologie

Alban SAGOUIS

Processus d'assemblage des communautés de poissons
lacustres : influences biotiques et abiotiques
Assembly processes of lake fish communities: biotic and abiotic
influences

Soutenue le 13/07/2017 devant le jury :

Emili GARCÍA BERTHOU (Professeur, Université de Girone)	Rapporteur
Gaël GRENOUILLET (Maître de Conférences, Université de Toulouse)	Rapporteur
Rémi CHAPPAZ (Professeur, Université Aix-Marseille)	Examineur
Sophie GACHET (Maître de Conférences, Université Aix-Marseille)	Examineur
Véronique GOURAUD (Ingénieure de Recherche, EDF R&D Chatou)	Examineur
Christine ARGILLIER (Directrice de Recherche, Irstea Aix-en-Provence)	Directrice de thèse
Franck JABOT (Chargé de Recherche, Irstea Clermont-Ferrand)	Directeur de thèse

Remerciements

Un immense merci à Christine Argillier et Franck Jabot qui m'ont donné l'opportunité de me lancer dans ce projet et qui ont fait preuve de patience pour me faire profiter d'un encadrement toujours encourageant et constructif.

Je souhaite également remercier chaleureusement les rapporteurs, Emili García-Berthou et Gaël Grenouillet, et les examinateurs, Rémi Chappaz, Sophie Gachet et Véronique Gouraud, pour avoir accepté d'examiner ce travail.

Merci à Maxime Logez, Anthony Maire, Marie-Hélène Lizée, Nicolas Dumoulin, Nathalie Reynaud, Thierry Point, Cédric Lanoiselée, Étienne Blanc, Mario Lepage, Nils Teichert, Vincent Roubex, Fanny Colas, Martin Daufresne, Pierre-Alain Danis et Jean-Marc Baudoin pour les conversations scientifiques et techniques que nous avons eues, pour l'aide cruciale que vous m'avez apportée pour juger de la pertinence de questions et de méthodes, et pour les données fiables que vous m'avez fournies. Merci à François Massol, Yorick Reyjol et Anthony Maire d'avoir accepté de participer à mes comités de thèses, votre vision des choses et vos indications m'ont bien aidé.

De façon générale, merci à tous les membres des équipes FRESHCO à Aix et LISC à Clermont qui m'ont soutenu et ont fait de ces trois années une période très agréable. Au LISC, un merci particulier à Guillaume Deffuant pour m'avoir accueilli dans son équipe et à Jean-Denis, Sylvie, Thierry, Nicolas et Dorothée pour nos pause-café qui ont été autant de débats scientifiques, politiques ou sociétaux. À Aix, merci à toute l'équipe, Isabelle, ta gentillesse et ton efficacité sont légendaires, Gaït, Georges, Jean-Pierre, Yann, Virginie, Pierre F., Maïlove, Philou, Tiphaine, Pierre G., Céline, Mehdi, Marie-Hélène, Aurore, Julien, Delphine N. et Delphine R., merci à tous pour votre bonne humeur de chaque instant, pour les repas à la cantine ou au soleil, pour les sorties course à pied ou les pétanques et pour les conversations au bureau ou en terrasse. J'ai eu de la chance de tous vous rencontrer.

Un grand merci à tous les thésards, Antoine et Théophile, Ayala et Juliet, et Anthony, Benjamin et Laetitia, nous avons partagé nos moments de galères et d'émulation et beaucoup d'autres grands moments. Heureusement que vous étiez là !

Merci à ma famille qui m'a encouragé et était là quand j'en avais besoin.

Et enfin Cam, merci pour... tout. Tu as toujours été là, tu m'as toujours supporté et cette thèse ne serait pas là sans toi.

À mes parents

Table des matières

Chapitre I – Introduction	1
I.1. Contexte scientifique et objectifs de travail.....	1
I.2. Revue de la littérature.....	5
I.2.1. Description des espèces de poissons et caractérisation des communautés.....	5
I.2.2. Déterminismes biogéographiques et environnementaux de l'assemblage des communautés de poissons lacustres	8
I.2.3. Règles d'assemblages	14
I.2.4. Mobilisation des connaissances pour la bioindication.....	15
Chapitre II – Matériel et méthodes.....	17
II.1. Revue bibliographique – critères de recherche et de sélection.....	17
II.2. Milieux étudiés.....	17
II.2.1. Variables climatiques	19
II.2.2. Altérations hydromorphologiques.....	24
II.2.3. Eutrophisation.....	24
II.3. L'ichtyofaune : protocole de pêche.....	25
II.3.1. Tailles de maille pour échantillonner une large gamme de tailles	25
II.3.2. Périodes de pêches.....	25
II.3.3. Effort d'échantillonnage et disposition des filets.....	26
II.3.4. Identification des captures	27
II.3.5. Statut natif/non-natif des espèces.....	28
II.4. Caractérisation des communautés	28
II.4.1. Indices de diversité taxonomique.....	28
II.4.2. Traits fonctionnels et indices de diversité fonctionnelle	29
II.5. Simulation et analyse de données.....	47
II.5.1. Sélection des données utilisées.....	47
II.5.2. Analyses statistiques	49
II.6. Données et méthodes utilisées.....	54
II.6.1. Données.....	55

II.6.2. Méthodes.....	56
Chapitre III – Résultats	57
III.1. Revue bibliographique des effets des interactions entre pressions dans les lacs (Aa1) 57	
III.2. Réponses des guildes fonctionnelles de l'ichtyofaune des retenues aux paramètres environnementaux et de pression (Aa2).....	60
III.3. Effets des interactions de pressions sur les métriques associées aux traits d'histoire de vie des peuplements de retenues	62
III.3.1. Effets des pressions individuelles sur les métriques	63
III.3.2. Interactions entre les pressions	64
III.4. Réponse des diversités taxonomique et fonctionnelle de l'ichtyofaune des retenues aux facteurs naturels et anthropiques (A1).....	71
III.4.1. Variabilité inter- et intraspécifique des traits morphologiques des espèces.....	73
III.4.2. Richesse, équitabilité et diversité taxonomiques	74
III.4.3. Richesse, équitabilité et divergence fonctionnelles.....	74
III.5. Processus d'assemblages des communautés de poissons lacustres.....	80
III.5.1. Influences de l'environnement sur les processus d'assemblage (A2).....	82
III.5.2. Cohérences des effets environnementaux à travers les échelles (A3)	86
III.6. Redondance fonctionnelle et vulnérabilité des communautés de poissons	93
III.6.1. Scénarios d'extinction et redondance fonctionnelle	94
III.6.2. Vulnérabilité taxonomique et vulnérabilité des assemblages	95
Chapitre IV – Discussion.....	97
IV.1. Atouts et limites du jeu de données	97
IV.1.1. Les sites d'étude.....	97
IV.1.2. Les données biologiques	97
IV.2. Effets de l'environnement sur les communautés	99
IV.2.1. Biogéographie.....	99
IV.2.2. Relations entre taille de l'écosystème et structure des communautés	100
IV.2.3. Rôle de l'hydrologie sur la structure des communautés	102
IV.2.4. Structuration des communautés par les paramètres climatiques	102
IV.2.5. Gradient altitudinal	103
IV.3. Effets des pressions sur les communautés	104

IV.3.1. Conséquences de l'eutrophisation sur les communautés de poissons	104
IV.3.2. Perturbations induites par les espèces non-natives	106
IV.3.3. Effets interactifs de pressions	107
Chapitre V – Conclusion et perspectives.....	111
Références bibliographiques.....	115
Appendice 1 : A1 Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs?	133
Appendice 2 : A2 Natural and anthropogenic environmental filtering in European lake fish communities detected from morphological traits.....	159
Appendice 3 : A3 Assembly processes in lakes: Scale matters.....	181
Appendice 4 : Aa1 Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters.....	193
Appendice 5 : Aa2 An assessment of the ecological potential of Central and Western European reservoirs based on fish communities.....	194

Chapitre I – Introduction

I.1. Contexte scientifique et objectifs de travail

Les lacs représentent plus de 98% des eaux liquides de surface du globe terrestre (Nelson & Fussmann 2002). Qu'ils soient naturels ou artificiels, ce sont des éléments clé du continuum fluvial par les conditions lenticques qui leur sont propres et dont de nombreuses espèces dépendent (Likens 2010). Ils entrent dans des réseaux d'échanges de matières et d'espèces avec les écosystèmes aquatiques lotiques auxquels ils sont reliés et avec les écosystèmes terrestres qui les entourent (Wetzel 2001 ; Bartels *et al.* 2012).

Les environnements lacustres, à travers l'ensemble de leurs dimensions physico-chimiques et hydromorphologiques, structurent les communautés biologiques dont les poissons (Matthews 1998) qui, en tant que maillon terminal des réseaux trophiques, jouent également un rôle fonctionnel majeur dans ces écosystèmes. Par ailleurs, les lacs sont également au cœur de nombreux besoins et d'activités humains tels que la provision d'eau potable ou d'irrigation, la pêche ou la production d'énergie (Jackson *et al.* 2001 ; Nelson & Fussmann 2002 ; Zarfl *et al.* 2014 ; Winemiller *et al.* 2016). Ces activités locales et les activités dans le bassin versant, agricoles notamment, altèrent leur fonctionnement (Vitousek *et al.* 1997 ; Jackson *et al.* 2001 ; Stendera *et al.* 2012 ; Hering *et al.* 2014). L'eutrophisation et les espèces non-natives qui sont les facteurs de stress les plus communs en lacs (Stendera *et al.* 2012) modifient les structures fonctionnelle et trophique des systèmes (Smith & Schindler 2009 ; Cucherousset & Olden 2011 ; Sagouis *et al.* 2015 ; Gallardo *et al.* 2016). Les communautés de poissons des lacs sont étudiées et utilisées pour caractériser l'état écologique des milieux du fait de leurs réponses aux pressions (Karr 1981 ; Argillier *et al.* 2013). C'est dans ce cadre très général que se situe le questionnement de cette thèse qui vise à comprendre les effets des gradients environnementaux et de pressions sur les communautés de poissons des lacs naturels ou artificiels.

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à la structuration des communautés de poissons des lacs et aux effets des interactions de pressions. La première, étape a été la réalisation d'un état de l'art des études ayant caractérisé statistiquement l'effet d'interactions de pressions sur différents

compartiments de plusieurs types d'écosystèmes aquatiques. En effets, les milieux dégradés sont généralement affectés par plusieurs pressions. Ces dernières, – l'eutrophisation et les espèces non-natives ou d'autres – lorsqu'elles sont présentes dans les mêmes écosystèmes, peuvent avoir des effets simplement additifs ou avoir des effets interactifs, leurs effets s'intensifiant ou se diminuant mutuellement (Piggott, Townsend & Matthaei 2015). Dans le cadre des milieux aquatiques et des lacs en particulier, les interactions peuvent avoir des effets inattendus et conduire à des bouleversements du fonctionnement des écosystèmes : disparition d'espèce, modification du réseau trophique et modifications des conditions environnementales par exemple (Hecky *et al.* 2010 ; Ormerod *et al.* 2010 ; Piggott *et al.* 2015). De tels effets ne sont généralement pas pris en compte dans le développement des outils de gestion, ce qui peut réduire la fiabilité/qualité des outils mis à disposition des gestionnaires. Ce travail a été réalisé avec des partenaires européens dans le cadre du projet européen MARS auquel j'ai été associé. Cette étude a donné lieu à la publication d'un article intitulé *Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters* et publié dans *Science of The Total Environment* (Nõges *et al.* 2016) (Article associé 1 (Aa1), Appendice 4, page 193).

Nous avons ensuite exploré l'influence des facteurs environnementaux sur les communautés de poissons. Cette deuxième étape est motivée par le constat que, dans les retenues, les communautés de poissons sont suspectées de ne pas être suffisamment sensibles aux effets de l'environnement à cause de leur origine artificielle (Jennings, Fore & Karr 1995 ; Irz *et al.* 2002). Pourtant, la plupart des populations vivant actuellement dans ces milieux, même introduites par le passé, sont capables de se maintenir naturellement (Irz *et al.* 2002) et nous avons fait l'hypothèse d'une réponse possible de ces communautés à l'environnement comme le suggèrent quelques travaux antérieurs (Godinho, Ferreira & Portugal e Castro 1998 ; Irz *et al.* 2002). De plus, les descripteurs fonctionnels basés sur les traits morphologiques sont en général peu utilisés dans les analyses des communautés de poissons qui reposent majoritairement sur l'analyse des richesses spécifiques ou des indices fonctionnels catégoriels tels que l'abondance d'espèces omnivores ou tolérantes (Birk *et al.* 2012 ; Poikane *et al.* 2014). Les descripteurs fonctionnels pourraient pourtant apporter des informations complémentaires aux indices taxonomiques. En effet, des études ont montré que la sensibilité et l'information portée par les indices de diversité fonctionnelle pouvaient être supérieures à celles d'indices de diversité taxonomique (Villéger *et al.* 2010 ; de Carvalho & Tejerina-Garro 2015). L'utilisation coordonnée de ces deux familles d'indices offre des informations complémentaires sur les communautés et pourrait mener à de nouvelles méthodes de bioindication en lacs (de Carvalho & Tejerina-Garro 2015). L'intérêt pour les interactions de pressions est né du constat que la plupart des études dédiées aujourd'hui au développement d'indicateurs biologiques ou plus globalement à la compréhension des facteurs de structuration des communautés, ne considère pas les interactions alors que les conséquences fonctionnelles peuvent être importantes, comme on le

verra. Nous avons donc étudié (i) l'intérêt de descripteurs de la diversité fonctionnelle et des traits morphologiques des espèces pour rendre compte des modifications induites par les pressions sur les communautés des retenues et (ii) les effets des interactions de pressions sur les caractéristiques des communautés de poissons des plans d'eau à l'aide de forêts d'arbres décisionnels. Une partie de ces travaux a été effectuée en partenariat avec l'institut d'hydrobiologie de République Tchèque et a donné lieu à la publication d'un article dont je suis co-auteur intitulé *An assessment of the ecological potential of Central and Western European reservoirs based on fish communities*, publié dans *Fisheries Research* (Blabolil *et al.* 2016) (Aa2 Appendice 5, page 194), d'un rapport pour le projet européen MARS intitulé *Report on the comparison of the sensitivity of fish metrics to multi-stressors in rivers, lakes and transitional waters* (Argillier *et al.* 2016) et d'un article que j'ai signé en premier auteur : *Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs?* accepté pour publication dans *Ecology of Freshwater Fish* (Sagouis, Jabot & Argillier 2017) (A1 Appendice 1, page 133).

Le deuxième objectif a consisté en une analyse plus fondamentale des processus de structuration des communautés. Je me suis donc intéressé aux processus d'assemblage des communautés qui renseignent sur l'importance relative du filtrage environnemental (les espèces ne trouvant pas l'habitat favorable ne s'installent pas) et des interactions biotiques (des espèces fonctionnellement proches peuvent entrer en compétition et s'exclure) dans la structuration des communautés des lacs naturels européens (Kraft *et al.* 2015). L'analyse de ces processus permet également de caractériser l'influence des différents gradients environnementaux et de pressions sur les processus d'assemblage (Mason *et al.* 2008a ; Leprieur *et al.* 2009). Cette analyse a donné lieu à la rédaction d'un article en préparation : *Natural and anthropogenic environmental filtering in European lake fish communities detected from morphological traits* qui est présenté dans l'article 2 (A2, Appendice 2, page 159). Complémentairement, nous avons exploré les effets de l'échelle d'analyse sur les importances relatives de ces processus d'assemblages. Ce travail fait l'objet d'un article dont la rédaction est en cours (A3, Appendice 3, page 181).

Enfin, dans le cadre d'un partenariat au sein du projet MARS, j'ai eu l'opportunité d'appliquer les approches fonctionnelles en m'interrogeant sur la vulnérabilité des systèmes. Ce travail a consisté à étudier la possibilité d'utiliser la redondance fonctionnelle et un indice de vulnérabilité des espèces pour rendre compte de la vulnérabilité des communautés. Il s'agit d'une analyse exploratoire construite en parallèle sur les lacs, les estuaires et les cours d'eau. La partie correspondant aux milieux lacustres sera décrite dans le manuscrit et l'étude complète a donné lieu à la rédaction d'un article en préparation intitulé : *Functional redundancy and vulnerability of fish assemblages in European rivers, lakes and estuarine ecosystems* (Teichert *et al.* en prép.).

Ainsi, l'objectif général de ma thèse est la caractérisation des communautés de poissons lacustres à travers différents indices de diversités taxonomique et fonctionnelle et l'analyse des processus d'assemblage de ces communautés. Ce manuscrit est structuré en cinq chapitres qui suivent cette introduction générale. La synthèse bibliographique à la base de ces travaux fait l'objet du premier chapitre. Dans le deuxième chapitre, les données et les méthodes utilisées dans les différents projets sont présentées. Les deux suivants présentent classiquement les résultats et leur discussion. Le dernier chapitre fait une synthèse de ces résultats et présente des perspectives de travail dans la continuité de cette thèse.

I.2. Revue de la littérature

La caractérisation des communautés végétales et animales, terrestres et aquatiques permet de décrire les écosystèmes, de les comparer et de suivre leur évolution. De nombreuses méthodes ont été développées pour caractériser ces communautés et elles ont évolué avec l'acquisition des connaissances et les échanges entre différents domaines scientifiques (l'indice de diversité de Shannon par exemple vient de la théorie de l'information (Shannon & Weaver 1949)). L'analyse des processus d'assemblage des communautés constitue ensuite une étape supplémentaire vers la compréhension des processus fonctionnels structurant le fonctionnement des écosystèmes et leurs communautés. Ces connaissances sont également un préalable pour la bonne gestion des milieux et la préservation de leur intégrité.

Dans cette revue de la littérature, nous présentons d'abord les bases de la caractérisation des communautés de poissons lacustres, puis une description générale de l'état des connaissances sur les facteurs de structurations naturels et anthropiques avant de montrer comment ces connaissances ont été mobilisées dans le développement d'outils de la bioindication.

I.2.1. Description des espèces de poissons et caractérisation des communautés

I.2.1.1. Décrire les espèces de poissons

La taxonomie permet de décrire les espèces présentes dans différents environnements. Néanmoins, les espèces de poissons sont aussi de plus en plus fréquemment décrites par leurs fonctions dans le milieu ce qui permet de mieux approcher le fonctionnement des systèmes. La méthode la plus fréquente consiste à regrouper les espèces par guildes fonctionnelles et notamment en fonction de leur régime alimentaire, de leur préférence d'habitat ou de leur mode de reproduction (Balon 1975). Les régimes alimentaires des espèces ont été utilisés pour caractériser la structure trophique des communautés dans différents types de lacs et pour analyser les impacts des perturbations anthropiques (McDonough & Hickman 1999 ; Argillier *et al.* 2013). Ils sont particulièrement adaptés à la détection des effets en cascade affectant indirectement plusieurs niveaux de la chaîne trophique (Vadeboncoeur *et al.* 2005). La position dans la colonne d'eau des espèces renseigne principalement sur la strate dans laquelle les espèces passent le plus de temps et où elles se nourrissent. Généralement, deux catégories principales sont considérées : les espèces pélagiques et les espèces benthiques (Launois *et al.* 2011 ; Blabolil *et al.* 2016). Les caractéristiques des espèces liées à la reproduction les plus fréquemment considérées sont leurs exigences vis-à-vis du substrat de reproduction (Balon 1975), caractéristiques reflétant bien les conditions d'habitats disponibles. Les stratégies de soins parentaux sont également des traits fonctionnels offrant des informations pertinentes sur l'investissement énergétique dans la reproduction, selon si les

espèces construisent un nid, gardent et oxygènent la ponte puis protègent les alevins ou si elles dispersent simplement les œufs dans le substrat ou la colonne d'eau. Les espèces sont également fréquemment caractérisées par leur tolérance aux perturbations telles que l'anoxie ou les assècs. Cette tolérance peut reposer sur la résistance à de faibles concentrations d'oxygènes, à de hautes concentrations en phosphores par exemple (Launois *et al.* 2011). Les espèces les moins tolérantes sont généralement absentes des écosystèmes les plus perturbés (Launois *et al.* 2011).

Cependant, pour décrire les espèces, l'utilisation des traits fonctionnels catégoriels présentés jusqu'ici est parfois discutée du fait de la difficulté à catégoriser chaque espèce de manière consensuelle (Noble *et al.* 2007). Bien que des solutions telles que l'utilisation d'un codage flou existent (Brind'Amour *et al.* 2011), une solution est de se baser sur des traits continus. Ces traits peuvent être associés à des traits d'histoire de vie comme la longévité, la taille maximale ou le nombre d'œufs par exemple. Il peut aussi s'agir de traits morphologiques comme ce sera le cas dans certains des travaux de cette thèse. Les mesures morphologiques concernent généralement la morphologie de la bouche et de la tête en lien avec les prises alimentaires, ou la longueur des nageoires et la forme du corps en lien avec les capacités natatoires (Dumay *et al.* 2004 ; Schleuter *et al.* 2012). Des mesures internes telles que la longueur du système digestif ou la forme des arcs branchiaux ont également été parfois utilisées (Dumay *et al.* 2004 ; Villéger *et al.* 2010 ; Elleouet *et al.* 2014) mais ces informations sont plus difficiles à obtenir de manière homogène sur un grand nombre d'espèce (dissection nécessaire, pas ou peu de photos disponibles).

I.2.1.2. Indices de diversité taxonomique

Les communautés sont un ensemble d'espèces partageant un écosystème (Fauth *et al.* 1996). La description la plus élémentaire des communautés est la richesse taxonomique, indice simple et facile à calculer (Allen *et al.* 1999 ; Magurran 2004). Elle est notamment utile pour détecter les effets de processus influençant plusieurs espèces à la fois (Allen *et al.* 1999). La richesse taxonomique permet également de mesurer des tendances d'enrichissement ou d'appauvrissement grâce à des chroniques ou le long de gradients environnementaux comme la taille du lac (Allen *et al.* 1999 ; Brucet *et al.* 2013). L'équitabilité taxonomique prend en compte les abondances des espèces et donne une première image de la structure des communautés. Elle est maximale lorsque toutes les espèces de la communauté sont présentes dans les mêmes quantités. Elle permet de mettre en avant les communautés très déséquilibrées où certaines espèces sont particulièrement rares ou dominantes (Magurran 2004). Enfin la diversité, souvent calculée comme l'entropie de Shannon (Shannon & Weaver 1949 ; Magurran 2004), renseigne à la fois sur la richesse d'une communauté et sur son équitabilité.

I.2.1.3. Indices de diversité fonctionnelle

De la même façon que les indices taxonomiques reposent sur l'identité des espèces, des descripteurs des communautés dits « fonctionnels », basés sur les traits d'histoire de vie ou morphologiques des espèces présentes dans la communauté, ont été développés. De nombreux indices fonctionnels permettent de décomposer l'information portée par les traits d'une communauté et

caractériser la diversité (voir Mouchet *et al.* (2010) et Schleuter *et al.* (2010) pour des revues). La sensibilité de ces métriques fonctionnelles aux gradients environnementaux et de pressions a été montrée dans différents écosystèmes aquatiques (Villéger *et al.* 2010 ; Schleuter *et al.* 2012 ; Mouillot *et al.* 2013 ; Mason *et al.* 2013 ; Gagic *et al.* 2015). Certaines de ces métriques ont également été utilisées dans le cadre d'études des processus d'assemblage dans lesquelles la structure fonctionnelle d'une communauté observée était comparée à celle de communautés simulées pour tester les effets de l'environnement sur les communautés en contrôlant la richesse ou pour tester les processus d'assemblage (Villéger *et al.* 2010 ; Schleuter *et al.* 2012 ; Cilleros *et al.* 2016). Seules les métriques utilisées dans le cadre de cette thèse sont présentées ici. Ces métriques reposent sur la position des espèces dans un espace fonctionnel – une dimension par trait – et parfois sur leur abondance.

La richesse fonctionnelle (FRic) représente la surface – en 2D – ou le volume – en 3D ou plus – encerclant dans une enveloppe convexe (*convex hull*) l'ensemble des espèces considérées (Mason *et al.* 2003 ; Cornwell, Schwikl & Ackerly 2006 ; Villéger, Mason & Mouillot 2008). Elle augmente donc avec la quantité de valeurs de traits différentes exprimées par les espèces de la communauté. Lorsque l'on se concentre sur un seul trait, décrire la gamme de variation des valeurs prises par ce trait dans une communauté, c'est-à-dire le range strict, pose le problème de ne prendre en compte que les valeurs extrêmes de trait et d'inclure des valeurs de traits non représentées. La prise en compte de la variabilité intraspécifique par Schleuter *et al.* (2010) a permis de créer un indice de richesse unidimensionnel (FRi_s) capable de décrire précisément la quantité de différentes valeurs d'un trait exprimées dans une communauté.

L'équitabilité (FEve), la divergence (FDiv) et la spécialisation (FSpe) décrivent la répartition des espèces et de leur abondance dans l'espace : l'équitabilité est maximale lorsque les abondances des espèces sont réparties dans l'espace de façon régulière alors que la divergence augmente lorsque la proportion de l'abondance totale portée par les espèces ayant des valeurs de traits extrêmes est grande. Enfin, la spécialisation mesure la distance moyenne des espèces au centre de gravité de la communauté dans l'espace fonctionnel (Villéger *et al.* 2010 ; Mason *et al.* 2013).

La valeur de trait moyenne (CWM, *Community Weighted Mean*) représente la position moyenne des espèces sur un trait. Cette métrique est particulièrement utilisée pour caractériser le décalage entre valeur observée et valeur attendue par simulation dans une communauté aléatoire (Šímová *et al.* 2015).

Le chevauchement de niche ou de trait (*niche/trait overlap*) est également une mesure particulièrement adaptée à l'analyse des interactions biotiques entre espèces d'une communauté car lorsque les ressources sont limitantes, les espèces dont les fonctions sont chevauchantes sont très susceptibles d'entrer en compétition (Mouillot *et al.* 2005 ; Mason *et al.* 2008b a ; De Bello *et al.* 2013). Le chevauchement de niche a notamment permis de montrer la redondance au sein de nombreuses communautés de plantes (Mouillot *et al.* 2005 ; De Bello *et al.* 2013) mais aussi entre espèces de poissons marins (Mouillot *et al.* 2005) et lacustres (Mason *et al.* 2008b a).

Dans ce manuscrit, selon les questions posées et les méthodes d'analyse envisagées, différents descripteurs des espèces ont été utilisés pour rendre compte de la structure des communautés, parfois taxonomique, parfois fonctionnels – basées sur les traits d'histoire de vie ou sur les traits morphologiques – et les traits étaient parfois utilisés indépendamment, parfois regroupés au sein d'indices.

I.2.2. Déterminismes biogéographiques et environnementaux de l'assemblage des communautés de poissons lacustres

La structuration des communautés résulte de plusieurs filtres (Figure 1) qui s'exercent à différentes échelles spatiales et temporelles. Il est admis que la composition spécifique à l'échelle régionale influe sur la composition des communautés locales qui en sont un sous-ensemble (Ricklefs 1987). On va s'intéresser aux filtrages plus locaux qui passent notamment par l'énergie et l'espace disponibles pour les espèces. On s'intéressera ensuite aux filtrages exercés par les pressions anthropiques. Ce sont ces trois volets de la structuration des peuplements de poissons lacustres que je vais aborder.

I.2.2.1. Histoire biogéographique

La composition spécifique actuelle des peuplements de poissons des milieux d'eau douce continentaux européens est le résultat des déplacements passés des populations. La distribution des espèces dépend donc de leur aptitude à disperser mais aussi d'obstacles comme des chaînes montagneuses (Pyrénées, Alpes) et d'événements climatiques majeurs comme les dernières glaciations qui ont limité les régions hospitalières au Sud de l'Europe (Griffiths 2006). Au cours de ces périodes le bassin du Danube a été un refuge important (Griffiths 2006). Ainsi, un gradient décroissant de richesse spécifique est observé au niveau continental en s'éloignant de cette source d'espèces (Leprieur *et al.* 2009). Les chaînes montagneuses et le couvert glaciaire passés ont également influencé la richesse fonctionnelle des communautés de poissons (Schleuter *et al.* 2012).

I.2.2.2. La relation *species-energy*

Historiquement, la relation *species-energy* découle des recherches des écologues sur les relations entre taille de l'écosystème – et donc entre autres paramètres la quantité de ressources qu'il renferme – et la richesse taxonomique (Wright 1983). Cette théorie relie la quantité d'énergie entrant dans le milieu, la productivité de l'écosystème et la diversité des communautés (Wright 1983). Cette relation a plusieurs implications et notamment le fait qu'un milieu riche permet le maintien d'un plus grand nombre d'espèces et de niveaux trophiques (Wright 1983). Cette théorie implique l'existence d'un gradient latitudinal de diversité (Wright 1983 ; Rohde 1992 ; Griffiths 2015).

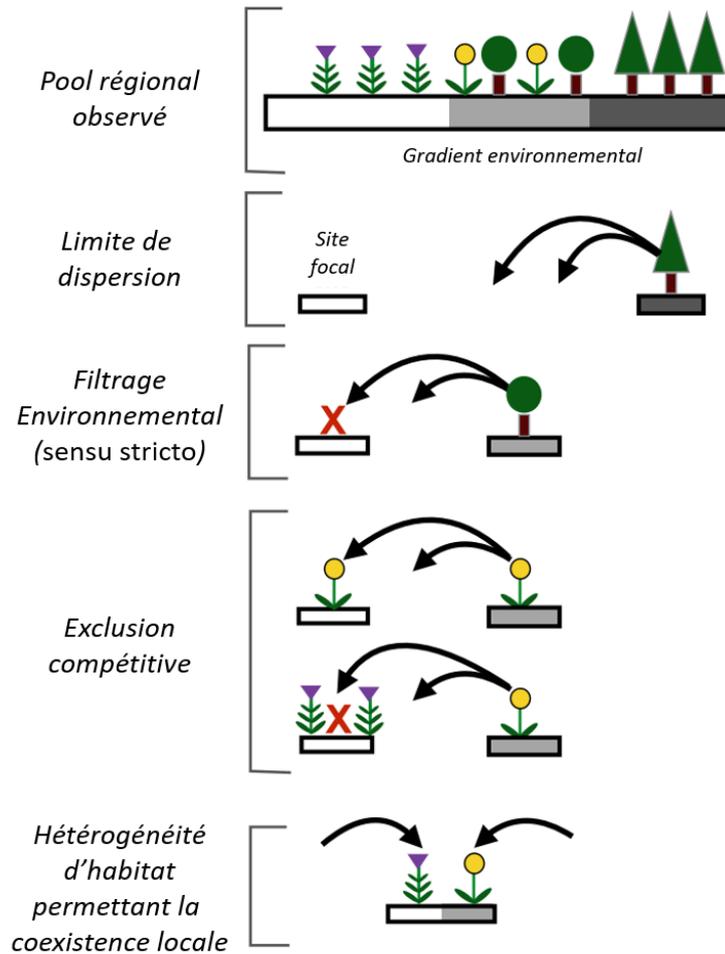


Figure 1 : Schéma théorique des filtres structurant une communauté locale à partir d'un *pool* régional. Adapté de Kraft *et al.* (2015).

Les systèmes lacustres les plus septentrionaux reçoivent moins de lumière donc moins d'énergie que les écosystèmes équatoriaux ; la température de l'eau, la productivité du lac *via* la photosynthèse et la quantité de ressources entrant dans le lac *via* les affluents ont donc tendance à être plus faibles que dans les zones plus tempérées (Sturner *et al.* 1997).

À un niveau local, les variables climatiques sont souvent considérées comme des *proxies* de l'énergie entrant dans le milieu et ces paramètres sont fréquemment pris en compte dans les analyses de la structuration des communautés de poissons (Irz *et al.* 2007 ; Jeppesen *et al.* 2010 ; Brucet *et al.* 2013). En milieux lacustres, la température – de l'eau ou de l'air, mesurée ou modélisée – est la variable climatique la plus couramment utilisée (Irz *et al.* 2007 ; Jeppesen *et al.* 2010 ; Brucet *et al.* 2013). Des effets structurants de la température sur les communautés de poissons ont été montrés à large échelle dans les lacs européens (Jeppesen *et al.* 2010 ; Brucet *et al.* 2013) et les bassins versants (Schleuter *et al.* 2012). Plus localement, la température joue notamment sur la productivité de l'écosystème et le

métabolisme des espèces et a donc un effet limitant sur l'installation et le développement des espèces qui n'ont pas les mêmes niveaux de tolérance (Lindsey 1966 ; Irz *et al.* 2007 ; Mason *et al.* 2008a ; Jeppesen *et al.* 2010 ; Brucet *et al.* 2013 ; Emmrich *et al.* 2014) (Figure 1). En plus des effets directs sur les poissons, la température est susceptible d'avoir des effets sur les communautés de producteurs primaires influençant indirectement les consommateurs (Karlsson, Jonsson & Jansson 2005 ; Feld *et al.* 2016). Il est important de noter ici que la température, bien qu'elle soit considérée comme un facteur naturel peut aussi être, dans le cadre du changement climatique, affectée par les activités anthropiques et devenir une perturbation (Jeppesen *et al.* 2010).

Les conditions du milieu sont également fortement conditionnées par l'altitude qui peut parfois être considérée comme un *proxy* de la température. À une latitude donnée, l'altitude diminue la température moyenne et augmente les variations saisonnières (ce que l'on appellera l'amplitude de température) (Karlsson *et al.* 2005). Dans les lacs, l'altitude diminue donc la température moyenne mais augmente l'amplitude et la probabilité que le lac gèle durant l'hiver. Ces conditions abiotiques moins favorables agissent comme un filtre local et diminuent généralement la diversité taxonomique, l'abondance et la taille des poissons (Brucet *et al.* 2013).

En influençant les ressources disponibles et la physiologie des espèces, l'énergie entrante joue donc sur la structure des communautés de poissons et notamment leur diversité (Irz *et al.* 2007 ; Brucet *et al.* 2013) et leur taille (Lindsey 1966 ; Emmrich *et al.* 2014).

I.2.2.3. La relation *species-area*

La littérature a mis en évidence de nombreuses relations entre richesse taxonomique et taille du continent (Oberdorff, Guégan & Huguény 1995), de l'île (Kohn & Walsh 1994 ; Ricklefs & Lovette 1999), de la région (Griffiths 1997) ou du lac (Allen *et al.* 1999 ; Irz *et al.* 2007 ; Brucet *et al.* 2013). À l'échelle biogéographique, une interprétation macroévolutive de la relation *species-area* est par exemple le fait que plus d'espace permet l'installation de plus d'individus et augmente la probabilité d'avoir des mutations qui finissent par donner de nouvelles espèces. Plus d'espace augmente également la probabilité de séparation entre populations pouvant causer une spéciation allopatrique (Reyjol *et al.* 2007).

À l'échelle plus locale qui nous intéresse ici, la relation *species-area*, généralement positive, est expliquée par la diversité d'habitats permettant à un plus grand nombre d'espèces de s'installer et à la possibilité pour les espèces d'éviter leur compétitrice ce qui permet à un plus grand nombre d'espèces de cohabiter. Ainsi, la surface du lac est un élément de la structuration des communautés qui est généralement positivement corrélé à la richesse taxonomique (Allen *et al.* 1999 ; Irz *et al.* 2007 ; Brucet *et al.* 2013). De même, les lacs profonds présentent plus d'habitats pélagiques et des effets positifs de la profondeur sur la richesse ou la diversité taxonomique sont généralement montrés (Allen *et al.* 1999 ; Jeppesen *et al.* 2003 ; Mehner *et al.* 2007 ; Brucet *et al.* 2013). Il a également été montré que, vraisemblablement du fait des échanges d'espèces possibles entre les lacs et leurs tributaires, la surface

du bassin versant des lacs influençait positivement la structure des peuplements lacustres (Irz, Argillier & Oberdorff 2004).

Il faut cependant noter que si les effets de ces facteurs sont bien identifiés en lacs naturels, leurs effets sur les communautés pourraient être différents en lacs artificiels à cause du fonctionnement différent de ces milieux d'origine anthropique. En effet, les lacs artificiels ont généralement des temps de résidence plus courts que les lacs naturels et leur exploitation pour différents usages (hydroélectricité, irrigation...) leur confère une certaine instabilité hydrologique (Baxter 1977). Les communautés de poissons des réservoirs européens sont constituées d'une part d'espèces de rivière initialement présentes et supportant les conditions des zones les plus courantes des réservoirs et d'autre part d'espèces plus lenticques souvent introduites volontairement. Malgré l'origine artificielle et intrinsèquement perturbée des réservoirs et l'artificialité partielle des communautés de poissons, des effets significatifs des conditions environnementales et des pressions ont été montrées sur les communautés (Karr & Dionne 1991 ; Irz *et al.* 2002 ; Argillier *et al.* 2013 ; Blabolil *et al.* 2016).

I.2.2.4. Impacts des pressions sur les communautés de poissons lacustres

Les milieux et les communautés biologiques qu'ils hébergent sont, avec l'anthropisation générale des milieux, de plus en plus soumis à diverses pressions qui contribuent à modifier la composition des communautés. Compte tenu de leur importance, de leur fréquence et de la disponibilité des données qui permettent de les étudier, je vais m'intéresser aux effets de l'eutrophisation des plans d'eau, de la dégradation des conditions hydromorphologiques et de l'introduction de nouvelles espèces.

a. Eutrophisation

L'eutrophisation d'un écosystème aquatique est un processus naturel durant lequel la quantité de matière organique exogène augmente. Les conditions physico-chimiques changent, la production de phytoplancton peut être stimulée et la turbidité augmentée ce qui peut causer une diminution de la quantité de lumière atteignant les macrophytes ancrés et engendrer de l'hypoxie (Smith 1998 ; Smith & Schindler 2009 ; Jenny *et al.* 2016). Les activités humaines sur le bassin versant des lacs sont très fréquemment à l'origine d'une accélération du processus d'eutrophisation qui touche aujourd'hui la plupart des systèmes (Nielsen *et al.* 2012 ; Stendera *et al.* 2012). Les activités humaines peuvent causer de l'eutrophisation notamment lorsqu'elles sont sources de phosphore ou d'azote qui sont principalement issues des activités agricoles (élevage et cultures fertilisées) sur le bassin versant des lacs. Dans les lacs européens, il a été montré que l'eutrophisation mesurée par l'artificialisation des sols sur les bassins versants, induisait une diminution de la richesse et la diversité taxonomiques de poissons (Bruzet *et al.* 2013). De plus, l'eutrophisation favoriserait les espèces tolérantes (Percidae ou Cyprinidae notamment) (Persson *et al.* 1991 ; Appelberg, Bergquist & Degerman 2000 ; Tammi, Lappalainen & Rask 2001 ; Diekmann *et al.* 2005 ; Carol *et al.* 2006). D'une manière générale, l'eutrophisation induirait ses modifications des relations trophiques entre les espèces suite à la modification des ressources (primaires et secondaires) (Dent, Cumming & Carpenter 2002). Dans les écosystèmes les plus eutrophes, on

remarque souvent une diminution des piscivores et une augmentation des omnivores (Tammi *et al.* 2001) et des planctonivores (Erős *et al.* 2009).

b. Altérations hydromorphologiques

Les besoins croissants en énergie et l'intensification de l'irrigation ont conduit à une explosion du nombre de barrages (Zarfl *et al.* 2014). L'exploitation de l'eau stockée dans les plans d'eau, qu'ils soient naturels ou anthropique engendre des fluctuations non naturelles du niveau d'eau, saisonnières dans le cadre de l'irrigation ou plus fréquentes dans le cadre de la production hydroélectrique (Van Looy, Tormos & Souchon 2014 ; Kubečka *et al.* 2016). Ces variations hydrologiques sont à l'origine d'une perturbation des habitats littoraux des lacs qui sont aussi les zones les plus attractives pour les pontes et pour les juvéniles (Logez *et al.* 2016).

En plus de la fluctuation du niveau d'eau, différentes activités humaines telles que le piétinement des troupeaux, la baignade ou le renforcement de berges pour l'aménagement des abords modifient la qualité et la disponibilité des habitats rivulaires : granulométrie, pente et couvert végétal notamment (Van Looy *et al.* 2014 ; Kubečka *et al.* 2016). Ces altérations diminuent en particulier la diversité et la quantité de substrats de ponte des poissons lorsque les macrophytes sont absents ou le substrat colmaté (Logez *et al.* 2016). Les macrophytes jouent un rôle majeur de refuge pour les juvéniles de poissons ou pour les top-prédateurs chassant à l'affut (Craig 2008). Toutefois, bien que ces effets des altérations hydromorphologiques ait pu être identifiés localement, notamment sur des lacs d'Amérique du Nord (Jennings *et al.* 1999), ces effets n'ont pu être mis en évidence dans les travaux conduits dans les lacs européens (Mehner *et al.* 2005 ; Brucet *et al.* 2013), probablement du fait de biais liés au protocole d'échantillonnage (Diekmann *et al.* 2005 ; Sutela, Vehanen & Rask 2011 ; Brucet *et al.* 2013). Les impacts liés à ces altérations physiques et hydrologiques sur les peuplements de poissons lacustres sont donc actuellement peu documentés, notamment en Europe et sur les retenues.

c. Introductions d'espèces

Il semblerait que les cas où les espèces introduites engendrent de profondes modifications du milieu, telles que la disparition d'espèces natives, soient rares (Moyle & Light 1996b). Néanmoins la disparition de près de 200 espèces de Cichlidae suite à l'introduction de la perche du Nil (*Lates niloticus* (Linnée 1758)) dans le lac Victoria est un exemple flagrant des effets potentiellement catastrophiques de l'introduction d'une espèce sur un écosystème (Kaufman 1992). L'introduction d'une nouvelle espèce dans un écosystème est très susceptible d'interagir directement ou indirectement avec les espèces déjà présentes (Cucherousset & Olden 2011). Même dans l'éventualité où l'espèce introduite ne partagerait aucune ressource avec les espèces déjà présentes et où elle ne serait pas directement consommée par les prédateurs, les cycles chimique et d'énergie du milieu sont susceptibles d'être perturbés (Cucherousset & Olden 2011). Alors que les espèces non-natives les plus étudiées jouent un rôle de prédateur (Vander Zanden, Casselman & Rasmussen 1999 ; Hecky *et al.* 2010), les espèces non-natives sont aussi parfois une nouvelle ressource pour les prédateurs déjà présents (Britton *et al.* 2009 ; Pintor & Byers 2015). Enfin, les espèces ingénieuses telles que la carpe (*Cyprinus carpio* Linnée, 1758) peuvent modifier physiquement le milieu (Miller & Crowl 2006 ; Matsuzaki *et al.* 2009).

La probabilité qu'une espèce introduite entre en compétition ou pas avec les espèces déjà présentes dépend en partie de son origine : transloquée si elle vient de la même zone géographique (continent...) ou exotique si elle vient d'une zone écographique distincte (Matsuzaki, Sasaki & Akasaka 2013 ; Spurgeon *et al.* 2015). Cette hypothèse, régulièrement retrouvée dans la littérature, repose sur l'histoire évolutive des espèces et suppose que des espèces fonctionnellement proches ayant coévolué ont évité d'entrer en compétition et ont maintenant des niches distinctes. Au contraire, deux espèces n'ayant pas coévolué sont plus susceptibles d'avoir des niches chevauchantes (Buckley & Catford 2016). Cette hypothèse se vérifie par exemple dans le lac Patzcuaro au Mexique. Dans cette communauté, l'espèce non-native ayant le plus fort chevauchement trophique avec les espèces natives est la carpe commune, espèce exotique alors que l'espèce ayant le plus faible chevauchement trophique est *Poecilia infans* (Woolman, 1894) une espèce transloquée (Córdova-Tapia, Contreras & Zambrano 2015). De la même façon, des revues des effets des introductions d'espèces exotiques et transloquées en Grèce et en Turquie ont montré plus de compétition entre espèces exotiques et natives qu'entre espèces transloquées et natives (Economidis *et al.* 2000 ; Innal & Erk'akan 2006).

Le principal effet des espèces non-natives repose donc sur les relations de prédation lorsqu'elles consomment des espèces déjà présentes ou lorsqu'elles constituent une nouvelle proie pour un prédateur (Vander Zanden *et al.* 1999 ; Cucherousset & Olden 2011 ; Matsuzaki, Sasaki & Akasaka 2016) et sur des relations de compétition lorsqu'elles dépendent des mêmes ressources que les espèces natives (Cucherousset & Olden 2011). En Europe dans le lac Balaton, certaines espèces exotiques asiatiques et américaines ont vu leur biomasse augmenter régulièrement alors que leurs compétitrices natives périssaient (Bíró 1997). Par leurs effets sur la composition et la structure des communautés, les espèces non-natives jouent un rôle non négligeable dans les interactions biotiques participant aux processus d'assemblages (Vander Zanden *et al.* 1999 ; Spens & Ball 2008 ; Englund *et al.* 2009). L'analyse de la compositions spécifique de lacs scandinaves a notamment montré le rôle prépondérant du brochet, un prédateur non-natif sur la composition des lacs et notamment la présence de Salmonidae natifs, eux aussi prédateurs (Spens & Ball 2008 ; Englund *et al.* 2009). Les introductions ont tendance à avoir plus d'effets sur les communautés ayant peu d'espèces (Moyle & Light 1996b). Les espèces non-natives peuvent impacter la diversité fonctionnelle à travers des interactions biotiques (compétition ou prédation notamment) avec des espèces déjà présentes (Strayer 2010 ; Hecky *et al.* 2010 ; Cucherousset & Olden 2011 ; Sagouis *et al.* 2015).

d. Interactions de pressions

L'intensification des activités anthropiques (Galloway *et al.* 2008 ; Zarfl *et al.* 2014) engendre un nombre grandissant de situations où plusieurs pressions affectent simultanément les écosystèmes (Ormerod *et al.* 2010 ; Hering *et al.* 2014 ; Nöges *et al.* 2016). Des cas de facilitations d'une pression sur une autre ont été relevés, comme par exemple l'eutrophisation facilitant l'installation d'espèces non-natives (Bíró 1997 ; Hecky *et al.* 2010) et d'autres études ont montré que des espèces introduites de Tilapias pouvaient aggraver les effets de l'eutrophisation en augmentant les concentrations en nutriments (Starling *et al.* 2002 ; Figueredo & Giani 2005). De plus, les conséquences de l'interaction de plusieurs

pressions sur les communautés peuvent être inattendues : non-linéaires ou retardées par exemple (Ormerod *et al.* 2010). Pourtant, les effets des pressions sont généralement étudiées de façon indépendante et lorsque les interactions sont testées, les analyses permettant de les caractériser ne sont pas toujours adaptées (Piggott *et al.* 2015 ; Nöges *et al.* 2016).

La prise en compte des effets interactifs des pressions sur les communautés peut s'avérer particulièrement importante, notamment dans la construction des outils de gestion de milieux tels que les indices de bioindication. En effet, si les effets cumulés des pressions ne sont pas additifs, les diagnostics peuvent s'avérer faux et conduire à la mise en place de mauvaises mesures de gestion ou de restauration. Cette problématique a motivé le lancement du projet européen MARS (*Managing Aquatic Ecosystems and Water Resources under multiple stress*) (Hering *et al.* 2014) dans le cadre duquel une revue de la littérature sur les effets des interactions de pressions sur les communautés piscicoles des lacs a été menée. Une synthèse en sera présentée dans la partie Résultats.

Pour conclure, on a vu l'influence des facteurs historiques présentés précédemment qui est la raison pour laquelle on prend en compte les critères biogéographiques qui sont souvent résumés par les variables « latitude » et « longitude » dans les analyses à larges échelles spatiales (approches macroécologiques) de la structuration des communautés. De la même façon, le caractère généraliste des théories *species-energy* et *species-area* nous amènera à considérer l'importance des facteurs climatiques et de taille de l'écosystème dans nos approches.

I.2.3. Règles d'assemblages

Les règles d'assemblage sont l'ensemble des processus expliquant la composition d'une communauté à partir du *pool* régional d'espèces, c'est-à-dire les espèces pouvant théoriquement être présentes dans un milieu donné (Götzenberger *et al.* 2012 ; Kraft *et al.* 2015). Ces processus agissent à des échelles spatiales et temporelles différentes. Dans le cadre des communautés lacustres de poissons, on considère que le bassin versant contient l'ensemble des espèces pouvant s'installer dans chaque lac (Mason *et al.* 2008a ; Henriques-Silva, Lindo & Peres-Neto 2013). Certaines espèces de ce *pool* régional n'ont pas les capacités physiques de disperser jusque dans les lacs, certaines des espèces y parvenant n'y trouvent pas de conditions environnementales favorables et parmi celles pouvant s'installer, certaines vont entrer en compétition et s'exclure, c'est l'exclusion compétitive (Figure 1) (Kraft *et al.* 2015). Le filtrage environnemental est un processus majeur excluant les espèces dont les demandes écologiques ne sont pas remplies, il peut s'agir de la température, de l'oxygène ou de la disponibilité d'habitat et de ressources (Kraft *et al.* 2015). Si les espèces ont des exigences compatibles avec les conditions environnementales, elles peuvent s'installer et entrer en compétition avec des espèces qui dépendent de ressources similaires et limitantes (Kraft *et al.* 2015). Alors que le filtrage environnemental tend à sélectionner des espèces proches et donc à induire de la convergence fonctionnelle, l'exclusion compétitive tend à prévenir le chevauchement des espèces ce qui engendre de la divergence fonctionnelle

(Kraft *et al.* 2015). Le filtrage environnemental et l'exclusion compétitive jouent généralement tous les deux un rôle dans la structuration des communautés mais à des intensités différentes et l'importance relative de chaque processus est une étape importante de compréhension de la structuration des communautés (Kraft *et al.* 2015).

Les processus d'assemblage structurant les communautés lacustres de poissons n'ont été que très peu étudiés (Mason *et al.* 2007, 2008b a). Ces analyses montrent l'importance du filtrage environnemental et en particulier de l'altitude (Mason *et al.* 2007) et de la température (Mason *et al.* 2008a) lorsque l'on teste des effets régionaux alors que l'exclusion compétitive joue un rôle majeur à l'échelle locale (Mason *et al.* 2008b). L'analyse testant les effets des paramètres environnementaux sur les processus d'assemblage ne prenaient toutefois pas en compte le rôle des pressions ni d'effets interactifs et portaient sur des lacs artificiels et naturels sans distinction (Mason *et al.* 2008a).

I.2.4. Mobilisation des connaissances pour la bioindication

La bioindication est l'utilisation de descripteurs – seuls ou combinés – des communautés animales ou végétales pour caractériser l'état écologique d'un écosystème en particulier lorsqu'il est sous l'influence de pressions anthropiques. Cette pratique repose sur la sensibilité des espèces aux conditions environnementales et nécessite donc une bonne compréhension des effets structurants des conditions environnementales, naturelles et anthropiques, sur les communautés animales et végétales.

Historiquement, la conceptualisation et le développement de la bioindication en milieux aquatiques se sont faits autour des indices multi-métriques d'intégrité biotique notamment poussés par Karr (1981). Ces indices construits à partir des différents descripteurs taxonomiques ou fonctionnels présentés au début de ce chapitre (partie I.2.1.) ont été développés et adaptés aux lacs naturels d'Amérique du Nord (Karr & Dionne 1991) puis d'Europe, notamment pour répondre aux exigences de la Directive Cadre européenne sur l'Eau (Birk *et al.* 2012). Ainsi, plusieurs méthodes nationales voire européennes ont été mises au point pour rendre compte en particulier du statut trophique des lacs (Kelly *et al.* 2012 ; Argillier *et al.* 2013 ; Olin *et al.* 2013 ; Poikane *et al.* 2017). Cependant, les plans d'eau artificiels sont généralement exclus de ces travaux en raison de leur origine artificielle et de l'absence de référence permettant de comparer la communauté observée à une communauté non affectée (Jennings *et al.* 1995). Les indices propres aux réservoirs sont donc rares, surtout en Europe (Lara, Encina & Rodríguez-Ruiz 2009 ; Launois *et al.* 2011) mais également sur le continent américain (McDonough & Hickman 1999 ; Petesse, Petrere & Spigolon 2007). De plus, les indices développés montrent généralement une bonne réponse à l'eutrophisation mais des réponses beaucoup moins claires à d'autres variables de pression (Launois *et al.* 2011 ; Blabolil *et al.* 2016). Les effets interactifs des pressions ne sont jamais pris en considération dans leur développement. Enfin, le déficit de connaissance sur les facteurs structurant les communautés des lacs artificiels nous a amenés à porter nos efforts plus particulièrement sur ces milieux.

Chapitre II – Matériel et méthodes

II.1. Revue bibliographique – critères de recherche et de sélection

Pour obtenir une meilleure connaissance des différentes interactions de pressions et de leurs effets, nous avons fait une recherche bibliographique ciblée grâce à Web Of Science™. Nous avons inclus (i) un type d'écosystème aquatique (« lake* », « river* » OR « stream* » ou « coastal » OR « transitional »), (ii) une combinaison de stress pertinents pour chaque type d'écosystème (par exemple : « nutrient load » OR « eutrophication » AND « temperature », « non-native species » AND « sediment transport » etc.), (iii) un indicateur biologique (« phytoplankton » OR « zooplankton » OR « phytobenthos » OR « macrophyte* » OR « invertebrate* » OR « macroinvertebrate* » OR « fish* »), (iv) un terme précisant le contexte multi stress (« multi-stress* » OR « multiple stress* » OR « multiple pressure* ») et (v) un terme caractérisant l'interaction (« interaction* » OR « synergis* » OR « antagonis* » OR « additive »). Les études devaient être faites en milieu naturel et présenter des résultats statistiques précis afin de comparer l'importance de chaque variable et des interactions. Des références trouvées dans les articles sélectionnés par cette méthode pouvaient également être incluses dans la revue. Les écosystèmes étudiés, les métriques réponses et les pressions sélectionnées ont été agrégées dans une table fournie en annexe de l'article publié dans STOTEN (Nøges *et al.* 2016).

II.2. Milieux étudiés

L'ensemble des données sur l'environnement des lacs et sur les communautés piscicoles qu'ils hébergent proviennent d'une base de données européenne constituée par les pays membres partenaires pour travailler sur l'intercalibration (la standardisation) des indices poissons européens (Poikane *et al.* 2014). Les données sur les lacs français ont été collectées par l'ONEMA et Irstea. Enfin, des données additionnelles sur les réservoirs tchèques, utilisées uniquement dans l'étude comparant les réservoirs français et tchèques, ont été fournies par le département *Fish and Zooplankton Ecology* (République Tchèque) avec qui nous collaborions. Les lacs étudiés dans les études présentées dans ce manuscrit sont situés en Allemagne, au Danemark, en Espagne, en Estonie, en France, en Irlande, au Portugal, en

République Tchèque et en Suède. Ces lacs sont répartis dans 10 écorégions de la zone tempérée : l'Irlande (17), la péninsule ibérique (1), les Pyrénées (2), les plaines occidentales (13), les Alpes (4), les hauts plateaux occidentaux (8), les hauts plateaux centraux (9), les plaines centrales (14) et les pays Baltes (15) (Illies 1978) (Figure 2). Les communautés étudiées sont donc sous l'influence de différents types de climats : océanique et continental principalement mais également montagnard.

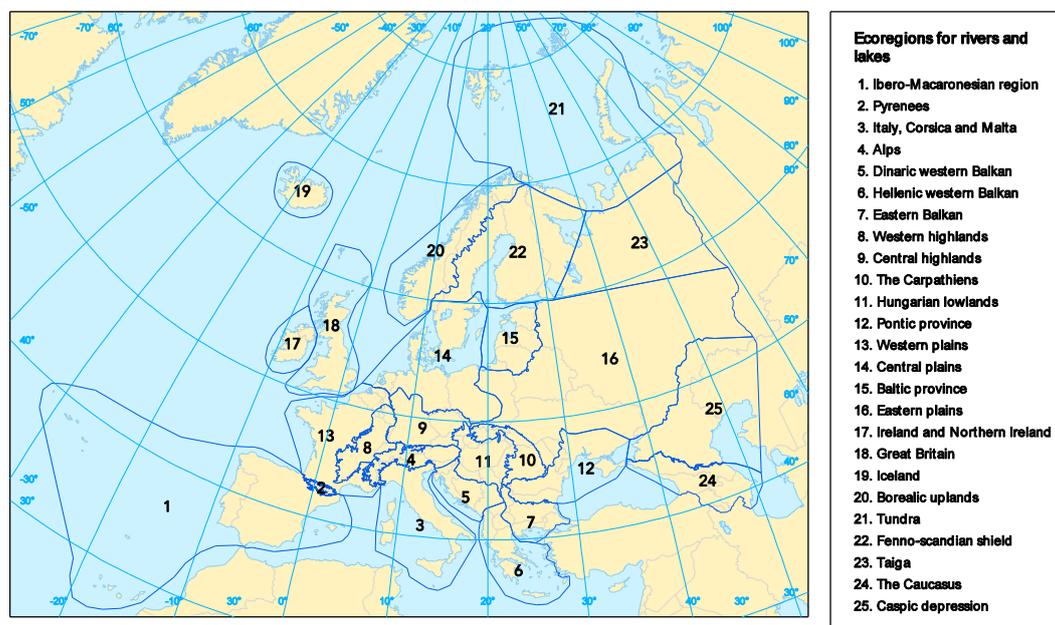


Figure 2 : Carte des écorégions définies par Illies pour les rivières et les lacs. Source : www.eea.europa.eu.

Chaque lac est caractérisé par sa position géographique enregistrée sous forme de coordonnées géographiques WGS 84. À partir des coordonnées, le bassin versant du fleuve auquel appartient chaque lac a été automatiquement déterminé. Les points GPS des lacs ont été reportés sur la couche SIG *CCM River and Catchment Database*, version 2.1 (CCM2, Vogt *et al.* (2007)). Ces bassins versants correspondent au bassin hydrographique partant de l'embouchure et incluant tous les affluents. À l'échelle européenne, les lacs sont répartis dans 24 de ces bassins versants (Table 1) et les lacs sont situés dans 20 bassins versants à l'échelle française (Table 2, Appendice 1). L'appartenance d'un lac à un certain bassin versant renseigne sur la proximité avec les autres lacs du bassin versant et est utilisée pour la détermination du statut natif/non-natif des espèces (méthode décrite dans la section II.3.5. , page 28).

Le sous bassin versant est la zone drainant l'eau en amont de chaque lac. La délimitation a été faite par les fournisseurs de données. Le sous bassin versant des lacs a été utilisé comme paramètre environnemental dans les analyses (Surface du Bassin Versant) et pour calculer l'occupation du sol en amont du lac (*Corine Land Cover*, EEA 2006).

Les caractéristiques hydromorphologiques des lacs ont été recueillies auprès des Agences de l'Eau pour les lacs français et fournies par les partenaires européens pour les autres lacs. Les variables utilisées dans les analyses sont l'altitude, la surface et la profondeur des lacs. Particulièrement important dans le

cas des lacs de barrages, le temps de résidence est un indice de la rapidité du flux traversant les écosystèmes lenticques et de leur proximité écologique avec le fonctionnement d'une rivière ou d'un lac naturel. Il est généralement calculé de façon théorique à l'aide du volume du lac et du débit entrant.

II.2.1. Variables climatiques

Différentes mesures de température, toutes issues de modélisations de la température de l'air ont été calculées pour décrire les milieux. La température moyenne de l'air est un *proxy* de l'énergie entrant dans le milieu et de la température de l'eau. On a également utilisé l'amplitude de température : la différence entre les températures moyennes des mois de juillet et de janvier. Cette mesure est un *proxy* de la rigueur du climat, une grande amplitude indiquant des saisons très marquées et souvent un hiver très rigoureux voire de la glace couvrant le lac.

Différentes variables et sources de données ont été utilisées selon la couverture spatiale des études. Dans les approches développées uniquement sur les plans d'eau français, la température moyenne et l'amplitude de température de l'année de la pêche ont été modélisées par le système Safran (Vidal *et al.* 2010). Pour l'étude sur les réservoirs français et tchèques, la moyenne annuelle de température de l'air modélisée par le *Climate Research Unit* (New *et al.* 2002) a été utilisée. Pour l'étude à l'échelle européenne, seule la température moyenne de l'air a été utilisée et elle était calculée sur les cinq années précédant l'année de pêche. Ces données de température proviennent de *European Centre for Medium-Range Weather Forecasts* qui fournit des valeurs modélisées corrigées par les observations (Dee *et al.* 2011) et sont donc plus précises que les valeurs du *Climate Research Unit*.

Table 1 : Liste des bassin versants et pays où leur cours est le plus long, le nombre de lacs étudiés qu'ils contiennent et la richesse taxonomique de ces lacs sont présentés. Quand il y a plusieurs lacs dans un bassin versant, les *range* de valeurs sont données pour la latitude, la longitude, l'altitude (m asl), la surface du lac (km²), la profondeur maximale (m) et la température moyenne (° C).

Pays	Bassin versant	# de lacs	# d'espèces	Latitude	Longitude	Altitude	SL	PM	mT°
Danemark	Gudena	8	5 - 10	55,96 - 56,15	9,49 - 9,76	27,0 - 27,0	1,07 - 3,92	1,8 - 29,0	8,68 - 8,78
Danemark	Skjern aa	2	5 - 7	55,93 - 55,94	9,29 - 9,35	27,0 - 27,0	1,10 - 1,83	4,4 - 9,0	8,73 - 8,82
Danemark	Vidaa	2	9 - 10	54,93 - 54,96	9,43 - 9,44	27,0 - 27,0	1,61 - 3,02	7,59 - 7,8	9,26 - 9,31
Estonie	Koiva	3	6 - 8	57,56 - 57,68	26,33 - 27,08	71,0 - 174,0	1,38 - 3,32	3,1 - 8,4	5,96 - 6,14
Estonie	Paadremaa	1	6	58,41	23,98	20	4,38	2,5	6,75
Estonie	Peipsi	8	6 - 9	57,81 - 58,71	25,86 - 27,13	32,0 - 116,0	1,12 - 8,24	2,9 - 27,8	5,77 - 6,07
France	Loire	9	5 - 13	44,81 - 45,68	2,88 - 4,17	863,0 - 1236,0	1,10 - 1,89	3,0 - 111,0	9,73 - 10,84
France	Rhin	3	8 - 12	46,50 - 48,07	6,09 - 6,95	665,0 - 1061,0	1,75 - 2,15	19,2 - 37,2	9,28 - 10,16
France	Rhône	18	6 - 13	44,97 - 47,07	5,58 - 6,72	374,0 - 1062,0	1,14 - 578,12	10,0 - 310,7	6,38 - 10,71
France	Seine	1	8	49,42	0,53	6	1,44	1,8	11,09
Allemagne	Elbe	30	6 - 14	52,03 - 53,72	11,38 - 14,20	31,00 - 100,00	1,53 - 12,50	5,9 - 70,5	8,90 - 10,14
Allemagne	Oder	3	9 - 14	52,56 - 52,97	13,78 - 14,05	28,00 - 67,00	2,35 - 11,03	9,0 - 38,5	9,46 - 9,72
Irlande	Boyne	1	6	53,66	-7,22	95	5,16	21	10,08
Irlande	Erne	5	7 - 8	54,01 - 54,30	-0,48	50,00 - 54,00	1,17 - 7,44	7,0 - 23,7	9,58 - 9,66
Irlande	Shannon	4	7 - 9	52,93 - 54,12	-0,99	28,30 - 97,67	11,21 - 117,50	16,0 - 37,0	9,65 - 9,96
Suède	Atran	1	7	57,33	12,83	159	2,18	20	6,79

Pays	Bassin versant	# de lacs	# d'espèces	Latitude	Longitude	Altitude	SL	PM	mT°
Suède	Gota alv	4	8 - 10	58,14 - 58,71	12,17 - 14,31	58,0 - 122,0	1,28 - 14,12	5,0 - 19,0	6,41 - 7,95
Suède	Helge a	20	6 - 13	55,95 - 56,88	13,51 - 14,27	3,0 - 168,0	1,08 - 14,85	3,0 - 13,0	6,76 - 8,10
Suède	Kavlingeån	1	11	55,7	13,47	21	4,39	4	8,28
Suède	Lagan	16	6 - 9	56,33 - 57,56	13,26 - 14,58	80,0 - 245,0	1,11 - 13,83	4,0 - 28,0	6,21 - 7,57
Suède	Morrumsån	8	6 - 12	56,43 - 57,17	14,45 - 15,07	139,0 - 214,0	1,26 - 12,25	4,0 - 29,0	6,41 - 7,67
Suède	Nissan	2	7 - 8	56,93 - 57,07	13,13 - 13,38	119,0 - 148,0	1,66 - 3,55	13,0 - 13,0	6,81 - 6,81
Suède	Norrström	1	6	58,83	14,72	143	1,67	19	6,89
Suède	Viskan	1	7	57,17	12,55	79	4,17	58	7,26

Table 2 : Liste des bassins versants avec le nombre de lacs étudiés qu'ils contiennent et leur richesse taxonomique. Quand il y a plusieurs lacs dans un bassin versant, les range de valeurs sont données pour la latitude, la longitude, l'altitude (m asl), la surface du lac (km²), la profondeur maximale (m) et la température moyenne (° C).

