NNT : 0000AIXM0000

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université
le 20 Février 2024 par

Simon BAZIN

Conséquences écologiques des changements de taille induits par la température sur les écosystèmes aquatiques

Discipline
Sciences de l'Environnement

Spécialité
Ecologie

École doctorale
ED251 « Sciences de l'Environnement »

Laboratoire
INRAE - UMR RECOVER

Composition du jury

Nicolas LOEUILLE Professeur des universités iEES-Paris et Sorbonne Université	Rapporteur
Louis-Felix BERSIER Professeur des universités Université de Fribourg	Rapporteur
Gérard LACROIX Chargé de recherche iEES-Paris	Examinateur
Elvire BESTION Chargée de recherche CNRS, Station d'Écologie Théorique et Expérimentale	Examinatrice
Isabelle DOMAIZON Directrice de recherche INRAE UMR CARRTEL	Présidente du jury
Martin DAUFRESNE Directeur de recherche INRAE UMR RECOVER	Directeur de thèse
Arnaud SENTIS Chargé de recherche INRAE UMR RECOVER	Directeur de thèse

Affidavit

Je soussigné, Simon BAZIN, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Martin DAUFRESNE et Arnaud SENTIS, dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Aix-en-Provence, le 15 décembre 2023

Signature :



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

Liste de publications, participations aux conférences et enseignements

1) Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :

1. Arnaud Sentis[1], Simon Bazin[1], David Boukal[2, 3] et Robby Stoks[4]. "*Ecological consequences of body size reductions under warming*". Statut : soumis à *Proceedings of the Royal Society B*.

2. Simon Bazin[1, 5], Claire Hemmer-Brepson[1], Maxime Logez[1,6], Arnaud Sentis[1] et Martin Daufresne[1]. "*Distinct impacts of feeding frequency and warming on life history traits affect population fitness in vertebrate ectotherms*". Statut : recommandé par *PCI Ecology* le 17/05/2023, publié dans *Ecology and Evolution* le 25/11/2023. https://doi.org/10.1002/ece3.10770.

3. Simon Bazin[1], Nathan Frizot[7], Anne-Hélène Le Jeune[7], Maxime Logez[6], Martin Daufresne[1], Apostolos-Manuel Koussoroplis[7], Alexandre Bec[7] et Arnaud Sentis[1]. "*Temperature Size Rule increases energetic efficiency and ingestion rate under warming*". Statut : draft.

4. Simon Bazin[1], Julie Morla[1], Virginie Diouloufet[1], Ange Molina[1], Tiphaine Peroux[1], Rémy Lassus[1], Jose M. Montoya[8], Simon Blanchet[8], Eric Edeline[9], Stéphan Jacquet[5], Serena Rasconi[5], Stéphanie Fayolle[10], Marina Campana[1], Thalia Zambeaux[1, 10], Camille Leclerc[1], Martin Daufresne[1] et Arnaud Sentis[1]. "*Artificial warming decreases heterotroph densities and predator-prey biomass ratio in aquatic systems*". Statut : soumis à *Oikos*.

2) Participations aux conférences au cours de la période de thèse :

1. Présentation orale lors de la rencontre nationale du « Groupe de Recherche sur la Théorie et la Modélisation de la Biodiversité TheoMoDive », Aix en Provence France, Novembre 2021. « *Ecological consequences of temperature-induced body size shifts on aquatic ecosystem* ». S. Bazin[1], V. Diouloufet[1], A. Molina[1], T. Peroux[1], J. M. Montoya[8], S. Blanchet[8], E. Edeline[9], S. Jacquet[5], S. Rasconi[5], S. Fayolle[10], M. Campana[1], T. Zambeaux[1, 10], C. Leclerc[1], R. Lassus[1], J. Morla[1], M. Daufresne[1] et A. Sentis[1].

2. Poster lors du congrès de l'école doctorale « Sciences de l'Environnement » ED251, Marseille France, Mai 2022. « *Influence de la température et des changements de taille sur la structure des communautés* ». S. Bazin[1], M. Campana[1], T. Zambeaux[1], R. Lassus[1], J. Morla[1], M. Daufresne[1] et A. Sentis[1].

3. Présentation orale lors de la conférence internationale « Ecology and Evolution : New perspectives and societal challenges » (Société Française d'Écologie et d'Évolution SFE² – The Ecological Society of Germany GfÖ – European Ecological Federation EEF), Metz France, Novembre 2022. « *Ecological consequences of temperature-induced body size shifts on aquatic ecosystem* ». S. Bazin[1], V. Diouloufet[1], A. Molina[1], T. Peroux[1], J. M. Montoya[8], S. Blanchet[8], E. Edeline[9], S. Jacquet[5], S. Rasconi[5], S. Fayolle[10], M. Campana[1], T. Zambeaux[1, 10], C. Leclerc[1], R. Lassus[1], J. Morla[1], M. Daufresne[1] et A. Sentis[1].

4. Présentation orale lors du séminaire annuel du réseau INRAE « EcoSyst », Montpellier, Octobre 2023. « *A mesocosm experiment to study how changes in community affect the ecosystem functioning* ». S. Bazin[1], R. Lassus[1], J. Morla[1], M. Daufresne[1] et A. Sentis[1].

Affiliations

[1]INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route de Cézanne- CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

[2]Department of Ecosystem Biology, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 1760, 370 05 České Budějovice, Czech Republic

[3]Czech Academy of Sciences, Biology Centre, Institute of Entomology, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic

[4]Laboratory of Evolutionary Stress ecology and Ecotoxicology, University of Leuven, Debériotstraat 32, 3000 Leuven, Belgium

[5]INRAE, Univ. Savoie Mont Blanc, UMR CARRTEL, 75bis Avenue de Corzent, 74200 Thonon-les-Bains, France

[6]INRAE, Unité RIVERLY, 5 Rue de la Doua - CS 20244, 69625 Villeurbanne Cedex, France

[7]Laboratoire Micro-organismes : Génome Environnement (LMGE), Univ. Clermont Auvergne, 1 Impasse Amélie Murat, 63170 Aubière, France

[8]CNRS, Station d'Écologie Théorique et Expérimentale, 2 Route du CNRS, 09200 Moulis, France

[9]INRAE, DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), Institut Agro, Ifremer, 65 Rue de Saint-Brieuc CS 84215, 35042 Rennes, France

[10]Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie (UMR IMBE), Aix-Marseille Univ., 3 Place Victor Hugo, 13003 Marseille, France

Résumé

La réduction de la taille du corps avec l'augmentation de la température a été proposée comme la troisième réponse universelle au réchauffement climatique. À l'échelle de l'individu, la réduction de la taille corporelle peut être expliquée par la « Temperature Size Rule » (TSR), qui stipule qu'un organisme vivant dans un environnement chaud aura un taux de croissance initial plus élevé mais une taille adulte plus petite qu'un organisme vivant dans un environnement froid. Des études ont porté sur les mécanismes sous-jacents à la réduction de la taille du corps, mais très peu se sont intéressées à ses conséquences écologiques sur la biocénose et les écosystèmes. Les écosystèmes aquatiques sont les plus perturbés et vulnérables au réchauffement climatique. Par ailleurs, les communautés aquatiques sont plus fortement structurées par la taille que les communautés terrestres, et les réductions de taille induites par la température sont plus fréquentes et plus prononcées chez les ectothermes aquatiques que chez les ectothermes terrestres. Par conséquent, nous nous attendons à ce que les impacts écologiques de la TSR soient plus forts dans les écosystèmes aquatiques, justifiant leur étude approfondie.

L'objectif général de cette thèse est d'étudier les conséquences écologiques de la TSR dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce. Après un chapitre introductif, je présente un cadre conceptuel basé sur les mécanismes déterminant la façon dont les réductions de taille affectent l'écologie à plusieurs niveaux d'organisation du vivant. Je présente ensuite trois expériences s'inscrivant dans ce cadre conceptuel. La première étudie les effets de la température et de la fréquence d'alimentation sur les traits individuels chez le médaka, et comment les modifications des taux vitaux se traduisent dans les paramètres démographiques de la population. La deuxième étudie comment la température et la réduction de la taille corporelle influencent les liens entre la TSR, l'efficacité énergétique et les traits individuels chez *Daphnia magna*. La troisième explore les impacts du réchauffement et de la réduction de la taille corporelle chez le médaka sur la structure des communautés de proies, l'efficacité du transfert trophique et le spectre de taille des communautés dans des mésocosmes.

Globalement, cette thèse montre que la TSR implique (i) des contraintes morphologiques, (ii) des contraintes bioénergétiques et (iii) un changement du rapport surface/volume qui peuvent avoir des conséquences écologiques importantes sur les individus, les populations et les communautés. Les résultats expérimentaux en laboratoire indiquent que la TSR impacte les traits physiologiques et les traits d'histoire de vie, et par conséquent affecte la valeur adaptative des individus. Les résultats de l'expérience en mésocosme indiquent que le réchauffement influence les rapports de biomasse entre les niveaux trophiques et diminue l'efficacité du transfert trophique, mais que les effets des différences de taille des poissons sont marginaux par rapport aux effets directs du réchauffement.

Cette thèse contribue à enrichir les connaissances sur les conséquences écologiques de la TSR et apporte de précieuses informations sur la manière dont les écosystèmes aquatiques seront affectés par les changements de taille corporelle dans un contexte de réchauffement climatique.

Mots-clés : changement climatique, taille corporelle, règle température-taille, écologie aquatique, biodiversité, écologie expérimentale

Abstract

Body size reduction with increasing temperature has been proposed as the third universal response to climate warming. At the individual scale, body size reduction is attributed to the "Temperature Size Rule" (TSR), which states that an ectotherm living in a warm environment have a higher initial growth rate but a smaller adult size than in a colder environment. Previous studies have focused on the underlying mechanisms of body size reduction, but very few have explored its ecological consequences on biocenosis and ecosystems. Freshwater aquatic ecosystems are the most disturbed and vulnerable to global warming. In addition, aquatic communities are more size-structured than terrestrial ones, and temperature-induced body size reductions are more prevalent and stronger in aquatic ectotherms than in terrestrial ones. Consequently, we expect the ecological consequences of TSR to be more severe in these aquatic ecosystems, justifying their in-depth study.

The overall objective of this thesis is to study the ecological consequences of TSR in freshwater aquatic ecosystems. After an introductory chapter, I present a conceptual framework based on the mechanisms determining how body size reductions affect ecology at multiple levels of living organization. Subsequently, I present three experiments within this conceptual framework. The first investigates the effects of temperature and feeding frequency on individual traits in the medaka fish, and how changes in vital rates translate into population demographic parameters. The second studies the links between TSR, energetic efficiency and individual traits in *Daphnia magna*. The third explores the impacts of warming and body size reduction in medaka on prey community structure, trophic transfer efficiency and community size spectra in mesocosms.

Overall, this thesis shows that TSR implies (i) morphological constraints, (ii) bioenergetic constraints and (iii) a change in the surface/volume ratio that can have substantial ecological consequences on individuals, populations and communities. Results of the lab experiments indicate that TSR impacts physiological and life history traits, and thus affects the adaptive value of individuals. The results from the mesocosm experiment indicate that warming influences biomass ratios between trophic levels and decreases trophic transfer efficiency but that the effects of fish body size differences are marginal compared to the direct effects of warming.

This thesis contributes to the knowledge on the ecological consequences of TSR and provides valuable information on how aquatic ecosystems will be affected by body size shifts in a context of global warming.

Keywords: climate change, body size, temperature size rule, aquatic ecology, biodiversity, experimental ecology

Remerciements

En premier lieu et de toutes évidences, j'adresse des remerciements infinis à mes directeurs de thèse Arnaud Sentis et Martin Daufresne. Je vous suis extrêmement reconnaissant de m'avoir donné l'opportunité de travailler avec vous sur ce chouette projet de recherche. Au-delà de tous vos conseils et réflexions scientifiques dont je me suis largement enrichi, j'ai surtout grandement apprécié votre gentillesse, votre humanité et votre ouverture d'esprit. Je me suis senti soutenu et libre d'entreprendre, contribuant largement à mon épanouissement pendant ces trois années de thèse. Nos relations ne se sont pas arrêtées au portail de l'INRAe, et je suis aujourd'hui très heureux de vous compter parmi mes amis. Martin, j'espère que nous partagerons encore de belles plongées et de beaux moments de pêche (bien qu'il va falloir que tu accélères, ou que je ralentisse…). Arnaud, merci pour la rivalité sportive qui nous anime, que ce soit en escalade ou en course à pied ! Tu es franchement solide, mais je t'aurai un jour ! Ces quelques remerciements ne traduisent évidemment pas toute la reconnaissance et l'estime que j'ai pour toi. Tu es vraiment une belle personne et une grande source d'inspiration. Merci.

Merci beaucoup aux membres de mon comité de thèse, Laurent Cavalli et Simon Blanchet, pour leurs précieux conseils qui ont aidés à cadrer et diriger cette thèse. Merci également aux membres du jury de thèse, Nicolas Loeuille, Louis-Félix Bersier, Gérard Lacroix, Isabelle Domaizon et Elvire Bestion d'avoir accepté de relire et juger la qualité de ce manuscrit.

Merci à l'ensemble des membres et des institutions (Institut Méditerranéen d'Océanologie, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale, Université Clermont Auvergne, INRAe CARRTEL, Argaly) impliqués dans les collaborations scientifiques, qui a humainement et scientifiquement enrichi ce projet de thèse.

Un grand merci à toute l'équipe Freshco, pour votre accueil et votre gentillesse, permettant de travailler dans un environnement sain et très agréable. Merci à l'ensemble des techniciens et ingénieurs (Julien, Tiphaine, Rémy, Virginie et Ange), d'avoir volontairement accepté d'apporter votre aide quand cela était nécessaire, et d'avoir systématiquement accepté ma compagnie sur vos missions de terrain. Merci à Kurt, Léa, Alexis, Marina, Arthur et à tous ceux avec qui j'ai partagé des rires, des parties de fléchette, des mots croisés, des baignades froides sous la cascade du Tholonet, des apéro-pétanques. Merci à ceux avec qui j'ai partagé des moments de doute et de remise en question (Julie), un appartement pendant 3 semaines (Quentin), des secrets (Jérome) ou encore un week-end hyperactif en Lozère (Camille et Najwa). J'ose m'essayer à la prose d'une Marguerite pour remercier Thalia, bien sûr de m'avoir exempté de l'intégralité du tri des échantillons de phytoplancton (ouf !), mais surtout pour nos innombrables micro-aventures toutes plus agréables et drôles les unes que les autres. J'écris ces mots, sourire aux lèvres, me remémorant d'une guinguette Montpelliéraine, d'une pointe rocheuse du lac d'Esparron, du plus savoureux poulet-rôti que j'ai mangé après une nuit sur des cailloux, d'un matin vomitif et d'un tant attendu lever de soleil (pardon, de nuage et de vent…) à la Sainte-Victoire. J'espère que tu mettras à profit cette expérience acquise de nos micro-aventures dans ta macro-aventure Australienne !

Quelle aurait-été ma fin de thèse sans toi, anonyme Pépinot ? Qui aurait-pu croire qu'une rencontre pieds nus et qu'un creux de vague partagé aboutissent à notre relation d'aujourd'hui ? Je crois que ça nous surprend encore nous-mêmes ! Merci d'être honnête, naturelle, drôle, folle, attentionnée, parfois râleuse, et d'avoir la patience de supporter ma maladresse. Peut-être qu'un jour je découvrirai un trait que je n'aime pas chez toi, mais jusqu'à présent la page est vierge ! Merci pour nos aventures passées, et merci d'avance pour toutes celles à venir !

Je tiens grandement à remercier mon ami Thomas. T'es con, taré, têtu, lourd, tout ce que tu veux, mais tu es surtout une très belle personne que je respecte énormément. Merci pour notre fidèle amitié et d'être présent dans les bons comme dans les mauvais moments. Je tiens également à mentionner le nom de mes amis proches, Maxime, Guillaume, Hippolyte et Antoine, que je vois beaucoup trop peu à mon goût, mais dont les instants partagés sont toujours synonymes de bonne humeur, réconfortants et précieux.

Je n'aurais évidemment jamais pu suivre cette voie sans le soutien inconditionnel de mes parents, de mon frère et de toute ma famille. Merci infiniment de toujours m'accompagner, me soutenir et me conseiller dans mes choix professionnels, et dans mes choix de vie. Merci de me permettre de me développer dans un environnement sain et joyeux. Je termine par remercier mon grand-père, qui m'a transmis la passion de la nature et des milieux aquatiques, m'amenant aujourd'hui à présenter ce travail de thèse.

« En route, le mieux c'est de se perdre.
Lorsqu'on s'égare, les projets font place aux surprises et c'est alors, mais alors seulement,
que le voyage commence. »
L'usage du monde - Nicolas Bouvier

Table des matières

1. INTRODUCTION 15

1.1. La taille corporelle : un paramètre clé en écologie 15
1.1.1. Historique et intérêts des recherches sur la taille corporelle 15
1.1.2. Allométrie des propriétés biologiques individuelles à la taille corporelle 20
1.1.3. Implications de la taille corporelle en écologie des populations 22
1.1.4. Les communautés et les réseaux trophiques basés sur la taille corporelle 23
1.1.5. Les répercussions sur le fonctionnement des écosystèmes 25

1.2. La réduction de la taille corporelle est la 3ème réponse universelle au réchauffement climatique 26
1.2.1. Les mécanismes à l'origine des réductions de la taille corporelle 26
1.2.2. Définition et mécanismes sous-jacents de la « Temperature Size Rule » 28
1.2.3. Les conséquences écologiques des changements de taille induits par la température 29

1.3. Les écosystèmes aquatiques d'eau douce comme systèmes d'étude des conséquences écologiques des changements de taille 31
1.3.1. Les écosystèmes aquatiques d'eau douce 31
1.3.2. Changement des écosystèmes aquatiques d'eau douce sous réchauffement 34
1.3.3. La taille corporelle dans la structure des écosystèmes aquatiques 35
1.3.4. Le double intérêt d'étudier les conséquences des changements de taille dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce 36

1.4. Les objectifs et la structure de la thèse 37
1.5. Les modèles d'études et les dispositifs expérimentaux 40
1.5.1. Une espèce piscicole et une espèce zooplanctonique comme modèles d'études 40
1.5.1.1. Le médaka 40
1.5.1.2. La daphnie 41
1.5.2. Les dispositifs expérimentaux pour étudier les changements de taille à différentes échelles 42
1.5.2.1. L'élevage de poissons sous différentes températures 42
1.5.2.2. La plateforme expérimentale des mésocosmes 43

2. UN CADRE CONCEPTUEL POUR L'ETUDE DES CONSEQUENCES ECOLOGIQUES DES CHANGEMENTS DE TAILLE INDUITS PAR LA TEMPERATURE 46

2.1. Présentation du chapitre 46
2.2. Article 1 : Ecological consequences of body size reductions under warming 48

3. LE RECHAUFFEMENT ET LA RESSOURCE INTERAGISSENT SUR LES TRAJECTOIRES DE CROISSANCE, LES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET LA DEMOGRAPHIE DES POPULATIONS 67

3.1. Présentation du chapitre 67
3.2. Article 2 : Distinct impacts of feeding frequency and warming on life history traits affect population fitness in vertebrate ectotherms 69

4. LES CONSEQUENCES DE LA REDUCTION DE LA TAILLE CORPORELLE SUR LE METABOLISME ET LES INTERACTIONS TROPHIQUES 98

4.1. Présentation du chapitre 98
4.2. Article 3 : TSR increases energetic efficiency and ingestion rate under warming..... 101

5. LES CONSEQUENCES DE LA REDUCTION DE LA TAILLE CORPORELLE SUR LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES SOUS RECHAUFFEMENT 133

5.1. Présentation du chapitre 133
5.2. Article 4 : Artificial warming decreases heterotroph densities and predator-prey biomass ratio in aquatic systems..... 136

6. DISCUSSION GENERALE 198

6.1. La valeur adaptative de la Temperature Size Rule..... 200
6.1.1. Relier les traits individuels à la fitness des individus dans la population 200
6.1.2. Deux méthodes pour étudier la valeur adaptative de la TSR 202
6.1.3. Dans un environnement qui se réchauffe, est-ce qu'un cycle de vie rapide représente un avantage évolutif par rapport à un cycle de vie lent ?..... 203
6.1.4. La TSR à court terme est-elle représentative de la TSR à long terme ?..... 205

6.2. Les conséquences écologiques du réchauffement et de la TSR sur les communautés et les écosystèmes..... 206
6.2.1. La réponse des communautés aux changements de taille dépend de l'intensité relative de la TSR aux différents niveaux d'organisation 206
6.2.2. Confronter les changements dans la biocénose aux fonctions écosystémiques 208
6.2.3. Le caractère complexe mais nécessaire des expériences à grande échelle 209

6.3. La ressource influence les conséquences écologiques du réchauffement et de la TSR 211
6.3.1. La diversité des métriques relatives à la ressource complexifie notre compréhension de ses relations avec la température et la taille corporelle 211
6.3.2. La dépendance des conséquences écologiques du réchauffement et des changements de taille au contexte nutritionnel..... 212
6.3.3. La rétroaction des changements de taille corporelle sur les ressources environnementales 213

6.4. Quatre axes de recherche pour améliorer nos prédictions des conséquences écologiques des changements de taille corporelle et du réchauffement climatique 214
6.4.1. Les contraintes morphologiques vs les contraintes bioénergétiques de la TSR..... 214
6.4.2. Les conséquences des changements de taille à travers les échelles biologiques 215
6.4.3. Les conséquences des effets directs vs indirects à travers les ressources et les changements de taille du réchauffement climatique..... 216
6.4.4. Les liens entre la réduction de la taille corporelle et les deux premières réponses universelles au réchauffement climatique..... 217

CONCLUSION.....219
BIBLIOGRAPHIE 220

Table des figures

Figure 1 : L'intérêt des scientifiques pour la taille corporelle apparaît avant même la naissance du terme d' « Écologie ». Depuis, la taille corporelle n'a cessé d'être l'objet de nombreuses recherches scientifiques et constitue l'un des traits les plus intégratifs des fonctions biologiques. Source : Simon Bazin. 16

Figure 2 : La taille corporelle est soumise à une sélection directionnelle en réponse à des facteurs de contrôle multiples et interactifs (encadré beige), et a des répercussions à tous les niveaux d'organisation du vivant allant des individus aux écosystèmes et aux services (encadré bleu). Les textes en rouge représentent les principaux mécanismes à l'origine des liens lettrés ou numérotés entre les différents encadrés et chaque lien est détaillé dans le texte principal. Source : Simon Bazin. 19

Figure 3 : Allométrie de la propriété biologique Y à la taille corporelle. L'allométrie peut être positive (droite rouge ; coefficient allométrique > 1 ; ex : plus l'algue est grande, plus ses lames pourraient être proportionnellement grandes par rapport à sa taille), isométrique (droite bleue ; coefficient allométrique = 1 ; ex : peu importe la taille d'une baleine, ses nageoires pourraient garder la même proportion par rapport à sa taille) ou négative (droite verte ; coefficient allométrique < 1 ; ex : plus une perruche est grande, plus son métabolisme est faible par rapport à sa taille). 20

Figure 4 : (A) Les points d'échantillonnage et la biomasse totale à travers l'océan ont servi à construire (B) le spectre de taille global des océans, des bactéries aux baleines. Source : Hatton et al. (2021). 25

Figure 5 : Les changements de taille se produisent à différents niveaux d'organisation du vivant. Les réductions de taille observées peuvent résulter d'une plus grande abondance d'espèces de petite taille ("Composition shift"), d'une proportion accrue d'individus plus petits/plus jeunes ("Structure shift"), et/ou d'une diminution de la taille à l'âge des individus (« Size-at-age shift »). Source : Ohlberger (2013), remaniée de Daufresne, Lengfellner, et Sommer (2009). 27

Figure 6 : L'eau douce ne représente qu'une infime proportion de l'eau sur Terre et est inégalement répartie entre les glaciers, les eaux souterraines et les eaux de surface. Les eaux de surface sont distribuées au sein des lacs et étangs, des fleuves et rivières et des marais. Sources des photos : ©National Geographic, Unesco, Centre d'information sur l'eau. 32

Figure 7 : Les écosystèmes aquatiques d'eau douce sont sources de biodiversité et rendent des services écologiques, économiques, culturels et éducatifs. Source : Simon Bazin. 33

Figure 8 : Les écosystèmes aquatiques (bleu) sont plus structurés par la taille que les écosystèmes terrestres (vert). Source des silhouettes : https://www.phylopic.org/. 36

Figure 9 : Les chapitres 3, 4 et 5 s'articulent dans le cadre conceptuel proposé en chapitre 2. Chapitre 3 : conséquences de la TSR via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les traits d'histoire de vie et la dynamique des populations (flèche pleine rouge). Chapitre 4 : conséquences de la TSR via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les traits d'histoire de vie et les interactions interspécifiques (flèches pointillées marrons). Chapitre 5 : conséquences de la TSR via les contraintes

morphologiques et bioénergétiques sur les interactions interspécifiques et leurs répercussions sur la dynamique des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (flèches en tirets grises). Source : Simon Bazin. 39

Figure 10 : Photographie d'une femelle médaka adulte avec des œufs. Source : Rémy Lassus. 40

Figure 11 : (A) Photographie d'une femelle *Daphnia magna* adulte avec des œufs et (B) représentation schématique de la parthénogenèse cyclique chez le genre *Daphnia*. Source : Ebert (2005). 41

Figure 12 : Photographie des aquariums et du système d'élevage utilisé pour le maintien des générations de médakas du laboratoire INRAE d'Aix en Provence. Source : Rémy Lassus. 42

Figure 13 : Photographie de la plateforme expérimentale des mésocosmes du laboratoire INRAE d'Aix en Provence. Source : Simon Bazin. 44

Figure 14: Représentation schématique de la situation de mes travaux de thèse dans le contexte du réchauffement climatique et des changements de taille corporelle. Les catégories rouges et les liens pleins ont été étudiés dans mes articles scientifiques. Les catégories en noir et les liens pointillés n'ont pas été directement traités dans ma thèse. Cependant, à mon sens, il s'agit de liens importants pour améliorer notre compréhension des conséquences écologiques du réchauffement climatique sur la biocénose et les écosystèmes. Ils sont donc discutés dans la discussion générale de thèse, dont les nombres 6.1, 6.2 et 6.3 représentent la structure. Les chiffres colorés 1, 2, 3 et 4 représentent les quatre axes de recherche proposés en fin de discussion. Source : Simon Bazin. 199

Figure 15 : l'efficacité énergétique plus élevée des *Daphnia* élevées et exposées à 26 °C par rapport à celle des *Daphnia* élevées et exposées à 18 °C n'était pas liée à une augmentation de la fécondité des individus. Source : Simon Bazin. 204

Figure 16 : L'effet du réchauffement sur la performance d'un organisme pour un trait donné dépend de la courbe de performance thermique de l'organisme. La performance P augmente à partir de la température critique minimale (CT_{min}), est maximale à la température optimale (T_{opt}) puis diminue jusqu'à la température critique maximale (CT_{max}). Si la température x se trouve (a) en dessous de T_{opt}, alors un réchauffement de y °C entraîne une augmentation de la performance, alors que si x se trouve (b) au-dessus de T_{opt}, alors un réchauffement de y °C entraîne une diminution de la performance de l'organisme pour ce trait. Source : Simon Bazin. 205

Chapitre 1

“Le monde, tel que nous le connaissons,
est ce lieu où les grands affrontent les petits,
sans que les uns ou les autres soient jamais sûrs de leurs tailles respectives,
et d’ailleurs tous se trompent.”
Les Normaux - David Gilbert

1. Introduction

1.1. La taille corporelle : un paramètre clé en écologie

1.1.1. Historique et intérêts des recherches sur la taille corporelle

La taille corporelle, qui a des composantes génétiques (Wolpert et al. 2000) mais aussi plastiques (Crozier et Hutchings 2014), est l'un des traits les plus anciennement étudiés en écologie. Avant même l'apparition du terme « écologie » proposé en 1866 par Ernst Haeckel, la taille corporelle suscitait déjà l'intérêt des scientifiques étudiant le fonctionnement du vivant et ses relations étroites à son environnement (Figure 1). Par exemple, Bergmann (1848) a proposé une règle éco-géographique reliant la taille du corps à la localisation géographique des espèces (Encadré 1). Initialement, cette règle stipule qu' « entre les espèces phylogénétiquement proches, les espèces homéothermes provenant de climats plus froids ont tendance à être plus grandes que les espèces provenant de climats plus chauds » (Blackburn, Gaston, et Loder 1999). La définition originale donnée par Carl Bergmann a été sujette à de nombreuses reprises et controverses. Par exemple, Rensch (1938) a étudié le degré de validité de la règle de Bergmann pour différentes sortes d'animaux dans différentes zones géographiques. Il a proposé, en accord avec Mayr (1942; 1956), que la règle ne soit plus appliquée qu'au niveau interspécifique au sein d'un même genre, mais de considérer également les variations de taille entre les populations au sein d'une même espèce, soit à l'échelle intraspécifique. La règle de James, s'appuyant sur la définition de la règle de Bergmann selon Mayr (1942), stipule qu'au sein des espèces, les populations vivant dans des environnements froids ont des tailles corporelles plus grandes que les populations vivant dans des environnements chauds (Encadré 1 ; James 1970). En plus d'être controversée pour les endothermes (Geist 1987; Paterson 1990; Meiri et Dayan 2003), l'hypothèse avancée par Carl Bergmann selon laquelle des faibles températures favorisent les grands individus en raison d'un faible ratio surface/volume qui réduit les pertes de chaleur n'est pas appropriée pour les ectothermes (Atkinson et Sibly 1997; mais voir Blackburn, Gaston, et Loder 1999), puisque ces derniers ne sont pas capables d'autoréguler leur température corporelle et dépendent directement de la température extérieure. Pourtant, de nombreux exemples montrent que la distribution de taille chez des espèces ectothermes est conforme à la règle de Bergmann (par exemple chez des poissons marins (Fernández-Torres, Martínez, et Olalla-Tárraga 2018) et d'eau douce (Rypel 2014)), suggérant que des mécanismes supplémentaires ou différents pourraient expliquer les variations géographiques de la taille corporelle. Atkinson et Sibly (1997) ont introduit le concept de puzzle évolutif en se demandant si la diminution de la taille corporelle des ectothermes dans des environnements chauds est une réponse adaptative ou une conséquence physiologique inévitable du réchauffement. En plus d'être soumise à des variations spatiales, la taille corporelle est également soumise à des variations temporelles. Par exemple, la règle de Cope postule que la taille corporelle des lignées de

population a tendance à augmenter au cours de l'évolution (Encadré 1 ; Cope 1885; Depéret 1908). Encore aujourd'hui, la règle de Bergmann et la variation spatiale et temporelle de la taille du corps en réponse aux changements de température restent controversées et sont à l'origine de nombreux articles scientifiques (Torres-Romero, Morales-Castilla, et Olalla-Tárraga 2016; Johnson et al. 2023). Cet historique illustre l'intérêt considérable dont fait l'objet la taille corporelle dans les recherches scientifiques.

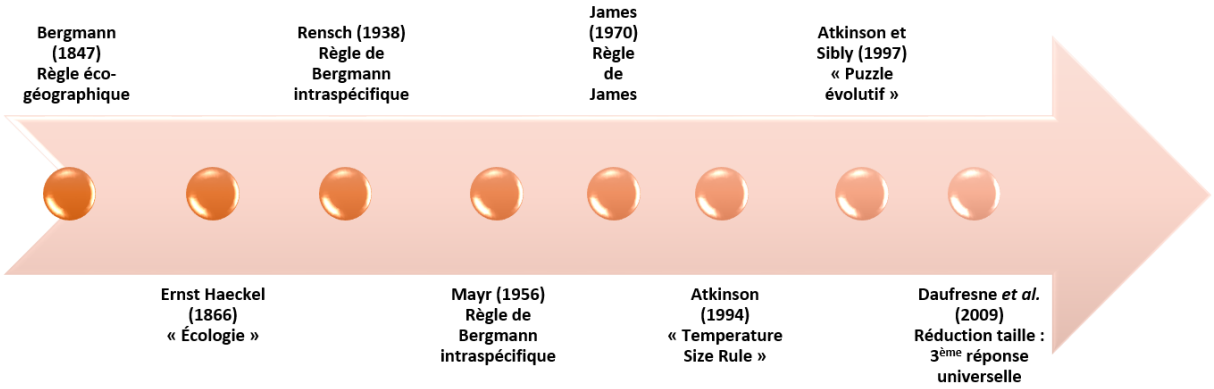


Figure 1 : L'intérêt des scientifiques pour la taille corporelle apparaît avant même la naissance du terme d' « Écologie ». Depuis, la taille corporelle n'a cessé d'être l'objet de nombreuses recherches scientifiques et constitue l'un des traits les plus intégratifs des fonctions biologiques. Source : Simon Bazin.

La taille corporelle est sujette à une sélection directionnelle en fonction de facteurs naturels tels que la température (Figure 2, flèche e) ou la quantité et la qualité des ressources disponibles dans l'environnement (Figure 2, flèche b). Depuis l'ère de l'Homme moderne, la taille corporelle répond également à de nombreuses contraintes directes d'origine anthropique (Figure 2, flèche c). Par exemple, le prélèvement sélectif des grands individus par la pêche a entraîné un déclin de la taille corporelle des prédateurs supérieurs dans les écosystèmes marins (Shackell et al. 2010), pouvant induire des changements dans la mortalité naturelle par prédation de certaines espèces (Audzijonyte et al. 2013). De plus, l'industrialisation a profondément modifié l'environnement, par la destruction d'habitats (Tilman et al. 1994) ou la pollution (Figure 2, flèche a), mais également par un réchauffement climatique dont la cinétique n'avait jamais été aussi élevée que jusqu'à présent (Figure 2, flèche d). Selon le 6^{e} rapport de synthèse du GIEC publié en Mars 2023, la température de surface de la planète s'est élevée de 1,1 °C par rapport à la période préindustrielle, et le réchauffement devrait atteindre + 4 °C d'ici la fin du siècle selon le scénario RCP 8.5 de l'IPCC (2023). En résumé, les facteurs de contrôle de la taille corporelle sont multiples et potentiellement interactifs, complexifiant notre capacité à prédire les variations de taille au sein des écosystèmes. Pourtant, puisque la majorité des propriétés biologiques et écologiques sont liées à la taille coporelle, il est primordial de prédire dans quels sens vont avoir lieu ces variations de taille et de comprendre comment ces changements impactent les propriétés biologiques et écologiques à travers les différentes échelles d'organisation biologique. Ensemble, ces connaissances permettraient de comprendre et de prédire au mieux les conséquences écologiques des changements de taille des organismes sur les écosystèmes, en particulier dans un contexte de réchauffement climatique.

L'attrait des scientifiques pour la taille corporelle s'explique parce que la taille corporelle est un trait relativement simple à quantifier permettant d'obtenir une importante quantité d'informations biologiques. En effet, de nombreuses propriétés biologiques individuelles telles que la fécondité, la locomotion, le métabolisme ou encore l'ingestion présentent une corrélation avec la taille (Figure 2, flèche 1). Ces relations ont été détaillées par Peters (1983) et Calder (1996) dans des livres de référence sur les implications écologiques de la taille corporelle. Au-delà de son caractère déterministe à l'échelle de l'individu, la taille corporelle a également des implications en écologie des populations (Figure 2, flèche 2 ; Kingsolver et Huey 2008; Ahti, Kuparinen, et Uusi-Heikkilä 2020; Savage et al. 2004). Par exemple, bien que la relation entre la taille corporelle et la fitness soit complexe, en particulier chez les ectothermes, nous considérons souvent, suivant la règle « bigger is better », qu'une plus grande taille corporelle est associée à une meilleure fitness des individus au sein de la population (Encadré 1 ; Kingsolver et Huey 2008). Comme elle est un facteur déterminant des interactions interspécifiques, la taille corporelle influence également la structure et la dynamique des communautés et des réseaux trophiques (Figure 2, flèche 3 ; Woodward et al. 2005). Finalement, les effets de la taille corporelle aux niveaux des individus, des populations et des communautés peuvent s'imbriquer et avoir des répercussions sur les niveaux d'organisation adjacents (Figure 2, flèches 4 et 5) et impacter le fonctionnement des écosystèmes (Figure 2, flèches 6, 7 et 8).

Encadré 1 : La taille corporelle, soumise aux variations spatiales, temporelles et environnementales, est le protagoniste de règles en écologie.

« En biologie, le terme "règle" est appliqué aux généralisations qui ont émergé des observations dans de multiples systèmes d'études » (Kingsolver et Huey 2008). Dans le but d'extraire des schémas généraux dans la variation de la taille du corps ou dans les mécanismes à l'origine du contrôle et des changements de taille et pour tenter de lier ce trait à la fitness des populations et au fonctionnement des écosystèmes, les écologues ont proposé des règles portant sur la taille corporelle à différents niveaux d'organisation biologique dont les principales sont définies dans cet encadré.

La règle de Bergmann : règle éco-géographique, initialement appliquée aux endothermes, de la variation de la taille du corps au niveau de la communauté. Selon cette règle, « entre les espèces phylogénétiquement proches, les espèces homéothermes provenant de climats plus froids ont tendance à être plus grandes que les espèces provenant de climats plus chauds » (Bergmann 1847).

La règle de James : règle éco-géographique de la variation de la taille du corps au niveau de la population. La règle de James prédit qu'au sein des espèces, les populations vivant dans des environnements froids ont des tailles corporelles plus grandes que les populations vivant dans des environnements chauds (James 1970).

La règle de Cope : règle évolutive qui postule que la taille corporelle des lignées de population a tendance à augmenter au cours de l'évolution (Cope 1885; Depéret 1908).

« Bigger is better » : règle décrivant la variation phénotypique au sein des populations qui stipule qu'une plus grande taille corporelle est souvent associée à une meilleure fitness (Kingsolver et Huey 2008).

La « Temperature Size Rule » : règle de la variation de la taille corporelle individuelle en réponse à la température. La TSR stipule qu'un ectotherme vivant dans un environnement chaud aura un taux de croissance initial plus élevé mais une taille à un stade « tardif » plus petite qu'un ectotherme vivant dans un environnement plus froid (Atkinson 1994).

La loi de Kleiber : l'exposant allométrique du taux métabolique en réponse à la taille à une température donnée est de ¾ (Kleiber 1932).

La Théorie Métabolique de l'Écologie : théorie liant conjointement les effets de la taille corporelle et de la température sur les propriétés biologiques individuelles et leurs répercussions sur les populations, les communautés et les écosystèmes (Brown et al. 2004).

La théorie du spectre de taille : théorie qui prédit que la valeur de l'exposant de la relation entre le logarithme de l'abondance et les classes de taille logarithmiques est proche de -1 (Sheldon et al. 1972).

Bien que ces généralisations des liens entre taille corporelle et température soient très utiles, notamment pour émettre des hypothèses sur les effets indirects du réchauffement climatique via les changements de taille, les hypothèses à l'origine de ces différentes règles peuvent parfois être contradictoires (par exemple, l'hypothèse selon laquelle une plus grande taille corporelle est associée à une meilleure fitness au sein des populations ne s'accorde pas avec l'hypothèse selon laquelle une réduction de la taille en réponse à l'augmentation de la température peut conférer un avantage évolutif), ce qui complexifie nos capacités de compréhension et de prédiction des effets de la taille corporelle à large échelle.

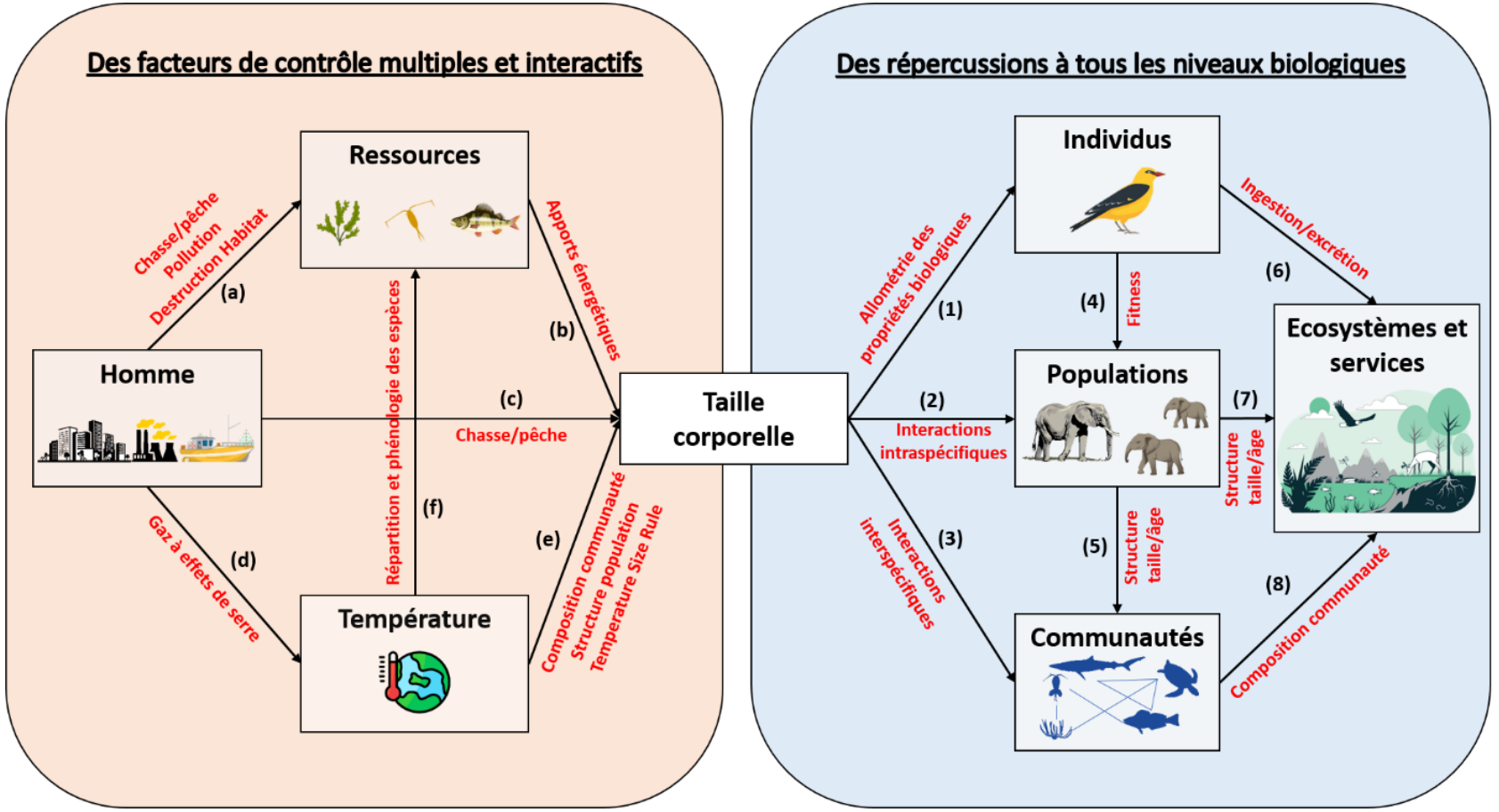


Figure 2 : La taille corporelle est soumise à une sélection directionnelle en réponse à des facteurs de contrôle multiples et interactifs (encadré beige), et a des répercussions à tous les niveaux d'organisation du vivant allant des individus aux écosystèmes et aux services (encadré bleu). Les textes en rouge représentent les principaux mécanismes à l'origine des liens lettrés ou numérotés entre les différents encadrés et chaque lien est détaillé dans le texte principal. Source : Simon Bazin.

1.1.2. Allométrie des propriétés biologiques individuelles à la taille corporelle

La quasi-totalité des propriétés biologiques individuelles s'échelonne avec la taille corporelle (Figure 2, flèche 1). La dépendance d'une variable biologique Y à la taille X est typiquement caractérisée par une loi d'échelle allométrique (Figure 3), qui prend la forme suivante :

$$Y = aX^b \quad \text{(eq 1)}$$

Avec a une constante caractéristique de l'organisme et b l'exposant de l'échelle allométrique. Il est possible de linéariser cette relation par transformation logarithmique pour obtenir l'équation suivante :

$$\log(Y) = a\ log(X) + \log(b) \quad \text{(eq 2)}$$

Cette propriété de la loi d'échelle allométrique permet d'estimer très facilement les constantes a et b de la régression.

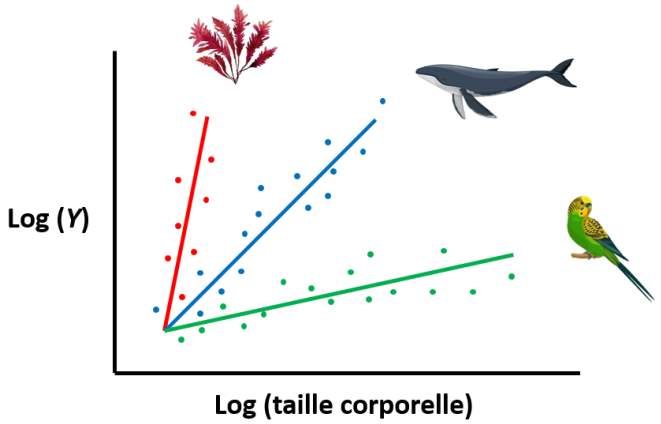


Figure 3 : Allométrie de la propriété biologique Y à la taille corporelle. L'allométrie peut être positive (droite rouge ; coefficient allométrique > 1 ; ex : plus l'algue est grande, plus ses lames pourraient être proportionnellement grandes par rapport à sa taille), isométrique (droite bleue ; coefficient allométrique = 1 ; ex : peu importe la taille d'une baleine, ses nageoires pourraient garder la même proportion par rapport à sa taille) ou négative (droite verte ; coefficient allométrique < 1 ; ex : plus une perruche est grande, plus son métabolisme est faible par rapport à sa taille).

La réponse allométrique du métabolisme à la taille corporelle est sans aucun doute la relation la plus étudiée et la plus connue dans la littérature scientifique en écologie (Kleiber 1932; Peters 1983; Brown et al. 2004; West, Brown, et Enquist 1997; Calder 1996). Le métabolisme correspond à l'ensemble des réactions biochimiques qui se produisent dans le corps d'un organisme. Les travaux de Kleiber (1932) ont permis d'établir la loi qui prédit que l'exposant allométrique du taux métabolique en réponse à la taille à une température donnée est de ¾. La régularité dans l'estimation de l'exposant allométrique du métabolisme à une valeur ¾ est telle qu'il a été proposé que ce soit un rare exemple d'une loi biologique générale (Encadré 1 ; Wilkie 1977), bien que certains auteurs alertent sur l'universalité de cette valeur du coefficient allométrique en fonction

du niveau taxonomique, de la physiologie ou encore de l'environnement (Clarke 2006; Glazier 2005; 2006; 2015). Par exemple, Glazier (2006) a montré que le métabolisme s'échelonne isométriquement avec la masse corporelle dans cinq phylums différents d'animaux aquatiques pélagiques.

Des études ont montré que la plupart des processus biologiques s'échelonnent avec des exposants proches de multiples de ¼ (West, Brown, et Enquist 1997; Schmidt-Nielsen 1984; Savage et al. 2004). Par exemple, les tailles des structures biologiques comme la section transversale de l'aorte des mammifères et celle des troncs d'arbres s'échelonnent avec un exposant allométrique de ¾ (West, Brown, et Enquist 1997). En revanche, les temps de la circulation sanguine, de la croissance et du développement de l'embryon ou encore la durée de vie s'échelonnent avec un exposant proche de ¼ (West, Brown, et Enquist 1997; Speakman 2005). West, Brown, et Enquist (1997; 1999a; 1999b) ont montré que les propriétés structurelles et fonctionnelles des surfaces et des réseaux de distribution dans la biologie (par exemple les systèmes cardiovasculaire et respiratoire des vertébrés) pourraient expliquer la multiplicité de l'exposant allométrique avec la valeur ¼, bien que certains auteurs l'aient remis en question en démontrant que de nombreuses caractéristiques telles que le système vasculaire végétal ou le système trachéal des insectes ne sont pas conformes aux hypothèses du modèle de West, Brown et Enquist (Kozłowski et Konarzewski 2004; 2005). Ces estimations ne peuvent pas être considérées comme la « vraie » valeur de l'exposant pour toutes les équations relatives à la variable biologique associée, mais comme une approximation raisonnable encore très utilisée aujourd'hui dans les études théoriques et de modélisation (Sentis, Hemptinne, et Brodeur 2014; Lindmark et al. 2018).

L'allométrie des propriétés biologiques individuelles avec un exposant multiple de ¼ est par exemple un support fondamental de la « Metabolic Theory of Ecology » (MTE ; Encadré 1 ; Brown et al. 2004). En sachant que les cinétiques des taux de réaction biochimique et de presque tous les taux d'activité biologique en fonction de la température sont décrites par la relation de Van't Hoff-Arrhenius (eq 3 ; Arrhenius 1889), Brown et al. (2004) ont combiné ces lois générales pour décrire comment les propriétés biologiques répondent aux effets conjoints de la taille corporelle et de la température.

$$e^{-E/kT} \qquad \text{(eq 3)}$$

Où E est l'énergie d'activation, k est la constante de Boltzmann et T est la température absolue en K (Boltzmann 1970; Arrhenius 1889). Ainsi, suivant la MTE, le taux métabolique individuel I peut être obtenu selon l'équation suivante :

$$I = I_0 M^{3/4} e^{-E/kT} \qquad \text{(eq 4)}$$

Où I_0 est une constante de normalisation indépendante de la taille et de la température du corps et M est la masse corporelle (proxy de la taille). Le même raisonnement peut être appliqué aux autres variables biologiques telles que la survie ou la production de biomasse. Étant donné que la MTE permet d'étudier les effets conjoints de la taille corporelle et de la température sur la plupart des propriétés biologiques individuelles, elle a été et est encore aujourd'hui un outil très utile dans l'exploration des conséquences écologiques des variations de taille corporelle, en particulier dans un contexte de réchauffement climatique. Par exemple, Sentis, Binzer, et Boukal (2017) ont utilisé la MTE pour étudier comment les réponses de la taille à la température modifient la persistance d'une chaîne alimentaire à travers différents gradients environnementaux.

1.1.3. Implications de la taille corporelle en écologie des populations

La dynamique des populations dépend directement des performances individuelles des organismes (par exemple la survie, la fécondité, la croissance ou encore le métabolisme), qui elles-mêmes sont étroitement liées à la taille corporelle et déterminent la valeur sélective de l'individu au sein de la population (Figure 2, flèche 4).

La loi de Malthus (croissance exponentielle), à l'origine de nombreux modèles théoriques comme le modèle de prédation de Lotka-Volterra (Volterra 1926), est souvent considérée comme la première loi générale de la dynamique des populations (Turchin 2001). Le taux de croissance démographique maximal r_{max} est utilisé pour quantifier la croissance d'une population suivant une loi de croissance exponentielle (non soumise à une densité-dépendance). Il a été documenté que le taux de croissance maximal r_{max} s'échelonne avec la taille corporelle avec un exposant allométrique de -¼ (Slobodkin 1980; Blueweiss et al. 1978), parce que la reproduction est alimentée par le métabolisme et que les taux de production et les taux de mortalité spécifiques à la masse s'échelonnent avec la taille corporelle (Brown et al. 2004; Savage et al. 2004). En incluant une dépendance de r_{max} à la température, la MTE prédit que les organismes plus petits vivant à des températures plus élevées ont tendance à avoir des valeurs de r_{max} plus élevées que les organismes plus grands vivant à des températures plus froides, simplement en raison de contraintes allométriques et cinétiques (Savage et al. 2004). La MTE prédit également que si le taux d'approvisionnement en ressources et la température sont maintenus constants, alors la densité de population devrait varier inversement avec la taille du corps, avec un exposant allométrique de -¾ (Brown et al. 2004).

Par ailleurs, la taille corporelle des individus détermine les changements dans la structure de taille de la population. Par exemple, la probabilité de survie en réponse à diverses pressions (telles que la prédation, la pêche ou les facteurs biotiques de l'environnement) peut différer entre les stades de la vie d'un organisme et donc de sa taille (Ohlberger 2013). À l'échelle interspécifique, la MTE prédit une diminution de la mortalité avec la taille corporelle avec un exposant allométrique de -¼ (Brown et al. 2004; Savage et al. 2004). En revanche, Peck et al. (2009) ont montré que des individus plus petits survivaient à des températures plus élevées que leurs congénères plus grands, ce qui suggère que les juvéniles résistent mieux au réchauffement que les individus plus grands et plus âgés. Outre la survie dépendante de la taille, la dispersion spécifique à la taille peut également entraîner des changements dans la structure de taille de la population, car la capacité des individus à se disperser dépend souvent du phénotype et en particulier de la taille corporelle (McCauley et Mabry 2011).

La taille corporelle joue un rôle dans la dynamique et la structure de taille de la population, mais aussi dans les interactions intraspécifiques (Figure 2, flèche 2). Les capacités compétitives d'individus de tailles différentes pour l'espace ou pour la ressource dépendent de l'allométrie des propriétés biologiques individuelles, en particulier du métabolisme, de la croissance et de la consommation (Persson et al. 1998; Ohlberger et al. 2011). Par exemple, les coûts métaboliques augmentent généralement plus rapidement avec la taille corporelle que les taux d'assimilation énergétique, ce qui signifie que les individus de grande taille ont besoin de plus de ressources pour couvrir leurs besoins métaboliques que les individus de petite taille (Persson et De Roos 2006). Cette compétition asymétrique basée sur la taille est appelée asymétrie ontogénétique et

conduit à une croissance inégale limitée par les ressources entre les juvéniles et les adultes et a des implications sur la dynamique des populations (Lindmark et al. 2018; De Roos et Persson 2013). Au sein des interactions intraspécifiques, la taille corporelle peut également jouer un rôle dans le choix d'un partenaire lors de la reproduction. Généralement, les individus de grande taille ont un avantage reproducteur par rapport aux individus de petite taille, comme il a été montré chez le médaka (Howard et al. 1998) ou chez les écrevisses (Aquiloni et Gherardi 2008). La dépendance à la taille de la sélection d'un partenaire peut entraîner une sélection naturelle vers des individus d'une certaine classe de taille (Ahti, Kuparinen, et Uusi-Heikkilä 2020). Le fait que les individus les plus grands sont les plus souvent sélectionnés pourrait expliquer pourquoi, suivant la règle « bigger is better », une plus grande taille corporelle est associée à une meilleure fitness des individus au sein de la population (Encadré 1 ; Kingsolver et Huey 2008).

1.1.4. Les communautés et les réseaux trophiques basés sur la taille corporelle

Au sein d'un écosystème, les espèces sont liées entre elles par un réseau d'interactions interspécifiques et par les flux d'énergie et de matière (Woodward et al. 2005). Des études précédentes ont montré que la taille corporelle relative des individus a de fortes implications sur les interactions compétitives et trophiques ainsi que sur les structures des communautés et des réseaux alimentaires (Figure 2 flèche 3 ; Emmerson et Raffaelli 2004; Woodward et al. 2005; Gibert et DeLong 2014; Vagnon et al. 2021; Vucic-Pestic et al. 2010; Sentis, Binzer, et Boukal 2017; Cuthbert et al. 2020; Yodzis et Innes 1992).

La taille corporelle, et notamment le rapport entre la taille d'une proie par rapport à son prédateur, est un facteur prédictif important de la force des interactions trophiques entre les espèces (Cuthbert et al. 2020). En effet, certaines classes de taille chez un prédateur peuvent être plus efficaces dans la recherche de nourriture et certaines classes de taille chez une proie peuvent être moins vulnérables à la prédation. Ceci s'explique parce que la taille corporelle a une influence primordiale sur la morphologie et le comportement des espèces (Brose 2010). Par exemple, des prédateurs de plus grande taille peuvent avoir des capacités de nage améliorées et une acuité visuelle accrue, alors que des proies de plus grande taille peuvent fuir leur prédateur et se cacher plus facilement dans des refuges disponibles dans leur environnement (Cuthbert et al. 2020). La structure des populations, déterminant l'abondance au sein des différentes classes d'âge et/ou de taille, a donc des implications importantes dans la dynamique des communautés (Figure 2, flèche 5). La force des interactions trophiques dépendante de la taille a généralement des répercussions sur l'intensité des cascades trophiques. Renneville et al. (2016) ont montré que des grands poissons avaient la capacité de se nourrir de grands herbivores à forte capacité de filtrage, affectant ainsi positivement l'abondance des producteurs primaires. Ces résultats illustrent le fait que l'étendue du régime alimentaire définie par les effets mécaniques de la taille du consommateur peut modifier la force des cascades trophiques dans les systèmes naturels et finalement modifier la structure de taille et l'abondance des espèces au sein des communautés.

En intégrant de l'horizontalité à chaque niveau trophique, c'est-à-dire en intégrant du choix dans les proies potentielles de différents prédateurs, la taille corporelle peut être

un critère de sélection de proies et déterminer la force des interactions au sein des réseaux trophiques. C'est sur cette observation que se sont construits des modèles de niche basés sur la taille pour prédire les interactions trophiques entre les espèces de poissons de la mer Méditerranée (Williams et Martinez 2000), pour explorer la connectivité du réseau trophique marin mondial (Albouy et al. 2019) ou encore pour reconstruire les réseaux trophiques des écosystèmes naturels d'eau douce (Vagnon et al. 2021). Puisque la taille corporelle a des implications dans les caractéristiques du réseau trophique, elle est également un facteur prédictif important de la persistance de la chaîne alimentaire et de la stabilité des réseaux trophiques (Sentis, Binzer, et Boukal 2017; Emmerson et Raffaelli 2004; Woodward et al. 2005).

Sheldon, Prakash, et Sutcliffe Jr. (1972) se sont intéressés à la distribution par taille des particules dans l'océan à l'échelle régionale, et ont émis l'hypothèse que « des concentrations à peu près égales de matière se produisent à toutes les tailles de particules dans la plage de 1 µm à environ 10^8 µm, c'est-à-dire des bactéries aux baleines ». Depuis cette étude, la distribution de l'abondance ou de la biomasse (excluant la taxonomie) entre différentes classes de taille est communément appelée le spectre de taille ou le spectre de Sheldon (bien que de nombreux autres noms soient utilisés pour caractériser cette relation en fonction de la méthode utilisée ; Sprules et Barth 2016; Edwards et al. 2017). Les spectres de taille sont influencés par la combinaison de nombreux facteurs tels que le métabolisme, les taux de consommation, les interactions prédateurs-proies, le taux de croissance des populations ou encore la mortalité (Guiet, Poggiale, et Maury 2016; Sprules et Barth 2016; Edwards et al. 2017), et la plupart de ces facteurs présentent des relations allométriques avec la taille corporelle. L'hypothèse émise par Sheldon, Prakash, et Sutcliffe Jr. (1972) a très largement été validée, principalement à travers des études sur les communautés planctoniques (San Martin et al. 2006; Atkinson et al. 2021; Quinones, Platt, et Rodríguez 2003) et sur les poissons (Yurista et al. 2014). Malgré l'importante diversité des facteurs influençant les spectres de taille, les estimations de la valeur de l'exposant pour la relation entre le logarithme de l'abondance et les classes de taille logarithmique sont remarquablement similaires, avec des valeurs proches de -1 (Quinones, Platt, et Rodríguez 2003; Atkinson et al. 2021; Andersen 2019), bien que son estimation dépende de la méthode utilisée pour construire le spectre de taille (Edwards et al. 2017). Récemment, Hatton et al. (2021) ont reconstruit le spectre de taille des océans pour tester l'hypothèse de Sheldon à l'échelle mondiale et étudier les impacts humains sur le spectre de taille de l'océan. Ils ont trouvé que, sur 23 ordres de grandeur différents, la valeur de l'exposant du spectre de taille était de -1,04 (Figure 4). La régularité dans l'estimation de l'exposant des spectres de taille malgré la diversité des facteurs de contrôle illustre à quel point la taille corporelle est structurelle dans la dynamique des communautés et la structure des réseaux alimentaires.

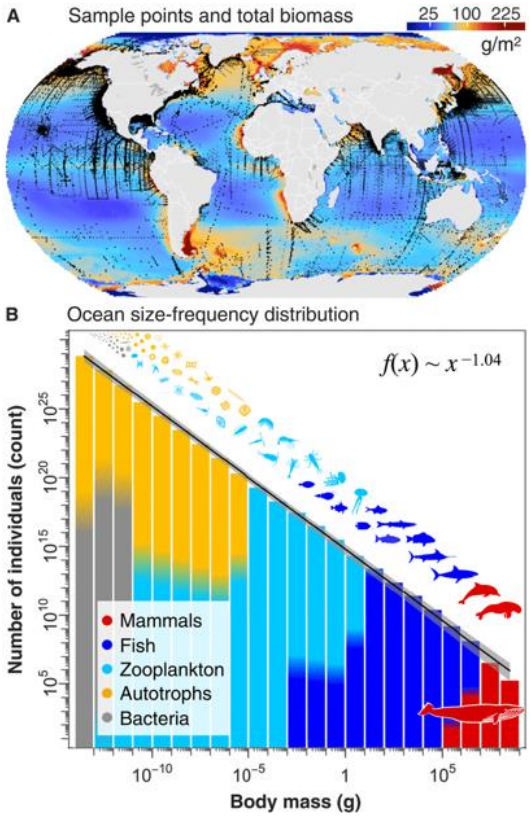


Figure 4 : (A) Les points d'échantillonnage et la biomasse totale à travers l'océan ont servi à construire (B) le spectre de taille global des océans, des bactéries aux baleines. Source : Hatton et al. (2021).