Bassin versant	# de lacs	# d'espèces	Latitude	Longitude	Altitude	SL	PM	mT°
Aa	1	6	50,86	1,96	5,0	0,09	2,3	10,16
Adour	6	8 - 11	43,42 - 43,93	-1,38 - -0,04	3,0 - 191,0	0,44 - 5,07	1,2 - 21,0	13,09 - 13,93
Argens	1	9	43,45	6,20	169,0	0,86	16,0	14,33
Aude	2	9 - 11	43,27 - 43,41	2,27 - 2,70	50,0 - 770,0	0,95 - 0,97	4,0 - 27,0	10,54 - 13,97
Aulne	1	12	48,35	-3,89	226,0	4,44	8,0	10,36
Blavet	1	9	48,36	-3,25	215,0	0,61	10,0	10,29
Dordogne	5	9 - 13	44,92 - 45,56	1,82 - 2,29	246,5 - 600,5	0,48 - 5,45	9,2 - 63,0	9,20 - 9,90
Garonne	15	7 - 16	42,87 - 44,67	-0,16 - 2,90	43,0 - 662,0	0,34 - 4,03	2,5 - 65,0	9,65 - 13,00
Golo	2	7 - 9	42,32 - 42,58	8,94 - 9,01	113,0 - 792,0	0,50 - 1,16	25,0 - 68,0	8,96 - 13,72
Lay	6	9 - 15	46,53 - 46,7	-1,40 - -0,95	18,0 - 56,0	0,44 - 1,20	9,0 - 19,0	11,6 - 12,11
Loire	31	7 - 16	44,93 - 48,48	-2,83 - 4,47	10,0 - 807,0	0,32 - 8,83	4,0 - 61,0	7,2 - 12,26
Orb	1	13	43,55	2,79	964,5	0,51	20,0	9,48
Orne	1	10	48,77	-0,27	125,0	0,83	17,0	9,99
Prunelli	2	7 - 11	41,66 - 41,96	8,97 - 9,20	560,0 - 949,0	0,45 - 0,72	25,0 - 88,0	13,02 - 15,22
Rhin	1	13	48,91	5,73	227,0	10,46	14,0	9,60
Rhône	13	4 - 16	43,73 - 47,68	4,52 - 6,72	215,2 - 1044,0	0,67 - 21,98	2,0 - 135,0	4,25 - 12,34
Seine	13	9 - 14	47,18 - 49,46	-1,19 - 5,40	60,0 - 580,0	0,53 - 21,37	10,5 - 37,0	8,67 - 10,88
Siagne	1	11	43,58	6,80	147,4	3,64	55,0	13,94

Bassin versant	# de lacs	# d'espèces	Latitude	Longitude	Altitude	SL	PM	mT°
Touloubre	2	8 - 11	43,46 - 43,54	5,32 - 5,55	158,8 - 330,0	0,61 - 1,18	10,0 - 55,0	12,54 - 13,80
Vilaine	7	9 - 13	47,60 - 48,22	-2,40 - -1,13	6,0 - 134,0	0,33 - 2,11	2,5 - 20,0	10,86 - 11,74

II.2.2. Altérations hydromorphologiques

Il existe plusieurs *proxys* des altérations hydrologiques et morphologiques. Principale altération hydrologique, la présence de fluctuations significatives du niveau d'eau permet de savoir si les activités humaines influençant le système jouent sur l'accessibilité des berges et potentiellement des herbiers utiles voire nécessaires à la fraie et au développement des alevins (Logez *et al.* 2016). Les modifications morphologiques peuvent être analysées par différents protocoles dont un indice de l'intensité de la modification des berges (SBM, *Shore Bank Modification*) (Caussé *et al.* 2011).

Pour une prise en compte plus intégrative des altérations hydromorphologiques, certains pays ont appliqué le protocole de caractérisation des altérations hydromorphologiques : *Lake Habitat Survey* (Rowan *et al.* 2006). Ce protocole complet note plusieurs critères selon leur intensité : la modification des berges (0 à 8), l'utilisation des berges (0 à 8), les activités anthropiques dans le lac (0 à 8), l'hydrologie (0 à 8) et les sédiments (0 à 6). Ce système repose sur le principe de note dégradante, le plus mauvais score des différentes catégories constituant la note finale. Dans les réservoirs, la notation de l'hydrologie étant systématiquement maximale à cause du barrage et donc dégradante, l'indice LHS utilisé ici a été tronqué pour ne plus prendre en compte que les altérations dues aux modifications et utilisations des berges, aux activités anthropiques et aux sédiments.

II.2.3. Eutrophisation

L'eutrophisation des lacs a été mesurée par la concentration en phosphore total (organique et inorganique). Dans les lacs français, cette valeur correspond à la moyenne d'au moins quatre mesures annuelles effectuées dans la zone euphotique des lacs suivis dans le cadre de la DCE (directive cadre européenne sur l'eau). Lorsque c'était possible, une moyenne était faite sur les mesures de l'année de la pêche et les mesures des années précédentes. Au niveau européen, les valeurs de phosphore utilisées correspondent à des moyennes de mesures dans la zone euphotique : au moins trois mesures dans l'étude comparant les réservoirs français et tchèques, deux à 17 mesures ($3,9 \pm 1,6$ mesures, moyenne \pm écart-type) dans l'étude de la structuration des réservoirs français et pour l'étude des processus d'assemblage, des moyennes sur deux à cinq ans ont été calculées (2 à 74 mesures, $6,9 \pm 9,5$, moyenne \pm écart-type).

Une grande proportion des nutriments trouvés dans les lacs provient de l'eau de ruissellement affluent dans les lacs ; l'occupation du sol dans le sous bassin versant (définition page 18) est donc un facteur déterminant de l'eutrophisation. Dans certaines analyses conduites ici, l'occupation des sols du sous bassin versant est utilisée en complément des mesures directes de phosphore total (Argillier *et al.* 2013 ; Brucet *et al.* 2013). Cette mesure basée sur les couches du *CORINE Land Cover* permet d'approximer l'intensité de différentes formes d'activités humaines et notamment des activités agricoles. Ces données ont été fournies par les partenaires sous forme de pourcentages d'occupation des sols

« naturels » et « agricoles », le restant étant « artificiel ». La corrélation de l'occupation du sol et de la concentration en phosphore total est la raison pour laquelle les deux variables sont rarement introduites ensemble dans les modèles.

II.3. L'ichtyofaune : protocole de pêche

Les données relatives à l'ichtyofaune lacustre utilisées dans ce travail ont été recueillies en application d'un protocole standardisé au niveau européen (CEN/TC 230 Water analysis 2015). Ce protocole permet la comparaison des données collectées sur différents systèmes. Il offre un échantillonnage représentatif des espèces présentes, de leur abondance relative et classes de taille (âge) et de leur distribution dans différentes zones de profondeurs du lac.

II.3.1. Tailles de maille pour échantillonner une large gamme de tailles

Les filets utilisés ont une gamme de douze tailles de mailles comprises entre 5 et 55 mm réparties aléatoirement (Table 3). La gamme de taille des espèces lacustres est extrêmement variable. Les filets utilisés capturent des poissons généralement plus grands que 40 mm (Prchalová *et al.* 2009) et le plus long poisson capturé dans le cadre de cette étude est un silure de 154 cm pour 27 kg mais il s'agit d'une donnée exceptionnelle. Les juvéniles sont donc peu capturés et les grands individus sont rares.

Toutes les espèces n'ont pas la même capturabilité et certaines sont difficiles à capturer à l'aide de filets maillants bien qu'elles aient une taille compatible. Ces espèces sont généralement peu mobiles ou ont une morphologie longiforme. Un exemple évident de morphologie difficilement capturable est l'anguille (*Anguilla anguilla*, (Linnée, 1758)).

Au-delà de la capacité à capturer toutes les espèces présentes, un second intérêt de la large gamme de mailles est de capturer différentes classes de tailles afin d'analyser la structure en taille (et en âge) des espèces et des communautés à un instant t (Emmrich *et al.* 2011, 2014).

II.3.2. Périodes de pêches

L'efficacité des filets nécessite que les poissons se déplacent et se prennent dans les mailles. Le protocole standardisé utilisé préconise la pose des filets une heure avant le coucher du soleil et leur relève une heure après l'aube afin de couvrir les périodes où les poissons sont les plus actifs et que les fils des filets ne soient pas trop visibles. Le protocole prévoit que les pêches aient lieu en période estivale

mais les périodes peuvent s'étaler plus ou moins selon les pays, les températures et les espèces présentes. En Allemagne, le protocole est adapté en séparant l'effort de pêche en deux campagnes distinctes : une à l'automne et une au printemps de l'année suivante. Dans le cadre de cette thèse, pour les lacs allemands, seules les données de pêche d'automne sont incluses dans les analyses.

Table 3 : Largeur des mailles des 12 panneaux des filets maillants du protocole CEN.

N° de maille	Dimension de maille (mm)	Diamètre du fil (cm)
1	43,0	0,20
2	19,5	0,15
3	6,25	0,10
4	10,0	0,12
5	55,0	0,25
6	8,0	0,10
7	12,5	0,12
8	24,0	0,17
9	15,5	0,15
10	5,0	0,10
11	35,0	0,20
12	29,0	0,17

Il a été montré que les largeurs de maille de ces filets ne sont pas bien adaptées à une capture représentative des jeunes de l'année voire même des 1+ (Prchalová *et al.* 2009) qui ont tendance à n'être présents que dans les campagnes réalisées le plus tardivement et/ou dans les conditions environnementales les plus favorables à la croissance. Ainsi, pour éviter une variabilité dans l'estimation des abondances de jeunes poissons liée à des différences de période d'échantillonnage, les individus mesurant moins de 80 mm ont été exclus de certaines analyses. Ce cas de figure ne concernait à chaque fois que quelques individus d'une espèce et a été observé dans 18,8, 14,5 et 14,1% des campagnes impliquées dans l'étude comparant les diversités taxonomique et fonctionnelle des réservoirs français (A1) et dans les deux études sur les processus d'assemblage (A2 et A3).

II.3.3. Effort d'échantillonnage et disposition des filets

Dans les lacs, *a fortiori* dans les lacs stratifiés, chaque strate de profondeur peut avoir des conditions physico-chimiques, O₂ dissout, température et lumière notamment différentes et héberger des communautés végétales et animales propres. De plus, plus le lac est grand et plus on s'attend à trouver des espèces (Brucet *et al.* 2013), ce qui explique que le nombre de filets posés est proportionnel à la taille

et à la surface du lac. Le positionnement des filets au sein de chaque strate est fait de manière aléatoire (Figure 3). Seules les captures des filets benthiques sont utilisées dans le cadre de ces travaux car les pélagiques n'étant mis en place que dans les lacs de profondeur supérieure à six mètres, la comparaison de leurs captures pourrait être biaisée. Dans les lacs étudiés, les filets pélagiques ne capturent que rarement des espèces non-capturées par les filets benthiques. Au moment de la mise en place, l'orientation des filets assure que l'ensemble du filet repose à la même profondeur.

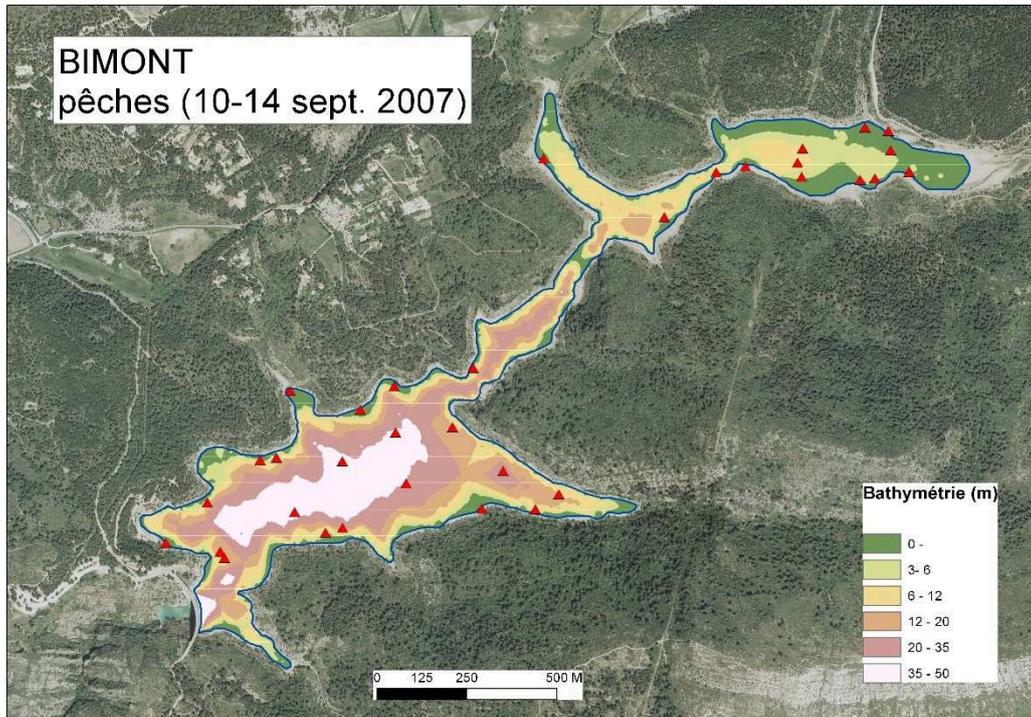


Figure 3 : Plan d'échantillonnage du lac de Bimont (PACA, France) lors de la campagne de 2007. Source : Irstea.

II.3.4. Identification des captures

Les individus capturés dans les filets sont identifiés à l'espèce, mesurés au millimètre près et pesés au gramme près. Certains individus n'ont pas pu être identifiés à l'espèce. Les causes les plus courantes sont que l'individu est un hybride ou que l'individu a été partiellement consommé (par des poissons ou des écrevisses) après sa capture dans le filet et avant que le filet ne soit relevé. Ces cas restent exceptionnels et les campagnes contenant des individus non identifiés à l'espèce ont été exclues car toutes les métriques de biodiversité (abondances, biomasses, diversité taxonomique ou fonctionnelle) sont affectées par ces données manquantes.

II.3.5. Statut natif/non-natif des espèces

Les espèces observées dans les lacs ont été classées natives ou non-natives à partir des classifications de la base Fish-SPRICH (Brosse *et al.* 2013 ; Dias *et al.* 2014). Sont considérées espèces non-natives les espèces maintenant des populations durables mais n'étant pas présentes naturellement dans le bassin versant (Brosse *et al.* 2013). Selon cette définition, toute espèce introduite volontairement (empoissonnement, etc.) ou accidentellement est considérée comme non-native. La carpe commune (*Cyprinus carpio* Linnée, 1758) par exemple a été introduite d'Europe centrale en Europe de l'Ouest au XVème siècle et est considérée comme non-native en France (Froese & Pauly 2013). Le statut des espèces présentes dans les réservoirs français sont présentés dans la Table 4. Bien que l'on puisse considérer l'ensemble des espèces strictement lacustres comme des espèces non-natives dans un lac de barrage créé sur une rivière, le statut d'espèce non-native est ici considéré d'une façon plus générale et est lié à l'histoire évolutive des espèces : selon si elles ont coévolué ou non. Les délimitations de bassins versants utilisées sont celles du CCM2 (*cf.* définition page 18 et Figure 19, page 81). Certains lacs dans des bassins versants pour lesquels la liste des espèces non-natives n'est pas disponible n'ont pas pu être inclus dans les analyses. Ces lacs sont principalement dans les plus petits bassins versants : les bassins versants côtiers.

II.4. Caractérisation des communautés

II.4.1. Indices de diversité taxonomique

Les indices de diversité taxonomiques analysés reprennent les trois aspects de la diversité : la richesse, l'équitabilité et la diversité. La richesse taxonomique, souvent notée S , est le nombre d'espèces présentes dans la communauté. La diversité taxonomique, souvent notée H' , augmente à la fois avec la richesse et l'équitabilité de la communauté et est calculée selon l'équation de Shannon : $H' = -\sum p_i \times \ln p_i$ (Shannon & Weaver 1949 ; Magurran 2004). Enfin, l'équitabilité taxonomique (souvent notée J') mesure la régularité de la répartition des abondances des espèces de la communauté. Elle est maximale lorsque toutes les espèces sont présentes dans les mêmes quantités et diminue en présence d'espèces rares ou dominantes. Elle est calculée selon l'équation de Piellou et est basée sur la diversité de Shannon H' : $E = H' / \ln S$ (Magurran 2004).

L'analyse des effets des espèces non-natives sur la diversité pose souvent la question de l'inclusion ou non de ces espèces introduites dans les indices. Considérer les traits fonctionnels des espèces natives uniquement revient à analyser une communauté tronquée dont des espèces ont potentiellement disparu et les abondances des autres ont répondu à la présence d'espèces non-natives. Dans le cadre de cette

thèse, les espèces non-natives ont donc été incluses dans toutes les mesures de diversité, taxonomique et fonctionnelle, au même titre que les espèces natives.

II.4.2. Traits fonctionnels et indices de diversité fonctionnelle

II.4.2.1. Guildes fonctionnelles

Les guildes fonctionnelles des espèces de poisson européennes ont été définies à partir de la littérature (Balon 1981 ; Noble *et al.* 2007) et adaptées par des groupes d'experts réunis dans les projets EFI+ (<http://efi-plus.boku.ac.at>) et WISER (www.wiser.eu). Ces guildes reposent sur quatre traits essentiels : le substrat de reproduction, le régime alimentaire, la position dans la colonne d'eau et la tolérance globale aux perturbations (Table 5). La taille maximale a également été utilisée dans l'étude sur la vulnérabilité des communautés de poisson des lacs européens. Cette information a été tirée de FishBase (Froese & Pauly 2013) ou de la littérature lorsqu'elle était manquante. Les modes de nages sont codifiés dans huit catégories : les carangiformes, les sub-carangiformes, les diodontiformes, les anguilliformes, les labriformes, les balistiformes, les amiiformes et les rajiformes. Ces catégories ont été obtenues de FishBase ou d'avis d'expert (Froese & Pauly 2013).

II.4.2.2. Traits morphologiques

Les traits morphologiques ont été mesurés sur 68 espèces présentes dans les pêches. Dix-neuf familles sont représentées et le nombre moyen d'espèces par famille est de $3,3 \pm 5,7$. Hormis les Salmonidae et les Cyprinidae qui représentent respectivement 15 et 23 espèces, les familles sont représentées par une à trois espèces

Table 4 : Liste des 51 espèces présentes dans les lacs artificiels et naturels du jeu de données et statut natif/non-natif des espèces. Dans la première colonne, les numéros des espèces natives et transloquées et les codes des espèces exotiques sont utilisés dans la Figure 7, page 49.

Code	Nom latin	Statut	Nombre total d'occurrences	Nombre d'occurrences comme non-natives
1	<i>Abramis brama</i>	Transloquée	202	6
2	<i>Alburnoides bipunctatus</i>	Transloquée	108	2
3	<i>Alburnus alburnus</i>	Transloquée	1	1
AMEIME	<i>Ameiurus melas</i>	Exotique	32	32
-	<i>Anguilla anguilla</i>	Transloquée	5	1
4	<i>Ballerus ballerus</i>	Native	2	0
5	<i>Barbatula barbatula</i>	Native	8	0
6	<i>Barbus barbus</i>	Native	8	0
7	<i>Blicca bjoerkna</i>	Transloquée	132	12
CARAAU	<i>Carassius auratus</i>	Exotique	5	5
8	<i>Carassius carassius</i>	Transloquée	18	16
9	<i>Carassius gibelio</i>	Native	1	0
10	<i>Chondrostoma nasus</i>	Transloquée	1	1
11	<i>Cobitis taenia</i>	Native	11	0
12	<i>Coregonus albula</i>	Native	17	0
13	<i>Coregonus autumnalis</i>	Native	1	0
14	<i>Coregonus lavaretus</i>	Native	10	0
15	<i>Cottus gobio</i>	Native	5	0
16	<i>Cottus poecilopus</i>	Native	3	0
CYPRCA	<i>Cyprinus carpio</i>	Exotique	50	50
17	<i>Esox lucius</i>	Native	183	0
GAMBAF	<i>Gambusia affinis</i>	Exotique	2	2
18	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Native	5	0
19	<i>Gobio gobio</i>	Transloquée	40	2
20	<i>Gymnocephalus cernua</i>	Transloquée	167	64
HYPOMO	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Exotique	1	1
LEPOGI	<i>Lepomis gibbosus</i>	Exotique	37	37
21	<i>Leucaspis delineatus</i>	Native	1	0
22	<i>Leuciscus burdigalensis</i>	Transloquée	10	4

Code	Nom latin	Statut	Nombre total d'occurrences	Nombre d'occurrences comme non-natives
23	<i>Leuciscus leuciscus</i>	Native	7	0
24	<i>Lota lota</i>	Native	4	0
MICRSA	<i>Micropterus salmoides</i>	Exotique	2	2
25	<i>Misgurnus fossilis</i>	Native	1	0
ONCOMY	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Exotique	15	15
26	<i>Osmerus eperlanus</i>	Native	9	0
28-27	<i>Perca fluviatilis</i>	Transloquée	253	35
29	<i>Phoxinus phoxinus</i>	Transloquée	6	1
PSEUPA	<i>Pseudorasbora parva</i>	Exotique	2	2
30	<i>Rhodeus amarus</i>	Transloquée	3	1
31	<i>Rutilus rutilus</i>	Transloquée	258	10
32	<i>Salmo trutta</i> de rivière	Transloquée	27	3
33	<i>Salmo trutta</i> lacustre	Native	3	0
34	<i>Salvelinus namaycush</i>	Exotique	2	2
35	<i>Salvelinus umbla</i>	Native	5	0
36	<i>Sander lucioperca</i>	Transloquée	136	118
37	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Transloquée	173	3
SILUGL	<i>Silurus glanis</i>	Exotique	23	23
38	<i>Squalius cephalus</i>	Native	46	0
39	<i>Telestes souffia</i>	Native	2	0
40	<i>Thymallus thymallus</i>	Native	1	0
41	<i>Tinca tinca</i>	Transloquée	102	3

Table 5 : Table de définition des traits catégoriels utilisés et de leurs modalités

Traits	Modalités	Détails
Substrat de reproduction	PHLI - Phytolithophile	Sur du substrat minéral ou végétal
	LITH - Lithophile	Parmi les cailloux du substrat
	PHYT - Phytophile	Collé à de la végétation
	PELA - Pélagophile	Dans la colonne d'eau
	ARIAD - Ariadnophile	Dans un nid
	SPEL - Spéléophile	Ponte dans une cavité ou sous une large pierre
	OSTR - Ostracophile	Ponte dans un mollusque ou dans une coquille vide
Comportement de reproduction	A_1_0	Pas de protection des œufs, dépose ses œufs sur du substrat ouvert
	B_2_0	Protection des œufs et construction d'un nid
Régime alimentaire	PLAN - Planctonivore	≥75% de zoo et/ou phytoplancton
	INV - Invertivore	≥ 75% d'invertébrés
	OMNI - Omnivore	≥25 végétaux et ≥25% matières animales
	PISC - Piscivore	≥75% de poisson
	HERB - Herbivore	≥ 75% de végétaux
	BENT - Benthivore	≥75% d'organismes benthiques
	INV/PISC - Invertivore / Piscivore	≥25% d'invertébrés et ≥25% de poissons
Position dans la colonne d'eau	BENT - Benthique	
	WC - Pélagique	
Tolérance	TOL - Tolérance générale	
	INTOL - Intolérance générale	
	NULL - Pas de sensibilité ou de résistance particulière	

a. Protocole de mesure

Les traits morphologiques des poissons ont été mesurés sur des photographies obtenues sur le terrain par l'équipe au cours de projets précédents ou dans des sources académiques comme des faunes, des atlas ou des collections de muséums (Schleuter *et al.* 2012). Les photos devaient présenter des individus frais, posés sur le côté mais pas déformés : face inférieure aplatie si le poisson repose dans une gouttière (Figure 4), tête et queue inclinée vers le support lorsque la région du ventre est beaucoup plus large que le reste sur corps. Le nombre moyen de photo par espèce est de 13 (*cf.* Table 9). Ce nombre

n'est que de un pour deux espèces mais atteint 161 pour la perche commune (*Perca fluviatilis* Linnée, 1758). Sur un total de 1630 photos analysées, j'ai recherché et analysé 150 photos.



Figure 4 : En haut, photographie d'un goujon ibérique (*Gobio lozanoi* Doadrio & Madeira, 2004) comprimé dorso-ventralement ce qui rend impossible une mesure fiable de la hauteur du corps (Source : David Perez.). En bas, bonne photographie d'un goujon commun *Gobio gobio* (Linnée, 1758) photographié par l'équipe.

Les quinze mesures utilisées dans le cadre de cette thèse ont été reprises des travaux de Mason *et al.* (2008a) et Schleuter *et al.* (2012) qui ont travaillé antérieurement dans l'équipe. Ces mesures sont représentées sur la Figure 5. Ces mesures ont été relevées sur les photos à l'aide du logiciel ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>).

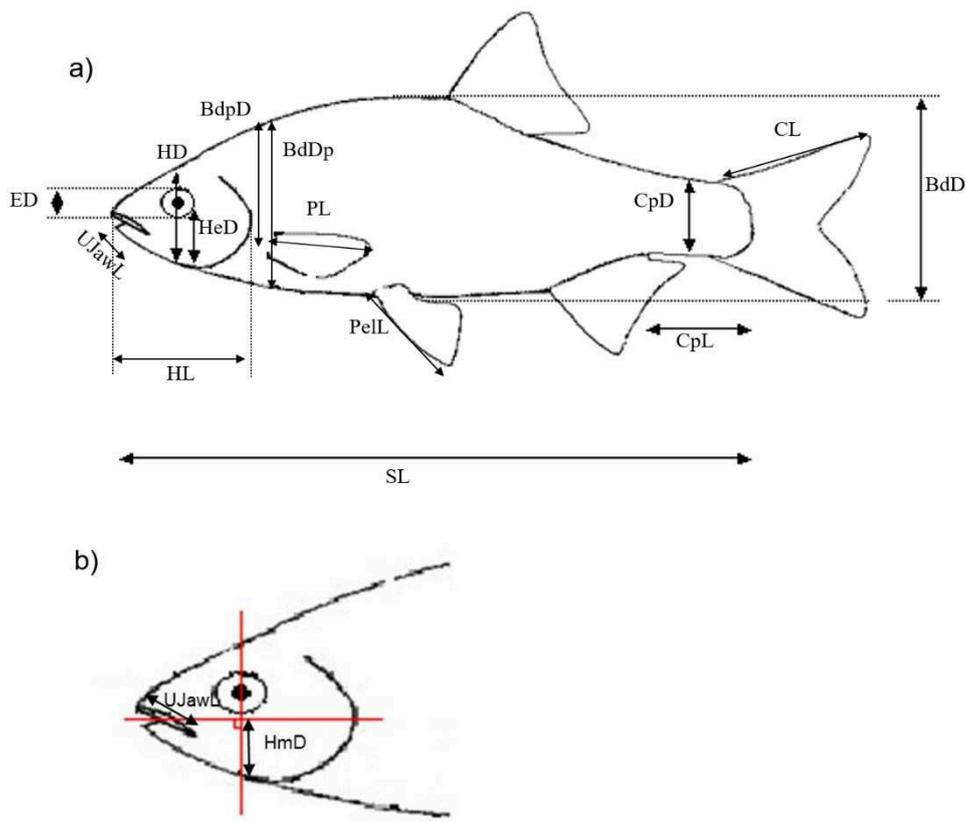


Figure 5 : Schéma représentatif des 15 mesures faites sur les photographies de poissons. **a)** *SL* est la longueur standard, *Cpd* est la hauteur du pédoncule caudal, *BdD* est la hauteur maximale du corps, *BdDp* est la hauteur du corps au niveau de l'insertion des pectorales, *BdpD* est la distance du haut du corps à l'insertion des pectorales, *HD* est la hauteur de la tête au niveau de l'œil, *HeD* est la distance du centre de l'œil au bas de la tête, *ED* est le diamètre de l'œil, *HL* la longueur de la tête jusqu'au bord des opercules branchiaux, *PL* la longueur des nageoires pectorales, *PelL* la longueur des nageoires pelviennes, *CL* la longueur de la nageoire caudale et *Cpl* la longueur du pédoncule caudal. **b)** *UJawL* ou *ujl* est la longueur de la mâchoire supérieure (Maxillaire + prémaxillaire) et *HmD* est la distance entre le bas de la tête, à la verticale de l'œil et la hauteur de l'insertion de la bouche (parfois noté *mp* pour Mouth Position).

Les treize traits morphologiques attendus ne doivent pas dépendre de la taille des individus ; ils ont donc été exprimés par des ratios. Les mesures faites sur chaque individu sont divisées par la longueur standard (*SL*), la hauteur maximale du corps (*BdD*) ou la hauteur de la tête (*HD*). La formule et la définition de chacun de ces treize ratios sont reportées dans la Table 6. Outre l'avantage de la standardisation, l'utilisation de ratios permet d'exploiter des photos sans échelle.

Table 6 : Codes, définitions et signification écologique des 13 traits morphologiques. Les traits standardisés par la longueur standard, par la hauteur du corps ou par la hauteur de la tête sont respectivement marqués d'un ^a, d'un ^b ou d'un ^c.

Code	Définition	Signification écologique	Source	Calcul
<i>cf^a</i>	Longueur de la nageoire caudale	Vitesse et endurance notamment pour les déplacements rectilignes	(Schleuter <i>et al.</i> 2012)	<i>CL/SL</i>
<i>cpl^a</i>	Longueur du pédoncule caudal	Amplitude des mouvements de la queue et donc vitesse et aptitude natatoire	(Watson & Balon 1984)	<i>Cpl/SL</i>
<i>cpl_bd^b</i>	Longueur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps	Amplitude des mouvements de la queue et donc vitesse et aptitude natatoire	(Schleuter <i>et al.</i> 2012)	<i>Cpl/BdDp</i>
<i>cpd^b</i>	Hauteur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps	Aptitude natatoire, vitesse endurance et accélération	(Schleuter <i>et al.</i> 2012)	<i>Cpd/BdDp</i>
<i>bd^a</i>	Hauteur du corps au niveau des pectorales	Capacité à faire des virages serrés et inversement proportionnel à la vitesse du courant	(Nikolski 1933 ; Aleev 1969 ; Gatz 1979 ; Watson & Balon 1984)	<i>BdDp/SL</i>
<i>pelf^a</i>	Longueur des nageoires pelviennes	Capacités de manœuvre à faibles vitesses et stabilité à haute vitesse	(Harris 1937)	<i>PelL/SL</i>
<i>pfl^a</i>	Longueur des nageoires pectorales	Manœuvrabilité à faible vitesse et contrôle de la direction et de la vitesse à plus haute vitesse	(Harris 1937 ; Gatz 1979)	<i>PL/SL</i>
<i>pf_pos^b</i>	Position des nageoires pectorales	Capacité à faire des virages serrés	(Schrank & Webb 1998 ; Drucker & Lauder 2002)	<i>BdpD/BdDp</i>
<i>hmd^c</i>	Position de la bouche	Position des proies	(Gatz 1979)	<i>Hmd/HD</i>
<i>ep^c</i>	Position de l'œil	Préférence d'habitat, des valeurs hautes indiquent des espèces plutôt benthiques, les yeux des espèces pélagiques étant insérés plutôt latéralement	(Gatz 1979 ; Watson & Balon 1984)	<i>HeD/HD</i>
<i>ed^a</i>	Diamètre de l'œil	Relatif à l'importance de la vision pour l'acquisition de nourriture et également reliée à la taille des proies et à l'intensité lumineuse	(Evans 1950 ; Gatz 1979 ; Piet 1998 ; Dumay <i>et al.</i> 2004 ; Ingram & Shurin 2009)	<i>ED/SL</i>

Code	Définition	Signification écologique	Source	Calcul
<i>hl</i> ^a	Longueur de la tête	Taille relative des proies	(Gatz 1979)	HL/SL
<i>ujl</i> ^a	Longueur de la mâchoire supérieure	Taille relative des proies	(Dabrowski & Bardega 1984)	$UJawL/SL$

b. Signification écologique des traits

Les traits reportés dans la Table 6 et dans les tables suivantes sont classés des traits les plus liés à la locomotion aux traits les plus liés à la prise alimentaire. Les valeurs moyennes de traits sont reportées dans la Table 7 et les valeurs moyennes par espèce sont reportées dans la Table 8. Les valeurs de *cpd* (hauteur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps) supérieure à un indiquant un pédoncule caudal plus haut que le reste du corps correspondent à l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* (Linnée, 1758)) et la loche d'étang (*Misgurnus fossilis* (Linnée, 1758)). Les valeurs d'*ep* (position de l'œil) égales à 1 correspondent aux poissons plats.

Table 7: Moyenne, écart-type, gamme de valeurs et coefficient de variation des 13 traits morphologiques de la base. Ce sont des ratios sans unité.

	Moyenne	Écart type	Range	Coefficient de variation
<i>cf</i>	0,2078	0,0640	0,073 — 0,595	0,308
<i>cpl</i>	0,1959	0,0820	0,026 — 0,657	0,418
<i>cpl_bd</i>	1,0591	1,4832	0,130 — 11,24	1,401
<i>cpd</i>	0,4446	0,1293	0,169 — 1,175	0,291
<i>bd</i>	0,2313	0,0621	0,051 — 0,500	0,268
<i>pelfl</i>	0,1379	0,0452	0,001 — 0,270	0,327
<i>pfl</i>	0,1640	0,0398	0,032 — 0,314	0,243
<i>pf_pos</i>	0,7820	0,1021	0,302 — 0,966	0,131
<i>hmd</i>	0,4231	0,1181	0,080 — 0,820	0,279
<i>ep</i>	0,6214	0,1129	0,306 — 0,946	0,182
<i>ed</i>	0,0531	0,0206	0,006 — 0,136	0,387
<i>hl</i>	0,2416	0,0425	0,089 — 0,356	0,176
<i>ujl</i>	0,0650	0,0294	0,015 — 0,163	0,452

La variabilité intraspécifique est importante chez de nombreuses espèces de poissons (le brochet, la perche soleil, la perche, différents Salmonidae, etc.) et les implications peuvent être grandes notamment en écologie des communautés (Bolnick *et al.* 2011). La plasticité des espèces fait qu'elles

peuvent s'adapter à une condition environnementale suboptimale ou éviter d'entrer en compétition avec une espèce proche fonctionnellement (Bolnick *et al.* 2010)

Nous avons vérifié que la variabilité interspécifique était plus importante que la variabilité intraspécifique pour les différents traits pour nous assurer de leur fiabilité et de leur pertinence (Cilleros *et al.* 2016). Cette analyse a été faite sur les 45 espèces observées dans l'étude des effets de l'environnement et des pressions sur les processus d'assemblage (Table 9, page 44).

La grande majorité des espèces rencontrées en France a été décrite par des photos faites par l'équipe, sur le terrain, lors de pêches en lacs. Pour les espèces qui n'ont pas directement été échantillonnées et photographiées par l'équipe, des recherches d'images ont été faites et les mesures faites sur des individus provenant d'autres régions de France ou d'Europe voire d'autres continents pour les espèces exotiques. Concernant la couverture de la variabilité ontogénétique des espèces, on note que la base de données a été construite à partir de mesures effectuées sur des poissons adultes, stade de développement le plus représenté dans les captures aux filets. Des modifications morphologiques ont lieu au cours de l'ontogénie chez certaines espèces et notamment la perche commune, le brochet, le blackbass *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802), la lote de rivière *Lota lota* (Linnée, 1758) ou la truite fario (*Salmo trutta* Linnée, 1758) (Hjelm, Persson & Christensen 2000 ; Grey 2001 ; Amundsen *et al.* 2003 ; Zhao *et al.* 2014). La variabilité fonctionnelle due à l'ontogénie n'a pas pu être correctement considérée sauf sur la perche commune dont le nombre de photos a permis la constitution de deux groupes fonctionnels. On considère donc qu'un shift fonctionnel existe chez les perches autour de 130 mm.

Table 8 : Valeurs moyennes des traits pour les 51 espèces rencontrées dans les 152 lacs naturels européens et les 112 lac artificiels français. Les 13 traits rapportés sont *pfl* la longueur des nageoires pectorales, *pelpl* la longueur des nageoires pelviennes, *bd* la hauteur du corps, *cpd* la hauteur du pédoncule caudal, *cpl_bd* la longueur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps, *cpl* la longueur du pédoncule caudal par rapport à la longueur totale, *ed* le diamètre des yeux, *hl* la longueur de la tête et *ujl* la longueur de la mâchoire supérieure.

Nom latin	<i>cfl</i>	<i>cpl</i>	<i>pfl</i>	<i>pelpl</i>	<i>bd</i>	<i>cpd</i>	<i>cpl_bd</i>	<i>pf_pos</i>	<i>hmd</i>	<i>ep</i>	<i>ed</i>	<i>hl</i>	<i>ujl</i>
<i>Abramis brama</i>	0,28	0,13	0,20	0,15	0,31	0,38	0,44	0,83	0,32	0,58	0,05	0,22	0,04
<i>Alburnus alburnus</i>	0,26	0,22	0,22	0,13	0,24	0,45	0,93	0,86	0,55	0,54	0,08	0,23	0,05
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	0,24	0,20	0,18	0,12	0,23	0,43	0,88	0,86	0,46	0,55	0,07	0,22	0,05
<i>Ameiurus melas</i>	0,15	0,19	0,14	0,11	0,21	0,57	0,89	0,66	0,43	0,67	0,02	0,25	0,05
<i>Anguilla anguilla</i>	0,57	0,57	0,04	0	0,06	0,88	9,75	0,52	0,53	0,70	0,01	0,10	0,02
<i>Ballerus ballerus</i>	0,26	0,09	0,16	0,13	0,25	0,35	0,35	0,82	0,63	0,55	0,06	0,22	0,04
<i>Barbus barbus</i>	0,22	0,21	0,17	0,13	0,21	0,55	0,98	0,81	0,20	0,76	0,03	0,23	0,05
<i>Barbatula barbatula</i>	0,18	0,19	0,14	0,12	0,16	0,60	1,17	0,82	0,29	0,66	0,02	0,19	0,04
<i>Blicca bjoerkna</i>	0,29	0,13	0,20	0,15	0,31	0,39	0,44	0,83	0,26	0,59	0,07	0,22	0,05
<i>Carassius auratus</i>	0,32	0,15	0,18	0,21	0,33	0,48	0,46	0,85	0,38	0,64	0,05	0,27	0,06
<i>Carassius carassius</i>	0,25	0,17	0,17	0,17	0,35	0,50	0,48	0,85	0,39	0,56	0,05	0,23	0,05
<i>Carassius gibelio</i>	0,25	0,18	0,16	0,18	0,34	0,45	0,56	0,84	0,43	0,61	0,05	0,25	0,06
<i>Chondrostoma nasus</i>	0,23	0,19	0,16	0,12	0,20	0,52	0,99	0,81	0,34	0,60	0,04	0,20	0,03
<i>Cobitis taenia</i>	0,13	0,13	0,11	0,11	0,12	0,67	1,09	0,70	0,08	0,82	0,03	0,17	0,03
<i>Coregonus albula</i>	0,19	0,15	0,15	0,13	0,17	0,41	0,89	0,90	0,64	0,63	0,05	0,22	0,07
<i>Coregonus autumnalis</i>	0,17	0,13	0,12	0,13	0,19	0,41	0,73	0,87	0,47	0,60	0,04	0,2	0,07
<i>Coregonus lavaretus</i>	0,20	0,14	0,15	0,14	0,18	0,43	0,76	0,88	0,40	0,61	0,04	0,17	0,04
<i>Cottus gobio</i>	0,19	0,17	0,27	0,20	0,23	0,32	0,75	0,67	0,40	0,81	0,04	0,28	0,09
<i>Cottus poecilopus</i>	0,20	0,15	0,24	0,21	0,21	0,45	0,72	0,63	0,39	0,83	0,05	0,27	0,09
<i>Cyprinus carpio</i>	0,23	0,17	0,17	0,15	0,28	0,47	0,63	0,87	0,31	0,69	0,04	0,25	0,06
<i>Esox lucius</i>	0,15	0,13	0,11	0,11	0,15	0,44	0,85	0,94	0,49	0,80	0,03	0,29	0,13
<i>Gambusia affinis</i>	0,21	0,38	0,19	0,08	0,22	0,65	1,78	0,62	0,65	0,58	0,08	0,25	0,05
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,14	0,15	0,17	0,13	0,23	0,21	0,66	0,64	0,47	0,62	0,08	0,29	0,08

Nom latin	<i>cfl</i>	<i>cpl</i>	<i>pfl</i>	<i>pelfl</i>	<i>bd</i>	<i>cpd</i>	<i>cpl_bd</i>	<i>pf_pos</i>	<i>hmd</i>	<i>ep</i>	<i>ed</i>	<i>hl</i>	<i>ujl</i>
<i>Gobio gobio</i>	0,22	0,21	0,19	0,14	0,20	0,47	1,05	0,84	0,19	0,77	0,06	0,25	0,05
<i>Gymnocephalus cernua</i>	0,17	0,21	0,18	0,16	0,24	0,35	0,87	0,67	0,28	0,77	0,06	0,27	0,06
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	0,22	0,17	0,19	0,14	0,27	0,40	0,61	0,81	0,63	0,42	0,04	0,26	0,05
<i>Lepomis gibbosus</i>	0,22	0,21	0,29	0,19	0,44	0,33	0,47	0,69	0,43	0,68	0,08	0,32	0,08
<i>Leuciscus burdigalensis</i>	0,23	0,19	0,17	0,14	0,23	0,46	0,82	0,82	0,36	0,61	0,05	0,23	0,06
<i>Leucaspius delineatus</i>	0,22	0,20	0,14	0,13	0,19	0,43	1,05	0,85	0,65	0,55	0,08	0,24	0,05
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0,21	0,21	0,17	0,14	0,21	0,47	0,99	0,83	0,23	0,56	0,05	0,21	0,04
<i>Lota lota</i>	0,09	0,11	0,13	0,09	0,15	0,30	0,77	0,66	0,38	0,75	0,02	0,18	0,06
<i>Micropterus salmoides</i>	0,17	0,23	0,15	0,13	0,31	0,42	0,77	0,72	0,55	0,76	0,04	0,32	0,15
<i>Misgurnus fossilis</i>	0,14	0,20	0,10	0,10	0,11	0,93	1,80	0,86	0,16	0,72	0,01	0,16	0,02
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0,12	0,19	0,10	0,09	0,21	0,48	0,93	0,88	0,43	0,60	0,04	0,21	0,10
<i>Osmerus eperlanus</i>	0,17	0,12	0,12	0,12	0,16	0,32	0,76	0,88	0,67	0,65	0,04	0,24	0,10
<i>Perca fluviatilis</i> – Adultes	0,18	0,19	0,17	0,19	0,3	0,31	0,64	0,71	0,43	0,68	0,05	0,28	0,09
<i>Perca fluviatilis</i> – Juvéniles	0,22	0,16	0,17	0,18	0,25	0,35	0,63	0,71	0,44	0,49	0,07	0,28	0,06
<i>Phoxinus phoxinus</i>	0,19	0,25	0,16	0,10	0,20	0,47	1,26	0,80	0,27	0,63	0,06	0,21	0,05
<i>Pseudorasbora parva</i>	0,23	0,22	0,16	0,13	0,22	0,59	1,01	0,88	0,49	0,54	0,06	0,21	0,03
<i>Rhodeus amarus</i>	0,22	0,25	0,16	0,10	0,28	0,39	0,89	0,83	0,32	0,51	0,09	0,22	0,05
<i>Rutilus rutilus</i>	0,26	0,18	0,16	0,15	0,24	0,40	0,75	0,85	0,43	0,57	0,07	0,22	0,05
<i>Salmo trutta fario</i>	0,16	0,17	0,15	0,10	0,19	0,51	0,89	0,85	0,43	0,69	0,04	0,24	0,12
<i>Salmo trutta lacustris</i>	0,16	0,17	0,15	0,10	0,19	0,52	0,89	0,85	0,43	0,68	0,04	0,24	0,12
<i>Salvelinus namaycush</i>	0,17	0,16	0,14	0,12	0,18	0,44	0,86	0,89	0,52	0,78	0,03	0,23	0,12
<i>Salvelinus umbla</i>	0,17	0,17	0,15	0,12	0,19	0,45	0,86	0,88	0,52	0,62	0,03	0,23	0,10
<i>Sander lucioperca</i>	0,17	0,24	0,15	0,15	0,20	0,47	1,20	0,67	0,43	0,73	0,04	0,28	0,12
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	0,23	0,18	0,17	0,15	0,29	0,39	0,64	0,84	0,56	0,58	0,05	0,20	0,04
<i>Silurus glanis</i>	0,09	0,03	0,10	0,05	0,20	0,21	0,15	0,63	0,67	0,64	0,01	0,19	0,04
<i>Squalius cephalus</i>	0,22	0,21	0,16	0,13	0,25	0,46	0,85	0,82	0,49	0,63	0,04	0,22	0,06
<i>Telestes souffia</i>	0,22	0,20	0,19	0,12	0,21	0,51	0,96	0,86	0,38	0,59	0,06	0,22	0,05

Nom latin	<i>cfl</i>	<i>cpl</i>	<i>pfl</i>	<i>pefl</i>	<i>bd</i>	<i>cpd</i>	<i>cpl_bd</i>	<i>pf_pos</i>	<i>hmd</i>	<i>ep</i>	<i>ed</i>	<i>hl</i>	<i>ujl</i>
<i>Thymallus thymallus</i>	0,16	0,16	0,13	0,13	0,20	0,40	0,81	0,83	0,33	0,67	0,04	0,20	0,06
<i>Tinca tinca</i>	0,20	0,19	0,16	0,15	0,26	0,62	0,74	0,90	0,34	0,72	0,04	0,23	0,05

II.4.2.3. Indices de diversité fonctionnelle

a. Les indices de structure fonctionnelle

La richesse (FRic), l'équitabilité (FEve) et la divergence (FDiv) fonctionnelles (Mason *et al.* 2005 ; Villéger *et al.* 2008) ont été calculées pour décrire les communautés lacustres. La richesse correspond au volume d'une enveloppe convexe contenant toutes les espèces de la communauté (Cornwell *et al.* 2006). Tout comme l'équitabilité taxonomique mesure la régularité de la distribution des abondances des espèces, l'équitabilité fonctionnelle mesure la régularité de la répartition des abondances des espèces dans un espace fonctionnel multidimensionnel (Villéger *et al.* 2008) (Figure 6). La divergence est un indice multidimensionnel qui mesure la proportion de l'abondance totale portée par les espèces ayant les positions les plus extrêmes dans l'espace fonctionnel (on les retrouve sur les arrêtes de l'enveloppe convexe) (Villéger *et al.* 2008) (Figure 6).

FEve est calculée par la formule suivante :

$$FEve = \frac{\sum_{e \in E} \min \left[\frac{\text{dist}(e)/(A_e/A)}{\sum_{e' \in E} \text{dist}(e')/(A_{e'}/A)}, S_c - 1 \right] - \frac{1}{S_c - 1}}{1 - \frac{1}{S_c - 1}}$$

A est l'abondance totale de la communauté et S_c le nombre d'espèces. Pour chaque lien e entre deux espèces dans l'arbre de plus courte distance, A_e est la somme des abondances des deux espèces.

FDiv est calculée par la formule suivante :

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}}$$

dans laquelle

$$\Delta d = \sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A} (dG_s - \overline{dG}) \text{ et}$$

$$\Delta|d| = \sum_{s \in S_c} (A_s/A) |dG_s - \overline{dG}|.$$

dG_s étant la distance entre les espèces s et le centre de gravité de l'enveloppe (coordonnées $G_t = (1/|V|) \sum_{s \in V} X_{ts}$) et

\overline{dG} étant la valeur moyenne de dG_s sur toutes les espèces présentes.

La spécialisation fonctionnelle (FSpe) constitue un autre pan de la diversité fonctionnelle et décrit la distance moyenne des espèces au barycentre fonctionnel de la communauté (Mouillot *et al.* 2013).

La richesse unidimensionnelle (FRi_s) est un indice mesurant le *range* exprimé par la communauté sur chaque trait en considérant la variabilité intraspécifique des espèces (Schleuter *et al.* 2010). Les espèces ne sont donc pas seulement des points sur un axe mais ont une distribution. La moyenne des

valeurs de FRI_s sur les différents traits ou axes (d'ACP par exemple) fonctionnels est ensuite incluse dans les analyses (Figure 6). FRI_s est calculée par la formule suivante :

$$FRI_s = \frac{\int \max_{s \in S_c} [\mathbf{1}_{st}(x)] dx}{\int \max_{s \in U_s S_c} [\mathbf{1}_{st}(x)] dx}$$

où $\mathbf{1}_{st}(x)$ est égal à 1 si x est entre min et max.

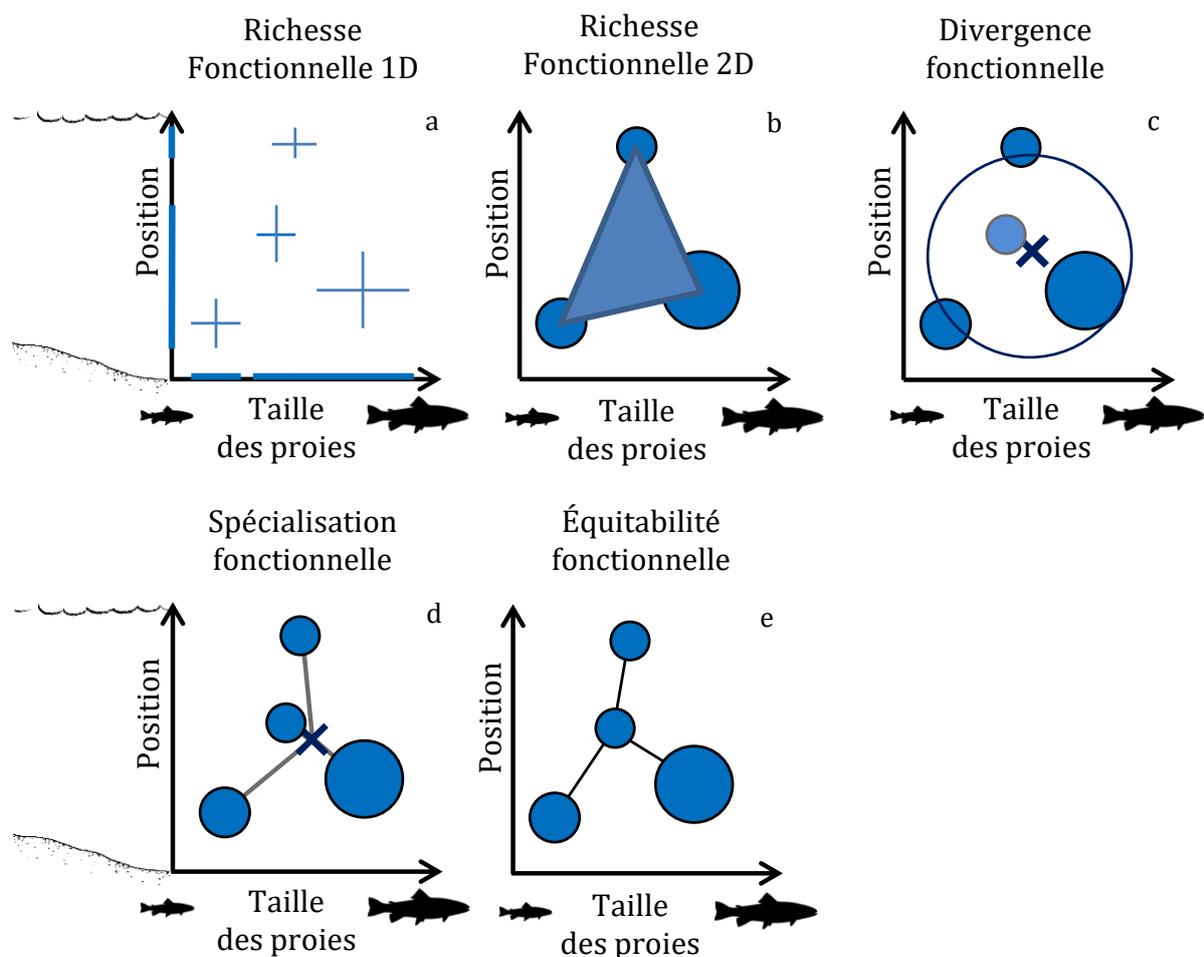


Figure 6 : Représentation schématique des métriques de diversité fonctionnelle FRI_s , $FRic$, $FDiv$, FSp et $FEve$.

b. CWM

Le trait moyen de la communauté (CWM ou *Community Weighted Mean*) correspond à la valeur moyenne d'un trait pondérée par les abondances des espèces d'une communauté.

c. Le chevauchement de trait

Tout comme FRI_s , le chevauchement de trait ou *trait overlap* repose sur la diversité intraspécifique : les espèces ne sont pas représentées par une simple valeur moyenne de trait mais par

une distribution basée sur la valeur moyenne et l'écart-type mesurés. Il s'agit d'une version unidimensionnelle du chevauchement de niche (*niche overlap* (Mouillot *et al.* 2005 ; Mason *et al.* 2008b a). Au sein d'une communauté et pour un trait donné, on calcule la moyenne des valeurs de chevauchement de trait calculé entre chaque couple d'espèces présentes. Cet outil est particulièrement puissant dans le cas où des individus de chaque espèce et de chaque communauté sont mesurés.

d. Diversité fonctionnelle calculée sur dendrogramme

Pour étudier la vulnérabilité des communautés lacustres, de rivières et d'estuaires, la diversité fonctionnelle a été mesurée par un dendrogramme calculé à l'aide de la méthode de *clustering* UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*). Cette méthode, bien qu'ayant des limites (Maire *et al.* 2015) a l'avantage de ne pas imposer de seuil minimal de richesse spécifique et d'être représentative des distances fonctionnelles entre espèces (Mouchet *et al.* 2008).

e. Traits indépendants ou regroupés dans un indice ?

La diversité fonctionnelle calculée sur dendrogramme peut être appliquée à un trait indépendant ou à plusieurs traits à la fois (Trisos, Petchey & Tobias 2014). Certains indices sont uniquement multidimensionnels (FRic et FDiv par exemple) et d'autres sont unidimensionnels (FRi_s) (Schleuter *et al.* 2010). Les indices multidimensionnels sont plus simples à interpréter et plus intégrateurs mais potentiellement moins sensibles. Si tous les traits ne répondent pas dans la même direction par exemple, ils peuvent induire en erreur en simplifiant l'information (Trisos *et al.* 2014 ; Maire *et al.* 2015 ; Tsianou & Kallimanis 2016). Dans le cadre de cette thèse, les deux types d'indices ont été utilisés dans les études caractérisant la structure des communautés en réponse aux gradients environnementaux mais l'étude des processus d'assemblage repose sur des indices unidimensionnels.

f. Combien de dimensions ?

Parmi les indices multidimensionnels, FRic et FDiv dépendent du calcul d'une enveloppe convexe dans un espace à n dimensions dont le calcul nécessite au moins $n+1$ espèces. Il a été montré que le nombre de traits inclus dans les analyses était un paramètre déterminant de leur efficacité (Maire *et al.* 2015). Un compromis doit donc être trouvé pour maximiser la variance contenue dans les traits sélectionnés et minimiser le nombre de communautés exclues parce qu'elles ne contiennent pas suffisamment d'espèces. Ce compromis nous a conduits à utiliser une ACP résumant la variabilité des treize traits morphologiques (Lepš *et al.* 2006). Le pouvoir explicatif de cette ACP nous a permis de sélectionner quatre axes d'ACP utilisés comme traits et donc d'exclure seulement les communautés ayant moins de cinq espèces.

Table 9 : Variabilité intra et interspécifique des 43 espèces du jeu de données européen. La variabilité interspécifique pour chaque trait est rapportée en dernière ligne et les valeurs de variabilité intraspécifique supérieures à la variabilité interspécifique sont écrites en gras.

Espèce	<i>pfl</i>	<i>pf_pos</i>	<i>pelfl</i>	<i>bd</i>	<i>cf</i>	<i>cpd</i>	<i>cpl_bd</i>	<i>cpl</i>	<i>ep</i>	<i>ed</i>	<i>hl</i>	<i>ujl</i>	<i>hmd</i>	nbp
<i>Abramis brama</i>	8,5e-5	3,2e-4	2,0e-4	2,6e-4	7,0e-4	2,0e-4	9,8e-4	9,3e-5	4,0e-4	6,0e-5	8,2e-5	2,6e-5	5,0e-3	10
<i>Alburnus alburnus</i>	6,6e-4	1,4e-3	1,5e-4	1,0e-3	1,6e-4	5,3e-4	1,4e-2	5,9e-4	1,1e-3	5,2e-5	2,0e-4	2,8e-5	1,9e-3	25
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	9,1e-5	2,3e-4	2,1e-4	1,3e-4	1,7e-4	2,0e-4	4,1e-3	1,8e-4	5,8e-4	2,2e-5	5,2e-5	4,0e-5	1,7e-3	15
<i>Ameiurus melas</i>	6,4e-5	1,8e-3	2,0e-4	3,5e-4	1,4e-4	3,4e-3	7,6e-3	3,6e-5	6,9e-3	8,6e-6	1,8e-4	6,5e-5	4,8e-3	13
<i>Anguilla anguilla</i>	2,4e-5	1,4e-2	0	4,5e-5	1,9e-2	1,5e-2	6,3e-1	1,2e-3	3,4e-3	5,0e-6	5,4e-5	1,9e-5	1,2e-2	20
<i>Ballerus ballerus</i>	8,9e-7	9,4e-5	6,3e-5	4,8e-7	1,5e-3	4,9e-4	1,1e-3	6,4e-5	2,8e-3	5,4e-6	1,2e-5	1,4e-5	7,0e-3	2
<i>Barbus barbus</i>	1,0e-4	7,5e-4	9,0e-5	5,2e-5	1,9e-4	4,6e-4	1,5e-3	4,1e-5	1,8e-3	5,4e-6	1,8e-4	5,3e-5	2,1e-3	10
<i>Barbus brachycephalus</i>	2,1e-4	1,3e-4	2,3e-4	2,3e-4	2,4e-4	3,4e-3	2,3e-2	2,7e-4	3,1e-3	7,5e-6	2,8e-4	1,8e-5	1,1e-3	4
<i>Blicca bjoerkna</i>	3,1e-4	8,4e-4	3,2e-4	1,9e-4	4,7e-4	8,7e-4	9,6e-4	9,8e-5	1,3e-3	3,1e-5	2,3e-4	3,6e-5	2,3e-3	10
<i>Carassius carassius</i>	1,4e-4	2,2e-4	2,5e-4	2,2e-4	3,1e-4	3,7e-4	8,2e-3	1,1e-3	7,6e-4	2,3e-5	1,8e-4	4,6e-5	9,5e-4	10
<i>Cobitis taenia</i>	9,8e-4	1,3e-2	9,2e-5	1,4e-4	1,4e-4	1,3e-3	4,2e-2	2,3e-4	1,4e-3	1,5e-5	2,0e-4	7,7e-6	2,5e-3	5
<i>Coregonus albula</i>	1,1e-4	1,5e-4	2,3e-4	2,7e-4	3,0e-4	5,9e-4	3,0e-2	2,3e-4	2,2e-3	6,1e-5	2,1e-5	2,8e-6	2,1e-3	4
<i>Coregonus autumnalis</i>	9,4e-5	2,0e-3	9,7e-5	6,6e-5	3,1e-4	2,2e-4	3,4e-3	7,5e-5	1,4e-3	7,4e-5	4,8e-4	7,1e-5	1,8e-3	4
<i>Coregonus lavaretus</i>	3,2e-4	7,2e-4	7,5e-5	1,1e-4	5,6e-4	4,4e-4	1,3e-2	4,1e-4	2,7e-3	3,1e-5	4,2e-4	5,4e-5	5,8e-3	28
<i>Cottus gobio</i>	4,7e-4	5,8e-3	NA	7,8e-4	2,3e-4	8,2e-4	2,0e-2	1,9e-4	4,5e-3	2,6e-5	2,5e-4	5,6e-4	4,5e-3	6
<i>Cottus poecilopus</i>	3,3e-4	7,6e-3	1,1e-3	3,1e-4	6,8e-4	5,7e-3	2,5e-3	2,5e-4	5,9e-4	6,0e-5	9,7e-4	1,9e-4	2,2e-3	5
<i>Cyprinus carpio</i>	2,7e-4	1,5e-3	2,9e-4	5,2e-4	6,5e-4	9,6e-4	5,2e-3	2,6e-4	3,5e-3	9,9e-5	1,3e-3	1,8e-4	2,2e-3	18
<i>Esox lucius</i>	1,4e-4	5,7e-4	8,6e-5	2,3e-4	3,2e-4	1,4e-3	1,3e-2	9,9e-5	4,5e-3	6,3e-5	5,6e-4	2,0e-4	1,5e-2	11
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	1,1e-4	2,2e-3	1,0e-3	1,5e-4	1,9e-4	1,3e-3	1,2e-2	4,1e-4	1,9e-3	5,0e-5	8,7e-4	1,8e-4	6,6e-3	7
<i>Gobio gobio</i>	3,8e-4	1,5e-3	1,0e-4	2,8e-4	5,0e-4	9,0e-4	9,8e-3	4,2e-4	1,9e-3	7,2e-5	4,2e-4	5,8e-5	1,6e-3	24
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	4,0e-4	2,2e-3	6,6e-4	2,0e-4	5,5e-4	7,5e-4	7,2e-3	3,1e-4	1,9e-3	6,2e-5	3,4e-4	2,1e-4	7,8e-3	22
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	2,0e-4	4,6e-4	3,0e-4	7,5e-5	4,4e-4	4,3e-4	2,1e-3	1,5e-4	4,9e-3	1,1e-4	1,3e-4	3,9e-5	6,3e-3	5
<i>Leucaspius delineatus</i>	1,7e-4	1,2e-3	4,7e-5	2,9e-5	1,6e-4	2,4e-3	5,4e-3	1,3e-4	6,9e-3	3,8e-5	1,6e-4	1,1e-5	1,1e-2	5
<i>Leuciscus leuciscus</i>	3,7e-4	2,4e-3	4,5e-5	3,7e-5	3,3e-4	5,0e-4	3,3e-3	8,6e-5	3,7e-3	1,9e-4	6,3e-4	1,3e-4	2,1e-3	5
<i>Lota lota</i>	8,1e-5	3,0e-3	7,1e-5	9,2e-5	6,2e-5	1,7e-3	7,6e-3	3,7e-5	8,7e-3	1,5e-5	4,6e-5	1,1e-4	1,7e-3	10
<i>Misgurnus fossilis</i>	6,7e-4	2,6e-3	2,9e-4	3,6e-5	2,9e-4	1,3e-2	7,9e-3	2,3e-4	3,1e-3	5,6e-6	3,7e-4	1,6e-5	2,2e-3	5

Espèce	<i>pfl</i>	<i>pf_pos</i>	<i>pelfl</i>	<i>bd</i>	<i>cf</i>	<i>cpd</i>	<i>cpl_bd</i>	<i>cpl</i>	<i>ep</i>	<i>ed</i>	<i>hl</i>	<i>ujl</i>	<i>hmd</i>	nbp
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	4,6e-4	2,5e-4	2,9e-4	1,2e-4	3,4e-4	4,1e-4	6,1e-3	2,0e-4	2,2e-3	5,3e-5	8,7e-5	4,8e-5	2,4e-3	18
<i>Osmerus eperlanus</i>	1,8e-4	2,6e-4	2,6e-5	1,7e-4	4,8e-4	6,3e-4	8,4e-3	2,5e-4	3,9e-3	1,3e-5	2,3e-4	6,0e-5	1,9e-3	5
<i>Perca fluviatilis (Adultes)</i>	2,3e-4	1,2e-2	7,0e-5	2,3e-4	4,1e-4	5,7e-4	1,0e-2	5,7e-4	2,3e-3	6,1e-5	2,0e-4	1,8e-4	3,0e-3	10
<i>Perca fluviatilis (Juvéniles)</i>	5,6e-4	2,0e-2	6,8e-4	3,9e-4	2,8e-4	4,9e-3	2,0e-2	4,3e-4	6,3e-2	4,8e-5	1,9e-4	1,6e-4	3,4e-3	10
<i>Phoxinus phoxinus</i>	1,3e-4	2,0e-3	1,6e-4	2,8e-4	1,9e-4	2,5e-3	2,2e-2	2,1e-4	1,8e-3	4,8e-5	2,2e-4	4,1e-5	1,2e-3	31
<i>Rhodeus amarus</i>	7,4e-5	9,9e-4	1,9e-4	1,3e-4	6,6e-4	4,6e-4	3,2e-3	2,1e-4	2,1e-3	3,3e-5	9,7e-5	4,2e-5	1,1e-3	23
<i>Rutilus rutilus</i>	1,7e-4	8,9e-4	2,8e-4	1,9e-4	4,1e-4	3,3e-4	5,6e-3	1,5e-4	2,0e-3	4,6e-5	1,7e-4	4,2e-5	5,5e-3	22
<i>Salmo trutta</i>	4,0e-4	5,6e-3	2,0e-4	1,7e-4	3,8e-4	1,7e-3	1,1e-2	1,6e-4	2,6e-3	5,0e-5	4,1e-4	2,0e-4	2,5e-3	5
<i>Salmo trutta lacustris</i>	4,1e-4	5,4e-3	1,9e-4	1,8e-4	3,5e-4	1,7e-3	1,1e-2	1,6e-4	2,2e-3	4,5e-5	4,1e-4	2,1e-4	2,6e-3	3
<i>Salvelinus namaycush</i>	6,5e-4	2,3e-3	4,1e-4	2,2e-4	1,4e-3	3,5e-3	2,3e-3	1,2e-4	1,1e-3	2,5e-5	1,6e-4	1,0e-4	2,5e-3	10
<i>Salvelinus umbla</i>	8,0e-6	7,3e-3	2,1e-4	4,7e-5	2,3e-4	5,7e-4	1,1e-2	2,5e-4	1,3e-2	4,8e-5	3,6e-5	5,8e-4	3,1e-3	15
<i>Sander lucioperca</i>	8,3e-5	1,5e-2	3,1e-4	3,6e-4	3,1e-4	8,0e-4	9,9e-3	1,1e-4	1,5e-3	5,6e-6	9,7e-5	8,3e-5	7,1e-4	9
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	2,1e-4	8,8e-4	2,0e-4	8,4e-4	9,5e-4	4,1e-4	5,2e-3	2,8e-4	2,9e-3	1,0e-4	3,3e-4	2,9e-5	3,3e-3	22
<i>Silurus glanis</i>	1,9e-4	8,6e-3	1,5e-4	1,7e-3	6,7e-5	2,4e-3	5,8e-4	7,7e-6	1,5e-2	2,7e-6	1,5e-4	5,2e-5	2,1e-3	12
<i>Squalius cephalus</i>	1,4e-4	8,1e-4	2,3e-4	3,3e-4	4,6e-4	1,0e-3	4,2e-3	2,0e-4	3,1e-3	8,6e-5	2,7e-4	2,6e-5	3,6e-3	5
<i>Leuciscus souffia</i>	1,7e-4	5,9e-4	1,9e-4	1,6e-4	1,7e-4	7,1e-4	3,3e-2	1,1e-3	9,7e-4	4,7e-5	1,2e-4	2,7e-5	4,0e-3	115
<i>Tinca tinca</i>	2,2e-4	1,0e-3	1,7e-3	6,3e-4	6,3e-4	1,2e-3	4,4e-3	4,2e-4	1,1e-3	2,9e-5	2,0e-4	1,1e-5	2,4e-3	13
Variabilité intraspécifique	1,4e-3	1,4e-2	2,1e-3	2,9e-3	5,6e-3	1,7e-2	2,60	6,5e-3	2,3e-2	4,2e-4	1,7e-3	7,7e-4	1,3e-2	
Coefficient de variation	0,24	0,15	0,34	0,24	0,36	0,29	1,49	0,43	0,25	0,39	0,17	0,43	0,28	

g. ACP sur les traits

L'ACP utilisée dans le cadre de cette thèse était centrée et standardisée pour prendre en compte les *ranges* différents des traits inclus. Pour que la surreprésentation des espèces les plus photographiées n'écrase pas les espèces peu photographiées, des poids ont été affectés à chaque mesure : toutes les espèces ont le même poids et pour chaque espèce, ce poids est divisé équitablement entre chaque mesure. Grâce à cette méthode, les espèces sont placées dans un espace fonctionnel résumé par les axes d'ACP (Figure 7, page 49). Tous les traits étaient inclus et avaient la même importance.

h. Importance de la pondération par l'abondance

Dans le cadre de cette thèse, certaines des métriques utilisées ne sont pas pondérées par l'abondance des espèces S, FRi_s, FRic, FSpe, TO et FD_{UPGMA} alors que les métriques H' et J', FEve, FDiv et CWM le sont. Lorsque des métriques semblables sont comparées mais que seules certaines sont pondérées par l'abondance, il a été montré que la pondération apporte des informations et une précision appréciables (Janeček *et al.* 2013 ; Gagic *et al.* 2015).

i. Analyse de robustesse des indices de diversité fonctionnelle

Une analyse de robustesse a été menée pour vérifier la stabilité des axes d'ACP et des indices de diversité fonctionnelle selon le nombre de traits inclus. On a fait varier le nombre de traits inclus dans l'ACP de 13 à 6 avant de calculer les indices FRi_s, FEve et FDiv. Les résultats montrent que la richesse et la divergence sont très robustes et que l'équitabilité a une robustesse plus faible mais acceptable (Sagouis *et al.* 2017).