1.1.5. Les répercussions sur le fonctionnement des écosystèmes

Les implications de la taille corporelle au niveau des individus, des populations et des communautés ont des répercussions sur les fonctions clés des écosystèmes (par exemple la productivité primaire, la dégradation de la matière organique ou le cycle des nutriments) et sur les services écosystémiques associés (par exemple le stockage de carbone ou l'approvisionnement en nourriture pour l'Homme ; Figure 2, flèches 6, 7 et 8 ; Oke et al. 2020; Réveillon et al. 2022; Lindmark et al. 2022; Gebert et al. 2022).

La taille corporelle est un déterminant majeur du métabolisme et influence par conséquent les taux d'ingestion et d'excrétion des individus. Certaines fonctions clés de l'écosystème, comme la dégradation de la matière organique ou le cycle des nutriments, dépendent directement de l'efficacité énergétique des individus (c'est-à-dire l'équilibre entre les gains énergétiques de l'ingestion et les pertes énergétiques du métabolisme et de l'excrétion). De ce fait, la taille corporelle individuelle des organismes présents dans un écosystème peut affecter des fonctions écosystémiques (Figure 2, flèche 6) comme la cinétique de dégradation de la matière et du cycle des nutriments. Par exemple, Réveillon et al. (2022) ont montré que la taille corporelle de *Gammarus fossarum*, un détritivore aquatique, modulait son efficacité énergétique sous réchauffement et affectait les taux de décomposition de la litière de feuilles dans les systèmes aquatiques.

Comme la taille des individus peut déterminer leurs capacités physiques, leur comportement ou encore leur valeur nutritive et économique pour l'Homme, la structure d'âge et/ou de taille des populations (par exemple la proportion de juvéniles par rapport aux adultes) peut également avoir des implications dans les fonctions écosystémiques et les services rendus par les écosystèmes (Figure 2, flèche 7). Oke et al. (2020) ont par exemple montré que la structure de taille des populations de saumons en Alaska était corrélée au transport des nutriments entre les écosystèmes marins et terrestres, à la valeur économique du saumon pour la pêche et à la valeur nutritive pour les repas des populations locales, et que les changements dans la structure de taille de ces populations de saumons avaient de fortes répercussions écologiques et économiques.

La structure de taille des communautés, déterminée par la diversité et l'abondance des espèces et la structure de ses différentes populations, peut également affecter des processus et des services écosystémiques (Figure 2, flèche 8). Par exemple, la structure de taille d'une communauté peut déterminer sa valeur économique pour la pêche, notamment parce que les espèces et les individus les plus gros peuvent être plus facilement prélevés et ont une valeur économique potentiellement plus élevée. Lindmark et al. (2022) ont montré que la structure de taille de réseaux trophiques marins déterminait les rendements de la pêche, et que des changements dans la structure de taille pouvaient avoir des implications économiques importantes.

Finalement, l'influence de la taille corporelle aux multiples échelles d'organisation biologique allant de l'individu aux communautés et ses répercussions sur le fonctionnement des écosystèmes font de ce trait un paramètre clé en écologie. Ainsi, des changements de taille, même de faible ampleur, peuvent avoir des répercussions considérables sur la biocénose, sur le fonctionnement des écosystèmes et sur les services écologiques et économiques rendus par ces écosystèmes pour l'Homme.

1.2. La réduction de la taille corporelle est la 3ème réponse universelle au réchauffement climatique

1.2.1. Les mécanismes à l'origine des réductions de la taille corporelle

Le réchauffement climatique, acteur majeur de la crise de la biodiversité, provoque de profonds changements environnementaux et biologiques auxquels les espèces doivent s'adapter très rapidement pour survivre et se développer (McGaughran, Laver, et Fraser 2021). La première réponse universelle des espèces au réchauffement climatique est une modification dans les aires de répartition géographique, avec des espèces migrant vers des altitudes et des latitudes plus élevées pour rester dans des environnements qui leur sont thermiquement favorables (Parmesan et Yohe 2003). La seconde réponse universelle des espèces est une modification de la phénologie (Visser et Both 2005), c'est-à-dire un décalage dans les activités saisonnières telles que la période de reproduction ou de croissance, menant à des découplages dans les dynamiques prédateurs-proies.

Récemment, la réduction de la taille corporelle a été proposée comme une troisième réponse universelle au réchauffement climatique (Daufresne, Lengfellner, et Sommer 2009; Gardner et al. 2011; Sheridan et Bickford 2011).

Plusieurs mécanismes sous-jacents, non mutuellement exclusifs, sont à l'origine des réductions de taille observées dans les écosystèmes naturels (Daufresne, Lengfellner, et Sommer 2009). Premièrement, au niveau de la communauté, le réchauffement climatique tend à sélectionner les espèces de petite taille et à augmenter leur abondance relative par rapport aux espèces de grande taille (Figure 5, « Composition shift »). Par exemple, Winder, Reuter, et Schladow (2008) ont montré que le réchauffement du lac Tahoe a favorisé les espèces de diatomées planctoniques de petite taille. Deuxièmement, la réduction de la taille corporelle peut être causée par une modification de la structure d'âge de la population (Figure 5, « Structure shift »). Daufresne, Lengfellner, et Sommer (2009) ont trouvé que la diminution de la taille corporelle moyenne des populations de poissons était liée à une augmentation de la proportion de juvéniles par rapport aux adultes. Troisièmement, à l'échelle des individus, la taille à l'âge et particulièrement la taille adulte diminue avec le réchauffement (Figure 5, « Size-at-age shift »). Cette réponse de la taille à la température est communément appelée la « Temperature Size Rule » (TSR ; Atkinson 1994).

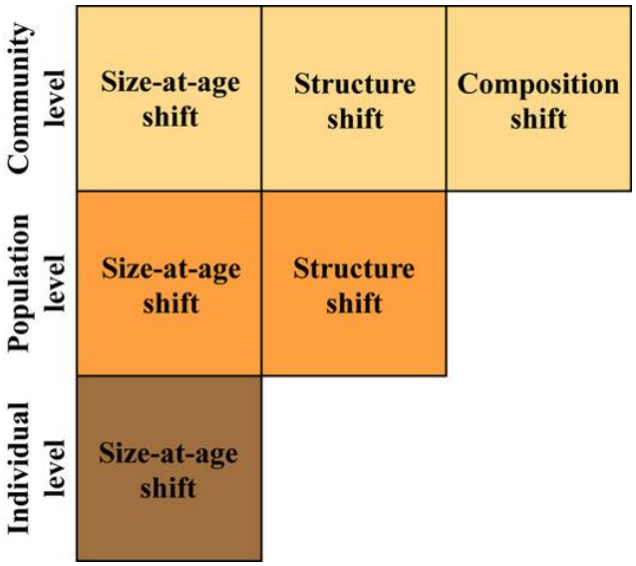


Figure 5 : Les changements de taille se produisent à différents niveaux d'organisation du vivant. Les réductions de taille observées peuvent résulter d'une plus grande abondance d'espèces de petite taille ("Composition shift"), d'une proportion accrue d'individus plus petits/plus jeunes ("Structure shift"), et/ou d'une diminution de la taille à l'âge des individus (« Size-at-age shift »). Source : Ohlberger (2013), remaniée de Daufresne, Lengfellner, et Sommer (2009).

1.2.2. Définition et mécanismes sous-jacents de la « Temperature Size Rule »

Atkinson (1994) a été le premier à proposer la « Temperature Size Rule » comme une loi générale chez les ectothermes. La TSR stipule qu'un ectotherme vivant dans un environnement chaud aura un taux de croissance initial plus élevé mais une taille à un stade « tardif » plus petite qu'un ectotherme vivant dans un environnement plus froid (Encadré 1). La taille à un stade « tardif » peut ainsi se référer à la taille à maturité, à la taille adulte ou encore à la taille asymptotique.

De nombreuses études se sont intéressées à la TSR et ont formulé des hypothèses quant aux mécanismes proximaux (c'est-à-dire la manière dont les facteurs environnementaux influencent le cycle biologique via les processus physiologiques et de développement (Thierry 2005)) à l'origine des changements de taille en réponse aux variations de température. La limitation en oxygène a été proposée comme mécanisme proximal à l'origine des variations de taille en réponse à la température (Walczyńska et al. 2015; Walczyńska et Sobczyk 2017; Hoefnagel et Verberk 2015). L'hypothèse associée est que l'oxygène est plus susceptible de devenir limitant lorsque le métabolisme des ectothermes augmente en réponse au réchauffement, impliquant une plus grande demande en oxygène (Frazier, Woods, et Harrison 2001; Verberk et al. 2011; Verberk et Bilton 2011). Certains auteurs ont suggéré que l'augmentation de la demande en oxygène avec le réchauffement était plus forte que l'apport en oxygène, réduisant la portée aérobie du métabolisme (Atkinson, Morley, et Hughes 2006; Pörtner 2010). La limitation en oxygène agirait alors davantage comme une pression sélective pour réduire la taille corporelle au chaud, en éliminant les génotypes les plus enclins à la limitation d'oxygène (c'est-à-dire les génotypes produisant les individus les plus grands ; Verberk et al. 2021). La disponibilité de la nourriture pourrait également être un autre mécanisme proximal à l'origine des changements de taille observés (Gardner et al. 2011). En effet, en jouant sur l'abondance, la diversité et la qualité des ressources ainsi que sur les activités métaboliques qui contraignent la nutrition, le réchauffement modifie considérablement l'approvisionnement des organismes. Or la croissance, déterminant la taille corporelle à un stade donné, est fortement impactée par la nourriture (Elser et al. 2003), suggérant que les changements dans la quantité et la qualité des ressources de l'environnement pourrait être à l'origine des changements de taille.

Les changements de taille corporelle individuelle induits par la température pourraient également être expliqués par des mécanismes ultimes, c'est-à-dire davantage liés à la valeur adaptative (Thierry 2005). Par exemple, le réchauffement conduit généralement à un taux de croissance accéléré lors des premiers stades de vie et à une maturation précoce, permettant aux individus de se reproduire plut tôt et à une taille plus petite. Etant donné que le réchauffement diminue souvent la survie (Bestion et al. 2015), les individus qui se reproduisent plus tôt pourraient avoir plus de chances d'atteindre la maturité sexuelle, ce qui leur conférerait un avantage évolutif par rapport aux individus à maturation tardive. Une question largement débattue dans la littérature est de savoir si les changements de taille corporelle sont expliqués par une sélection génétique en réponse au réchauffement ou à une plasticité phénotypique. Bien que difficile à obtenir en raison du manque de jeu de données long terme et de la complexité des études portant sur la sélection génétique, la réponse à cette question peut déterminer la capacité des espèces à s'adapter aux modifications de l'environnement dans un contexte de

réchauffement climatique puisque ces processus s'opèrent sur des échelles de temps différentes (Gardner et al. 2011).

Finalement, il n'est pas clair si les changements de taille observés sous réchauffement sont causés par des contraintes physiologiques inévitables, par la plasticité phénotypique ou par la sélection génétique, car la généralité de ces théories est mal étayée. La TSR a donc, et l'est encore aujourd'hui, considérée comme un puzzle évolutif, dont les mécanismes sous-jacents restent controversés (Berrigan et Charnov 1994; Angilletta, Steury, et Sears 2004; Atkinson et Sibly 1997; Perrin 1995; Hoefnagel et Verberk 2015) et les conséquences écologiques peu explorées.

1.2.3. Les conséquences écologiques des changements de taille induits par la température

Étant donné que la majorité des processus biologiques sont liés à la taille corporelle, les réductions de taille observées en réponse au réchauffement climatique ont inévitablement des conséquences écologiques sur les individus, les populations, les communautés et plus généralement sur le fonctionnement des écosystèmes.

De nombreuses études se sont intéressées aux conséquences écologiques des changements de taille induits par la pêche commerciale (Shackell et al. 2010; Audzijonyte et al. 2013; Enberg et al. 2012; Ahti, Kuparinen, et Uusi-Heikkilä 2020). En prélevant les plus gros individus, la pêche est un facteur majeur de la réduction de la taille corporelle des poissons dans les écosystèmes marins (Shackell et al. 2010). Audzijonyte et al. (2013) ont montré qu'une faible diminution de la taille chez cinq espèces de poissons avait des répercussions considérables sur les interactions interspécifiques, la biomasse et les rendements de pêche. Par exemple, pour certaines espèces, une diminution de 4 % de la longueur sur 50 ans a entraîné une augmentation de 50 % de la mortalité par prédation (Audzijonyte et al. 2013). Cependant, les conséquences écologiques des changements de taille induits par la température peuvent être différentes de celles des changements de taille induits par la pêche. En effet, les changements de taille induits par la température ont lieu dans un contexte de réchauffement climatique, qui est un processus continu qui permet l'acclimatation des organismes (Rohr et al. 2018; Donelson et al. 2011). L'acclimatation est un processus qui peut interagir avec la taille et la température dans le contrôle des mécanismes physiologiques tels que les taux biologiques (Morla et al. Soumis; Enriquez et al. 2018; Gray 2013; mais voir Alberto-Payet et al. 2022), pouvant avoir des répercussions sur les interactions interspécifiques (Sentis, Morisson, et Boukal 2015; Sentis et al. 2022; Sohlström et al. 2021; Rohr et al. 2018; Sinclair et al. 2016). Par exemple, Sentis, Morisson, et Boukal (2015) ont montré que les larves de libellules acclimatées à des températures plus élevées ont des taux de prédation maximum plus élevés que les larves acclimatées à des températures plus basses. Par conséquent, lorsque les réductions de taille corporelle sont dues au réchauffement, celles-ci s'accompagnent simultanément de profondes modifications dans les caractéristiques individuelles en réponse à des effets indépendants et interactifs de la taille corporelle, de la température et de l'acclimatation, ce qui complexifie la compréhension des impacts des changements de taille.

De manière générale, la température et les changements de taille induits par la température (qu'ils soient causés par une sélection d'espèces plus petites au sein des

communautés, par la modification de la structure de stade des populations et/ou par la réponse de la taille individuelle à la température) ont des impacts sur la structure de taille de la biocénose et peuvent par conséquent impacter le spectre de taille. En plus de favoriser les espèces ou les individus de petite taille, Barneche et al. (2021) ont également montré que le réchauffement diminuait l'efficacité du transfert d'énergie entre les ressources et les consommateurs. En règle générale, environ 10 % de l'énergie produite dans un niveau trophique est restituée au suivant (Lindeman 1942; Pauly et Christensen 1995), mais Barneche et al. (2021) ont montré que l'efficacité du transfert trophique pouvait diminuer jusqu'à 56 % dans des étangs artificiels exposés à un réchauffement de +4 °C pendant 7 ans. Par conséquent, nous pouvons nous attendre à une accumulation de la biomasse dans les niveaux trophiques les plus faibles et dans les organismes de petite taille sous réchauffement climatique. Cela se traduirait par une amplification de la pente dans le spectre de taille des biocénoses en augmentant l'abondance ou la biomasse des petites classes de taille par rapport aux grandes classes de taille. Étant donné que chaque organisme a une demande énergétique plus importante à température élevée (Brown et al. 2004), nous pouvons également nous attendre à ce que la hauteur des spectres de taille diminue en réponse à une diminution de la biomasse des biocénoses.

Certains auteurs se sont intéressés aux conséquences des changements de taille induits par la température au niveau de la communauté (Uszko, Huss, et Gårdmark 2022; Thunell et al. 2021) et également au niveau de la structure des populations (Lindmark et al. 2018; 2019) en utilisant des modèles théoriques de biomasse structurés par stade et basés sur le « Dynamic Energy Budget » (DEB; Kooijman 2000) reliant l'histoire de vie individuelle (traits d'histoire de vie, biologiques et physiologiques) à la dynamique de la population (De Roos et al. 2007). Ces auteurs ont montré que des changements liés à la température dans la taille des espèces au sein de la communauté et des changements dans la structure des stades des populations influençaient la réponse des communautés et des réseaux trophiques au réchauffement climatique (Uszko, Huss, et Gårdmark 2022; Thunell et al. 2021; Lindmark et al. 2018; 2019). Par exemple, Lindmark et al. (2019) ont montré que les effets de la température sur la structure et la stabilité des communautés n'étaient pas déterminés par la dépendance de l'efficacité énergétique à la température, mais plutôt par des interactions compétitives intraspécifiques dépendantes du stade et de la prédation (Lindmark et al. 2019). Ces études théoriques soutiennent qu'il est essentiel de prendre en compte la dépendance des effets du réchauffement sur la structure de taille inter et intraspécifique et appellent à une meilleure compréhension des interactions température-taille pour améliorer les prédictions des effets du réchauffement climatique sur la structure biologique des écosystèmes. Cependant, ces études ont simulé des changements de taille au niveau de la structure des communautés et des populations, mais elles n'ont pas intégré de variation de taille individuelle en réponse à la température.

Seules quelques études ont exploré les conséquences écologiques des réductions de taille corporelles individuelles induites par le réchauffement (TSR) sur les interactions trophiques et la dynamique des communautés (Sentis, Binzer, et Boukal 2017; Osmond et al. 2017; Bideault, Loreau, et Gravel 2019). Étant donné que la force de la TSR varie entre les niveaux trophiques et les espèces (Forster, Hirst, et Atkinson 2012), cela peut conduire à une modification du rapport de biomasse prédateur-proie, qui est un prédicteur important de l'occurrence et de la force des interactions trophiques (Perkins et al. 2022). Par exemple, Sentis, Binzer, et Boukal (2017) et Bideault, Loreau, et Gravel (2019) ont montré que l'impact des réductions de taille sur la force des interactions trophiques et la persistance de la chaîne alimentaire dépend fortement de la force relative de la TSR entre les niveaux trophiques, avec des interactions plus faibles et une persistance plus élevée

lorsque la taille corporelle du prédateur diminue davantage avec le réchauffement que celle de la proie. Dans les scenarios où la force de la TSR serait très différente entre 2 niveaux trophiques adjacents, cela pourrait mener à l'exclusion ou à l'inclusion des proies dans le régime alimentaire d'un prédateur (Sentis et al. Soumis). Outre les contraintes morphologiques, la TSR peut également avoir des conséquences sur les interactions trophiques via la modification des processus bioénergétiques des organismes. En effet, Sentis et al. (Soumis) ont montré théoriquement que la température à laquelle les gains et les pertes d'énergie s'équilibrent est plus élevée pour les individus de petite taille, ce qui les rend plus efficaces sur le plan énergétique, en particulier à température élevée. Par conséquent, cela pourrait amplifier leur avantage compétitif par rapport aux grands individus (Ohlberger et al. 2011).

Les études s'intéressant aux conséquences écologiques de la TSR sur les interactions trophiques et la dynamique des communautés sont principalement des études théoriques et manquent de soutien empirique. Il est désormais essentiel de tester ces prédictions expérimentalement si nous voulons améliorer notre compréhension et nos prédictions des effets indirects du réchauffement climatique via les changements dans la taille corporelle.

1.3. Les écosystèmes aquatiques d'eau douce comme systèmes d'étude des conséquences écologiques des changements de taille

1.3.1. Les écosystèmes aquatiques d'eau douce

Les eaux douces ne représentent que 0,01 % de l'eau mondiale et recouvrent environ 0,8 % de la surface de la Terre (Figure 6 ; Dudgeon et al. 2006). Sur Terre, l'eau douce est principalement répartie à plus de 69 % sous forme de glaciers et de neige, 30 % dans les aquifères (c'est-à-dire dans les sols poreux permettant la libre circulation de l'eau) et moins d'1 % sous forme d'eau de surface liquide. L'eau de surface liquide est principalement distribuée entre les grands lacs d'Afrique, d'Amérique du Nord et d'Asie (par exemple, le lac Baïkal contient environ 22 % de l'eau douce de surface), ainsi que dans les cours d'eau et les marais du monde entier.

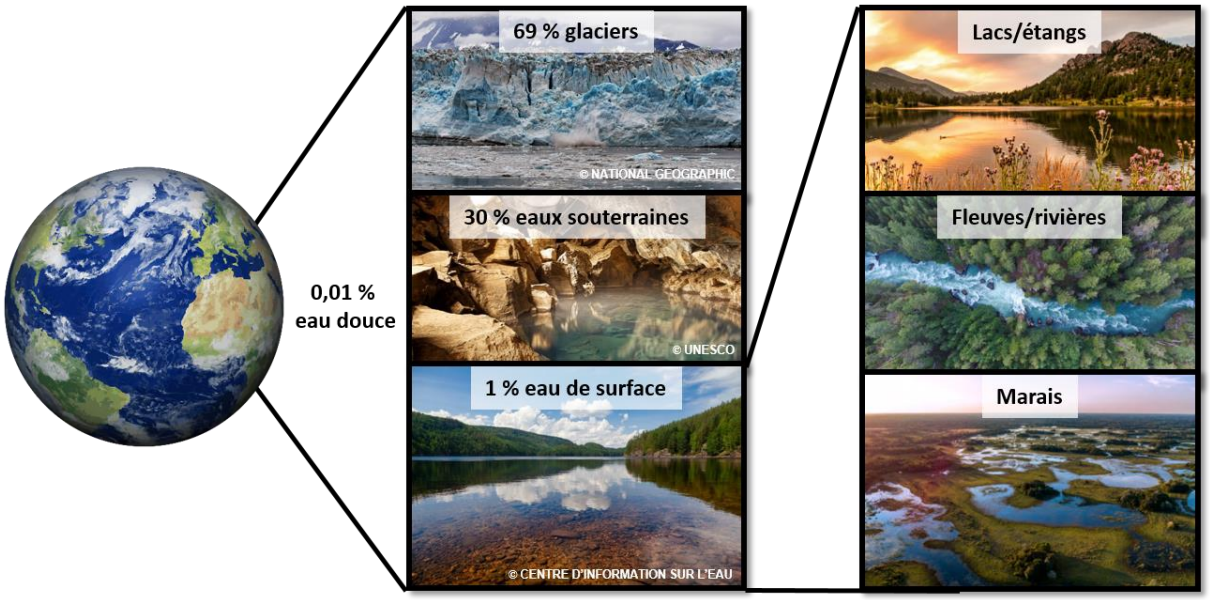


Figure 6 : L'eau douce ne représente qu'une infime proportion de l'eau sur Terre et est inégalement répartie entre les glaciers, les eaux souterraines et les eaux de surface. Les eaux de surface sont distribuées au sein des lacs et étangs, des fleuves et rivières et des marais. Sources des photos : ©National Geographic, Unesco, Centre d'information sur l'eau.

Bien qu'ils ne représentent qu'une infime partie de l'eau mondiale, les milieux aquatiques d'eau douce sont une source de biodiversité exceptionnelle. Certaines études ont estimé que les eaux douces abritent au moins 100 000 espèces, soit près de 6 % de l'ensemble des espèces animales et végétales décrites actuellement dans le monde (Dudgeon et al. 2006; Abell et al. 2008), et un nombre considérable de nouvelles espèces aquatiques dulçaquicoles sont décrites chaque année (Abell et al. 2008). Les milieux aquatiques d'eau douce servent également de support à la biodiversité terrestre en constituant principalement des réservoirs d'eau potable ou des lieux de production de nourriture et fournissent des services écosystémiques en tant qu'acteur du cycle de l'eau et des éléments nutritifs (carbone, azote, phosphore), de la régulation du climat, de la formation des sols ou encore de la productivité primaire (Figure 7 ; MEA 2005). La gestion et la conservation de ces écosystèmes d'eau douce est alors essentielle en particulier pour limiter la perte d'espèces et la crise contemporaine de la biodiversité (Leakey et Lewin 1996).

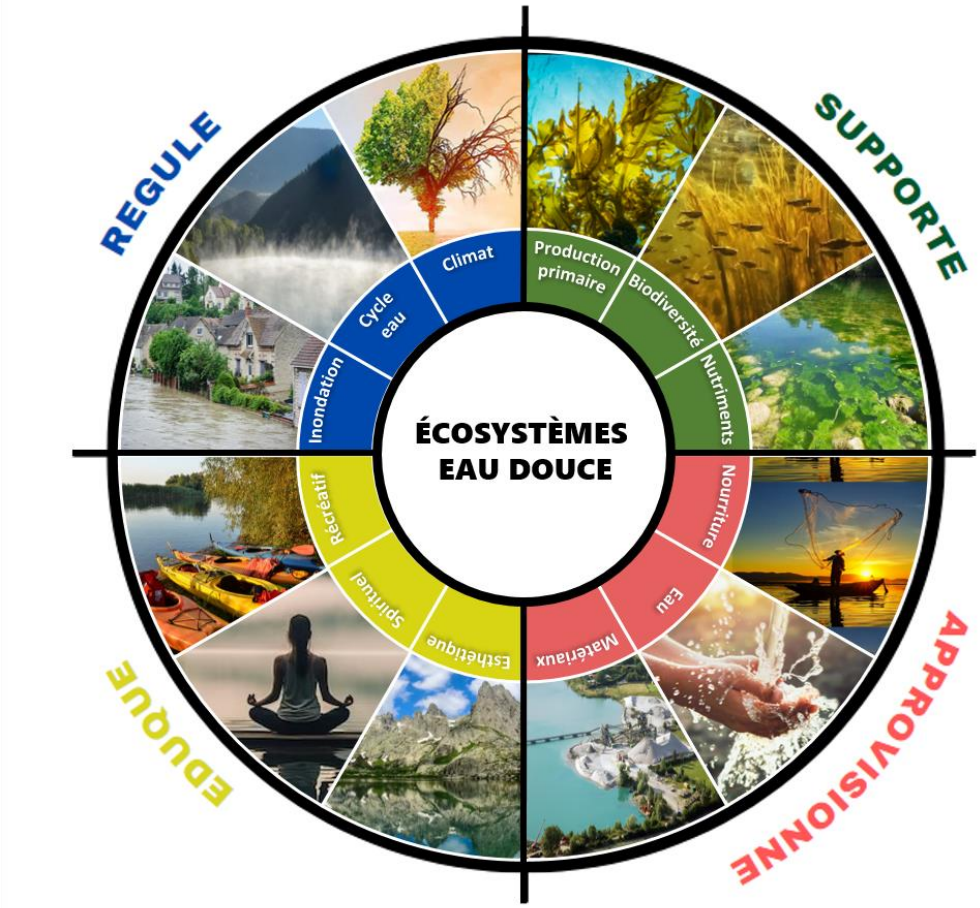


Figure 7 : Les écosystèmes aquatiques d'eau douce sont sources de biodiversité et rendent des services écologiques, économiques, culturels et éducatifs. Source : Simon Bazin.

Depuis toujours, la répartition géographique de l'eau douce a influencé la dynamique spatiale de l'Homme. Pour cause, les eaux douces et la biodiversité associée constituent une ressource naturelle précieuse fournissant des services culturels, scientifiques, éducatifs et économiques tels que la pêche, la production d'électricité, le tourisme ou la pratique de sports aquatiques (Figure 7 ; Dudgeon et al. 2006). La proximité directe de l'Homme fait que les milieux aquatiques d'eau douce sont soumis à de fortes perturbations et pressions. Dudgeon et al. (2006) ont documenté les menaces pesant sur la biodiversité mondiale des eaux douces sous 5 rubriques : (i) la surexploitation, (ii) la pollution, (iii) la modification des flux, (iv) la dégradation ou la destruction d'habitats et (v) l'invasion par des espèces exotiques. Outre ces pressions directes, l'Homme a également un impact indirect sur les écosystèmes aquatiques via l'accélération du réchauffement climatique d'origine anthropique qui modifie considérablement les caractéristiques des écosystèmes. Finalement, bien qu'essentiels à la vie humaine, à la biodiversité et au fonctionnement des écosystèmes à travers le monde, les écosystèmes aquatiques d'eau douce font partie des écosystèmes les plus perturbés et les plus vulnérables à l'anthropisation et au réchauffement climatique, bien plus que les écosystèmes terrestres (MEA 2005; Dudgeon et al. 2006).

1.3.2. Changement des écosystèmes aquatiques d'eau douce sous réchauffement

Les écosystèmes aquatiques d'eau douce ne représentent que 1 % de l'eau douce mais sont en plus gravement menacés par l'urbanisation et le réchauffement climatique. En effet, ces pressions sont en majorité responsables de la destruction des zones humides et des habitats (Gozlan et al. 2019), et l'augmentation de la température déclenche des changements dans la distribution, la fréquence, l'intensité et la durée des sécheresses à travers le monde (Hayes et al. 2012; Wu et al. 2022). Par exemple, Han et al. (2021) ont trouvé que la gravité et la fréquence des sécheresses en Chine entre 1961 et 2014 ont augmenté en réponse à l'augmentation de la température, et MacDonald et al. (2008) ont suggéré que le climat du Sud-Ouest de l'Amérique du Nord pourrait devenir plus aride en réponse au réchauffement climatique. En Europe, Hull (1997) a estimé que, selon la région, 40 à 90 % des étangs ont disparu au cours du 20e siècle. La perturbation et la destruction des habitats et le réchauffement des eaux de surface sont des facteurs ayant une grande responsabilité dans la perte de biodiversité des écosystèmes d'eau douce, auxquels s'ajoutent également la pollution, l'exploitation ou encore les espèces invasives (Dudgeon et al. 2006).

La crise contemporaine de la biodiversité est telle que certains auteurs parlent de sixième extinction de masse (Leakey et Lewin 1996). Les milieux aquatiques d'eau douce ne sont pas épargnés et sont même considérés comme plus en péril que les environnements terrestres et marins (Dudgeon et al. 2006; Strayer et Dudgeon 2010; Abell 2002). En effet, les trajectoires de perte d'espèces dans les milieux d'eau douce sont les plus rapides et les plus intenses (Abell 2002). Les tendances démographiques indiquent des déclins chez 54 % des vertébrés d'eau douce, et 32 % des espèces d'amphibiens du monde sont menacées d'extinction (Dudgeon et al. 2006). Balmford et al. (2002) ont estimé le déclin des populations de vertébrés d'eau douce à environ 2,4 % par an. Cette estimation est extrêmement alarmante, en particulier lorsque l'on sait que les poissons d'eau douce représentent à eux-seuls ¼ de toutes les espèces vertébrées vivantes, et que la situation est d'autant plus grave pour les autres groupes faunistiques (Abell 2002). Limiter les impacts de l'anthropisation, anticiper les effets du réchauffement climatique et préserver les milieux aquatiques d'eau douce sont donc des priorités si nous voulons atténuer la crise contemporaine de la biodiversité.

Au-delà de ses implications dans le déclin des espèces d'eau douce, le réchauffement climatique impacte également la diversité et modifie la composition et la structure des communautés au sein des écosystèmes. Les communautés sont généralement composées de divers prédateurs et proies, se structurant entre les différents niveaux trophiques du réseau alimentaire. De ce fait, les espèces d'un niveau trophique inférieur sont considérées comme les ressources alimentaires du niveau trophique supérieur. Etant donné que le réchauffement climatique impacte la composition des communautés aux différents niveaux trophiques, nous nous attendons à ce que la qualité et la quantité des ressources présentes dans l'environnement changent avec l'augmentation de la température (Figure 2, flèche f ; Cross et al. 2015; Winder et Schindler 2004). Quelques schémas généraux semblent être observés à travers différents écosystèmes. Par exemple, il a souvent été montré que le réchauffement climatique favorisait des espèces de petites tailles et de faible qualité nutritionnelle au sein des communautés (Paerl et Huisman 2008; Huisman et al. 2018; Ekvall et al. 2013). Cependant, il est globalement difficile de prévoir la direction des changements dans la

quantité et la qualité des ressources d'un environnement. Comme la ressource en nourriture est un facteur proximal à l'origine des changements de taille, les changements dans la quantité et la qualité des ressources interagissent avec l'augmentation de la température dans le contrôle de la taille du corps des individus, ce qui complexifie nos capacités de prédiction des effets du réchauffement climatique sur les milieux aquatiques.

1.3.3. La taille corporelle dans la structure des écosystèmes aquatiques

La taille corporelle est un facteur prédictif important de la structure des réseaux écologiques au sein des écosystèmes. Généralement, la taille corporelle présente une relation positive avec le niveau trophique dans les chaînes alimentaires individuelles, c'est-à-dire que les consommateurs les plus gros sont supposés occuper universellement des niveaux trophiques plus élevés dans les écosystèmes (Jacob et al. 2011). En utilisant des estimations de la masse corporelle de 1313 invertébrés et vertébrés endothermes et ectothermes provenant de 35 réseaux trophiques marins, fluviaux, lacustres et terrestres, Riede et al. (2011) ont effectivement trouvé que la taille des prédateurs augmentait avec le niveau trophique dans tous les écosystèmes, à l'exception des vertébrés dans les cours d'eau. D'après les auteurs, les niches alimentaires plus larges des poissons prédateurs opportunistes et omnivores dans les cours d'eau pourraient être à l'origine de cette différence systématique.

Bien que la relation positive entre la taille corporelle et le niveau trophique soit courante dans tous les types d'écosystème, plusieurs études ont montré que les écosystèmes aquatiques étaient plus fortement structurés par la taille que les écosystèmes terrestres (Figure 8 ; Shurin, Gruner, et Hillebrand 2005; Potapov et al. 2019). Les producteurs primaires à la base des réseaux trophiques dans les écosystèmes aquatiques, en particulier dans les milieux marins et lacustres, sont des organismes phytoplanctoniques de très petite taille. Pour consommer efficacement le phytoplancton, le zooplancton est également de petite taille et fait l'intermédiaire entre la base du réseau trophique et les niveaux trophiques supérieurs, jusqu'aux grands vertébrés prédateurs. Tout au long de la chaîne alimentaire dans les milieux marins et lacustres, les interactions trophiques sont très souvent déterminées par la taille corporelle des espèces aux niveaux trophiques adjacents (Cuthbert et al. 2020). Cette propriété a par exemple été utilisée pour reconstruire des réseaux trophiques lacustres à partir d'un modèle de niche allométrique prédisant les interactions trophiques entre les consommateurs et l'ensemble de leurs proies potentielles comprises dans une certaine gamme de taille (Vagnon et al. 2021). À la différence des milieux marins et lacustres, la proportion de matière organique allochtone (par exemple les feuilles d'arbre) par rapport aux matières organiques autochtones comme sources de nourriture dans les cours d'eau et les rivières est importante (Tank et al. 2010). Comme les organismes présents dans ces milieux se nourrissent de cette matière organique allochtone sans contrainte de taille (par exemple les invertébrés broyeurs qui décomposent la litière), cela pourrait expliquer le fait que les réseaux trophiques des cours d'eau et rivière ont tendance à être moins structurés par la taille corporelle que les réseaux trophiques marins et lacustres (Riede et al. 2011).

Dans les écosystèmes terrestres, les végétaux et les détritus sont à la base des réseaux trophiques et peuvent être de taille très variable (herbacées, arbustes et arbres). Dans ces écosystèmes, les consommateurs primaires n'ont pas de contrainte de taille dans

leur mode d'alimentation puisqu'ils peuvent se nourrir partiellement des végétaux et des détritus (par exemple, le criquet déchiquète l'herbe et les papillons sucent le nectar). De plus, les consommateurs primaires ne constituent pas nécessairement des niveaux trophiques intermédiaires aux animaux de plus grande taille, puisque de nombreuses grandes espèces terrestres sont herbivores et dépendent directement des producteurs primaires (par exemple, la girafe se nourrit de feuilles et de bourgeons d'acacias). Par conséquent, les réseaux trophiques terrestres sont généralement moins structurés par la taille corporelle que les écosystèmes aquatiques (Shurin, Gruner, et Hillebrand 2005; Potapov et al. 2019).



Figure 8 : Les écosystèmes aquatiques (bleu) sont plus structurés par la taille que les écosystèmes terrestres (vert). Source des silhouettes : https://www.phylopic.org/.

1.3.4. Le double intérêt d'étudier les conséquences des changements de taille dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce

Outre le fait que les réseaux trophiques aquatiques soient davantage structurés par la taille corporelle que les réseaux trophiques terrestres (Potapov et al. 2019), les réductions de taille induites par la température sont plus fréquentes et plus prononcées chez les ectothermes aquatiques que chez les ectothermes terrestres (Forster, Hirst, et Atkinson 2012). En effet, Forster, Hirst, et Atkinson (2012) ont effectué une méta-analyse sur 1 890 réponses de taille à la température, sur 169 espèces terrestres et aquatiques (marines et dulçaquicoles), et ont trouvé que la réduction de taille chez les organismes aquatiques pouvait être jusqu'à 10 fois supérieure à celle des organismes terrestres, en particulier aux niveaux trophiques supérieurs. Ces auteurs ont supposé que l'oxygène joue un rôle primordial dans les réponses de la taille à la température, et que la disponibilité réduite et la difficulté d'absorption de l'oxygène dans les écosystèmes aquatiques par rapport aux écosystèmes terrestres pourraient expliquer la différence des réponses observées. Par conséquent, les écosystèmes aquatiques semblent être les systèmes adéquats pour étudier les conséquences écologiques des changements de taille

induits par la température sur la dynamique des populations, des communautés, des réseaux trophiques et sur le fonctionnement des écosystèmes.

Les écosystèmes aquatiques d'eau douce sont une source de biodiversité exceptionnelle mais vulnérables et soumis à de fortes contraintes anthropiques, qui s'accompagnent de profondes modifications dans la morphologie, la physico-chimie et la biologie. En réponse à l'augmentation de la température, nous nous attendons à ce que la quantité d'écosystèmes aquatiques d'eau douce diminue, et à ce que la quantité et la qualité des ressources présentes dans ces écosystèmes changent. Étudier les conséquences des changements de taille en réponse à l'augmentation de la température dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce permet donc également d'améliorer nos capacités de prédiction et de gestion des effets indirects du réchauffement climatique sur ces écosystèmes, dans le but final de les conserver et d'atténuer la crise contemporaine de la biodiversité.

1.4. Les objectifs et la structure de la thèse

L'objectif général de cette thèse est d'améliorer notre compréhension des réponses de la taille individuelle à la température (TSR) en interaction avec les ressources de l'environnement, et d'étudier les conséquences écologiques des réductions de taille corporelle au niveau de l'individu sur la dynamique des populations, des communautés et sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques d'eau douce.

Le chapitre 2 présente un article de synthèse dans lequel nous avons proposé un cadre conceptuel pour étudier les conséquences écologiques des réductions de taille intraspécifiques. Ce cadre hiérarchique est basé sur trois mécanismes principaux déterminant la façon dont les réductions de taille affectent l'écologie à plusieurs niveaux d'organisation : (i) les contraintes morphologiques, (ii) la bioénergétique et (iii) le rapport surface/volume (Figure 9). À l'aide de ce cadre conceptuel, nous avons synthétisé les connaissances acquises sur les conséquences écologiques des réductions de taille sur les traits, sur les interactions intra- et interspécifiques et sur la tolérance aux facteurs de stress, et nous avons relié ces réponses à la dynamique des populations, des communautés et finalement aux fonctions et services des écosystèmes.

Le chapitre 3 s'inscrit dans le cadre conceptuel présenté en Chapitre 2 en étudiant les conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les traits d'histoire de vie et la dynamique des populations (Figure 9). Dans ce chapitre, je présente un article dans lequel nous avons étudié en laboratoire les effets indépendants et interactifs de la température et de la fréquence d'alimentation sur la croissance, la fécondité et la survie du poisson médaka *Oryzias latipes*. Nous avons ensuite utilisé nos estimations empiriques des taux vitaux comme paramètres d'entrée d'un Modèle de Projection Intégrale (IPM) pour prédire comment les modifications des taux vitaux se traduisent dans les paramètres démographiques de la population, dans le but d'évaluer la valeur adaptative de la TSR.

Le chapitre 4 s'inscrit dans le cadre conceptuel présenté en Chapitre 2 en étudiant les conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les traits individuels (Figure 9). Plus précisément, je présente dans ce chapitre un article dans lequel nous avons étudié la croissance, la

fécondité et la survie de *Daphnia magna* élevée sous une température froide (18 °C) ou chaude (26 °C). Nous avons également mesuré l'efficacité énérgétique des daphnies à ces deux températures puis étudié les liens entre la TSR, l'efficacité énergétique et les traits d'histoire de vie déterminant la fitness des individus.

Le chapitre 5 s'inscrit dans le cadre conceptuel présenté en Chapitre 2 en étudiant les conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les interactions interspécifiques et leurs répercussions sur la structure et la dynamique des populations et le fonctionnement des écosystèmes (Figure 9). Dans ce chapitre, je présente un article portant sur une expérience en mésocosme croisant deux traitements de température (ambiante vs + 4 °C) et trois traitements poissons (sans poissons, petits poissons acclimatés à 30 °C, grands poissons acclimatés à 20 °C) et nous avons étudié leurs effets indépendants et interactifs sur la composition, la densité et la biomasse des communautés de macroinvertébrés, de zooplancton et de phytoplancton. Nous nous sommes également intéressés à l'influence du réchauffement et du traitement poisson sur le rapport de biomasse zooplancton – phytoplancton (en tant que proxy de l'efficacité du transfert d'énergie) et les spectres de taille des communautés.

Les résultats principaux issus des études expérimentales présentées dans les précédents chapitres sont ensuite synthétisés et discutés dans le contexte du réchauffement climatique. Je discute des implications écologiques et évolutives des effets de la température et de la TSR (en interactions avec divers facteurs environnementaux tels que la nourriture) sur les traits individuels et sur la fitness des individus. J'aborde ensuite les répercussions que les changements de taille à l'échelle des individus ont sur la dynamique des populations, des communautés, et sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques d'eau douce. Je discute également comment le contexte nutritionnel peut influencer les conséquences écologiques du réchauffement et de la TSR au contexte nutritionnel. Finalement, je propose quatre axes de recherche qui, a mon sens, devraient être approfondis pour améliorer notre compréhension des effets directs et indirects via les changements de taille et de la ressource du réchauffement climatique sur les écosystèmes aquatiques d'eau douce.

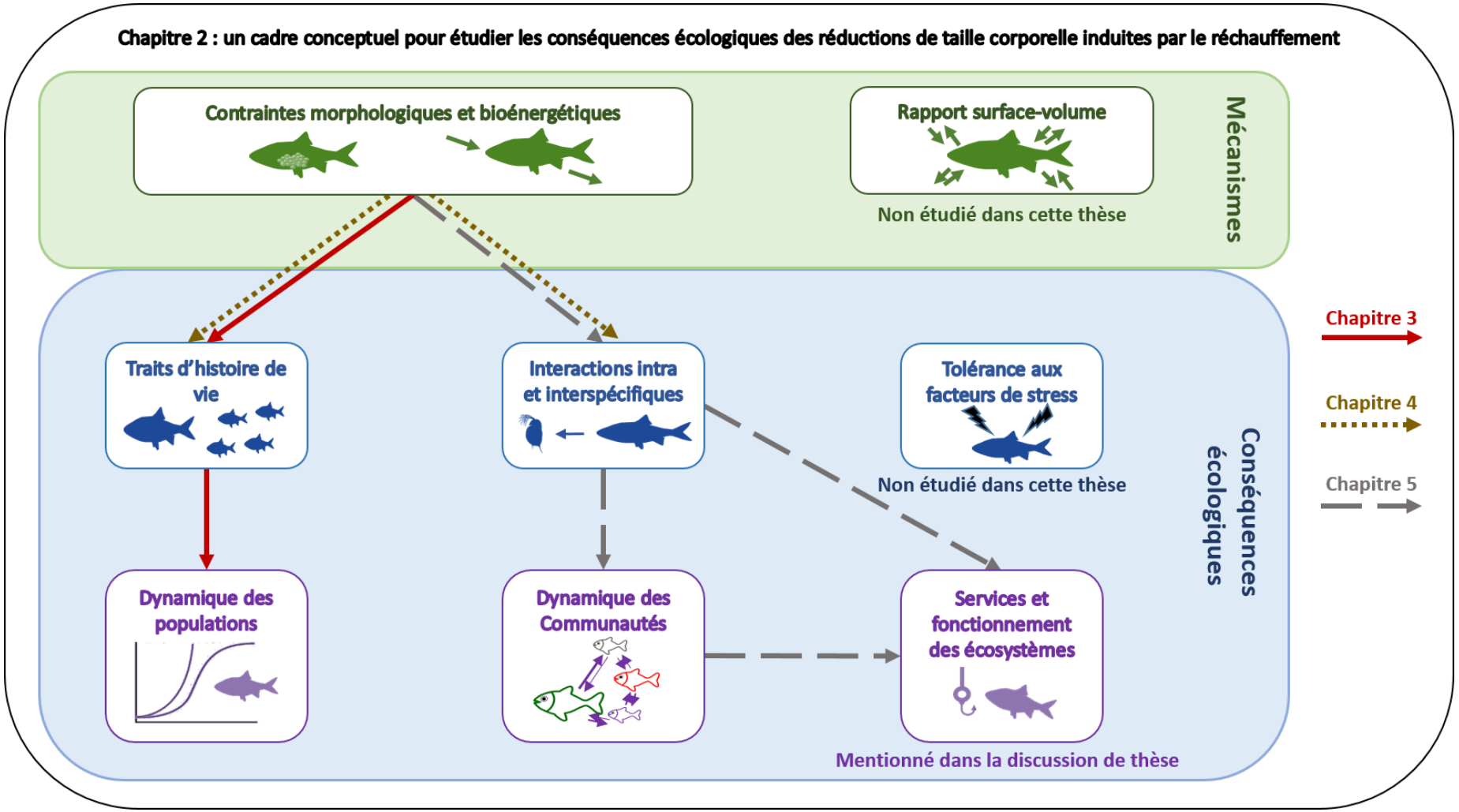


Figure 9 : Les chapitres 3, 4 et 5 s'articulent dans le cadre conceptuel proposé en chapitre 2. Chapitre 3 : conséquences de la TSR via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les traits d'histoire de vie et la dynamique des populations (flèche pleine rouge). Chapitre 4 : conséquences de la TSR via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les traits d'histoire de vie et les interactions interspécifiques (flèches pointillées marrons). Chapitre 5 : conséquences de la TSR via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les interactions interspécifiques et leurs répercussions sur la dynamique des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (flèches en tirets grises). Source : Simon Bazin.

1.5. Les modèles d'études et les dispositifs expérimentaux

1.5.1. Une espèce piscicole et une espèce zooplanctonique comme modèles d'études

1.5.1.1. Le médaka

Le médaka (*Oryzias latipes*), de la famille des Adrianichthyidae dans l'ordre des Beloniformes, est un petit poisson d'eau douce vivant dans les petites rivières et les rizières des pays d'Asie de l'Est comme la Corée, la Chine ou le Japon (Figure 10 ; Hirshfield 1980). Le médaka est omnivore et se nourrit principalement d'insectes aquatiques, d'espèces zooplanctoniques et parfois de diatomées et d'algues filamenteuses dans son habitat naturel (Edeline, Terao, et Naruse 2016). Il s'agit d'un modèle d'étude vertébré très couramment utilisé dans les recherches scientifiques, notamment dans les recherches génétiques, en raison de son génome entièrement séquencé et de sa grande tolérance à la consanguinité (Kirchmaier et al. 2015). Le médaka est également très utilisé dans les études écologiques (Edeline, Terao, et Naruse 2016; Evangelista et al. 2021; Loisel, Isla, et Daufresne 2019) puisqu'il s'agit d'une espèce eurytherme supportant une large plage thermique (5 °C - 40 °C) et dont la température optimale se situe autour de 25 °C (Dhillon et Fox 2007). À cette température, le médaka n'a besoin que de 10 à 12 semaines pour atteindre la maturité sexuelle, permettant un renouvellement rapide des générations en élevage. La durée de vie d'un médaka est d'environ 2 ans et sa taille adulte varie entre 30 et 50 mm (Ding et al. 2010; Egami et Etoh 1969). Loisel, Isla, et Daufresne (2019) ont trouvé une TSR très marquée chez le médaka, conformément aux attentes de Forster, Hirst, et Atkinson (2012) qui prédit une TSR plus forte chez les niveaux trophiques supérieurs des systèmes aquatiques, avec des réductions de taille corporelle allant jusqu'à 25 % entre des poissons élevés à 20 °C (~44 mm) et des poissons élevés à 30 °C (~33 mm). Par conséquent, le médaka parait être un modèle d'étude adéquat pour étudier les conséquences écologiques des changements de taille induits par la température, en particulier sur la dynamique des communautés puisque son caractère opportuniste et de haut niveau trophique lui confère un rôle important dans le contrôle par le haut (« top-down control ») des écosystèmes.



Figure 10 : Photographie d'une femelle médaka adulte avec des œufs. Source : Rémy Lassus.

1.5.1.2. La daphnie

Les daphnies sont des petits crustacés, du sous ordre des cladocères et appartenant au genre *Daphnia*, vivant principalement dans les eaux douces stagnantes (lacs, étangs, mares). Les daphnies sont des organismes filtreurs se nourrissant des particules en suspension dans l'eau (phytoplancton, bactéries et détritus ; Geller et Müller 1981; Porter, Orcutt Jr., et Gerritsen 1983). Elles constituent l'essentiel du zooplancton d'eau douce avec les copépodes et les rotifères, et sont donc un intermédiaire primordial entre la production primaire et les niveaux trophiques supérieurs dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce. Les daphnies sont des organismes modèles très utiles dans les études écologiques car elles demandent un espace réduit et ont un cycle de vie court et une reproduction parthénogénétique (Figure 11 ; Hebert et Ward 1972), ce qui permet de travailler sur une population clonale qui exclut la variabilité génétique. Parmi les nombreuses espèces de daphnies, *Daphnia magna* est l'une des espèces les plus couramment utilisées dans les recherches scientifiques, par exemple en écotoxicologie (Lee et al. 2019), en génétique (Miner et al. 2012) ou en écologie (Figure 10 ; Betini et al. 2020; Ruiz et al. 2018; 2020). *Daphnia magna* présente l'avantage d'être facile à conserver en laboratoire, d'être transparente permettant l'observation des structures internes au microscope, d'atteindre rapidement la maturité sexuelle (~ 5 jours à la température optimale de 25 °C (Mitchell et Lampert 2000)) et d'être relativement imposante pour une daphnie (taille adulte entre 2 et 5 mm). Hoefnagel et al. (2018) et Betini et al. (2020) ont montré que la taille individuelle de *Daphnia magna* pouvait être soumise à de la TSR, avec des individus qui ont eu des tailles à maturité et des tailles adultes plus petites sous des températures plus élevées. *Daphnia magna* parait donc être un organisme modèle de niveau trophique intermédiaire idéal pour l'étude des conséquences écologiques des changements de taille, en particulier parce qu'elle permet de réduire la variabilité inter-individuelle et d'avoir une réplication importante.

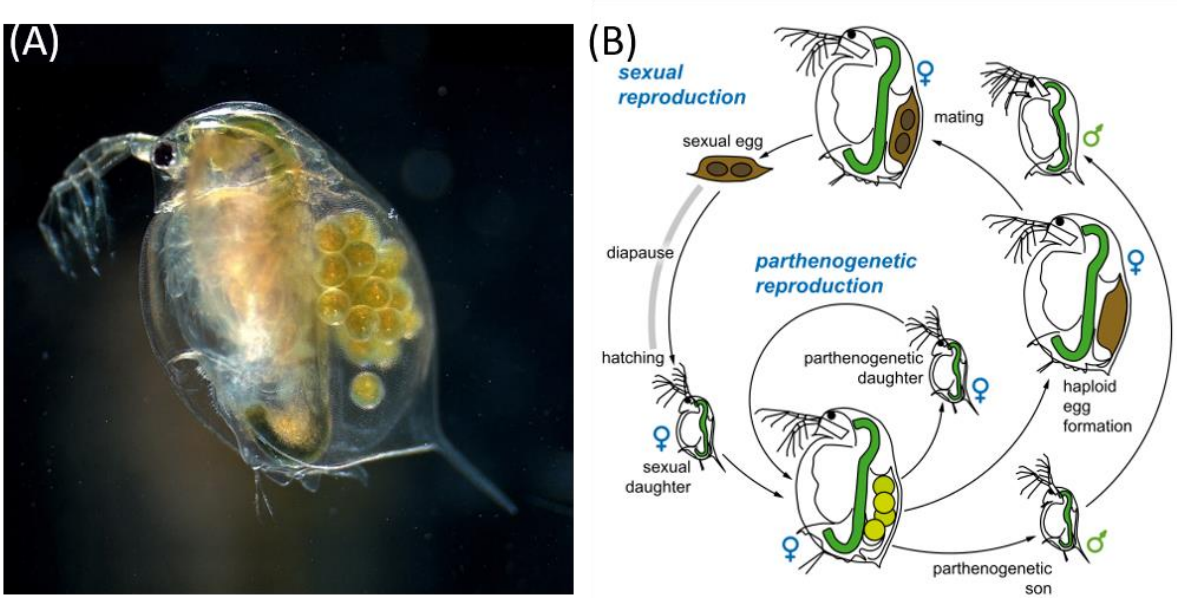


Figure 11 : (A) Photographie d'une femelle *Daphnia magna* adulte avec des œufs et (B) représentation schématique de la parthénogenèse cyclique chez le genre *Daphnia*. Source : Ebert (2005).

1.5.2. Les dispositifs expérimentaux pour étudier les changements de taille à différentes échelles

1.5.2.1. L'élevage de poissons sous différentes températures

Le laboratoire INRAE d'Aix en Provence dispose d'un système d'eau libre permettant le maintien des poissons sur plusieurs générations à des températures d'eau contrôlées. La qualité de l'eau d'entrée, provenant d'un barrage local (Lac de Bimont), est maintenue par une filtration mécanique, biologique et UV. Le pH de l'eau d'entrée est en moyenne de 7,5. Cette eau alimente (à raison de 1 L.h-1) des aquariums de 20 L équipés de thermorégulateurs et de filtre à air pour éviter les concentrations de nitrite et maintenir l'oxygène à saturation (Figure 12). Le contrôle et l'entretien des aquariums de l'élevage est réalisé quotidiennement.

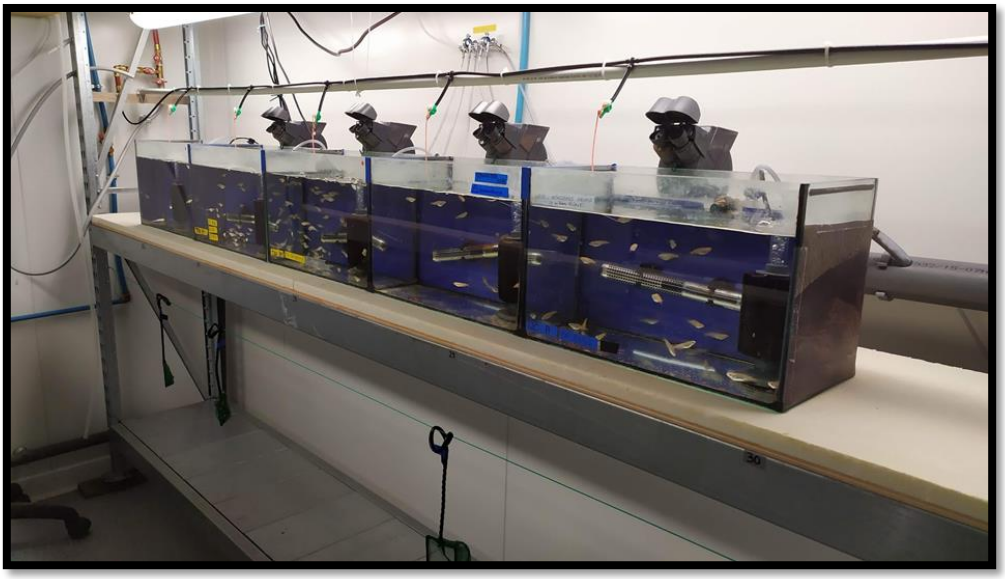


Figure 12 : Photographie des aquariums et du système d'élevage utilisé pour le maintien des générations de médakas du laboratoire INRAE d'Aix en Provence. Source : Rémy Lassus.

Les médakas, provenant de la souche CAB fournie par Carolina Biological Supply Company (Burlington, NC, USA ; d'AMAGEN, Gif-sur-Yvette, France) et WatchFrog (Evry, France) ont été séparés à deux températures expérimentales contrastées (20 °C ou 30 °C), à une densité maximale de 3 poissons par litre (cette densité ne provoque aucun stress chez cette espèce (Denny et al. 1991)). Les poissons sont généralement nourris avec du TetraMin©, et occasionnellement avec des daphnies. Le sex-ratio femelle : mâle de chaque aquarium varie entre 1,33 : 1 et 1,66 : 1. La photopériode est ajustée à 16 h : 8 h (jour : nuit) afin de stimuler la reproduction des médakas (Hirshfield 1980). Le renouvellement des générations a lieu lorsque les poissons atteignent leur pic de reproduction (entre 80 et 100 jours à 30 °C et entre 150 et 200 jours à 20 °C) en prélevant les œufs sur les femelles adultes et en les plaçant dans des nurseries jusqu'à éclosion. Les juvéniles sont ensuite placés dans les aquariums à la place des adultes de la génération précédente, qui sont euthanasiés.

Les traits d'histoire de vie et la croissance des médakas sont suivis au cours des générations. De manière générale, les médakas élevés à 30 °C sont sexuellement matures plus jeunes, ont un cycle de vie plus rapide, mais ont une taille à maturité et une taille adulte plus petites que les médakas élevés à 20 °C, conformément à la TSR. Bien que ces schémas généraux soient observés pour la plupart de nos générations de médakas, certaines générations peuvent présenter des schémas différents. Dans une expérience récente et en utilisant ce système expérimental, Loisel, Isla, et Daufresne (2019) ont élevé des médakas pendant six générations à 20 °C et 30 °C. À la septième génération, ils ont mené des expériences de « common garden » pour comparer les trajectoires de croissance et la reproduction entre les différents traitements thermiques. Ces auteurs ont montré que l'intensité de la TSR variait au cours des générations, et en fonction de la température de croissance des générations précédentes (donc de l'acclimatation). Ces résultats suggèrent que les médakas peuvent être soumis à des effets évolutifs non négligeables dans l'élevage au cours des générations. Les résultats présentés dans cette thèse lorsque les modèles d'études étaient les médakas issus de l'élevage après plusieurs générations (notamment lors de l'expérience en méscosme, où les médakas à 20 °C et à 30 °C étaient issus de la 5ème et de la 7ème génération, respectivement) sont donc potentiellement influencés également par des effets évolutifs et de la plasticité.

Étant donné qu'hormis la température, tous les paramètres expérimentaux sont similaires entre les poissons élevés à 20 °C et les poissons élevés à 30 °C, l'élevage donne l'opportunité d'étudier les variations de taille individuelles en réponse à la température et d'étudier les conséquences écologiques de l'augmentation de la température et des changements de taille au niveau des individus, des populations et des communautés.

1.5.2.2. La plateforme expérimentale des mésocosmes

Les expériences en mésocosme sont de plus en plus utilisées pour prédire les conséquences écologiques du changement climatique. Le principal intérêt des expériences en mésocosmes est qu'elles constituent « un pont important entre des expériences de microcosme plus petites et plus étroitement contrôlées (qui peuvent souffrir d'un réalisme limité) et la plus grande complexité biologique des systèmes naturels (dans lesquels les relations mécanistes ne peuvent souvent pas être identifiées) » (Stewart et al. 2013). Les mésocosmes peuvent servir à explorer différentes composantes du changement climatique à travers une gamme de niveaux organisationnels, d'échelles et d'habitats (Kratina et al. 2012; Shurin et al. 2012; Yvon-Durocher et al. 2015; Raffard et al. 2021).

Le laboratoire INRAE d'Aix en Provence dispose d'une plateforme expérimentale constituée de 24 mésocosmes d'eau douce alimentés par de l'eau filtrée mécaniquement et aux UV provenant du canal d'irrigation issu du lac de Bimont (Figure 13). Les mésocosmes ont été placés sur un terrain le plus homogène possible pour limiter au maximum la variabilité inter-mésocosme. Chaque mésocosme peut contenir un volume d'eau d'environ 1 m^3. Les mésocosmes suivent les variations de température naturelles et peuvent être chauffés individuellement jusqu'à + 10 °C (en conservant les variations de température) par des résistances thermiques. Des capteurs de température sont placés dans chaque mésocosme et reliés à des automates permettant de contrôler et d'enregistrer en continu la température de l'eau. Sous le climat méditerranéen, la température de l'eau des mésocosmes peut naturellement varier de 0 °C l'hiver (surface gelée) jusqu'à plus de +40 °C l'été.



Figure 13 : Photographie de la plateforme expérimentale des mésocosmes du laboratoire INRAE d'Aix en Provence. Source : Simon Bazin.

Les effets du réchauffement climatique sur les communautés biologiques peuvent être simulés en appliquant un réchauffement de la température de l'eau des mésocosmes. De plus, les médakas élevés au laboratoire à 20 et 30 °C peuvent être utilisés pour contrôler la présence et la taille du top prédateur de l'écosystème. Par conséquent, la combinaison entre l'élevage de médakas en laboratoire et la plateforme expérimentale des mésocosmes donne l'opportunité d'étudier les conséquences écologiques des changements de taille induits par la température dans un contexte de réchauffement climatique à plusieurs niveaux d'organisation du vivant (des individus aux communautés et aux écosystèmes) et à différentes échelles.

Chapitre 2

“Un concept est une invention à laquelle rien ne correspond exactement,
mais à laquelle nombre de choses ressemblent.”
Posthumes - Friedrich Nietzsche

2. Un cadre conceptuel pour l'étude des conséquences écologiques des changements de taille induits par la température

2.1. Présentation du chapitre

Co-auteurs: Arnaud Sentis[1], David Boukal[2,3] et Robby Stoks[4]

[1]INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route de Cézanne- CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

[2]Department of Ecosystem Biology, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 1760, 370 05 České Budějovice, Czech Republic.

[3]Czech Academy of Sciences, Biology Centre, Institute of Entomology, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic

[4]Laboratory of Evolutionary Stress ecology and Ecotoxicology, University of Leuven, Debériotstraat 32, 3000 Leuven, Belgium

Statut : Soumis le 29/09/2023 à *Proceedings of the Royal Society B*.