Table 10 : Corrélations entre les indices de diversité calculés sur les 112 communautés observées et les valeurs calculées sur un nombre réduit de traits fonctionnels. Pour chaque valeur observée, 999 tirages aléatoires d'un sous échantillon de trait ont été faits, les 112 valeurs d'indices comparées et un indice de corrélation calculé (moyenne ± écart-type).

	FRi _s	FEve	FDiv
12 trait	0,95 ± 0,02	0,80 ± 0,10	0,95 ± 0,03
11 traits	0,92 ± 0,03	0,69 ± 0,12	0,90 ± 0,04
10 traits	0,90 ± 0,04	0,62 ± 0,13	0,85 ± 0,07
9 traits	0,89 ± 0,04	0,55 ± 0,14	0,81 ± 0,08
8 traits	0,87 ± 0,05	0,51 ± 0,14	0,76 ± 0,12
7 traits	0,86 ± 0,06	0,46 ± 0,13	0,70 ± 0,14
6 traits	0,85 ± 0,06	0,44 ± 0,12	0,65 ± 0,16

II.5. Simulation et analyse de données

II.5.1. Sélection des données utilisées

II.5.1.1. Sélection des sites utilisés

L'ensemble des communautés de poissons lacustres utilisées dans le cadre de cette thèse ont été échantillonnées selon le même protocole et les écosystèmes ont été décrits par les mêmes variables environnementales à chaque fois qu'elles étaient disponibles. Le manque de données décrivant les paramètres environnementaux, principalement les pressions (altérations hydromorphologiques ou espèces non-natives), est pourtant la cause majeure d'exclusion de communautés du jeu de données. Selon la disponibilité des paramètres environnementaux d'intérêt, le jeu de données est donc plus ou moins large (Table 12). Dans l'analyse des effets de l'échelle sur les processus d'assemblage, les lacs irlandais, seuls lacs à ne pas être sur le continent européen, sont exclus des analyses car leurs communautés sont spatialement déconnectées des autres et la dispersion d'espèce est exceptionnelle.

II.5.1.2. Sélection des variables environnementales

Les variables environnementales ayant un pouvoir explicatif sur les communautés de poissons ou sur les processus d'assemblage sont nombreuses mais toutes ne peuvent pas être incluses dans les modèles. Pour garder des modèles bien interprétables et parcimonieux, il est nécessaire de limiter le nombre de paramètres aux plus pertinents. La corrélation entre variables explicative doit aussi être évitée et a été un critère important de sélection de variables. C'est particulièrement le cas entre la surface du lac et sa profondeur, la surface du lac et celle du bassin versant, la température moyenne et la latitude ou la moyenne et l'amplitude de température. D'autres corrélations étaient liées aux jeux de données comme l'amplitude de température et la longitude qui, à l'échelle européenne, sont liées à la répartition des lacs d'un climat océanique vers un climat continental de la France vers l'Estonie.

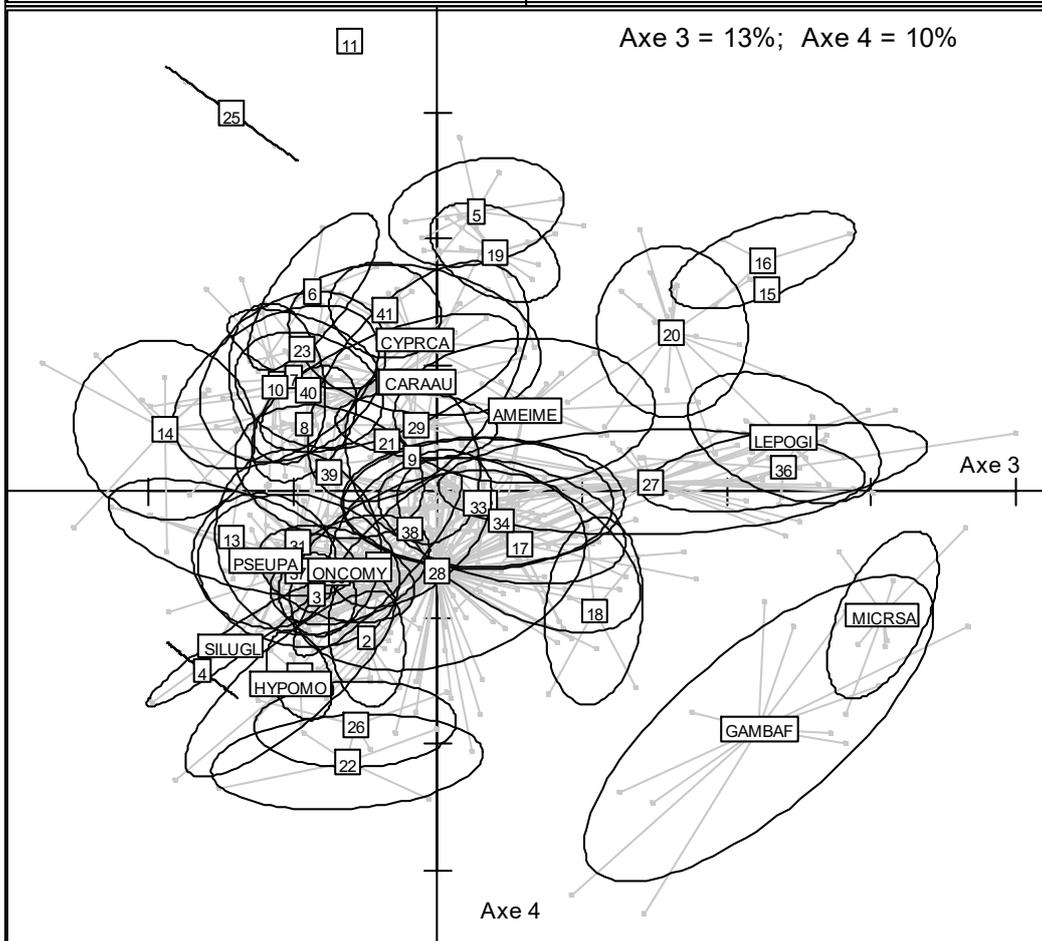
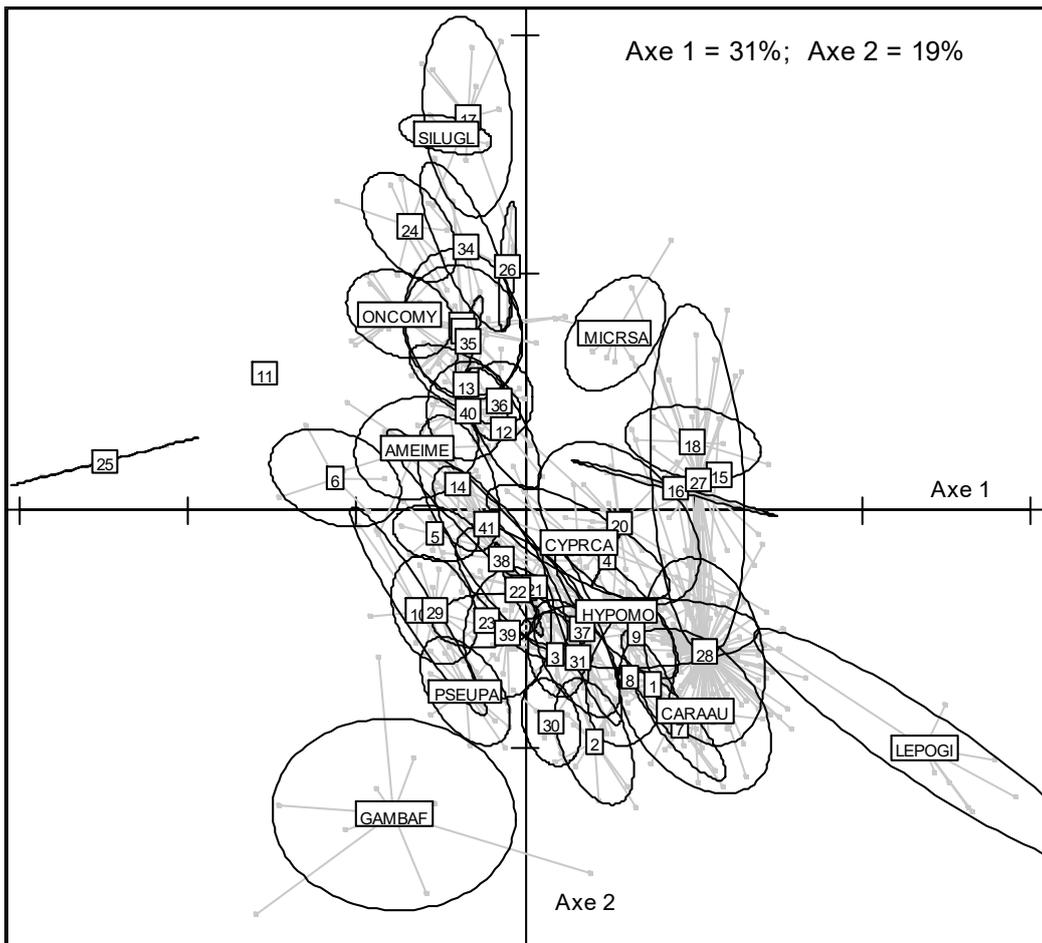


Figure 7 : Distribution sur les quatre premiers axes de l'ACP des individus mesurés pour les 51 espèces utilisées dans les analyses de cette thèse. Les espèces exotiques sont le poisson chat *Ameiurus melas* (Rafinesque, 1820) (AMEIME), la carpe commune *Cyprinus carpio* (CYPRCA), la gambusie *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853) (GAMBAF), la carpe argentée *Hypthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) (HYPOMO), la perche soleil *Lepomis gibbosus* (LEPOGI), le black bass *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) (MICRSA), la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) (ONCOMY) et *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) (PSEUPA). Les codes des espèces numérotées sont indiqués dans la Table 4. Les groupes 35 et 36 correspondent respectivement aux groupes Perches adultes et Perches juvéniles. Pour des raisons de clarté, les mesures correspondant à l'anguille européenne *Anguilla anguilla* (Linnée, 1758) ne sont pas représentées car elles sont très éloignées du reste des espèces mais elles ont été incluses dans les analyses.

II.5.2. Analyses statistiques

II.5.2.1. Objectif 1 – caractérisation des réponses des communautés à l'environnement, aux pressions et à leurs interactions

a. Revue de la littérature caractérisant les effets d'interactions de pressions

Les résultats de la revue de la littérature ont été analysés de façon descriptive pour mettre en lumière i) le nombre de variables habituellement incluses dans les analyses d'interactions et ii) les associations de pressions les plus étudiées.

b. Effets des gradients environnementaux sur les guildes fonctionnelles

Pour ce test des relations entre paramètres environnementaux et communautés de poissons des réservoirs, des métriques basées sur les guildes fonctionnelles ont été utilisées. Les nombreuses métriques initialement prises en compte ont été triées par plusieurs filtres. Elles ont toutes été testées dans des modèles de régression linéaire multiple contenant les variables environnementales et de pressions. Chaque modèle a été simplifié par une méthode *stepwise*. Le premier filtre excluait les métriques dont le modèle avait un R^2 inférieur à 0,3 et dont moins de 10% de la variance étaient expliqués par les pressions. Un second filtre assurait que les métriques sélectionnées n'étaient pas redondantes en excluant une métrique à chaque fois qu'une combinaison avait un coefficient de corrélation > 0.8 . Un troisième filtre sélectionnait les métriques qui avaient un coefficient de corrélation avec les pressions supérieur à 0,4.

Un modèle statistique permet d'analyser les effets sur une variable réponse d'un ensemble de variables explicatives. Une sélection *a priori* d'un sous-ensemble de variables peut ne représenter qu'une partie de l'explication et être biaisé. Un choix *a posteriori* des variables les plus explicatives dans un modèle complet peut se faire de différentes façons (Crawley 2012). Ces méthodes ont pour objectifs de simplifier un modèle pour obtenir le modèle le plus simple tout en gardant les variables répondant à un critère, leur significativité le plus souvent. Plusieurs méthodes de sélection pas à pas (*stepwise selection*) ont été particulièrement répandues et sont maintenant décriées (Whittingham *et al.* 2006). Leurs trois principaux défauts sont qu'elles conduisent souvent à une estimation faussée des paramètres estimés, qu'elles n'utilisent pas toutes les mêmes algorithmes et critères, et ne sont donc pas toujours comparables et enfin, elles mènent à la sélection d'un seul meilleur modèle (Whittingham *et al.* 2006). Dans de

nombreux cas, plusieurs modèles aussi bons que le modèle sélectionné par *stepwise* auraient dû être conservés et analysés. Face aux critiques faites à la sélection de variables sur leur significativité, la sélection de modèle sur AIC a été développée et est de plus en plus utilisée (Johnson & Omland 2004 ; Burnham, Anderson & Huyvaert 2010). Dans ce cadre, plusieurs modèles possibles voire même tous les modèles possibles sont gardés mais les modèles sont comparés les uns aux autres à l'aide du $\Delta AICc$ et des poids d'AIC.

Dans le cadre de cette thèse, comment souvent dans la littérature (Johnson & Omland 2004), la significativité des variables n'est pas testée. L'importance des variables est donnée par leur *t value*, les valeurs les plus fortes (en valeur absolue) étant les plus importantes dans le modèle. Les *t-values* comprises entre -2 et 2 peuvent être considérées non significatives avec un α de 0,05.

c. Effets des interactions de pressions sur les métriques associées aux traits d'histoire de vie

Pour analyser les effets de paramètres environnementaux et de pressions et le poids relatif de leurs interactions sur les communautés de poissons des lacs, des rivières et des estuaires, nous avons également utilisé des forêts d'arbres décisionnels. Cette méthode repose sur l'application d'arbres de classification ou de régression tels que les CART au jeu de données mais en introduisant différents types de randomisation à différentes étapes de la méthode (Breiman 2001). Dans le cadre de cette étude, 2500 arbres de régression étaient construits sur des sous-ensembles aléatoires du jeu de données (avec remise). Un second niveau d'aléatoire était introduit lors de la construction de chaque arbre : cinq des huit variables étaient sélectionnées aléatoirement et testées à chaque nœud. Ces variables étaient des variables climatiques (température moyenne et amplitude de température) regroupées dans un axe d'ACP, des variables biogéographiques (latitude, longitude, altitude) résumées dans deux axes d'ACP et des variables de taille de l'écosystème (profondeur maximale, surfaces du lac et du bassin versant) résumées dans deux axes d'ACP.

Les forêts d'arbres décisionnels sont particulièrement utiles lorsqu'il y a beaucoup de variables explicatives et la réponse de la variable à expliquer est complexe (Prasad, Iverson & Liaw 2006). En plus de ces avantages, cette méthode permet de calculer l'importance de chaque variable et d'analyser les interactions. L'importance est approximée par la hauteur moyenne des variables dans l'arbre : plus elles interviennent tôt dans la procédure de la classification, plus elles ont d'importance dans l'explication de la variable. Les interactions sont analysées à l'aide d'une méthode complémentaire qui compare l'importance des variables lorsqu'elles sont indépendantes ou lorsqu'elles sont combinées.

d. Effets des gradients environnementaux et d'une interaction de pressions sur les indices de diversité taxonomiques et fonctionnels

Cette étape avait pour objectifs de caractériser les réponses des communautés aux paramètres environnementaux et aux interactions de pressions, et de comparer la sensibilité des indices de diversité taxonomique et fonctionnelle. Pour cela, les communautés ont été caractérisées à l'aide de la richesse, diversité et équitabilité taxonomiques et à l'aide de la richesse, la divergence et l'équitabilité

fonctionnelle. Les métriques fonctionnelles ont été calculées sur des traits morphologiques. Les réponses aux gradients environnementaux de ces communautés ont ensuite été testées dans cinq modèles correspondant à des hypothèses différentes (Table 11). Ces hypothèses testent le rôle des conditions environnementales sur les indices de diversité : est-ce la biogéographie, les conditions abiotiques du lac, les perturbations ou bien l'interaction entre les perturbations qui ont le plus grand rôle structurant ? Les modèles correspondant ont été comparés par AICc ce qui renseigne sur la pertinence des hypothèses associées. Pour limiter les effets de l'autocorrélation spatiale, la latitude et la longitude étaient incluses dans les régressions multiples (Table 13, page 56).

Table 11 : Structures des modèles emboîtés comparés dans le cadre de l'analyse des effets des paramètres environnementaux et des pressions sur les métriques taxonomiques et fonctionnelles des communautés de poissons des réservoirs français. %NN et TP correspondent respectivement à la proportion d'espèces non-natives et à la concentration en phosphore totale.

Modèles	Variables utilisées dans le modèle
<i>Biogéographie</i>	Latitude + Longitude
<i>Habitat</i>	<i>Biogéographie</i> + Altitude + Température moyenne + Amplitude de température + Profondeur maximale + Surface du Lac + Surface du sous bassin versant
<i>Eutrophisation</i>	<i>Habitat</i> + TP + TP ²
<i>Espèces non-natives</i>	<i>Habitat</i> + %NN
<i>Interaction de pressions</i>	<i>Habitat</i> + TP + TP ² + %NN + TP × %NN + TP ² × %NN

II.5.2.2. Objectif 2 – Processus d'assemblage des communautés des lacs, influences de l'environnement et effets d'échelle

a. Effets des gradients environnementaux et d'une interaction de pressions sur les processus d'assemblages

Pour répondre à cet objectif, un jeu de données comprenant 152 lacs naturels européens a été utilisé (Table 12). L'analyse des processus d'assemblage est généralement permise en comparant les communautés observées à des communautés simulées (Mason *et al.* 2008a ; Götzenberger *et al.* 2012). Ces communautés sont simulées selon différentes règles grâce à des modèles nuls qui font différentes hypothèses sur l'assemblage des espèces. Nous avons considéré que les espèces d'un bassin versant constituent un *pool* régional cohérent dont les écosystèmes sont connectés (Carstensen *et al.* 2013). Un modèle nul faisant des tirages pondérés par la probabilité d'occurrence dans le bassin versant a été implémenté (*rabw*). La probabilité d'occurrence correspondait à la proportion d'écosystèmes du *pool* dans lesquels l'espèce a été pêchée. Pour chaque communauté, les abondances observées localement étaient assignées aléatoirement aux espèces tirées dans le *pool* régional.

Les modèles nuls sont un outil fondamental d'analyse des règles d'assemblages parce qu'ils permettent de comparer des communautés observées à des communautés assemblées selon différentes

hypothèses (Cody & Diamond 1975). De nombreux modèles nuls répondant à des tests d'hypothèses variés ont déjà été implémentés (Gotelli & McCabe 2002). Hors du cadre de l'analyse des processus d'assemblage, les modèles nuls sont parfois utilisés pour comparer des communautés ayant des richesses spécifiques différentes. Grâce à un modèle nul, chaque communauté est comparée à des communautés simulées de même richesse taxonomique (Schleuter *et al.* 2012).

Pour les simulations de communautés, on se base sur les abondances observées des espèces. Soit une matrice avec $i = 1$ à L lignes et $j = 1$ à C colonnes. Chaque ligne correspond à un site et chaque colonne correspond à une espèce. Chaque entrée a_{ij} contient l'abondance de l'espèce j dans le site i . Soit S_j le nombre d'occurrences de l'espèce j dans tous les sites. Soit T_i le nombre d'espèces dans le site i . Soit N la somme des occurrences de toutes les espèces dans tous les sites du bassin. Le nombre de sites dans la matrice dépend du *pool* d'espèces impliquées dans le processus de simulation. Selon la question et l'échelle à laquelle on se situe, le *pool* d'espèce est continental, régional ou local. S'il est continental, toutes les communautés sont incluses dans la matrice, s'il est régional, chaque bassin versant est une matrice et enfin, à l'échelle locale, chaque site est une matrice.

Pour le modèle nul aléatoire pondéré par les occurrences (*rabw*), chaque espèce a une probabilité (Pa_{ij}) d'être tirée proportionnelle à sa fréquence : $Pa_{ij} = S_j/N$.

Pour les modèles nuls aléatoires non-pondérés (*rabc*, *rab* et *rabl*), chaque espèce du *pool* d'espèce a la même probabilité (Pa_{ij}) d'être tirée : $Pa_{ij} = 1/T_i$. Ces modèles nuls sélectionnaient les espèces pour chaque communauté simulée puis les abondances observées étaient affectées aléatoirement.

En général, les communautés observées et simulées sont caractérisées par différents indices de diversité et la différence entre valeur observée et valeurs simulées est standardisée par le calcul de la taille standardisée de l'effet (*Standard Effect Size*, SES).

$$\text{Standard Effect Size} = \frac{\text{Valeur observée} - \text{Moyenne des valeurs simulées}}{\text{Écart type des valeurs simulées}}$$

Les SES sont ensuite étudiées directement pour explorer l'importance relative des processus d'assemblage (filtrage environnemental et exclusion compétitive notamment) ou bien utilisés dans des analyses statistiques pour analyser les paramètres environnementaux ou biotiques les influençant (Schleuter *et al.* 2012).

Une fois les communautés simulées par le modèle nul, les indices trait moyen pondéré (*Community Weighted Mean*, CWM) et chevauchement de trait (*trait overlap* ; TO) ont été calculés sur neuf traits. On analyse ensuite les distributions de SES à l'échelle européenne. Lorsque la valeur observée de CWM est plus grande que les valeurs simulées, le trait observé est plus grand qu'attendu aléatoirement. Lorsque la valeur observée de TO est plus grande que les valeurs simulées, la communauté est plus convergente qu'attendu aléatoirement. Au contraire, si la valeur observée de TO est plus petite que les valeurs simulées, la communauté est plus divergente qu'attendu aléatoirement. Ensuite, on a souhaité analyser l'influence des paramètres environnementaux sur les processus d'assemblage et il n'y avait pas

d'hypothèse *a priori* forte. La distribution des SES de chaque métrique fonctionnelle a donc été testée face au set complet de variables environnementales et un algorithme a comparé tous les modèles possibles basés sur ce set de variables environnementales (Table 12, page 55). Le package MuMIn a été utilisé pour cette procédure et a classé les modèles possibles selon leur AICc (Bartoń 2016).

b. Influence de l'échelle sur la caractérisation des processus d'assemblage

Suite à l'analyse des processus d'assemblage agissant entre le *pool* régional et la communauté locale, et de l'influence des paramètres environnementaux sur ces processus, on s'est interrogé sur les effets d'échelle. On a comparé l'importance relative des processus d'assemblage à trois échelles dans 142 lacs et on a comparé le rôle respectif des paramètres environnementaux à ces trois échelles. Pour cela, trois modèles nuls simples ont été utilisés, ils diffèrent par l'échelle géographique du *pool* d'espèces à partir duquel les communautés aléatoires sont simulées (Chalmandrier *et al.* 2013 ; Trisos *et al.* 2014). Le modèle nul continental (*rabc*) tire aléatoirement dans toutes les espèces du jeu de données étudié. Le modèle nul régional (*rab*) tire aléatoirement dans le *pool* d'espèces du bassin versant. Ces deux modèles sont basés sur un tirage aléatoire mettant à égalité les espèces fréquentes ou rares. Les abondances observées sont aléatoirement assignées aux espèces tirées dans le *pool*. Enfin, le modèle nul local (*rabl*) réassigne aléatoirement les abondances observées entre les espèces présentes dans la communauté.

Une fois les communautés simulées, CWM et la spécialisation fonctionnelle (FSpe, (Mouillot *et al.* 2013)) ont été calculées sur neuf traits pour les 142 communautés observées et pour les communautés simulées. Comme pour l'analyse précédente, les SES ont été calculées et leurs distributions étudiées puis des régressions linéaires multiples ont testé les effets des gradients environnementaux sur ces distributions aux trois échelles différentes. Tous les modèles possibles ont ensuite été comparés et classés par AICc.

II.5.2.3. Objectif 3 – Mise en place d'un indice de vulnérabilité fonctionnelle

Cette étude pilotée par Nils Teichert (EABX, Irstea Bordeaux) visait à analyser la vulnérabilité fonctionnelle des communautés de poissons des estuaires, des rivières et des lacs (Teichert *et al.*, en prép.). La vulnérabilité a été étudiée *via* un de ses composants essentiels : la redondance fonctionnelle. La redondance fonctionnelle permet que lorsqu'une espèce disparaît, une espèce redondante fonctionnellement maintienne les fonctions de l'écosystème (Elmqvist *et al.* 2003). Pour les communautés des différents écosystèmes, des simulations ont retiré les espèces selon un ordre suivant différents scénarios : aléatoire, optimiste (les moins originales en premier), pessimiste (les plus originales en premier), les plus vulnérables en premier ou les plus abondantes en premier. La vulnérabilité a été approchée à l'aide d'un indice de vulnérabilité fourni par FishBase (Froese & Pauly 2013). La relation entre la diversité fonctionnelle résiduelle et la proportion de richesse taxonomique était ensuite calculée. Cette relation était approximée en calculant l'aire entre la droite de diminution de la richesse taxonomique et la courbe de diminution de la diversité fonctionnelle (Figure 8). De grandes valeurs indiquant des communautés à haute redondance fonctionnelle ou des trajectoires dans lesquelles les espèces redondantes disparaissaient en premier.

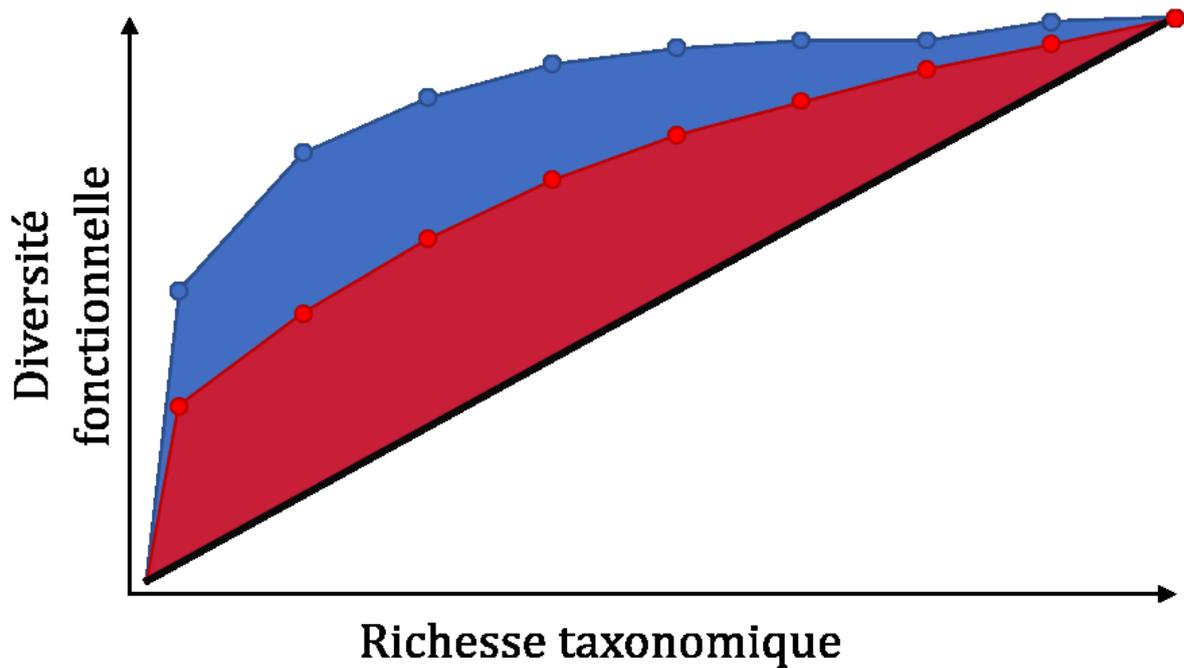


Figure 8 : Illustration de la mesure de la redondance fonctionnelle : l'aire sous la courbe. À chaque espèce perdue (les points) la diversité fonctionnelle de la communauté diminue. Moins la communauté est redondante, plus la diversité fonctionnelle diminue vite et l'aire sous la courbe (AUC, *Area Under the Curve*) est faible. La communauté rouge est moins redondante que la communauté bleue, sa courbe est donc plus pentue et l'AUC est plus faible.

II.6. Données et méthodes utilisées

Dans cette partie sont recensées les données et les principales méthodes statistiques employées dans les différents projets de la thèse. Ces projets sont numérotés de 1 à 6 dans la Table 12 et la Table 13. L'objectif 1 reprend les analyses des articles et rapport suivants : (1) Blabolil *et al.* (2016) (Aa2, Appendice 5, page 194), (2) le rapport MARS (Argillier *et al.*, 2016) et (3) l'article Sagouis *et al.* (2017) (A1, Appendice 1, page 133). L'objectif 2 reprend les analyses des articles en préparation rapportés (4) dans l'article 2 (A2, Appendice 2, page 181) et (5) dans l'article 3 (A3, Appendice 3, page 181). L'objectif 3 reprend la problématique et les analyses de (6) l'article en préparation par Nils Teichert *et al.*

II.6.1. Données

Table 12 : Détail des données utilisées dans chaque analyse de la thèse. Les codes utilisés sont les suivants : SBV pour Surface du Bassin Versant, SL pour Surface du Lac, PM pour Profondeur Maximale, TR pour temps de résidence, mT pour Température Moyenne, Δt pour Amplitude de Température, TP pour Phosphore Total, LHS pour *Lake Habitat Survey* qui est un indice composite d'altérations hydromorphologiques, et NN et %NN pour l'abondance et la biomasse d'espèces non-natives. Transformations : a pour log, b pour racine carrée d'arcsin.

Objectif	Projet	Échelle	Données environnementales	Traits sélectionnés	Indices
1	1	144 réservoirs français et tchèques	SBV ^a , SL ^a , PM ^a , TR ^a , mT, TP ^a , %Agri ^b	BPUE et CPUE totales, 7 guildes trophiques, 7 types de substrat de reproduction, 2 types d'habitat et 2 niveaux de tolérance	BPUE et CPUE de toutes les guildes
	2	236 lacs naturels français et portugais	Long., Lat., Alt., SBV, SL, PM, mT, Δt , TP, LHS, %NN	5 guildes trophiques, 2 types d'habitat, 3 types de substrat de reproductions, 2 guildes de comportement reproducteur et 2 niveaux de tolérance	BPUE et CPUE de toutes les guildes, CPUE totale et gardon/perche
	3	112 réservoirs français	Long., Lat., Alt. ^a , SBV ^a , SL ^a , PM ^a , mT, Δt , TP ^a , %NN	13 traits morphologiques	S, H, Piélou FRi _s , FDiv, FEve
2	4	152 lacs naturels européens	Bassin versant, Alt ^a , PM ^a , SL ^a , mT, TP ^a , NN	9 traits morphologiques	CWM, Chevauchement de trait
	5	142 lacs naturels européens	Bassin versant, Alt ^a , PM ^a , SL ^a , mT, TP ^a , NN	9 traits morphologiques	CWM, FSpe
3	6	302 lacs européens	—	Taille, 2 types d'habitat, 6 types de reproduction, 7 guildes trophiques, 8 type de nage	FD _{UPGMA}

II.6.2. Méthodes

Table 13 : Détail des méthodes utilisées dans les différents projets présentés dans ce manuscrit.

Objectif	Projet	Principale technique statistique	Sélection de modèle
1	1	Régressions multiples	<i>Stepwise</i> , R^2 et seuil de variance expliquée par les variables de stress
	2	Forêt d'arbres décisionnels	Seuil de variance expliquée par les variables de stress
	3	Régressions multiples	Comparaison de 5 modèles prédéterminés
2	4	Régressions linéaires multiples à effets aléatoires	Sélection du meilleur modèle
	5	Régressions linéaires multiples à effets aléatoires	Sélection du meilleur modèle
3	6	Simulations pour analyse de la redondance fonctionnelle	—

Chapitre III – Résultats

Les résultats obtenus peuvent schématiquement se rattacher à trois volets, le premier est focalisé sur la compréhension des réponses des communautés des lacs aux gradients environnementaux, aux pressions et aux interactions. Le second plus fondamental, vise à mieux comprendre les processus régissant l'organisation des communautés de poissons en milieux lacustres. Le troisième a pour objectif de développer un outil de gestion des lacs à l'aide d'un indice de diversité fonctionnelle.

Au cours de ces travaux, nous avons porté une attention particulière aux interactions entre pressions dans leurs effets sur la structure des communautés de poissons. Ce chapitre du manuscrit débute donc par la synthèse des résultats d'une revue de la littérature qui visait à identifier les connaissances et les lacunes sur les effets des interactions de pressions sur les lacs.

Sont ensuite présentés les résultats des analyses des effets des paramètres environnementaux, naturels et anthropiques, et des interactions de pressions, sur différentes caractéristiques des communautés : les guildes fonctionnelles puis la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle. Les résultats des études portant sur les règles d'assemblage sont exposés ensuite.

Ce chapitre se termine par une analyse prospective de l'utilisation de la redondance fonctionnelle pour rendre compte de la vulnérabilité des communautés.

III.1. Revue bibliographique des effets des interactions entre pressions dans les lacs (Aa1)

La revue bibliographique visait à faire un état de l'art sur (i) les combinaisons de pressions les plus souvent prises en compte dans la littérature traitant des écosystèmes aquatiques, (ii) l'importance des effets combinés des pressions sur les communautés biologiques, cours d'eau, plans d'eau, eaux souterraines, estuaires et écosystèmes côtiers puis (iii) la fiabilité des données utilisées dans les analyses publiées et (iv) le type d'effet interactif observé. L'idée sous-jacente à cette analyse était qu'il existait probablement des lacunes de connaissance sur des effets combinés de facteurs de stress supposés agir sur les systèmes (Nøges *et al.* 2016) (Aa1, Appendice 4, page 193).

L'analyse a été conduite sur un corpus de 219 articles traitant des réponses des écosystèmes aquatiques à des interactions de pressions. L'analyse des 65 articles sur les lacs a permis l'extraction de 152 tests d'interactions de pressions.

Nous avons ainsi montré que parmi les tests d'effet de pressions multiples publiés sur un compartiment biologique (phytoplancton, zooplancton, phytobenthos, macrophyte, invertébrés ou poisson), 78% incluent l'analyse de la réponse à un stress lié à l'eutrophisation. Quarante pourcents de ces tests visent à comprendre des effets interactifs liés aux altérations de l'hydrologie, 31% analysent les effets de stress thermiques et 28% incluent les stress biotiques dans les interactions étudiées (Figure 9A, page 59).

En milieux lacustres, parmi les différentes combinaisons de pressions, les interactions de deux facteurs de stress sont les plus fréquentes mais certaines études analysent les effets de combinaisons associant jusqu'à cinq pressions (Figure 9B, page 59). Parmi les combinaisons de deux pressions étudiées dans ce corpus d'articles, les interactions entre l'eutrophisation d'une part et les perturbations de l'hydrologie, les altérations thermiques et climatiques ou les espèces non-natives d'autre part sont les trois plus fréquentes (Figure 9A, page 59). Le type d'interaction (additive, synergique ou antagoniste) n'est que rarement renseigné (seulement 15% des études sur les lacs). Par ailleurs, cette analyse met en évidence une amélioration du pouvoir explicatif des modèles testant la réponse des communautés de poissons à des stress dans le cas d'une prise en compte de pressions multiples.

Pour conclure, bien que la littérature soit relativement abondante sur le sujet, nous avons montré que les effets des interactions entre pressions sur les communautés biologiques lacustres ne sont que très rarement quantifiés et assez peu documentés dès lors que les communautés sont soumises à d'autres facteurs de stress que l'eutrophisation.

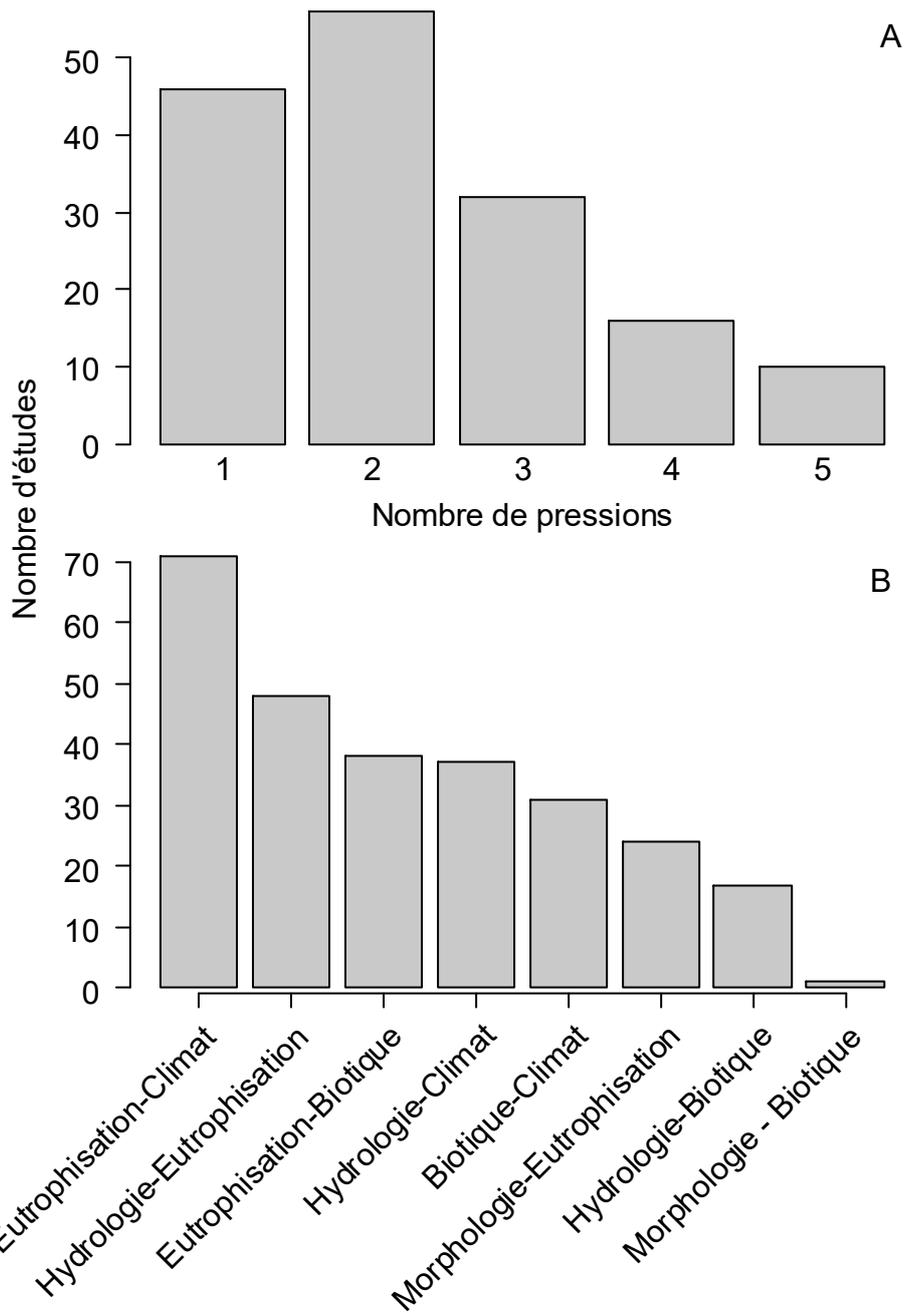


Figure 9: En haut, nombre d'études ayant analysé des pressions indépendantes ou en combinaisons par deux, trois, quatre ou cinq. En bas, classement des combinaisons de pressions les plus étudiées. Les pressions biotiques intègrent notamment les espèces non-natives.

III.2. Réponses des guildes fonctionnelles de l'ichtyofaune des retenues aux paramètres environnementaux et de pression (Aa2)

Nous avons analysé ici la réponse de différentes métriques calculées à partir des traits d'histoire de vie des poissons de retenues à l'eutrophisation, paramètre le plus fréquemment mis en cause dans la dégradation des milieux lenticques, et à l'occupation agricole des sols, *proxy* de l'eutrophisation mais aussi de la dégradation générale des milieux (impact chimique mais aussi physique au travers de l'impact sur les flux de matières et la sédimentation) combinés au sein d'un indice de pression globale. Ces travaux ont fait l'objet de la publication Blabolil, P. *et al.* (2016) *An assessment of the ecological potential of Central and Western European reservoirs based on fish communities* dans *Fisheries Research* (Aa2, Appendice 5, page 194).

Objectif : analyse des effets de l'environnement, de la concentration en phosphore total et de la proportion de sols agricoles dans le sous bassin versant, sur les communautés de poissons de 150 retenues françaises et tchèques.

Données biologiques : abondances relatives des espèces rencontrées dans chaque retenue. Calculs de 57 métriques basées sur l'abondance, la diversité et les guildes (régime alimentaire, reproduction, habitat et tolérance) et exprimées en biomasse ou abondance par unité d'effort de pêche et en proportion.

Données environnementales : température moyenne de l'air, surface de la retenue et de son bassin versant, profondeur moyenne, concentration en phosphore total dans la retenue, pourcentage de terres agricoles dans le bassin versant, temps de résidence.

Méthodes : chaque métrique est testée dans un modèle contenant les variables environnementales, les deux pressions et le carré de toutes ces variables puis une procédure *stepwise* simplifie chaque modèle.

Parmi l'ensemble des métriques calculées sur ce jeu de données, six répondaient significativement à l'altération des milieux : la biomasse totale ($\rho = -0,59$), la biomasse de poissons tolérants ($\rho = 0,89$), l'abondance ($\rho = -0,50$) et la proportion de planctonivores ($\rho = 0,81$), l'abondance des poissons de pleine eau et l'abondance des invertivores/piscivores ($\rho = -0,41$ et $-0,40$ respectivement).

La suite de la méthode (limitation de la corrélation entre les métriques et métriques donnant la meilleure corrélation avec la pression) conduisit à la sélection de trois métriques : la biomasse totale, l'abondance des invertivores/piscivores et l'abondance des poissons planctonivores. La biomasse totale ($R^2 = 0,63$, Table 14, page 61) augmente légèrement avec le phosphore total et le temps de résidence. La proportion de sols agricoles dans le bassin versant est aussi positivement corrélée (%Agri = 2,50) avec la biomasse totale mais la pente diminue pour des valeurs fortes de %Agri. Inversement, la biomasse totale diminue avec la profondeur maximale du lac et cette relation s'accélère dans les lacs les plus profonds (Table 14, page 61). Le modèle testant l'abondance des Invertivores/Piscivores ($R^2 = 0,37$) a mis en évidence un effet positif du temps de résidence et une relation positive saturante de la proportion de sols agricoles (%Agri = 6,21). L'abondance de planctonivores ($R^2 = 0,36$) répond positivement à la proportion de sols agricoles (%Agri = 1,17), à l'eutrophisation et à la surface du lac (Table 14, page 61).

Table 14 : Paramètres structurants des communautés de poissons des réservoirs tchèques et français. Les variables explicatives sont %Agri : l'occupation du sol par l'agriculture dans le sous bassin versant, TP : la concentration en phosphore total, PM : la profondeur maximale, TR : le temps de résidence et SL : la surface du lac. Les modèles sont construits sur un jeu de données de 96 lacs.

	Intercept	%Agri	%Agri ²	TP	PM	PM ²	TR	TR ²	SL	df	F	R ² ajusté
Biomasse totale	9,81	2,50	-2,10	0,20	-2,54	1,07	0,10			6	28,60	0,63
Invertivores/ Piscivores	3,43	6,21	-2,80				0,45			3	19,83	0,37
Planctonivores	1,08	1,17		0,76	-0,37		-1,15	-5,56	0,61	6	9,86	0,36

Ces résultats soulignent l'importance des variables d'habitats et hydrologiques (temps de résidence, rarement considérés dans les analyses car peu disponibles), sur les compositions spécifiques des retenues.

Ils montrent également la possibilité d'utiliser l'ichtyofaune pour rendre compte d'une altération de la qualité des réservoirs, notamment en utilisant des descripteurs liés aux traits d'histoire de vie. Inversement, la diversité ne semble pas être un critère pertinent pour rendre compte des altérations de l'hydromorphologie.

III.3. Effets des interactions de pressions sur les métriques associées aux traits d'histoire de vie des peuplements de retenues

Le travail décrit dans ce chapitre fait suite au constat de l'importance potentielle des interactions de pressions constatées dans l'analyse de la littérature. Il a été réalisé dans le cadre du projet européen MARS (<http://mars-project.eu>) et décrit plus en détail dans le livrable *Report on the comparison of the sensitivity of fish metrics to multi-stressors in rivers, lakes and transitional waters* (Argillier et al. 2016).

Objectif : étudier les effets des interactions de pressions sur les traits d'histoire de vie des communautés de poissons lacustres

Données biologiques : communautés de poissons de 236 lacs artificiels français et portugais. Traits d'histoire de vie associés au régime alimentaire, au substrat de reproduction et au comportement vis-à-vis des œufs et des alevins.

Données environnementales : Latitude, longitude et altitude regroupées dans un axe d'ACP, profondeur maximale, surfaces du lac et du sous bassin versant regroupées dans un axe d'ACP, température de l'air (moyenne et amplitude) regroupées dans un axe d'ACP, phosphore total, proportion d'espèces non-natives et altérations de l'hydromorphologie.

Méthodes : des forêts d'arbres décisionnels (*random forests*) ont été utilisés pour analyser les relations entre paramètres environnementaux et métriques poisson. Les forêts d'arbres décisionnels permettent de connaître l'importance de chaque variable explicative et de calculer l'intensité des effets interactifs grâce à la différence entre les effets « ajoutés » (addition des effets pris indépendamment) et les effets « combinés » (en interaction).

III.3.1. Effets des pressions individuelles sur les métriques

Dans les lacs artificiels français et portugais, les modèles de forêts d'arbres décisionnels expliquent jusqu'à 55,3% de la variance des métriques calculées sur le jeu de données et les pressions expliquent au maximum 32,0% (Figure 10). Neuf métriques pour lesquelles au moins 10% de la variance sont expliqués par les pressions ont été sélectionnées. La variance expliquée totale de ces modèles est comprise entre 27,8 et 55,3% (Figure 10).

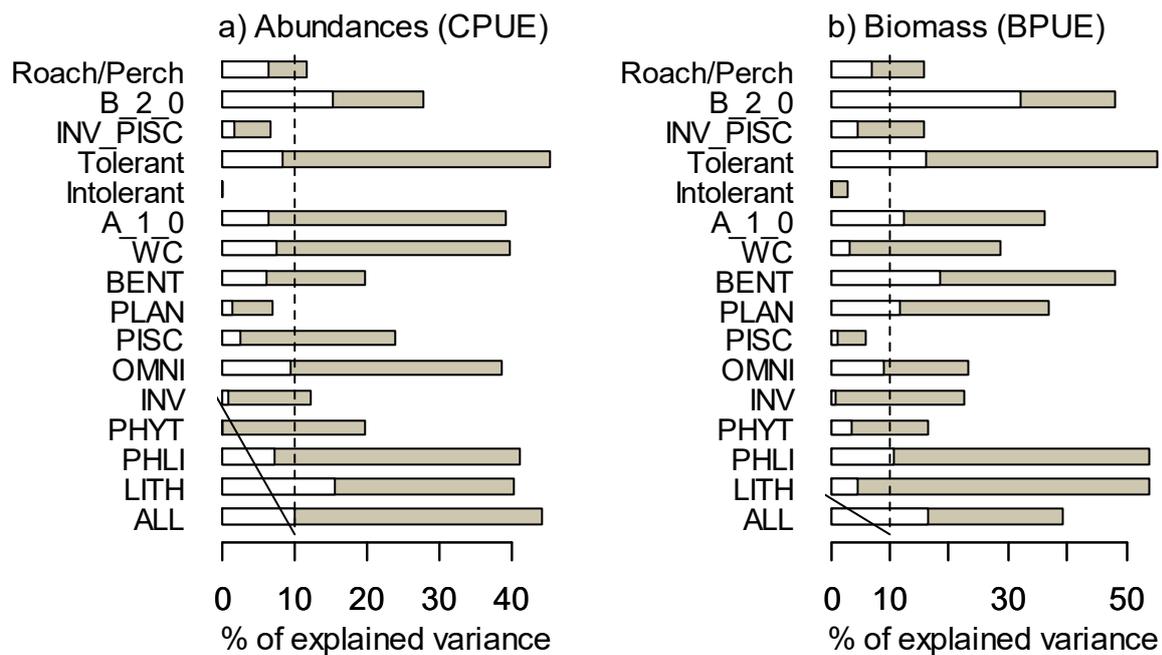


Figure 10 : pourcentage de variance expliquée par les pressions (en blanc) et par l'environnement (en gris) pour chaque métrique poisson calculée sur l'abondance (a) et sur les biomasses (b). La ligne en pointillés représente le seuil de variance expliquée par les pressions au-delà duquel le modèle est sélectionné. Les métriques sont définies dans la Table 5.

Tout d'abord, les altérations hydromorphologiques n'ont que de faibles effets sur les métriques par rapport à l'eutrophisation et aux espèces non-natives (Figure 11). À nouveau, la biogéographie et les variables liées à la taille de l'écosystème jouent un rôle important alors que les variables climatiques n'ont qu'une importance secondaire (importance relative maximale de 13,4% pour l'abondance des espèces lithophiles).

La biomasse totale, et l'abondance et la biomasse des espèces B_2_0 sont clairement reliées aux variables de pressions. La proportion d'espèces non-natives et l'eutrophisation ont un plus grand pouvoir explicatif que les variables environnementales. Les espèces planctonivores, les espèces benthiques, les espèces tolérantes et les espèces A_1_0 sont également fortement influencées par l'eutrophisation qui est systématiquement la principale ou l'une des principales variables explicatives avec une importance relative >20%. Les espèces lithophiles sont principalement expliquées par la proportion d'espèces non-natives (importance relative = 32,7%).

Dans le modèle expliquant la biomasse des espèces tolérantes, l'intensité de l'artificialisation des berges a une importance relative de 3% et est classée sixième sur onze variables (Figure 11). À l'exception de ce cas, les variables hydromorphologiques sont systématiquement les quatre variables les moins importantes.

III.3.2. Interactions entre les pressions

La force de l'interaction entre les variables de pressions a été mesurée en calculant la différence entre l'importance des variables lorsqu'elles sont simplement ajoutées et lorsqu'elles sont appariées (Figure 12 ; Figure 13 ; Figure 14) et la plupart des différences sont faibles. Bien que l'on observe des valeurs fortes de différences d'importance – donc des interactions fortes (voir Figure 12a *shoremod:shoreuse* et Figure 12b *shoremod:nuisance*), la variance expliquée par ces pressions indique seulement des interactions ayant peu de poids.

Pour les métriques basées sur les abondances de poissons (Figure 12), il y a de légers effets d'interactions entre l'eutrophisation et la proportion d'espèces non-natives dans les modèles expliquant les abondances d'espèces lithophiles et B_2_0 (qui construisent un nid). Le graphe d'interaction montre des effets synergiques de ces pressions sur les deux métriques (Figure 14). Dans le modèle expliquant l'abondance de B_2_0 (Figure 12b ; Figure 13c), l'interaction entre l'eutrophisation et l'intensité de l'altération des berges semble significative avec une différence relative de -6,65% mais les analyses graphiques du graphe d'interactions ne confirment pas d'interaction synergique ou antagoniste. Le pouvoir explicatif des variables d'altérations hydromorphologiques et leurs implications dans les interactions étant minimes, leurs représentations graphiques à l'aide de co-plots ne sont pas présentées.

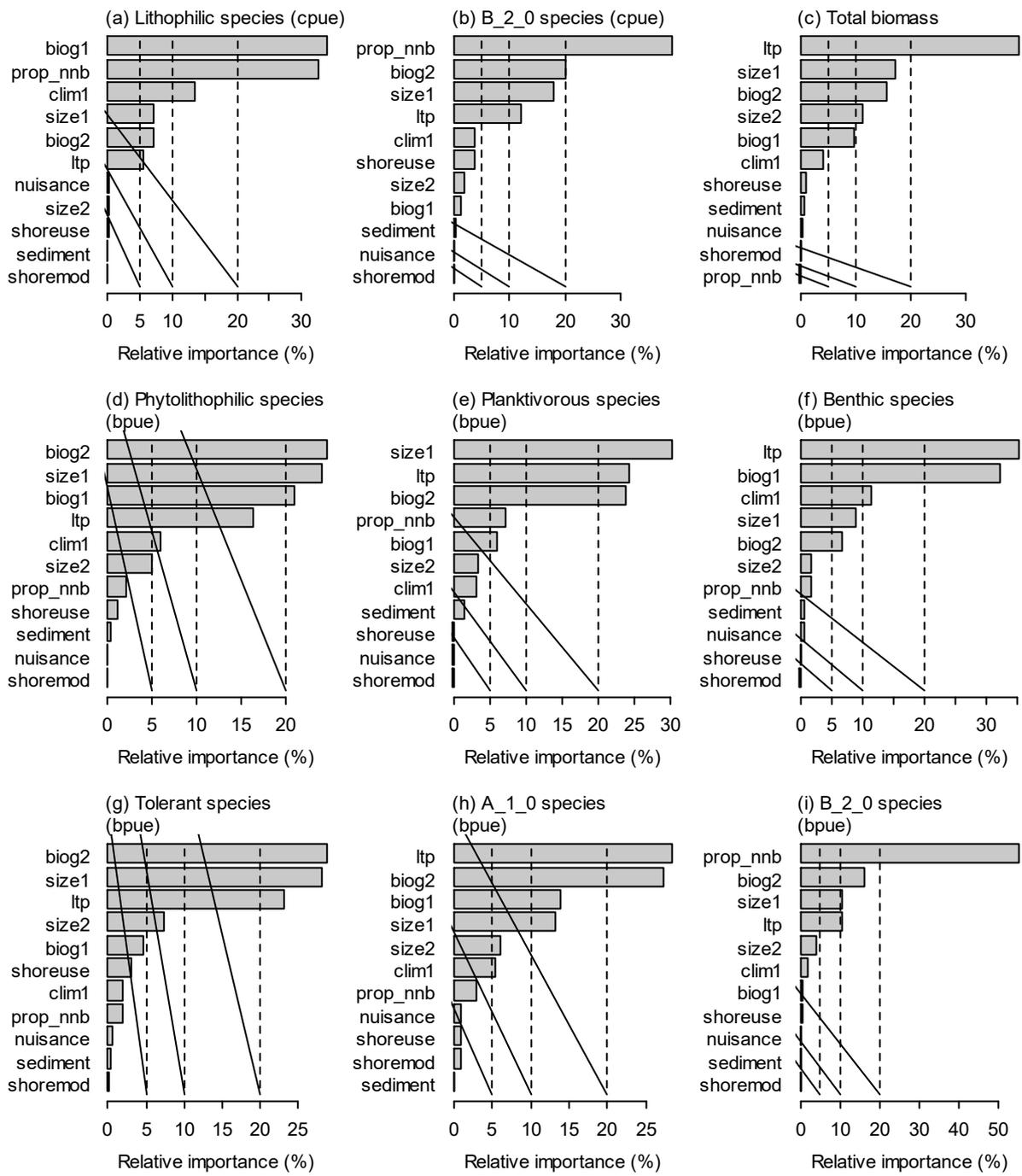
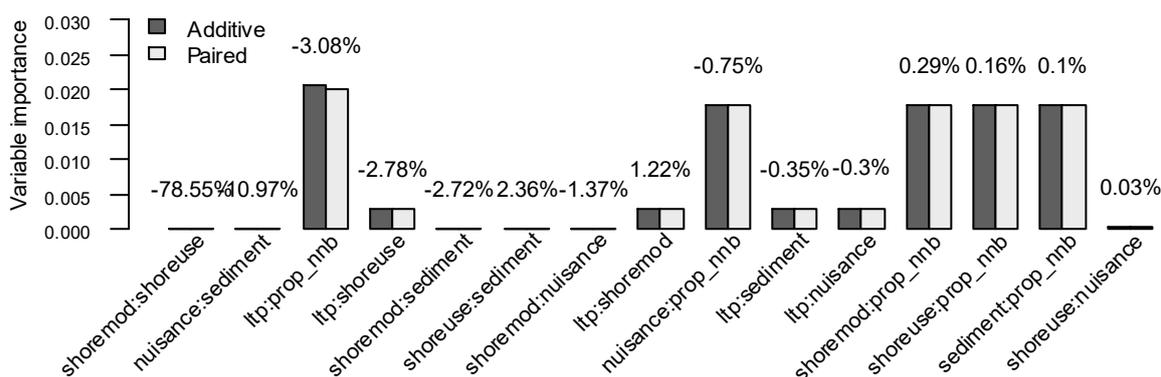


Figure 11 : L'importance relative des variables environnementales et de pressions pour chaque métrique. Biog1 et 2, size 1 et 2 et clim1 sont les axes d'ACP résumant la biogéographie, la taille de l'écosystème et le climat respectivement. ltp et prop_nnb représentent l'eutrophisation et la proportion d'espèces non-natives. Enfin, nuisance, sediment, shoremod et shoreuse sont des descripteurs des altérations morphologiques faisant partie du protocole LHS et représentent respectivement l'intensité des activités humaines sur le lac, l'altération des transports sédimentaires, les modifications des berges et l'intensité des activités sur les berges.

(a) Lithophilic species (cpue)



(b) B_2_0 species (cpue)

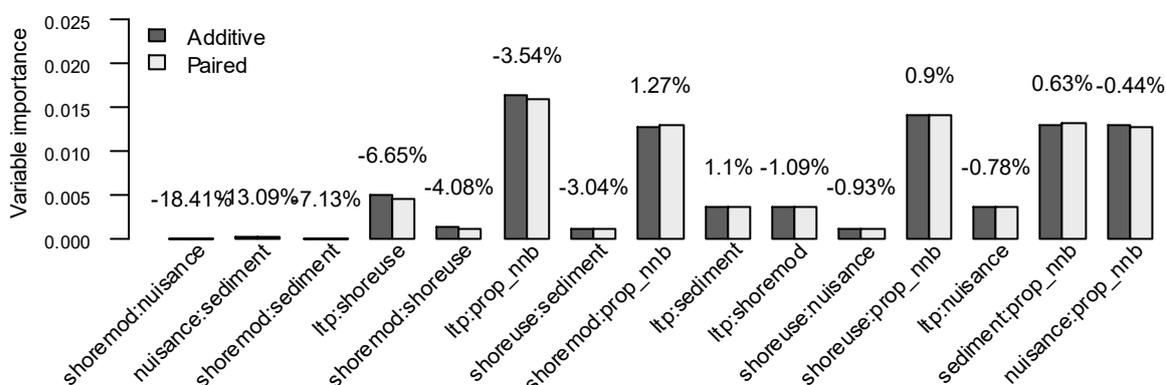


Figure 12 : Importances des variables de pressions lorsqu'elles sont appariées ou ajoutées pour les métriques basées sur l'abondance. Les interactions sont classées de la valeur de différence la plus forte à la plus faible. La différence entre les valeurs d'importance ajoutées ou appariées mesure l'interaction entre ces variables. Elle est exprimée et représentée sur la figure relativement à l'importance des pressions ajoutées. ltp et prop_nnb représentent l'eutrophisation et la proportion d'espèces non-natives. nuisance, sediment, shoremod et shoreuse sont des descripteurs des altérations morphologiques.

Dans les modèles testant les métriques calculées sur les biomasses, les interactions sont globalement plus faibles que dans les modèles basés sur les abondances (Figure 15 et Figure 16). Dans de nombreux cas, les interactions entre l'eutrophisation et la proportion d'espèces non-natives sont sélectionnées parce qu'elles ont une grande importance relative en comparaison de la faible importance des altérations hydromorphologiques (Figure 11). Pour la biomasse totale et la biomasse des espèces tolérantes, l'interactions entre l'eutrophisation et les altérations hydromorphologiques est assez forte pour être sélectionnée.