Description : Bien que la réduction de la taille corporelle ait été proposée comme la troisième réponse universelle au réchauffement climatique, les conséquences écologiques ont été relativement peu étudiées, ce qui limite notre compréhension des effets du changement climatique sur les écosystèmes. La réduction de la taille corporelle est associée à trois processus non mutuellement exclusifs : (i) la sélection d'espèces plus petites au niveau de la communauté, (ii) l'augmentation de la proportion de juvéniles au sein des populations et (iii) la variation de taille individuelle en réponse à la température (Temperature Size Rule). Les conséquences écologiques des changements de taille peuvent dépendre du niveau biologique auxquels les changements de taille se produisent. Bien que nous reconnaissons que l'investigation des conséquences écologiques des changements de taille dus aux changements dans la composition des communautés et dans la structure des populations est importante et doit être poursuivie si nous voulons améliorer nos capacités de prédiction des changements de taille à l'échelle des écosystèmes, nous nous sommes focalisés dans cet article sur les conséquences écologiques de la TSR puisque nous estimons qu'il s'agit du processus pour lequel les conséquences écologiques ont été les moins étudiées.

Pour comprendre ces conséquences, nous proposons un cadre unificateur et hiérarchique pour les impacts écologiques des réductions intraspécifiques de la taille corporelle dues à la plasticité thermique, qui s'appuie explicitement sur trois voies clés : les contraintes morphologiques, les contraintes bioénergétiques et le rapport

surface/volume. À l'aide de ce cadre, nous synthétisons les principales conséquences des réductions de la taille corporelle induites par le réchauffement sur (i) l'histoire de vie et la dispersion, (ii) les interactions intra et interspécifiques, (iii) la tolérance aux facteurs de stress, (iv) la dynamique des populations et (v) les communautés et le fonctionnement des écosystèmes. Nous expliquons comment ce cadre basé sur les traits peut améliorer notre compréhension des impacts écologiques du réchauffement, et nous discutons également de l'importance relative des effets directs de la température par rapport aux effets indirects de la réduction de la taille corporelle.

Finalement, nous soulevons de nouvelles questions et orientations de recherche qui doivent être explorées pour améliorer notre compréhension et notre capacité de prédiction des impacts du changement climatique aux différents niveaux d'organisation biologique.

Ma contribution : J'ai participé à la rédaction du draft original de l'article. En collaboration avec Arnaud Sentis, j'ai effectué les recherches bibliographiques et rédigé les sous parties sur les conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle sur les interactions intra et interspécifiques et sur la dynamique des populations. J'ai participé à la rédaction de l'encadré 3 sur l'utilisation des modèles théoriques pour explorer les conséquences écologiques de la réduction de la taille du corps sur les interactions trophiques, et également à la production de la figure 5 qui illustre comment les changements dans les rapports de biomasse prédateur-proie peuvent modifier la force des interactions trophiques et la structure des réseaux alimentaires. J'ai contribué à l'ensemble des relectures et des améliorations du texte jusqu'à la soumission de l'article.

2.2. Article 1 : Ecological consequences of body size reductions under warming

Running title: body size shrinking under warming.

Arnaud Sentis[1,*], Simon Bazin[1], David Boukal[2,3,#] and Robby Stoks[4,#]

[1]INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route de Cézanne- CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

[2]Department of Ecosystem Biology, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 1760, 370 05 České Budějovice, Czech Republic.

[3]Czech Academy of Sciences, Biology Centre, Institute of Entomology, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic

[4]Laboratory of Evolutionary Stress ecology and Ecotoxicology, University of Leuven, Debériotstraat 32, 3000 Leuven, Belgium

[#] These authors contributed equally to this work

*Corresponding author: Arnaud Sentis. INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 route Cézanne, 13182 Aix-en-Provence, France. E-mail: arnaud.sentis@inrae.fr

Type of Article: Opinions

Authorship statement: AS, SB, DSB and RS designed the study. AS developed and analyzed the model. All authors wrote the first draft of the manuscript and contributed to the manuscript revision.

Conflict of interest statement:
The authors declare no conflict of interest

Acknowledgements:
AS and SB were supported by the ANR project EcoTeBo (ANR-19-CE02-0001-01) from the French National Research Agency (ANR), DB by project 21-29169S from the Grant Agency of the Czech Republic (GA ČR), and RS by KU Leuven C1 project C16/23/003 and project G.0144.23N from the Flemish Fund for Scientific Research (FWO).

KEYWORDS: Bioenergetics, body size shift, ectotherms, predictive ecology, surface-to-volume ratio, temperature-size rule

ABSTRACT

Body size reduction is a universal response to warming, but its ecological consequences across biological levels, from individuals to ecosystems, remain poorly understood. Most biological processes scale with body size and warming-induced changes in body size can therefore have important ecological consequences. To understand these consequences, we propose a unifying, hierarchical framework for the ecological impacts of intraspecific body size reductions due to thermal plasticity that explicitly builds on three key pathways: morphological constraints, bioenergetic constraints, and surface-to-volume ratio. Using this framework, we synthesize key consequences of warming-induced body size reductions at multiple levels of biological organisation. We outline how this trait-based framework can improve our understanding, detection and generalisation of the ecological impacts of warming.

1. INTRODUCTION

Reductions in body size have been proposed as the third universal response of ectotherms to warming, along with shifts in geographical range and phenology (Gardner *et al.*, 2011). Within species, these warming-induced body size reductions (BSRs) have mostly been attributed to the temperature-size rule (i.e. a widespread pattern of phenotypic plasticity whereby animals grow faster but reach a smaller adult size under warming). Previous studies have mainly focused on the proximal causes of this rule (Audzijonyte *et al.*, 2019; Verberk *et al.*, 2021) and its variability among species and habitats (Atkinson, 1994; Forster *et al.*, 2012; Audzijonyte *et al.*, 2020). However, the ecological consequences of BSRs at multiple biological levels, from individuals to ecosystems, remain poorly understood (Ohlberger, 2013) and there is no framework to understand and map their connections, similarities and differences.

Ultimately, the effects of climate warming on ectotherms depend on the direct effects of temperature on biological processes as well as on the indirect effects mediated by phenotypic responses to temperature (Figure 1). The direct effects of temperature on the physiology and ecology of ectotherm animals are well understood as metabolic ecology provides a universal framework that scales these effects from physiological rates up to entire ecosystems (Brown *et al.*, 2004). In contrast, the indirect effects of temperature mediated by body size reductions are much less studied, including their importance and magnitude relative to the direct effects, and we lack a conceptual framework to understand their ecological consequences.

Here we focus on the indirect effects of temperature mediated by the temperature-size rule, i.e. BSRs driven by phenotypic plasticity. These consequences can be far-reaching as body size determines many ecological traits and processes such as fecundity, behaviour, species interactions, stressor tolerance, population growth rate and community dynamics (Peters, 1983; Hatton *et al.*, 2019). We argue that filling this fundamental knowledge gap is critical for integrating BSRs into the climate change research agenda and ultimately facilitate generalisation, detection and mitigation of climate change impacts.

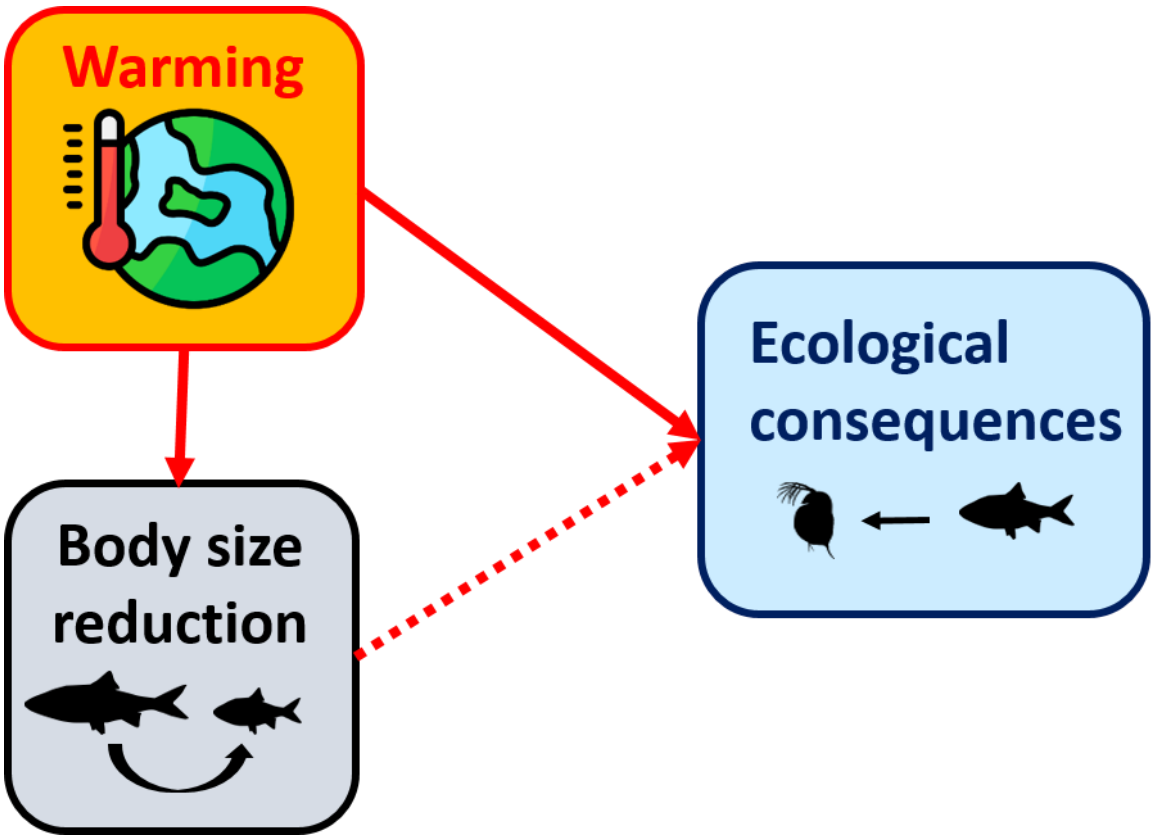


Figure 1. Direct and indirect thermal effects mediated by body size reduction. Temperature can directly influence the physiology and ecology of ectotherms (full red arrow) and can also have indirect ecological consequences mediated by body size reduction (dotted red arrows). The ecological consequences of warming thus depends on both pathways.

2. A FRAMEWORK FOR INTEGRATING THE ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF BODY SIZE REDUCTIONS

We propose a trait-based approach that identifies three main pathways that determine how BSRs affect life histories, species interactions and stressor tolerance, and link these responses to changes in population growth rates, community dynamics and ecosystem functions and services (Figure 2). We first outline the general structure of the framework and then explain the different linkages using recent empirical and modelling studies. So far, only few studies explicitly tested the ecological effects of BSRs. We complement them by studies testing for consequences of small body size in general and refer to interspecific comparisons only when intraspecific comparisons are lacking.

The first pathway (P1) works through the morphological constraints of a smaller body size on key life-history traits (e.g., lower fecundity due to a smaller abdomen) and on intra- and inter-specific interactions (e.g., gape limitation of predators). The second pathway (P2) operates through bioenergetics and mass scaling of vital rates, with smaller size leading to lower energy resources, higher mass-specific metabolic rates, but also higher mass-specific food intake rates (Box 1). As a result, smaller individuals deplete their resources faster but have a higher energetic efficiency than larger ones (Box 1,

Figure 3). The third pathway (P3) is based on the surface-to-volume ratio, which is directly linked to sensitivity to stressors. Smaller organisms have a higher surface-to-volume ratio, which determines not only the rates of heat and energy exchange, but also the passive uptake of molecules, including contaminants. Together, these three pathways determine the ecological consequences of BSRs, and their combined effects can range from reinforcing to opposing, so this framework can reconcile opposing effects of BSRs. For instance, the relative importance of the second and third pathways will determine whether body size increases or decreases stressor tolerance. On a broader scale, this framework can help separate climate change impacts between different domains (Pinsky *et al.*, 2022), as it predicts, for example, that the ecological consequences of BSRs will be stronger and different for aquatic ecosystems than for terrestrial ones (Box 2, Figure 4).

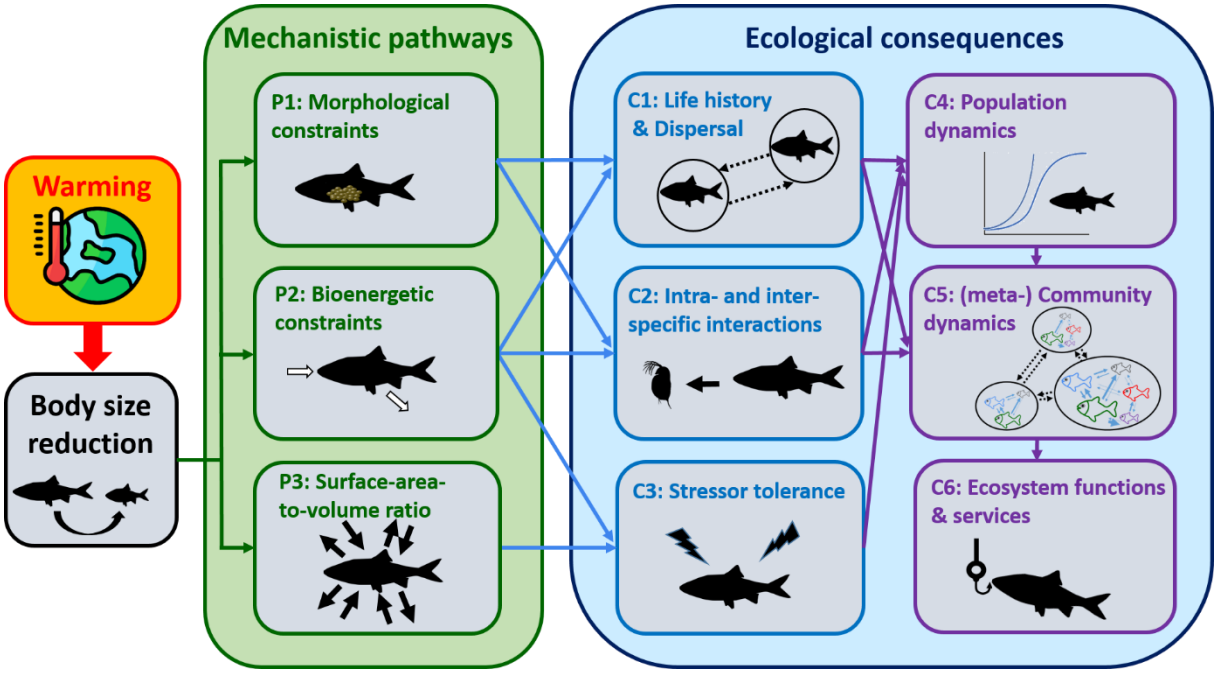


Figure 2. A framework for integrating the ecological consequences of warming-induced body size reduction (BSR). Warming generally leads to reduced body size of ectotherms, which can have ecological consequences through three mechanistic pathways: (P1) morphological constraints imposed by smaller body size *per se*, (P2) bioenergetic constraints, as smaller body size is associated with lower energy reserves and their faster depletion, which, together with an even greater increase in mass-specific ingestion rate, leads to increased energetic efficiency (i.e. ratio of energy gain due to ingestion and assimilation to energy loss due to metabolism), and (P3) an increase in the surface- to-volume ratio, leading to more passive exchange of molecules with the environment. These three size-related pathways can each have specific ecological consequences on (C1) life history and dispersal, (C2) intra- and interspecific interactions, and (C3) stressor tolerance, ultimately cascading to changes in (C4) population dynamics, (C5) (meta)community dynamics, and (C6) ecosystem functions and services. We visualize only the most obvious linkages in the framework. For example, warming-induced smaller fish will have a lower per capita excretion rate (pathway 2), which may directly affect nutrient cycling (consequence 6). In addition, there may also be more complex interactions, for example if smaller body size affects the outcome of trophic interactions and thus the fecundity of a predator.

Box 1. Impact of body size reductions on energetic efficiency and energy reserves

To illustrate how BSRs can affect energetic efficiency and energy reserves, we have developed a simple exploratory model based on existing models and empirical patterns (Sentis *et al.*, 2022). Energetic efficiency *EE* is defined as the ratio of energy gains (ingestion rate *I* multiplied by assimilation rate *A*) to energy losses (metabolic rate, *M*): $EE = IA/M$. Since the ingestion rate typically depends on resource density, we used a type II functional response with size- and temperature-dependent parameters obtained from a recent meta-analysis (Uiterwaal & DeLong, 2020). As the dependence of assimilation efficiency on body size and temperature are not well characterised, we assumed that assimilation efficiency has a constant value of 0.85 corresponding to carnivorous species (Peters, 1983). For metabolic rate, we modelled these dependencies using the equation from (Brown *et al.*, 2004). To understand how BSRs influence the dynamics of energy reserves under starvation, we first estimated the individual fat content using the equation of Li *et al.* (2016) for cyprinid fishes, where fat reserves scale to the power of 1.21 with lean body mass (i.e. larger individuals can accumulate relatively larger reserves). We then simulated the depletion of fat reserves assuming that the individual does not feed.

The model revealed that energetic efficiency decreases with warming and increasing body mass (Figure 3a). As a result, the temperature at which energetic efficiency reaches unity (with equal energy gains and losses) declines with body mass. Above that temperature, energy losses outweigh energy gains. This indicates that smaller organisms are more energetically efficient and can tolerate higher temperatures than larger ones. In contrast, larger organisms have more energy reserves (both in relative and absolute terms) and, due to their lower mass-specific metabolic rate, deplete them at a lower rate than smaller ones (Figure 3b). This allows larger organisms to cope with starvation for a longer time before their energy reserves are fully depleted, especially at low temperatures where reserves are depleted more slowly (Figure 3b).

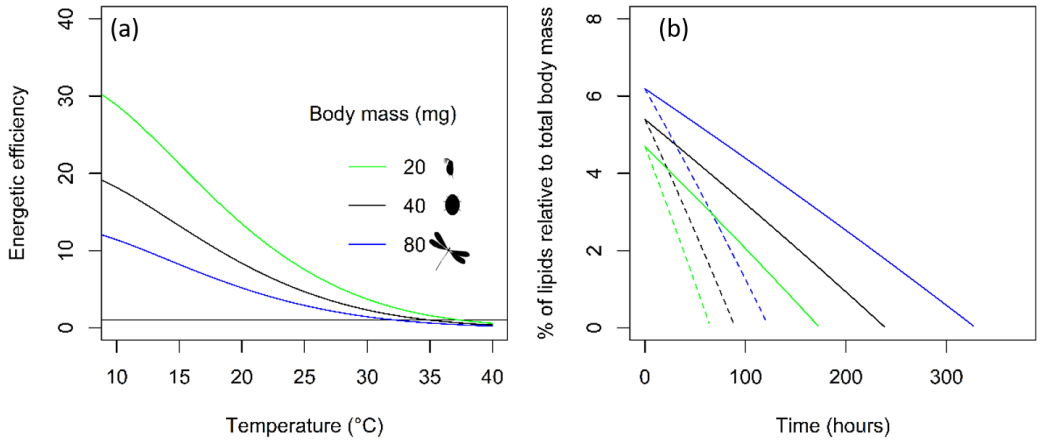


Figure 3. Influence of body mass on (a) energetic efficiency along a thermal gradient, and (b) the depletion of the relative fat content (the % of lipids relative to total body mass) of animals starving at 8 °C (solid lines) and 18 °C (dotted lines). The horizontal line in (a) indicates where the energetic efficiency equals one, hence where energy gains equal energy losses.

Box 2. The temperature-size-rule and its ecological consequences differ among aquatic and terrestrial ecosystems

More than 80% of ectotherms follow the temperature-size rule (Forster *et al.*, 2012) (but see Audzijonyte *et al.*, 2020): they reach a smaller size at maturity in warmer environments. The ecological consequences of these temperature-induced BSRs are likely to be stronger for aquatic ecosystems than for terrestrial ones (Figure 4) because (a) BSRs are more frequent and more pronounced in aquatic ectotherms than in terrestrial ectotherms, with size reductions of up to -4% per °C warming in terrestrial species and up to -8% in aquatic species (Forster *et al.*, 2012), and (b) aquatic ecosystems are generally more size-structured than terrestrial ones (Potapov *et al.*, 2019). Furthermore, (c) the ecological consequences in terms of increased sensitivity to stressors can differ in the two environments. For example, smaller organisms in terrestrial systems are generally more vulnerable to desiccation (Tejeda *et al.*, 2014). Instead, smaller organisms in aquatic systems are likely to suffer more from increased uptake of dissolved contaminants through the body surface (Verheyen & Stoks, 2019).

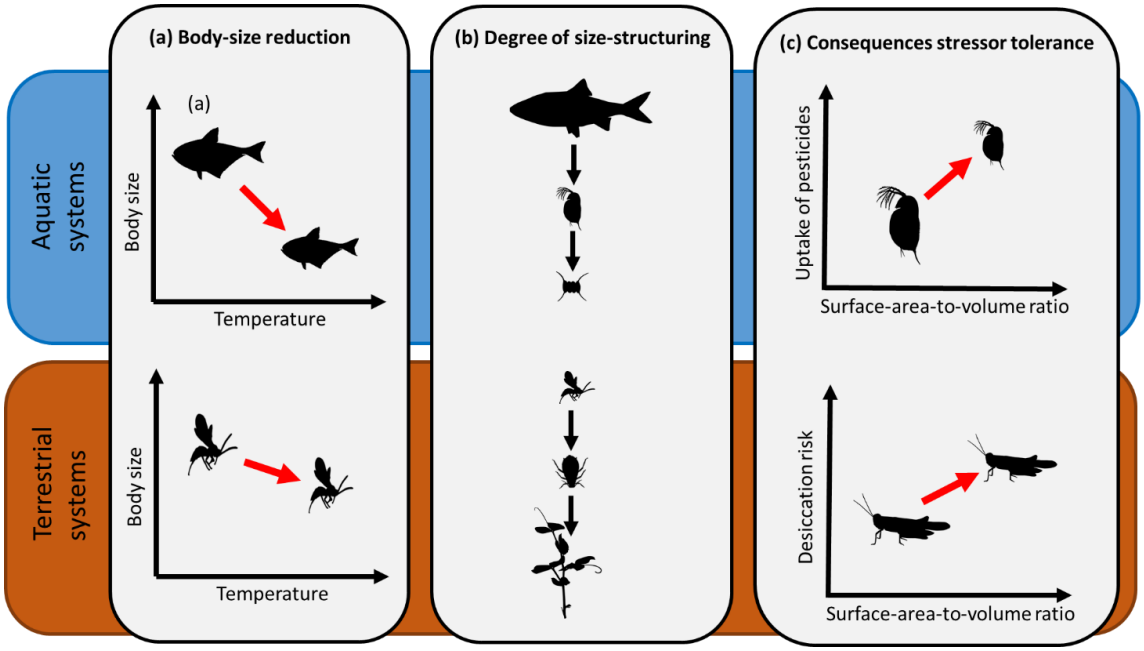


Figure 4. Ecological consequences of warming-induced body size reductions (red arrows) are expected to differ among aquatic and terrestrial ecosystems because (a) the temperature-size rule is stronger for aquatic organisms, and (b) aquatic ecosystems are more size-structured than terrestrial ones, and (c) aquatic and terrestrial systems differ in the type of stressors to which sensitivity will increase most.

3. ECOLOGICAL CONSEQUENCES ACROSS SCALES

Consequences for life history and dispersal

BSRs predictably alter individual life histories (consequence 1, Figure 2). Studies of intra- and interspecific variation in body size have found that smaller organisms can generally grow, develop and mature more quickly due to increased energetic efficiency (pathway 2) (Kingsolver & Huey, 2008; Hatton *et al.*, 2019). Faster development may allow some, but not all, species to produce more generations per year (Teder, 2020). These advantages of smaller size often come at the cost of a lower lifetime reproductive output (i.e. the total production of offspring over the lifetime of an individual) and a higher predation mortality due to morphological constraints (pathway 1) (Ahti *et al.*, 2020; Hemptinne *et al.*, 2022). For example, reproductive output increases faster than linearly (hyperallometrically) with body size in 95 % of marine fish species (Barneche *et al.*, 2018). BSRs may also manifest in shorter lengths-at-sex change in sex-changing species (Budd *et al.*, 2022), which could alter the contribution of male and female roles to individual fitness. The consequences of BSRs for individual fitness and population dynamics will depend on the relative strengths of these effects under warming (Kingsolver & Huey, 2008; Hernández-Pacheco *et al.*, 2021) that can, for example, diminish the reproductive advantage of a larger size (Loisel *et al.*, 2019; Fryxell *et al.*, 2020).

The effects of BSRs on dispersal ability will depend on the mode of dispersal. Across taxa, routine speed used to explore the environment declines in smaller individuals due to morphological constraints (pathway 1) (Cloyed *et al.*, 2021), which should shorten dispersal distances in smaller-bodied active dispersers and have no effect on passive dispersers (Jenkins *et al.*, 2007). BSRs to warming may therefore partially slow down range expansions of invasive ectotherms (Lovejoy & Lozier, 2021) and warming-induced range shifts, and thus interfere with another universal response to climate change (McCauley & Mabry, 2011).

Consequences for intra- and interspecific interactions

Changes in body size can alter intraspecific interactions (consequence 2, Figure 2). Body size underpins competitive hierarchies for space and mating opportunities (Leith *et al.*, 2022), mating preferences (e.g., female preference for larger males), and cannibalistic interactions including sexual cannibalism. BSRs can disrupt these intraspecific interactions if their outcome depends on absolute or relative size differences (pathway 1), which are likely to decrease with warming (Forster *et al.*, 2012).

Trophic interaction strength depends strongly on the predator-prey size ratio (Cuthbert *et al.*, 2020). By changing this ratio, warming-induced BSRs can alter trophic interactions (pathway 1 leading to consequence 2, Figure 2). Theoretical studies predict that BSRs in consumers can alter the strength of trophic interactions (Osmond *et al.*, 2017; Sentis *et al.*, 2017; Bideault *et al.*, 2019) (Box 3, Fig. 5). In aquatic systems, where BSRs are particularly pronounced at higher trophic levels (Forster *et al.*, 2012) (Box 2), they should influence top-down effects more than bottom-up effects (Sentis *et al.*, 2017) (Box 3). BSRs can also alter trophic and competitive interactions via consumer bioenergetics (pathway 2, Figure 2). Smaller predators are more energetically efficient than larger ones (Box 1), potentially increasing their competitive advantage over large individuals (Ohlberger *et al.*, 2011).

The relative influence of morphological and bioenergetic constraint pathways on intra- and interspecific interactions depends on how body size changes affect size-selective predation versus the energetic efficiency of the predator (Gårdmark & Huss, 2020). On the one hand, warming reduces the net energy gain of predators more than that of prey, reducing relative predator biomass and reduces predation pressure on prey. On the other hand, warming can increase top-down control when size differences between predator and prey are large as predation rate increases with size differences or when prey cannot outgrow the predation window because of their smaller adult size (Gårdmark & Huss, 2020). In more extreme cases, shifts in predator-prey body mass ratios can lead to food web rewiring (i.e. the reorganization of food webs by addition or removal of feeding links) due to morphological constraints such as gape limitation of predators (Polazzo *et al.*, 2022) (Box 3).

Box 3. Theoretical models to examine the consequences of body size reductions for trophic interactions

Species-specific strengths of BSRs will lead to changing predator-prey body mass ratios (PPBMR; Figure 5a). When warming proportionally reduces predator and prey body size, PPBMR remains unchanged, while PPBMR decreases when the predator reduces its body size more than its prey. PPBMR is a strong predictor of the occurrence and strength of feeding interactions between species (Perkins *et al.*, 2022), and BSRs can thus be expected to alter trophic interactions, population and community dynamics. A few theoretical models have examined these ecological consequences of BSRs. They implement linear (Osmond *et al.*, 2017) or exponential (Sentis *et al.*, 2017; Bideault *et al.*, 2019) BSRs with warming in consumer-resource models and predict that BSR heterogeneity across trophic levels can modulate top-down and bottom up effects (Sentis *et al.*, 2017; Bideault *et al.*, 2019). If the size of the predator decreases more than the size of its prey, this increases the stability and persistence of a three-trophic food chain under warming by (i) decreasing trophic interaction strength and (ii) increasing the energetic efficiency of the top predator (Sentis *et al.*, 2017). These modifications of BSRs and trophic interaction strengths can change predator diets and thus affect the structure of food webs (Figure 5b).

These models assumed that the temperature scaling of biological rates such as metabolism is independent of body size. However, the temperature scaling of metabolic rates may depend on size and life stage (Lindmark *et al.*, 2018). This suggests that considering intraspecific size structure and the size dependence of thermal dependencies may be important to understand how BSRs modulate population and community dynamics. For example, intraspecific size structure can lead to an Allee effect (i.e. a positive relationship between *per capita* population growth rate and population density that occurs at low population densities) resulting from size scaling of feeding rates and maintenance costs. This Allee effect can lead to a collapse of predator populations under warming (Lindmark *et al.*, 2019). While all these models are valuable in exploring the possible consequences of BSRs for trophic interactions and food web dynamics, they simulate simple systems (i.e. tri-trophic linear trophic chains, as in Figure 5b) and their predictions remain largely untested.

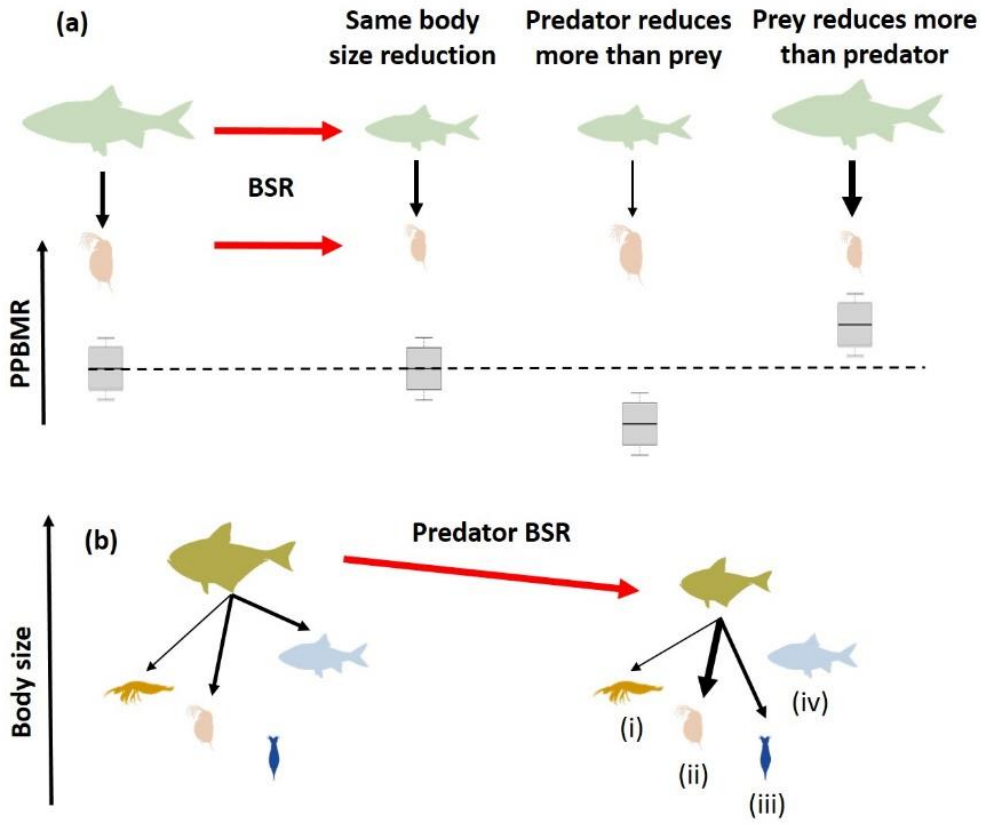


Figure 5. Impact of BSRs (red arrows) on (**a**) predator prey body mass ratio (PPBMR) and (**b**) trophic interaction strength and food web rewiring. If BSR changes PPBMR (panel **a**), this can increase trophic interaction strength (black arrows) when prey reduces more than predators and vice versa when predators reduces more than their prey (Sentis *et al.*, 2017; Bideault *et al.*, 2019). This can have different consequences for trophic interaction strength and predator diet at the food web level (identified by letters in panel **b**): (i) BSRs do not change trophic interaction strength, (ii) BSRs increase trophic interaction strength (Sentis *et al.*, 2017; Bideault *et al.*, 2019), (iii) BSRs allow the predator to feed on smaller prey (Polazzo *et al.*, 2022), (iv) BSRs exclude a large prey from the predator's diet (Polazzo *et al.*, 2022). Thickness of trophic link arrows is proportional to *per capita* interaction strength.