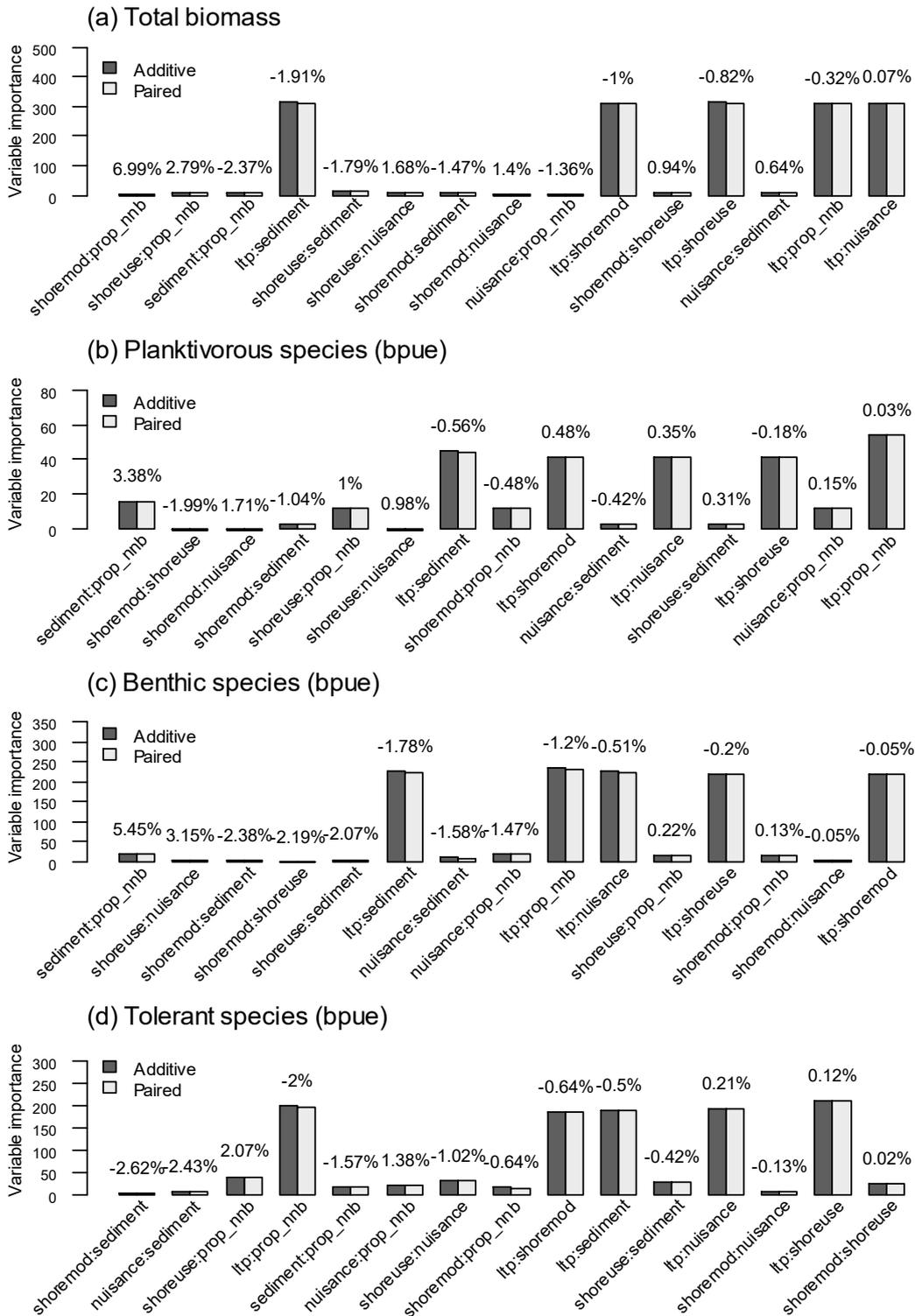


Figure 13 : Importances des variables de pressions lorsqu'elles sont appariées ou ajoutées pour les guildes fonctionnelles calculées sur la biomasse. Les interactions sont classées de la valeur de différence la plus forte à la plus faible. La différence entre les valeurs d'importance ajoutées ou appariées mesure l'interaction entre ces variables. Elle est exprimée et représentée sur la figure relativement à l'importance des pressions ajoutées. ltp et prop_nmb représentent l'eutrophisation et la proportion d'espèces non-natives. nuisance, sediment, shoremod et shoreuse sont des descripteurs des altérations morphologiques.

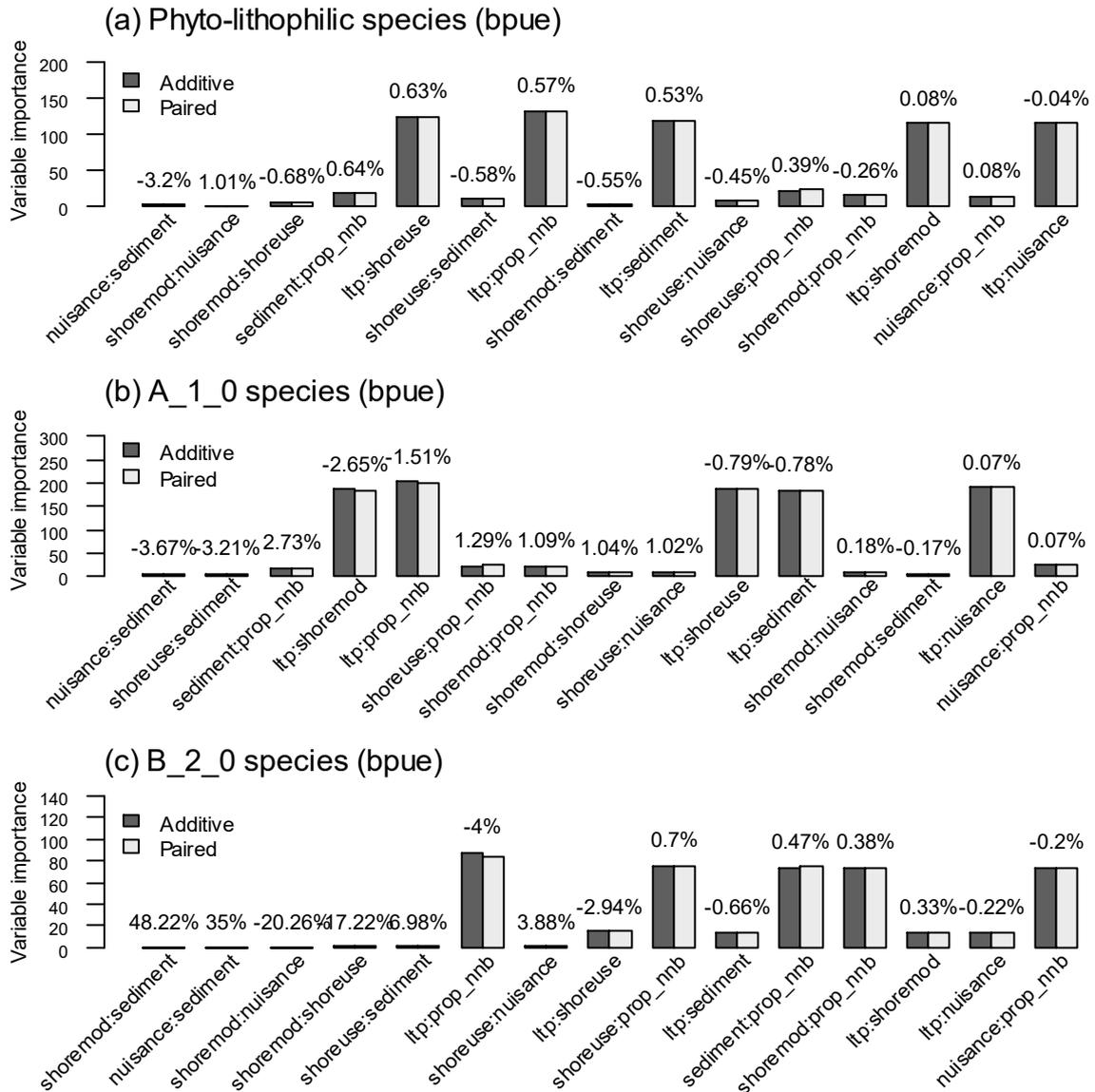


Figure 14 : Importances des variables de pressions lorsqu'elles sont appariées ou ajoutées pour les traits reproductifs basés sur la biomasse. Les interactions sont classées de la valeur de différence la plus forte à la plus faible. La différence entre les valeurs d'importance ajoutées ou appariées mesure l'interaction entre ces variables. Elle est exprimée et représentée sur la figure relativement à l'importance des pressions ajoutées. ltp et prop_nnb représentent l'eutrophisation et la proportion d'espèces non-natives. nuisance, sediment, shoremod et shoreuse sont des descripteurs des altérations morphologiques.

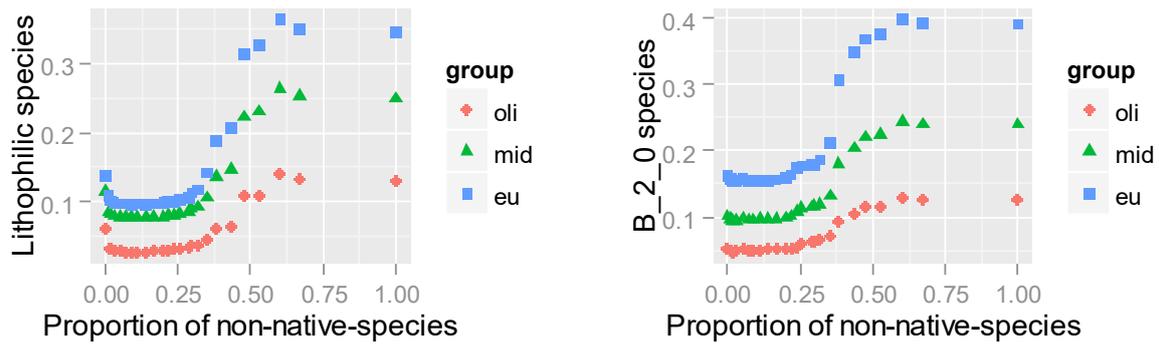


Figure 15 : Relations partielles des espèces non-natives avec (a) les espèces lithophiliques et (b) les espèces B_2_0 (construisant un nid) dans différents contextes d'eutrophisation. Les seuils entre les groupes oligotrophique, mésotrophique et eutrophique sont 20 et 45 $\mu\text{g.L}^{-1}$.

Des effets additifs des pressions sont le plus souvent observées pour les métriques sélectionnées (Figure 16). De légers effets synergiques de l'eutrophisation et des espèces non-natives ont été observés sur la biomasse d'espèces tolérantes. Un effet synergique clair entre ces deux pressions a aussi été observé sur les espèces construisant des nids (B_2_0) alors qu'elles ont un effet antagoniste sur les espèces planctonivores (Figure 16).

Pour conclure, même s'il s'agit d'une analyse exploratoire, nous avons montré ici que la prise en compte des interactions apporte une compréhension plus fine des réponses des communautés aux pressions dans les cas où plusieurs stress agissent simultanément.

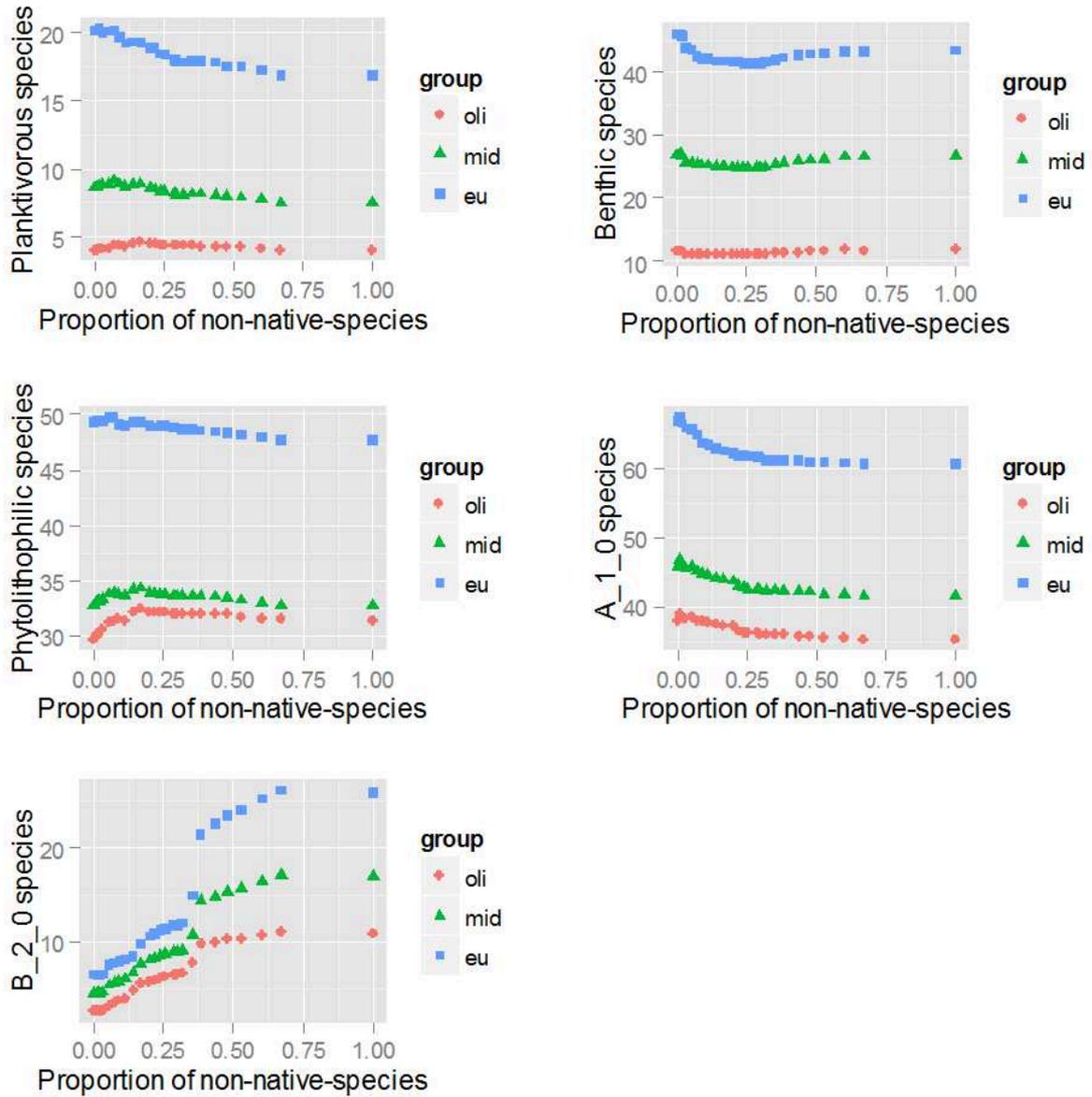


Figure 16 : Relations partielles des espèces non-natives avec les métriques basées sur la biomasse sélectionnées dans différents contextes d'eutrophisation. Les seuils entre les groupes oligotrophique, mésotrophique et eutrophique sont 20 et $45\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$.

III.4. Réponse des diversités taxonomique et fonctionnelle de l'ichtyofaune des retenues aux facteurs naturels et anthropiques (A1)

Nous avons analysé ici la réponse des diversités taxonomique et fonctionnelle des peuplements de poissons des retenues, à l'eutrophisation et aux introductions d'espèces en tenant compte des facteurs de forçage des communautés associés à l'environnement. Suite à l'absence fréquente de réponse des indices de diversité taxonomique rapportée dans la littérature (Villéger *et al.* 2010) et vérifiée dans l'analyse précédente, nous avons fait l'hypothèse d'une amélioration possible des diagnostics écologiques par l'utilisation d'indices fonctionnels. D'autre part, nous avons considéré les effets interactifs qui sont peu pris en compte dans ce type d'analyse.

Les résultats obtenus ont été publiés dans *Ecology of Freshwater Fish* (A1, Appendice 1, page 133).

Objectif : Déterminer l'influence des pressions, des facteurs environnementaux, et de leurs interactions sur les structures taxonomique et fonctionnelle des communautés des lacs.

Données biologiques : 112 communautés de poissons provenant de lacs artificiels européens. Treize traits morphologiques par espèce (Figure 17). Calcul de trois métriques taxonomiques : richesse, diversité et équitabilité (S, H et Piellou) et de trois métriques fonctionnelles : richesse, divergence et équitabilité (FRi_s, FDiv et FEve). Calcul de la proportion d'espèces non-natives dans chaque communauté.

Données environnementales : Latitude, longitude, altitude, profondeur maximale, surfaces du lac et du sous bassin versant, température de l'air (moyenne et amplitude), phosphore total.

Méthodes : Cinq modèles sont appliqués aux six métriques visant à déterminer les effets (i) de la biogéographie, (ii) des habitats, (iii) de l'eutrophisation, (iv) des espèces non-native, (v) des interactions de pressions puis comparés et classés selon leurs valeurs d'AIC et de poids d'AIC (*Akaike weights*) (Liste des modèles en Table 11, page 51, description de la méthode en section II.5.2.1.d, page 50)

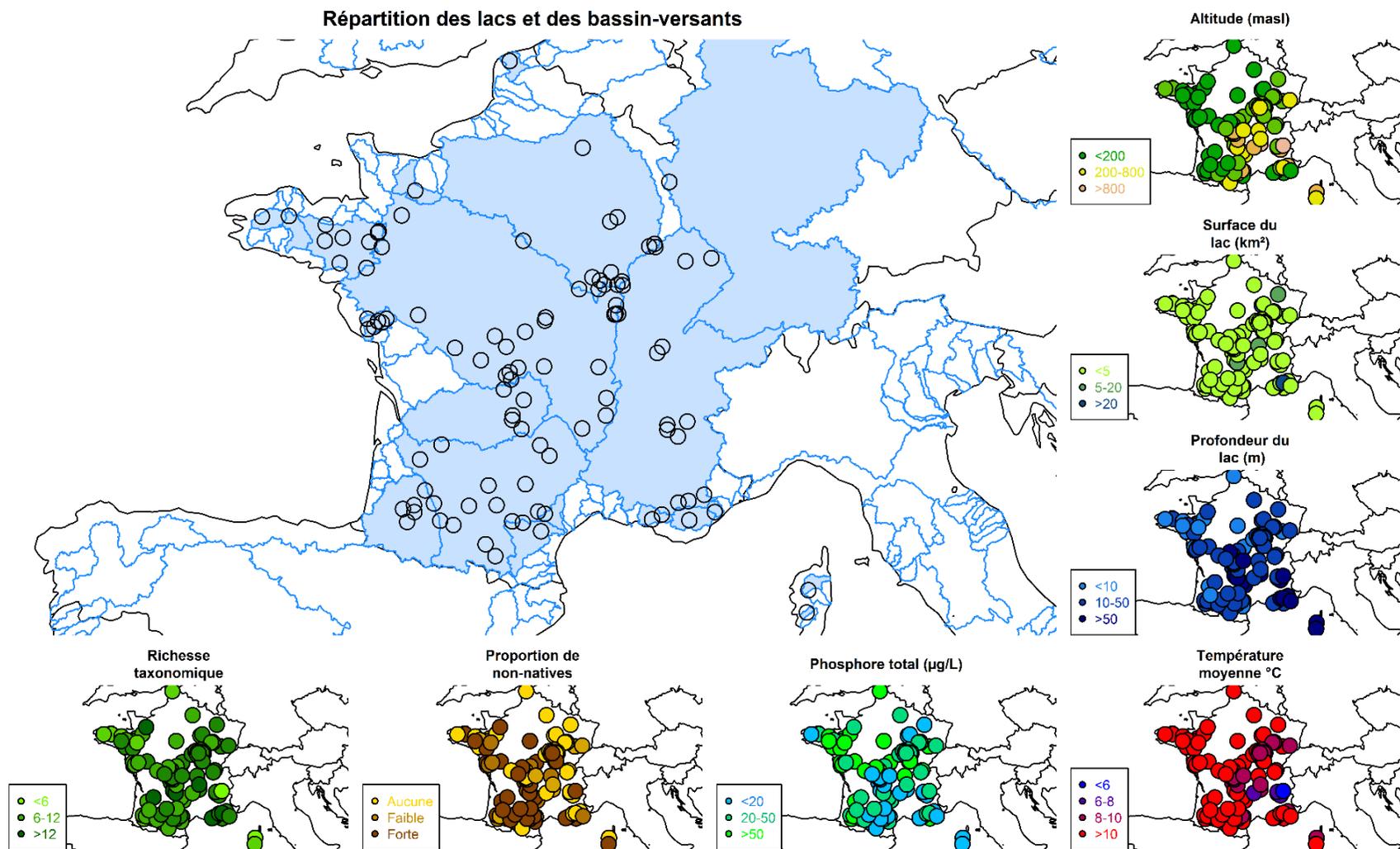


Figure 17 : Carte des 112 lacs de barrages français. Les bassins versants sont délimités en bleu foncé et les bassins versants dans lesquels se trouvent des lacs sont en bleu clair.

III.4.1. Variabilité inter- et intraspécifique des traits morphologiques des espèces

Une partie des études de ce manuscrit sont basées sur des communautés de poissons décrites par des mesures morphologiques au niveau de l'espèce (Schleuter *et al.* 2012). L'utilisation de ces traits repose sur le postulat que la variabilité interspécifique est supérieure à la variabilité intraspécifique. Compte tenu de l'utilisation d'une base de données de traits constituée au niveau continental et de l'impossibilité de mesurer les traits dans chaque communauté étudiée, une analyse préalable a comparé les variabilités inter- et intraspécifiques des traits utilisés. Ces résultats non publiés sont présentés ci-dessous.

Objectif : vérification de la fiabilité des traits par la comparaison des variabilités intra- et interspécifiques pour chaque trait.

Données : mesures morphologiques de 13 traits sur les 45 espèces des lacs naturels européens utilisés pour le projet 4 (Table 12)

Méthodes : on mesure la variance sur les mesures de chaque espèce indépendamment pour les 13 traits puis on mesure la variabilité interspécifique en calculant la variance des mesures de toutes les espèces pour un trait donné.

La comparaison des variabilités inter- et intraspécifique des mesures de traits morphologiques montre une variabilité interspécifique supérieure à la variabilité intraspécifique dans une très grande majorité de cas (Table 9, page 44). Quelques cas ne vérifiaient pas cette règle mais cela ne concernait qu'un faible nombre d'espèces et les traits étaient inclus dans des métriques multidimensionnelles donc tous les traits ont été gardés. Dans le cadre des analyses sur les règles d'assemblages où les traits ont été analysés indépendamment, et la variabilité intraspécifique jouant potentiellement un rôle plus important dans les réponses de l'assemblage des communautés de poisson, une sélection plus conservatrice a été opérée. Les traits pour lesquels une valeur de variabilité intraspécifique dépassait la variabilité interspécifique n'offraient donc pas un niveau de fiabilité suffisant (Table 9, page 44). Les traits Position des nageoires pectorales (*pl*), Position des yeux (*ep*), Position de la bouche (*hmd*) et Longueur de la nageoire caudale (*cf*) ont donc été exclus (Table 9, page 44).

Grâce à cette vérification et au tri des traits, on s'assure d'avoir un niveau de fiabilité optimal pour les différentes analyses mises en place dans le cadre de cette thèse.

III.4.2. Richesse, équitabilité et diversité taxonomiques

Sur l'ensemble des cinq modèles testés (Table 11), le modèle Habitat est celui qui explique le mieux la richesse taxonomique. Ce modèle Habitat est presque deux fois meilleur que le modèle Non-natives qui arrive en deuxième position. Ils ont respectivement des poids d'AIC de 0,55 et 0,32 pour un R^2 de 0,32. Parmi les variables environnementales, l'amplitude de température est la variable ayant le plus grand pouvoir explicatif ($-4,10 < t < -3,56$) puis viennent les *proxies* de la taille de l'écosystème. Parmi les variables liées à la taille de l'écosystème, la surface du bassin versant est celle ayant les plus forts effets ($2,16 < t < 2,48$) juste devant la surface du lac ($1,93 < t < 2,24$). La richesse taxonomique ne répond pas aux variables biogéographiques dont le pouvoir explicatif est très faible ($|t| \leq 1,58$ et R^2 du modèle Biogéographie égal à 0,03) ni aux variables de pression ($|t| \leq 1,36$).

Les meilleurs modèles pour expliquer la diversité taxonomique sont les modèles Biogéographie, Non-natives et Habitat dont les poids AIC sont inférieurs au seuil de 0,95 et dont les R^2 sont respectivement de 0,20, 0,30 et 0,28 (Table 15, page 76). La principale variable expliquant la diversité taxonomique est la richesse taxonomique, seule variable significative dans l'ensemble des cinq modèles. Dans le modèle Biogéographie, la latitude a également un effet positif sur la diversité ($t = 2,71$). L'altitude est la seule variable environnementale ayant un effet négatif significatif sur la diversité taxonomique ($-2,49 < t < -2,73$).

L'analyse de l'équitabilité taxonomique a également conduit à la sélection des modèles Biogéographie, Non-natives et Habitat ($R^2 = 0,10, 0,20$ et $0,17$ respectivement). L'altitude a un effet négatif significatif sur FEve avec des *t values* comprises entre -2,83 et -2,52.

III.4.3. Richesse, équitabilité et divergence fonctionnelles

Les modèles sélectionnés pour expliquer la richesse fonctionnelle sont les modèles Non-natives, Interaction de pressions, Habitat et Biogéographie dont les R^2 sont respectivement de 0,47, 0,50, 0,43 et 0,35 (Table 16, page 78). La richesse taxonomique, est le principal paramètre expliquant la richesse fonctionnelle avec des *t values* allant de 5,85 à 7,29. La température a un effet positif ($2,09 < t < 3,02$) et la surface du bassin versant a un léger effet négatif ($-1,79 < t < -2,38$).

L'équitabilité est la mieux expliquée par le modèle Interaction de pressions dont le poids d'Akaike est de 0,91 et le R^2 de 0,28 ce qui est nettement plus fiable et puissant que le deuxième modèle, Habitat, qui a un ΔAIC de 6,75, un poids de 0,03 et un R^2 de 0,14 (Table 16, page 78). Dans le premier modèle, la latitude et la profondeur maximale ont un effet positif ($t = 2,44$ et $2,09$ respectivement). La proportion

d'espèces non-natives et l'interaction entre la proportion d'espèces non-natives et la concentration en phosphore total sont significatives ($t = 2,58$ et $-2,11$ respectivement). Cette interaction antagoniste a été analysée en détails (Figure 18, page 80) et montre que dans les lacs oligotrophes, les espèces non-natives ont des effets positifs sur l'équitabilité fonctionnelle alors qu'elles diminuent FEve dans les lacs eutrophes. Les modèles suivants indiquent également de légers effets positifs de l'amplitude de température et de la température moyenne ($t = 2,14$ et $2,08$ respectivement dans le modèle Habitat) mais ces modèles sont peu fiables et apportent peu d'information.

La divergence fonctionnelle est principalement expliquée par des variables biogéographiques et environnementales comme en témoignent les deux premiers modèles : Habitat et Non-natives qui ont respectivement des poids AIC de 0,40 et 0,27 et des R^2 de 0,22 et 0,23 (Table 16, page 78). La latitude et la température ont des effets négatifs sur la divergence ($-3,71 < t < -3,20$ et $-3,01 < t < -2,63$). Dans le modèle Biogéographie, on note la seule relation significative avec la longitude qui a un effet positif sur la divergence fonctionnelle. Enfin, la proportion de non-natives et l'interaction entre la proportion d'espèces non-natives et l'eutrophisation ont respectivement des effets positifs ($t = 2,16$) et négatifs ($t = -2,10$) sur FDiv. Comme montré sur la Figure 18 (page 80), les espèces non-natives ont des effets positifs sur la divergence fonctionnelle dans les écosystèmes peu eutrophisés et des effets négatifs dans les écosystèmes eutrophisés.

Table 15 : Modèles testant la diversité taxonomique classés par leur AICc. Les variables explicatives sont la richesse taxonomique (S), la latitude (Lat.), la longitude (Long.), l'altitude (Alt.), l'amplitude de température (ΔT°), la température moyenne (mT°), la surface du bassin versant (SBV), la surface du lac (SL), la profondeur maximale (PM), la concentration en phosphore total (TP) et la proportion d'espèces non-natives (%NN). Les valeurs rapportées sont les *t values* montrant l'importance de la variable.

	Intercept	Richesse taxonomique	Lat.	Long.	Alt.	ΔT°	mT°	SBV	SL	PM	TP	TP ²	%NN	%NN × TP	%NN × TP ²	AICc	Δ AICc	Poids AIC	Poids cumulé	Df	R ² Ajusté	R ²
Richesse taxonomique																						
Habitat	0,13		0,74	0,27	0,13	-4,10	1,82	2,36	1,93	0,93						451,68	0	0,55	0,55	8	0,27	0,32
Non-natives	0,07		0,87	0,50	-0,06	-4,11	1,53	2,48	2,01	0,84			1,11			452,79	1,11	0,32	0,87	9	0,27	0,33
Eutrophisation	-0,01		0,37	0,54	-0,06	-3,64	1,52	2,16	2,24	0,66	1,36	-1,35				454,62	2,94	0,13	0,99	10	0,27	0,33
Interaction de pressions	0,03		0,71	0,74	-0,04	-3,56	1,49	2,25	2,12	0,68	0,19	-0,15	-0,99	1,07	-1,08	460,38	8,70	0,01	1	13	0,26	0,35
Biogéographie	0,32		1,58	1,55												477,45	25,77	0	1	2	0,02	0,03
Diversité taxonomique																						
Biogéographie	-1,88	3,88	2,71	-0,74												60,62	0	0,68	0,68	3	0,18	0,20
Non-natives	-0,13	2,52	1,46	0,90	-2,73	-0,64	-0,90	1,26	0,29	0,86			1,59			63,48	2,86	0,16	0,84	10	0,23	0,30
Habitat	-0,05	2,69	1,25	0,56	-2,49	-0,57	-0,59	1,03	0,14	0,97						63,74	3,13	0,14	0,98	9	0,22	0,28
Eutrophisation	-0,16	2,55	1	0,75	-2,45	-0,45	-0,71	0,87	0,40	0,94	0,77	-0,69				67,99	7,37	0,02	1	11	0,21	0,28
Interaction de pressions	-0,35	2,34	1,40	1,07	-2,56	-0,57	-0,88	1,25	0,43	0,82	0,22	-0,04	-0,37	0,63	-0,77	71,65	11,03	0	1	14	0,21	0,31

	Intercept	Richesse taxonomique	Lat.	Long.	Alt.	ΔT°	mT ^o	SBV	SL	PM	TP	TP ²	%NN	%NN × TP	%NN × TP ²	AICc	$\Delta AICc$	Poids AIC	Poids cumulé	Df	R ² Ajusté	R ²
Équitabilité taxonomique																						
Biogéographie	-1,32		2,89	-0,78												-103,93	0	0,66	0,66	2	0,08	0,10
Non-natives	0,20		1,56	0,95	-2,83	0,16	-1,52	0,97	-0,01	0,73			1,92			-101,73	2,20	0,22	0,88	9	0,13	0,20
Habitat	0,29		1,31	0,54	-2,52	0,17	-1,11	0,73	-0,15	0,88						-100,20	3,73	0,10	0,98	8	0,11	0,17
Eutrophisation	0,15		1,00	0,77	-2,51	0,36	-1,28	0,51	0,18	0,84	0,98	-0,90				-96,50	7,44	0,02	0,99	10	0,10	0,18
Interaction de pressions	-0,15		1,42	1,14	-2,72	0,25	-1,59	0,97	0,20	0,64	0,58	-0,36	-0,04	0,37	-0,57	-94,92	9,01	0,01	1	13	0,13	0,23

Table 16 : Modèles testant la diversité fonctionnelle classés par leur AICc. Les variables explicatives sont la richesse taxonomique (S), la latitude (Lat.), la longitude (Long.), l'altitude (Alt.), l'amplitude de température (ΔT°), la température moyenne (mT°), la surface du bassin versant (SBV), la surface du lac (SL), la profondeur maximale (PM), la concentration en phosphore total (TP) et la proportion d'espèces non-natives (%NN). Les valeurs rapportées sont les *t values* montrant l'importance de la variable.

	Interpt	Richesse taxonomique	Lat.	Long.	Alt.	ΔT°	mT°	SBV	SL	PM	TP	TP ²	%NN	%NN × TP	%NN × TP ²	AICc	$\Delta AICc$	Poids AIC	Poids cumulé	df	R ² Ajusté	R ²
Richesse fonctionnelle																						
Non-natives	0,48	6,30	0,31	0,01	1,68	-0,20	2,67	-2,23	1,81	0,42			-2,76			-313,25	0	0,83	0,83	10	0,42	0,47
Interaction de pressions	0,67	6,12	0,68	0,17	2,10	-0,25	3,02	-2,38	1,52	1,03	-1,55	1,66	-2,00	1,76	-1,65	-308,19	5,05	0,07	0,89	14	0,42	0,50
Habitat	0,33	5,85	0,66	0,61	1,21	-0,31	2,09	-1,79	2	0,21						-307,64	5,60	0,05	0,94	9	0,38	0,43
Biogéographie	2,75	7,29	-0,25	1,31												-307,51	5,73	0,05	0,99	3	0,33	0,35
Eutrophisation	0,34	5,92	0,82	0,50	1,48	-0,55	2,22	-1,91	1,66	0,69	-0,92	1,09				-304,75	8,50	0,01	1	11	0,38	0,44
Équitabilité fonctionnelle																						
Interaction de pressions	-2,42		2,44	0,36	0,68	1,42	1,57	-0,35	0,56	2,09	0,44	-0,20	2,58	-2,11	1,72	-87,29	0	0,91	0,91	13	0,18	0,28
Habitat	-1,82		1,99	0,42	1,00	2,14	2,08	-1,07	0,77	2,37						-80,55	6,75	0,03	0,94	8	0,07	0,14
Non-natives	-1,90		2,16	0,71	0,77	2,15	1,74	-0,89	0,86	2,26			1,38			-80,16	7,13	0,03	0,97	9	0,08	0,15
Biogéographie	1,18		-0,28	1,10												-79,48	7,82	0,02	0,99	2	0,01	0,01
Eutrophisation	-1,65		2,34	0,09	1,22	1,69	2,36	-0,92	0,25	2,46	-1,62	1,62				-78,46	8,83	0,01	1	10	0,08	0,16
Divergence fonctionnelle																						

	Interpt	Richesse taxonomique	Lat.	Long.	Alt.	ΔT°	mT $^\circ$	SBV	SL	PM	TP	TP 2	%NN	%NN \times TP	%NN \times TP 2	AICc	$\Delta AICc$	Poids AIC	Poids cumulé	df	R 2 Ajusté	R 2
Habitat	4,38		-3,48	-1,01	-2,34	1,12	-2,96	0,45	-0,45	0,29						-94,16	0	0,40	0,40	8	0,16	0,22
Non-natives	4,45		-3,62	-1,25	-2,12	1,13	-2,63	0,30	-0,54	0,39			-1,23			-93,35	0,82	0,27	0,66	9	0,16	0,23
Biogéographie	5,22		-3,28	-2,13												-92,08	2,08	0,14	0,81	2	0,08	0,10
Interaction de pressions	4,16		-3,71	-1,51	-2,60	0,97	-3,01	0,73	-0,42	-0,37	1,48	-1,58	2,16	-2,10	1,92	-91,42	2,75	0,10	0,91	13	0,19	0,29
Eutrophisation	4,49		-3,20	-1,21	-2,45	1,10	-2,82	0,77	-0,64	-0,16	-0,43	0,19				-91,26	2,91	0,09	1	10	0,16	0,23

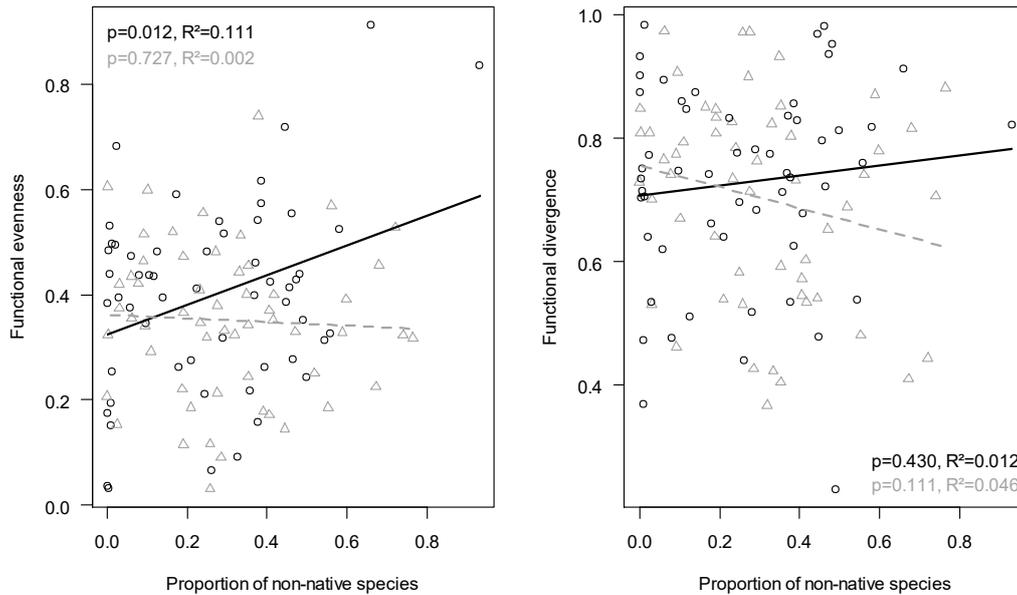


Figure 18 : Analyse détaillée des effets de l'interaction entre la proportion d'espèces non-natives et l'eutrophisation sur l'équitabilité et la divergence fonctionnelles. Les symboles représentent les valeurs de FEve et de FDiv en fonction de la proportion d'espèces non-natives dans les lacs oligotrophes (cercles noirs) et eutrophes (triangles gris). Les droites représentent les régressions entre les métriques fonctionnelles et la proportion d'espèces non-natives (les droites continues noires et les droites en pointillés gris représentent respectivement les jeux de données oligotrophes et eutrophes). Les R^2 et les p values des modèles linéaires sont également représentés.

En synthèse, malgré le faible pouvoir explicatif des régressions linéaires multiples testées, cette étude confirme l'existence de relations bien identifiées dans la littérature entre variables environnementales, et diversités taxonomique et fonctionnelle. Elle a également permis de mettre en évidence que, malgré l'absence de réponse des métriques de diversité taxonomique à l'eutrophisation et à l'importance des introductions d'espèces, ces facteurs de stress étaient à même de modifier la structure fonctionnelle des communautés. De plus, elle montre l'existence d'interactions entre les deux facteurs de stress étudiés sur la divergence et l'équitabilité fonctionnelles

III.5. Processus d'assemblages des communautés de poissons lacustres

Les travaux regroupés dans ce chapitre visaient à explorer l'importance du filtrage environnemental et des relations biotiques dans l'organisation des communautés de poissons des lacs naturels d'Europe. Ces approches ont été conduites à l'échelle régionale puis on s'est intéressé à comparer les réponses des communautés aux échelles locale, régionale et continentale.

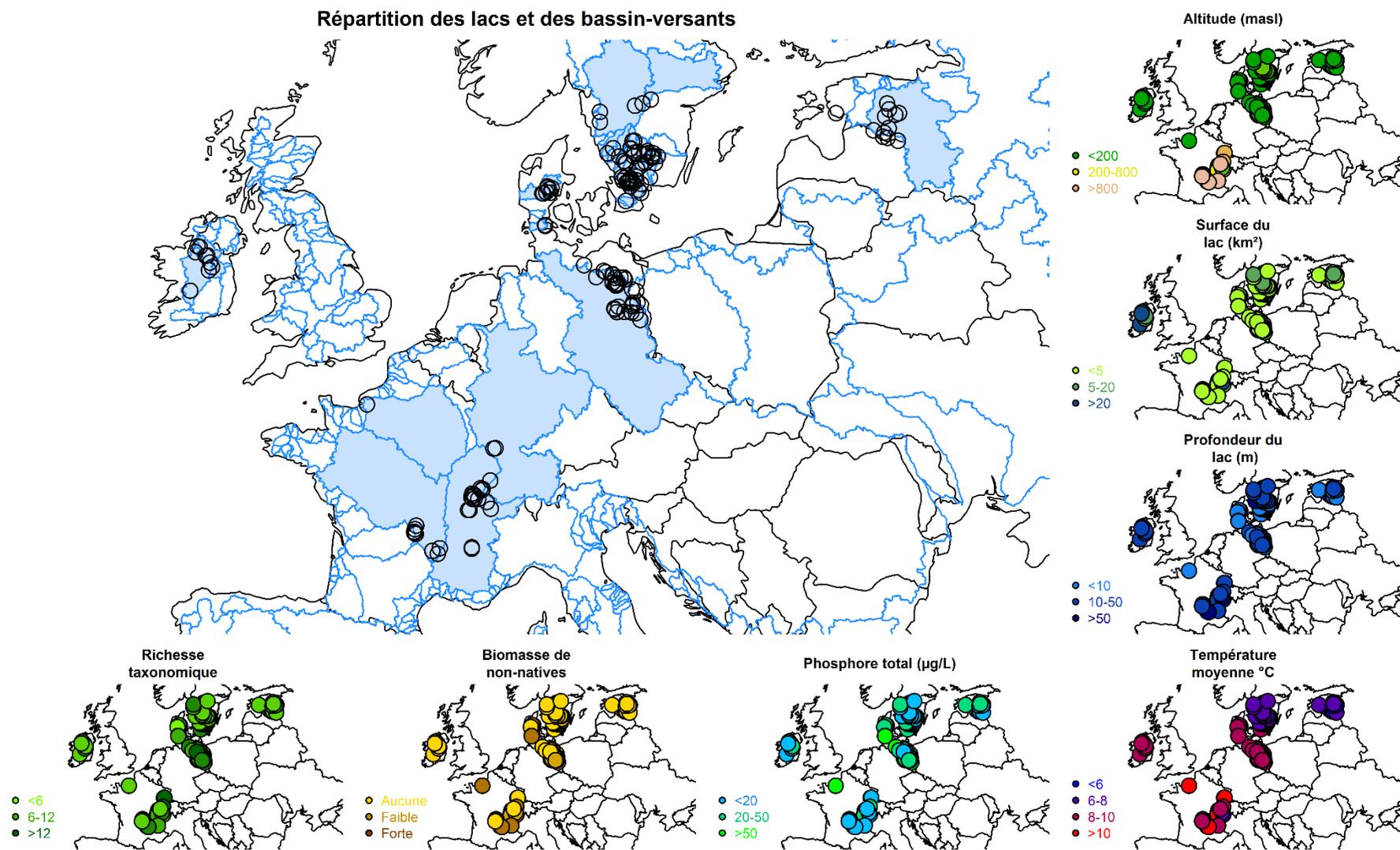


Figure 19 : Carte des 152 lacs européens et de leur bassin versant. Les bassins versants sont délimités en bleu foncé et les bassins versants dans lesquels se trouvent des lacs sont en bleu clair. Les dix lacs irlandais sont exclus des analyses sur les effets de l'échelle sur les processus d'assemblage.

III.5.1. Influences de l'environnement sur les processus d'assemblage (A2)

Ces travaux à l'échelle régionale font l'objet d'un manuscrit en préparation (Appendice 2, page 159).

Objectifs : Apporter des éléments de réponse aux questions suivantes :

- les communautés de poissons lacustres sont-elles plus influencées par le filtrage environnemental ou l'exclusion compétitive ?

- les paramètres environnementaux et de pressions influencent-ils l'importance relative de ces processus d'assemblages ?

Données biologiques : Structure des communautés d'espèces décrites par neuf traits morphologiques

Données environnementales : Altitude, surfaces du lac et du bassin versant, profondeur maximale, température moyenne, amplitude de température, phosphore total et biomasse de non-natives

Méthodes : Développement d'un modèle nul *rabw* qui tire des espèces dans le *pool* régional selon leur probabilité d'occurrence. Calcul du chevauchement de trait (TO) et de la moyenne pondérée par l'abondance (CWM) sur les communautés observées et comparaison de ces valeurs avec les valeurs prédites par le modèle nul (SES)

L'analyse des distributions des tailles d'effets (SES) des métriques CWM et TO montrent des déviations plus ou moins grands des valeurs observées par rapport aux valeurs attendues selon les simulations du modèle nul *rabw*. Pour les traits diamètre de l'œil (*ed*) et longueur des nageoires pelviennes (*pelfl*), des proportions significatives, 23,0 et 14,5% des communautés observées, ont des traits plus grands ou plus longs qu'attendu aléatoirement (Figure 20, page 84). Les traits longueur des nageoires pectorales (*pfl*) et hauteur du corps (*bd*) tendent aussi à être plus grands qu'attendu aléatoirement bien que ce résultat ne ressorte pas significativement. À l'inverse, les traits longueur de la mâchoire (*ujl*) et hauteur du pédoncule caudal (*cpd*) tendent à être significativement plus petits qu'attendu aléatoirement dans 2,6% des communautés pour *ujl* et *cpd* (Figure 20, page 84).

Les valeurs de chevauchement de trait de la hauteur du pédoncule caudal et de la longueur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps sont plus fortes qu'attendu dans respectivement 9,9 et 9,8% des communautés. Les valeurs de chevauchement de trait calculées sur les traits longueur du pédoncule caudal (*cpl*), hauteur du corps et diamètre des yeux tendent aussi à dévier de l'aléatoire mais dans des niveaux de significativité plus faibles : 5,9, 5,9 et 5,3% respectivement (Figure 20, page 84). Enfin, la longueur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps et la longueur de la tête (*hl*) sont inférieures à l'attendu dans quelques communautés : respectivement 4,6 et 3,3% (Figure 20, page 84).

La déviation de la longueur moyenne des nageoires pelviennes montre que les aptitudes natatoires et particulièrement la manœuvrabilité des espèces jouent un rôle clé dans la dispersion et le succès des espèces (Figure 20, page 84). Des patterns de convergence ont principalement été observés sur la morphologie du pédoncule caudal confirmant le rôle des capacités natatoires dans l'assemblage des communautés sous l'influence du filtrage environnemental (Figure 20, page 84). Les espèces dépendent de la nage essentiellement pour chercher de la nourriture et éviter les prédateurs (Wolter & Arlinghaus 2003). Les espèces migratrices dépendent également de leurs capacités natatoires pour des étapes clés de leur vie et leur reproduction. La taille et la diversité d'habitat peut donc causer de la convergence de trait en sélectionnant les espèces sur leurs aptitudes à poursuivre et capturer des proies. La sensibilité du trait diamètre des yeux souligne le rôle majeur de la vision dans l'assemblage des communautés sous l'influence d'un filtrage environnemental. Pour la plupart des espèces de poisson, la vision est fondamentalement impliquée dans l'orientation, la prise alimentaire et la recherche et le choix d'un partenaire sexuel (Bakker & Goldschmidt 1989). Une vision inadaptée peut donc significativement limiter plusieurs activités essentielles (De Robertis *et al.* 2003).

Après une sélection des traits les plus pertinents et fiables basée sur ces résultats, nos analyses ont porté sur la longueur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps (*cpl_bd*), la hauteur du pédoncule caudal (*cpd*), la longueur des nageoires pelviennes (*pelfl*) et le diamètre des yeux (*ed*). L'analyse statistique des distributions de SES de CWM et de chevauchement de trait repose sur la sélection du meilleur modèle pour chaque trait. Les modèles sélectionnés pour tester les réponses des valeurs moyennes des traits (CWM) selon le modèle nul pondéré par les abondances sont rapportés dans la Table 17 (page 84) et les valeurs de chevauchement de trait (TO) sont dans la Table 18 (page 85).

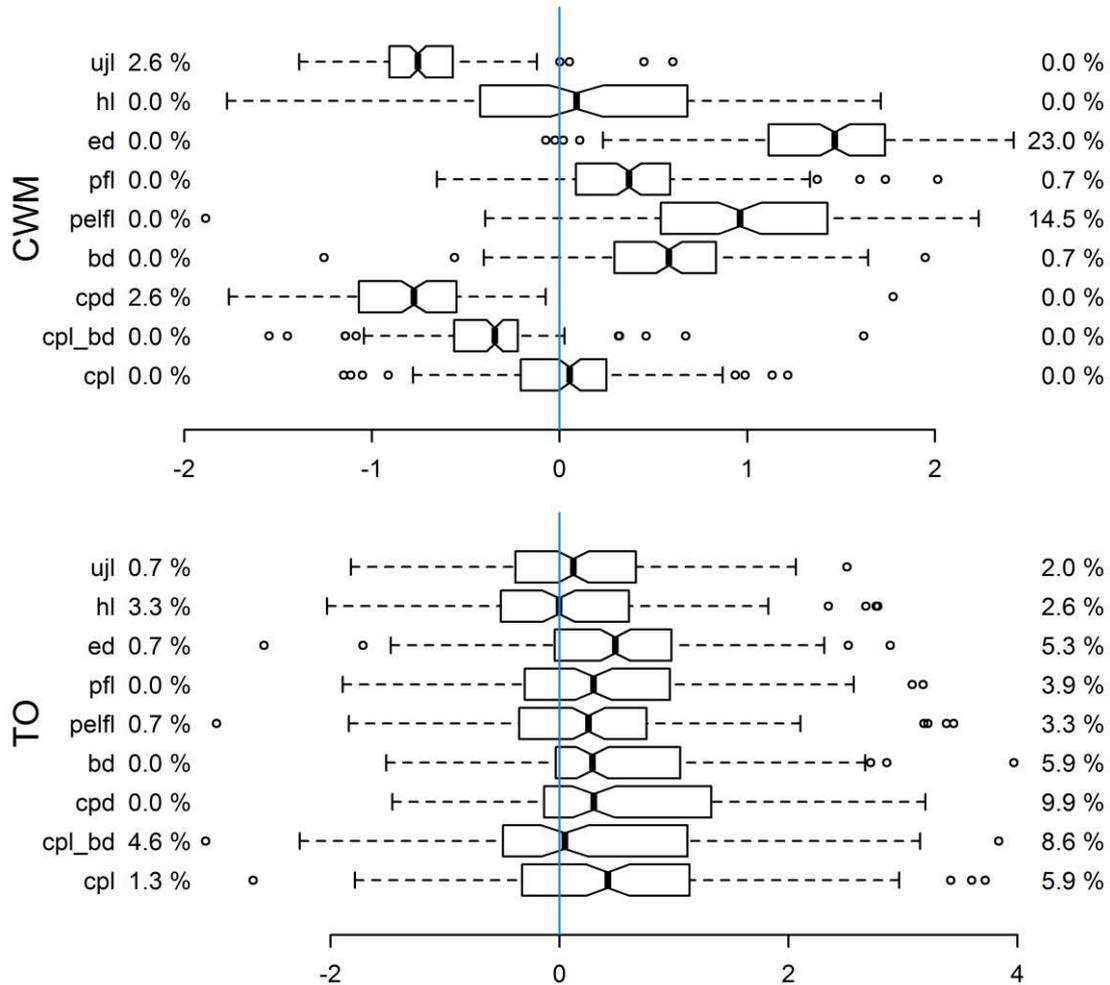


Figure 20 : Distributions des valeurs de SES et proportion de communautés significativement différentes de l'attendu selon le modèle nul régional pondéré par l'abondance (*rabw*). Des valeurs de CWM positives indiquent des traits plus grands qu'attendu et des valeurs négatives indiquent des traits plus petits qu'attendu. Les valeurs positives et négatives de chevauchement de trait représentent respectivement de la convergence et de la divergence de traits.

Table 17 : Meilleurs modèles appliqués à CWM, la moyenne des valeurs de traits de la communauté pondérée par l'abondance. L'interaction entre les non-natives et l'eutrophisation n'étant jamais sélectionnée, elle n'est pas représentée dans cette table. Les variables explicatives sont l'altitude (Alt.), la température moyenne (mT), la surface du lac (SL), la profondeur maximale (PM), la concentration en phosphore total (TP) et l'abondance d'espèces non-natives (NN). Les valeurs rapportées sont les *t values* montrant l'importance de la variable.

	Intercept	Alt.	mT	SL	PM	TP	TP ²	NN	NN ²	R ² marg.	R ² cond.
<i>cpl_bd</i>	-0,74	1,53	-4,28			3,08	-2,17			0,23	0,36
<i>cpd</i>	-0,47		-3,20	-3,65		2,31		-2,09		0,21	0,24
<i>pelfl</i>	-0,19	-3,97	1,76	2,67	4,46	2,61	-3,29		2,23	0,42	0,42
<i>ed</i>	3,99	-4,01		2,26	2,86	3,13	-3,62	2,44		0,35	0,38

L'altitude a des effets négatifs forts sur les valeurs moyennes de longueur des nageoires pelviennes ($t = -3,97$) et sur le diamètre des yeux ($t = -4,01$) (Table 17, page 84). La température moyenne a des effets négatifs forts sur les valeurs moyennes de longueur ($t = -4,28$) et de hauteur ($t = -3,20$) du pédoncule caudal. On note que la surface du lac a un effet négatif sur la hauteur moyenne du pédoncule caudal ($t = -3,65$). La surface et la profondeur du lac ont des effets positifs sur les traits longueur des nageoires pelviennes ($t = 2,67$ et $4,46$ respectivement) et diamètre des yeux ($t = 2,26$ et $2,86$ respectivement). Concernant les pressions, on constate que le phosphore total a des effets positifs sur les valeurs moyennes des quatre traits mais cette relation est quadratique et va en s'intensifiant pour les traits longueur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps, pour la longueur des pelviennes et pour le diamètre des yeux. Enfin, les espèces non-natives ont des effets respectivement négatifs et positifs sur les valeurs moyennes de la hauteur du pédoncule caudal ($t = -2,09$) et du diamètre des yeux ($t = 2,44$).

Table 18 : Meilleurs modèles appliqués au chevauchement de trait. L'interaction entre les non-natives et l'eutrophisation n'étant jamais sélectionnée, elle n'est pas représentée dans cette table. Les variables explicatives sont l'altitude (Alt.), la température moyenne (mT), la surface du lac (SL), la profondeur maximale (PM), la concentration en phosphore total (TP) et l'abondance d'espèces non-natives (NN). Les valeurs rapportées sont les *t values* montrant l'importance de la variable.

	Intercept	Alt.	mT	SL	PM	TP	TP ²	NN	NN ²	R ² marg.	R ² cond.
<i>cpl_bd</i>	-1,72	3,45	1,66			-2,97				0,27	0,31
<i>cpd</i>	3,94			-1,62						0,02	0,05
<i>pel_fl</i>	0,32		2,18		-4,01					0,11	0,11
<i>ed</i>	-0,15					2,00				0,03	0,03

Concernant les modèles sélectionnés pour le chevauchement de trait, seul le modèle testant la longueur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps passe le seuil de 0,20 de R² marginal (Table 18). Ce modèle indique un effet positif fort de l'altitude ($t = 3,45$) et un effet négatif du phosphore total ($t = -2,97$).

Pour conclure, ces résultats montrent que les communautés des lacs d'altitude ont une moins bonne mobilité et consomment des proies relativement plus petites que les communautés en plaine. Cet effet est d'autant plus fort pour la longueur du pédoncule caudal pour lequel l'altitude exerce une convergence fonctionnelle forte. La température a agi comme filtre environnemental sur la morphologie du pédoncule caudal et favorise les espèces ayant de bonnes aptitudes natatoires. Les communautés des grands lacs ont de meilleures aptitudes natatoires permettant de plus grands déplacements et une meilleure vision que les communautés de petits écosystèmes. Les lacs eutrophisés hébergent des communautés dont l'assemblage a été significativement influencé par le phosphore total pour les quatre traits morphologiques considérés. Les conditions des lacs eutrophes favorisent les espèces ayant une bonne mobilité (hauteur du pédoncule caudal et longueur des pelviennes) et endurance (longueur du pédoncule caudal). On note toutefois que l'eutrophisation augmente la divergence fonctionnelle sur le

trait longueur du pédoncule caudal par rapport à la hauteur du corps suggérant de l'exclusion compétitive dans les milieux les plus riches. L'eutrophisation favorise également les espèces consommant des proies relativement grandes. Enfin, les écosystèmes où les espèces non-natives sont les plus nombreuses hébergent des espèces consommant des espèces relativement petites et ayant une meilleure endurance.

III.5.2. Cohérences des effets environnementaux à travers les échelles (A3)

Ces travaux comparant trois échelles font l'objet d'un manuscrit en préparation (Appendice 3, page181).

Objectifs :

- l'importance relative du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive reste-t-elle constante entre les échelles locale, régionale et continentale ?

- les gradients environnementaux et de pression ont-ils les mêmes effets quelle que soit l'échelle ?

Données biologiques : Cent quarante-deux communautés de poissons provenant de lacs naturels européens. Quatre traits morphologiques par espèce.

Données environnementales : Altitude, surfaces du lac et du bassin versant, profondeur maximale, température moyenne, amplitude de température, phosphore total et biomasse de non-natives

Méthodes : Développement de trois modèles nuls *rabl*, *rab* et *rabc* qui tirent aléatoirement des espèces dans le *pool* local, régional ou continental respectivement. La spécialisation fonctionnelle (FSpe) et la valeur de trait moyenne pondérée par l'abondance (CWM) sont calculées sur les communautés observées et ces valeurs sont comparées (SES). Des régressions multiples testent les effets de paramètres environnementaux et de pressions sur ces distributions de SES.

L'analyse des effets d'échelle dans l'influence des paramètres environnementaux sur les règles d'assemblages s'est basée sur la comparaison des SES de CWM et FSpe obtenues par trois modèles nuls différents : *rabl*, *rab* et *rabc*. Dans un premier temps, pour chaque trait et chaque métrique, les distributions issues des trois modèles nuls, donc aux trois échelles différentes sont comparées : direction

et intensité de la déviation par rapport aux valeurs simulées. Dans un second temps, l'influence des paramètres environnementaux aux trois échelles sont comparées.

Concernant les réponses des valeurs de CWM, on observe tout d'abord que les distributions de la plupart des traits : *hl*, *ed*, *pfl*, *pel*, *bd*, *cpd* et *cpl* montrent des déviations plus fortes lorsque les valeurs observées sont comparées aux valeurs simulées par le modèle nul continental que régional et local (Figure 21). Les traits longueur de la mâchoire, hauteur du pédoncule caudal et longueur du pédoncule caudal par rapport à la hauteur du corps tendent à être plus petits qu'attendu aléatoirement, c'est notamment le cas de la hauteur du pédoncule caudal (*cpd*) qui dévie significativement de la valeur attendue dans 9,9% des communautés selon le modèle nul local (Figure 21). Le diamètre des yeux (*ed*), les longueurs des nageoires pectorales (*pfl*) et pelviennes (*pel*), et la hauteur du corps (*bd*) tendent à être plus grands qu'attendu aléatoirement. Les valeurs du diamètre des yeux et de la longueur des nageoires pelviennes notamment sont significativement plus grands qu'attendu aux trois échelles, surtout selon le modèle nul continental (déviations significatives dans 43,5 et 22,5% des communautés pour le diamètre des yeux et la longueur des nageoires pectorales respectivement, Figure 21).

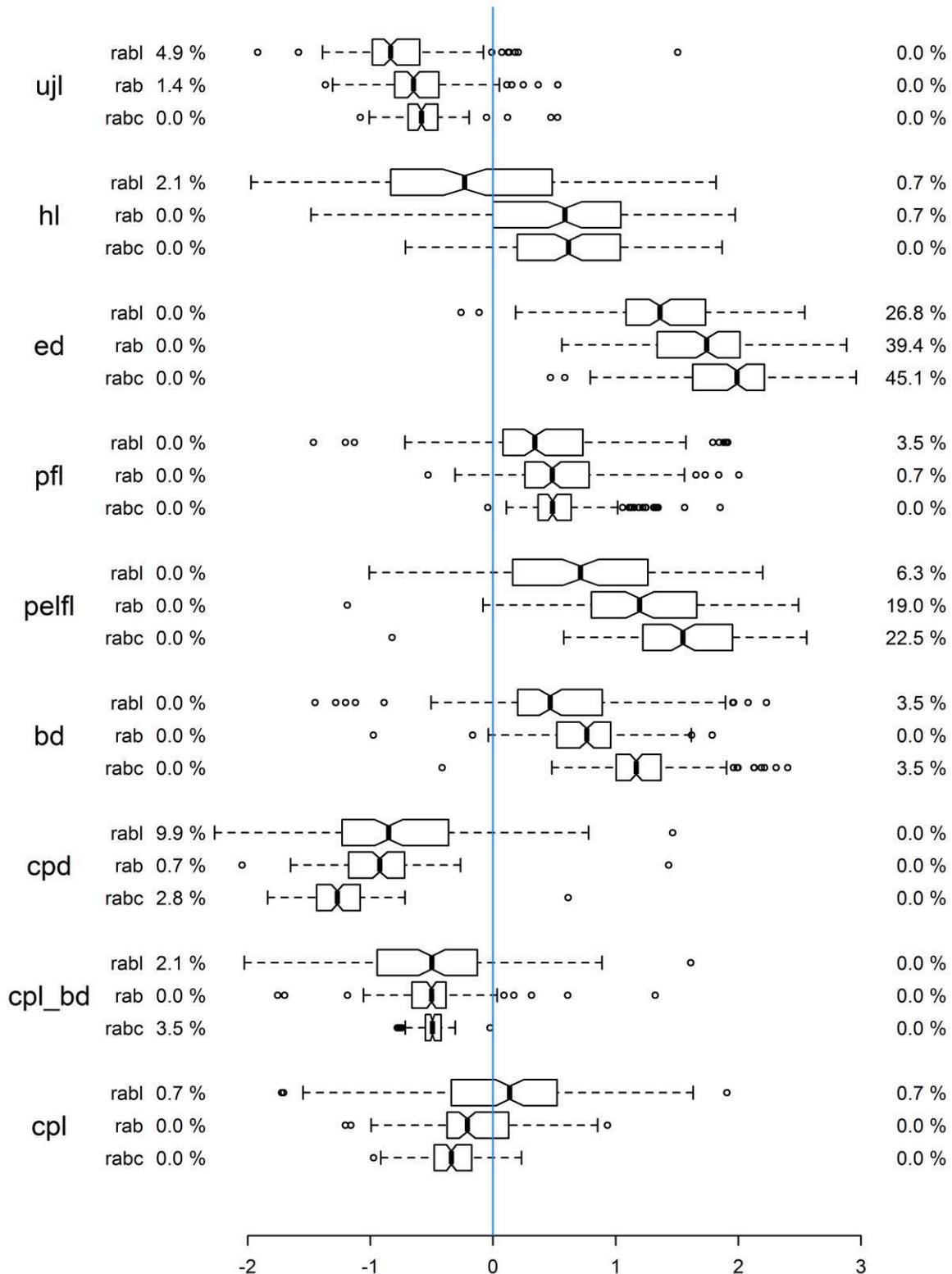


Figure 21 : Distributions des valeurs de SES et proportion de communautés significativement différentes de l'attendu pour CWM. Des valeurs de CWM positives indiquent des traits plus grands qu'attendu et des valeurs négatives indiquent des traits plus petits qu'attendu.

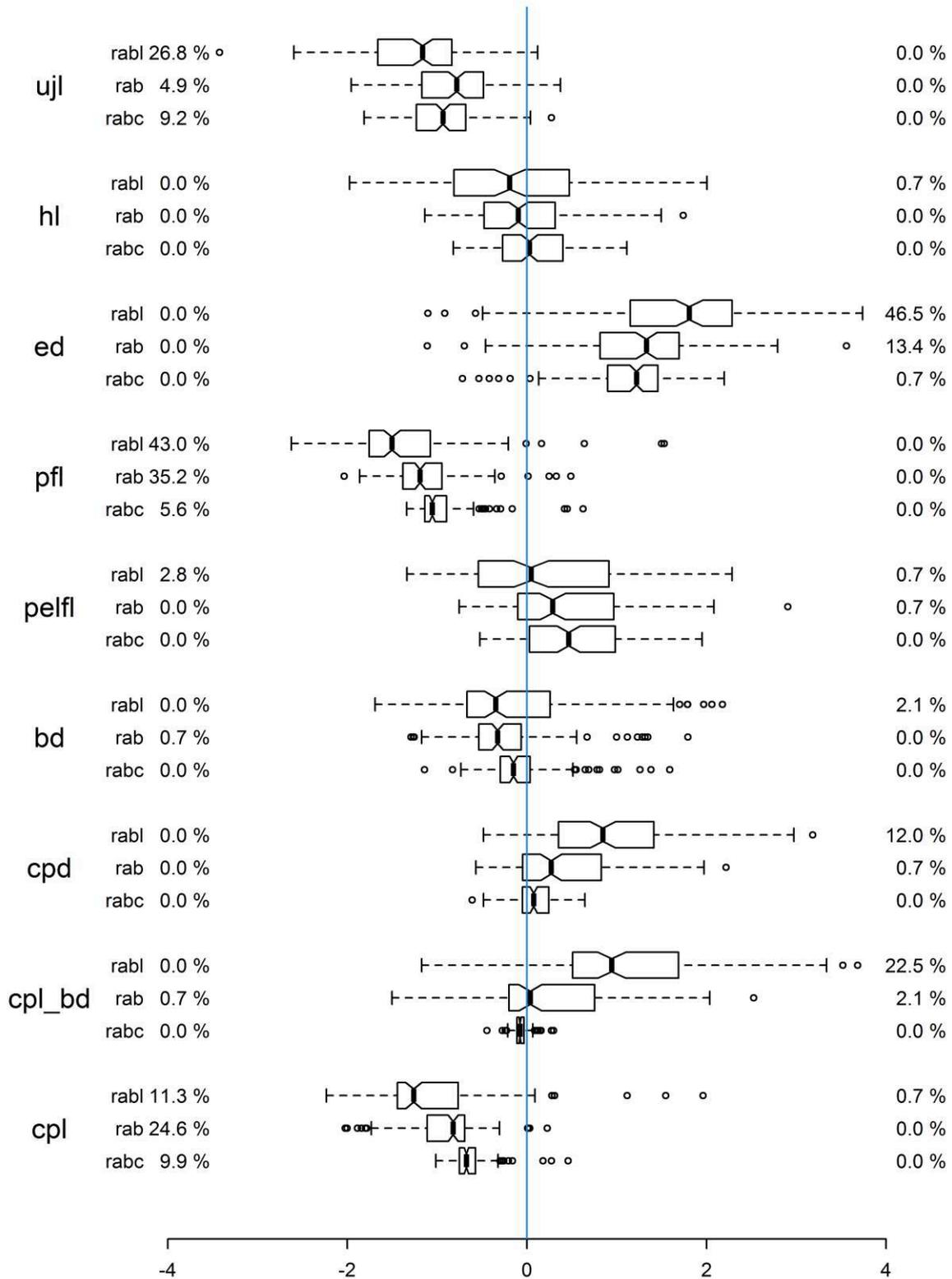


Figure 22 : Distributions des valeurs de SES et proportion de communautés significativement différentes de l'attendu pour FSpe, la spécialisation fonctionnelle. Les valeurs positives et négatives de spécialisation fonctionnelle représentent respectivement une spécialisation plus grande (divergence) ou plus petite (convergence) qu'attendu.

Les déviations observées pour la spécialisation des traits testés tendent à être plus fortes lorsque l'on compare les valeurs observées aux valeurs obtenues par le modèle nul local que régional et continental. C'est notamment clair pour la longueur de la mâchoire supérieure, le diamètre des yeux, la longueur des nageoires pectorales, la hauteur du pédoncule caudal et la longueur du pédoncule caudal par rapport à la hauteur du corps (Figure 22). Les traits longueur de la mâchoire supérieure, longueur des nageoires pectorales et longueur du pédoncule caudal sont significativement moins spécialisés qu'attendu selon les trois modèles nuls, les déviations étant significatives dans 4,9% à 43,0% des lacs (Figure 22). Les traits diamètre de l'œil, hauteur du pédoncule caudal et longueur du pédoncule caudal par rapport à la hauteur du corps tendent à être plus spécialisés qu'attendu aléatoirement indiquant de la divergence fonctionnelle. Ces réponses positives de la spécialisation fonctionnelle aux processus d'assemblage ne s'observent quasiment qu'à l'échelle locale où elles sont détectées dans 12,0 à 43,5% des lacs (Figure 22).

Pour conclure sur cette partie, on voit qu'une partie de nos résultats confirme l'hypothèse selon laquelle les communautés apparaissent plus convergentes lorsqu'elles sont comparées à des communautés simulées à partir du *pool* continental qu'à l'échelle du *pool* local (Chalmandrier *et al.* 2017). Nos analyses détectent des effets marqués de l'échelle sur la spécialisation fonctionnelle qui est globalement plus faible qu'attendu aléatoirement à l'échelle continentale qu'à l'échelle régionale et à l'échelle régionale qu'à l'échelle locale. Cela confirme l'intensité croissante des filtrages environnementaux lorsque l'échelle du *pool* d'espèces s'élargit. En cohérence avec ce résultat, les déviations les plus fortes de trait moyen pondéré par l'abondance sont obtenues en comparant les communautés observées aux communautés simulées par le modèle nul continental.

La longueur du pédoncule caudal pondéré par la hauteur du corps, la hauteur du pédoncule caudal, la longueur des nageoires pelviennes et le diamètre des yeux ont été sélectionnés pour leur fiabilité et seules leurs réponses à l'environnement ont été testées. Ensuite, seuls les modèles expliquant les distributions de la spécialisation fonctionnelle des traits longueur des nageoires pelviennes et diamètre des yeux ont passé le seuil de R^2 0,20 et ont pu être analysés (Table 19).

L'altitude a un effet négatif sur la spécialisation calculée sur la longueur des pelviennes et sur le diamètre de l'œil aux trois échelles. L'effet est nettement plus fort à l'échelle locale pour *pel* ($t = -4,93$ et $-2,15$ aux échelles locale et continentale, Table 19) mais il est plus fort à l'échelle continentale pour *ed* ($t = -3,50$ et $-4,75$ aux échelles locale et continentale, Table 19). Les effets de la profondeur maximale sont aussi opposés pour les deux traits : pour *pel*, les effets de la profondeur sur la spécialisation diminuent lorsque l'échelle augmente ($t = 6,62$ et $5,22$ aux échelles locale et continentale, Table 19) alors que pour *ed*, les effets augmentent avec l'échelle ($t = 3,26$ et $4,25$ aux échelles locale et continentale, Table 19). Les effets de l'eutrophisation sur la spécialisation des communautés observées ne sont détectés qu'à l'échelle locale ($t = 2,92$ et $3,34$ pour *pel* et *ed* respectivement, Table 19) avec un effet quadratique significatif

alors que les effets des espèces non-natives ne sont détectés qu'aux échelles régionale et continentale sur *pelfl* ($t = -2,67$ et $-2,15$ respectivement, Table 19).

Concernant les effets des gradients environnementaux sur l'importance relative des processus d'assemblage, on observe deux effets majeurs de l'altitude et de la profondeur maximale favorisant respectivement la convergence et la divergence fonctionnelles sur les deux traits sélectionnés. Il semble donc qu'indépendamment de l'échelle, l'altitude ait un rôle de filtrage environnementale et la profondeur maximale semble permettre l'évitement de la compétition entre espèces. L'influence de l'échelle sur ces effets de l'environnement ne sont pas forts et ne montrent pas de confirmation ou d'infirmité quant à l'intensité plus grande du filtrage environnemental avec l'étendue du *pool* (Chalmandrier *et al.* 2017).

Enfin, il est intéressant de noter que les effets de l'eutrophisation ne sont détectés qu'à l'échelle locale. Cela montre l'influence essentiellement locale de l'eutrophisation sur la structuration des communautés causant de la divergence fonctionnelle sur les fonctions de prise alimentaire et de déplacement. Il est à noter que contrairement à *rab*, le modèle nul *rabw* avait détecté des effets de l'eutrophisation sur les processus d'assemblage à l'échelle régionale. Cette différence semble signifier que la simulation de communautés par un modèle nul plus réaliste car pondéré par les occurrences des espèces permet une détection plus fine des effets de l'environnement sur les processus d'assemblage. Les espèces non-natives quant à elles causent de la convergence fonctionnelle aux échelles régionale et continentale. Il semble que plus il y a d'espèces non-natives dans une communauté, plus la communauté locale représente un sous échantillon fonctionnel restreint du *pool* régional et du *pool* continental. Les espèces non-natives semblent donc agir comme un filtre environnemental parce qu'elles sont reliées à de l'homogénéisation fonctionnelle.

Table 19 : Meilleurs modèles sélectionnés pour FSpe. Les valeurs rapportées sont les *t values* montrant l'importance de la variable.

Trait	Échelle	Intercept	Alt.	PM	SL	mT	TP	NN	TP ²	NN ²	TP:NN	R ² marg.	R ² cond.
<i>pelfl</i>	Locale	-0,87	-4,93	6,62			2,92		-3,39			0,28	0,28
	Régionale	0,59	-1,87	5,51				-2,67		1,99		0,27	0,30
	Continentele	1,45	-2,15	5,22				-2,15	-1,19	1,86		0,25	0,25
<i>ed</i>	Locale	2,58	-3,50	3,26			3,34		-3,78	-0,14		0,21	0,26
	Régionale	5,51	-3,41	3,74		-2,47			-0,99	1,57		0,28	0,36
	Continentele	7,84	-4,75	4,25		-1,78			-1,02			0,23	0,23

III.6. Redondance fonctionnelle et vulnérabilité des communautés de poissons

Nous avons ici étudié la vulnérabilité des communautés de poissons à l'aide de la redondance fonctionnelle en nous basant sur le postulat qu'une communauté dont les espèces sont très redondantes a peu de chance de perdre des fonctions si une espèce disparaît et est donc peu vulnérable (Elmqvist *et al.* 2003). Ces travaux font l'objet d'un manuscrit en préparation par Teichert et collègues.

Objectif : analyser la vulnérabilité des communautés de poissons grâce à la redondance fonctionnelle

Données : Trois cent deux lacs et retenues françaises, espagnoles et portugaises. Les niches fonctionnelles des poissons ont été décrites à partir de cinq traits complémentaires, couramment utilisés dans les études portant sur la diversité fonctionnelle dans les assemblages de poissons (Erős *et al.* 2009 ; Parravicini *et al.* 2014 ; Mouillot *et al.* 2014 ; Pool, Grenouillet & Villéger 2014) : taille du poisson, position dans la colonne d'eau, substrat de ponte, guildes trophiques et mode de nage. Ils reflètent les différentes fonctions écologiques des espèces dans les écosystèmes, en se concentrant sur les éléments clés qui déterminent les préférences en matière d'habitat et leur position dans la chaîne alimentaire.

Méthodes : Cinq scénarios d'extinction (aléatoire, optimiste, pessimiste, basée sur l'abondance et basée sur la vulnérabilité) et calcul de la redondance fonctionnelle (*Area Under the Curve*). Calcul de la vulnérabilité.

III.6.1. Scénarios d'extinction et redondance fonctionnelle

La redondance fonctionnelle des communautés de poissons a été évaluée à partir des moyennes des valeurs d'AUC calculées pour chacune des 999 simulations aléatoires d'extinction d'espèces. La redondance est plus élevée dans les lacs situés en France que dans les plans d'eau espagnols et portugais (Figure 23).

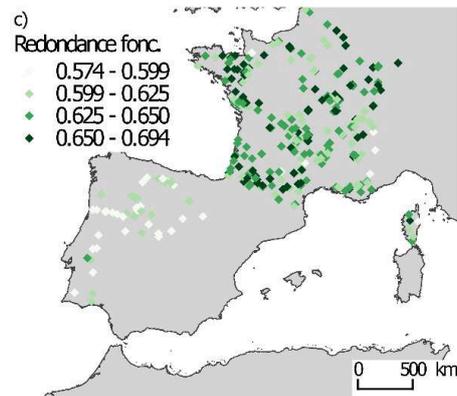


Figure 23 : Redondance fonctionnelle des communautés de poissons des lacs français, espagnols et portugais (Teichert *et al.* en prép.).

La redondance fonctionnelle observée est positivement corrélée à la richesse spécifique ($r = 0.60$, $P < 0.001$, Figure 24). Les valeurs d'AUC simulées selon le scénario Optimiste sont positivement corrélées à la richesse spécifique ($r = 0,67$, $P < 0,001$) mais elle est légèrement corrélée négativement avec la richesse spécifique selon le scénario Pessimiste ($r = -0,12$, $P = 0,030$). Pour les scénarios basés sur l'abondance et la vulnérabilité des espèces, les SES (tailles d'effets standardisées d'AUC) ne dévient pas significativement de l'aléatoire ce qui suggère que ces deux scénarios n'affectent pas plus fortement la diversité fonctionnelle qu'une disparition d'espèce aléatoire.

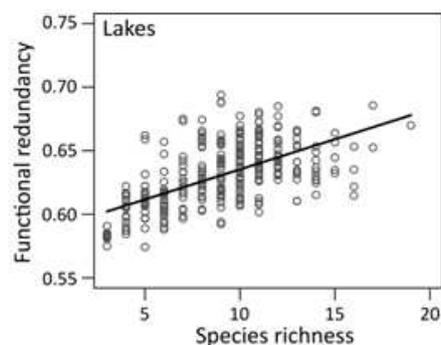


Figure 24 : Relation entre richesse spécifique et redondance fonctionnelle dans les communautés piscicoles. La redondance fonctionnelle de chaque assemblage a été évaluée à partir de 999 trajectoires aléatoires d'extinctions d'espèces en calculant l'aire moyenne sous la courbe (proportion d'espèces perdues par rapport à la proportion résiduelle de diversité fonctionnelle). La ligne pleine montre la relation linéaire significative entre la richesse spécifique et la redondance fonctionnelle en utilisant la combinaison des cinq traits fonctionnels (Teichert *et al.* en prép.).

III.6.2. Vulnérabilité taxonomique et vulnérabilité des assemblages

La vulnérabilité taxonomique moyenne des assemblages de poissons calculée par la proportion d'espèces classées dans les catégories « fortement » à « très fortement » vulnérables est de 0,52. Elle est plus élevée en France qu'en Espagne ou au Portugal.

La vulnérabilité des assemblages est principalement due à la sensibilité taxonomique et on n'observe pas de patron de distribution géographique de cette vulnérabilité globale.

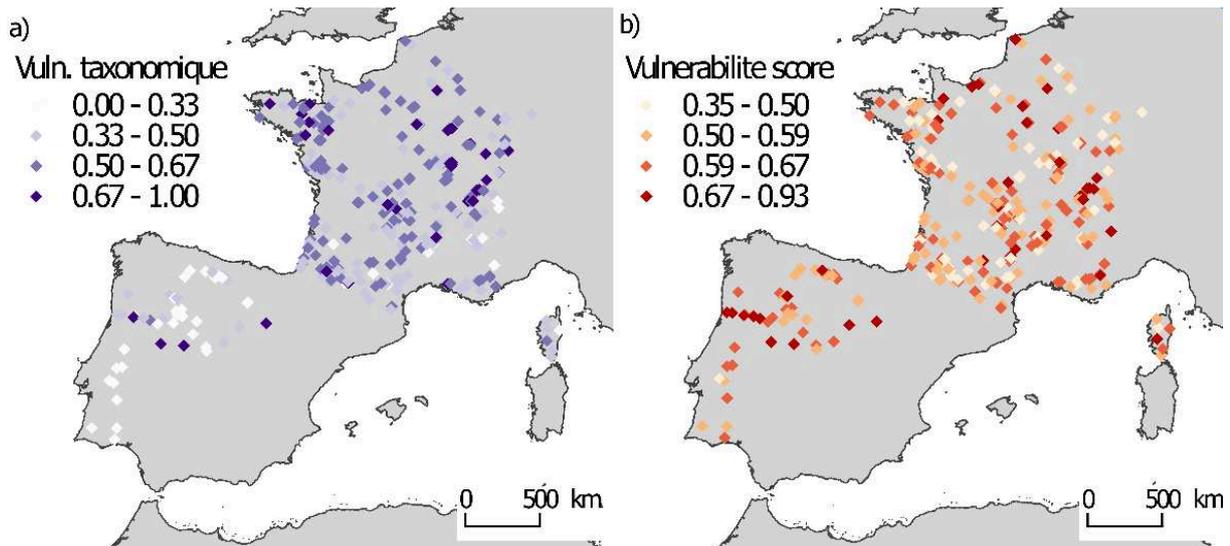


Figure 25 : Proportion d'espèces vulnérables (à gauche) et vulnérabilité fonctionnelle (à droite) des communautés de poissons dans les lacs français, espagnols et portugais. Les espèces vulnérables ont été déterminées sur la base du score intrinsèque de vulnérabilité, c'est-à-dire de la catégorie « élevée » à « très élevée » de vulnérabilité. La vulnérabilité fonctionnelle est le score composite minimisé pour les assemblages fortement redondants composés d'espèces à faible risque d'extinction (Teichert *et al.* en prép.).

Nous montrons ici que la redondance fonctionnelle associée à des traits d'espèces peut permettre de déterminer les écosystèmes les plus vulnérables à la perte de fonctions importantes suite à la disparition d'espèces.

Chapitre IV – Discussion

IV.1. Atouts et limites du jeu de données

IV.1.1. Les sites d'étude

La large couverture géographique offerte par le jeu de données permet des analyses robustes des variations de conditions environnementales et permet de généraliser des résultats au moins aux autres écosystèmes lacustres de la zone tempérée européenne. Les points forts de ce jeu de données contrebalancent les difficultés inhérentes à un jeu de données de cette échelle et de cette complexité. Les différences de méthodologie sont rares grâce à l'effort mis sur l'uniformisation des méthodes. L'occupation du sol dans le sous bassin versant du lac et les variables de température sont par exemple des données produites à l'échelle européenne (*CORINE Land Cover, Climate Research Unit et European Centre for Medium-Range Weather Forecasts*) mais certaines mesures comme l'intensité de l'altération des berges étaient trop hétérogènes pour être utilisées.

Les 24 bassins versants dans lesquels les lacs étaient situés avaient évidemment des conditions environnementales différentes et des communautés au moins partiellement différentes mais leurs communautés avaient des réponses relativement semblables. Les processus d'assemblages détectés étaient assez homogènes et seuls trois bassins versants ne contenaient de communautés ne déviant jamais de l'aléatoire.

Les lacs sont bien adaptés aux analyses sur les communautés (Hortal *et al.* 2014) et les résultats montrent des processus d'assemblage significatifs ce qui n'est souvent pas le cas dans la littérature (Götzenberger *et al.* 2012). Les réservoirs ont montré des réponses très cohérentes avec les lacs naturels montrant que les analyses faites classiquement sur les lacs peuvent aussi être adaptées aux communautés des lacs artificiels.

IV.1.2. Les données biologiques

Toutes les données poisson utilisées dans le cadre de cette thèse ont été pêchées selon le protocole standardisé européen (CEN/TC 230 Water analysis 2015).

Les données de traits morphologiques utilisées dans le cadre de cette thèse avait, pour la plupart des espèces, déjà été utilisées dans des études publiées (Mason *et al.* 2008a ; Schleuter *et al.* 2012 ; Argillier *et al.* 2013). Les traits catégoriels avaient fait l'objet de discussions pour assurer la justesse des affectations dans les différentes guildes au niveau européen. Les mesures morphologiques ont toutes été faites selon la même méthode et essentiellement par le même expérimentateur ce qui évite de nombreux biais. La seule limitation de cette base de traits repose dans la généralité des mesures : une espèce donnée a la même valeur moyenne de trait où qu'elle ait été pêchée. D'autres études de ce domaine ont pris en compte la variabilité intraspécifique et la capacité d'adaptation des espèces dans chaque communauté (Bolnick *et al.* 2011 ; Karadimou *et al.* 2015 ; Concepción *et al.* 2016) mais cette démarche ne faisait pas partie des objectifs au moment de l'obtention de ces données de pêches dont les plus anciennes datent de 1995. Cette étape supplémentaire aurait augmenté le temps de manipulation et aurait nécessité le développement d'une méthode standardisée auprès de l'ensemble des partenaires. La variabilité fonctionnelle en fonction de l'ontogénie et la variabilité liée à la géographie peuvent également poser problème (Chapman, Mackay & Wilkinson 1989 ; Hjelm *et al.* 2000). Une prise en compte de la variabilité dans chaque lac aurait demandé de photographier un nombre représentatif d'individus de chaque espèce dans chaque communauté. Une prise en compte optimale de la variabilité liée à l'ontogénie et à l'origine géographique aurait demandé des mesures sur un nombre représentatif de photos représentant plusieurs classes d'âge dans l'ensemble de la répartition géographique de l'étude alors que trouver des photos exploitables pour certaines espèces rares est particulièrement difficile.

Malgré les limites posées par la prise en compte limitée de la variabilité intraspécifique et de la plasticité des espèces dans leurs réponses à l'environnement et aux interactions biotiques, le travail nécessaire à l'obtention d'une base de données de traits morphologiques parfaitement représentative de chaque communauté est la raison pour laquelle un grand nombre d'études sont basées sur des bases de données de mesures à l'échelle régionale voire continentale, comme les bases TRY et LEDA pour les plantes (Kleyer *et al.* 2008 ; Kattge *et al.* 2011). L'objectif principal de la base LEDA (échelle européenne) est d'ailleurs d'offrir une base de traits fiable pour analyser la réponse fonctionnelle des communautés aux gradients environnementaux (Kleyer *et al.* 2008). Ces bases de données ont permis l'expansion de l'écologie fonctionnelle basée sur des traits morphologiques ou d'histoire de vie (Cordlandwehr *et al.* 2013). Les biais induits par l'utilisation de ces bases de données n'ont été que rarement analysés mais ils ne semblent pas problématiques à l'échelle à laquelle on travaille (Cordlandwehr *et al.* 2013 ; Kazakou *et al.* 2014). Ces études comparent les réponses de communautés de plantes selon si les valeurs des traits analysés sont mesurées dans chaque habitat ou sont issues d'une base de données (LEDA dans Cordlandwehr *et al.* (2013) et TRY dans Kazakou *et al.* (2014)). Cela dépend de l'échelle selon Cordlandwehr *et al.* (2013), les valeurs de traits venant d'une base de données large échelle ne convenant pas bien à la caractérisation d'une communauté à une échelle très fine (2×2 m) mais convient à la caractérisation d'une communauté à l'échelle de l'habitat. Cela dépend du degré de plasticité du trait selon Kazakou *et al.* (2014) les traits les moins plastiques étant les plus stables entre les différentes échelles d'origine des traits

Lors de l'interprétation de nos résultats, le fait que les traits morphologiques ne soient pas mesurés localement ne mettait pas en doute les conclusions. Lors de l'analyse des processus d'assemblage à l'échelle européenne, aucun des traits pour lesquels les valeurs de CWM répondaient significativement à du filtrage environnemental n'a montré de convergence détectable par le chevauchement de trait (Figure 20). L'absence d'augmentation de la similarité entre les espèces peut être causée par des interactions compétitives qui ont mené à des disparitions locales d'espèces et à une diminution de la similarité de niche. Une autre possibilité est que les espèces sélectionnées dans le *pool* régional aient été moins semblables qu'attendu. Il s'agit cependant d'un processus difficile à mettre en lumière et notre étude ne permet pas de tirer de conclusion précise sur ce point. En effet, à la suite de la constitution de la communauté à partir des espèces du *pool* régional, il est probable que la plasticité des espèces (régime alimentaire, habitat) ait diminué la compétition (Robinson *et al.* 1993). Dans les cas où les espèces entrent dans un écosystème où leurs optimums écologiques ne sont pas parfaitement satisfaits, la plasticité sur certains traits peut jouer un rôle crucial et permettre une adaptation aux conditions locales pour exploiter les ressources et se développer (Jackson & Harvey 1993 ; Langerhans, Layman & Dewit 2003). Des adaptations strictement comportementales n'auraient pas de conséquence sur la morphologie et une adaptation morphologique ne pourrait pas être détectée car les mesures morphologiques provenaient de l'échelle régionale. Cependant, il est peu probable que deux espèces évitant d'être en compétition grâce à leur plasticité phénotypique, morphologique ou comportementale puissent se développer aussi bien qu'en l'absence de compétition (Domenici, Claireaux & McKenzie 2007). CWM est donc capable de détecter des processus d'assemblage malgré la plasticité des espèces (Domenici *et al.* 2007).

IV.2. Effets de l'environnement sur les communautés

IV.2.1. Biogéographie

La relation entre latitude – *proxy* de l'énergie entrant dans l'écosystème – et structure des communautés est discutée dans la littérature traitant des lacs et d'autres types d'écosystèmes (Guégan, Lek & Oberdorff 1998 ; Mehner *et al.* 2007 ; Oberdorff *et al.* 2011 ; Brucet *et al.* 2013 ; Boll *et al.* 2016). Nos analyses ont confirmé cette relation en montrant que même à l'échelle limitée du territoire français et bien que faible, il y a une augmentation significative de la diversité et de l'équitabilité taxonomiques le long du gradient latitudinal entre la Corse et le Pas de Calais (Table 15, page 76). Ce résultat est clairement à rapprocher de la légère augmentation de l'équitabilité fonctionnelle avec la latitude dans ces mêmes lacs (Table 16, page 78). Nous mettons en évidence une diminution de l'équitabilité des communautés du nord vers le sud qui peut être interprétée par une plus faible fréquence des espèces dominantes ou rares dans les lacs du nord de la France ou des communautés plus déséquilibrées au sud. La diminution de la divergence fonctionnelle avec la latitude montre que les communautés du nord et

notamment leurs espèces dominantes ont des positions fonctionnelles centrales et tendent donc à être plus généralistes. Au contraire, dans l'étude de Mason *et al.* (2008a), la divergence fonctionnelle augmente avec la latitude. Ces deux résultats sont assez contradictoires et l'explication la plus probable serait une insensibilité de la divergence fonctionnelle à la latitude comme en témoigne le faible R^2 du modèle Biogéographie : 0,10 (Table 16, page 78). Une utilisation plus fréquente de cet indice de diversité fonctionnelle sur des jeux de données large échelle pourrait permettre d'élucider les processus en jeu.

À l'exception d'un effet faible sur la divergence fonctionnelle, on note l'absence d'effet de la longitude (Table 16, page 78). Elle est pourtant considérée comme un *proxy* de l'histoire biogéographique des communautés. Les régions rendues inhospitalières par les modifications climatiques des derniers âges glaciaires ayant ensuite été repeuplées par migration des espèces ayant trouvé refuge à l'est dans le bassin du Danube (Griffiths 2006). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer l'absence d'effet observé dans notre étude. La première est que l'intensité du rôle structurant de la longitude a diminué à cause de l'homogénéisation des communautés (Leprieur *et al.* 2008 ; Dias *et al.* 2014) et cette hypothèse est particulièrement probable dans les réservoirs dont les communautés ont souvent des origines artificielles (Holčík 1991 ; Irz *et al.* 2002). Une seconde est que les effets biogéographiques sont masqués par des facteurs structurants, locaux notamment, beaucoup plus forts tels que l'altitude ou l'eutrophisation (Irz *et al.* 2002 ; Schleuter *et al.* 2012). Enfin, l'histoire biogéographique pourrait influencer l'identité des espèces mais pas la structure des communautés (Irz *et al.* 2002 ; Mehner *et al.* 2007).

IV.2.2. Relations entre taille de l'écosystème et structure des communautés

Quel que soit le type d'hydrosystème considéré, la surface et la profondeur des milieux peuvent être considérées comme des *proxies* de la richesse et de la diversité des habitats disponibles (Oberdorff *et al.* 2011). Plus un lac est grand ou profond plus il est susceptible de couvrir différents types d'habitats rocheux, sédimentaires ou végétaux et plus le compartiment pélagique est susceptible de se développer et de se complexifier (Irz *et al.* 2002, 2007 ; Villéger *et al.* 2010 ; Takimoto *et al.* 2012 ; Brucet *et al.* 2013). Cette disponibilité accrue d'habitats et de ressources est généralement associée à une augmentation de la richesse taxonomique que nous avons montrée ici (Table 15, page 76). Ce résultat se retrouve dans d'autres études sur des lacs naturels européens et américains (Irz *et al.* 2004, 2007 ; Stendera *et al.* 2012 ; Brucet *et al.* 2013). La relation entre la profondeur du lac et la diversité d'habitats et de ressources disponibles est également la principale explication de l'effet positif de la profondeur sur l'équitabilité fonctionnelle (Table 16, page 78). En effet, les communautés des lacs les plus profonds où la diversité de ressources et d'habitats permet la cohabitation d'espèces sans relation de dominance hébergent des communautés plus équitables. Au contraire, les lacs peu profonds ou de faible surface, ayant moins d'habitats et de ressources différents, engendrent de la compétition et donc des déséquilibres entre espèces (Table 16, page 78).

De plus, plus les lacs sont grands et profonds, plus les espèces ont de grands yeux, de longues nageoires pelviennes et un pédoncule caudal fin (Table 17, page 84). Ainsi, les espèces bénéficiant de bonnes aptitudes visuelles, de stabilité offerte par les nageoires pelviennes et d'endurance sont donc favorisées dans les grands écosystèmes qui permettent le développement d'espèces ayant besoin de larges territoires (Hixon 1980 ; Eklöv 1992). La capacité à détecter proies et prédateurs depuis une grande distance est également plus importante dans les grands écosystèmes et explique en partie l'augmentation de la taille moyenne des yeux (Utne-Palm 2002). Le diamètre des yeux est également lié à la profondeur, la lumière déclinant rapidement (Rodriguez & Lewis 1997 ; Ingram & Shurin 2009). L'augmentation de la taille de l'œil avec la profondeur du lac est toutefois un résultat complexe car les espèces lacustres adaptées aux habitats plutôt profonds ou sombres peuvent plutôt dépendre du touché ou de l'odorat pour repérer leurs prédateurs et leurs proies (Hoekstra & Janssen 1985 ; Rodriguez & Lewis 1997).

Dans les réservoirs français et tchèques, l'effet négatif de la profondeur maximale sur la biomasse totale peut être expliqué par les densités de poissons plus faibles dans les strates profondes moins riches et pouvant être anoxiques ou limitées en ressources. L'effet positif de la taille du lac sur l'abondance des planctonivores semble relié au développement de communautés pélagiques plus complexes favorisant le zooplancton et permettant l'allongement de la chaîne trophique, notamment les poissons planctonivores tels que la brème commune (*Abramis brama* (Linnée, 1758)) (Table 14, page 61, Post & Takimoto (2007), Takimoto *et al.* (2012)). Cette augmentation des planctonivores avec la taille de l'écosystème est cohérente avec les effets positifs de la taille de l'écosystème sur les valeurs moyennes de taille de l'œil et de longueur des pelviennes, morphologies particulièrement adaptées au mode d'alimentation des planctonivores (Table 17, page 84).

La taille du sous bassin versant est un paramètre primordial influençant le fonctionnement des lacs (Hynes 1975 ; Davies *et al.* 2008). Le sous bassin versant influence notamment la charge sédimentaire et la concentration en différents nutriments arrivant dans le lac (Davies *et al.* 2008) et c'est un *proxy* de la diversité des types d'écosystèmes aquatiques existants en amont du lac. Les différents écosystèmes lotiques et lentiques d'un bassin versant étant interconnectés, leurs espèces sont susceptibles de passer d'un milieu à un autre selon leurs capacités de dispersion et leurs préférences écologiques. Un lac est donc non seulement susceptible de recevoir des ressources de ses affluents mais aussi des individus de différentes espèces. Cette influence se retrouve dans les réservoirs français où la richesse taxonomique augmente avec la taille du bassin versant (Table 15, page 76). La richesse fonctionnelle dont on attendait une réponse similaire diminue dans les réservoirs ayant les plus grands bassins versants (Table 16, page 78). Cela pourrait s'expliquer par l'importance relative des espèces généralistes dans les lacs ayant les plus grands sous-bassins versants qui sont situés plutôt en plaine. C'est notamment le cas de l'ablette (*Alburnus alburnus* (Linnée, 1758)) et du chevesne (*Squalius cephalus* (Linnée, 1758)) qui sont les espèces dont les abondances sont les plus corrélées à la taille du bassin versant (Spearman = 0,45 et 0,43 respectivement) et qui ont des positions assez centrales dans l'espace fonctionnel (groupes 3 et 38 respectivement dans la Figure 7, page 49).

IV.2.3. Rôle de l'hydrologie sur la structure des communautés

Le temps de résidence permet de déterminer si un réservoir est plutôt lotique avec un temps de résidence faible ou au contraire lentique s'il a un temps de résidence long. Cela conditionne donc la présence d'espèces ayant des adaptations et des préférences à différents niveaux de courant (Soares *et al.* 2008 ; Vašek *et al.* 2015). Un écosystème ayant un temps de résidence long, un écosystème plutôt lacustre donc, offre également une plus grande stabilité écologique et permet une plus grande accumulation de minéraux dans l'écosystème et donc plus de productivité (Jeppesen *et al.* 2015). Après la quantité de phosphore entrant dans un lac, différentes études ont en effet montré que le temps de résidence était un paramètre primordial sinon le principal jouant sur la concentration en phosphore total dans le lac (Dent *et al.* 2002 ; Brett & Benjamin 2008). Ce gradient environnemental est donc particulièrement susceptible d'avoir des effets à la fois directs et indirects sur les communautés de poissons et on a observé dans les réservoirs français et tchèques des effets positifs du temps de résidence sur la biomasse totale et l'abondance d'invertivores/piscivores (Table 14, page 61). L'augmentation de la stabilité, des ressources et donc de la complexité du réseau est une explication probable de l'effet positif sur la biomasse totale et sur les invertivores/piscivores. En revanche, la quantité de plancton étant favorisée par des conditions plutôt lenticques, on attendait également un effet positif du temps de résidence sur l'abondance de planctonivores. L'absence d'effet positif du temps de résidence sur les planctonivores peut s'expliquer par la préférence pour les milieux lotiques de la brème commune, espèce la plus fréquente de la guildes des planctonivores (Froese & Pauly 2013).

IV.2.4. Structuration des communautés par les paramètres climatiques

La température est un *proxy* de l'énergie entrant dans l'écosystème et constitue un indicateur important des ressources (Sturner *et al.* 1997 ; Feld *et al.* 2016). Nos résultats confirment ce rôle important de la température sur la structure fonctionnelle des communautés qui sont plus riches mais moins équitables dans les lacs les plus chauds, confirmant ainsi, sur un jeu de données plus large, quelques observations de Mason *et al.* (2008a) (Table 16, page 78). Les écosystèmes les plus chauds permettent la coexistence de plus de traits différents mais les proportions d'espèces dominantes ou rares sont plus importantes. Avant son rôle à l'échelle du lac, la température joue un rôle de filtre notamment en excluant les espèces dont la physiologie n'est pas adaptée aux conditions climatiques (Mason *et al.* 2008b a). C'est ce que l'on a observé dans les lacs européens où les écosystèmes les plus chauds hébergent des communautés d'espèces dont le pédoncule caudal est plutôt court et fin (Table 17, page 84). Ce facteur climatique est donc principalement responsable d'un filtrage environnemental basé sur les capacités natatoires des espèces (Mouchet *et al.* 2013).

La différence de températures saisonnières est un *proxy* de la rudesse des conditions du milieu, elle est maximale sous les climats montagneux et continentaux et minimale dans les régions sous influence océanique (Argillier *et al.* 2013 ; Brucet *et al.* 2013). On a observé que l'amplitude de température avait

un effet négatif sur la richesse taxonomique ce qui est cohérent avec les conditions difficiles rencontrées dans les lacs où l'amplitude est la plus forte avec des hivers très froids et potentiellement un gel du lac et la nécessité pour les espèces d'être plus eurythermes (Table 15, page 76). L'effet positif de l'amplitude sur l'équitabilité fonctionnelle est également symptomatique des écosystèmes aux conditions « extrêmes » limitant l'exclusion compétitive entre espèces (Table 16, page 78).

IV.2.5. Gradient altitudinal

L'altitude est associée à la rigueur des conditions climatiques, les lacs de haute altitude subissant de fortes variations de températures voire du gel, et à la fragmentation due à l'isolement des lacs dans les réseaux de têtes de bassin.

Nos résultats montrent que la diversité et l'équitabilité taxonomiques diminuent avec l'altitude mais que l'altitude n'influence pas significativement la richesse taxonomique (Table 15, page 76). Ce résultat est expliqué par la présence d'espèces particulièrement dominantes dans les lacs d'altitude, Salmonidae principalement (Irz *et al.* 2002). La spécialisation des communautés autour d'espèces bien adaptées aux conditions des lacs d'altitude est confirmée par la baisse de la divergence fonctionnelle avec l'altitude (Table 16, page 78). Ce filtrage est aussi mis en évidence par l'augmentation du chevauchement de trait avec l'altitude par rapport à l'attendu du modèle nul *rabw* (Table 18, page 85). L'étude de Schleuter *et al.* (2012) confirme la diminution de la divergence fonctionnelle par rapport à l'attendu dans les écosystèmes aquatiques européens.

Les résultats montrent que le gradient altitudinal exerce un filtre sur la longueur des nageoires pelviennes et le diamètre de l'œil, les lacs de basse altitude favorisant les espèces ayant des nageoires courtes et de petits yeux (Table 17, page 84). Cela indique un shift de communauté vers les espèces comptant moins sur la manœuvrabilité et la vision lorsque l'altitude diminue. Ces résultats sont aussi cohérents avec le fait que les espèces adaptées aux eaux turbides, plus fréquentes en plaine, dépendant souvent plus de barbillons ou de leur ligne latérale que de leur vision sont rarement rencontrées dans les lacs de haute altitude (Irz *et al.* 2002). Les meilleures capacités natatoires favorisées par les lacs d'altitude peuvent aussi être liées à la présence d'espèces adaptées aux milieux courants voire à des déplacements migratoires comme chez les Salmonidae (Irz *et al.* 2002). L'altitude a également augmenté le chevauchement de trait sur la longueur du pédoncule caudal indiquant un filtrage environnemental (Table 18, page 85) mais elle n'a pas modifié la valeur moyenne (Table 17, page 84). Il semble donc que plus l'écosystème est haut en altitude, plus les espèces ayant des valeurs de trait extrêmes (faibles ou fortes) sont défavorisées. Ce filtrage environnemental par l'altitude semble être la principale cause de la convergence de trait globale détectée sur la morphologie du pédoncule caudal (Figure 20, page 84).

IV.3. Effets des pressions sur les communautés

IV.3.1. Conséquences de l'eutrophisation sur les communautés de poissons

L'eutrophisation est une pression majeure qui affecte la plupart des lacs et dont l'étude des conséquences sur la structure des communautés a fortement orienté mes travaux de thèse. En effet, nous avons analysé les réponses des communautés de poissons lacustres à l'eutrophisation à différentes échelles (nationale à continentale), dans des écosystèmes naturels et artificiels, et à l'aide de différents traits et métriques. Ces impacts de l'eutrophisation ont d'abord été étudiés sur les indices de diversité taxonomiques puis sur différents indices de diversité fonctionnelle basés sur des traits catégoriels (en retenues) et morphologiques (en retenues et lacs naturels).

IV.3.1.1. Réponse des métriques d'abondance, de diversité et taxonomiques

Nous n'avons pas observé d'effet de l'eutrophisation sur la diversité taxonomique des communautés de poissons des retenues françaises (Table 15, page 76). Des études comparables n'ont détecté d'effets de l'eutrophisation sur la richesse taxonomique ni en lac profond – le lac de Constance – (Eckmann & Rösch 1998) ni en lacs peu profonds – en Floride (Bachmann *et al.* 1996). En revanche, des réponses de la richesse et de la diversité taxonomiques à l'eutrophisation ont été observées dans les lacs peu profonds au Danemark. Ainsi, la littérature rapporte des réponses très variables des richesses et diversités taxonomiques de l'ichtyofaune en milieux lacustres à l'eutrophisation et il est donc très difficile, à partir de ces résultats, de définir une règle générale. Peut-être que les études n'observant pas d'effet délétère de l'eutrophisation sur les indices de diversité taxonomique étaient basées sur des gammes de valeurs de pression trop faibles. Une autre hypothèse est que les méthodes de pêche au filet étant focalisées sur les milieux pélagiques et benthiques, les réponses des communautés littorales ne sont pas correctement appréhendées (Sutela *et al.* 2011). Enfin, cette difficulté peut également être reliée à la complexité des cascades d'effets de l'eutrophisation (Vadeboncoeur *et al.* 2005) et à la difficulté à détecter les potentiels effets de seuil (Scheffer *et al.* 2001 ; Dent *et al.* 2002). Bien qu'elle soit moins souvent utilisée, l'équitabilité taxonomique a également été incluse dans certains indices d'intégrité biotique (IBIs) pour mesurer les conséquences de l'eutrophisation sur les communautés (Appelberg *et al.* 2000 ; Tammi *et al.* 2001) mais l'équitabilité n'a répondu à l'eutrophisation ni dans les réservoirs de notre étude ni dans les lacs finlandais où elle a aussi été mesurée (Tammi *et al.* 2001) (Table 15, page 76).

Nous avons montré par ailleurs que le pourcentage de sols agricoles dans le bassin versant des réservoirs français et tchèques, parfois considéré comme un *proxy* de l'eutrophisation (Feld *et al.* 2016), a des effets positifs sur la biomasse totale et sur les abondances des invertivores/piscivores et des planctonivores (Table 14, page 61). On note aussi des effets quadratiques négatifs de l'occupation du sol (%Agri²). Ce résultat indique que l'intensité de l'effet diminue avec l'intensité de la perturbation. Lorsque le pourcentage d'agriculture augmente, les biomasses de poissons augmentent donc moins vite voire

diminuent. Bien qu'il ne soit pas caractérisé dans notre étude, il y a donc un effet de seuil au-delà duquel l'effet positif d'un enrichissement des eaux des tributaires sur la biomasse totale et les abondances des invertivores/piscivores et des planctonivores diminue voire s'inverse (Scheffer *et al.* 2001 ; Dent *et al.* 2002). Cet effet de seuil est généralement causé par une simple augmentation de l'eutrophisation alors qu'ici, une mesure directe de la concentration en phosphore total donne des résultats moins marqués. Deux hypothèses peuvent expliquer ce résultat : (i) le gradient de concentration en phosphore total n'atteint pas les fortes valeurs nécessaires à un changement catastrophique des conditions ou bien (ii) l'occupation du sol représente un ensemble de perturbations qui ne sont pas prises en compte lorsque l'on ne considère que le phosphore total. Il pourrait s'agir d'un autre nutriment, tel que l'azote, ou de la charge sédimentaire augmentée par le travail des sols ou enfin de pollutions chimiques (Allan 2004). Cette autre ou ces autres pressions potentiellement impliquées pourraient aussi expliquer la sensibilité des planctonivores à l'occupation du sol par l'agriculture alors qu'ils n'ont pas répondu à la concentration en phosphore total. Ces deux indices de l'eutrophisation semblent toutefois converger pour montrer des effets *bottom-up* structurant le fonctionnement de ces réservoirs. En effet, la concentration totale en phosphore, comme l'occupation du sol, a des effets positifs sur la biomasse totale et sur les invertivores/piscivores (Table 14, page 61). Cela signifie que plus le milieu est enrichi plus la communauté de poissons est productive, notamment le compartiment des invertivores/piscivores. Or, ces poissons sont parmi les plus hauts placés dans le réseau trophique, l'eutrophisation qui influence directement la production primaire phytoplanctonique semble donc avoir des effets *bottom-up* en cascade sur les planctonivores puis les invertivores/piscivores (Vadeboncoeur *et al.* 2005).

IV.3.1.2. Effets de l'eutrophisation sur les métriques de diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle a été largement utilisée pour analyser les réponses des communautés de plantes et d'animaux aux perturbations (Ernst, Linsenmair & Rödel 2006 ; Flynn *et al.* 2009 ; Biswas & Mallik 2010 ; Pakeman 2011 ; Janeček *et al.* 2013). Des études basées sur la diversité fonctionnelle des communautés de lagunes (Villéger *et al.* 2010), de rivières (Pool *et al.* 2010 ; Clavel *et al.* 2013), de lacs (Erős *et al.* 2009 ; Brind'Amour *et al.* 2011) et de bassins versants (Matsuzaki *et al.* 2013) ont aussi mis en évidence des effets de perturbations (eutrophisation et espèces non-natives notamment) sur la diversité fonctionnelle des peuplements de poisson. L'application spécifique de ces métriques en réservoir étant nouvelle, nous avons comparé nos résultats à d'autres types d'écosystèmes, lentiques ou lotiques, mais l'âge et les conditions environnementales des réservoirs étudiés font que nous les avons comparé préférentiellement à des lacs (Irz *et al.* 2002).

Nos modèles n'ont pas détecté d'effet direct de l'eutrophisation sur les métriques de diversité fonctionnelle (Table 16, page 78). Peu d'études ont utilisé les métriques de diversité fonctionnelle pour tester les réponses des communautés de poissons, les éléments de comparaison et de discussion sont donc limités. Cependant, la diversité fonctionnelle des communautés de poissons des lacs finlandais répondait modérément à l'eutrophisation et au pH (Erős *et al.* 2009) et la divergence fonctionnelle de communautés de poissons lagunaires a également été impactée par l'eutrophisation, l'augmentation de la

turbidité et les espèces non-natives (Villéger *et al.* 2010). Ces résultats peuvent en partie être expliqués par le succès d'espèces généralistes dans les écosystèmes perturbés (Pool *et al.* 2010).

IV.3.1.3. Effets de l'eutrophisation sur les traits des espèces

Parmi les lacs européens étudiés ici, les écosystèmes eutrophisés hébergent des espèces avec de meilleures aptitudes natatoires et de manœuvrabilité et des yeux plus grands que dans les milieux oligotrophes (Table 17, page 84). Les termes quadratiques de concentration en phosphore indiquaient que les effets de l'eutrophisation diminuaient dans les situations d'eutrophisation intense ce qui suggère des effets saturants. La turbidité qui augmente souvent avec l'eutrophisation affecte la détection des proies ce qui peut expliquer la relation positive entre eutrophisation et diamètre des yeux (Utne-Palm 2002). En conséquence, des espèces privilégiant la manœuvrabilité sur la vitesse ou l'endurance étaient favorisées dans les écosystèmes eutrophisés et turbides comme attendu (Domenici *et al.* 2007).

On remarque que l'eutrophisation a eu des effets positifs significatifs sur les valeurs moyennes de longueur du pédoncule caudal, ce qui indique du filtrage environnemental (Table 17, page 84). Habituellement, lorsque les valeurs fortes d'un trait sont défavorisées par exemple, le filtrage environnemental est associé à de la convergence fonctionnelle. Cependant, l'augmentation de la concentration en phosphore total est associée à de la divergence fonctionnelle pour la longueur du pédoncule caudal (Table 18, page 85). Dans ce cas, la prise en compte insuffisante de la variabilité intraspécifique constitue une limitation technique car l'adaptation locale des espèces ne peut être mesurée. Les espèces peuvent partager les ressources disponibles sans entrer en compétition grâce à leur plasticité et les conséquences sur leurs abondances sont alors particulièrement fines ce qui rend leur détection plus difficile (Robinson *et al.* 1993 ; Bolnick *et al.* 2011). Les ressources peuvent aussi ne pas être limitantes et permettraient que les espèces gardent des niches très proches.

IV.3.2. Perturbations induites par les espèces non-natives

Un effet positif du nombre d'espèces non-natives sur la richesse taxonomique a été mis en évidence dans des rivières très fragmentées (Pool *et al.* 2010), dans des lacs (Tammi *et al.* 2003) et dans les grands bassins versants japonais (Matsuzaki *et al.* 2013). Pourtant, nous n'avons détecté aucun effet significatif des espèces non-natives sur les indices de diversité taxonomique des réservoirs français (Table 15, page 76). Ce manque de sensibilité peut s'expliquer par l'utilisation de la proportion d'espèces non-natives plutôt que le nombre d'espèces non-natives dans la communauté. Nous considérons que la proportion a plus de sens écologiquement car elle permet de prendre en compte la dominance ou la rareté relative des espèces non-natives dans les communautés mais cette métrique a le désavantage d'être moins efficace pour analyser les effets sur la richesse taxonomique. En plus de cet inconvénient, la détection des effets des espèces non-natives étaient rendu difficile par la présence d'espèces non-natives dans la quasi-totalité des communautés des réservoirs français étudiés (présence dans 110 lacs sur 112) et les effets pourraient ne pas suivre un gradient régulier. Enfin, bien qu'ils soient rares, des empoisonnements

occasionnels d'espèces natives comme la truite fario (*Salmo trutta* Linnée, 1758) peuvent avoir lieu dans des écosystèmes de plaine où elles ne sont pas présentes naturellement et où elles ne maintiennent pas de populations viables mais où elles peuvent temporairement modifier la niche fonctionnelle des espèces présentes. Malgré la difficulté de détecter les effets des espèces non-natives sur les métriques taxonomiques, les résultats de nos analyses des communautés de poissons des réservoirs français indiquent des effets négatifs des espèces non-natives sur la richesse fonctionnelle (Table 16, page 78). Les espèces non-natives semblent donc avoir des rôles fonctionnels peu différents les unes des autres et par rapport aux espèces natives ou bien engendrer des diminutions de richesse fonctionnelle en excluant des espèces natives (Cucherousset & Olden 2011). Ce serait particulièrement cohérent pour les espèces exotiques dont on attend moins de différence avec les espèces natives que pour les espèces transloquées (Buckley & Catford 2016). Si l'on voit les espèces non-natives comme passagères et non à l'origine de perturbations, on peut aussi considérer que les communautés ayant de faibles valeurs de richesse fonctionnelle ont une probabilité supérieure de laisser des espèces non-natives s'installer (Light & Marchetti 2007). La divergence et l'équitabilité fonctionnelle ont également répondu à la proportion d'espèces non-natives en interaction avec l'eutrophisation (Table 16, page 78).

Les espèces non-natives ont également des effets sur les règles d'assemblage des communautés. On remarque que plus il y a d'espèces non-natives, plus les espèces ont de grands yeux et un pédoncule caudal fin (Table 17, page 84). Les espèces non-natives ont donc eu des effets légers sur les valeurs moyennes de trait mais n'en ont pas eu sur le chevauchement de trait (Table 18, page 85). Deux hypothèses peuvent expliquer ces résultats selon comment sont considérées les espèces non-natives : (i) comme des passagers des perturbations si leur présence est une conséquence de perturbations antérieures ou (ii) comme une perturbation en elles-mêmes (Light & Marchetti 2007 ; Pagnucco & Ricciardi 2015). Ici, l'abondance des espèces non-natives dans les communautés se traduit par une augmentation du diamètre moyen de l'œil des espèces et une diminution de la hauteur moyenne du pédoncule caudal. Deux explications alternatives sont possibles : (i) les conditions environnementales favorisent l'introduction d'espèces non-natives et sélectionnent des espèces qui ont un diamètre de l'œil important et des pédoncules caudaux petits ou (ii) les espèces non-natives ont des yeux de grand diamètre et des pédoncules caudaux fins et sont responsables des décalages de CWM observés. Light & Marchetti (2007) ont démêlé ces deux hypothèses en comparant différents modèles d'analyse de chemins. Les espèces non-natives sont souvent favorisées par une forte adaptabilité phénotypique notamment concernant leur régime alimentaire (Robinson *et al.* 1993 ; Guisan *et al.* 2014).

IV.3.3. Effets interactifs de pressions

L'analyse des interactions de pressions est encouragée pour améliorer la compréhension des réponses des communautés naturelles aux perturbations anthropiques et pour rendre plus efficaces les actions de restauration (Ormerod *et al.* 2010 ; Hering *et al.* 2014). La revue de la bibliographie ciblée sur les interactions de pressions en écosystèmes d'eau douce a montré un corpus d'études très modeste en

comparaison de la littérature analysant les effets de pressions indépendantes. Les lacs sont logiquement bien représentés parmi ces études – 65 articles sur un total de 219 – et l'eutrophisation a été incluse dans les combinaisons de pressions les plus fréquemment testées. Cette prise en compte correspond bien à la réalité montrant la prépondérance de l'eutrophisation dans les lacs (Stendera *et al.* 2012).

L'analyse bibliographique a montré l'importance de la littérature analysant l'interaction eutrophisation-climat (Figure 9, page 59). Des effets interactifs de l'eutrophisation et du changement climatique ont été montrés dans certains lacs du nord de l'Europe (Jeppesen *et al.*, 2010b ; Moss *et al.*, 2011). Cela s'explique notamment par les développements de plantes flottantes et de cyanobactéries qui se font à un niveau d'eutrophisation plus faible lorsque les températures sont plus chaudes et ont tendance à intensifier le réchauffement de l'eau (Moss *et al.*, 2011). L'association de ces modifications des conditions environnementales ont également des effets sur les communautés de poissons (Jeppesen *et al.*, 2010b). Les lacs chauds et eutrophes hébergeant plutôt des poissons planctonivores que des piscivores (Jeppesen *et al.*, 2010b).

Parmi les principales associations de pressions dans les écosystèmes aquatiques, l'interaction entre eutrophisation et altérations hydromorphologiques est fréquente et fait partie des plus étudiées mais moins dans les lacs que dans les rivières (Nøges *et al.* 2016). Nos analyses, de façon cohérente avec d'autres études en lacs (Caussé *et al.* 2011 ; Brucet *et al.* 2013), n'ont pas montré d'effet significatif des altérations hydromorphologiques. Les altérations hydromorphologiques auraient pu engendrer des effets interactifs inattendus avec d'autres pressions mais cela n'a pas été le cas : leur implication dans les interactions avec les espèces non-natives et l'eutrophisation était négligeable (Figure 11, page 65). Une explication semble être que dans les lacs, la prédominance des milieux benthiques et pélagiques sur les milieux littoraux explique que les altérations hydromorphologiques aient peu d'effets sur les communautés (Nøges *et al.* 2016). À l'inverse, les longs temps de résidence caractéristiques de ces milieux les rendent plus sensibles aux effets des stress physico-chimiques, notamment de l'eutrophisation, qui sont justement moins représentés en rivière (Nøges *et al.* 2016).

La présence d'espèces non-natives est une perturbation biotique des milieux qui entre souvent en interaction avec l'eutrophisation et, ensemble, ces pressions sont responsables de modifications de l'environnement et de la structure des communautés de poissons (Bíró 1997 ; Starling *et al.* 2002 ; Figueredo & Giani 2005 ; Hecky *et al.* 2010). Dans le lac Victoria mais aussi dans le lac Balaton, la littérature a montré que l'intensification des activités humaines et des pollutions à l'origine de l'eutrophisation des lacs entre en interaction avec les espèces non-natives et aggrave les impacts sur les communautés de poissons (Bíró 1997 ; Hecky *et al.* 2010). L'analyse des effets des interactions est compliquée par la concomitance de pressions différentes et les conditions propices à l'utilisation de tests statistiques puissants sont rarement réunies (Hecky *et al.* 2010 ; Pagnucco & Ricciardi 2015). Dans l'étude de Villéger *et al.* (2010), les communautés ont été comparées avant et après l'apparition de plusieurs pressions abiotiques et l'introduction d'espèces non-natives. L'arrivée d'espèces non-natives dans ces conditions rend difficile la séparation des effets biotiques et abiotiques, notamment parce que les espèces non-natives peuvent être causes ou passagères des perturbations (Light & Marchetti 2007) et parce que

les stress biotiques et abiotiques peuvent interagir (Hecky *et al.* 2010 ; Cucherousset & Olden 2011). La difficulté de caractériser les espèces non-natives comme passagères ou causes des perturbations s'est également posée dans notre étude des effets des pressions sur les indices de diversité fonctionnelle. Nos résultats sur les lacs français montrent que les réponses de l'équitabilité et de la divergence fonctionnelles aux non-natives dépendent de l'eutrophisation (Table 16, page 78). Les effets interactifs entre ces deux stress étaient antagonistes comme on le voit de façon détaillée dans la Figure 18 (page 80). Les résultats montrent que les espèces non-natives ont des effets positifs sur l'équitabilité et la divergence fonctionnelles dans les écosystèmes peu eutrophisés et des effets négatifs dans les écosystèmes eutrophisés (Figure 18). Ces résultats suggèrent que dans les écosystèmes les moins perturbés par l'eutrophisation, les espèces non-natives augmentent l'équilibre fonctionnel et tend à apporter des espèces ayant des positions externes dans l'espace fonctionnel. L'augmentation de l'équitabilité fonctionnelle s'explique par l'occupation de niches laissées vacantes par les espèces natives (Pool *et al.* 2010). L'augmentation de la divergence est en partie expliquée par les positions assez externes des espèces non-natives, notamment des Centrarchidae (Figure 7, page 49). Au contraire, dans les lacs fortement eutrophisés, les effets positifs des espèces non-natives semblent diminués ou masqués par les effets de l'eutrophisation. Cela peut s'expliquer par des effets opposés de ces deux pressions. D'une part, les espèces non-natives remplissent les niches laissées libres par les espèces natives ce qui augmente l'équitabilité comme on l'a vu dans les lacs peu eutrophisés. D'autre part, les espèces répondent différemment à l'eutrophisation selon leur capacité de résistance et de résilience ce qui tend à déséquilibrer la communauté et à diminuer l'équitabilité. C'est en partie cohérent avec les observations faites sur d'autres écosystèmes aquatiques par Matsuzaki *et al.* (2013) qui indiquent que les espèces non-natives réussissant à former des populations viables ont souvent accès à des niches libres dans l'espace fonctionnel. Dans les lacs eutrophisés, les résistances contrastées des espèces natives et non-natives et la diminution de l'équitabilité et de la divergence fonctionnelles confirment un resserrement de la niche autour des espèces non-natives généralistes, généralement omnivores (Argillier *et al.* 2013). En conclusion, la plupart des articles cités dans ce paragraphe ont montré que l'eutrophisation et les espèces non-natives avaient des effets interactifs mais ils n'ont pas été caractérisés – additivité, synergisme, antagonisme *sensu* Piggott *et al.* (2015) – ni quantifiés. Nos résultats montrent que des effets interactifs peuvent être détectés et caractérisés en utilisant des métriques fonctionnelles et des tests statistiques adaptés aux interactions. Dans le cas des effets antagonistes observés, les espèces non-natives et l'eutrophisation masquent partiellement leurs effets respectifs. Les effets interactifs synergiques de l'eutrophisation et des espèces non-natives se sont aussi manifestés sur l'abondance des espèces construisant un nid et gardant leurs œufs mais ces effets étaient très légers (Figure 14 Figure 14, page 68).

Chapitre V – Conclusion et perspectives

Nous avons analysé comment les paramètres environnementaux et les stress affectent la structure et les processus d'assemblages des peuplements lacustres de poissons. Nos résultats confirment que l'altitude, la température ainsi que la diversité d'habitats et la taille des écosystèmes sont des paramètres clés de la structuration des communautés (Mason *et al.* 2008a ; Schleuter *et al.* 2012). Les relations entre la morphologie générale des communautés et les gradients environnementaux ont notamment souligné le rôle majeur dans l'assemblage des communautés de la vision et des aptitudes natatoires des espèces.

Les stress ont également des effets significatifs sur les métriques de diversité observées et les processus d'assemblages (Moyle & Light 1996a). Des résultats cohérents ont été obtenus *via* l'analyse de différentes représentations de la biodiversité : diversités taxonomiques et fonctionnelles, traits fonctionnels morphologiques et guildes ; et *via* les processus d'assemblage locaux, régionaux et continentaux. Ces résultats montrent notamment que les communautés des lacs eutrophes sont plus abondantes, leur structure trophique change et les traits exprimés par leur communauté correspondent à des espèces ayant de meilleures aptitudes natatoires. Les communautés où les espèces non-natives étaient les plus abondantes ont aussi subi des altérations de leur structure fonctionnelle *via* une modification des capacités visuelle et des aptitudes natatoires. Du point de vue des processus d'assemblage, on a vu que l'eutrophisation engendrait de la divergence fonctionnelle sur plusieurs traits morphologiques alors que les espèces non-natives tendent à causer de la convergence comme le ferait un filtre environnemental. Ces études soulignent donc la perturbation significative de l'eutrophisation et des espèces non-natives sur les structures fonctionnelles et trophiques des communautés. C'est d'autant plus important que l'interaction entre l'eutrophisation et les espèces non-natives montre que les espèces non-natives tendent à plus fortement déséquilibrer la structure fonctionnelle des lacs les plus eutrophes.

Ces résultats peuvent être précisés et surtout peuvent servir à aller plus loin notamment i) en les associant à l'analyse de traits d'histoire de vie témoignant de la stratégie reproductive des espèces, ii) en augmentant la précision des mesures de traits et iii) en analysant des chroniques de réponses aux pressions pour caractériser les effets de seuils et les facteurs les influençant. Et enfin, comme on le verra ensuite, ils ouvrent de nouvelles perspectives dans le domaine de la bioindication et de la conservation.

i) Complémentairement aux informations portées par les traits morphologiques, une perspective est de les associer aux réponses des différentes guildes reproductives aux perturbations. Surtout, tester l'influence de la stratégie de reproduction des espèces non-native permettrait d'explorer d'autres voies

par lesquelles les espèces non-natives entrent en compétition avec les espèces natives (Howeth *et al.* 2016).

ii) Bien que l'on ne considère pas que les traits mesurés au niveau de l'espèce utilisés dans le cadre de cette thèse soient problématiques à large échelle, des analyses et surtout des recommandations de gestion à l'échelle de l'écosystème profiteraient significativement de mesures de traits locales (Siefert, Fridley & Ritchie 2014). Dans l'idéal, des mesures locales non seulement de traits morphologiques mais aussi de traits d'histoire de vie comme le nombre d'œufs seraient bénéfiques pour une analyse détaillée du succès des espèces et de la compétition interspécifique. Grâce à ces données, des mesures locales de compétition pourraient être calculées avec une grande précision. L'analyse des interactions entre espèces par compétition pour l'accès aux substrats de ponte ou *via* la prédation des œufs ou des juvéniles apporterait un angle de vue complémentaire sur les effets des espèces non-natives et comment elles modifient les réponses des communautés aux perturbations comme la perte d'habitats favorables (diminution des macrophytes ou colmatage par exemple).

iii) Le faible pouvoir explicatif des modèles de type pression/impact montre que les processus d'assemblage ne sont que partiellement expliqués par les paramètres pris en compte (Gagic *et al.* 2015). Cette conclusion est toutefois récurrente dans la littérature analysant les réponses des différents types de communautés à un ensemble complexe de paramètres environnementaux et de pression (Nõges *et al.* 2016 ; Concepción *et al.* 2016). La revue bibliographique a également montré que les modèles intégrant une interaction avaient généralement un meilleur pouvoir explicatif (Nõges *et al.* 2016). Les réponses du fonctionnement des lacs, notamment à l'eutrophisation, peuvent être catastrophiques lorsque des seuils de pression sont dépassés (Scheffer *et al.* 2001 ; Roubéix *et al.* 2016). Surtout, la réponse des communautés de poissons peut être légèrement décalée dans le temps. L'exploration des dynamiques de réponses des communautés serait une information particulièrement utile pour la gestion et la conservation de ces milieux. Des chroniques de données de pressions et de réponses des communautés permettraient une analyse des différentes étapes du processus d'eutrophisation ou d'invasion et des réponses. Bien que certains lacs de la base de données utilisée dans le cadre de ces études aient été échantillonnés à plusieurs reprises, la résolution temporelle (cinq ans entre deux campagnes de pêche en général) n'est pas suffisante pour capturer des dynamiques à moyen terme. Cette interrogation est accentuée par les adaptations sur le long terme des espèces non-natives dont les effets peuvent donc changer avec le temps (Gkenas *et al.* 2016). L'importance des variables environnementales locales sur la valeur de ces seuils renforce la nécessité d'analyser des chroniques de réponses dans un plus grand nombre d'écosystèmes.

Au-delà de la compréhension fondamentale des réponses des communautés et des écosystèmes aux perturbations, les résultats de cette thèse et les résultats attendus de ces perspectives sont importants dans le cadre de la conservation. En effet, nos résultats confirment qu'il est possible de développer des indicateurs en réponse aux pressions, y compris sur des retenues artificielles où les peuplements sont en grande partie d'origine anthropique et parfois encore jeunes sous l'effet des vidanges. Dans cette optique appliquée, l'utilisation de descripteurs fonctionnels peut s'avérer plus efficace que les indices taxonomiques pour détecter et comprendre les effets de l'eutrophisation et des espèces non-natives (Villéger *et al.* 2010). La quantification du chevauchement de niche semble également prometteuse pour rendre compte des effets des pressions sur les processus d'assemblage. On a pu montrer que les pressions étudiées pouvaient filtrer les espèces du *pool* et influencer la compétition entre espèces. Les règles d'assemblage apparaissent donc comme une piste d'exploration plausible dans le cadre de la bioindication pour détecter des effets jusque-là difficilement détectables des pressions sur la composition des communautés. Nos résultats ont aussi montré l'importance, dans certains cas, des interactions de pressions. La prise en compte des interactions de pression dans les études de bioindication et de conservation (priorisation de diminution de pressions, prédiction d'effets de restauration) doit être développée pour éviter des applications erronées de modèles trop simples dans les lacs les plus eutrophes en particulier (Olaya-Marín *et al.* 2015). Enfin, l'indice de vulnérabilité présenté démontre la possibilité d'utiliser des traits fonctionnels pour déterminer la redondance et la vulnérabilité des communautés lacustres de poissons. Leur prise en compte lors d'analyses priorisant les actions de conservation serait particulièrement pratique et appropriée (Collier, Leathwick & Rowe 2017). Dans le cadre plus large de la DCE, les pistes développées dans cette thèse encouragent à l'ouverture à l'utilisation d'indices de diversité basés sur des traits morphologiques et à explorer l'utilisation des processus d'assemblage des écosystèmes aquatiques pour la bioindication.