Consequences for stressor tolerance

BSRs influence tolerance to stressors (consequence 3 in Figure 2), but the underlying pathways and emerging patterns differ among stressors. Smaller individuals may be more sensitive to stressors because their energy reserves are lower and more rapidly depleted due to their higher mass-specific metabolism (Box 1, pathway 2 in Figure 2). This bioenergetic pathway could explain the negative correlation between starvation tolerance and body size (Box 1). As many stressors increase metabolic rate and deplete energy reserves (Verberk *et al.*, 2020), this mechanism may also contribute to smaller individuals being more sensitive to other stressors. However, the latter pattern can be reversed when animals continue to feed during exposure to a stressor, as smaller individuals are more energetically efficient (Box 1).

Smaller organisms exchange molecules with the environment more rapidly due to their larger surface-to-volume ratio ((Leiva *et al.*, 2019), pathway 3 in Figure 2). This mechanism contributes to the common pattern that smaller terrestrial ectotherms have a lower desiccation tolerance than larger ones (e.g. Tejeda *et al.*, 2014). This may also lead to higher uptake of toxicants, explaining why a warming-induced BSR can increase sensitivity to pesticides (Verheyen & Stoks, 2019).

The relative importance of pathways 2 (bioenergetics) and 3 (surface-to-volume-ratio) may determine the size-dependent pattern of tolerance to hypoxia, during which animals rely on anaerobic energy production. Smaller animals run out of energy stores and reach lethal concentrations of anaerobic end-products much faster than larger animals (Nilsson & Östlund-Nilsson, 2008). Smaller fish are indeed more susceptible to hypoxia in cold, viscous water, probably because efficient gill perfusion (i.e. blood flow in the gills under arterial pressure) to ensure oxygen uptake is then more energetically costly (Verberk *et al.*, 2022). Smaller fish, however, are less susceptible to hypoxia in warm water, probably because they have a higher surface-to-volume ratio and thus a higher oxygen supply (Verberk *et al.*, 2022).

Since oxygen limitation is thought to underlie heat tolerance (Leiva *et al.*, 2019), the balance between pathways 2 and 3 is also responsible for the relationship between body size and tolerance to heat stress, and its dependence on the duration of heat exposure (Peralta-Maraver & Rezende, 2021). A higher surface-to-volume ratio, and thus a higher oxygen uptake, could explain why smaller species have a higher short-term heat tolerance than larger species, while large species can sustain mild thermal stress for longer periods due to lower mass-specific metabolism (Peralta-Maraver & Rezende, 2021). Applying this interspecific pattern to intraspecific warming-induced BSRs recorded in a ground beetle over a period of 100 years indeed indicated that the smaller beetles should possess increased tolerance to short-term thermal stress but decreased tolerance to long-term thermal stress (Buckley, 2021). The time dependence of heat tolerance could also explain some of the inconsistent evidence at the intraspecific level that smaller organisms often have a higher heat tolerance (e.g. Brans *et al.*, 2017; Messmer *et al.*, 2017), although the opposite pattern has also been reported (e.g. Baudier *et al.*, 2015).

Consequences for population dynamics

BSRs can affect population dynamics (consequence 5, Figure 2) through their effects on life history. Eukaryote populations composed of smaller individuals can be more resilient to demographic and environmental perturbations. For example, smaller males with lower absolute resource requirements may invest more time in mate search or more energy in reproduction (Blanckenhorn, 2005), which could buffer against mate-finding Allee effects (i.e. reduced population growth at low densities due to difficulties in finding mates) and collapses of small populations. BSRs may also influence the dynamics of size-structured populations by affecting intraspecific competition (Uszko *et al.*, 2022). Furthermore, BSRs can increase competition between juveniles, delaying maturation and reducing population biomass (Lindmark *et al.*, 2018).

BSRs can also affect population dynamics by modulating the strength of trophic and competitive interactions that depends on the relative body sizes of interacting individuals (Cuthbert *et al.*, 2020) (consequences 2 and then 4, Figure 2). For example, the impacts of BSRs on trophic interaction strengths and food chain persistence in an tri-

trophic food chain strongly depended on the relative magnitude of BSRs across trophic levels, with weaker interactions and higher population persistence observed when predator body size shrank more than prey size with warming (Sentis *et al.*, 2017). Furthermore, the competitive advantage of smaller predators (consequence 2, Figure 2) allows their populations to survive at resource densities where larger predators cannot cover their maintenance costs and starve (Reuman *et al.*, 2013; Uszko *et al.*, 2022). This mechanism may also apply to more complex interactions. For example, a stage-structured intraguild predation model has revealed that warming can increase the competitive advantage of the intraguild prey against juvenile intraguild predators, which can lead to the extinction of the intraguild predator population (Thunell *et al.*, 2021). Based on these studies (Reuman *et al.*, 2013; Lindmark *et al.*, 2019), we can assume that BSRs promote the competitive advantage of smaller predators in exploitative competition and of the intraguild prey in intraguild predation, possibly leading to the exclusion of larger competing species.

Finally, BSRs may affect populations exposed to a stressor by altering stressor tolerance and the resulting effects on life histories and species interactions. While there is no direct evidence to support this as a consequence of warming, it has been shown, for example, that BSRs caused by predation that removed the largest individuals from experimental *Daphnia* populations resulted in a greater negative impact of a toxicant on population dynamics (and even extinction in some cases) (Gergs *et al.*, 2013).

Community and ecosystem consequences

The impacts of BSRs can extend to the community level (consequence 5, Figure 2). For example, BSRs may alter the structure and dynamics of food webs by modifying the strengths of trophic links; these links often depend on predator-prey body mass ratios and are described by allometries (from consequence 2 to 5, Figure 2 and Box 3). BSRs can also affect the distribution of body sizes at the community level (i.e. the community size spectrum) (Rossberg *et al.*, 2019) if large species shrink more than smaller ones (as in aquatic systems, (Forster *et al.*, 2012)), resulting in a steeper size spectrum. However, this has not been confirmed in an rare study at the intraspecific level (Audzijonyte *et al.*, 2020). Changing the slope of the community size spectrum is likely to affect the distribution of interaction strengths within the community (from pathways 1-2 to consequences 1-2 and then 5), but the consequences of changing size spectra for community dynamics and stability remain, to our knowledge, unstudied. Another unexplored area is whether BSRs can affect the connectivity and dynamics of metacommunities through their influence on dispersal and population dynamics (from pathway 1 to consequences 1 and then 5).

These community-level changes can affect ecosystem functions and services (consequence 6). BSRs can influence key ecosystem functions such as primary productivity and nutrient cycling by modulating community dynamics (from consequence 5 to 6 in Figure 2). Excretion rates scale with body mass to the power of 0.84 (Hall *et al.*, 2007), so we can expect lower per capita excretion rates and associated nutrient cycling due to BSRs (from pathway 2 to consequence 6 in Figure 2). In dung beetles, warming reduced body size and as a result dung removal rates and thus nutrient cycling (Gebert *et al.*, 2022). A study of aquatic detritivores has demonstrated that BSRs negatively affect decomposition rates of leaf litter, a key aspect of nutrient cycling in freshwater bodies, because the much lower per capita ingestion rates of leaf litter by smaller individuals overrides the increased population biomass resulting from the higher energetic efficiency of smaller individuals (from pathway 2 to consequence 6) (Réveillon *et al.*, 2022).

Warming can also undermine ecosystem services such as pollination by reducing pollinator size, as shown for bumblebees (Theodorou *et al.*, 2021), and pest control by predators by reducing their size (Vangansbeke *et al.*, 2020). BSRs may also directly affect ecosystem services to humans by reducing food provisioning, as documented for fish stocks (Lindmark *et al.*, 2022).

4. WHAT LIMITS OUR UNDERSTANDING OF THE ECOLOGICAL IMPACTS OF WARMING-INDUCED BODY SIZE REDUCTIONS?

Very few studies directly tested the ecological consequences of BSRs, i.e. allowed body sizes to shrink under warming and then quantified the impact on ecological endpoints. Almost all of the expected ecological consequences of BSRs based on empirical studies come from indirect evidence of examining existing size variations within or among species. This approach, which helped discover the potential role of BSRs in ecological dynamics, comes with important limitations. First, conclusions based on interspecific comparisons may not be valid since patterns found across species do not necessarily apply within species (Glazier, 2005). For instance, reproduction may scale hyperallometrically within most fish species, whereas it scales hypoallometrically among fish species (Glazier, 2005). Second, the limited direct empirical evidence for the ecological consequences of BSRs comes from laboratory studies, and we need more evidence from natural populations where the BSRs may be less pronounced (Audzijonyte *et al.*, 2020). Third, body size shifts can occur at the level of individuals (changes in size-at-age, as considered here), population (changes in size structure) and whole community (changes in species composition). The relative importance of these shifts and their possible interactive effects on ecological processes remain to be studied. Fourth, almost all studies examining the ecological consequences of BSRs on populations, communities and ecosystems are theoretical, and only loosely linked to empirical observations (Osmond *et al.*, 2017; Sentis *et al.*, 2017; Bideault *et al.*, 2019). While we recognize their complexity, we call for more experimental and *in situ* studies to test the predictions of these models. Our framework can serve as inspiration for research programs to better understand the ecological implications of warming and improve mitigation strategies in the face of global warming.

5. RELATIVE IMPORTANCE OF BODY SIZE REDUCTION VERSUS DIRECT THERMAL EFFECTS

The effects of climate warming on the physiology and ecology of organisms depend on both the direct effects of temperature and its indirect effects mediated by body size reductions (Figure 1). It is thus crucial to determine the relative importance of the direct and indirect effects and identify the conditions under which these effects are additive, reinforcing or opposing. Very few studies investigated these topics, which limits the possibilities to draw general patterns. To fill this gap, we propose to apply the scaling approach used in metabolic ecology (Brown et al. 2004) to systematically explore the relative importance of the direct effects of temperature and BSRs on biological rates (Pathway 2 in Figure 2).

Metabolic ecology posits that, for non-stressful temperatures, most biological rates B of ectotherms scale with body mass m and temperature T as $B \approx m^b e^{-\frac{E_a}{kT}}$, where b is the allometric exponent, E_a the activation energy and k the Boltzmann constant (Brown et al. 2004). Using this relationship, the fold change in a biological rate for a temperature difference of 10°C equals to $Q_{10} = (\frac{B_2}{B_1})^{\frac{10}{T_2-T_1}} = (\frac{m_2}{m_1})^b (e^{\frac{E_a(T_2-T_1)}{kT_1T_2}})^{10/(T_2-T_1)}$, with B_2 and B_1 the biological rate values at temperatures T_1 and T_2, and m_1 and m_2 the body masses at temperatures T_1 and T_2, respectively.

Assuming an average activation energy E_a of 0.69 eV and an allometric coefficient b of 0.75 (Brown et al. 2004), an increase in temperature from 20 to 30°C yields Q_{10} = 2.46 without BSR (i.e. when $m_2 = m_1$). When body size reduces with temperature, this Q_{10} value is modulated by a factor $(m_2/ m_1)^b$, which yields much lower values of Q_{10} = 2.08 and 1.68 for the mean BSRs of -2 and -4% per °C reported for terrestrial and aquatic multicellular organisms, respectively (Forster et al. 2012). In other words, BSRs can be expected to reduce Q_{10} values on average by 15% and 32% in terrestrial and aquatic environments, respectively, which can strongly influence the responses of ecological processes to warming (Alster *et al.*, 2018). Therefore, we expect that BSRs will mostly reduce the direct effects of temperature on biological rates, especially in aquatic systems. This implies that considering only the direct effects of temperature may overestimate the ecological consequences of warming.

In line with this prediction, Sentis et al. (2017) reported that BSRs can substantially dampen the negative direct effects of temperature on species persistence in a food chain model by increasing predator persistence by up to 20%. The underlying mechanism was that smaller organisms are more efficient under warming than larger ones (as in Box 1 and Figure 3) and need fewer resources, which in turn increases their persistence at high temperatures. Along the same line, Bernhardt et al. (2018) demonstrated that the direct effect of warming is to reduce carrying capacity of a unicellular phytoplankton but BSRs lead to the opposite effect and thus dampen the direct negative effect of temperature. Finally, Réveillon et al. (2022) showed that BSRs weakened the direct effects of warming on resource and consumer persistence. These few studies follow the general Q_{10} expectation detailed above and suggest that BSRs will generally buffer the direct effects of warming.

However, for some ecological consequences related to stressor tolerance, the direct vs size-mediated effects of warming operate through different processes that may reinforce each other. For example, many pesticides become more toxic under warming, which is typically explained by direct effects of higher temperatures on physiological processes such as increased metabolic rates. Yet, BSRs may generate a fully different mechanism contributing to this phenomenon by increasing the surface-to-volume-ratio (Verheyen & Stoks 2019). In this case, considering only the direct effects of temperature (as in metabolic ecology) would underestimate this ecological consequence of warming.

6. CONCLUSIONS

Drawing on theoretical models and emerging empirical evidence, our framework identifies and synthesizes the manifold and interrelated ecological consequences of BSRs, the third universal response to warming (Gardner *et al.*, 2011). Because body size is a

pivotal trait in ecology, it is important to recognize these consequences. These may be more important than the direct ecological impacts of warming *per se*, and expand the types of possible impacts. Thus, this trait-based framework can add new dimensions and realism to assessments of the ecological impacts of warming on Earth's biota and improve on other recent developments in trait-based predictive ecology (Streit & Bellwood, 2022). It also generates new questions and research directions (see Box 4) that need to be explored to improve our understanding and predictive ability of climate change impacts. To achieve this goal, a key issue would be to assess the relative influence of the three identified pathways (morphological and bioenergetic constraints, and surface-to-volume ratio) on ecological processes to better predict the ecological consequences of BSRs and determine whether they would amplify or attenuate the direct effects of warming on biological rates and processes.

Box 4. Open questions on the influence of body size reductions on ecological processes

Are short-term BSRs representative of long-term BSRs? Acclimation and evolution over multiple generations may modulate the effects of temperature on growth and development rates. This suggests that BSRs may change over generations, which, in turn, should affect their ecological consequences.

What are the consequences of BSRs for individual fitness? Are populations with more pronounced BSRs more or less resilient to warming and other anthropogenic stressors?

How do body size shifts at individual, population and community levels interact to shape the community size spectra and ecosystem processes? Body size shifts can occur at the individual level (changes in size at age, as studied here), at the population level (changes in size structure) and at the community level (changes in species composition). We do not know the relative importance of these shifts and their possible interactive effects on ecological processes.

What is the relative contribution of direct temperature effects and indirect effects mediated by body size reduction for ecological consequences of warming? Under what conditions are these effects additive, reinforcing or opposing?

What are the consequences of BSRs for human food sources and the global nutrient cycles?

What are the consequences of BSRs for aquatic-terrestrial linkages? We can predict a lower contribution of semi-aquatic insects and amphibians to terrestrial systems because they shrink more with warming than terrestrial taxa, potentially resulting in a reduced energy flow from aquatic to terrestrial ecosystems.

What is the relationship between BSRs and the other two universal responses to climate change (shifts in geographical range and phenology)? BSRs may impact shifts in geographic ranges by influencing dispersal rate and heat tolerance, and shifts in phenology by shortening generation times.

REFERENCES

Ahti PA, Kuparinen A, Uusi-Heikkilä S (2020) Size does matter—the eco-evolutionary effects of changing body size in fish. *Environmental Reviews,* 28, 311-324.

Alster CJ, Weller ZD, von Fischer JC (2018) A meta-analysis of temperature sensitivity as a microbial trait. *Global Change Biology,* 24, 4211-4224.

Atkinson D (1994) Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research,* 25, 1-58.

Audzijonyte A, Barneche DR, Baudron AR *et al.* (2019) Is oxygen limitation in warming waters a valid mechanism to explain decreased body sizes in aquatic ectotherms? *Global Ecology and Biogeography,* 28, 64-77.

Audzijonyte A, Richards SA, Stuart-Smith RD *et al.* (2020) Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming. *Nature Ecology & Evolution,* 4, 809-814.

Barneche DR, Robertson DR, White CR, Marshall DJ (2018) Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science,* 360, 642-645.

Baudier KM, Mudd AE, Erickson SC, O'Donnell S (2015) Microhabitat and body size effects on heat tolerance: implications for responses to climate change (army ants: Formicidae, Ecitoninae). *Journal of Animal Ecology,* 84, 1322-1330.

Bernhardt JR, Sunday JM, O'Connor MI (2018) Metabolic theory and the temperature-size rule Explain the temperature dependence of population carrying capacity. *The American Naturalist,* 192, 687-697.

Bideault A, Loreau M, Gravel D (2019) Temperature modifies consumer-resource interaction strength through its effects on biological rates and body mass. *Frontiers in Ecology and Evolution,* 7, 45.

Blanckenhorn WU (2005) Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology,* 111, 977-1016.

Brans KI, Jansen M, Vanoverbeke J, Tüzün N, Stoks R, De Meester L (2017) The heat is on: Genetic adaptation to urbanization mediated by thermal tolerance and body size. *Global Change Biology,* 23, 5218-5227.

Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology,* 85, 1771-1789.

Buckley LB (2021) Body size shapes thermal stress. *Nature Climate Change,* 11, 5-6.

Budd AM, Robins JB, Whybird O, Jerry DR (2022) Epigenetics underpins phenotypic plasticity of protandrous sex change in fish. *Ecology and Evolution,* 12, e8730.

Cloyed CS, Grady JM, Savage VM, Uyeda JC, Dell AI (2021) The allometry of locomotion. *Ecology,* 102, e03369.

Cuthbert RN, Wasserman RJ, Dalu T *et al.* (2020) Influence of intra- and interspecific variation in predator–prey body size ratios on trophic interaction strengths. *Ecology and Evolution,* 10, 5946-5962.

Forster J, Hirst AG, Atkinson D (2012) Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 109, 19310-19314.

Fryxell DC, Hoover AN, Alvarez DA *et al.* (2020) Recent warming reduces the reproductive advantage of large size and contributes to evolutionary downsizing in nature. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,* 287, 20200608.

Gårdmark A, Huss M (2020) Individual variation and interactions explain food web responses to global warming. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 375, 20190449.

Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R (2011) Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution,* 26, 285-291.

Gebert F, Steffan-Dewenter I, Kronbach P, Peters MK (2022) The role of diversity, body size and climate in dung removal: A correlative and experimental approach. *The Journal of Animal Ecology*.
Gergs A, Zenker A, Grimm V, Preuss TG (2013) Chemical and natural stressors combined: from cryptic effects to population extinction. *Scientific reports,* 3, 1-8.
Glazier DS (2005) Beyond the '3/4-power law': variation in the intra-and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological Reviews,* 80, 611-662.
Hall R, Koch BJ, Marshall MC, Taylor BW, Tronstad LM (2007) How body size mediates the role of animals in nutrient cycling in aquatic ecosystems. *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*, 286-305.
Hatton IA, Dobson AP, Storch D, Galbraith ED, Loreau M (2019) Linking scaling laws across eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 116, 21616-21622.
Hemptinne J-L, Lecompte E, Sentis A, Dixon AFG, Magro A (2022) Prey life-history influences the evolution of egg mass and indirectly reproductive investment in a group of free-living insect predators. *Ecology and Evolution,* 12, e8438.
Hernández-Pacheco R, Plard F, Grayson KL, Steiner UK (2021) Demographic consequences of changing body size in a terrestrial salamander. *Ecology and Evolution,* 11, 174-185.
Jenkins DG, Brescacin CR, Duxbury CV *et al.* (2007) Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography,* 16, 415-425.
Kingsolver JG, Huey RB (2008) Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research,* 10, 251.
Leith NT, Fowler-Finn KD, Moore MP (2022) Evolutionary interactions between thermal ecology and sexual selection. *Ecology Letters,* 25, 1919-1936.
Leiva FP, Calosi P, Verberk WCEP (2019) Scaling of thermal tolerance with body mass and genome size in ectotherms: a comparison between water- and air-breathers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* 374, 20190035.
Li G, Xie H, He D, Luo Y (2016) Effects of body chemical components on the allometric scaling of the resting metabolic rate in four species of cyprinids. *Fish Physiology and Biochemistry,* 42, 295-301.
Lindmark M, Audzijonyte A, Blanchard JL, Gårdmark A (2022) Temperature impacts on fish physiology and resource abundance lead to faster growth but smaller fish sizes and yields under warming. *Global Change Biology,* 28, 6239-6253.
Lindmark M, Huss M, Ohlberger J, Gårdmark A, Adler F (2018) Temperature-dependent body size effects determine population responses to climate warming. *Ecology Letters,* 21, 181-189.
Lindmark M, Ohlberger J, Huss M, Gårdmark A (2019) Size-based ecological interactions drive food web responses to climate warming. *Ecology Letters,* 22, 778-786.
Loisel A, Isla A, Daufresne M (2019) Variation of thermal plasticity in growth and reproduction patterns: importance of ancestral and developmental temperatures. *Journal of Thermal Biology,* 84, 460-468.
Lovejoy RT, Lozier JD (2021) Core-marginal dynamics interact with sex and temperature to influence morphology of the rapidly expanding invasive kudzu bug (Megacopta cribraria). *Ecological Entomology,* 46, 790-799.
McCauley SJ, Mabry KE (2011) Climate change, body size, and phenotype dependent dispersal. *TRENDS in Ecology and Evolution,* 26, 554.
Messmer V, Pratchett MS, Hoey AS, Tobin AJ, Coker DJ, Cooke SJ, Clark TD (2017) Global warming may disproportionately affect larger adults in a predatory coral reef fish. *Global Change Biology,* 23, 2230-2240.

Nilsson GE, Östlund-Nilsson S (2008) Does size matter for hypoxia tolerance in fish? *Biological Reviews,* 83, 173-189.
Ohlberger J (2013) Climate warming and ectotherm body size – from individual physiology to community ecology. *Functional Ecology,* 27, 991-1001.
Ohlberger J, Edeline E, Vøllestad LA, Stenseth NC, Claessen D (2011) Temperature-driven regime shifts in the dynamics of size-structured populations. *The American Naturalist,* 177, 211-223.
Osmond MM, Barbour MA, Bernhardt JR, Pennell MW, Sunday JM, O'Connor MI (2017) Warming-induced changes to body size stabilize consumer-resource dynamics. *The American Naturalist,* 189, 718-725.
Peralta-Maraver I, Rezende EL (2021) Heat tolerance in ectotherms scales predictably with body size. *Nature Climate Change,* 11, 58-63.
Perkins DM, Hatton IA, Gauzens B *et al.* (2022) Consistent predator-prey biomass scaling in complex food webs. *Nature communications,* 13, 1-8.
Peters RH (1983) *The ecological implications of body size,* Cambridge University Press, Cambridge.
Pinsky ML, Comte L, Sax DF (2022) Unifying climate change biology across realms and taxa. *Trends in Ecology & Evolution*.
Polazzo F, Marina TI, Crettaz-Minaglia M, Rico A (2022) Food web rewiring drives long-term compositional differences and late-disturbance interactions at the community level. *Proceedings of the National Academy of Sciences,* 119, e2117364119.
Potapov AM, Brose U, Scheu S, Tiunov AV (2019) Trophic Position of Consumers and Size Structure of Food Webs across Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *The American Naturalist,* 194, 823-839.
Reuman DC, Holt RD, Yvon-Durocher G (2013) A metabolic perspective on competition and body size reductions with warming. *Journal of Animal Ecology,* 83, 59-69.
Réveillon T, Rota T, Chauvet É, Lecerf A, Sentis A (2022) Energetic mismatch induced by warming decreases leaf litter decomposition by aquatic detritivores. *Journal of Animal Ecology,* 91, 1975-1987.
Rossberg AG, Gaedke U, Kratina P (2019) Dome patterns in pelagic size spectra reveal strong trophic cascades. *Nature communications,* 10, 4396.
Sentis A, Binzer A, Boukal DS (2017) Temperature-size responses alter food chain persistence across environmental gradients. *Ecology Letters,* 20, 852-862.
Sentis A, Haegeman B, Montoya JM (2022) Stoichiometric constraints modulate temperature and nutrient effects on biomass distribution and community stability. *Oikos,* 2022, 2-11.
Streit RP, Bellwood DR (2022) To harness traits for ecology, let's abandon 'functionality'. *Trends in Ecology & Evolution*.
Teder T (2020) Phenological responses to climate warming in temperate moths and butterflies: species traits predict future changes in voltinism. *Oikos,* 129, 1051-1060.
Tejeda M, Arredondo J, Pérez-Staples D, Ramos-Morales P, Liedo P, Díaz-Fleischer F (2014) Effects of size, sex and teneral resources on the resistance to hydric stress in the tephritid fruit fly Anastrepha ludens. *Journal of Insect Physiology,* 70, 73-80.
Theodorou P, Baltz LM, Paxton RJ, Soro A (2021) Urbanization is associated with shifts in bumblebee body size, with cascading effects on pollination. *Evolutionary Applications,* 14, 53-68.
Thunell V, Lindmark M, Huss M, Gårdmark A (2021) Effects of Warming on Intraguild Predator Communities with Ontogenetic Diet Shifts. *The American Naturalist,* 198, 706-718.

Uiterwaal SF, DeLong JP (2020) Functional responses are maximized at intermediate temperatures. *Ecology,* 10, e02975.
Uszko W, Huss M, Gårdmark A (2022) Smaller species but larger stages: Warming effects on inter-and intraspecific community size structure. *Ecology,* 103, e3699.
Vangansbeke D, Duarte MV, Gobin B, Tirry L, Wäckers F, De Clercq P (2020) Cold-born killers: exploiting temperature–size rule enhances predation capacity of a predatory mite. *Pest Management Science,* 76, 1841-1846.
Verberk WC, Buchwalter DB, Kefford BJ (2020) Energetics as a lens to understanding aquatic insect's responses to changing temperature, dissolved oxygen and salinity regimes. *Current Opinion in Insect Science,* 41, 46-53.
Verberk WC, Sandker JF, van de Pol IL, Urbina MA, Wilson RW, McKenzie DJ, Leiva FP (2022) Body mass and cell size shape the tolerance of fishes to low oxygen in a temperature-dependent manner. *Global Change Biology,* 28, 5695-5707.
Verberk WCEP, Atkinson D, Hoefnagel KN, Hirst AG, Horne CR, Siepel H (2021) Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen. *Biological Reviews,* 96, 247-268.
Verheyen J, Stoks R (2019) Shrinking Body Size and Physiology Contribute to Geographic Variation and the Higher Toxicity of Pesticides in a Warming World. *Environmental Science & Technology,* 53, 11515-11523.

Chapitre 3

“Ce n'est pas le plus fort de l'espèce qui survit, ni le plus intelligent.
C'est celui qui sait le mieux s'adapter au changement.”
Charles Darwin

3. Le réchauffement et la ressource interagissent sur les trajectoires de croissance, les traits d'histoire de vie et la démographie des populations

3.1. Présentation du chapitre

Co-auteurs : Claire Hemmer-Brepson[1], Maxime Logez[1,2], Arnaud Sentis[1] et Martin Daufresne[1]

[1]INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route de Cézanne- CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

[2]INRAE, Unité RIVERLY, 5 Rue de la Doua - CS 20244, 69625 Villeurbanne Cedex, France

Statut : Recommandé par *PCI Ecology* le 17/05/2023, publié dans *Ecology and Evolution* le 25/11/2023. https://doi.org/10.1002/ece3.10770.

Description : La réduction de la taille du corps chez les ectothermes est principalement attribuée à la Temperature Size Rule qui stipule qu'un organisme vivant dans un environnement chaud aura un taux de croissance initial plus élevé et une taille à un stade « tardif » plus petite. La TSR est généralement étudiée sous des conditions où la nourriture ne limite pas la croissance. Cependant, nous nous attendons à ce que le réchauffement climatique affecte la quantité et la qualité de la nourriture en modifiant la répartition géographique et la phénologie des espèces, ce qui peut influencer les traits d'histoire de vie tels que la croissance, la fécondité et la survie. Les effets interactifs du réchauffement et de la nourriture sur les traits d'histoire de vie ont été principalement étudiés chez des petites espèces d'invertébrés aquatiques et terrestres. En revanche, nous disposons de peu d'informations sur la façon dont la température et la nourriture influencent conjointement les traits d'histoire de vie des prédateurs vertébrés, malgré le fait que nous nous attendons à ce que les variations de taille individuelle en réponse à la température soient plus fortes aux niveaux trophiques supérieurs en particulier dans les systèmes aquatiques. Par ailleurs, la valeur adaptative de la TSR reste une énigme évolutive et nous ignorons comment la combinaison des trajectoires de croissance et des différents traits d'histoire de vie peut influencer la démographie des populations.

Pour combler ces lacunes, nous avons étudié expérimentalement la croissance, la reproduction et la probabilité de survie d'une espèce prédatrice vertébrée, le médaka (*Oryzias latipes*), élevée à deux températures (20 et 30 °C) et sous deux conditions de fréquence d'alimentation (continue et intermittente). Notre expérience s'inscrit dans le cadre conceptuel présenté en Chapitre 2, en étudiant les conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle sur (C1) les traits d'histoire de vie et (C4) la dynamique des populations. Nos objectifs étaient donc d'étudier (i) si la TSR est maintenue dans

différentes conditions d'alimentation, (ii) si la nourriture exacerbe ou atténue les effets de la température sur les trajectoires de croissance et les traits d'histoire de vie d'une espèce prédatrice vertébrée et (iii) si la nourriture peut influencer la valeur adaptative de la TSR. Pour ce faire, nous avons implémenté nos mesures empiriques des traits d'histoire de vie dans un Modèle de Projection Intégrale (IPM) pour comprendre et prédire comment leurs effets combinés déterminent le fitness moyen et la durée de génération dans nos différents traitements de température et de fréquence d'alimentation. Nos hypothèses étaient (i) que le réchauffement augmenterait la croissance initiale et la fécondité mais réduirait la taille adulte et la survie, conduisant à un cycle de vie rapide (temps de génération court) et (ii) que ces effets thermiques seraient modulés par une fréquence d'alimentation intermittente, augmentant la survie et sélectionnant pour une maturation tardive à une taille corporelle plus grande. Par conséquent, la température et l'alimentation intermittente auraient des effets opposés sur le temps de génération et leur effet global dépendrait donc de la force relative de leurs effets individuels.