Références bibliographiques

- Aleev Y.G. (1969) *Function and gross morphology in fish*. (Ed. V.A. Vodyanitskii), Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Allan J.D. (2004) Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**, 257–284.
- Allen A., Whittier T.R., Kaufmann P.R., Larsen D.P., O'Connor R.J., Hughes R.M., *et al.* (1999) Concordance of taxonomic richness patterns across multiple assemblages in lakes of the northeastern United States. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 739–747.
- Amundsen P.-A., Bøhn T., Popova O.A., Staldvik F.J., Reshetnikov Y.S., Kashulin N.A., *et al.* (2003) Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild. *Hydrobiologia* **497**, 109–119.
- Appelberg M., Bergquist B. & Degerman E. (2000) Using fish to assess environmental disturbance of Swedish lakes and streams — a preliminary approach. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* **27**, 311–325.
- Argillier C., Caussé S., Gevrey M., Pédrón S., 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., Teichert N., Sagouis A., Lepage M., Schinegger R., Palt M., *et al.* (2016) *MARS Deliverable 5.A: Report on the comparison of the sensitivity of fish metrics to multi-stressors in rivers, lakes and transitional waters*. Aix en Provence.
- Bachmann R.W., Jones B.L., Fox D.D., Hoyer M., Bull L.A. & Canfield, Jr. D.E. (1996) Relations between trophic state indicators and fish in Florida (U.S.A.) lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 842–855.
- Bakker T.C.M. & Goldschmidt T. (1989) Determinants of reproductive success of male sticklebacks in the field and in the laboratory. *Netherlands Journal of Zoology* **40**, 664–687.
- Balon E.K. (1981) Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Environmental Biology of Fishes* **6**, 377–389.
- Balon E.K. (1975) Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries*

Research Board of Canada **32**, 821–864.

- Bartels P., Cucherousset J., Steger K., Eklöv P., Tranvik L.J. & Hillebrand H. (2012) Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology* **93**, 1173–1182.
- Bartoń K. (2016) MuMIn: multi-model inference. 1–43.
- Baxter R.M. (1977) Environmental effects of dams and impoundments. *Annual Review of Ecology and Systematics* **8**, 255–283.
- De Bello F., Carmona C.P., Mason N.W.H., Sebastià M.T. & Lepš J. (2013) Which trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? *Journal of Vegetation Science* **24**, 807–819.
- Birk S., Bonne W., Borja Á., 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. *Ecological Indicators* **18**, 31–41.
- Bíró P. (1997) Temporal variation in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* **6**, 196–216.
- Biswas S.R. & Mallik A.U. (2010) Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* **91**, 28–35.
- Blabolil P., Logez M., Ricard D., Prchalová M., Říha M., Sagouis A., *et al.* (2016) An assessment of the ecological potential of Central and Western European reservoirs based on fish communities. *Fisheries Research* **173**, 80–87.
- Boll T., Levi E.E., Bezirci G., Özuluğ M., Tavşanoğlu Ü.N., Çakıroğlu A.İ., *et al.* (2016) Fish assemblage and diversity in lakes of western and central Turkey: role of geo-climatic and other environmental variables. *Hydrobiologia* **771**, 31–44.
- Bolnick D.I., Amarasekare P., Araújo M.S., Bürger R., Levine J.M., Novak M., *et al.* (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **26**, 183–92.
- Bolnick D.I., Ingram T., Stutz W.E., Snowberg L.K., Lau O.L. & Paull J.S. (2010) Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**, 1789–97.
- Breiman L. (2001) Random forests. *Machine Learning* **45**, 5–32.
- Brett M.T. & Benjamin M.M. (2008) A review and reassessment of lake phosphorus retention and the nutrient loading concept. *Freshwater Biology* **53**, 194–211.
- Brind'Amour A., Boisclair D., Dray S. & Legendre P. (2011) Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach. *Ecological Applications*

21, 363–377.

- Britton J.R., Davies G.D., Harvey C.J. & Harrod C. (2009) Trophic interactions and consequent impacts of the invasive fish *Pseudorasbora parva* in a native aquatic foodweb: a field investigation in the UK. *Biological Invasions* **12**, 1533–1542.
- Brosse S., Beauchard O., Blanchet S., Dürr H.H., Grenouillet G., Hugueny B., *et al.* (2013) Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia* **700**, 343–349.
- Brucet S., Pédrón S., Mehner T., Lauridsen T.L., Argillier C., Winfield I.J., *et al.* (2013) Fish diversity in European lakes: geographical factors dominate over anthropogenic pressures. *Freshwater Biology* **58**, 1779–1793.
- Buckley Y.M. & Catford J. (2016) Does the biogeographic origin of species matter? Ecological effects of native and non-native species and the use of origin to guide management. *Journal of Ecology* **104**, 4–17.
- Burnham K.P., Anderson D.R. & Huyvaert K.P. (2010) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**, 23–35.
- Carol J., Benejam L., Alcaraz C., Vila-Gispert A., Zamora L., Navarro E., *et al.* (2006) The effects of limnological features on fish assemblages of 14 Spanish reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 66–77.
- Carstensen D.W., Lessard J.-P., Holt B.G., Krabbe Borregaard M. & Rahbek C. (2013) Introducing the biogeographic species pool. *Ecography* **36**, 1310–1318.
- de Carvalho R.A. & Tejerina-Garro F.L. (2015) Relationships between taxonomic and functional components of diversity: implications for conservation of tropical freshwater fishes. *Freshwater Biology* **60**, 1854–1862.
- Caussé S., Gevrey M., Pédrón S., Brucet S., Holmgren K., Emmrich M., *et al.* (2011) *WISER Deliverable 3.4-4: Fish indicators for ecological status assessment of lakes affected by eutrophication and hydromorphological pressures*. Aix en Provence.
- CEN/TC 230 Water analysis (2015) *Water quality: sampling of fish with multi-mesh gillnets*. European Norm.
- Chalmandrier L., Münkemüller T., Colace M.-P., Renaud J., Aubert S., Carlson B.Z., *et al.* (2017) Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands. *Journal of Ecology* **105**, 277–287.
- Chalmandrier L., Münkemüller T., Gallien L., de Bello F., Mazel F., Lavergne S., *et al.* (2013) A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity

- patterns. *Journal of Vegetation Science* **24**, 853–864.
- Chapman L.I., Mackay W.C. & Wilkinson C.W. (1989) Feeding flexibility in Northern pike (*Esox lucius*): fish versus invertebrate prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**, 22–25.
- Cilleros K., Allard L., Grenouillet G. & Brosse S. (2016) Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. *Journal of Biogeography* **43**, 1832–1843.
- Clavel J., Poulet N., Porcher E., Blanchet S., Grenouillet G., Pavoine S., *et al.* (2013) A new freshwater biodiversity indicator based on fish community assemblages. *PLoS ONE* **8**, e80968.
- Cody M.L. & Diamond J.M. (1975) *Ecology and evolution of communities*. (Eds M.L. Cody & J.M. Diamond), Belknap Press, Cambridge.
- Collier K.J., Leathwick J.R. & Rowe D.K. (2017) Assessing vulnerability of New Zealand lakes to loss of conservation value from invasive fish impacts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **27**, 534–546.
- Concepción E.D., Götzenberger L., Nobis M.P., de Bello F., Obrist M.K. & Moretti M. (2016) Contrasting trait assembly patterns in plant and bird communities along environmental and human-induced land-use gradients. *Ecography*, in press.
- Cordlandwehr V., Meredith R.L., Ozinga W.A., Bekker R.M., van Groenendael J.M. & Bakker J.P. (2013) Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *Journal of Ecology* **101**, 662–670.
- Córdova-Tapia F., Contreras M. & Zambrano L. (2015) Trophic niche overlap between native and non-native fishes. *Hydrobiologia* **746**, 291–301.
- Cornwell W.K., Schwilk D.W. & Ackerly D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* **86**, 1465–1471.
- Craig J.F. (2008) A short review of pike ecology. *Hydrobiologia* **601**, 5–16.
- Crawley M. (2012) *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Cucherousset J. & Olden J.D. (2011) Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries* **36**, 215–230.
- Dabrowski K. & Bardega R. (1984) Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture* **40**, 41–46.
- Davies B.R., Biggs J., Williams P.J., Lee J.T. & Thompson S. (2008) A comparison of the catchment sizes of rivers, streams, ponds, ditches and lakes: implications for protecting aquatic biodiversity in an agricultural landscape. *Hydrobiologia* **597**, 7–17.

- Dee D.P., Uppala S.M., Simmons A.J., Berrisford P., Poli P., Kobayashi S., *et al.* (2011) The ERA-Interim reanalysis: configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* **137**, 553–597.
- Dent C.L., Cumming G.S. & Carpenter S.R. (2002) Multiple states in river and lake ecosystems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **357**, 635–645.
- Dias M.S., Oberdorff T., Hugueny B., Leprieur F., Jézéquel C., Cornu J.-F., *et al.* (2014) Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters* **17**, 1130–1140.
- Diekmann M., Brämick U., Lemcke R. & Mehner T. (2005) Habitat-specific fishing revealed distinct indicator species in German lowland lake fish communities. *Journal of Applied Ecology* **42**, 901–909.
- Domenici P., Claireaux G. & McKenzie D.J. (2007) Environmental constraints upon locomotion and predator-prey interactions in aquatic organisms: an introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **362**, 1929–1936.
- Drucker E.G. & Lauder G. V (2002) Wake dynamics and locomotor function in fishes: interpreting evolutionary patterns in pectoral fin design. *Integrative and Comparative Biology* **42**, 997–1008.
- Dumay O., Tari P.S., Tomasini J.-A. & Mouillot D. (2004) Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* **64**, 970–983.
- Eckmann R. & Rösch R. (1998) Lake Constance fisheries and fish ecology. *Advances in Limnology* **53**, 285–301.
- Economidis P.S., Dimitriou E., Pagoni R., Michaloudi E. & Natsis L. (2000) Introduced and translocated fish species in the inland waters of Greece. *Fisheries Management and Ecology* **7**, 239–250.
- Eklöv P. (1992) Group foraging versus solitary foraging efficiency in piscivorous predators: the perch, *Perca fluviatilis*, and pike, *Esox lucius*, patterns. *Animal Behaviour* **44**, 313–326.
- Elleouet J., Albouy C., Ben Rais Lasram F., Mouillot D. & Leprieur F. (2014) A trait-based approach for assessing and mapping niche overlap between native and exotic species: the Mediterranean coastal fish fauna as a case study. *Diversity and Distributions* **20**, 1333–1344.
- Elmqvist T., Folke C., Nyström M., Peterson G., Bengtsson J., Walker B., *et al.* (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology* **1**, 488–494.
- 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. *Freshwater Biology* **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. *Journal*

of *Biogeography* **41**, 2221–2233.

- Englund G., Johansson F., Olofsson P., Salonsaari J. & Ohman J. (2009) Predation leads to assembly rules in fragmented fish communities. *Ecology Letters* **12**, 663–71.
- Ernst R., Linsenmair K.E. & Rödel M.-O. (2006) Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* **133**, 143–155.
- Erős T., Heino J., Schmera D. & Rask M. (2009) Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* **54**, 1788–1803.
- Evans H.E. (1950) *Structural modifications correlated with feeding habits in four species of Cyprinid fishes*. Cornell University, Cornell.
- Fauth J.E., Bernardo J., Camara M., Resetarits, Jr. W.J., Buskirk J. Van & McCollum S.A. (1996) Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* **147**, 282.
- Feld C.K., Birk S., Eme D., Gerisch M., Hering D., Kernan M., *et al.* (2016) Disentangling the effects of land use and geo-climatic factors on diversity in European freshwater ecosystems. *Ecological Indicators* **60**, 71–83.
- Figueredo C.C. & Giani A. (2005) Ecological interactions between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*, L.) and the phytoplanktonic community of the Furnas Reservoir (Brazil). *Freshwater Biology* **50**, 1391–1403.
- Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B.T., Lin B.B., *et al.* (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* **12**, 22–33.
- Froese R. & Pauly D. (2013) FishBase.
- 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. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**, 20142620.
- Gallardo B., Clavero M., Sánchez M.I. & Vilà M. (2016) Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology* **22**, 151–163.
- Galloway J.N., Townsend A.R., Erisman J.W., Bekunda M., Cai Z., Freney J.R., *et al.* (2008) Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science* **320**, 889–892.
- Gatz A.J. (1979) Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* **21**, 91–124.
- Gkenas C., Magalhães M.F., Cucherousset J., Domingos I. & Ribeiro F. (2016) Long term patterns in the late summer trophic niche of the invasive pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus*. *Knowledge and*

Management of Aquatic Ecosystems **417**, 0–5.

Godinho F., Ferreira M.T. & Portugal e Castro M.I. (1998) Fish assemblage composition in relation to environmental gradients in Portuguese reservoirs. *Aquatic Living Resources* **11**, 325–334.

Gotelli N.J. & McCabe D.J. (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* **83**, 2091–2096.

Götzenberger L., de Bello F., Bråthen K.A., Davison J., Dubuis A., Guisan A., *et al.* (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **87**, 111–127.

Grey J. (2001) Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Ecology of Freshwater Fish* **10**, 168–176.

Griffiths D. (2015) Connectivity and vagility determine spatial richness gradients and diversification of freshwater fish in North America and Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* **116**, 773–786.

Griffiths D. (1997) Local and regional species richness in North American lacustrine fish. *The Journal of Animal Ecology* **66**, 49.

Griffiths D. (2006) Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* **75**, 734–751.

Guégan J., Lek S. & Oberdorff T. (1998) Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature* **391**, 382–384.

Guisan A., Petitpierre B., Broennimann O., Daehler C. & Kueffer C. (2014) Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **29**, 260–269.

Harris J.E. (1937) The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish II. The role of the pelvic fins. *The Journal of Experimental Biology* **15**, 32–47.

Hecky R.E., Mugidde R., Ramlal P.S., Talbot M.R. & Kling G.W. (2010) Multiple stressors cause rapid ecosystem change in Lake Victoria. *Freshwater Biology* **55**, 19–42.

Henriques-Silva R., Lindo Z. & Peres-Neto P.R. (2013) A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. *Ecology* **94**, 627–639.

Hering D., Carvalho L., Argillier C., Beklioğlu M., Borja Á., Cardoso A.C., *et al.* (2014) Managing aquatic ecosystems and water resources under multiple stress — An introduction to the MARS project. *Science of The Total Environment* **503–504**, 10–21.

Hixon M.A.A. (1980) Food production and competitor density as the determinants of feeding territory

- size. *The American Naturalist* **115**, 510–530.
- Hjelm J., Persson L. & Christensen B. (2000) Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia* **122**, 190–199.
- Hoekstra D. & Janssen J. (1985) Non-visual feeding behavior of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*, in Lake Michigan. *Environmental Biology of Fishes* **12**, 111–117.
- Holčík J. (1991) Fish introductions in Europe with particular reference to its Central and Eastern part. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 13–23.
- Hortal J., Nabout J.C., Calatayud J., Carneiro F.M., Padial A., Santos A.M.C., *et al.* (2014) Perspectives on the use of lakes and ponds as model systems for macroecological research. *Journal of Limnology* **73**, 46–60.
- Howeth J.G., Gantz C.A., Angermeier P.L., Frimpong E.A., Hoff M.H., Keller R.P., *et al.* (2016) Predicting invasiveness of species in trade: climate match, trophic guild and fecundity influence establishment and impact of non-native freshwater fishes. *Diversity and Distributions* **22**, 148–160.
- Hynes H.B.N. (1975) The stream and its valley. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* **19**, 1–15.
- Illies J. (1978) *Limnofauna Europaea. A checklist of the animals inhabiting European inland waters, with an account of their distribution and ecology*, 2nd edn. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Ingram T. & Shurin J.B. (2009) Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast Pacific rockfish assemblages. *Ecology* **90**, 2444–53.
- Innal D. & Erk'akan F. (2006) Effects of exotic and translocated fish species in the inland waters of Turkey. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **16**, 39–50.
- Irz P., Argillier C. & Oberdorff T. (2004) Native and introduced fish species richness in French lakes: local and regional influences. *Global Ecology and Biogeography* **13**, 335–344.
- Irz P., Laurent A., Messad S., Pronier O. & Argillier C. (2002) Influence of site characteristics on fish community patterns in French reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish* **11**, 123–136.
- Irz P., Michonneau F., Oberdorff T., Whittier T.R., Lamouroux N., Mouillot D., *et al.* (2007) Fish community comparisons along environmental gradients in lakes of France and north-east USA. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 350–366.
- Jackson D.A. & Harvey H.H. (1993) Fish and benthic invertebrates: community concordance and community–environment relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 2641–2651.
- Jackson R.B., Carpenter S.R., Dahm C.N., McKnight D.M., Naiman R.J., Postel S.L., *et al.* (2001) Water in a

- changing world. *Issues in Ecology* **9**, 1–16.
- Janeček Š., de Bello F., Horník J., Bartoš M., Černý T., Doležal J., *et al.* (2013) Effects of land-use changes on plant functional and taxonomic diversity along a productivity gradient in wet meadows. *Journal of Vegetation Science* **24**, 898–909.
- Jennings M., Fore L. & Karr J.R. (1995) Biological monitoring of fish assemblages in Tennessee Valley reservoirs. *Regulated Rivers: Research & Management* **11**, 263–274.
- Jennings M.J., Bozek M.A., Hatzenbeler G.R., Emmons E.E. & Staggs M.D. (1999) Cumulative effects of incremental shoreline habitat modification on fish assemblages in north temperate lakes. *North American Journal of Fisheries Management* **19**, 18–27.
- Jenny J.-P.P., Francus P., Normandeau A., Lapointe F.F., Perga M.-E.E., Ojala A., *et al.* (2016) Global spread of hypoxia in freshwater ecosystems during the last three centuries is caused by rising local human pressure. *Global Change Biology* **22**, 1481–1489.
- Jeppesen E., Brucet S., Naselli-Flores L., Papastergiadou E., Stefanidis K., Nöges T., *et al.* (2015) Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity. *Hydrobiologia* **750**, 201–227.
- Jeppesen E., Jensen J.P., Jensen C., Faafeng B., Hessen D.O., Sondergaard M., *et al.* (2003) The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the Arctic. *Ecosystems* **6**, 313–325.
- 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.
- Johnson J.B. & Omland K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 101–108.
- Karadimou E., Tsiripidis I., Kallimanis A.S., Raus T. & Dimopoulos P. (2015) Functional diversity reveals complex assembly processes on sea-born volcanic islands. *Journal of Vegetation Science* **26**, 501–512.
- Karlsson J., Jonsson A. & Jansson M. (2005) Productivity of high-latitude lakes: climate effect inferred from altitude gradient. *Global Change Biology* **11**, 710–715.
- Karr J.R. (1981) Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* **6**, 21–27.
- Karr J.R. & Dionne M. (1991) *Designing surveys to assess biological integrity in lakes and reservoirs*. Washington, D.C.
- Kattge J., Díaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P.W., Bönsch G., *et al.* (2011) TRY – a global database of

- plant traits. *Global Change Biology* **17**, 2905–2935.
- Kaufman L. (1992) Catastrophic change richness in freshwater ecosystems: the lessons of Lake Victoria. *BioScience* **42**, 846–858.
- Kazakou E., Violle C., Roumet C., Navas M.-L., Vile D., Kattge J., *et al.* (2014) Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* **25**, 235–247.
- Kelly F.L., Harrison A.J., Allen M., Connor L. & Rosell R. (2012) Development and application of an ecological classification tool for fish in lakes in Ireland. *Ecological Indicators* **18**, 608–619.
- Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C., Bakker J.P., Thompson K., Sonnenschein M., *et al.* (2008) The LEDA traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* **96**, 1266–1274.
- Kohn D.D. & Walsh D.M. (1994) Plant species richness – The effect of island size and habitat diversity. *Journal of Ecology* **82**, 367.
- Kraft N.J.B., Adler P.B., Godoy O., James E.C., Fuller S. & Levine J.M. (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* **29**, 592–599.
- Kubečka J., Boukal D.S., Čech M., Hickley P., Kitchell J.F., Ricard D., *et al.* (2016) Ecology and ecological quality of fish in lakes and reservoirs. *Fisheries Research* **173**, 1–3.
- Langerhans R.B., Layman C.A. & Dewit T.J. (2003) Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society* **80**, 689–698.
- Lara G., Encina L. & Rodríguez-Ruiz A. (2009) Trophometric index: a predictor for fish density, biomass and production in Mediterranean reservoirs in Spain. *Fisheries Management and Ecology* **16**, 341–351.
- Launois L., Veslot J., Irz P. & Argillier C. (2011) Selecting fish-based metrics responding to human pressures in French natural lakes and reservoirs: towards the development of a Fish-Based Index (FBI) for French lakes. *Ecology of Freshwater Fish* **20**, 120–132.
- Leprieur F., Beauchard O., Hugueny B., Grenouillet G. & Brosse S. (2008) Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* **14**, 291–300.
- 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. *Journal of Biogeography* **36**, 1899–1912.
- Lepš J., de Bello F., Lavorel S. & Berman S. (2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter. *Preslia* **78**, 481–501.
- Light T. & Marchetti M.P. (2007) Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of

- diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology* **21**, 434–446.
- Likens G.E. ed. (2010) *Lake Ecosystem Ecology*, 1st edn. Academic Press.
- Lindsey C.C. (1966) Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution* **20**, 456.
- Logez M., Roy R., Tissot L. & Argillier C. (2016) Effects of water-level fluctuations on the environmental characteristics and fish-environment relationships in the littoral zone of a reservoir. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* **189**, 37–49.
- Van Looy K., Tormos T. & Souchon Y. (2014) Disentangling dam impacts in river networks. *Ecological Indicators* **37**, 10–20.
- Magurran A.E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Maire E., Grenouillet G., Brosse S. & Villéger S. (2015) How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography* **24**, 728–740.
- Mason N.W.H., de Bello F., Mouillot D., Pavoine S. & Dray S. (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science* **24**, 794–806.
- Mason N.W.H., Irz P., Lanoiselée C., Mouillot D. & Argillier C. (2008a) Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology* **77**, 285–296.
- Mason N.W.H., Lanoiselée C., Mouillot D., Bastow Wilson J. & Argillier C. (2008b) Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology* **77**, 661–669.
- Mason N.W.H., Lanoiselée C., Mouillot D., Irz P. & Argillier C. (2007) Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* **153**, 441–452.
- Mason N.W.H., MacGillivray K., Steel J.B. & Bastow Wilson J. (2003) An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* **14**, 571–578.
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W. & Bastow Wilson J. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**, 112–118.
- Matsuzaki S.S., Sasaki T. & Akasaka M. (2013) Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* **22**, 1071–1082.
- Matsuzaki S.S., Sasaki T. & Akasaka M. (2016) Invasion of exotic piscivores causes losses of functional

- diversity and functionally unique species in Japanese lakes. *Freshwater Biology* **61**, 1128–1142.
- Matsuzaki S.S., Usio N., Takamura N. & Washitani I. (2009) Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. *Oecologia* **158**, 673–86.
- Matthews W.J. (1998) *Patterns in Freshwater Fish Ecology*, First. Chapman & Hall.
- McDonough T.A. & Hickman G.D. (1999) Reservoir Fish Assemblage Index development: a tool for assessing ecological health in Tennessee Valley Authority impoundments. In: *Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities*. (Ed. T. Simon), pp. 523–540. CRC Press.
- Mehner T., Diekmann M., Bramick U. & Lemcke R. (2005) Composition of fish communities in German lakes as related to lake morphology, trophic state, shore structure and human-use intensity. *Freshwater Biology* **50**, 70–85.
- Mehner T., Holmgren K., Lauridsen T.L., Jeppesen E. & Diekmann M. (2007) Lake depth and geographical position modify lake fish assemblages of the European “Central Plains” ecoregion. *Freshwater Biology* **52**, 2285–2297.
- Miller S.A. & Crowl T.A. (2006) Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on macrophytes and invertebrate communities in a shallow lake. *Freshwater Biology* **51**, 85–94.
- Mouchet M.A., Burns M.D.M., Garcia A.M., Vieira J.P. & Mouillot D. (2013) Invariant scaling relationship between functional dissimilarity and co-occurrence in fish assemblages of the Patos Lagoon estuary (Brazil): environmental filtering consistently overshadows competitive exclusion. *Oikos* **122**, 247–257.
- Mouchet M.A., Guilhaumon F., Villéger S., Mason N.W.H., Tomasini J.-A. & Mouillot D. (2008) Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos* **117**, 784–800.
- 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. *Functional Ecology* **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 in Ecology & Evolution* **28**, 167–177.
- Mouillot D., Stubbs W.J., Faure M., Dumay O., Tomasini J.-A., Bastow Wilson J., *et al.* (2005) Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia* **145**, 345–353.
- Mouillot D., Villéger S., Parravicini V., Kulbicki M., Arias-González J.E., Bender M.G., *et al.* (2014) Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.

- Moyle P.B. & Light T. (1996a) Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* **78**, 149–161.
- Moyle P.B. & Light T. (1996b) Fish invasions in California: do abiotic factors determine success? *Ecology* **77**, 1666–1670.
- Nelson G.H.J. & Fussmann G.F. (2002) Lake ecosystems. *Encyclopedia of Life Science*, 1–3.
- New M., Lister D., Hulme M. & Makin I. (2002) A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research* **21**, 1–25.
- Nielsen A., Trolle D., Søndergaard M., Lauridsen T.L., Bjerring R., Olesen J.E., *et al.* (2012) Watershed land use effects on lake water quality in Denmark. *Ecological Applications* **22**, 1187–1200.
- Nikolski G. V. (1933) On the influence of the rate of flow on the fish fauna of the rivers of Central Asia. *Journal of Animal Ecology* **2**, 266–281.
- Noble R.A.A., Cowx I.G., Goffaux D. & Kestemont P. (2007) Assessing the health of European rivers using functional ecological guilds of fish communities: standardising species classification and approaches to metric selection. *Fisheries Management and Ecology* **14**, 381–392.
- Nöges P., Argillier C., Borja Á., Garmendia J.M.J.M., Hanganu J., Kodeš V., *et al.* (2016) Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters. *Science of The Total Environment* **540**, 43–52.
- Oberdorff T., Guégan J.-F. & Hugueny B. (1995) Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography* **18**, 345–352.
- Oberdorff T., Tedesco P.A., Hugueny B., Leprieur F., Beauchard O., Brosse S., *et al.* (2011) Global and regional patterns in riverine fish species richness: a review. *International Journal of Ecology* **2011**, 1–12.
- Olaya-Marín E.J., Martínez-Capel F., García-Bartual R. & Vezza P. (2015) Modelling critical factors affecting the distribution of the vulnerable endemic Eastern Iberian barbel (*Luciobarbus guiraonis*) in Mediterranean rivers. *Mediterranean Marine Science* **17**, 264–279.
- Olin M., Rask M., Ruuhijärvi J. & Tammi J. (2013) Development and evaluation of the Finnish fish-based lake classification method. *Hydrobiologia* **713**, 149–166.
- Ormerod S.J., Dobson M., Hildrew A.G. & Townsend C.R. (2010) Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* **55**, 1–4.
- Pagnucco K.S. & Ricciardi A. (2015) Disentangling the influence of abiotic variables and a non-native predator on freshwater community structure. *Ecosphere* **6**, art285.
- Pakeman R.J. (2011) Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant

- community assembly. *Journal of Ecology* **99**, 1143–1151.
- Parravicini V., Villéger S., McClanahan T.R., Arias-González J.E., Bellwood D.R., Belmaker J., *et al.* (2014) Global mismatch between species richness and vulnerability of reef fish assemblages. *Ecology Letters* **17**, 1101–1110.
- Persson L., Diehl S., Johansson L., Andersson G. & Hamrin S.F. (1991) Shifts in fish communities along the productivity gradient of temperate lakes – patterns and the importance of size-structured interactions. *Journal of Fish Biology* **38**, 281–293.
- Pettesse M.L., Petrere M. & Spigolon R.J. (2007) Adaptation of the Reservoir Fish Assemblage Index (RFAI) for assessing the Barra Bonita Reservoir (São Paulo, Brazil). *River Research and Applications* **23**, 595–612.
- Piet G.J. (1998) Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes* **51**, 67–86.
- Piggott J.J., Townsend C.R. & Matthaei C.D. (2015) Reconceptualizing synergism and antagonism among multiple stressors. *Ecology and Evolution* **5**, 1538–1547.
- Pintor L.M. & Byers J.E. (2015) Do native predators benefit from non-native prey? *Ecology Letters* **18**, 1174–1180.
- 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. *Science of The Total Environment*, in press.
- Poikane S., Zampoukas N., Borja A., Davies S.P., van de Bund W. & Birk S. (2014) Intercalibration of aquatic ecological assessment methods in the European Union: lessons learned and way forward. *Environmental Science and Policy* **44**, 237–246.
- Pool T.K., Grenouillet G. & Villéger S. (2014) Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. *Diversity and Distributions* **20**, 1235–1244.
- Pool T.K., Olden J.D., Whittier J.B. & Paukert C.P. (2010) Environmental drivers of fish functional diversity and composition in the Lower Colorado River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**, 1791–1807.
- Post D.M. & Takimoto G. (2007) Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length. *Oikos* **116**, 775–782.
- Prasad A.M., Iverson L.R. & Liaw A. (2006) Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems* **9**, 181–199.

- Prchalová M., Kubečka J., Říha M., Mrkvička T., Vašek M., Jůza T., *et al.* (2009) Size selectivity of standardized multimesh gillnets in sampling coarse European species. *Fisheries Research* **96**, 51–57.
- Reyjol Y., Hugueny B., Pont D., Bianco P.G., Beier U., Caiola N., *et al.* (2007) Patterns in species richness and endemism of European freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 65–75.
- Ricklefs R.E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* **235**, 167–171.
- Ricklefs R.E. & Lovette I.J. (1999) The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* **68**, 1142–1160.
- De Robertis A., Ryer C.H., Veloza A. & Brodeur R.D. (2003) Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 1517–1526.
- Robinson B.W., Wilson D.S., Margosian A.S. & Lotito P.T. (1993) Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish. *Evolutionary Ecology* **7**, 451–464.
- Rodriguez M.A. & Lewis W. (1997) Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco river. *Ecological Monographs* **67**, 109–128.
- Rohde K. (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* **65**, 514.
- Roubeix V., Danis P.-A.A., Feret T. & Baudoin J.-M. (2016) Identification of ecological thresholds from variations in phytoplankton communities among lakes: contribution to the definition of environmental standards. *Environmental Monitoring and Assessment* **188**, 246.
- Rowan J., Carwadine J., Duck R., Bragg O., Black A., Cutler M., *et al.* (2006) Development of a technique for Lake Habitat Survey (LHS) with applications for the European Union Water Framework Directive. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **16**, 637–657.
- 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.
- Sagouis A., Jabot F. & Argillier C. (2017) Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? *Ecology of Freshwater Fish*, in press.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C. & Walker B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **413**, 591–596.
- Schleuter D., Daufresne M., Massol F., Argillier C., Daufresne M., Massol F., *et al.* (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* **80**, 469–484.

- Schleuter D., Daufresne M., Veslot J., Mason N.W.H., Lanoiselée C., Brosse S., *et al.* (2012) Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography* **21**, 1083–1095.
- Schrank A.J. & Webb P.W. (1998) Do body and fin form affect the abilities of fish to stabilize swimming during maneuvers through vertical and horizontal tubes? *Environmental Biology of Fishes* **53**, 365–371.
- Shannon C.E. & Weaver W. (1949) *The Mathematical Theory of Information*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Siefert A., Fridley J.D. & Ritchie M.E. (2014) Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: when does intraspecific variation matter? *PLoS ONE* **9**.
- Šímová I., Violle C., Kraft N.J.B., Storch D., Svenning J.-C., Boyle B., *et al.* (2015) Shifts in trait means and variances in North American tree assemblages: species richness patterns are loosely related to the functional space. *Ecography* **38**, 649–658.
- Smith V.H. (1998) Cultural eutrophication of inland, estuarine, and coastal waters. In: *Successes, Limitations, and Frontiers in Ecosystem Science*. (Eds M.L. Pace & P.M. Groffman), pp. 7–49. Springer-Verlag.
- Smith V.H. & Schindler D.W. (2009) Eutrophication science: where do we go from here? *Trends in Ecology and Evolution* **24**, 201–207.
- Soares M.C.S., Marinho M.M., Huszar V.L.M., Branco C.W.C. & Azevedo S.M.F.O. (2008) The effects of water retention time and watershed features on the limnology of two tropical reservoirs in Brazil. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* **13**, 257–269.
- Spens J. & Ball J.P. (2008) Salmonid or nonsalmonid lakes: predicting the fate of northern boreal fish communities with hierarchical filters relating to a keystone piscivore. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**, 1945–1955.
- Spurgeon J.J., Paukert C.P., Healy B.D., Kelley C.A. & Whiting D.P. (2015) Can translocated native fishes retain their trophic niche when confronted with a resident invasive? *Ecology of Freshwater Fish* **24**, 456–466.
- Starling F., Lazzaro X., Cavalcanti C. & Moreira R. (2002) Contribution of omnivorous tilapia to eutrophication of a shallow tropical reservoir: evidence from a fish kill. *Freshwater Biology* **47**, 2443–2452.
- Stendera S., Adrian R., Bonada N., Cañedo-Argüelles M., Hugueny B., Januschke K., *et al.* (2012) Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* **696**, 1–28.

- Sterner R.W., Elser J.J., J. F.E., J. G.S. & Chrzanowski T.H. (1997) The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *The American Naturalist* **150**, 663–684.
- Strayer D.L. (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* **55**, 152–174.
- Sutela T., Vehanen T. & Rask M. (2011) Assessment of the ecological status of regulated lakes: stressor-specific metrics from littoral fish assemblages. *Hydrobiologia* **675**, 55–64.
- Takimoto G., Post D.M., Spiller D.A. & Holt R.D. (2012) Environmental determinants of food-chain length: a meta-analysis. *Ecological Research* **27**, 481–493.
- Tammi J., Appelberg M., Beier U., Hesthagen T., Lappalainen A. & Rask M. (2003) Fish status survey of Nordic lakes: effects of acidification, eutrophication and stocking activity on present fish species composition. *AMBIO* **32**, 98–105.
- Tammi J., Lappalainen A. & Rask M. (2001) Using Swedish fish index FIX in assessing degradation of Finnish eutrophic lakes — what does fish community data tell about them. In: *Classification of ecological status of lakes and rivers*. (Eds S. Back & K. Karttunen), pp. 37–39. ThemaNord, Copenhagen.
- Trisos C.H., Petchey O.L. & Tobias J.A. (2014) Unraveling the interplay of community assembly processes acting on multiple niche axes across spatial scales. *The American Naturalist* **184**, 593–608.
- Tsianou M.A. & Kallimanis A.S. (2016) Different species traits produce diverse spatial functional diversity patterns of amphibians. *Biodiversity and Conservation* **25**, 117–132.
- Utne-Palm A.C. (2002) Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **35**, 111–128.
- Vadeboncoeur Y., McCann K.S., Vander Zanden M.J. & Rasmussen J.B. (2005) Effects of multi-chain omnivory on the strength of trophic control in lakes. *Ecosystems* **8**, 682–693.
- Vašek M., Prchalová M., Říha M., Blabolil P., Čech M., Draštík V., *et al.* (2015) Fish community response to the longitudinal environmental gradient in Czech deep-valley reservoirs: implications for ecological monitoring and management. *Ecological Indicators* **63**, 219–230.
- Vidal J.P., Martin E., Franchistéguy L., Baillon M. & Soubeyroux J.-M. (2010) A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology* **30**, 1627–1644.
- Villéger S., Mason N.W.H. & Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**, 2290–2301.

- Villéger S., Miranda J.R., Hernández D.F., Ramos Miranda J., Flores Hernández D. & Mouillot D. (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* **20**, 1512–1522.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Melillo J.M. & Lubchenko J. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**, 494–499.
- Vogt J., Soille P., de Jager A., Rimaviciute E., Mehl W., Foisneau S., *et al.* (2007) *A pan-European river and catchment database*. Ispra, Italy, Italy.
- Watson D.J. & Balon E.K. (1984) Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology* **25**, 371–384.
- Wetzel R. (2001) *Limnology: lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego.
- Whittingham M.J., Stephens P.A., Bradbury R.B. & Freckleton R.P. (2006) Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* **75**, 1182–1189.
- Winemiller K.O., McIntyre P.B., Castello L., Fluet-Chouinard E., Giarrizzo T., Nam S., *et al.* (2016) Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* **351**, 128–129.
- Wolter C. & Arlinghaus R. (2003) Navigation on freshwater fish assemblages: the ecological relevance of swimming performance. *Fish biology and fisheries* **13**, 63–89.
- Wright D. (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* **41**, 496–506.
- Vander Zanden M.J., Casselman J.M. & Rasmussen J.B. (1999) Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* **401**, 464–467.
- Zarfl C., Lumsdon A.E., Berlekamp J., Tydecks L. & Tockner K. (2014) A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences* **77**, 161–170.
- Zhao T., Villéger S., Lek S. & Cucherousset J. (2014) High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecology and Evolution* **4**, 4649–4657.

Appendice 1 : A1 Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs?

Sagouis, A., F. Jabot, & C. Argillier, Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? *Ecology of Freshwater Fish* in press.

Running headline: Comparison of taxonomic and functional diversity metrics in fish communities

Alban Sagouis^{1,2*}, Franck Jabot¹, Christine Argillier²

¹ Irstea, UR LISC, Centre de Clermont-Ferrand, F-63178 Aubière, France

² Irstea, UR RECOVER, Pôle Hydroécologie des Cours d'eau Onema-Irstea, F-13182 Aix-en-Provence, France

*Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33442667942; email: alban.sagouis@irstea.fr

Abstract

Biological indicators are frequently used to assess the effects of anthropogenic stressors on freshwater ecosystems. The structure of fish communities and their response to stressors have been commonly described by taxonomic richness, diversity and evenness. More recently, functional structure of communities has also been suggested to be a reliable indicator of disturbance. This article aims at

testing whether taxonomic and functional diversity metrics can provide comparable or complementary information on the response of fish communities to eutrophication and abundance of non-native species in reservoirs. Comparison of the responses of taxonomic and functional diversities to biogeography, habitat and stressors was performed in 112 French reservoirs. Widely observed effects of biogeographic and habitat variables on taxonomic and functional diversities were identified. Taxonomic and functional richness metrics notably increased with lake area and temperature respectively. Taxonomic diversity metrics did not respond to any stressor, while all functional diversity metrics were found to be impacted by non-native species. Eutrophication was further found to decrease the impact of non-native species on two functional diversity metrics: evenness and divergence. Our study therefore reveals that functional metrics are more sensitive than taxonomic metrics to anthropogenic stressors in the studied reservoirs. Still, the multiple linear regressions tested had overall low explanatory power. Further refinements will thus be needed to use this type of metrics in an impact assessment scheme.

Keywords

Functional traits, eutrophication, non-native species, interacting stressors, model selection

Introduction

Numerous ecosystems undergo strong anthropogenic stressors affecting their biodiversity and functioning (Vitousek *et al.*, 1997; Cardinale *et al.*, 2006). Aquatic ecosystems are central to many human activities which gives them high economic value but makes them highly susceptible to anthropogenic disturbance (Stendera *et al.*, 2012).

Reservoirs are hydrosystems resulting from human action, and dams profoundly alter ecological continuity and river functioning (Baxter, 1977). This transformation obviously modifies hydrology and ecosystem size, and ultimately has consequences on water temperature, oxygenation, and type, availability and diversity of resources and habitats (Baxter, 1977). Despite these impacts, more and more dams are built to meet the demand for irrigation and hydroelectricity production notably. Additionally to their intrinsic altered hydromorphological characteristics, reservoirs suffer from anthropogenic stressors, notably eutrophication and alien species introduction. Their physico-chemical and biological quality ensures the sustainability of the associated services (drinking water, leisure, angling...) so that their monitoring is a requirement of current regulations (Clean Water Act of 1972; European Water Framework Directive, 2000). The anthropogenic origin of reservoirs prevents the determination of an undisturbed reference state (Jennings *et al.*, 1995). Analysing the responses of reservoir communities to gradients of pressures therefore provides a statistical way of assessing the impact of these pressures

without reference to an undisturbed state, as currently done in other heavily disturbed ecosystems (de Juan *et al.*, 2009).

Understanding the responses of reservoirs' communities along environmental and pressure gradients is therefore an important priority in order to improve their ecological assessment (Hering *et al.*, 2014). Biological communities are increasingly monitored as living organisms are sensitive to environmental changes. Since the pioneering work of Karr (1981), fish assemblages have often been used to assess the biological integrity of different water body types (Debenay *et al.*, 2003; Oberdorff *et al.*, 2011; Argillier *et al.*, 2013). Various community descriptors, usually referred to as metrics, may be used on their own, e.g. taxonomic richness (Birk *et al.*, 2012), or in multi-metric indices such as Indices of Biotic Integrity (IBIs, Karr, 1981). However, even if some preliminary indices have been specifically proposed for reservoirs (McDonough & Hickman, 1999; Launois *et al.*, 2011; Blabolil *et al.*, 2016), such bioindicators are rarely studied in the literature. The existing fish multi-metric indices generally include a variety of metrics describing specific composition and abundance. Taxonomic richness (total or native only) has often been selected as a metric in IBIs (McDonough & Hickman, 1999; Drake & Valley, 2005). Other metrics based on communities' structure (e.g. taxonomic diversity or evenness) have been included in some IBIs (Appelberg *et al.*, 2000; Tammi *et al.*, 2001) but their use is still rare. In some cases, taxonomic diversity metrics may not permit the detection of a community's response to a disturbance. When stressors lead to species replacement by functionally different species (i.e. with different traits providing information on how species interact with their environment (Violle *et al.*, 2007)), taxonomic metrics may not change and are therefore poor indicators of stressor. In such situation, the use of functional diversity metrics can provide additional information on the response of fish communities to stressors (Rosenfeld, 2002; Villéger *et al.*, 2010). This was observed by Villéger *et al.* (2010) in an estuarial lagoon. Their study analysing the effects of a major environmental degradation (notably turbidity increase) on fish communities showed highly contrasting responses of taxonomic and functional diversity metrics. While taxonomic richness increased due to species introductions exceeding species extirpations, functional divergence and specialisation decreased, indicating a severe decline of functionally specialised species (Villéger *et al.*, 2010). In rivers, functional richness, evenness, originality and specialisation of fish communities were found to be sensitive to land use (Pool *et al.*, 2010; Clavel *et al.*, 2013). In natural lakes, fish functional traits were shown to respond to environmental and pressure gradients (Erős *et al.*, 2009, Brind'Amour *et al.*, 2011). At the community functional structure level, Erős *et al.* (2009) showed that habitat size (lake area and max depth) and both pH and total phosphorus affected the functional diversity of fish communities in Finland natural lakes. Functional diversity metrics may therefore be used in addition to taxonomic metrics to assess potential modifications of species-environment interactions in response to anthropogenic stressors in various ecosystems (Mouillot *et al.*, 2013) but, to our knowledge, their application on reservoirs has not been performed to date. Comparably to other freshwater ecosystems, we expect eutrophication to modify physico-chemical conditions (oxygenation and turbidity notably) and food resources fish depend on such as primary producers or benthic fine particulate organic matter (Jeppesen *et al.* 2000). Along the eutrophication gradient, altered habitat conditions and resources differentially impact fish species depending on their functional abilities.

In most published works dedicated to the development of bioindicators, fish metrics are analysed in response to a single stressor, eutrophication in most of the cases. However, water bodies often experience effects from multiple stressors (Ormerod *et al.*, 2010). While river communities mainly suffer from hydromorphological alterations, natural lakes are notably impacted by eutrophication and non-native species (Stendera *et al.*, 2012). Here we focus on the particular case of lakes formed on dammed rivers. The accumulation of potential pressures frequently put them in multiple stressors situations (Hering *et al.*, 2014). When multiple stressors are present, synergistic effects may take place, making the analysis of these interacting factors important (Lévêque *et al.*, 2007; Ormerod *et al.*, 2010), notably because most of these interactions are still not well understood (Strayer, 2010; Stendera *et al.*, 2012; Hering *et al.*, 2014, Piggott *et al.*, 2015). Consequently, it is very important to consider these potential interactions in the development of bioindicators.

Here we used a statistical modelling approach to identify and compare the respective sensitivities of taxonomic and functional diversity metrics to eutrophication and non-native fishes in 112 French lowland reservoirs. In these reservoirs, fish communities consist of pre-damming riverine species, naturally colonising species, and of stocked species. These native lowland fish assemblages include generally the roach (*Rutilus rutilus* (L. 1758)), common perch (*Perca fluviatilis* L. 1758) and Northern pike (*Esox lucius* L. 1758) (Irz *et al.*, 2002). Non-native introduced species are often large predators such as pike-perch (*Sander lucioperca* L. 1758) that disturb the structure and dynamics of natural communities (Irz *et al.*, 2004; Eby *et al.*, 2006; Blanchet *et al.*, 2010, Cucherousset & Olden, 2011). After this initial stocking event, stocking activities are limited to a few species of angling interest (Salmonids essentially) due to the inefficiency of most of the stocking programmes (Argillier *et al.* 2002). As a consequence, these species appear only in some systems and only sporadically. Therefore, observed communities can now be considered as an association of self-sustaining populations of species that occurred naturally before the damming and of initially stocked (native, translocated or exotic) species (Irz *et al.* 2002). Introduced species that settled in reservoirs had to be adapted to the environment and either found a vacant niche or overlapped with a native species' niche. Non-native species, especially exotic species that have evolved in a distinct biogeographic region, are more susceptible to overlap functionally with native species than native species together (Buckley & Catford, 2016). This is especially true in reservoirs where introduced species are essentially lacustrine while pre-damming species were riverine. Hence, we can expect i) a relationship between these non-native species and the functional structure of the whole communities (Mercado-Silva *et al.*, 2009) and ii) that they interact with eutrophication, that has already been demonstrated to be an important stressor (Launois *et al.*, 2011; Blabolil *et al.*, 2016).

Because in such large studies it is important to consider the effect of natural environmental parameters on fish communities (Irz *et al.*, 2007a; Brucet *et al.*, 2013, Feld *et al.*, 2016), five competing models integrated in a nested fashion the effects of biogeography, habitat and of the two studied stressors individually or in interaction.

Materials and methods

Fish community data

Fish communities were described in 112 reservoirs located in continental France and Corsica between 42 and 51°N and -4 and 9°E (Figure 1). Fishing campaigns occurred between 2005 and 2014. They were made during the summer period following the Nordic standard protocol (EN 14757:2013). Benthic gillnets (30 meters long and 1.5 meters high) with 12 mesh sizes ranging from 5 to 55mm knot to knot (bar mesh) were set during a night including sunset and sunrise activity periods. The total number of nets (7 to 64) depends on the lake volume and area and they were set in a random stratified fashion. Depth strata are determined based on depth maps and have to be of similar volume. Finally, nets are set randomly in each depth stratum. Fish were identified to species level, counted and weighted. Fish species numerical abundance and biomass were then standardised by computing catch per unit effort (CPUE, number of individuals caught by m² by night) and biomass per unit effort (BPUE, grams of fish by m² by night). To avoid possible selectivity bias in the assessment of the abundance of the young of the year individuals due to different sampling dates (between early and late summer), we excluded all individuals measuring less than 80mm. This had no impact on the species richness. Lakes containing less than 5 species or fishes not identified to species level were excluded as the computation of functional divergence (Villéger *et al.* 2008) needed at least 5 fully described species (number of species has to be greater than the number of functional traits). Reservoirs having less than 5 species were essentially high altitude ecosystems with a mean altitude of 800m vs. 300m for the studied ecosystems. They also had a smaller mean phosphorus concentration than studied lakes (23 vs. 53µg/L). However, they only constitute a small subset of the environmental and pressure conditions encountered among all studied lakes. As a consequence, we should not observe any major modification of results if they were included.

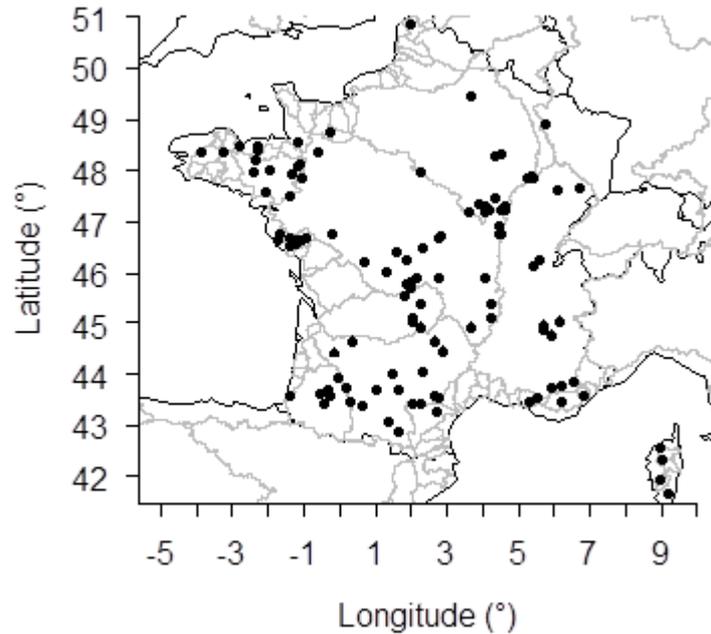


Figure 1: Map of the 112 lakes studied. Catchment delineations (in grey) used to determine fish species origin (native or non-native of the watershed (Brosse *et al.*, 2013, Dias *et al.* 2014)).

Morphological traits allow a continuous discrimination of species and offer deep insight in species functions as it is assumed that species phenotype is correlated with resource use, food and habitat notably (Gatz, 1979, Mouillot *et al.* 2005). For each of the 39 species (Appendix 1), 13 standardised morphological traits were calculated thanks to 15 measures made on 3 to 161 photographs per species as described by Schleuter *et al.* (2012). Mean number of photographs per species is 13.7 and it essentially depends on the availability of useable photographs. Pictures had to present fresh, reliably identified individuals and were obtained from field work or from academic sources (museum databases and fish atlases). These traits were either linked to food acquisition or locomotion. Food acquisition was characterised by (1) 3 traits standardised by fish standard length i.e. eyes diameter, upper jaw length and head length that are related to prey size, (2) eye position relative to head height, and (3) mouth position relative to eye position that are related to prey position. Locomotion traits included (1) 5 traits standardised by fish standard length: fish height, pectoral and pelvic fin length, caudal peduncle length and caudal fin length; (2) 3 traits standardised by fish height: caudal peduncle length and height, and pectoral fin position (Table 1). The functional role of the common perch substantially changes with ontogeny (Hjelm *et al.* 2000). As it is one of the most abundant species, we took into account the different roles it played during its development by separating perch individuals into young and adult categories (young $\leq 130\text{mm}$ < adults) with corresponding traits. A Principal Component Analysis (PCA) allowed us to summarise the 13 traits in 4 PCA axes explaining 74.45% of the variance and creating a simplified 4-dimensional functional space (Table 1, Figure 2). Traits were scaled and centred before analysis and the PCA was computed with the R package *ade4* (Dray & Dufour, 2007).

Table 1: Functional traits scores on each of the four PCA axes. The first four axes respectively explained 34.6, 18.0, 12.0 and 8.9 % of the variance.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
<i>Food acquisition</i>				
Eye position	3.58	29.47	-30.05	-36.91
Eye diameter	33.7	-41.67	4.84	19.79
Head length	60.07	-0.78	-33.28	-5.88
Upper jaw length	23.95	26.69	-37.9	11.46
Mouth orientation	17.11	-8.08	-29.00	45.81
<i>Locomotion</i>				
Pectoral fin length	45.93	-27.11	6.35	-20.61
Pectoral fin position	-7.77	18.38	40.42	33.43
Pelvic fin length	44.22	-21.98	14.62	-19.18
Body depth	71.32	-27.56	-0.36	-0.77
Caudal fin length	-13.95	-75.88	3.14	-7.03
Peduncle depth	-63.67	-14.65	4.58	-17.1
Peduncle length ratio	-46.02	-25.72	-26.3	-1.96
Peduncle length	-30.22	-38.51	-29.64	1.63

Environmental data

The reservoirs were located at altitudes ranging from 3 to 1044 meters above sea level (Figure 3a) and experienced widely varying environmental conditions (Figure 3). Reservoirs were described by biogeographic and habitat variables extracted from national databases i.e. latitude, longitude, altitude (m asl), lake maximal depth (m), lake area (km²) and lake catchment area (km²). Additionally, local air temperatures were modelled for each lake (Safran system – Vidal *et al.*, 2010) and used to compute mean annual temperatures and mean amplitudes of temperature (July – January temperatures) for the fishing year and the five years before.

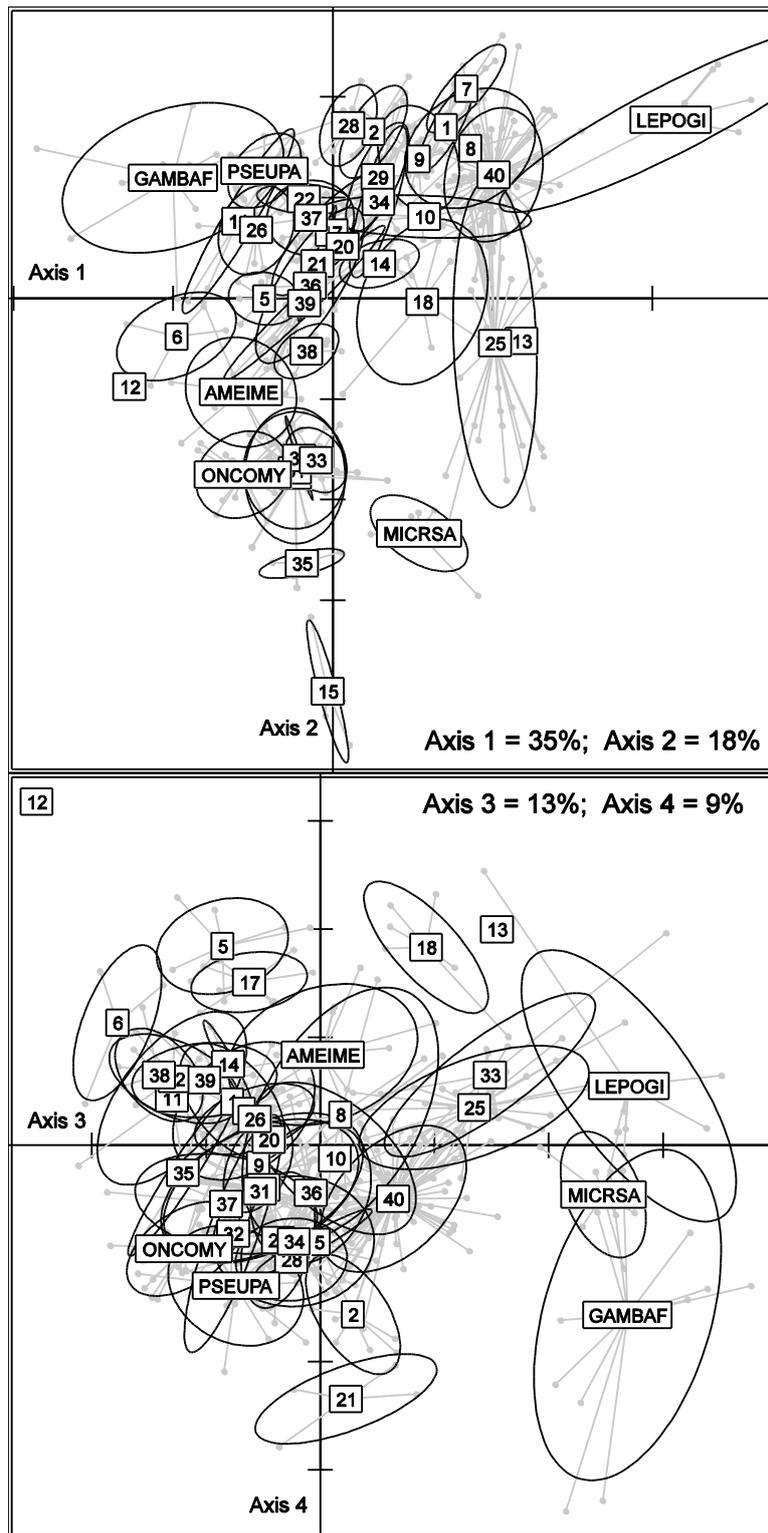


Figure 2: Distribution of measured individuals on the first four PCA axes. Left figure: 1st (abscissa, 34.4%) and 2nd (ordinate, 18.7%) axes, and right figure: 3rd (abscissa, 11.3%) and 4th (ordinate, 8.6%) axes. Exotic species codes stand for *A. melas*, *G. affinis*, *L. gibbosus*, *M. salmoides*, *O. mykiss* and *P. parva*. Numbered species codes are indicated in Table I. Groups 25 and 40 respectively represent >130mm and <130mm common perches *P. fluviatilis*. For clarity purpose, European eel *Anguilla anguilla* (L. 1758) individuals were removed as they are placed far left on the first axis.

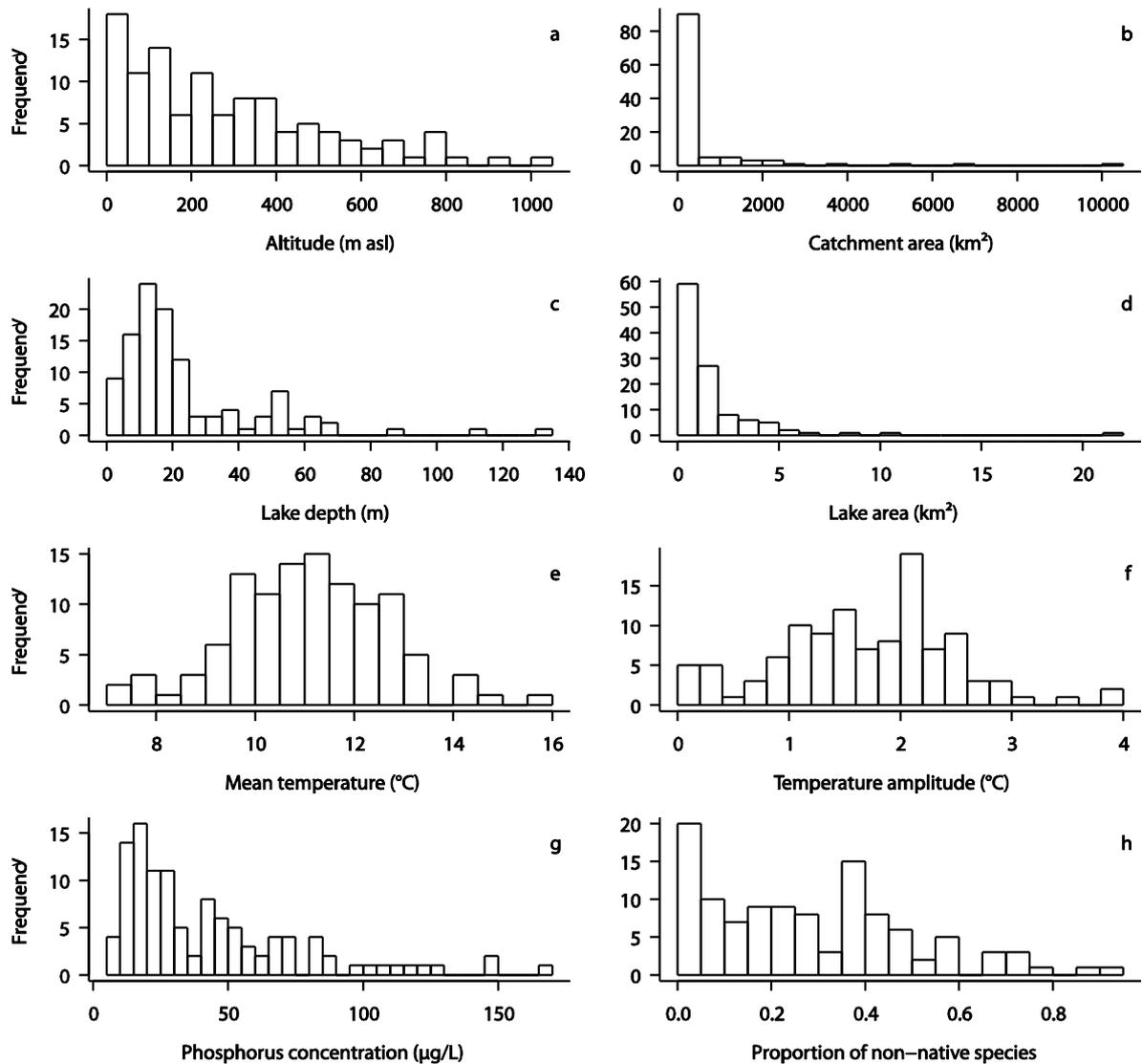


Figure 3: Environmental conditions and stressors in the studied lakes. Although represented as raw values, altitude, catchment area, lake maximal depth, lake area and phosphorus concentration were log-transformed before analysis.

Anthropogenic stressors

Two stressors were considered: eutrophication and abundance of non-native species. Eutrophication was approximated by measuring total phosphorus concentrations (TP, µg·L⁻¹, Figure 3g) in the euphotic layer. We used single measures or when several were available the mean of 2 to 17 measures (3.9 ± 1.6 measures, mean \pm SD). To assess the importance of fish manipulations, the status of fish species was determined as native or non-native from a catchment thanks to the Fish-SPRICH database (Brosse *et al.*, 2013, Dias *et al.*, 2014). Species were considered as non-native in a lake if they did not naturally occur in the catchment the lake belonged to. This information allowed us to compute the

percentage of non-native species in each lake (%NN; proportion of non-native species in biomass per unit of effort, Figure 3h).

Metrics computation

Three taxonomic metrics were computed based on fish communities (non-native species included). Taxonomic richness is the total number of species present in the community. Taxonomic diversity was described with Shannon diversity index (Magurran, 2004) and taxonomic evenness was computed following the equation of Pielou (Magurran, 2004). Three functional diversity metrics were computed based on species abundances and trait values in the summarised functional space (Figure 2, Figure 4). Functional richness was computed as the mean of the four one-dimensional functional richness metrics (FRIs) taking into account intra-specific variability (Schleuter *et al.*, 2010). Multidimensional functional evenness (FEve) and divergence (FDiv) metrics were computed following Villéger *et al.* (2008). Functional evenness describes how regularly species abundances are distributed in the functional space. Functional divergence quantifies the proportion of the total biomass carried by the species at the edges of the functional space (Villéger *et al.* 2008; Mason *et al.*, 2005).

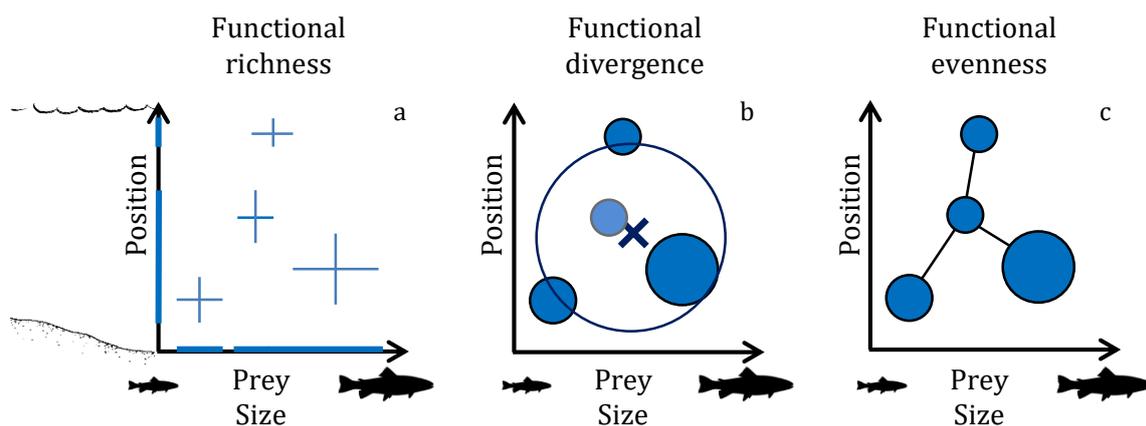


Figure 4: Representation of the functional diversity metrics. Each cross/circle represents a species in a theoretical functional space representing preferred prey size on x- axis and feeding position in the water column on y- axis. A species located in the bottom left corner would preferentially feed on benthic small preys, while a species located at the top right corner would preferentially feed on surface large preys. In the first panel, species are represented as crosses. Each component of the cross corresponds to the species' range on axis 1 or 2. Functional richness is computed as the sum of observed functional ranges in the community. In the second and third panels, species are represented as circles proportional to their abundance. Functional divergence represents the proportion of the total abundance that is carried by species at the edges of the functional space. Functional evenness computes the shortest possible tree connecting all species and assesses how regularly abundance is distributed in this network. In the present study, the functional space is four- dimensional

Statistical analyses

Before the analyses, altitude, lake area, lake maximal depth, catchment area and total phosphorus concentration were log-transformed ($\log(x)$) to reach normality assumptions. Five competing models explaining taxonomic and functional responses to environmental and stressor gradients were considered,

consisting in multiple linear regressions (Table 2). The model “biogeography” only considered geographical variables. The model “habitat” additionally included habitat variables. The model “eutrophication” additionally included the total phosphorus concentration and a quadratic term of total phosphorus concentration in the lakes allowing testing either linear or humped relations. The model “non-native species” added the biomass-based proportion of non-native species (%NN) to habitat variables. Finally, the model “interacting stressors” included all covariates as well as the two interactions between the two eutrophication *proxies* (TP and TP²) and %NN (Table 2). For each response variable, the five models were ranked according to their AICc value, the model having the smaller AICc value being the most likely and parsimonious (Burnham *et al.*, 2010). We also computed model Akaike weights which represent the model probability based on the data used (Burnham *et al.*, 2010). Models from the best to a 0.95 cumulative weight threshold were further interpreted (Burnham *et al.*, 2010). All model selection procedures were done using the R package MuMIn (Barton, 2013) within R (R Core Team, 2013). Further analyses on models of interest were run by computing Type 2 ANOVAs on the multiple linear regressions which allowed us to determine which variables significantly affected responses and in which direction.