Nos résultats ont confirmé que le réchauffement induit un taux de croissance initial plus élevé et une taille adulte plus faible, ce qui a conduit à des courbes de croissance croisées entre les deux températures. En outre, le réchauffement a réduit le temps de génération et a augmenté le taux de croissance de la population à 30 °C par rapport à la population à 20 °C. Nos résultats indiquent que la TSR peut être maintenue sous différentes fréquences d'alimentation et qu'un niveau inférieur de nourriture exacerbe les effets du réchauffement sur les trajectoires de croissance. Bien que la réduction des événements d'alimentation ait augmenté la survie et diminué la fécondité, elle n'a pas affecté les effets du réchauffement sur les taux de développement, la fécondité et la survie des poissons. En revanche, la fréquence d'alimentation a influencé la valeur adaptative de la TSR, car la diminution du temps de génération et l'augmentation du taux de croissance avec le réchauffement étaient respectivement plus fortes et plus faibles en cas d'alimentation intermittente.

Nous discutons de nos résultats en les comparant aux études s'intéressant aux effets interactifs de la température et de la nourriture sur les traits d'histoire de vie et de la complexité du contrôle de la taille corporelle. Nous discutons également des potentielles implications de nos résultats à l'échelle de la dynamique des interactions prédateurs-proies, des communautés et du fonctionnement des écosystèmes puisque de telles connaissances sont nécessaires si nous souhaitons améliorer notre compréhension des impacts du changement climatique. Dans l'ensemble, nous soulignons l'importance de tenir compte de l'interaction entre la température et la nourriture pour comprendre comment les changements de taille corporelle peuvent affecter la biologie à différents niveaux d'organisation biologique, ce qui est important dans le contexte du réchauffement climatique puisque les ressources devraient changer avec l'augmentation des températures.

Ma contribution : La mise en place de l'expérience et la collecte des données ont été réalisées en amont du début de mon doctorat par Claire Hemmer-Brepson. J'ai donc récupéré les données existantes de cette expérience afin de réaliser les analyses statistiques avec l'aide d'Arnaud Sentis et de Maxime Logez, notamment pour le modèle bayésien et le Modèle de Projection Intégrale. J'ai rédigé le draft original de l'article puis amélioré sa qualité au fil des relectures d'Arnaud Sentis, Maxime Logez et Martin Daufresne, ainsi que celles des reviewers de *PCI Ecology* et *Ecology and Evolution*.

3.2. Article 2 : Distinct impacts of feeding frequency and warming on life history traits affect population fitness in vertebrate ectotherms

Simon BAZIN[1, 2, *], Claire HEMMER-BREPSON[2], Maxime LOGEZ[2,3], Arnaud SENTIS[2, #] and Martin DAUFRESNE[2, #]

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

[2]INRAE, Aix Marseille Univ., RECOVER, Aix-en-Provence, France

[3]INRAE, RIVERLY, F-69625, Villeurbanne Cedex, France

[#] These authors contributed equally to this work

Corresponding author: Simon Bazin. INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route Cézanne, 13182 Aix en Provence, France. Email: Simon.bazin@inrae.fr

Type of Article: Research article

Authorship statement: SB wrote the first draft of the manuscript. CHB and MD designed the study and collected data. SB, ML and AS carried out statistical analyses. All authors contributed to the manuscript revision. The authors of this preprint declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article.

Data, scripts and code are available online:
https://doi.org/10.6084/m9.figshare.20375850.v15

Acknowledgements:
We thank the technical team and all people involved in the laboratory experiment for their help with fish rearing. We thank the recommender Aleksandra Walczyńska and the reviewers Wolf Blanckenhorn and Wilco Verberk for their insightful comments that helped to improve the manuscript quality. A preprint version of this article has been peer-reviewed and recommended by PCIEcology (https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100464).

Funding:
This work was supported by the ANR project EcoTeBo (ANR-19-CE02-0001-01) from the French National Research Agency (ANR) to A. S.

KEYWORDS: climate change, feeding frequency, warming, temperature size rule, strategy, life-history traits, Integral Projection Model

ABSTRACT

Body size shifts in ectotherms are mostly attributed to the Temperature Size Rule stating that warming speeds up initial growth rate but leads to smaller size when food does not limit growth. Investigating the links between temperature, growth and life history traits is key to understand the adaptive value of TSR, which might be context dependent. In particular, global warming can affect food quantity or quality which is another major driver of growth, fecundity and survival. However, we have limited information on how temperature and food jointly influence life history traits in vertebrate predators and how changes in different life history traits combines to influence fitness and population demography. We investigate (1) whether TSR is maintained under different food conditions, (2) if food exacerbates or dampens the effects of temperature on growth and life history traits and (3) if food influences the adaptive value of TSR. We combine experiments on the medaka with Integral Projection Models to scale from life history traits to fitness consequences. Our results confirm that warming triggers a higher initial growth rate and a lower adult size, reduces generation time and increases mean fitness. A lower level of food exacerbates the effects of warming on growth trajectories. Although lower feeding frequency increased survival and decreased fecundity, it did not influence the effects of warming on fish development rates, fecundity and survival. In contrast, feeding frequency influenced the adaptive value of TSR, as, under intermittent feeding, generation time decreased faster with warming and the increase in growth rate with warming was weaker compared to continuously fed fish. These results are of importance in the context of global warming as resources are expected to change with increasing temperatures but, surprisingly, our results suggest that feeding frequency have lower impact on fitness at high temperature.

1. INTRODUCTION

Body size reduction has been proposed as a third universal species response to global warming (Daufresne, Lengfellner, and Sommer 2009; Gardner et al. 2011; Sheridan and Bickford 2011), in addition to changes in phenology (Visser and Both 2005) and geographic distribution (Parmesan and Yohe 2003). While the first two responses have been studied extensively (Meyer et al. 1999), the third one has received less attention despite its high prevalence and magnitude. For instance, body size can reduce up to -4 % per °C in terrestrial species and up to -8 % per °C in aquatic ectotherms (Forster, Hirst, and Atkinson 2012). Previous studies focused on proximal mechanisms, (i.e. how environmental factors influence life history traits by impacting physiological and developmental processes (Thierry 2005)) and ultimate mechanisms related to the evolution and adaptive value of body size changes (Zuo et al. 2012; Atkinson and Sibly 1997; Frazier, Woods, and Harrison 2001; Hoefnagel and Verberk 2015; Walczyńska et al. 2015; Verberk et al. 2021) and their variability among species and habitats (Horne, Hirst, and Atkinson 2015; Forster, Hirst, and Atkinson 2012; Atkinson 1994). At the individual level, body size shift can be explained by the "Temperature Size Rule" (TSR, Atkinson 1994; Atkinson and Sibly 1997; Angilletta, Steury, and Sears 2004; Berrigan and Charnov 1994; Perrin 1995; Arendt 2007; Arendt 2011), which states that ectotherms grow faster but reach a smaller size at a given stage of development (e.g. size at maturity or adult size) under warm environment compared to colder ones, resulting in "crossed" growth curves (Figure 1). This pattern of TSR remains an evolutionary puzzle (Atkinson and Sibly 1997) and body size shifts could be the result of different developmental strategies. For example, a recent study showed that warming accelerates growth and reproduction leading to a

rapid life cycle but also a decrease in adult survival in a temperate lizard species (Bestion et al. 2015). This study and others (Marn et al. 2017; Courtney Jones et al. 2015; Corrêa et al. 2021; Clissold and Simpson 2015; Kingsolver et al. 2006; Rohner, Blanckenhorn, and Schäfer 2017) suggest that it is important to investigate the links between growth trajectories and fitness related traits (survival and fecundity) to better understand how the combination of these traits may influence individual fitness and population demographic parameters. However, most studies on TSR did not investigate these links (but see Marn et al. 2017; Corrêa et al. 2021; Kingsolver et al. 2006) and the evolutionary puzzle of the TSR thus remains open. We argue that investigating the links between temperature, growth and life history traits is key to understand the adaptive value of TSR. In addition, the adaptive value of TSR might be context dependent which calls for investigating (1) how other stressors interact with temperature, (2) if they can amplify or dampen thermal effects and (3) if this can change the adaptive value of the TSR.

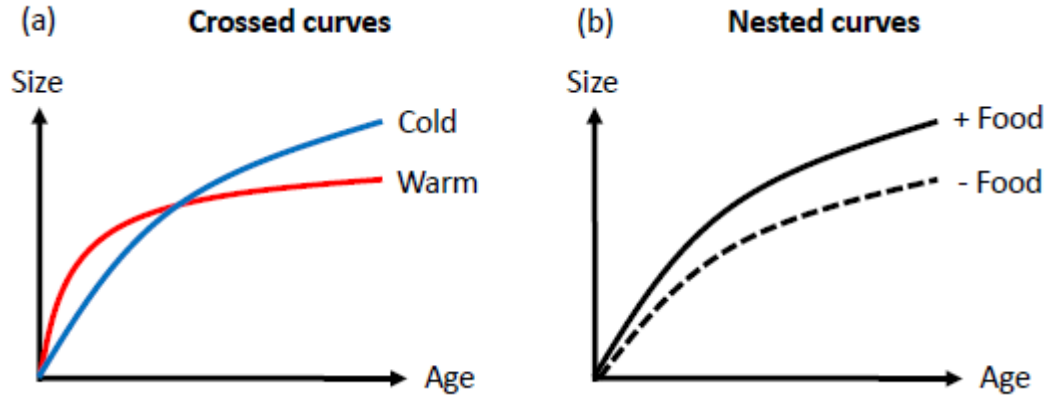


Figure 1: Patterns of crossed vs. nested growth curves driven by (a) temperature and (b) feeding frequency (after Berrigan and Charnov 1994).

Besides temperature, another major factor underlying growth, reproduction and survival is food (Boggs and Ross 1993; Giberson and Rosenberg 1992; Boersma and Vijverberg 1996; Corrêa et al. 2021). Individuals need enough resources, as energy and material inputs, to sustain their metabolic demand and optimize the allocation of energy to growth, reproduction and maintenance (Lemoine and Burkepile 2012; Brown et al. 2004; Cross et al. 2015). There is a long history of researches on the influence of food on the growth rate and fecundity of ectothermic species (Rasmussen and Ostenfeld 2000; Johnston et al. 2002; Giberson and Rosenberg 1992; Boersma and Vijverberg 1996; Corrêa et al. 2021). In most cases, individuals with a higher food level have a higher fecundity and have both a higher initial growth rate and a larger size at age compared to individuals under limited food conditions. In contrast to the pattern of crossed curves driven by temperature, different food levels lead to a pattern of nested curves where the growth curve under limiting food is nested below the growth curve under unlimited food (Figure 1). Interestingly, food restriction may also be beneficial to the lifespan of organisms as this restriction reduces the production of senescence-accelerating oxidizing agents during metabolism (Sohal and Weindruch 1996; Gredilla et al. 2001; Speakman 2005), resulting in a "eat little die old" strategy. The effects of food on fecundity (which decreases) and survival (which increases) are thus opposite and can be explained by a resources distribution to nutrient-limited processes (Corrêa et al. 2021). As for temperature, this indicates that we should consider the effects of food on multiple life

history traits to better identify fitness consequences and thus evolutionary strategies. Because food is a key universal requirement of species niche, investigating how the effects food and temperature on life history traits is a natural step for our understanding of the factor that can modulate the adaptive value of TSR.

Temperature and food availability are key drivers of species geographical distribution, primary production, species interactions, and energy and material fluxes (Falkowski, Barber, and Smetacek 1998; Enquist et al. 1999; Elser et al. 2007; Thomas et al. 2017) and are at the core of influential ecological theories. On one side, temperature is fundamental to the metabolic scaling theory (Brown et al. 2004) while, on the other side, food is at the core of resource competition theory (Tilman 1982) and ecological stoichiometry theory (Sterner and Elser 2017). Better understanding the interactions between temperature and food is thus crucial for anticipating ecological responses to multiple drivers of global change, such as climate warming and elevated nutrient supply. The interactive effects of temperature and food on life history traits have been studied in many organisms such as phytoplankton (Huey and Kingsolver 2019), diatoms (Walczyńska and Sobczyk 2017; Thomas et al. 2017), rotifers (Kiełbasa et al. 2014), *Daphnia* (Betini et al. 2020; Giebelhausen and Lampert 2001; Wojewodzic et al. 2011; Persson et al. 2011), aquatic insect larvae (Giberson and Rosenberg 1992), terrestrial insects (Clissold and Simpson 2015; Corrêa et al. 2021; Kingsolver et al. 2006; Rohner, Blanckenhorn, and Schäfer 2017; Lee and Roh 2010; Kingsolver and Woods 1998; Petersen, Woods, and Kingsolver 2000), fish (McLeod et al. 2013; Brett, Shelbourn, and Shoop 1969; Brett 1971) and turtles (Marn et al. 2017). In these studies, warming generally resulted in a rapid life cycle by increasing growth rates and decreasing age and size at maturity as well as survival probabilities. However, these thermal effects were often modulated by food level. In particular, temperature and food can covary and impact ectotherm life history traits. Koussoroplis and Wacker (2016) showed that the effect of food on life history traits is more severe when temperature moves away from the optimal temperature. Nevertheless, these previous studies did not fully investigated how the effects of temperature and food on multiple life history traits combine to influence fitness and population demographic parameters (e.g. generation time and population growth rate). This is an important limitation as we need to determine how the combination of effects on multiple traits influence fitness to understand the adaptive value of plastic and evolutionary responses to environmental factors; the latter being the focus of several studies and intense debates in the literature on TSR (see Kingsolver and Huey 2008; Fryxell et al. 2020; Walters and Hassall 2006; Zamudio, Huey, and Crill 1995). In addition, many of the studies mentioned above were conducted on small invertebrate species (but see McLeod et al. 2013; Brett 1971; Brett, Shelbourn, and Shoop 1969; Marn et al. 2017). As a result, we have limited information on how temperature and food jointly influence life history traits of vertebrate predators. This is of importance as we expect body size changes to be stronger in predatory species (Forster, Hirst, and Atkinson 2012), which could affect population structure, trophic interaction strength and food webs stability (Emmerson and Raffaelli 2004; Sentis, Binzer, and Boukal 2017; Osmond et al. 2017; Uszko, Huss, and Gårdmark 2022).

In this study, our objectives were to investigate (1) whether TSR is maintained under different food conditions, (2) if food exacerbates or dampens the effects of temperature on the growth trajectory and life history traits of a vertebrate predatory species and (3) if food can influence the adaptive value of TSR. We address these three points by combining experiments on the medaka fish (*Oryzias latipes*, Temminck & schlegel) with Integral Projection Models (IPMs) to scale from life history traits to fitness

consequences. In particular, we first experimentally investigated growth, reproduction and survival probability of medaka fish raised at two temperatures (20 and 30 °C) and fed at two feeding frequencies (continuous or intermittent). We next used our empirical estimates to parameterise an IPM that was then used to understand and predict how temperature and feeding frequency combine to influence mean fitness and generation time. We hypothesized that warming would increase growth and fecundity but lower survival, leading to rapid life cycle (short generation time). Moreover, we hypothesized that these thermal effect would be modulated by intermittent feeding, the latter would increase survival and selects for late maturation at larger body size. We therefore expected that, in contrast to temperature, intermittent feeding would increase the population generation time. As a result, temperature and intermittent feeding would have opposite effects on generation time and their overall effect would thus depend on the relative strength of their individual effects. Overall, our aim was to better understand to which extent investigating growth, reproduction and survival patterns could help disentangling the relative impacts of temperature and food on body size shifts under global warming as well as understanding the adaptive values of these phenotypic responses.

2. MATERIAL AND METHODS

Biological system and rearing conditions

The medaka is a small iteroparous freshwater fish native to East Asia (Hirshfield 1980). The life span of a medaka is about 2 years and its adult size varies between 30 and 50 mm (Ding et al. 2010; Egami and Etoh 1969). This is an eurythermal species living in small ponds and rice paddies with temperature ranging from 10 °C to 34 °C (Terao 1985), with an optimum individual growth temperature of 25 °C (Hirshfield 1980; Dhillon and Fox 2004). At this temperature, the medaka requires only 10 to 12 weeks to reach sexual maturity. Fish were maintained in the laboratory in 20 L aquaria with 20 - 30 fish using an open water system with water supply controlled by drip emitters (1 $L.h^{-1}$). This density (less than 2 - 3 fish per liter) does not cause any stress or agonistic behaviour in this species (Denny et al. 1991). Input water had a pH of 7.5 at 16 °GH and its quality was maintained with mechanical, biological and UV filtration. Each tank (25 x 40 x 20 cm) was equipped with an air filter to prevent high nitrite concentrations and maintain oxygen at saturation.

The parental F_0 generation consisted in 46 females and 30 males (approximately 120 days old) belonging to the CAB strain from Carolina Biological Supply Company (Burlington, NC, USA) and provided by AMAGEN© (Gif-sur-Yvette, France). At AMAGEN©, the fish are fed ad libitum, providing a portion of ~ 1 % of their weight four times a day. At reception, fish were kept for 5 days at 25 °C. Then, half of the fish were placed into five 20 L tanks for the "cold" thermal regime and the other half were placed into five 20 L tanks for the "warm" thermal regime. The female to male sex ratio per tank ranged from 1.33:1 to 1.66:1. The tank temperatures were increased or decreased by 0.5 °C every days until they reached 30 °C or 20 °C. During this acclimation period, the photoperiod was 12h: 12h (day: night) and, after acclimation, it was then adjusted to 16h: 8h (day: night) which is optimal for medaka reproduction (Hirshfield 1980).

From this F_0 generation, about 300 eggs were collected in each tank and placed into hatcheries. Egg collection was carried out over 5 days, implying that the maximum

age difference between two fish was 5 days. Once the eggs had hatched, F_1 fish larvae were transferred into six small nurseries (2.5 L) per rearing temperature. After 30 days of growth, the fish larvae were transferred from their nursery to a 20 L tank and reared under four different treatment: conti_20 (continuous and 20 °C), inter_20 (intermittent and 20 °C), conti_30 (continuous and 30 °C) and inter_30 (intermittent and 30 °C). Thus, for each treatment, approximately 80 fish were maintained in three tanks, and their growth was monitored, except for inter_20 where only 54 fish in two tanks could be kept. The fish were fed with TetraMin© every morning (for the continuously fed fish) or every two mornings (for the intermittently fed fish). On each feeding days, TetraMin© was provided to each tank until the fish no longer went up to the surface to get food. Excess food was systematically removed after feeding to prevent feeding between two meals. Apart from temperature and food, all the experimental parameters were similar in the four treatments.

The species-specific optimal thermal range for TSR is the range between the temperature at which the population growth rate becomes positive, and the temperature at which population growth rate is maximal (Walczyńska, Kiełbasa, and Sobczyk 2016). Walczyńska, Kiełbasa, and Sobczyk (2016) showed that TSR can be maintained for temperatures slightly above the optimal temperature for population growth rate. The optimal temperature for medaka reproduction is 27 °C (Yamamoto (1975) and Hirshfield (1980)), and our warm experimental temperature is only 3 °C above this optimal temperature which suggest that our warm temperature is within the "optimal thermal range" for TSR and that our results are not the product of a response to a thermal stress.

In the next sections, we explain how the effects of temperature and food on growth, fecundity and survival were measured and analyzed and how we used these empirical estimates to parameterize an IPM model to understand how effects on growth and life history traits combine to influence mean fitness and generation time.

Growth, fecundity and survival

The total length (from the head to the tip of the caudal fin, *TL*) of fish was measured with a precision of 0.5 mm at 30, 45, 60, 100, 150, 200, 300 and 350 days post hatching. Fish were measured after placing them on a 5 cm diameter Petri dish layered with a millimeter graph paper and filled with water. They were then immediately released into their respective tank. We measured between 12 and 17 fish per tank at a given age or all the fish when the number of survivors was lower (see Fig S1 for more details). As fish were not identified individually, the growth curves applies to the experimental population (i.e. one curve per treatment) and not to individuals. In each tank, we determined the time at which the first individual fish that was sexually mature, and we measured its size and determined its age. The investment in reproduction was quantified by counting each day in each tank the number of females with eggs and the number of eggs laid per female (all the eggs were systematically removed). The survival probability from 60 days (age of the first individual sexually mature all treatments combined), referred to as survival in this study, was monitored daily until the end of the experiment.

Statistical analysis

TL measurements and ages were used to fit Von Bertalanffy growth curve model (Von Bertalanffy 1938):

$$L_t = L_\infty\left(1 - e^{-K(t-t_0)}\right)(eq.\,1)$$

Where L_t is the estimated total length at time t, L_∞ the maximum asymptotic size (i.e. the total length for fish with an ∞ age), K the initial growth rate, and t_0 the theoretical age at which body size is null.

Von Bertallanfy growth curves parameters (L_∞, K, t_0) were estimated by Bayesian inference using the Bayesian software JAGS and the "R2jags" package (Su and Yajima 2015) in R software (version 4.0.2; R development Core Team). We assumed that the asymptotic size L_∞, the initial growth rate K, and the theoretical age at null size t_0 could vary between temperature (T) and food (C) condition. Consequently, four values of L_∞, K and t_0 (one for each combination (CT) of temperature and food condition) were fitted. For each parameter, we used a normal uninformative prior with a mean of 0 and a precision parameter (inverse of the variance) of 0.001:

$$L_{\infty CT}N(0,0.001) \quad K_{CT}N(0,0.001) \quad t_{0CT}N(0,0.001) \quad \text{(eq. 2)}$$

To account for tanks (t) variability, we estimated random effects ε for each parameter using a multivariate normal distribution, $\varepsilon \sim \mathrm{N}(0, \Sigma)$. The covariance matrix $\Sigma_{(3,3)}$ was defined as:

$$\begin{vmatrix} \sigma^2_{L_\infty} & r_1 \cdot \sigma_{L_\infty} \cdot \sigma_K & r_2 \cdot \sigma_{L_\infty} \cdot \sigma_{t_0} \\ r_1 \cdot \sigma_{L_\infty} \cdot \sigma_K & \sigma^2_K & r_3 \cdot \sigma_K \cdot \sigma_{t_0} \\ r_2 \cdot \sigma_{L_\infty} \cdot \sigma_{t_0} & r_3 \cdot \sigma_K \cdot \sigma_{t_0} & \sigma^2_{t_0} \end{vmatrix} \text{(eq. 3)}$$

With σ_{L_∞}, σ_K, σ_{t_0} the standard deviations of each random vector, one per parameter, and r_1, r_2, r_3 the correlations between these vectors. We used uninformative priors with a uniform distribution for each parameter of Σ, adapting the limits to the parameters (e.g between -1 and 1 for a correlation).

$L_{\infty CT}$, K_{CT} and t_{0CT} are thus hyperpriors (population parameters) that serve to assess parameters for each tank (t) when associated with the random effects. For instance for the L_∞ parameter:

$$L_{\infty t} = L_{\infty CT} + \varepsilon_{L_\infty t} \text{(eq. 4)}$$

We then used (eq. 1) to estimate the expected mean total length L_{tj} for each tank (t), and each age (j):

$$L_{tj} = L_{\infty t}\left(1 - e^{-K_t\left(t_j - t_{0t}\right)}\right) \text{(eq. 5)}$$

Finally, we hypothesized that the observed total length of each fish (f), L, was normally distributed:

$$\begin{matrix} L_{ftj}N\left(L_{tj}, \sigma\right) \\ \sigma U(0,10) \end{matrix} \text{(eq. 6)}$$

To compare the growth patterns among temperature and food conditions, we plotted the average growth curves for each treatment (combination of food condition and temperature), and their credibility interval (CI) using the posterior distributions of the parameters ($L_{\infty CT}$, K_{CT}, t_{0CT}) that were obtained from five independent Monte-Carlo Markov Chains (see Fig S2 for more details on the estimated parameter values). For each

chain, after an initial burning of 50 000 values, 400 000 iterations were computed and we conserved one value every 200 iterations to limit autocorrelation between estimations. The posterior distributions for each average total length at age (L) were thus constituted of 10,000 values. The quantiles 2.5 % and 97.5 % were used to estimate credibility intervals CIs. We compared the growth curves among our four experimental treatments by investigating the overlap among their CIs. Curves were considered as significantly different when their CIs do not overlap (Pritchard et al. 2017).

We investigated the effects of temperature, feeding frequency and their interaction (fixed effects) on mean daily clutch size per female (log transformed) and survival probabilities using a linear mixed effects model (*lmer* function in the "lme4" package (Bates et al. 2015)) and a mixed effects Cox proportional hazards model (*coxme* function in the "coxme" package (Therneau 2015)), respectively, with tank as random factor. For both models, analyses of deviance using Wald tests were provided to test the significance of fixed parameters. We tested the assumptions of the mixed effects Cox proportional hazards model using the *cox.zph* function ("survival" package (Therneau and Lumley 2015)) which correlates the corresponding set of scaled Schoenfeld residuals with time to test for independence between residuals and time (see Fig S3 for more details).

Integral Projection Modelling (IPM)

Integral Projection Models are discrete-time, structured population models that estimate the asymptotic behaviour of populations by combining life history traits that can be discrete or continuous (Levin et al. 2021). We used our empirical measurement of life history traits to quantify the fitness of populations simulated by IPMs for our four experimental treatments of temperature and food. To build an IPM, the first step is to represent the life cycle of the focal species. At each time step, an individual medaka has a probability s to survive. If it survives, it grows according to a growth function g. This individual has a chance to reproduce according to the function f_p, and if it reproduces, it produces a number of eggs according to the fecundity function f_n. In the model, the vital rates (s, g, f_p, f_n) are functions of the fish body size at time t. The eggs have hatching and survival probabilities according to the function f_g, and the resulting juvenile fish have a size distribution f_d. Egg hatching rate, survival of juvenile and their size distribution are independent from the size of their parents.

We used a similar IPM structure as in Bogdan et al. (2021):

$$n(z', t+1) = \int_L^U K(z', z) n(z, t) dz (eq. 7)$$

Where $n(z', t+1)$ is the size of the population at time $t+1$, z' is the state variable describing the population (i.e. body size in our model). $n(z', t+1)$ is obtained by integrating the product of $K(z',z)$ and $n(z,t)$ over the domain $[L, U]$. In our model, the lower bound L is the minimum fish size and the upper bound U is the maximum size. $K(z',z)$ is a bivariate kernel function that describes the transitions to state z' given the initial state of an individual z at time t. $K(z',z)$ consists of two sub-kernels P and F. P describes the survival and growth of fish at time t ($P = s \cdot g$) and F describes the number and body size of juveniles at time $t+1$ according to reproduction probability, hatching rate, juvenile survival and body size distribution ($F = f_p \cdot f_n \cdot f_g \cdot f_d$).

This yields to:

$$n(z', t+1) = \int_L^U [P(z', z) + F(z', z)] n(z, t) dz \; (eq. 8)$$

The analytical solutions of IPMs are very resource expensive. An alternative method to solve eq. 8 is to use the integration rule of the midpoint of the meshes along the domain [*L*,*U*] (Ellner et al. 2016). In our model, the domain extends from the predicted size in log of a fish after 30 days (*L*) to the maximum observed size in log (*U*). The number of meshes along this domain was set to 400.

To obtain the survival function *s*, we used Kaplan-Meier estimate to compute the survival probability for each sampled age. We then associated survival probabilities to fish body size using the estimated age-size relationship from the fitted Von Bertalanffy model. Survival probability (*s*) in function of body size was estimated using a logistic equation for each experimental treatment of temperature and feeding frequency.

To obtain the growth function *g*, we predicted the size at t (L_t) (from 0 to 350 days) of 10,000 fish from the 10,000 combinations of Von Bertallanfy parameters from the Bayesian model posterior distributions. We then calculated the size at *t+1* (L_{t+1}) from L_t following the formula:

$$L_{t+1} = L_t \cdot e^{-K} + L_\infty \cdot (1 - e^{-K}) \text{ (eq. 9)}$$

For each age, we computed the standard deviation of the sizes at *t+1* (10,000 values), and then considered the average value of the standard deviations to implement residual variation around growth (*g*).

For the reproduction probability (*f_p*), we used a logistic equation considering that all fish reproduce once they reach their treatment-dependent age at maturity. For the fecundity function (*f_n*), we used a Poisson regression model to describe the link between fish size and egg number. Egg hatching rate and survival probability (*f_g*) and the body size distribution of juveniles (*f_d*) were estimated from unpublished data from the same experimental populations.

We used the "ipmr" R package (Levin et al. 2021) functions to define the kernels (*define_kernel*), the domain (*define_domains*), and the initial state of the population (*define_pop_state*), and to compute the IPMs (*make_ipm*). The number of iterations of the IPMs was fixed per treatment to achieve asymptotic dynamics according to the *is_conv_to_asymptotic* function. We used the *gen_time* and *lambda* functions from the "Rage" and "ipmr" R packages (Jones et al. 2022; Levin et al. 2021) to quantify the generation time *T* and the asymptotic *per capita* population growth rate λ. We quantified the uncertainty of *T* and λ by bootstrapping 1000 combinations of L_∞, *K* and t_0 from the Bayesian model posterior distributions (with replacement) and by using 1000 random sample of each vital rate data set (survival, reproduction and fecundity) and refitting all demographic functions *s*, *g*, *f_p*, *f_n* . For each new iteration, we ran an IPM and estimated *T* and λ. This yielded 1000 estimates of *T* and λ for each experimental treatments. We next calculated the 95 % confidence intervals of *T* and λ and compared their mean values across experimental treatments based on the overlap of their 95 % confidence intervals. We also performed a sensitivity analysis to investigate the sensitivity of *T* and λ to small changes in the vital rate estimates (see Fig S5). Data and scripts used to build the IPMs and perform the sensitivity analysis are available online.

3. RESULTS

We found that, when fish were fed continuously, warming leads to crossed growth curves by increasing initial growth rate and decreasing adult size (Figure 2). The same pattern was observed under intermittent feeding, although the curves crossed later for the intermittently fed fish compared to continuously fed fish. Intermittent feeding in the cold treatment leads to nested growth curves throughout the experiment by decreasing the initial growth rate and adult size. Growth curves also tended to be nested in the warm treatment although the credibility intervals overlapped until day 149 and the curves were only significantly different toward the end of the experiment (from day 149 to day 316, Figure 2).