Table 2: Competing models explaining the relations between diversity metrics of fish communities and environmental and stressor variables. %NN and TP respectively stand for the proportion of non-native species and the total phosphorus concentration.

Models	Variables used in the model
<i>Biogeography</i>	Latitude + Longitude
<i>Habitat</i>	<i>Biogeography</i> + Altitude + Mean temperature + Amplitude of temperature + Maximal depth + Lake area + Catchment area
<i>Eutrophication</i>	<i>Habitat</i> + TP + TP ²
<i>Non-native species</i>	<i>Habitat</i> + %NN
<i>Interacting stressors</i>	<i>Habitat</i> + TP + TP ² + %NN + TP×%NN + TP ² ×%NN

Taxonomic diversity (Shannon index) and functional richness were correlated with taxonomic richness (Spearman correlation coefficient equal 0.38 and 0.64 respectively). We consequently took into account these correlations by adding taxonomic richness as an explanatory variable in the models built for taxonomic diversity and functional richness. This method enables to assess the effect of the various co-variables on community structure beyond their effect on taxonomic richness.

Finally, we checked the robustness of functional diversity metrics to the removal of morphological traits used in the PCA. For each n number of removed traits (1 to 7), 999 random subsets of 13-n traits were selected. Corresponding PCA scores were computed and diversity indices calculated for 112 lakes.

We finally computed the Spearman correlation between the original distribution of values for functional richness, divergence and evenness to the values generated after randomly removing traits before the PCA.

Table 3: Ranges of taxonomic and functional diversity metrics.

	Min-Max	Mean	Standard deviation
Taxonomic richness	4-15	9.214	2.001
Taxonomic diversity	0.199-1.830	1.124	0.341
Taxonomic evenness	0.111-0.833	0.537	0.155
Functional richness	0.353-0.866	0.555	0.073
Functional evenness	0.031-0.912	0.374	0.165
Functional divergence	0.232-0.983	0.716	0.164

Results

Taxonomic composition

Among the thirteen families represented in the reservoirs, Cyprinidae and Percidae species respectively accounted for 57 and 24% of the total occurrences. Roach and common perch were encountered in 96 and 94% of the lakes, respectively. The ranges of the taxonomic and functional diversity metrics are reported in Table 3.

French reservoirs invasion status

At least one non-native species was caught in 110 out of the 112 studied reservoirs. In invaded lakes, non-native species richness ranged from 1 to 7 species (3.2 ± 1.5 , mean \pm SE). Twenty four different species were considered as non-native in at least one lake. Among them, pikeperch *Sander lucioperca* (L. 1758) and ruffe *Gymnocephalus cernua* (L. 1758), the most widespread non-native species, were respectively present in 85 and 58 lakes as non-native species. 6 species (pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (L. 1758) (37 occurrences), black bullhead *Ameiurus melas* (Rafinesque 1820) (31 occurrences), rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792) (10 occurrences), largemouth bass *Micropterus salmoides* (Lacepède 1802) (2 occurrences), mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird & Girard 1853) (2 occurrences) and stone moroko *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel 1846) (2 occurrences) were exotic (non-native from the European continent).

Multiple linear modelling

Models obtained a maximal coefficient of determination (R^2) of 0.42 but most of them were below 0.3 indicating a poor explanatory power of the tested covariates (Table 4). Taxonomic richness was better explained by “habitat”, but “non-natives” model also had a relatively large AICc weight (Table 4). When analysing the selected three best models (reaching the threshold of 0.95 cumulative AICc weight), taxonomic richness was positively related to lake area and catchment area while it was negatively correlated with amplitude of temperature (Table 4).

Taxonomic diversity and evenness best models were “biogeography”, but “non-natives” and “habitat” were also selected for the two metrics (Table 4). The “biogeography” model revealed positive effects of latitude on taxonomic diversity and evenness (Table 4). Moreover, a positive effect of taxonomic richness on taxonomic diversity was shown in all models (Table 4). These models revealed a significant negative effect of altitude on taxonomic diversity and evenness (Table 4). In addition, ANOVAs showed almost significant positive effects of the proportion of non-native species on taxonomic evenness ($|t| = 1.93$, $P = 0.057$, Table 4).

Functional richness best selected model was “non-natives” (Table 5). The ANOVAs revealed consistent positive effects of taxonomic richness and mean temperature on functional richness (Table 5). The analysis of the “non-natives” model reveals that functional richness also significantly decreased with catchment area and the proportion of non-native species (Table 5). Besides, when analysing the other selected models (“interacting stressors” and “habitat”), mean temperature and ecosystem size variables also had significant effects on functional richness (Table 5). In the “interacting stressors” model, the interactions between eutrophication *proxies* and the proportion of non-native species were not significant (Table 5).

Functional evenness best selected model is “interacting stressors” (Table 5). ANOVAs of the three best models revealed consistent effects of latitude and lake maximal depth and the “interacting stressors” model additionally detected significant effects of the interaction between total phosphorus and the proportion of non-native species (Table 5). “Habitat” model also showed that both mean temperature and amplitude of temperature were important variables (Table 5).

Finally, all models applied to functional divergence were included in the 0.95 AICc weight threshold (Table 5). ANOVAs revealed consistent negative and significant effects of latitude, altitude and mean temperature on functional divergence (Table 5). Analysing the “non-natives” and “eutrophication” models showed no significant effect of the stressors but the “interacting stressors” model detected significant effects of the interaction between proportion of non-native species and total phosphorus (Table 5). The interaction between the proportion of non-native species and total phosphorus² is marginally significant (Table 5).

Robustness analysis

The Spearman correlation ratios between observed and simulated functional diversity indices obtained for different number of traits involved in the PCA are presented in Table 6. Functional richness and divergence obtained very high correlation ratios even when more than half the traits were removed. Functional evenness also obtained good correlation ratios although it was more sensitive to the number of used traits in the PCA. This analysis shows that the functional diversity metrics we selected are rather robust to trait removal.

Table 6: Correlations between observed and simulated functional diversity metrics after traits were removed before the PCA analysis. FR_{Is}, FE_{ve}, FD_{iv} respectively stand for functional richness, evenness and divergence. Values correspond to the average of the 999 Spearman correlation values \pm standard deviation.

	12 trait	11 traits	10 traits	9 traits	8 traits	7 traits	6 traits
FR _{Is}	0.95 \pm 0.02	0.92 \pm 0.03	0.90 \pm 0.04	0.89 \pm 0.04	0.87 \pm 0.05	0.86 \pm 0.06	0.85 \pm 0.06
FE _{ve}	0.80 \pm 0.10	0.69 \pm 0.12	0.62 \pm 0.13	0.55 \pm 0.14	0.51 \pm 0.14	0.46 \pm 0.13	0.44 \pm 0.12
FD _{iv}	0.95 \pm 0.03	0.90 \pm 0.04	0.85 \pm 0.07	0.81 \pm 0.08	0.76 \pm 0.12	0.70 \pm 0.14	0.65 \pm 0.16

Discussion

Our study aimed at analysing the sensitivities and the responses of taxonomic and functional diversity metrics to environmental and stressor gradients using a dataset of 112 French reservoir fish communities. We found that fish communities were influenced by latitude and environmental variables related to system or catchment size, temperature and altitude. We also detected stressor effects on communities' functional structure. Functional richness and evenness were best explained by a model including the proportion of non-native species. We were unable to detect any direct effect of eutrophication. Conversely, non-native species were found to directly impact fish community structure: the proportion of non-native species in biomass was negatively correlated with functional richness. These stressors were also found to have interacting effects on fish communities: the interaction term was significant and negative for both functional evenness and divergence. We further studied this interaction in more details, and found that the effects of non-native species on functional evenness and divergence changed from positive for low levels of eutrophication to negative for large eutrophication levels (Appendix 2).

Responses and sensitivities to stressors

Functional metrics

Functional diversity has been largely used to analyse the response of plant and animal communities to disturbance (Ernst *et al.*, 2006; Flynn *et al.*, 2009; Biswas & Mallik, 2010; Pakeman, 2011; Janeček *et al.*, 2013). In aquatic ecosystems, some studies based on the functional diversity of estuarial lagoon (Villéger *et al.*, 2010), riverine (Pool *et al.*, 2010; Clavel *et al.*, 2013), catchment (Matsuzaki *et al.*, 2013) and lacustrine (Erős *et al.*, 2009; Brind'Amour *et al.*, 2011) fish communities detected the effects of stressors and we expected the same sensitivity of functional richness and divergence notably, in French reservoirs. The specific application of these metrics to reservoirs being novel, we compared our results to other, either lentic or lotic, waterbody types although the age and environmental conditions of studied reservoirs led us to preferentially compare them to lakes (Irz *et al.*, 2002).

Abiotic stressors and notably eutrophication have been found to modify fish communities and lake functioning in both natural lakes (Jeppesen *et al.*, 2000; Erős *et al.*, 2009; Brind'Amour *et al.*, 2011) and reservoirs (Cooke *et al.*, 2005). In contrast, our models detected no direct effects of eutrophication on functional diversity metrics. Very few studies have yet used functional diversity metrics to detect stressor effects on fish communities, so it is still difficult to get a general picture on this topic. However, Finland lake communities' functional diversity was shown to moderately respond to eutrophication and pH (Erős *et al.*, 2009), and functional divergence of fish communities has been shown to respond to abiotic stressors in a limited area of an estuarial lagoon (Villéger *et al.* 2010). This latter result can be explained by the success of generalist species in disturbed ecosystems (Pool *et al.*, 2010). It is worth noting that in the study of Villéger *et al.* (2010), fish communities were compared before and after a complex mix of abiotic alterations during which non-native species settled. The arrival of non-native species in these conditions makes disentangling abiotic and biotic effects difficult notably because non-native species may be drivers and passengers of stressors at the same time, and biotic and abiotic stressors may interact (Light & Marchetti, 2007). Indeed, non-native species may notably impact functional diversity through biotic interactions (competition or predation notably) with already present species (Hecky *et al.*, 2010; Strayer, 2010; Cucherousset & Olden, 2011). These effects are susceptible to worsen or to be worsened by eutrophication that has been shown to be a potential facilitating disturbance for non-native fish (Bíró, 1997, Hecky *et al.*, 2010). In our study, results indicate that when the proportion of non-native species increases, functional richness decreases. It seems that non-native species often had redundant functional roles with native species or with each other. Responses of functional evenness and divergence to the proportion of non-native species differed depending on eutrophication intensity. The interacting effects of eutrophication and non-native species stressors on functional divergence and evenness were antagonistic. We checked that it was indeed the case, using complementary analyses (Appendix 2). Results indicate that non-native species have positive effects on functional evenness and divergence in slightly eutrophic lakes and negative effects in the most

Table 4: Taxonomic diversity models ranked according to their AICc score for each response variable. Variables are taxonomic richness (S), latitude (Lat.), longitude (Long.), altitude (Alt.), amplitude of temperature (ΔT°), mean temperature (mT°), catchment area (CA), lake area (LA), lake maximal depth (MD), total phosphorus (TP) and the proportion of non-native species (%NN). Parameters written in bold are significant.

	Intercept	S	Lat.	Long.	Alt.	ΔT°	mT°	CA	LA	MD	TP	TP ²	%NN	%NN × TP	%NN × TP ²	AICc	$\Delta AICc$	Weight	Cumulative Weight	df	Adj. R ²
Taxonomic richness																					
Habitat	1.06		0.1	0.02	0.03	-0.92	0.28	0.26	0.40	0.27						451.68	0	0.55	0.55	8	0.27
Non-natives	0.59		0.12	0.04	-0.01	-0.92	0.24	0.28	0.41	0.25			0.98			452.79	1.11	0.32	0.87	9	0.27
Eutrophication	-0.12		0.05	0.04	-0.02	-0.84	0.24	0.25	0.49	0.21	2.21	-0.28				454.62	2.94	0.13	0.99	10	0.27
Interacting	0.23		0.1	0.06	-0.01	-0.83	0.24	0.27	0.47	0.22	0.42	-0.04	-13.87	8.53	-1.18	460.38	8.7	0.01	1	13	0.26
stressors																					
Biogeography	1.55		0.16	0.1												477.45	25.77	0.01	1	2	0.02
Taxonomic diversity																					
Biogeography	-1.38	0.06	0.04	-0.01												60.62	0	0.68	0.68	11	0.21
Non-natives	-0.19	0.04	0.03	0.01	-0.13	-0.03	-0.02	0.03	0.01	0.04			0.25			63.48	2.86	0.16	0.84	10	0.23
Habitat	-0.07	0.05	0.03	0.01	-0.11	-0.02	-0.02	0.02	0.01	0.05						63.74	3.13	0.14	0.98	3	0.18
Eutrophication	-0.24	0.04	0.02	0.01	-0.12	-0.02	-0.02	0.02	0.02	0.05	0.22	-0.03				67.99	7.37	0.02	1	9	0.22
Interacting	-0.54	0.04	0.03	0.01	-0.12	-0.02	-0.03	0.03	0.02	0.05	0.09	0.01	-0.91	0.88	-0.15	71.65	11.03	0.01	1	14	0.21
stressors																					
Taxonomic																					

	Intercept	S	Lat.	Long.	Alt.	ΔT°	mT ^o	CA	LA	MD	TP	TP ²	%NN	%NN × TP	%NN × TP ²	AICc	$\Delta AICc$	Weight	Cumulative Weight	df	Adj. R ²
evenness																					
Biogeography	-0.47		0.02	0.01												-103.93	0	0.66	0.66	10	0.1
Non-natives	0.14		0.02	0.01	-0.06	0.01	-0.02	0.01	0.01	0.02			0.14			-101.73	2.2	0.22	0.88	9	0.13
Habitat	0.21		0.01	0.01	-0.06	0.01	-0.01	0.01	0.01	0.02						-100.2	3.73	0.1	0.98	2	0.08
Eutrophication	0.11		0.01	0.01	-0.06	0.01	-0.02	0.01	0.01	0.02	0.14	-0.02				-96.5	7.44	0.02	0.99	8	0.11
Interacting	-0.11		0.02	0.01	-0.06	0.01	-0.02	0.01	0.01	0.02	0.11	-0.01	-0.04	0.24	-0.05	-94.92	9.01	0.01	1	13	0.13
stressors																					

Table 5: Functional diversity models ranked according to their AICc score for each response variable. Variables are taxonomic richness (S), latitude (Lat.), longitude (Long.), altitude (Alt.), amplitude of temperature (ΔT°), mean temperature (mT°), catchment area (CA), lake area (LA), lake maximal depth (MD), total phosphorus (TP) and the proportion of non-native species (%NN). Parameters written in bold are significant.

	Intercept	S	Lat.	Long.	Alt.	ΔT°	mT°	CA	LA	MD	TP	TP ²	%NN	%NN × TP	%NN × TP ²	AICc	$\Delta AICc$	Weight	Cumulative Weight	df	Adj. R ²
Functional richness																					
Non-natives	0.13	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	-0.01	0.01	0.01			-0.08			-313.25	0	0.83	0.83	11	0.38
Interacting stressors	0.19	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01	0.02	-0.01	0.01	0.01	-0.11	0.02	-0.9	0.45	-0.06	-308.19	5.05	0.07	0.89	9	0.38
Habitat	0.09	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	-0.01	0.01	0.01						-307.64	5.6	0.05	0.94	14	0.42
Biogeography	0.39	0.02	0.01	0.01												-307.51	5.73	0.05	0.99	3	0.33
Eutrophication	0.1	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	-0.01	0.01	0.01	-0.05	0.01				-304.75	8.5	0.01	1	10	0.42
Functional evenness																					
Interacting stressors	-1.81		0.03	0.01	0.02	0.03	0.02	0.01	0.01	0.06	0.09	-0.01	3.12	-1.45	0.16	-87.29	0	0.91	0.91	9	0.08
Habitat	-1.42		0.02	0.01	0.02	0.04	0.03	-0.01	0.01	0.06						-80.55	6.75	0.03	0.94	10	0.08
Non-natives	-1.47		0.03	0.01	0.02	0.04	0.02	-0.01	0.02	0.06			0.11			-80.16	7.13	0.03	0.97	13	0.18
Biogeography	0.47			0.01	0.01											-79.48	7.82	0.02	0.99	2	0.01
Eutrophication	-1.29		0.03	0.01	0.03	0.04	0.03	-0.01	0.01	0.07	-0.24	0.03				-78.46	8.83	0.01	1	8	0.07

	Intercept	S	Lat.	Long.	Alt.	ΔT°	mT ^o	CA	LA	MD	TP	TP ²	%NN	%NN × TP	%NN × TP ²	AICc	$\Delta AICc$	Weight	Cumulative Weight	df	Adj. R ²
Functional divergence																					
Habitat	3.2		-0.04	-0.01	-0.05	0.02	-0.04	0.01	-0.01	0.01						-94.16	0	0.4	0.4	8	0.16
Non-natives	3.25		-0.04	-0.01	-0.05	0.02	-0.04	0.01	-0.01	0.01			-0.09			-93.35	0.82	0.27	0.66	9	0.16
Biogeography	1.96		-0.03	-0.01												-92.08	2.08	0.14	0.81	13	0.19
Interacting stressors	3.07		-0.04	-0.01	-0.06	0.02	-0.04	0.01	-0.01	-0.01	0.29	-0.04	2.57	-1.42	0.18	-91.42	2.75	0.1	0.91	10	0.16
Eutrophication	3.31		-0.04	-0.01	-0.06	0.02	-0.04	0.01	-0.01	0.01	-0.06	0.01				-91.26	2.91	0.09	1	2	0.08

eutrophic lakes. These results suggest that in ecosystems with low phosphorus concentrations, non-native species increase functional balance and tend to bring species having external positions in the functional space. The increase of evenness is related to empty niche filling by non-native species (Pool *et al.*, 2010). Divergence increase is likely explained by the rather external positions of non-native species, Centrarchids notably (Figure 2). On the contrary, in the most eutrophic lakes, non-native species' positive effects seem to be mitigated by eutrophication effects. This may be explained by the opposing influences of two processes. First, non-native species filling empty niches promotes functional evenness as observed in the least eutrophic lakes. Second, the contrasted success of species depending on their resistance or resilience to disturbance decreases functional evenness. This is partly consistent with observations made in freshwater ecosystems by Matsuzaki *et al.* (2013) which indicate that successful introductions of non-native species are often due to their access to a free niche in the functional space. In the Lower Colorado heavily dammed rivers, non-native species had a higher functional diversity than native species which explains their ability to use free niches offered by reservoirs while native species were more restricted to strictly riverine habitats (Pool *et al.*, 2010). Concerning contrasting success of species in eutrophic lakes, the decreases of functional evenness and divergence indicate the success of non-native generalist species which is coherent with the widely observed dominance of generalist species, omnivores notably, in eutrophic lakes (Argillier *et al.*, 2013).

These interactive effects were seldom assessed and discussed in the literature; however, synergetic effects have been shown on fish community diversity of Lake Victoria (Hecky *et al.*, 2010) and Lake Balaton (Bíró, 1997). Our results point that interactive effects may be detected using functional metrics and proper interaction tests. In the case of antagonistic effects, introduced species and eutrophication effects seem to hide each other.

Taxonomic metrics

Although models involving stressors were selected to explain taxonomic metrics, “habitat” and “biogeography” models dominated and detailed analyses revealed no significant effects of studied stressors. Comparable studies detected no effects of eutrophication on taxonomic richness in deep (Eckmann & Rösch, 1998) and shallow (Bachmann *et al.* 1996) lakes. Conversely, the sensitivity of taxonomic richness and diversity to eutrophication has been demonstrated in Danish shallow lakes (Jeppesen *et al.*, 2000). These opposing results show that no generalisable rule exists concerning taxonomic richness response to eutrophication in lakes. Although less frequently used, taxonomic evenness has also been included in Indices of Biotic Integrity to assess disturbances including eutrophication (Appelberg *et al.*, 2000; Tammi *et al.*, 2001) but it was not shown to be sensitive to eutrophication in our study or in Finnish lakes (Tammi *et al.*, 2001). A positive effect of the number of non-native species on taxonomic richness was found in previous studies in heavily dammed rivers (Pool *et al.*, 2010), in lakes (Tammi *et al.*, 2003) and at the catchment scale (Matsuzaki *et al.*, 2013). However, rather than focusing on the raw number of non-native species, we used a biomass proportion of non-native species as we consider that it is ecologically more meaningful as it is expected to take into account non-native species dominance or rarity. As a counterpart, proportion of non-native species expressed in

biomass is not well suited to assess taxonomic richness responses. Besides, the widespread presence of non-native species in our dataset (110 lakes out of 112) may have lowered the detection power of our analyses, if the effects of non-native species on fish communities do not form a gradual gradient of stress. Finally, although rare, occasional stocking of native species such as brown trout (*Salmo trutta*, L. 1758), in lowland systems where they do not maintain sustainable populations may temporally blur the biotic effects of non-native species.

Responses to environmental gradients

Despite the artificial origin of reservoir fish communities, our results confirm the importance of local scale variables in the assembly of fish communities (Wetzel, 2001; Irz *et al.*, 2007b; Mason *et al.*, 2008). Lake area and lake maximal depth are related to the size, the diversity and the amount of available habitats which allow more species and more different trait values to coexist thus enhancing both taxonomic and functional diversity (Irz *et al.*, 2007b; Mason *et al.*, 2008; Brucet *et al.*, 2013; Pool *et al.*, 2010; Villéger *et al.*, 2010). We studied responses of taxonomic and functional diversity metrics to *proxies* of ecosystem productivity (latitude, mean temperature) and harshness (altitude, amplitude of temperature). Following the species-energy hypothesis (Wright, 1983) and the relation between temperature and productivity (Karlsson *et al.*, 2005), latitude and mean temperature are related to the variety and amount of resources found in lakes influencing the number of species and the diversity of traits expressed in the communities. Taxonomic diversity surprisingly responded neither to mean temperature nor to latitude contrary to relations found in the literature (Griffiths, 1997; Hawkins *et al.*, 2003). On the contrary, functional richness increased with mean temperature coherently with the literature which confirms that the more productive an ecosystem is, the more different trait values it can sustain (Mason *et al.*, 2008; Brucet *et al.*, 2013). Finally, taxonomic diversity responded to ecosystem harshness variables (altitude and amplitude of temperature) as expected, harsh ecosystems (notably with a significant ice cover) being suitable for fewer species. It seems that although ecosystem harshness affected the community structure, functional diversity remained unchanged.

Our results show that in the context of French reservoirs, functional diversity metrics based on fish communities allow assessing the impacts of anthropogenic stressors that were not detected by taxonomic diversity. The tested models had overall medium to low explanatory power with adjusted coefficients of determination (R^2) below 0.45. The high heterogeneity of our dataset may explain, at least partly, the low sensitivity of taxonomic diversity metrics and the weakness of the coefficients of determination. Another point worth of discussion concerning the lack of power of our results is the ability of morphological traits to detect environmental alterations and eutrophication notably. Although their efficiency has been shown (Villéger *et al.*, 2010), some categorical traits might respond more directly and bring more straightforward results. Indeed, diet guilds such as Omnivorous or Invertivorous, reproductive guilds

relying on macrophytes such as Phytophilic species and other sensitive guilds such as Tolerance to pollution have been shown to respond to eutrophication in lentic and lotic ecosystems (Pont *et al.*, 2007, Launois *et al.*, 2011, Argillier *et al.*, 2013). Our results do not allow an immediate use of functional diversity metrics in bioindication although we bring encouraging results in this way. Indeed, we show that i) despite their anthropogenic origin, the functional structure of fish communities in reservoirs respond to the environment and can be reliably used to monitor impacts on these ecosystems, ii) the sensitivity of functional diversity metrics to biotic stressors is robust. We also stress the importance of interacting effects of studied stressors in French reservoirs emphasizing the fact that analysing eutrophication and non-native species independently in reservoirs may bring misleading results.

Acknowledgements

We thank Cédric Lanoiselée for his help with trait measurements and, Maxime Logez and Anthony Maire for valuable discussions and help. We also thank two anonymous referees for their comments on the manuscript. This work is part of the MARS project (Managing Aquatic ecosystems and water Resources under multiple Stress) funded under the 7th EU Framework Programme, Theme 6 (Environment including Climate Change), Contract No.: 603378 (<http://www.mars-project.eu>).

References

- Appelberg M., Bergquist B., & Degerman E. (2000). Using fish to assess environmental disturbance of Swedish lakes and streams – a preliminary approach. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27, 311–325.
- Argillier C., Caussé S., Gevrey M., Pédrón S., Bortoli J., Brucet S., Emmrich M., Jeppesen E., Lauridsen T. L., Mehner T., Olin M., Rask M., Volta P., Winfield I. J., Kelly F. L., Krause T., Palm A., & Holmgren K. (2013). Development of a fish-based index to assess the eutrophication status of European lakes. *Hydrobiologia* 704, 193–211.
- Bachmann R. W., Jones B. L., Fox D. D., Hoyer M., Bull L. A., & Canfield, D. E. Jr. (1996). Relations between trophic state indicators and fish in Florida (U.S.A.) lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 842–855.
- Barton K. (2013). MuMIn: multi-model inference. 1-43. [Http://cran.r-project.org/package=MuMIn](http://cran.r-project.org/package=MuMIn)
- Baxter R. (1977). Environmental effects of dams and impoundments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 255–283.
- Birk S., Bonne W., Borja Á., Brucet S., Courrat A., Poikane S., Solimini A. G., van de Bund W., Zampoukas N., & Hering D. (2012). Three hundred ways to assess Europe's surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecological Indicators* 18, 31–41.
- Bíró, P. (1997). Temporal variation in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* 6, 196–216.
- Biswas S. R., & Mallik A. U. (2010). Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology* 91, 28–35.
- Blabolil P., Logez M., Ricard D., Prchalová M., Říha M., Sagouis A., Peterka J., Kubečka J., & Argillier C. (2016). An assessment of the ecological potential of Central and Western European reservoirs based on fish communities. *Fisheries Research* 173, 80–87.

Blanchet S., Grenouillet G., Beauchard O., Tedesco P. A., Leprieur F., Dürr H. H., Busson F., Oberdorff T., & Brosse S. (2010). Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecology Letters* 13, 421–431.

Brind'Amour A., Boisclair D., Dray S., & Legendre P. (2011). Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach. *Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America* 21, 363–377.

Brosse S., Beauchard O., Blanchet S., Dürr H. H., Grenouillet G., Hugueny B., Lauzeral C., Leprieur F., Tedesco P. A., Villéger S., & Oberdorff T. (2013). Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia* 700, 343–349.

Bruce S., Pedron S., Mehner T., Lauridsen T. L., Argillier C., Winfield I. J., Volta P., Emmrich M., Hesthagen T., Holmgren K., Benejam, L. L., Kelly F. L., Krause T., Palm A., Rask M., & Jeppesen E. (2013). Fish diversity in European lakes: geographical factors dominate over anthropogenic pressures. *Freshwater Biology* 58, 1779–1793.

Buckley Y. M. & Catford J. (2016). Does the biogeographic origin of species matter? Ecological effects of native and non-native species and the use of origin to guide management. *Journal of Ecology* 104, 4–17.

Burnham K. P., Anderson D. R., & Huyvaert K. P. (2010). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 23–35.

Cardinale B. J., Srivastava D. S., Duffy J. E., Wright J. P., Downing A. L., Sankaran M., & Jouseau C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443, 989–992. Clavel J., Poulet N., Porcher E., Blanchet S., Grenouillet G., Pavoine S., Biton A., Seon-Massin N., Argillier C., Daufresne M., Teillac-Deschamps P., & Julliard R. (2013). A new freshwater biodiversity indicator based on fish community assemblages. *PLoS ONE* 8, e80968.

Cooke G. D., Welch E. B., Peterson S., & Nichols S. (2005). Restoration and management of lakes and reservoirs. Lewis Press, Boca Raton, FL, 548 pp.

Cucherousset J., & Olden J. D. (2011). Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries* 36, 215–230.

Debenay J.-P., Carbonel P., Morzadec-Kerfourn M.-T., Cazaubon A., Denèfle M., & Lézine A.-M. (2003). Multi-bioindicator study of a small estuary in Vendée (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 843–860.

de Juan S., Demestre M., & Thrush S. (2009). Defining ecological indicators of trawling disturbance when everywhere that can be fished is fished: A Mediterranean case study. *Marine Policy* 33, 472–478.

Dias M. S., Oberdorff T., Hugueny B., Leprieur F., Jézéquel C., Cornu J.-F., Brosse S., Grenouillet G. & Tedesco P.A. (2014). Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters* 17, 1130–1140

Drake M. T., & Valley R. D. (2005). Validation and application of a fish-based Index of Biotic Integrity for small central Minnesota lakes. *North American Journal of Fisheries Management* 25, 1095–1111.

Dray S., & Dufour A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22, 1–20.

Eby L. A., Roach W. J., Crowder L. B., & Stanford J. A. (2006). Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 576–584.

Eckmann, R., & Rösch R. (1998). Lake Constance fisheries and fish ecology. *Advances in Limnology* 53, 285–301.

Ernst R., Linsenmair K. E., & Rödel M.-O. (2006). Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* 133, 143–155.

Erős T., Heino J., Schmera D., & Rask M. (2009). Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54, 1788–1803.

Feld C. K., Birk S., Eme D., Gerisch M., Hering D., Kernan M., Maileht K., Mischke U., Ott I., Pletterbauer F., Poikane S., Salgado J., Sayer C. D., van Wichelen J., & Malard F. (2016). Disentangling the effects of land

use and geo-climatic factors on diversity in European freshwater ecosystems. *Ecological Indicators* 60, 71–83.

Figueredo C. C., & Giani A. (2005). Ecological interactions between Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*, L.) and the phytoplanktonic community of the Furnas Reservoir (Brazil). *Freshwater Biology* 50: 1391–1403.

Flynn D. F. B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B. T., Lin B. B., Simpson N., Mayfield M. M., & DeClerck F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12, 22–33.

Gatz A. J. (1979). Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60, 711–718.

Griffiths D. (1997). Local and regional species richness in North American lacustrine fish. *Journal of Animal Ecology* 66, 49–56.

Hawkins B., Field R., & Cornell H. V. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105–3117.

Hecky R. E., Mugidde R., Ramlal P. S., Talbot M. R., & G. W. Kling (2010). Multiple stressors cause rapid ecosystem change in Lake Victoria. *Freshwater Biology* 55, 19–42.

Hering D., Carvalho L., Argillier C., Beklioglu M., Borja Á., Cardoso A. C., H.Duel, Ferreira M. T., Globevnik L., Hanganu J., Hellsten S., Jeppesen E., Kodeš V., Solheim A.-L., Nöges T., Ormerod S. J., Panagopoulos Y., Schmutz S., Venohr M., & Birk S. (2014). Managing aquatic ecosystems and water resources under multiple stress — An introduction to the MARS project. *Science of The Total Environment* 503–504, 10–21.

Hjelm J., Persson L., & Christensen B. (2000). Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia* 122, 190–199.

Irz P., Laurent A., Messad S., Pronier O., & Argillier C. (2002). Influence of site characteristics on fish community patterns in French reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish* 11, 123–136.

Irz P., Argillier C., & Proteau J.-P. (2004). Contribution of native and non-native species to fish communities in French reservoirs. *Fisheries Management and Ecology* 11, 165–172.

Irz P., de Bortoli J., Michonneau F., Whittier T. R., Oberdorff T., & Argillier C. (2007a). Controlling for natural variability in assessing the response of fish metrics to human pressures for lakes in north-east USA. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18, 633–646.

Irz P., Michonneau F., Oberdorff T., Whittier T. R., Lamouroux N., Mouillot D., & Argillier C. (2007b). Fish community comparisons along environmental gradients in lakes of France and north-east USA. *Global Ecology and Biogeography* 16, 350–366.

Janeček Š., de Bello F., Horník J., Bartoš M., Černý T., Doležal J., Dvorský M., Fajmon K., Janečková P., Jiráská Š., Mudrák O., & Klimešová J. (2013). Effects of land-use changes on plant functional and taxonomic diversity along a productivity gradient in wet meadows. *Journal of Vegetation Science* 24, 898–909.

Jennings M., Fore L., & Karr J. R. (1995). Biological monitoring of fish assemblages in Tennessee Valley reservoirs. *Regulated Rivers: Research & Management* 11, 263–274.

Jeppesen E., Jensen J. P., Søndergaard M., Lauridsen T. L., & Landkildehus F. (2000). Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* 45, 201–218.

Karlsson J., Jonsson A., & Jansson M. (2005). Productivity of high-latitude lakes: climate effect inferred from altitude gradient. *Global Change Biology* 11, 710–715.

Karr J. R. (1981). Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6, 21–27.

Launois L., Veslot J., Irz P., & Argillier C. (2011). Selecting fish-based metrics responding to human pressures in French natural lakes and reservoirs: towards the development of a Fish-Based Index (FBI) for French lakes. *Ecology of Freshwater Fish* 20, 120–132.

- Lévêque C., Oberdorff T., Paugy D., Stiassny M. L. J., & Tedesco P. A. (2007). Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 545–567.
- Light T., & Marchetti M. P. (2007). Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 21, 434–446.
- Magurran A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., Oxford, 215 pp.
- Mason N. W. H., Mouillot D., Lee W., & Wilson J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118.
- Mason N. W. H., Irz P., Lanoiselée C., Mouillot D., & Argillier C. (2008). Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology* 77, 285–296.
- Matsuzaki S. S., Sasaki T., & Akasaka M. (2013). Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22, 1071–1082.
- McDonough T. A., & Hickman G. D. (1999). Reservoir Fish Assemblage Index development: a tool for assessing ecological health in Tennessee Valley Authority impoundments In Simon, T. (ed), *Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities*. CRC Press, 523–540.
- Mouillot D., Stubbs W. J., Faure M., Dumay O., Tomasini J.-A., Wilson J. B., & Do Chi T. (2005). Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia* 145, 345–353.
- 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 in Ecology & Evolution* 28, 167–177.
- Oberdorff T., Tedesco P. A., Hugueny B., Leprieur F., Beauchard O., Brosse S., & Dürr H. H. (2011). Global and regional patterns in riverine fish species richness: a review. *International Journal of Ecology* 2011, 1–12.
- Ormerod S. J., Dobson M., Hildrew A. G., & Townsend C. R. (2010). Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 55, 1–4.
- Pakeman R. J. (2011). Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99, 1143–1151.
- Piggott J. J., Townsend C. R., & Matthaei C. D. (2015). Reconceptualizing synergism and antagonism among multiple stressors. *Ecology and Evolution* 5, 1538–1547.
- Pool T. K., Olden J. D., Whittier J. B., & Paukert C. P. (2010). Environmental drivers of fish functional diversity and composition in the Lower Colorado River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67, 1791–1807.
- R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. Development. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 409 pp.
- Rosenfeld J. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98, 156–162.
- Schleuter D., Daufresne M., Massol F., & Argillier C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80, 469–484.
- Schleuter D., Daufresne M., Veslot J., Mason N. W. H., Lanoiselée C., Brosse S., Beauchard O., & Argillier C. (2012). Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography* 21, 1083–1095.
- Starling F., Lazzaro X., Cavalcanti C., & Moreira R. (2002). Contribution of omnivorous tilapia to eutrophication of a shallow tropical reservoir: evidence from a fish kill. *Freshwater Biology* 47, 2443–2452.
- Stendera S., Adrian R., Bonada N., Cañedo-Argüelles M., Hugueny B., Januschke K., Pletterbauer F., & Hering D. (2012). Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* 696, 1–28.

- Strayer D. L. (2010). Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55, 152–174.
- Tammi J., Appelberg M., & Beier U. (2003). Fish status survey of Nordic lakes: effects of acidification, eutrophication and stocking activity on present fish species composition. *Ambio* 32, 98–105.
- Tammi J., Lappalainen A., & Rask M. (2001). Using Swedish fish index FIX in assessing degradation of Finnish eutrophic lakes — what does fish community data tell about them In Back, S., & K. Karttunen (eds), *Classification of ecological status of lakes and rivers*. ThemaNord, Copenhagen, 37–39.
- Vidal J. P., Martin E., Franchistéguy L., Baillon M., & Soubeyrou J.-M. (2010). A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology* 30, 1627–1644.
- Villéger S., Mason N. W. H., & Mouillot D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301.
- Villéger S., Ramos Miranda J., Flores Hernández D., & D. Mouillot (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20, 1512–1522.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., & Garnier E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892.
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Melillo J. M., & Lubchenko J. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277, 494–499.
- Wetzel R. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego, 1006 pp.
- Wright D. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41, 496–506.

Appendice 2 : A2 Natural and anthropogenic environmental filtering in European lake fish communities detected from morphological traits

Manuscript in preparation

Sagouis, A., Jabot, F., Holmgren, K., Jeppesen, E., Kelly, F., Krause, T., Lauridsen, T., Mehner, T., Argillier, C.

Abstract

Local communities are generally viewed as subsets of a regional species pool. Locally present species are those that have passed through abiotic and biotic environmental filters. Species functional traits and assembly have been proposed to analyse these filtering. We applied this approach to 152 European lake fish communities from 24 distinct catchments defined as regional pools, and using 9 fish morphological traits related to both locomotion and food acquisition strategies. We elucidated the mismatches between empirical local trait distributions and null models. We further studied the influence of abiotic environmental parameters and anthropogenic stressors on the observed mismatches. We found that traits associated with locomotion (caudal peduncle morphology) and with food acquisition (eye diameter) showed non-random distributions. We also found that the extent of deviations from expectations was influenced by both abiotic environmental conditions and anthropogenic stressors. In particular, altitude, lake size and air temperature acted as major environmental filters. Among the two anthropogenic stressors studied, eutrophication was revealed to be an important filter favouring generalist species. Finally, our results demonstrated that different morphological traits represented distinct patterns of assembly processes and that better information was derived when these traits were combined.

Keywords

Assembly processes; null model; trait overlap; community weighted mean.

Introduction

How communities are structured is a key element of theoretical ecology thinking and sparks numerous questions and discussions. Assembly processes play key roles in the structuring of fish communities and relate to the abiotic and biotic filters involved in the selection of species from a regional pool to a local community (Keddy, 1992; Sutherland *et al.*, 2013). Although species from the regional pool can access new ecosystems through dispersal, local environmental conditions (temperature, habitat diversity) may not permit their settlement (Kraft *et al.*, 2015). Environmental filtering is said to select species having similar environmental demands which generally causes trait convergence (Götzenberger *et al.*, 2012). Species finding compatible ecosystems may encounter competitors that reduce their development or survival (Kraft *et al.*, 2015). This is a consequence of the limiting similarity hypothesis that assumes that when species are too similar, they experience strong interspecific competition and trait divergence in the community can occur (Götzenberger *et al.*, 2012).

Species functional traits provide information on how species interact with their environment. Analysing the functional diversity of a community hence gives key information on the environmental conditions that ecosystem offers to local species. Diet, tolerance or life history trait are – often categorical – traits that characterise species functional role, environmental preferences and life strategies. Morphological traits may directly reflect fish species swimming abilities, prey size and habitat preferences (Dumay *et al.*, 2004). Diet and life history traits are commonly used in fish community responses to disturbances (Poikane *et al.*, 2014) and morphological traits have been shown to respond to environmental conditions (Villéger *et al.*, 2010). Thanks to trait responsiveness to environmental conditions and to biotic interactions, trait analysis has been shown to give a reliable picture of assembly processes (Violle *et al.*, 2007; Götzenberger *et al.*, 2012).

The relative importance of assembly processes has been a subject of increasing interest (Fukami, 2015), especially regarding plant communities (see Götzenberger *et al.* (2012) and Gallien & Carboni (2016) for reviews). In terrestrial communities, assembly processes have been shown to vary along environmental (Cornwell & Ackerly, 2009; Mason *et al.*, 2011; Astor *et al.*, 2014; Shipley, 2014) and disturbance gradients (Maire *et al.*, 2012; De Bello *et al.*, 2013). For freshwater fish communities, numerous studies analysed the effects of environmental gradients on community structures, showing major effects of elevation, temperature or ecosystem size (Mehner *et al.*, 2007; Mason *et al.*, 2008a; Bruce *et al.*, 2013; Boll *et al.*, 2016; Sagouis *et al.*, 2016). Part of these many studies also analysed the effects of disturbances on fish communities and lead to the acknowledgment that eutrophication and non-native fish species are among the most influential disturbances in European lakes (Stendera *et al.*, 2012). Indeed, eutrophication may be a dramatic disturbance altering physico-chemical parameters, photosynthetic production and all trophic levels (Smith & Schindler, 2009). Therefore, fish communities in eutrophic lakes tend to be more abundant and to contain more omnivorous species while intolerant and piscivorous species decrease (Tammi *et al.*, 2001; Argillier *et al.*, 2013). In some occasions, eutrophicated lake communities have been shown to switch from Salmonids to Percids species domination and then from

Percid to Cyprinid species domination with distinct morphologies and functional roles (Appelberg *et al.*, 2000; Tammi *et al.*, 2001). Likewise, introduced species have been shown to modify the functional and trophic composition of communities (Bíró, 1997; Vander Zanden *et al.*, 1999; Córdova-Tapia *et al.*, 2015; Sagouis *et al.*, 2015). In addition, these two anthropogenic stressors have been shown to interact, this being a crucial and unpredictable process – not least in freshwater ecosystems (Ormerod *et al.*, 2010; Strayer, 2012; Hering *et al.*, 2014);

Although fish communities are good candidates for the study of assembly processes thanks to their discrete nature and the ability they offer to disentangle biotic and abiotic influences (Hortal *et al.*, 2014), only few studies investigated fish assembly processes in lakes. These processes have been studied at the European catchment scale where the main assembly process structuring fish communities was environmental filtering by climatic (temperature and precipitation) and physiographic (elevation) variables (Schleuter *et al.*, 2012). On a limited French dataset, Mason *et al.* (2008b) tested the relative importance of environmental filtering and niche partitioning by describing niche overlap within fish communities. No significant effect of environmental filtering was found but limiting similarity played a key role by decreasing overlap on traits related to movement and food acquisition (Mason *et al.*, 2008b). To our knowledge, although it has been done for river fish communities (Moyle & Light, 1996), no study on lake fish communities took disturbance effects on assembly processes into account.

In this study, environmental filtering and limiting similarity are the two opposing and complementary processes studied in 152 European lakes. Our aims are (1) to highlight the relative importance of environmental filtering and limiting similarity affecting fish distributions and (2) to emphasize the effects of environmental (climate, habitat size and elevation) and disturbance (eutrophication, abundance of non-native species and their interaction) gradients on these processes. Environmental and disturbance gradients, in particular, altitude and temperature, have been shown important to fish community structuring and we expect them to cause strong environmental filtering. Eutrophication by modifying environmental conditions and resources could act as an environmental filter and enhance competition between species when resources decrease. Non-native species found in European lakes exhibit very diverse morphologies which makes them highly susceptible to induce limiting similarity.

To conduct these analyses, fish assemblages are described by species morphological traits reflecting fish functions in the ecosystem that are closely related to habitat, movement and food acquisition preferences (Mason *et al.*, 2008a; Schleuter *et al.*, 2012). We combined the determination of trait overlap (TO) with trait community weighted mean (CWM). The trait overlap used here – a unidimensional version of Mason's niche overlap – expresses the overlap between species for a given trait in a community (Mason *et al.*, 2008a). Trait overlap reveals both trait divergence and convergence by assessing how much species overlap with each other in a community, while CWM allows determination of the direction of the community's shift as illustrated in the example below (Mason *et al.*, 2011). In a theoretical lake fish community under environmental filtering: trait overlap could detect a trait convergence on pectoral fin length while community weighted mean could determine the direction of the

shift by indicating that species exhibiting long fins are favoured in these environmental conditions. The use of these functional descriptors is motivated by their complementarity and the ability of trait overlap to describe responses of independent trait while niche overlap provides more general results (Mason *et al.*, 2008b).

Material and methods

Fish data

The studied fish communities were sampled from 152 lakes located in Western Europe between 44.8° and 58.8°N, and -8.3° and 27.1°E in Denmark, Estonia, France, Germany, Ireland and Sweden. The results were gathered and treated by the partners involved in the intercalibration process (Poikane *et al.*, 2014). Lakes were automatically sorted in their respective catchments following CCM2 catchment delineations (Catchment Characterising and Modelling v.2 Vogt *et al.*, 2007). The lakes were spread across 24 catchments (between 1 and 30 lakes per catchment; 6.3 ± 7.5 , mean \pm SD, full description in appendix 1). Fishing campaigns were done between 1994 and 2014 and followed the Sampling of fish with multi-mesh gillnets standardised protocol (CEN/TC 230 Water analysis, 2015). Benthic nets were set randomly in the lake to sample each stratum proportionally to its volume. The nets were 30 m long and 1.5 m high and mesh sizes ranged from 5 to 55 mm knot to knot in 12 panels. The fishing effort involved the use of 2 to 56 nets. Fishing periods covered sunset and sunrise activity peaks and the captured fish were measured, weighed and determined to species level. Hybrids or fish determined to a coarser taxonomic level for which functional traits cannot be defined were discarded from the analysis. Also, lakes with less than 5 species were removed to exclude simplistic communities. As fishing campaigns were conducted from late spring to early autumn, capture of young-of-the-year individuals was biased by the campaign period. To avoid this bias, individuals smaller than 80 mm were excluded from the analysis except when this process excluded all individuals of a species. Common perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) is one of the two most abundant species in our dataset and this species shifts from a planktivorous diet to a piscivorous diet (Hjelm *et al.*, 2000), which was considered by separating the perch individuals below and above 130 mm standard length into non-piscivorous and piscivorous groups, each group being assigned corresponding trait values. Raw fish counts were standardised to obtain comparable fish community descriptors in all lakes (Catch Per Unit Effort or CPUE expressed as fish number.m⁻² gillnet.night⁻¹).

Trait data

Fish assemblages were described by functional metrics computed on morphological traits (Mason *et al.*, 2007; Schleuter *et al.*, 2012; Troia & Gido, 2014). Morphological traits have been shown to be good proxies for diet (Hugueny & Pouilly, 1999; Sibbing & Nagelkerke, 2001; Dejen *et al.*, 2006) and for habitat utilisation (Domenici P., 2002). Fish species were characterised by nine morphological measures based on 1 to 115 (13.2 ± 17.1 , mean \pm sd) pictures of each species (Mason *et al.*, 2008a; Schleuter *et al.*, 2012). Pictures were obtained from fieldwork, fish atlases or natural history museum databases, representing fresh and reliably identified fish (Appendix 2) (Schleuter *et al.*, 2012). Using these nine morphological

measures, we computed nine standardised traits as described in Schleuter *et al.* (2012). Standardised prey size-related traits were eye diameter, head length and upper jaw length (divided by standard length). Locomotion-related traits were pectoral and pelvic fin lengths, body depth and caudal peduncle length relative to standard length, and both caudal peduncle depth and length were standardised (divided by body depth). The functional significance of morphological traits is further described in Table 1. Once computed, standardised functional traits allow accurate and straightforward interpretation of responses. Compared to indices built on aggregated traits, they permit the detection of independent and sometimes opposite responses to assembly processes in cases where multidimensional indices may not respond significantly (Trisos *et al.*, 2014; Tsianou & Kallimanis, 2016).

In many taxa, including fish, phylogenetically related species tend to be functionally closer to each other than to unrelated species, and families are not all equally distributed, salmonids and cyprinids being more likely to be found in lakes close and far, respectively, from the head of the catchments. The taxonomic composition of communities is then susceptible to bias trait functional composition (de Bello *et al.*, 2015). The relations between phylogenetic structure and functional traits were tested thanks to a classification method and showed that related species' morphologies were generally closer to each other than to unrelated species but not consistently (Appendix 6).

Diversity metrics

Functional diversity metrics elucidate the effects of assembly processes on communities. Community weighted mean (CWM) and trait overlap (TO) were computed for the 9 traits. CWM of a given trait is computed as the weighted average of all species mean values for this trait. Trait overlap is determined as the area of the overlap between the kernel distributions of two species for a given trait (Mason *et al.*, 2008b). The trait overlaps of all species combinations are then averaged to obtain a mean trait overlap for a given trait in the community allowing analyses of trait convergence and divergence under assembly processes (Mason *et al.*, 2011). High trait overlap values mean that species tend to be functionally close indicating trait convergence while low values mean that species tend to have distinct trait position indicating trait divergence (Mason *et al.*, 2011). CWM offers complementary results in two ways; first, a significant shift from random of trait CWM is intimately related to environmental filtering, favouring smaller or greater trait values than expected, and this result can be compared with trait overlap values. Second, once trait divergence or convergence is assessed, trait CWM allows conclusions to be drawn regarding the direction of the shift (smaller or larger values than expected from random) and the ecological processes involved, such as the selection of species with good swimming abilities in large ecosystems.

Environmental variables

Six environmental variables known to have significant effects on lake fish communities were selected (Schleuter *et al.*, 2012; Bruce *et al.*, 2013). Altitude (m asl), and to describe habitat size and

diversity data on lake size (km²) and max depth (m) were collected. Data obtained from the European Centre for Medium-Range Weather Forecasts (Dee *et al.*, 2011) allowed us to calculate yearly temperature means for a period covering the fishing year and the previous 5 years. Total phosphorus concentration (µg.L⁻¹) was used as a *proxy* for eutrophication. The project partners provided data on total phosphorus concentrations measured in the euphotic layer of the lakes. When more than one measure was available, mean values over 2 to 5 years were calculated (2 to 74 measures, 6.9 ± 9.5, mean ± SD). Invasion intensity was characterised by the abundance of non-native species expressed in CPUE. For each lake, species were classified as non-native if they did not occur naturally in the catchment (Brosse *et al.*, 2013; Dias *et al.*, 2014). Lakes used in the study were selected based on geographic characteristics (latitude < 69°N, Altitude < 1500m asl) and environment information availability.

Null models

Assembly process analysis relies on the comparison between observed communities and simulated communities. Null models are intended to replicate assembly processes following a set of rules. The null model implemented for this study drew as many species as found in the observed community (i.e. fish assemblage observed in the lake) from a regional species pool (i.e. the catchment), and the observed abundances were shuffled between drawn species. Here, the catchment corresponds to the catchment to which the lake belongs as determined by the CCM2 catchment delineations (Catchment Characterising and Modelling v.2 Vogt *et al.*, 2007). Our null model was occurrence weighted and thus drew species from the regional pool with a probability equal to the proportion of lakes in which they occur. This null model selects species based on their occurrence and thus selects rare species less often than abundant ones (Mason *et al.*, 2007; Troia & Gido, 2014).

Statistical analyses

The first step was to check if fish community assembly processes (environmental filtering or limiting similarity) responded to either biotic or abiotic filters or if assemblages were random. To do so, we compared values of CWM and trait overlap in observed communities with those of 999 simulated communities. For a given trait and a given lake, we computed the number of times that the observed value of CWM or trait overlap was greater than their simulated equivalents. The difference between the observed values of CWM and trait overlap from random was tested using two tailed tests ($\alpha = 0.05$: difference is significant above 97.5 or below 2.5% of 999 simulated communities). Then, for a given trait, we counted the number of lakes for which a significant shift was observed (Figure 2). Part of the communities can have higher values than expected and others may have smaller values than expected. Again, a two-tailed significance threshold ($\alpha = 0.05$: shift is significant above 2.5% of 152 observed communities) is used. However, only the most responsive traits were selected and further analysed to ensure that environmental effects are tested on the most reliable traits. Full results are presented in appendix 3.

The second step was to assess how environmental and stressor variables affected assembly processes. To do so, we computed standard effects size (SES) for CWM and trait overlap expressing the difference between observed and simulated values (Gotelli & McCabe, 2002).

Standard Effect Size = (Observed metric value – Mean of simulated metric values) / (Standard deviation of simulated metric values)

Next, we developed mixed effect multiple linear regressions testing the SES of each functional diversity metric (Concepción *et al.*, 2016). Explanatory variables were altitude, lake area and maximal depth, mean temperature and the abundance of non-native species (simple and quadratic), the concentration of total phosphorus (simple and quadratic) and the interaction between non-native species and total phosphorus. We considered the fact that quadratic relations between response variables and both non-native species and eutrophication may be hump-shaped (total phosphorus² in Allen *et al.* (1999)). Catchment ID was added as a random effect as assembly processes are analysed at catchment scale. Since catchment ID was considered and biogeographic variables were highly correlated with temperature, latitude and longitude were not included in the models. Among all possible combinations of variables, the best models were selected based on minimising AIC (Johnson & Omland, 2004) thanks to the MuMIn package (Barton, 2013). Only models with a marginal R² above 0.2 were interpreted as we consider it as a critical value for explaining power and reliability. Linear model assumptions of normality and homoscedasticity of residuals were graphically checked. A similar method using generalised mixed effect linear models for quasi-binomial distributions was tested. In this method, non-significant values in SES distributions were expressed as zeroes to make a clear difference compared to communities where there is a significant shift. The downside of this method is that it excludes parts of the SES response ranges. Results are presented in Appendix 4.

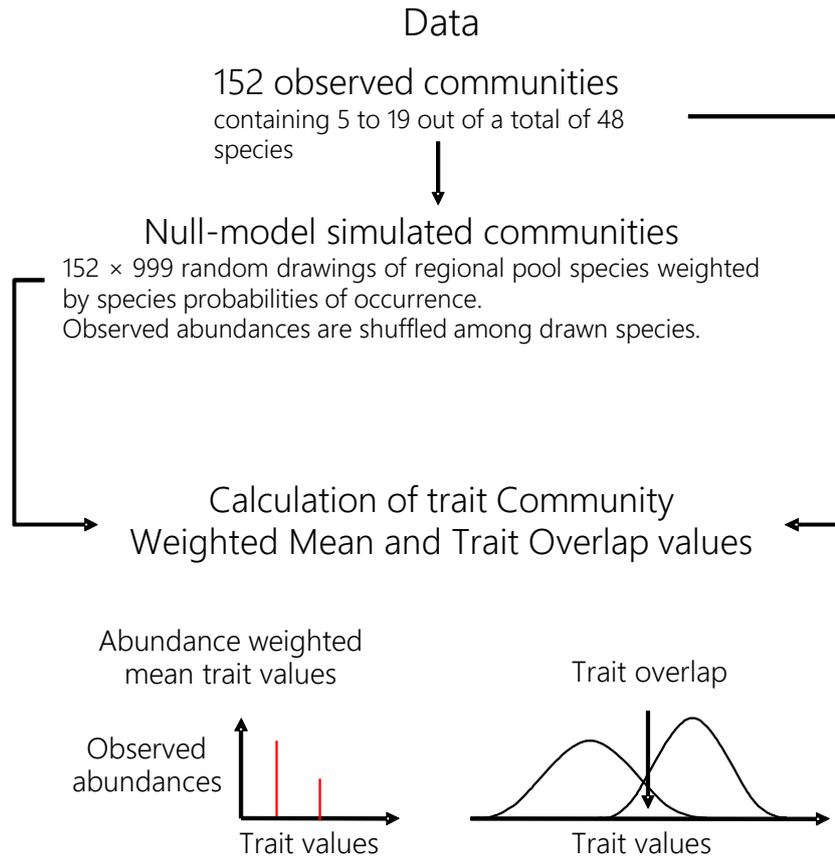


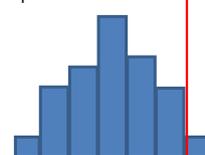
Fig 1: CWM and Trait Overlap representations with 2 species

Are observed communities different from random?

Each community is compared to
its own set of simulated communities

P-value: the observed value of CWM or trait overlap >98% <2%
is significantly different from random.

*Fig 2: Distribution of simulated values
(blue) and observed value (red)*



Standard Effect Size: how much does the observed value
shifts from random?
SES values are used to test the effects of environmental parameters
on assembly rules intensity in statistical models.

Figure 1: Data simulation and metric calculation processes. P-values are presented in Figure 2 and the responses of SES values to environmental and stressor variables are analysed using mixed effect models.

Results

Raw tests of assembly processes

Community weighted mean of eye diameter and pelvic fin length were significantly larger than expected from random in, respectively, 23.0 and 14.5% of the communities (Figure 2). Upper jaw length mean values diverged slightly from random in 2.6% of the communities which is considered a weak effect (the significance threshold is 2.5%) and was not further analysed (Figure 2).

Trait overlap values for caudal peduncle depth (*cpd*) and caudal peduncle length relative to body depth (*cpl_bd*) were higher than expected from random in, respectively, 9.9 and 8.6% of the communities. Trait overlap values estimated from other traits such as caudal peduncle length (*cpl*), body depth (*bd*) and eye diameter (*ed*) were significantly greater than random but only in limited numbers of lakes ($\leq 5.9\%$). Finally, caudal peduncle length relative to body depth and head length were slightly negative (Figure 2).

Caudal peduncle length relative to body depth and caudal peduncle depth were the traits with the strongest trait overlap shifts while pelvic fin length and eye diameter were the traits with the strongest CWM shift. These four traits were the most responsive to assembly processes (Figure 2). They are consequently the only four traits further analysed.

Influence of environment on assembly processes

Results were relatively consistent among the 24 catchments. When a given trait exhibited values significantly smaller and greater than those of the simulated communities (for example, TO computed on caudal peduncle length relative to body depth), convergent and divergent communities were distributed in various catchments. Besides, 21 of the 24 catchments contained at least one significantly different community for one metric or another and for one trait or another.

Trait community weighted mean

All models reached the 0.2 marginal R^2 threshold. Communities had bigger mean eye diameter values and longer pelvic fin lengths in deep and large lakes but altitude had negative effects on these traits (Table 5). The main influence on caudal peduncle length relative to body depth and caudal peduncle depth was a negative effect of temperature, but caudal peduncle depth also responded negatively to lake area (Table 5). Eutrophication had positive effects on all selected traits and these effects decreased with increasing eutrophication intensity (negative quadratic relation) for caudal peduncle length relative to body depth, pelvic fin length and eye diameter (Table 3). Finally, non-native species, either in a simple or in a quadratic form, affected all the selected traits except caudal peduncle length relative to body depth (Table 3).

Trait overlap

Among the selected traits, the model explaining caudal peduncle length relative to body depth was the only one reaching the 0.2 marginal R^2 threshold (Table 4). Altitude was the most influential parameter with a significant positive effect and temperature had a weak positive effect on the shift of trait overlap on *cpl_bd* relative to random (Table 4). Eutrophication had a significant negative effect on the shift of trait overlap on *cpl_bd* relative to random, whereas non-native species did not have any significant effect (Table 4).

Discussion

Assembly processes patterns

We found CWM deviating significantly from simulated values, indicating a consistent effect of environmental filtering on eye diameter, as well as on pelvic fin length. These first results highlight and confirm the widely-observed effects of environmental variables on assembly processes assessed through trait distribution of fish in European lakes. These demonstrations of assembly processes in communities can be linked/compared to the weak proportion of significant results in comparable studies (see Götzenberger *et al.* (2012) for a meta-analysis). We also stress that traits and functions differ regarding assembly processes (Mlambo, 2014; Trisos *et al.*, 2014; Tsianou & Kallimanis, 2016). The sensitivity of the vision-related trait – eye diameter – underlines the major role of vision in the community assembly under the influence of environmental filtering. For most fish species, vision is importantly involved in orientation, food acquisition, mate-finding and mate choice (Guthrie, 1986; Utne-Palm, 2002). Unfavourable or unsuitable visibility may therefore significantly limit several essential activities (Utne-Palm, 2002; Villéger *et al.*, 2010). The observed communities appeared to have significantly larger eyes than expected by random processes, hence, the environment favours species that rely heavily on vision (Gatz, 1979; Guthrie, 1986). The selection observed on pelvic fin length value highlights that the swimming abilities and manoeuvring of fish play a key role in fish species community's structure. The environmental parameters involved in these environmental filtering processes are described below.

Trait overlap also detected trait convergence, i.e. environmental filtering, although these effects were weak for most traits (Figure 2). Significant convergent patterns were observed for caudal peduncle morphology, confirming the role of swimming abilities in community assembly under the influence of environmental filtering. Except for a few migratory species, species mostly rely on swimming for prey search and avoidance of predators. Habitat size and diversity may therefore create trait convergence by selecting species based on their abilities to pursue and capture preys, illustrating the fact that differences in competitive abilities lead to trait convergence (Mayfield & Levine, 2010).

None of the traits for which CWM values responded significantly to environmental filtering showed trait convergence according to trait overlap. The fact that similarity between species is not higher than expected may be caused by competitive relations that led to local extirpations and, thus, decreased niche

similarity (Matsuzaki *et al.*, 2016) or the species selected from the regional pool may have been less convergent than expected. This is, however, a sensitive issue and our data do not allow drawing of firm conclusions on this. Indeed, following the assembly of the community from the regional pool, it is likely that species plasticity decreased the competition (Robinson *et al.*, 1993). In cases where species enter an ecosystem where their optimum is not adequately met, plasticity may play a key role since species having plastic traits can adapt to exploit local resources (Jackson & Harvey, 1993; Langerhans *et al.*, 2003). However, we argue that two theoretically overlapping species successful in avoiding competition thanks to plasticity will not reach abundances as great as those they would have attained if they were not in competition. Community weighted mean may therefore allow the detection of assembly processes despite effects of plasticity. Efforts have been made to take this limitation into account in comparable studies, but needs additional work to ensure enough pictures of each species in each lake (Mason *et al.*, 2008a; Bolnick *et al.*, 2011; Karadimou *et al.*, 2015; Concepción *et al.*, 2016), but such data were not available in our study. Geographic and ontogenetic effects on fish morphology also introduce morphological variability (Chapman *et al.*, 1989; Hjelm *et al.*, 2000). However, obtaining exploitable pictures responding to strict criteria and fully covering species variability is difficult or sometimes impossible, especially for rare species. The extensive work of measuring individuals in communities' is the reason why many studies on community's responses to environment and assembly processes are based on traits extracted from regional scale trait databases. The bias induced by this has only rarely been analysed for plants and not yet for animals but it has been shown to be insignificant at the scales we work at (Cordlandwehr *et al.*, 2013; Kazakou *et al.*, 2014).

Environment and stressor influences

In our study, we assessed how environmental parameters and stressors affected assembly processes. Altitude, temperature and ecosystem size and diversity were confirmed as being important environmental parameters involved in structuring freshwater fish community assemblies (Mason *et al.*, 2008a; Schleuter *et al.*, 2012). Stressors also had significant effects on community structure (Moyle & Light, 1996). The relatively low R^2 values found indicate, however, that the traits used in this study are not very responsive to these stressors and/or that parameters considered to characterize the stressors do not fully elucidate the processes involved, which is not unusual seen in the light of the complexity of such processes (Concepción *et al.*, 2016). The difficulty to consider the local trait plasticity may also be considered as a limitation to our ability to fully explain assembly processes.

The altitude gradient constitutes a filter on pelvic fin length and eye diameter values, lowland ecosystems favouring species having short pelvic fins and small eyes. This indicates a community shift towards species relying less on manoeuvrability and vision with decreasing altitude. Better swimming abilities in high altitude lakes may be linked to the presence of river-adapted and even migratory species such as salmonids (Irz *et al.*, 2002). This also concurs with the fact that turbid-water-adapted species relying on their barbels or lateral line rather than vision are rarely encountered in high altitude lakes (Irz

et al., 2002). Altitude also affected the caudal peduncle length distribution, indicating an environmental filtering effect that increases trait overlap but did not modify significantly the mean value. It seems that the higher the altitude, the stronger is the filter excluding species with extreme values. This environmental filtering of altitude explains the global trait convergence detected on caudal peduncle morphology due to trait overlap but without a shift in CWM.

Increasing lake depth and lake area were linked to greater eyes and pelvic fin lengths to a degree higher than expected. Deep and large lakes favour species with high manoeuvring abilities, stability and vision. In accordance with this, large ecosystems favoured species with higher speed and better long distance swimming abilities represented by small caudal peduncle depth values. This relates to the opportunity for species needing large territories to develop (Hixon, 1980; Eklöv, 1992). Being able to detect preys or predators from a greater distance is also an advantage in such an environment (Utne-Palm, 2002). Eye diameter is also related to depth as light decreases in deep lakes and larger eyes are needed (Rodriguez & Lewis, 1997; Ingram & Shurin, 2009). Species adapted to lacustrine deep and dark habitats may, however, have small eyes and rely rather on touch (lateral line notably) or sense of smell (Hoekstra & Janssen, 1985; Rodriguez & Lewis, 1997) than sight when hunting their prey.

Finally, temperature had consistent trait convergence effects, most notably on caudal peduncle length relative to body depth. Increasing temperatures select for species exhibiting weaker mobility/flow resistance but at the same time better long distance mobility. Geographical analysis of this result indicates a slight latitudinal gradient (Appendix 1, page VII). As discussed in appendix 5, this bias cannot be avoided and had to be dealt with. Warmer ecosystems also tend to host species with their eyes inserted lower on their head, which is indicative of communities depending less on benthic habitats and resources.

Eutrophication was also shown to be a strong environmental filter for lake fish communities, which corresponds with the findings for fish communities in other lakes and ecosystem types (Villéger *et al.*, 2010; Argillier *et al.*, 2013). Eutrophic ecosystems hosted species with better manoeuvring and swimming abilities and with greater eyes than oligotrophic ecosystems. Quadratic terms indicate that these effects tend to decrease with increasing eutrophication. Turbidity, which often increases in eutrophic ecosystems, affects prey detection and is therefore related to eye morphology, which explains the positive relationship between eutrophication and eye diameter (Utne-Palm, 2002). Consequently, better manoeuvring at low speeds rather than good long distance swimming abilities was expected in eutrophic turbid ecosystem (Domenici P., 2002).

Interestingly, eutrophication had negative effects on the mean values of caudal peduncle length relative to body depth, indicating environmental filtering, a process usually associated with trait convergence. However, eutrophication increases divergence in this trait, suggesting that despite the selection of greater trait values, biotic relations in eutrophic lakes did not induce increased trait overlap. Regarding this, the fact that species plasticity cannot be considered is problematic again. Species may

simply exploit non-limiting habitats and resources or share the available resources without limiting each other's abundances through plasticity (Robinson *et al.*, 1993; Bolnick *et al.*, 2011).

Non-native species had slight effects on mean trait values but none on trait overlap SES distributions. Two hypotheses have been proposed to explain this depending on whether non-native species are considered: (i) passengers, if their presence is a consequence of anterior disturbances, or (ii) as disturbances themselves (Light & Marchetti, 2007; Pagnucco & Ricciardi, 2015). Here, non-native species had notably negative effects on caudal peduncle depth, possibly due to (i) abiotic conditions enhancing the establishment of introduced non-native species and the selection of native species exhibiting low values of this trait or (ii) low values of this trait by the non-native species. Non-native species are often favoured by phenotypic adaptability regarding diet, which supports the importance of considering intra specific-variability allowing species plasticity (Robinson *et al.*, 1993; Guisan *et al.*, 2014).

To conclude, we highlighted consistent assembly processes affecting fish morphological trait distribution throughout lakes of Western Europe. Trait divergence evidences being so weak, we showed a clear preponderance of environmental filtering over limiting similarity in these ecosystems at the large continental scale of the study. Altitude, ecosystem size and temperature played significant roles in these assembly processes by selecting smaller or larger than expected trait values – prey size and swimming ability traits notably. In addition, we highlighted the additional significant effect of both eutrophication and non-native species on environmental filtering processes. These results provided valuable insight on the functioning and assembly of lake fish communities despite that individual variation in traits was not taken fully into account. Indeed, the accuracy offered by measuring morphological traits on individuals in each independent ecosystem could have improved the explanation power of the statistical models. We encourage more research on assembly processes to improve the comprehension of ecosystem functioning and to predict response of these processes to stressors affecting most of the lakes.

Tables

Table 1: Morphological traits description.

Trait code	Trait name	Ecological significance	Source
<i>Cpl</i>	Caudal peduncle length relative to total length	Related to amplitude of caudal movement and therefore to speed and swimming ability	(Watson & Balon 1984)
<i>Cpl_bd</i>	Caudal peduncle length relative to body depth	Related to amplitude of caudal movement and therefore to speed and swimming ability	(Schleuter <i>et al.</i> 2012)
<i>Cpd</i>	Caudal peduncle depth	Related to swimming ability, speed, endurance and acceleration	(Schleuter <i>et al.</i> 2012)
<i>Bd</i>	Body depth	Related to the capacity for making vertical turns and inversely related to habitat water velocity	(Nikolski 1933; Aleev 1969; Gatz 1979; Watson & Balon 1984)
<i>Pelfl</i>	Pelvic fin length	Related to better manoeuvring abilities especially at low speed and stability at higher speeds	(Harris 1937)
<i>Pfl</i>	Pectoral fin length	Related to better manoeuvring abilities especially at low speed and stopping ability	(Harris 1937; Gatz 1979)
<i>Ed</i>	Eye diameter	Related to the importance of sight for food acquisition but also linked to light intensity and prey size	(Evans 1950; Gatz 1979; Piet 1998; Dumay <i>et al.</i> 2004; Ingram & Shurin 2009)
<i>Hl</i>	Head length	Relative prey size	(Gatz 1979)
<i>Ujl</i>	Upper jaw length	Relative prey size	(Dabrowski & Bardega 1984)

Table 2: Mean trait values for the 43 species sampled in the 152 lakes. *Pfl* = Pectoral fin length, *pel* = pelvic fin length, *bd* = body depth, *cpd* = caudal peduncle depth, *cpl_{bd}* = caudal peduncle length relative to body depth, *cpl* = caudal peduncle length relative to standard length, *ed* = eye diameter, *hl* = head length and *ujl* = upper jaw length.

	<i>pfl</i>	<i>pel</i>	<i>bd</i>	<i>cpd</i>	<i>cpl_{bd}</i>	<i>cpl</i>	<i>ed</i>	<i>hl</i>	<i>ujl</i>
<i>Abramis brama</i>	0.20	0.152	0.31	0.38	0.44	0.133	0.054	0.22	0.042
<i>Alburnus alburnus</i>	0.20	0.133	0.22	0.45	0.97	0.209	0.072	0.23	0.050
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	0.18	0.122	0.23	0.43	0.88	0.200	0.073	0.22	0.052
<i>Ameiurus melas</i>	0.14	0.106	0.21	0.57	0.89	0.185	0.025	0.25	0.045
<i>Anguilla anguilla</i>	0.04	0.000	0.06	0.92	9.73	0.575	0.010	0.10	0.022
<i>Ballerus ballerus</i>	0.16	0.134	0.25	0.35	0.35	0.087	0.060	0.22	0.044
<i>Barbus barbus</i>	0.17	0.128	0.21	0.55	0.98	0.208	0.030	0.23	0.050
<i>Barbus brachycephalus</i>	0.14	0.119	0.16	0.60	1.17	0.189	0.017	0.19	0.044
<i>Blicca bjoerkna</i>	0.20	0.155	0.31	0.39	0.44	0.133	0.072	0.22	0.048
<i>Carassius carassius</i>	0.17	0.175	0.35	0.50	0.48	0.168	0.051	0.23	0.049
<i>Cobitis taenia</i>	0.13	0.101	0.13	0.66	1.10	0.142	0.023	0.18	0.025
<i>Coregonus albula</i>	0.15	0.129	0.17	0.41	0.89	0.154	0.054	0.22	0.070
<i>Coregonus autumnalis</i>	0.12	0.127	0.19	0.41	0.73	0.135	0.038	0.20	0.067
<i>Coregonus lavaretus</i>	0.16	0.139	0.18	0.42	0.71	0.130	0.042	0.17	0.044
<i>Cottus gobio</i>	0.24	0.198	0.20	0.37	0.83	0.164	0.037	0.29	0.103
<i>Cottus poecilopus</i>	0.24	0.223	0.20	0.45	0.71	0.144	0.042	0.26	0.089
<i>Cyprinus carpio</i>	0.17	0.155	0.28	0.48	0.64	0.179	0.040	0.25	0.059
<i>Esox lucius</i>	0.11	0.106	0.15	0.44	0.85	0.128	0.030	0.29	0.131
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0.17	0.128	0.23	0.22	0.68	0.154	0.075	0.29	0.073
<i>Gobio gobio</i>	0.19	0.136	0.20	0.49	1.03	0.202	0.055	0.24	0.050
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	0.18	0.159	0.24	0.35	0.87	0.207	0.062	0.27	0.061
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	0.19	0.143	0.27	0.40	0.61	0.166	0.035	0.26	0.047
<i>Leucaspis delineatus</i>	0.14	0.129	0.19	0.45	1.05	0.202	0.074	0.24	0.054
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0.17	0.138	0.21	0.46	0.99	0.207	0.050	0.22	0.045
<i>Lota lota</i>	0.13	0.094	0.15	0.30	0.77	0.114	0.024	0.18	0.055
<i>Misgurnus fossilis</i>	0.11	0.082	0.11	0.97	1.73	0.185	0.012	0.15	0.020
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0.10	0.088	0.21	0.48	0.93	0.194	0.038	0.21	0.101
<i>Osmerus eperlanus</i>	0.12	0.118	0.16	0.33	0.76	0.122	0.040	0.24	0.093
<i>Perca fluviatilis</i> (Adults)	0.17	0.196	0.27	0.34	0.62	0.166	0.062	0.28	0.066
<i>Perca fluviatilis</i> (Juveniles)	0.18	0.183	0.25	0.36	0.63	0.154	0.074	0.28	0.057
<i>Phoxinus phoxinus</i>	0.16	0.100	0.20	0.47	1.26	0.248	0.063	0.21	0.047
<i>Rhodeus amarus</i>	0.16	0.096	0.28	0.40	0.91	0.252	0.086	0.22	0.046
<i>Rutilus rutilus</i>	0.17	0.147	0.25	0.39	0.73	0.181	0.066	0.22	0.046
<i>Salmo trutta</i>	0.15	0.104	0.19	0.51	0.89	0.172	0.041	0.24	0.116
<i>Salmo trutta lacustris</i>	0.15	0.105	0.19	0.52	0.89	0.172	0.041	0.24	0.116
<i>Salvelinus namaycush</i>	0.14	0.115	0.18	0.44	0.86	0.158	0.030	0.23	0.118
<i>Salvelinus umbla</i>	0.15	0.123	0.19	0.45	0.86	0.167	0.026	0.23	0.099
<i>Sander lucioperca</i>	0.15	0.148	0.20	0.47	1.20	0.239	0.037	0.28	0.116
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	0.17	0.151	0.29	0.39	0.65	0.185	0.049	0.21	0.041
<i>Silurus glanis</i>	0.11	0.055	0.17	0.21	0.15	0.029	0.010	0.19	0.042
<i>Squalius cephalus</i>	0.16	0.127	0.25	0.46	0.85	0.211	0.043	0.22	0.057
<i>Leuciscus souffia</i>	0.19	0.121	0.21	0.51	0.96	0.200	0.062	0.22	0.050
<i>Tinca tinca</i>	0.16	0.154	0.26	0.62	0.74	0.189	0.036	0.23	0.054

Table 3: Best selected models applied to community weighted mean, reported figures are *t* values. As none of the selected best models included the interaction between eutrophication and non-native species, this is not shown in the table.

	Intercept	Alt	MD	LA	mT	ltp	ltp ²	NN	NN ²	R ² Marg.	R ² Cond.
<i>cpl_bd</i>	-0.74	1.53			-4.28	3.08	-2.17			0.23	0.36
<i>cpd</i>	-0.47			-3.65	-3.20	2.31		-2.09		0.21	0.24
<i>pelfl</i>	-0.19	-3.97	4.46	2.67	1.76	2.61	-3.29		2.23	0.42	0.42
<i>ed</i>	3.99	-4.01	2.86	2.26		3.13	-3.62	2.44		0.35	0.38

Table 4: Best selected models applied to trait overlap, reported figures are *t* values. As none of the selected best models included the interaction between eutrophication and non-native species, this is not shown in the table.

	Intercept	Alt	MD	LA	mT	ltp	ltp ²	NN	NN ²	R ² marg.	R ² cond.
<i>cpl_bd</i>	-1.72	3.45			1.66	-2.97				0.27	0.31
<i>cpd</i>	3.94			-1.62						0.02	0.05
<i>pelfl</i>	0.32		-4.01		2.18					0.11	0.11
<i>ed</i>	-0.15					2.00				0.03	0.03

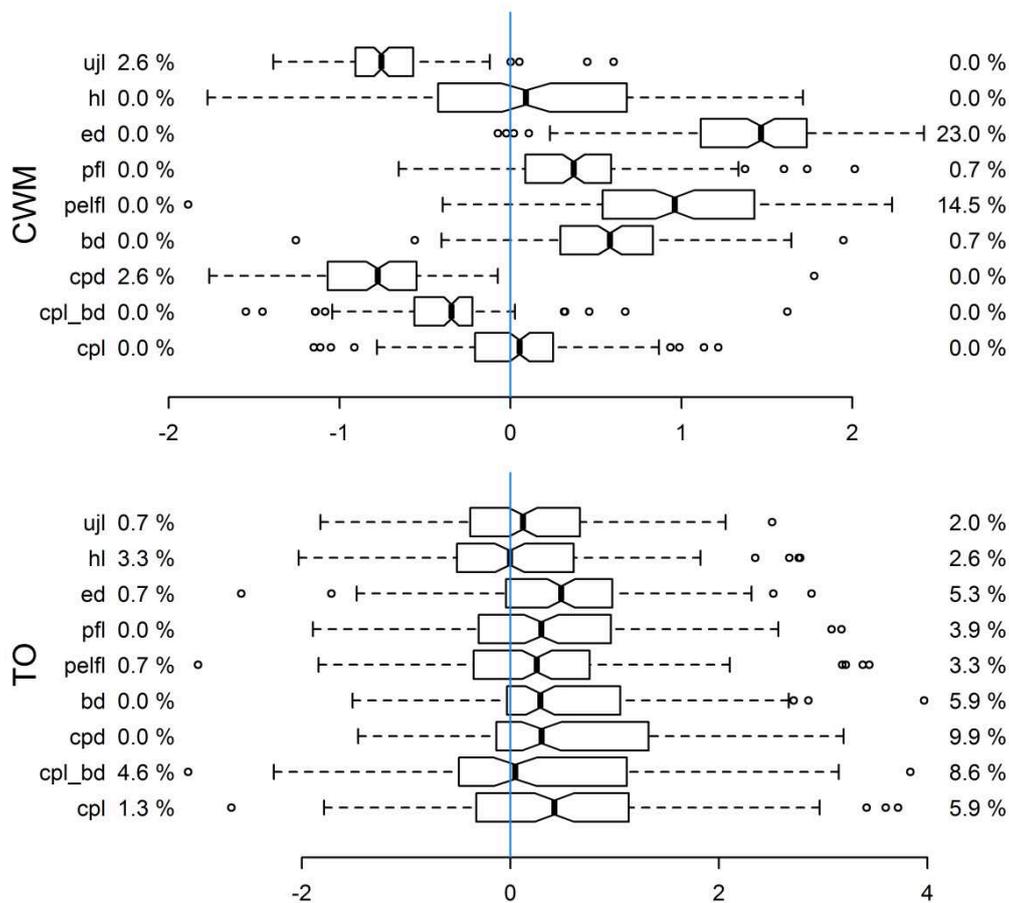


Figure 2: SES distributions of all traits for Community Weighted Mean and Trait Overlap. Proportions of communities differing significantly from null model simulated communities are indicated in the margins. Positive CWM values represent trait values larger than expected and negative values represent trait values smaller than expected, representing respectively, trait convergence and trait divergence for trait overlap.

References

- Aleev, Y. G., 1969. Function and gross morphology in fish. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Allen, A., T. R. Whittier, P. R. Kaufmann, D. P. Larsen, R. J. O'Connor, R. M. Hughes, R. S. Stemberger, S. S. Dixit, R. O. Brinkhurst, A. T. Herlihy, & S. G. Paulsen, 1999. Concordance of taxonomic richness patterns across multiple assemblages in lakes of the northeastern United States. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 739–747.
- Appelberg, M., B. Bergquist, & E. Degerman, 2000. Using fish to assess environmental disturbance of Swedish lakes and streams — a preliminary approach. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27: 311–325.
- Argillier, C., S. Caussé, M. Gevrey, S. Pédrón, J. Bortoli, S. Brucet, M. Emmrich, E. Jeppesen, T. L. Lauridsen, T. Mehner, M. Olin, M. Rask, P. Volta, I. J. Winfield, F. L. Kelly, T. Krause, A. Palm, & K. Holmgren, 2013. Development of a fish-based index to assess the eutrophication status of European lakes. *Hydrobiologia* 704: 193–211.
- Astor, T., J. Strengbom, M. P. Berg, L. Lenoir, B. Marteinsdóttir, & J. Bengtsson, 2014. Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. *Ecology and Evolution* 4: 2090–2102.
- Barton, K., 2013. MuMIn: multi-model inference. 1–43.
- Bíró, P., 1997. Temporal variation in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* 6: 196–216.
- Boll, T., E. E. Levi, G. Bezirci, M. Özuluğ, Ü. N. Tavşanoğlu, A. İ. Çakıroğlu, S. Özcan, S. Brucet, E. Jeppesen, & M. Beklioğlu, 2016. Fish assemblage and diversity in lakes of western and central Turkey: role of geo-climatic and other environmental variables. *Hydrobiologia* 771: 31–44.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, & D. A. Vasseur, 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 183–192.
- Brosse, S., O. Beauchard, S. Blanchet, H. H. Dürr, G. Grenouillet, B. Hugueny, C. Lauzeral, F. Leprieur, P. A. Tedesco, S. Villéger, & T. Oberdorff, 2013. Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia* 700: 343–349.
- Brucet, S., S. Pédrón, T. Mehner, T. L. Lauridsen, C. Argillier, I. J. Winfield, P. Volta, M. Emmrich, T. Hesthagen, K. Holmgren, L. L. Benejam, F. L. Kelly, T. Krause, A. Palm, M. Rask, & E. Jeppesen, 2013. Fish diversity in European lakes: geographical factors dominate over anthropogenic pressures. *Freshwater Biology* 58: 1779–1793.
- CEN/TC 230 Water analysis, 2015. Water quality: sampling of fish with multi-mesh gillnets. European Norm.
- Chapman, L. I., W. C. Mackay, & C. W. Wilkinson, 1989. Feeding flexibility in Northern pike (*Esox lucius*): fish versus invertebrate prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 22–25.
- Concepción, E. D., L. Götzenberger, M. P. Nobis, F. de Bello, M. K. Obrist, & M. Moretti, 2016. Contrasting trait assembly patterns in plant and bird communities along environmental and human-induced land-use gradients. *Ecography* in press.
- Cordlandwehr, V., R. L. Meredith, W. A. Ozinga, R. M. Bekker, J. M. van Groenendael, & J. P. Bakker, 2013. Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *Journal of Ecology* 101: 662–670.
- Córdova-Tapia, F., M. Contreras, & L. Zambrano, 2015. Trophic niche overlap between native and non-native fishes. *Hydrobiologia* 746: 291–301.
- Cornwell, W. K., & D. D. Ackerly, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.

- Dabrowski, K., & R. Bardega, 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture* 40: 41–46.
- de Bello, F., M. P. Berg, A. T. C. Dias, J. A. F. Diniz-Filho, L. Götzenberger, J. Hortal, R. J. Ladle, & J. Lepš, 2015. On the need for phylogenetic “corrections” in functional trait-based approaches. *Folia Geobotanica* 50: 349–357.
- De Bello, F., M. Vandewalle, T. Reitalu, J. Lepš, H. C. Prentice, S. Lavorel, & M. T. Sykes, 2013. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology* 101: 1237–1244.
- Dee, D. P., S. M. Uppala, A. J. Simmons, P. Berrisford, P. Poli, S. Kobayashi, U. Andrae, M. A. Balmaseda, G. Balsamo, P. Bauer, P. Bechtold, A. C. M. Beljaars, L. van de Berg, J. Bidlot, N. Bormann, C. Delsol, R. Dragani, M. Fuentes, A. J. Geer, L. Haimberger, S. B. Healy, H. Hersbach, E. V. Hólm, L. Isaksen, P. Källberg, M. Köhler, M. Matricardi, A. P. McNally, B. M. Monge-Sanz, J.-J. Morcrette, B.-K. Park, C. Peubey, P. de Rosnay, C. Tavolato, J.-N. Thépaut, & F. Vitart, 2011. The ERA-Interim reanalysis: configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 137: 553–597.
- Dejen, E., J. Vijverberg, M. De Graaf, & F. A. Sibbing, 2006. Predicting and testing resource partitioning in a tropical fish assemblage of zooplanktivorous “barbs”: an ecomorphological approach. *Journal of Fish Biology* 69: 1356–1378.
- Dias, M. S., T. Oberdorff, B. Hugueny, F. Leprieur, C. Jézéquel, J.-F. Cornu, S. Brosse, G. Grenouillet, & P. A. Tedesco, 2014. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters* 17: 1130–1140.
- Domenici P., 2002. Habitat, body design and the swimming performance of fish. *Vertebrate Biomechanics and Evolution*. : 137–162.
- Dumay, O., P. S. Tari, J.-A. Tomasini, & D. Mouillot, 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64: 970–983.
- Eklöv, P., 1992. Group foraging versus solitary foraging efficiency in piscivorous predators: the perch, *Perca fluviatilis*, and pike, *Esox lucius*, patterns. *Animal Behaviour* 44: 313–326.
- Evans, H. E., 1950. Structural modifications correlated with feeding habits in four species of Cyprinid fishes. Cornell University, Cornell.
- Fukami, T., 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 1–23.
- Gallien, L., & M. Carboni, 2016. The community ecology of invasive species: where are we and what’s next? *Ecography* In press.
- Gatz, A. J., 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 21: 91–124.
- Gotelli, N. J., & D. J. McCabe, 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond’s assembly rules model. *Ecology* 83: 2091–2096.
- Götzenberger, L., F. de Bello, K. A. Bråthen, J. Davison, A. Dubuis, A. Guisan, J. Lepš, R. Lindborg, M. Moora, M. Pärtel, L. Pellissier, J. Pottier, P. Vittoz, K. Zobel, & M. Zobel, 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87: 111–127.
- Guisan, A., B. Petitpierre, O. Broennimann, C. Daehler, & C. Kueffer, 2014. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution Elsevier Ltd* 29: 260–269.
- Guthrie, D. M., 1986. Role of vision in fish behaviour. In Pitcher, T. J. (ed), *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer US, Boston, MA: 75–113.
- Harris, J. E., 1937. The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish II. The role of the pelvic fins. *The Journal of Experimental Biology* 15: 32–47.
- Hering, D., L. Carvalho, C. Argillier, M. Beklioglu, Á. Borja, A. C. Cardoso, H. Duel, M. T. Ferreira, L. Globevnik, J. Hanganu, S. Hellsten, E. Jeppesen, V. Kodeš, A.-L. Solheim, T. Nõges, S. J. Ormerod, Y. Panagopoulos, S. Schmutz, M. Venohr, & S. Birk, 2014. Managing aquatic ecosystems and water resources

under multiple stress — An introduction to the MARS project. *Science of The Total Environment* 503–504: 10–21.

Hixon, M. A. A., 1980. Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. *The American Naturalist* 115: 510–530.

Hjelm, J., L. Persson, & B. Christensen, 2000. Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia* 122: 190–199.

Hoekstra, D., & J. Janssen, 1985. Non-visual feeding behavior of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*, in Lake Michigan. *Environmental Biology of Fishes* 12: 111–117.

Hortal, J., J. C. Nabout, J. Calatayud, F. M. Carneiro, A. Padial, A. M. C. Santos, T. Siqueira, F. Bokma, L. M. Bini, & M. Ventura, 2014. Perspectives on the use of lakes and ponds as model systems for macroecological research. *Journal of Limnology* 73: 46–60.

Hugueny, B., & M. Pouilly, 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* 54: 1310–1325.

Ingram, T., & J. B. Shurin, 2009. Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast Pacific rockfish assemblages. *Ecology* 90: 2444–2453.

Irz, P., A. Laurent, S. Messad, O. Pronier, & C. Argillier, 2002. Influence of site characteristics on fish community patterns in French reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish* 11: 123–136.

Jackson, D. A., & H. H. Harvey, 1993. Fish and benthic invertebrates: community concordance and community–environment relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2641–2651.

Johnson, J. B., & K. S. Omland, 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 101–108.

Karadimou, E., I. Tsiripidis, A. S. Kallimanis, T. Raus, & P. Dimopoulos, 2015. Functional diversity reveals complex assembly processes on sea-born volcanic islands. *Journal of Vegetation Science* 26: 501–512.

Kazakou, E., C. Violle, C. Roumet, M.-L. Navas, D. Vile, J. Kattge, & E. Garnier, 2014. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* 25: 235–247.

Keddy, P. A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.

Kraft, N. J. B., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller, & J. M. Levine, 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592–599.

Langerhans, R. B., C. A. Layman, & T. J. Dewit, 2003. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 689–698.

Light, T., & M. P. Marchetti, 2007. Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology* 21: 434–446.

Maire, V., N. Gross, L. Börger, R. Proulx, C. Wirth, L. da Silveira Pontes, J.-F. Soussana, & F. Louault, 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *The New Phytologist* 196: 497–509.

Mason, N. W. H., F. de Bello, J. Doležal, & J. Lepš, 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 99: 788–796.

Mason, N. W. H., P. Irz, C. Lanoiselée, D. Mouillot, & C. Argillier, 2008a. Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology* 77: 285–296.

Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, J. Bastow Wilson, & C. Argillier, 2008b. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology* 77: 661–669.

- Mason, N. W. H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, P. Irz, & C. Argillier, 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153: 441–452.
- Matsuzaki, S. S., T. Sasaki, & M. Akasaka, 2016. Invasion of exotic piscivores causes losses of functional diversity and functionally unique species in Japanese lakes. *Freshwater Biology* 61: 1128–1142.
- Mayfield, M. M., & J. M. Levine, 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093.
- Mehner, T., K. Holmgren, T. L. Lauridsen, E. Jeppesen, & M. Diekmann, 2007. Lake depth and geographical position modify lake fish assemblages of the European “Central Plains” ecoregion. *Freshwater Biology* 52: 2285–2297.
- Mlambo, M. C., 2014. Not all traits are “functional”: insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation* 23: 781–790.
- Moyle, P. B., & T. Light, 1996. Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* 78: 149–161.
- Nikolski, G. V., 1933. On the influence of the rate of flow on the fish fauna of the rivers of Central Asia. *Journal of Animal Ecology* 2: 266–281.
- Ormerod, S. J., M. Dobson, A. G. Hildrew, & C. R. Townsend, 2010. Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 55: 1–4.
- Pagnucco, K. S., & A. Ricciardi, 2015. Disentangling the influence of abiotic variables and a non-native predator on freshwater community structure. *Ecosphere* 6: art285.
- Piet, G. J., 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes* 51: 67–86.
- Poikane, S., N. Zampoukas, A. Borja, S. P. Davies, W. van de Bund, & S. Birk, 2014. Intercalibration of aquatic ecological assessment methods in the European Union: lessons learned and way forward. *Environmental Science and Policy Elsevier Ltd* 44: 237–246.
- Robinson, B. W., D. S. Wilson, A. S. Margosian, & P. T. Lotito, 1993. Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish. *Evolutionary Ecology* 7: 451–464.
- Rodriguez, M. A., & W. M. Lewis, 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco river. *Ecological Monographs* 67: 109–128.
- Sagouis, A., J. Cucherousset, S. Villéger, F. Santoul, & S. Boulétreau, 2015. Non-native species modify the isotopic structure of freshwater fish communities across the globe. *Ecography* 38: 979–985.
- Sagouis, A., F. Jabot, & C. Argillier, 2016. Taxonomic versus functional diversity metrics: how do fish communities respond to anthropogenic stressors in reservoirs? *Ecology of Freshwater Fish* in press.
- Schleuter, D., M. Daufresne, J. Veslot, N. W. H. Mason, C. Lanoiselée, S. Brosse, O. Beauchard, & C. Argillier, 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1083–1095.
- Shipley, B., 2014. Measuring and interpreting trait-based selection versus meta-community effects during local community assembly. *Journal of Vegetation Science* 25: 55–65.
- Sibbing, F. A., & L. A. J. Nagelkerke, 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 393–437.
- Smith, V. H., & D. W. Schindler, 2009. Eutrophication science: where do we go from here? *Trends in Ecology and Evolution* 24: 201–207.
- Stendera, S., R. Adrian, N. Bonada, M. Cañedo-Argüelles, B. Hugueny, K. Januschke, F. Pletterbauer, & D. Hering, 2012. Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* 696: 1–28.
- Strayer, D. L., 2012. Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 15: 1199–1210.

Sutherland, W. J., R. P. Freckleton, H. C. J. Godfray, S. R. Beissinger, T. Benton, D. D. Cameron, Y. Carmel, D. A. Coomes, T. Coulson, M. C. Emmerson, R. S. Hails, G. C. Hays, D. J. Hodgson, M. J. Hutchings, D. Johnson, J. P. G. Jones, M. J. Keeling, H. Kokko, W. E. Kunin, X. Lambin, O. T. Lewis, Y. Malhi, N. Mieszkowska, E. J. Milner-Gulland, K. Norris, A. B. Phillimore, D. W. Purves, J. M. Reid, D. C. Reuman, K. Thompson, J. M. J. Travis, L. A. Turnbull, D. A. Wardle, & T. Wiegand, 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101: 58–67.

Tammi, J., A. Lappalainen, & M. Rask, 2001. Using Swedish fish index FIX in assessing degradation of Finnish eutrophic lakes — what does fish community data tell about them In Back, S., & K. Karttunen (eds), *Classification of ecological status of lakes and rivers*. ThemaNord, Copenhagen: 37–39.

Trisos, C. H., O. L. Petchey, & J. A. Tobias, 2014. Unraveling the interplay of community assembly processes acting on multiple niche axes across spatial scales. *The American Naturalist* 184: 593–608.

Troia, M. J., & K. B. Gido, 2014. Functional strategies drive community assembly of stream fishes along environmental gradients and across spatial scales. *Oecologia* 177: 545–559.

Tsianou, M. A., & A. S. Kallimanis, 2016. Different species traits produce diverse spatial functional diversity patterns of amphibians. *Biodiversity and Conservation Springer Netherlands* 25: 117–132.

Utne-Palm, A. C., 2002. Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 35: 111–128.

Vander Zanden, M. J., J. M. Casselman, & J. B. Rasmussen, 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464–467.

Villéger, S., S. Blanchet, O. Beauchard, T. Oberdorff, & S. Brosse, 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 18003–18008.

Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernández, J. Ramos Miranda, D. Flores Hernández, & D. Mouillot, 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512–1522.

Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, & E. Garnier, 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.

Vogt, J., P. Soille, A. de Jager, E. Rimaviciute, W. Mehl, S. Foisneau, K. Bodis, J. Dusart, M. L. Paracchini, P. Haastrop, & C. Bamps, 2007. A pan-European river and catchment database. Ispra, Italy, Italy.

Watson, D. J., & E. K. Balon, 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology* 25: 371–384.

Appendice 3 : A3 Assembly processes in lakes: Scale matters

Manuscript in preparation

Sagouis, A., Jabot, F., Holmgren, K., Jeppesen, E., Kelly, F., Krause, T., Lauridsen, T., Mehner, T., Argillier, C.

Keywords

Morphological traits, stressor interaction, non-native species, environmental filtering

Introduction

Assembly processes are the different mechanisms involved in the structuring of a local community from the selection of species from a large-scale species pool to the structuration of a local community's abundances (Kraft *et al.*, 2015). More precisely, assembly processes are the most frequently defined and studied as the interaction between environmental filtering and limiting similarity (Götzenberger *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015). Environmental filtering is defined as the mechanism preventing species to settle in ecosystems where their ecological demands are not met (Götzenberger *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015). After the arrival of successful species in a community, limiting similarity is expected to limit the development of functionally close species due to competition (Götzenberger *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015). Coherently, these two assembly processes do not to act exactly at the same spatial and temporal scales (Götzenberger *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015). This results in the observation of increasing functional differences between regional and local communities when species pool scale increases (Kraft *et al.*, 2007). Despite extensive literature analysing assembly processes, the strong prerequisite hold by the choice of the scale is often disregarded/overlooked.

Assembly processes structuring lake fish communities have only been seldom studied (Mason *et al.*, 2007, 2008a, 2008b). These analyses show significant effects of environmental filtering and in particular altitude (Mason *et al.*, 2007) and temperature (Mason *et al.*, 2008a) when the analysis scale is regional while limiting similarity is detected when the analysis scale is local (Mason *et al.* 2008b). The

analysis testing the effects of environmental parameters on assembly processes did not consider the role of disturbances neither of interactions of pressures and treated natural and artificial lakes together (Mason *et al.*, 2008a). We aim to 1) highlight the influence of scale on environmental filtering and limiting similarity, 2) characterise the influence of scale on the effects of environmental variables on assembly processes.

Material and Methods

Fish data

Studied fish communities were sampled between in Denmark, Estonia, France, Germany and Sweden. Comparable data available for communities in Ireland were not included as they are not connected to continental Europe (Griffiths, 2006). A common standardised protocol was used to ensure comparability of results (Sampling of fish with multi-mesh gillnets CEN/TC 230 Water analysis, 2015). Benthic nets were 30m long and 1.5m high and were composed of twelve panels with mesh size ranging from 5 to 55mm knot-to-knot. The fishing effort involved the use of nets that were set in numbers and positions representative of the volume of each depth stratum. Nets were set before sunset and taken out after dawn to cover fish activity peak periods. Fish were measured, weighed and identified to the specific level. Communities containing species not identified to the species level (hybrids for instance) were not included as all species cannot be described functionally.

Functional diversity

Assembly rules affecting fish communities were approximated through functional diversity metrics representing various aspects of functional structure – diversity, evenness, overlap etc. Based on 15 measurements made on fish pictures, 13 functional traits were computed. Pictures had to represent fresh and reliably identified species and were obtained from field experiments and academic sources (museum collections and atlases) (Schleuter *et al.*, 2012). Locomotion related traits were caudal fin, pelvic fin, pectoral fin and caudal peduncle lengths, and caudal peduncle and body depths are standardised by the standard length. Caudal peduncle length and pectoral fin position are used standardised by body depth. Food acquisition traits are eye diameter, head length and upper jaw length relative to standard length and eye and mouth position. Functional definitions of the 13 traits are given in Table 1.

Table 1: Trait definitions

Code	Definition	Ecological meaning	Source	Computation
<i>cf^a</i>	Caudal fin length	Speed and stamina for straightforward movements notably	(Schleuter <i>et al.</i> 2012)	<i>CL/SL</i>
<i>cpl^a</i>	Caudal peduncle length	Caudal peduncle movement amplitude influencing speed and swimming ability	(Watson & Balon 1984)	<i>Cpl/SL</i>
<i>cpl_bd^b</i>	Caudal peduncle length relatively to body depth	Caudal peduncle movement amplitude influencing speed and swimming ability	(Schleuter <i>et al.</i> 2012)	<i>Cpl/BdDp</i>
<i>cpd^b</i>	Caudal peduncle depth relatively to body depth	Swimming ability, speed, stamina and acceleration	(Schleuter <i>et al.</i> 2012)	<i>Cpd/BdDp</i>
<i>bd^a</i>	Body depth	Sharp turn capacity and inversely proportional to flow speed	(Nikolski 1933; Aleev 1969; Gatz 1979; Watson & Balon 1984)	<i>BdDp/SL</i>
<i>pelf^a</i>	Pelvic fin length	Low speed manoeuvrability and direction control at high speed	(Harris 1937)	<i>PeL/SL</i>
<i>pfl^a</i>	Pectoral fin length	Low speed manoeuvrability and direction control at high speed	(Harris 1937; Gatz 1979)	<i>PL/SL</i>
<i>pf_pos^b</i>	Pectoral fin position	Sharp turn capacity	(Schrank & Webb 1998; Drucker & Lauder 2002)	<i>BdpD/BdDp</i>
<i>hmd^c</i>	Mouth position	Prey position	(Gatz 1979)	<i>Hmd/HD</i>
<i>ep^c</i>	Eye position	Habitat preferences, high values indicate benthic species, pelagic species eyes being generally laterally inserted.	(Gatz 1979; Watson & Balon 1984)	<i>HeD/HD</i>
<i>ed^a</i>	Eye diameter	Relative to the importance of sight for food acquisition but also linked to light intensity and prey size	(Evans 1950; Gatz 1979; Piet 1998; Dumay <i>et al.</i> 2004; Ingram & Shurin 2009)	<i>ED/SL</i>
<i>hl^a</i>	Head length	Relative size of preys	(Gatz 1979)	<i>HL/SL</i>
<i>ujl^a</i>	Upper jaw length	Relative size of preys	(Dabrowski & Bardega 1984)	<i>UJawL/SL</i>

Scales and null models

Three null models were implemented to assess assembly rules at three different scales: local, regional and continental. The differences between them lie in the species pools they randomly draw communities from (spatial extent (Troia & Gido, 2014)). Continental null model draws species from a pool encompassing all species from the dataset. The regional null model draws species from the catchment: all lakes located in a river catchment constitute a regional pool of species (Götzenberger *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2015). The local null model does not change the taxonomic identity of observed species but shuffles observed abundances / simulates randomly abundances. The three null models draw species from their respective species pool in a totally random way (rare species are selected as often as common species) and observed abundances are shuffled among drawn species.

Environmental data

The 142 studied lakes are distributed in 21 catchments distributed between 44.8 and 58.8°N, and between 0.53 and 27.1°E. The environmental conditions found by each community are described thanks to altitude (m asl), lake area (km²), lake maximal depth (m) and average temperature (°C). Average temperature was computed as the mean of mean annual temperatures of the fishing year and the five previous years (reanalysed temperatures, Dee *et al.*, 2011).

Disturbances – eutrophication and non-native species – were approximated thanks to total phosphorous concentration and the abundance of non-native species. Total phosphorous was measured in the euphotic layer, two to 74 measurements were used to also include up to five years before the fishing year. The intensity of non-native species disturbance was approximated through the observed abundance of non-native species in the community (CPUE). Species were considered non-native if they did not appear naturally in the catchment (Brosse *et al.*, 2013; Dias *et al.*, 2014).

Except for modelled temperature data and non-native species, all environmental variables were provided by the member states cooperating in the Intercalibration project (Poikane *et al.*, 2014).

Statistical analyses

Assessing assembly rules is based upon the comparison between functional metrics values computed on observed and simulated communities. For each community, there are two measures of its difference with simulated communities. First, the p-value assesses if a given observed community is significantly different from the simulated distribution of the 999 simulated communities. Second, a Standard Effect Size measures how much an observed community deviates from the mean expected value. It is calculated as the difference between observed and mean simulated value and divided by the standard deviation of the simulated values (Gotelli & McCabe, 2002).

Results

Assembly rules patterns at different scales

The analysis of scale effects on the influence of environmental variables on assembly processes is based on the comparison between SES values for CWM and FS_{pe}. These SES distributions were obtained thanks to three different null models: *rabl*, *rab* and *rabc*. In a first step, for each trait and each metric, distributions shifts compared to observed values are compared: direction (larger or smaller than expected) and intensity. In a second step, the influence of environmental variables at the three scales are compared.

Concerning CWM response values, it is observed that the distributions of most traits: *hl*, *ed*, *pfl*, *pelfl*, *bd*, *cpd* and *cpl* show larger shifts when observed values are compared to communities simulated by the continental than simulations from the regional and local null models (Figure 1). Upper jaw length, caudal peduncle depth and caudal peduncle length relative to body depth tend to be smaller than expected from random. Eye diameter, pectoral and pelvic fin lengths and body depth tend to be larger than expected according to the three null models and especially the continental scale null model (Figure 1).

Functional specialisation shifts tend to be larger when observed values are compared to local null model values than regional and continental null model values. It is notably obvious for upper jaw length, eye diameter, pectoral fin length, caudal peduncle depth and caudal peduncle length relative to body depth (Figure 2). The traits upper jaw length, pectoral fin length and caudal peduncle length are significantly less specialised than expected from the three null models (4.9 to 43% of the communities are significant; Figure 2). Eye diameter, caudal peduncle depth and caudal peduncle length relative to body depth tend to be more specialised than expected which indicates functional divergence. These positive responses of functional specialisation to assembly processes are only observed at the local scale where they are detected in 12 to 43.5% of the communities (Figure 2).

To conclude on this part, it appears that our results confirm the hypothesis stating that communities appear more convergent when they are compared to communities simulated from a continental species pool rather than a local species pool (Chalmandrier *et al.*, 2017). The analyses presented here detected effects of scale on functional specialisation which is globally smaller than expected at the continental scale than at regional and local scales. This confirms the increasing intensity the detection of environmental filtering effects when the null model species pool size increases. Coherently, the strongest CWM shifts are obtained when observed communities are compared to continental null model simulated communities.

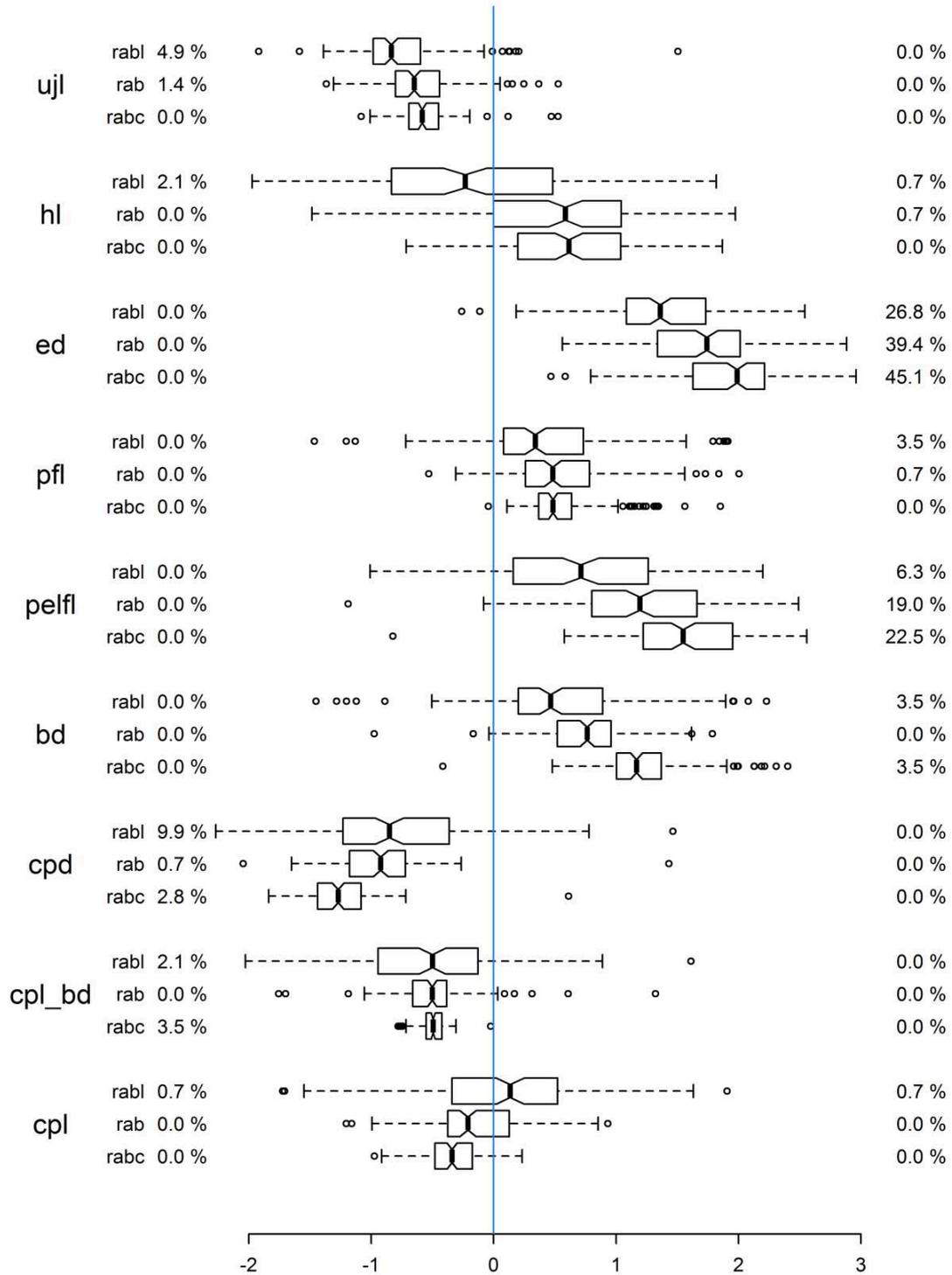


Figure 1: Proportion of communities significantly different from random for CWM according to the local, regional and continental null models (*rabl*, *rab* and *rabc*). Positive values of CWM indicate larger than expected traits while negative values indicate smaller than expected traits.

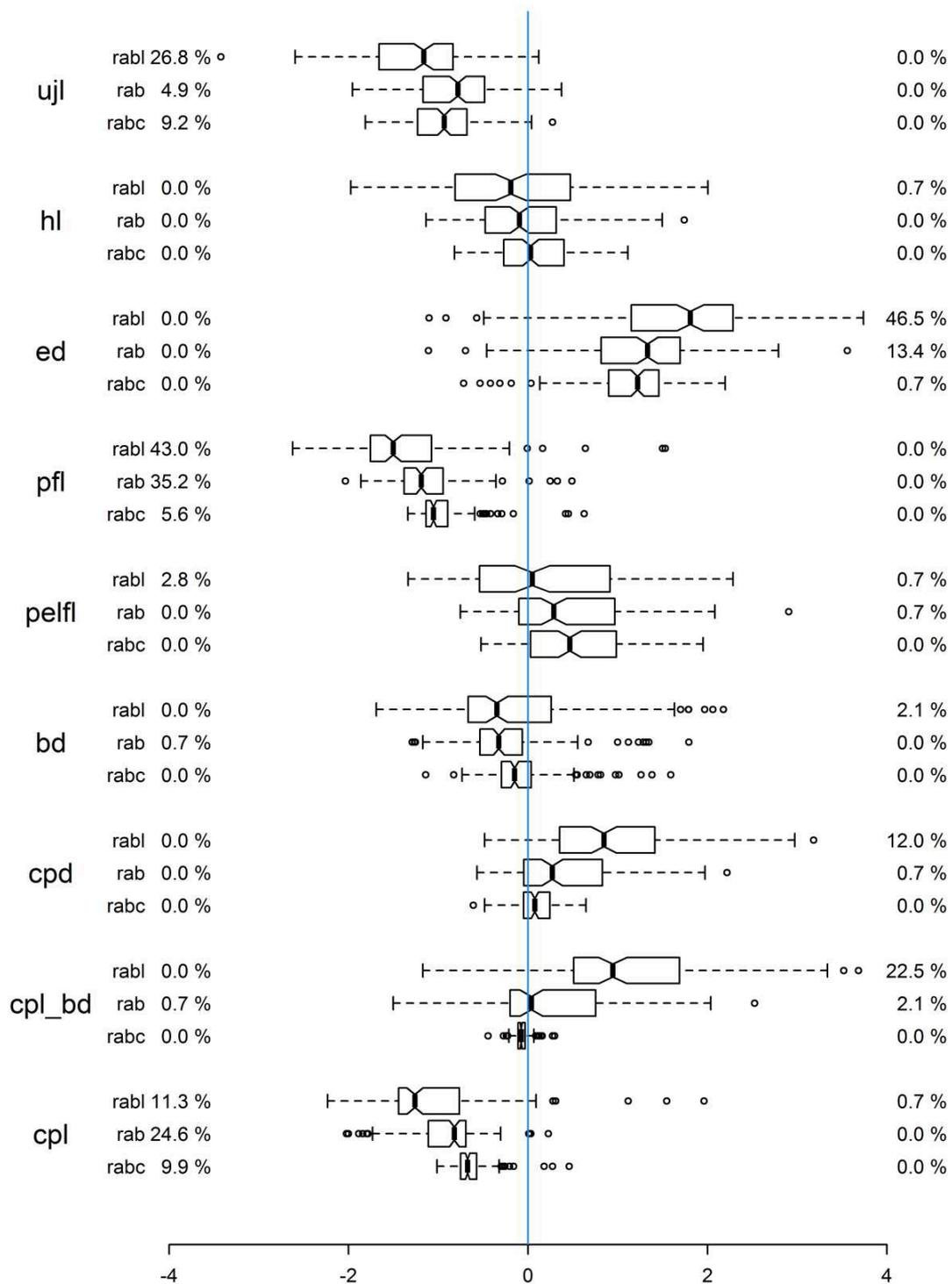


Figure 2: Proportion of communities significantly different from random for FSpe according to the local, regional and continental null models (*rabl*, *rab* and *rabc*). Positive values of FSpe indicate communities more specialised (divergent) than expected and negative values indicate less specialised (convergent) communities.

Scale effects on environmental influences on assembly processes

Caudal peduncle relatively to body depth, caudal peduncle depth, pelvic fin length and eye diameter were selected: their sensibility to assembly processes being the strongest, they are the more likely to offer reliable responses to environmental variables. Coherently, we only kept and interpreted models obtaining a R^2 value better than 0.2.

Altitude had a negative effect on functional specialisation of pelvic fin length and eye diameter at the three scales. This effect is notably stronger at the local scale for *pelfl* ($t = -4,93$ and $-2,15$ at local and continental scales, Table 2) but it is stronger at the continental scale for *ed* ($t = -3,50$ and $-4,75$ at local and continental scales, Table 2). Maximal depth effects are also opposed on the two traits: for *pelfl*, effects of maximal depth decrease when the scale increases ($t = 6,62$ et $5,22$ at local and continental scales, Table 2) while for *ed*, the effects increase with the scale ($t = 3,26$ and $4,25$ at local and continental scales, Table 2). Effects of eutrophication on specialisation are only detected at the local scale ($t = 2,92$ and $3,34$ for *pelfl* and *ed* respectively, Table 2) with a significant quadratic effect while non-native species effects are only detected at regional and continental scales on *pelfl* ($t = -2,67$ and $-2,15$ respectively, Table 2).

Table 2: Best selected models for FS_{spe}. Reported values are t values showing the importance of variables. MD stands for lake maximal depth, LA is lake area, mT is the average temperature, TP is the total phosphorus concentration and NN is the abundance of non-native species.

Trait	Scale	Intercept	Alt.	MD	LA	mT	TP	NN	TP ²	NN ²	TP:NN	R ² margin.	R ² cond.
<i>pelfl</i>	Local	-0.87	-4.93	6.62			2.92		-3.39			0.28	0.28
	Regional	0.59	-1.87	5.51				-2.67		1.99		0.27	0.30
	Continental	1.45	-2.15	5.22				-2.15	-1.19	1.86		0.25	0.25
<i>ed</i>	Local	2.58	-3.50	3.26			3.34		-3.78	-0.14		0.21	0.26
	Regional	5.51	-3.41	3.74		-2.47			-0.99	1.57		0.28	0.36
	Continental	7.84	-4.75	4.25		-1.78			-1.02			0.23	0.23

Discussion

Regarding scale effects on assembly process patterns, part of the results confirms the hypothesis that functional convergence is larger when observed communities are compared to communities simulated with a large-scale species pool than when the pool is local (Chalmandrier *et al.*, 2013). Our analyses detect significant effects of scale on functional specialisation which is globally smaller than

expected compared to continental null model communities than compared to regional null model communities and local null model communities. This result confirms the increasing intensity of environmental filtering when the pool scale increases. Coherently with this result, the larger CWM shifts are found when comparing observed values to continental null model values.

Regarding the effects of scale on how environmental variables affect assembly processes, two major effects of altitude and maximal depth are observed. Altitude increases functional convergence while maximal depth decreases it on both selected traits. It therefore seems that independently from scale effects altitude has a strong environmental filtering role while maximal depth, related to habitat diversity, allows species to avoid competition through limiting similarity. The influence of scale on environmental effects are not strong and show neither confirmation nor information of the hypothesis that environmental filtering is related to the scale of the species pool (Chalmandrier *et al.*, 2017).

Finally, it is worth noting that eutrophication effects are only detected at the local scale. This result shows the local influence of eutrophication on community's structure by causing functional divergence on food acquisition and movement traits. Contrary to the *rab* null model, *rabw* null model simulated communities allowed to detect the effects on eutrophication on assembly processes between the regional species pool and the observed communities. This difference suggests that the more realistic communities obtained by a species occurrence weighted drawing allows a more sensitive detection of environmental effects on assembly processes. Non-native species cause functional convergence at regional and continental scales. It seems that the more non-native species there are in the community, the more the observed species constitute a functionally restricted subset of regional and continental species pool. Non-native species appear to act as an environmental filtering variable but this may simply be caused by the fact that they are related to functional homogenisation.

Bibliography

Aleev, Y. G., 1969. Function and gross morphology in fish. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Brändle, M., & R. Brandl, 2001. Distribution, abundance and niche breadth of birds: scale matters. *Global Ecology and Biogeography* 10: 173–177.

Brosse, S., O. Beauchard, S. Blanchet, H. H. Dürr, G. Grenouillet, B. Hugueny, C. Lauzeral, F. Leprieur, P. A. Tedesco, S. Villéger, & T. Oberdorff, 2013. Fish-SPRICH: a database of freshwater fish species richness throughout the World. *Hydrobiologia* 700: 343–349.

Carmona, C. P., F. de Bello, N. W. H. Mason, & J. Lepš, 2016. Traits without borders: integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 382–394.

CEN/TC 230 Water analysis, 2015. Water quality: sampling of fish with multi-mesh gillnets. European Norm.

Chalmandrier, L., T. Münkemüller, M.-P. Colace, J. Renaud, S. Aubert, B. Z. Carlson, J.-C. Clément, N. Legay, G. Pellet, A. Saillard, S. Lavergne, & W. Thuiller, 2017. Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands. *Journal of Ecology* 105: 277–287.

Chalmandrier, L., T. Münkemüller, L. Gallien, F. de Bello, F. Mazel, S. Lavergne, & W. Thuiller, 2013. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns. *Journal of Vegetation Science* 24: 853–864.

- Dabrowski, K., & R. Bardega, 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture* 40: 41–46.
- De Bello, F., M. Vandewalle, T. Reitalu, J. Lepš, H. C. Prentice, S. Lavorel, & M. T. Sykes, 2013. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology* 101: 1237–1244.
- Dee, D. P., S. M. Uppala, A. J. Simmons, P. Berrisford, P. Poli, S. Kobayashi, U. Andrae, M. A. Balmaseda, G. Balsamo, P. Bauer, P. Bechtold, A. C. M. Beljaars, L. van de Berg, J. Bidlot, N. Bormann, C. Delsol, R. Dragani, M. Fuentes, A. J. Geer, L. Haimberger, S. B. Healy, H. Hersbach, E. V. Hólm, L. Isaksen, P. Kållberg, M. Köhler, M. Matricardi, A. P. McNally, B. M. Monge-Sanz, J.-J. Morcrette, B.-K. Park, C. Peubey, P. de Rosnay, C. Tavolato, J.-N. Thépaut, & F. Vitart, 2011. The ERA-Interim reanalysis: configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 137: 553–597.
- Dias, M. S., T. Oberdorff, B. Hugueny, F. Leprieur, C. Jézéquel, J.-F. Cornu, S. Brosse, G. Grenouillet, & P. A. Tedesco, 2014. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters* 17: 1130–1140.
- Drucker, E. G., & G. V. Lauder, 2002. Wake dynamics and locomotor function in fishes: interpreting evolutionary patterns in pectoral fin design. *Integrative and Comparative Biology* 42: 997–1008.
- Dumay, O., P. S. Tari, J.-A. Tomasini, & D. Mouillot, 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64: 970–983.
- Evans, H. E., 1950. Structural modifications correlated with feeding habits in four species of Cyprinid fishes. Cornell University, Cornell.
- Gatz, A. J., 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 21: 91–124.
- Gotelli, N. J., & D. J. McCabe, 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091–2096.
- Götzenberger, L., F. de Bello, K. A. Bråthen, J. Davison, A. Dubuis, A. Guisan, J. Lepš, R. Lindborg, M. Moora, M. Pärtel, L. Pellissier, J. Pottier, P. Vittoz, K. Zobel, & M. Zobel, 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87: 111–127.
- Griffiths, D., 2006. Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* 75: 734–751.
- Harris, J. E., 1937. The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish II. The role of the pelvic fins. *The Journal of Experimental Biology* 15: 32–47.
- Ingram, T., & J. B. Shurin, 2009. Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast Pacific rockfish assemblages. *Ecology* 90: 2444–2453.
- Kraft, N. J. B., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller, & J. M. Levine, 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592–599.
- Kraft, N. J. B., W. K. Cornwell, C. O. Webb, & D. D. Ackerly, 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170: 271–283.
- Messier, J., B. J. McGill, & M. J. Lechowicz, 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838–848.
- Münkemüller, T., L. Gallien, S. Lavergne, J. Renaud, C. Roquet, S. Abdulkhak, S. Dullinger, L. Garraud, A. Guisan, J. Lenoir, J.-C. Svenning, J. Van Es, P. Vittoz, W. Willner, T. Wohlgemuth, N. E. Zimmermann, & W. Thuiller, 2014. Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes. *Global Ecology and Biogeography* 23: 620–632.
- Nikolski, G. V., 1933. On the influence of the rate of flow on the fish fauna of the rivers of Central Asia. *Journal of Animal Ecology* 2: 266–281.
- Piet, G. J., 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes* 51: 67–86.

Poikane, S., N. Zampoukas, A. Borja, S. P. Davies, W. van de Bund, & S. Birk, 2014. Intercalibration of aquatic ecological assessment methods in the European Union: lessons learned and way forward. *Environmental Science and Policy* 44: 237–246.

Schleuter, D., M. Daufresne, J. Veslot, N. W. H. Mason, C. Lanoiselée, S. Brosse, O. Beauchard, & C. Argillier, 2012. Geographic isolation and climate govern the functional diversity of native fish communities in European drainage basins. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1083–1095.

Schrank, A. J., & P. W. Webb, 1998. Do body and fin form affect the abilities of fish to stabilize swimming during maneuvers through vertical and horizontal tubes? *Environmental Biology of Fishes*, 365–371.

Silvertown, J., M. Dodd, D. Gowing, C. Lawson, & K. McConway, 2006. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology* 87: S39–S49.

Sobral, F. L., & M. V. Cianciaruso, 2016. Functional and phylogenetic structure of forest and savanna bird assemblages across spatial scales. *Ecography* 39: 533–541.

Troia, M. J., & K. B. Gido, 2014. Functional strategies drive community assembly of stream fishes along environmental gradients and across spatial scales. *Oecologia* 177: 545–559.

Watson, D. J., & E. K. Balon, 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology* 25: 371–384.

Willis, K. J., & R. J. Whittaker, 2002. Species diversity – Scale matters. *Science* 295: 1245–1247.

Zobel, M., 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12: 266–269.

Appendice 4 : Aa1 Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters

Nöges, Peeter, Argillier, Christine, Borja, Ángel, Garmendia, Joxe Mikel, Hanganu, Jenică, Kodeš, Vit, Pletterbauer, Florian, Sagouis, Alban, Birk, Sebastian (2016) Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters. *Science of The Total Environment* **540**, 43–52.

Abstract

We reviewed 219 papers and built an inventory of 532 items of ecological evidence on multiple stressor impacts in rivers, lakes, transitional and coastal waters, as well as groundwaters. Our review revealed that, despite the existence of a huge conceptual knowledge base in aquatic ecology, few studies actually provide quantitative evidence on multi-stress effects. Nutrient stress was involved in 71% to 98% of multi-stress situations in the three types of surface water environments, and in 42% of those in groundwaters. However, their impact manifested differently along the groundwater-river-lake-transitional-coastal continuum, mainly determined by the different hydro-morphological features of these ecosystems. The reviewed papers addressed two-stressor combinations most frequently (42%), corresponding with the actual status-quo of pressures acting on European surface waters as reported by the Member States in the WISE WFD Database (EEA, 2015). Across all biological groups analysed, higher explanatory power of the stress-effect models was discernible for lakes under multi-stressor compared to single stressor conditions, but generally lower for coastal and transitional waters. Across all aquatic environments, the explanatory power of stress-effect models for fish increased when multi-stressor conditions were taken into account in the analysis, qualifying this organism group as a useful indicator of multi-stress effects. In contrast, the explanatory power of models using benthic flora decreased under conditions of multiple stress.

Appendice 5 : Aa2 An assessment of the ecological potential of Central and Western European reservoirs based on fish communities

Blabolil, Petr, Logez, Maxime, Ricard, Daniel, Prchalová, Marie, Říha, Milan, Sagouis, Alban, Peterka, Jiří, Kubečka, Jan, Argillier, Christine. (2016) An assessment of the ecological potential of Central and Western European reservoirs based on fish communities. *Fisheries Research* **173**, 80–87.

Abstract

In this study we developed a novel methodology based on fish communities to assess the ecological potential of central European reservoirs. Using the hindcasting approach, our index predicts values that could be observed in the absence of pressures for each reservoir depending on their environmental characteristics. Fish data were collected from 144 French and Czech reservoirs between 2005 and 2013 by standardized benthic gillnet sampling and transformed to functional and taxonomical metrics. After all validation by multiple testing of models redundancy and pressure-response, the final index was composed of three metrics: total biomass of fish, abundance of invertivores/piscivores, and abundance of planktivorous fish. The index accurately identifies reservoirs that are lightly, moderately and heavily affected by eutrophication. In addition to French and Czech reservoirs, this index could be a useful tool for countries with few reservoirs and the basis for further collaborative studies.

Résumé

Les lacs sont des écosystèmes aquatiques majeurs par leurs connexions aux écosystèmes lotiques et par leurs échanges avec les écosystèmes terrestres qui les entourent. Ils constituent une ressource importante pour l'homme en fournissant eau potable, nourriture et énergie. Les conditions environnementales des lacs structurent leur communauté mais les activités anthropiques telles que l'agriculture les perturbent et participent également à la structuration des communautés. Les situations où plusieurs pressions – notamment l'eutrophisation et les espèces non-natives – agissent conjointement sont particulièrement étudiées car elles peuvent avoir des conséquences complexes et inattendues. De nombreuses méthodes existent pour comprendre les effets de ces différents facteurs de structuration sur les écosystèmes. Dans cette thèse, des indices taxonomiques et des indices basés sur des traits fonctionnels catégoriels et morphologiques sont utilisés. Une sensibilité supérieure des indices fonctionnels a été montrée, notamment pour détecter les effets de l'interaction de l'eutrophisation et des espèces non-natives. Des effets de l'eutrophisation sur les réseaux trophiques ont également été mis en avant. Pour une compréhension plus fine de la structuration des communautés de poissons lacustres, les processus d'assemblage et les effets de l'environnement et de l'échelle sur ces processus d'assemblage ont été analysés. Indépendamment de l'échelle, le filtrage environnemental a un rôle plus fort que l'exclusion compétitive sur différents traits morphologiques liés au déplacement ou à la prise alimentaire. Enfin, un indice de vulnérabilité des communautés a été développé basé sur la redondance fonctionnelle des communautés.

Abstract

Lakes are major ecosystems thanks to their connections to lotic systems and the matter fluxes they have with their surrounding terrestrial ecosystems. They constitute a valuable resource for human populations by providing water, food and energy. Lake environmental conditions structure their communities but anthropic activities such as agriculture disturb them and play a role in structuring communities. Situations where several pressures – eutrophication and non-native species notably – act simultaneously are particularly studied here as they can have complex and unexpected consequences. Numerous methods exist to understand the effects of these different factors structuring ecosystems. In this thesis, taxonomic indices and indices based on qualitative or morphological functional traits have been used. Functional indices had a better sensibility to eutrophication and non-native species effects. Effects of eutrophication on fish trophic networks were also shown. For a finer understanding of the structuring of lacustrine fish communities, assembly processes and the effects of environment and scale on these assembly processes were analysed. Independently of the scale of study, environmental filtering has a stronger role than limiting similarity on different morphological traits linked to movement and food acquisition. Finally, an index of vulnerability of communities was developed based on the communities' functional redundancy.