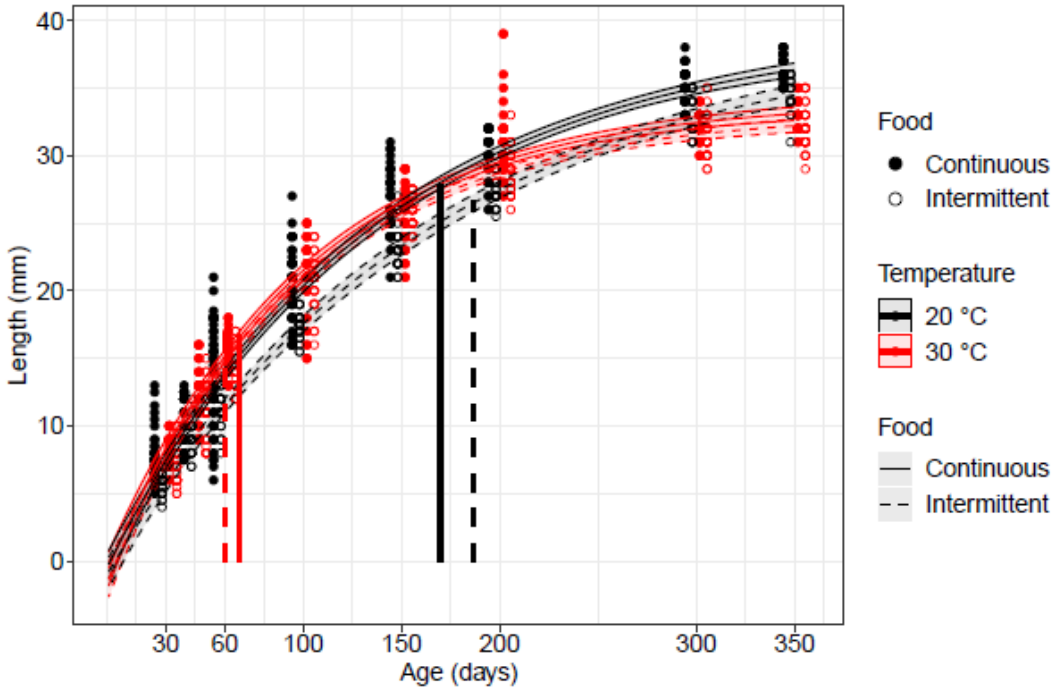


Figure 2: Fitted von Bertalanffy growth curve for each combination of temperature and feeding conditions. Black and red colors represent the cold and warm treatments (i.e. 20 and 30 °C), respectively. Solid and dotted lines represent the continuous and intermittent feeding treatments, respectively. Vertical bars represent the age of the first sexually mature fish in each treatment. As fish were not identified individually, jittered points represent experimentally measured sizes (in mm) at age (in days) of fish from different replicates (i.e.tanks).

In the warm treatment, the first sexually mature continuously fed fish were observed at 67.3 ± 2.3 days (body length: 16.8 ± 0.1 mm), and at 60 days for all replicates (body length: 17.2 ± 0.7 mm) under intermittent feeding. In the cold treatment, they were sexually mature at 169.7 ± 0.6 days (body length: 26.3 ± 0.6 mm) and 186.5 ± 0.7 days (body length: 25.7 ± 0.4 mm) under continuous feeding or intermittent feeding conditions, respectively. We found that mean daily clutch size per female was higher in the warm treatment (Figure 3; $Chi^2 = 13.3$, $df = 1$, $p < 0.001$, $n = 196$) and lower under intermittent feeding ($Chi^2 = 10.6$, $df = 1$, $p = 0.001$, $n = 196$). Mean daily clutch size per female was not dependent on the interaction between temperature and feeding frequency ($Chi^2 = 0.8$, $df = 1$, $p = 0.374$, $n = 196$).

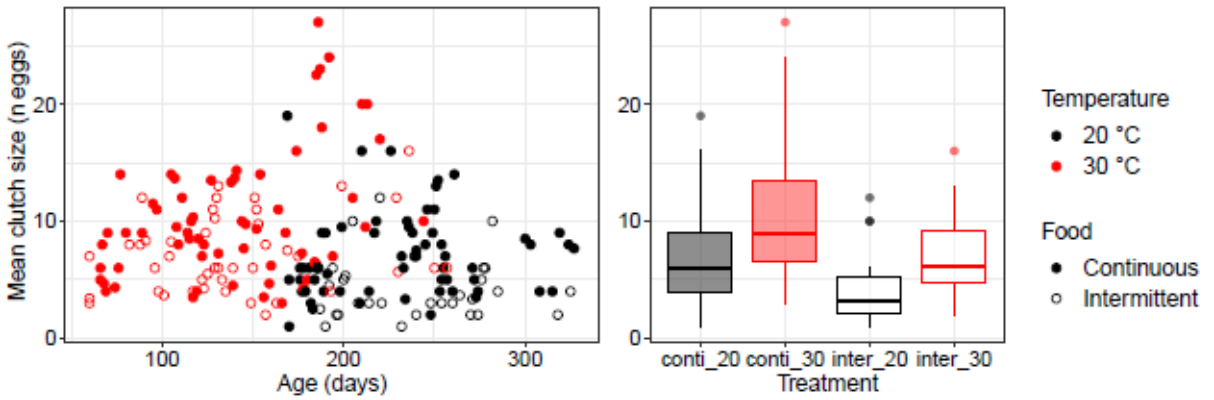


Figure 3: Temperature and feeding frequency effects on mean daily clutch size per female. Black and red colors represent the cold and warm treatments (i.e. 20 and 30 °C), respectively. Filled and empty points and boxplot represent the continuous and intermittent feeding treatments, respectively.

The fish survival was not significantly affected by the interaction between warming and feeding frequency ($Chi^2 = 0.7$, $df = 1$, $p = 0.402$, $n = 292$). In contrast, warming significantly reduced the fish survival (Figure 4; $Chi^2 = 7.0$, $df = 1$, $p = 0.008$, $n = 292$). Moreover, intermittent feeding significantly increased survival ($Chi^2 = 15.0$, $df = 1$, $p < 0.001$, $n = 292$).

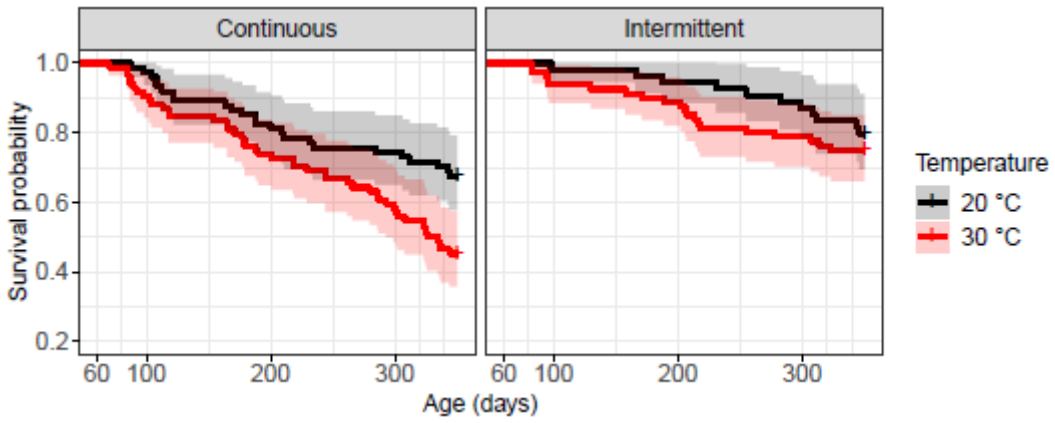


Figure 4: Kaplan-Meier survival curves from 60 days for each combination of temperature and feeding frequency. All the fish (males and females) were included. Black and red colors represent the cold and warm treatments (i.e. 20 and 30 °C), respectively. Solid and dashed lines represent the continuous and intermittent feeding treatments, respectively. Shaded areas around the lines represent the 95 % confident intervals.

We found that warming decreased generation time T and increased the asymptotic *per capita* population growth rate λ (Figure 5). In the cold treatment, intermittent feeding significantly increased T and λ. intermittent feeding had no significant effect on T and λ in the warm treatment as their 95 % confidence intervals overlapped.

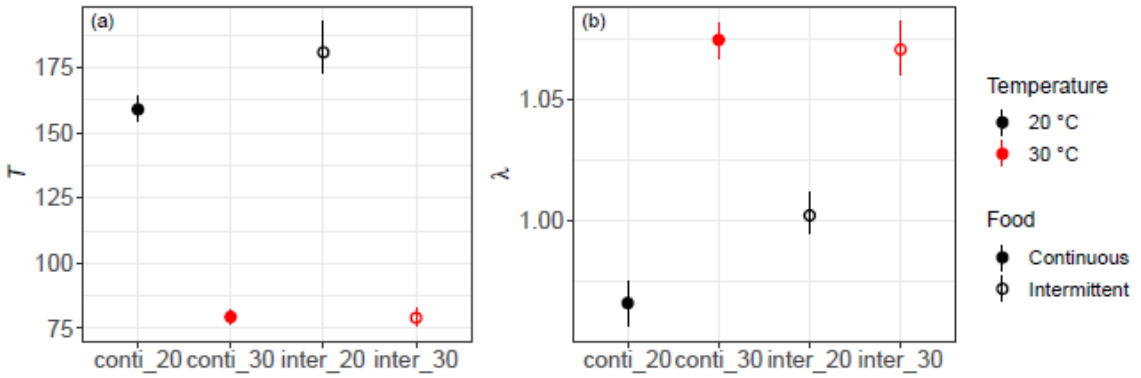


Figure 5: Estimated (a) generation time T and (b) asymptotic *per capita* population growth rate λ for each combination of temperature and feeding frequency. Black and red colors correspond to the cold and warm treatments, respectively. Filled and empty circles correspond to the median of continuous and intermittent feeding treatments, respectively. Bars represent 95 % confident intervals.

4. DISCUSSION

The results of our laboratory experiment indicate that, in agreement with the TSR rule (Atkinson and Sibly 1997; Berrigan and Charnov 1994; Arendt 2011), warming leads to crossed growth curves with individuals growing faster but reaching a smaller size at maturity and adult size compared to the cold condition. In addition, we found this pattern in both feeding treatments, which indicates that TSR can be maintained under different food conditions. We also found that intermittent feeding does not affect size at maturity but leads to nested curves where intermittently fed fish are smaller than continuously-fed fish at each age. Furthermore, the effects of intermittent feeding appeared to be greater at 20 °C where the growth curve for the intermittent-fed fish was more nested (i.e. below the curves for continuously fed fish) than at 30 °C. This is surprising because we expected intermittent feeding to have more effect in warm treatment (as reported in McLeod et al. (2013), Wojewodzic et al. (2011), Persson et al. (2011) and Giberson and Rosenberg (1992)) because warming increases metabolic rates which implies higher energy demand and feeding rate to sustain high metabolic costs (Brown et al. 2004). For instance, Betini et al. (2020) found a TSR amplification in *Daphnia magna* under low food level with a body size reduction under warming five time stronger under food restriction than under unlimited food conditions. Brett, Shelbourn, and Shoop (1969) found that food limitation more strongly reduced growth rates in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at intermediate temperatures, and that optimal growth temperature shifted to lower values when food was limiting. The important variability in the responses of size at maturity or adult size to temperature and food shows the complexity of understanding the mechanisms underlying the control of body size in ectotherms. We conducted a short synthesis of the results of previous experimental studies investigating the responses in size at maturity or adult size to warming and food conditions (see Table S 1). These results suggest that temperature-induced body size shifts depend on the frequency (McLeod et al. 2013), the quantity (Brett, Shelbourn, and Shoop 1969; Brett 1971; Courtney Jones et al. 2015; Kingsolver and Woods 1998) but also the quality (Wojewodzic et al. 2011; Persson et al. 2011; Kiełbasa et al. 2014) of resources, with lower resource quality amplifying the detrimental effect of warming as reported in a recent study (Sentis, Haegeman, and Montoya 2022). Overall, decreasing feeding frequency tended to

exacerbate the effects of warming on growth trajectories, which would indicate that we underestimate the potential of global warming for decreasing body sizes when we consider unlimited food.

We found that fish reared at 30 °C were sexually mature at a younger age and produced a larger mean daily clutch size per female. These results are in line with Betini et al. (2020), Giebelhausen and Lampert (2001) and Marn et al. (2017) who found early maturation and increased fertility under warming in *Daphnia* and turtles. In contrast, less is known about the responses of developmental rates and fecundity to covariation between temperature and food. Our results suggest that developmental rates and fecundity are not sensitive to covariation between warming and feeding frequency as we did not find any effect of intermittent feeding on age at maturity, and that intermittent feeding decreased mean daily clutch size similarly in both temperature conditions. We hypothesized that this last result may be explained by a temperature-independent decrease for the energy allocated to reproduction in response to lower feeding frequency. Our results contrast with Betini et al. (2020) who found later maturation and lower fecundity in *Daphnia* under food restriction, and these detrimental effects of food were exacerbated at high temperatures. Marn et al. (2017) found a synergistic effect of the two environmental factors on reproduction with similar predictions of reproductive output under low temperature and high food availability versus high temperature and low food availability. The various responses of development rates and fecundity to covariation between temperature and food may be explained by a difference in the energy allocation to growth or reproduction under different environmental conditions, requiring further studies to fully understand them.

In our experiment, the survival probability was influenced by both temperature and feeding conditions. Indeed, fish reared at 30 °C had a lower survival than fish reared at 20 °C while intermittent feeding increased the survival under both temperature conditions. This beneficial effect of lower food condition on survival was also observed in frog larvae (Courtney Jones et al. 2015) and *Daphnia* (Betini et al. 2020). Lower food implies a decrease in metabolism and thus a lower production of oxidizing agents which contributes to slow down scenescence and increase survival, resulting in a "eat little die old" strategy (Sohal and Weindruch 1996; Gredilla et al. 2001; Speakman 2005; Pifferi et al. 2018). Although, survival probability was not significantly affected by the interaction between warming and feeding frequency (i.e. the survival probability of continuously fed fish at 20 °C was similar to that of fish intermittently fed fish at 30 °C), our results potentially illustrates different developmental strategies. For example, at 30 °C, fish may have maintained a high growth rate despite intermittent feeding in order to maintain a rapid life cycle, at the expense of lower survival. This hypothesis is supported by the fact that mortality was higher and sexual maturity was reached at a younger age and smaller size at 30 °C compared to 20 °C. Ultimately, measuring the fitness of the fish under the different conditions would help understanding if these strategies are adaptive or results from physiological constraints than are difficulty overpassed by evolutionary adaptations.

When we integrated our experimentally measured traits into integral projection models (IPM), we found a reduction in generation time and an increase in the population growth rate under warming, suggesting that TSR increases the adaptive value of the population. Although survival probability was lower under warming, fish reached sexual maturity much faster and had higher fecundity. The earlier sexual maturity of fish enabled them to reproduce for a longer time (Cole 1954). Therefore, each female could produce a higher number of juveniles, which leads to a higher population growth rate compared to

cold-acclimated populations. Consistent with our experimental data, intermittent feeding increased generation time and asymptotic *per capita* population growth rate at 20 °C, whereas it had no significant effect on demographic parameters of the populations at 30 °C. Our experimental results showed that intermittent feeding slightly decreased fecundity but strongly increased fish survival probability, resulting in longer individual lifespans and the production of more juveniles. Ultimately, intermittent feeding proved evolutionarily advantageous in the cold treatment, leading to a population growth rate equals to unity ($\lambda = 1$). This indicates that the population moves from a declining dynamic ($\lambda < 1$) when food is not limiting to an increasing dynamic ($\lambda > 1$) under lower food condition. Consequently, feeding frequency influenced the adaptive value of TSR, as, under intermittent feeding, generation time decreased faster with warming and the increase in growth rate with warming was weaker compared to continuously fed fish. Our sensitivity analyses revealed that the demographic parameters were mainly sensitive to the reproduction and survival probabilities (see Fig S5). These parameters determine the lifespan of the fish and the duration of their reproduction. The high sensitivity of the model to the reproduction probability can be explained by our assumption that, in the model, all females reproduce after reaching maturity (because we lacked information on which female reproduces when) which lead to a steep reproduction function. Nevertheless, this assumption was similar for the four treatment and should not influence the qualitative comparison of our four treatments. We suggest that the increase in population growth rate and decrease in generation time at 30 °C represent a TSR-induced increase in population adaptive value, but we were not able to disentangle the effects of warming on growth from its effects on other life-history traits, which may affect demographic parameters. Thunell et al. (2023) and Smallegange et al. (2017) parameterized a DEB-IPM model, incorporating parameters related to metabolism, energy allocation and consumption to explore the consequences of temperature and food on population demographic parameters. This type of model could better distinguish the effects of TSR from other temperature effects on life history traits, and to investigate their relative contributions in estimating population demographic parameters. However, this type of model requires a very large number of parameters associated with each process (metabolism, energy allocation and consumption), and we had no such information from our empirical data. Moreover, these parameters can be affected by temperature acclimation, as shown in Sentis, Morisson, and Boukal (2015), Gray (2013) and Sohlström et al. (2021). Consequently, we decided instead to use only our empirical data to parameterize our simpler IPM model, rather than making numerous, potentially less robust assumptions about the parameters required for DEB-IPM. Although our IPM model is simpler than the DEB-IPM model, it still allows us to explore how empirically studied life-history traits may affect population demographics. As population growth rate correspond to population mean fitness, the IPM helps determining the adaptive value of TSR at different feeding frequency which is key to understand if TSR as an ultimate or proximal mechanism.

Although intermittent feeding strongly affected survival, its effects on growth, fecundity and demographic parameters were weak, especially at 30 °C. This may be explained by potential acclimation of medaka to rearing temperatures or by feeding frequency being not sever enough. Reducing feeding events by half (1 out of 2 mornings) was considered restrictive although we cannot exclude compensatory mechanisms where intermittent-fed fish would feed more when they have access to food (Kingsolver and Woods 1998). In addition, temperature and feeding frequency are likely to have independent and interactive nonlinear effects on life history traits, as reported in Brett (1971). However, our experimental 2 x 2 factorial design did not allow to study potential

non-linear effects of temperature and feeding frequency on life history traits, although such nonlinear effects have been shown in previous studies (Brett 1971). Although this remains to be investigated in more details, our results highlight the importance of considering the interactions between temperature, body size and food to understand how larger predatory species respond to global changes in terms of developmental and life history strategies. In addition, the ecological consequences of temperature-induced changes in body size are multiple. For instance, it can alter predator-prey size ratio which has important implications for the occurrence and strength of predator-prey interactions and thus for community dynamics and food web structure (Sentis, Binzer, and Boukal 2017; Yodzis and Innes 1992; Kalinkat et al. 2013; Vagnon et al. 2021; Emmerson and Raffaelli 2004; Williams and Martinez 2000). To date, studies examining the consequences of temperature-induced body size shifts on trophic interactions, community dynamics, and food web structure, only considered the reduction in adult size (Sentis, Binzer, and Boukal 2017; Osmond et al. 2017; Bideault, Loreau, and Gravel 2019). However, our results emphasize the importance of considering ontogeny in future studies as the temperature effect on growth are dependent on life stages. In addition, we expect phenological and geographic changes to alter the quantity and quality of resources (Winder and Schindler 2004; Paerl and Huisman 2008; Paerl 2014; Ekvall et al. 2013; Urrutia-Cordero et al. 2017), for example in predator-prey relationships by inducing temporal or spatial mismatches where the predator is left with reduced food (Boukal et al. 2019; Twining, Shipley, and Matthews 2022). These phenological asynchronies can alter the structure and dynamics of food webs and modify ecosystem processes (Damien and Tougeron 2019; Renner and Zohner 2018). Altogether, these studies indicate that it is important to investigate the direct effects of temperature as well as indirect effects such as altered food quality and availability to better understand the impact of climate change on growth, survival and fecundity.

REFERENCES

Angilletta, Steury, and Sears. 2004. 'Temperature, Growth Rate, and Body Size in Ectotherms: Fitting Pieces of a Life-History Puzzle'. *Integrative and Comparative Biology* 44 (6): 498–509.

Arendt. 2007. 'Ecological Correlates of Body Size in Relation to Cell Size and Cell Number: Patterns in Flies, Fish, Fruits and Foliage'. *Biological Reviews* 82 (2): 241–56.

Arendt. 2011. 'Size-Fecundity Relationships, Growth Trajectories, and the Temperature-Size Rule for Ectotherms'. *Evolution* 65 (1): 43–51.

Atkinson. 1994. 'Temperature and Organism Size: A Biological Law for Ectotherms?' *Advances in Ecological Research* 25: 1–58.

Atkinson, and Sibly. 1997. 'Why Are Organisms Usually Bigger in Colder Environments? Making Sense of a Life History Puzzle'. *Trends in Ecology & Evolution* 12 (6): 235–39.

Bates, Mächler, Bolker, and Walker. 2015. 'Fitting Linear Mixed-Effects Models Using Lme4'. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.

Berrigan, and Charnov. 1994. 'Reaction Norms for Age and Size at Maturity in Response to Temperature: A Puzzle for Life Historians'. *Oikos* 70 (3): 474–78.

Bestion, Teyssier, Richard, Clobert, and Cote. 2015. 'Live Fast, Die Young: Experimental Evidence of Population Extinction Risk Due to Climate Change'. *PLOS Biology* 13 (10): e1002281.

Betini, Wang, Avgar, Guzzo, and Fryxell. 2020. 'Food Availability Modulates Temperature-Dependent Effects on Growth, Reproduction, and Survival in Daphnia Magna'. *Ecology and Evolution* 10 (2): 756–62.

Bideault, Loreau, and Gravel. 2019. 'Temperature Modifies Consumer-Resource Interaction Strength Through Its Effects on Biological Rates and Body Mass'. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 45.
Boersma, and Vijverberg. 1996. 'Food Effects on Life History Traits and Seasonal Dynamics of Ceriodaphnia Pulchella'. *Freshwater Biology* 35 (1): 25–34.
Bogdan, Levin, Salguero-Gómez, and Knight. 2021. 'Demographic Analysis of an Israeli Carpobrotus Population'. *PLOS ONE* 16 (4): e0250879.
Boggs, and Ross. 1993. 'The Effect of Adult Food Limitation on Life History Traits in Speyeria Mormonia (Lepidoptera: Nymphalidae)'. *Ecology* 74 (2): 433–41.
Boukal, Bideault, Carreira, and Sentis. 2019. 'Species Interactions under Climate Change: Connecting Kinetic Effects of Temperature on Individuals to Community Dynamics'. *Current Opinion in Insect Science* 35: 88–95.
Brett. 1971. 'Energetic Responses of Salmon to Temperature. A Study of Some Thermal Relations in the Physiology and Freshwater Ecology of Sockeye Salmon (Oncorhynchus Nerkd)'. *American Zoologist* 11 (1): 99–113.
Brett, Shelbourn, and Shoop. 1969. 'Growth Rate and Body Composition of Fingerling Sockeye Salmon, Oncorhynchus Nerka, in Relation to Temperature and Ration Size'. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26 (9): 2363–94.
Brown, Gillooly, Allen, Savage, and West. 2004. 'Toward a Metabolic Theory of Ecology'. *Ecology* 85 (7): 1771–89.
Clissold, and Simpson. 2015. 'Temperature, Food Quality and Life History Traits of Herbivorous Insects'. *Current Opinion in Insect Science* 11: 63–70.
Cole. 1954. 'The Population Consequences of Life History Phenomena'. *The Quarterly Review of Biology* 29 (2): 103–37.
Corrêa, Parreiras, Beijo, de Ávila, Teixeira, and Barchuk. 2021. 'Life History Trait Response to Ambient Temperature and Food Availability Variations in the Bean Weevil Zabrotes Subfasciatus'. *Physiological Entomology* 46 (3–4): 189–99.
Courtney Jones, Munn, Penman, and Byrne. 2015. 'Long-Term Changes in Food Availability Mediate the Effects of Temperature on Growth, Development and Survival in Striped Marsh Frog Larvae: Implications for Captive Breeding Programmes'. *Conservation Physiology* 3 (1): cov029.
Cross, Hood, Benstead, Huryn, and Nelson. 2015. 'Interactions between Temperature and Nutrients across Levels of Ecological Organization'. *Global Change Biology* 21 (3): 1025–40.
Damien, and Tougeron. 2019. 'Prey–Predator Phenological Mismatch under Climate Change'. *Current Opinion in Insect Science* 35: 60–68.
Daufresne, Lengfellner, and Sommer. 2009. 'Global Warming Benefits the Small in Aquatic Ecosystems'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (31): 12788–93.
Denny, Spehar, Mead, and Yousuff. 1991. 'Guidelines for Culturing the Japanese Medaka, "Oryzias Latipes".'
Dhillon, and Fox. 2004. 'Growth-Independent Effects of Temperature on Age and Size at Maturity in Japanese Medaka (Oryzias Latipes)'. *Copeia* 2004 (1): 37–45.
Ding, Kuhne, Hinton, Song, and Dynan. 2010. 'Quantifiable Biomarkers of Normal Aging in the Japanese Medaka Fish (Oryzias latipes)'. *PLoS One* 5 (10): e13287.
Egami, and Etoh. 1969. 'Life Span Data for the Small Fish, Oryzias Latipes'. *Experimental Gerontology* 4 (2): 127–29.
Ekvall, de la Calle Martin, Faassen, Gustafsson, Lürling, and Hansson. 2013. 'Synergistic and Species-Specific Effects of Climate Change and Water Colour on Cyanobacterial Toxicity and Bloom Formation'. *Freshwater Biology* 58 (11): 2414–22.
Ellner, Childs, Rees, and others. 2016. 'Data-Driven Modelling of Structured Populations'. *A Practical Guide to the Integral Projection Model. Cham: Springer*.

Elser, Bracken, Cleland, Gruner, Harpole, Hillebrand, Ngai, Seabloom, Shurin, and Smith. 2007. 'Global Analysis of Nitrogen and Phosphorus Limitation of Primary Producers in Freshwater, Marine and Terrestrial Ecosystems'. *Ecology Letters* 10 (12): 1135–42.

Emmerson, and Raffaelli. 2004. 'Predator–Prey Body Size, Interaction Strength and the Stability of a Real Food Web'. *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 399–409.

Enquist, West, Charnov, and Brown. 1999. 'Allometric Scaling of Production and Life-History Variation in Vascular Plants'. *Nature* 401 (6756): 907–11.

Falkowski, Barber, and Smetacek. 1998. 'Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production'. *Science* 281 (5374): 200–206.

Forster, Hirst, and Atkinson. 2012. 'Warming-Induced Reductions in Body Size Are Greater in Aquatic than Terrestrial Species'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (47): 19310–14.

Frazier, Woods, and Harrison. 2001. 'Interactive Effects of Rearing Temperature and Oxygen on the Development of Drosophila Melanogaster'. *Physiological and Biochemical Zoology* 74 (5): 641–50.

Fryxell, Hoover, Alvarez, Arnesen, Benavente, Moffett, Kinnison, Simon, and Palkovacs. 2020. 'Recent Warming Reduces the Reproductive Advantage of Large Size and Contributes to Evolutionary Downsizing in Nature'. *Proceedings. Biological Sciences* 287 (1928): 20200608.

Gardner, Peters, Kearney, Joseph, and Heinsohn. 2011. 'Declining Body Size: A Third Universal Response to Warming?' *Trends in Ecology & Evolution* 26 (6): 285–91.

Giberson, and Rosenberg. 1992. 'Effects of Temperature, Food Quantity, and Nymphal Rearing Density on Life-History Traits of a Northern Population of Hexagenia (Ephemeroptera:Ephemeridae)'. *Journal of the North American Benthological Society* 11 (2): 181–93.

Giebelhausen, and Lampert. 2001. 'Temperature Reaction Norms of Daphnia Magna: The Effect of Food Concentration'. *Freshwater Biology* 46 (3): 281–89.

Gray. 2013. 'Thermal Acclimation in a Complex Life Cycle: The Effects of Larval and Adult Thermal Conditions on Metabolic Rate and Heat Resistance in Culex Pipiens (Diptera: Culicidae)'. *Journal of Insect Physiology* 59 (10): 1001–7.

Gredilla, Sanz, Lopez-Torres, and Barja. 2001. 'Caloric Restriction Decreases Mitochondrial Free Radical Generation at Complex I and Lowers Oxidative Damage to Mitochondrial DNA in the Rat Heart'. *The FASEB Journal* 15 (9): 1589–91.

Hirshfield. 1980. 'An Experimental Analysis of Reproductive Effort and Cost in the Japanese Medaka, Oryzias Latipes'. *Ecology* 61 (2): 282–92.

Hoefnagel, and Verberk. 2015. 'Is the Temperature-Size Rule Mediated by Oxygen in Aquatic Ectotherms?' *Journal of Thermal Biology* 54: 56–65.

Horne, Hirst, and Atkinson. 2015. 'Temperature-Size Responses Match Latitudinal-Size Clines in Arthropods, Revealing Critical Differences between Aquatic and Terrestrial Species'. *Ecology Letters* 18 (4): 327–35.

Huey, and Kingsolver. 2019. 'Climate Warming, Resource Availability, and the Metabolic Meltdown of Ectotherms'. *The American Naturalist* 194 (6): 140–50.

Johnston, Manthri, Alderson, Campbell, Mitchell, Whyte, Dingwall, Nickell, Selkirk, and Robertson. 2002. 'Effects of Dietary Protein Level on Muscle Cellularity and Flesh Quality in Atlantic Salmon with Particular Reference to Gaping'. *Aquaculture* 210 (1): 259–83.

Jones, Barks, Stott, James, Levin, Petry, Capdevila, et al. 2022. 'Rcompadre and Rage—Two R Packages to Facilitate the Use of the COMPADRE and COMADRE Databases and Calculation of Life-History Traits from Matrix Population Models'. *Methods in Ecology and Evolution* 13 (4): 770–81.

Kalinkat, Schneider, Digel, Guill, Rall, and Brose. 2013. 'Body Masses, Functional Responses and Predator–Prey Stability'. *Ecology Letters* 16 (9): 1126–34.
Kiełbasa, Walczyńska, Fiałkowska, Pajdak-Stós, and Kozłowski. 2014. 'Seasonal Changes in the Body Size of Two Rotifer Species Living in Activated Sludge Follow the Temperature-Size Rule'. *Ecology and Evolution* 4 (24): 4678–89.
Kingsolver, and Huey. 2008. 'Size, Temperature, and Fitness: Three Rules'. *Evolutionary Ecology Research* 10 (2): 251–68.
Kingsolver, Shlichta, Ragland, and Massie§. 2006. 'Thermal Reaction Norms for Caterpillar Growth Depend on Diet'. *Evolutionary Ecology Research* 8 (4): 703–15.
Kingsolver, and Woods. 1998. 'Interactions of Temperature and Dietary Protein Concentration in Growth and Feeding of Manduca Sexta Caterpillars'. *Physiological Entomology* 23 (4): 354–59.
Koussoroplis, and Wacker. 2016. 'Covariance Modulates the Effect of Joint Temperature and Food Variance on Ectotherm Life-History Traits'. *Ecology Letters* 19 (2): 143–52.
Lee, and Roh. 2010. 'Temperature-by-Nutrient Interactions Affecting Growth Rate in an Insect Ectotherm'. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 136 (2): 151–63.
Lemoine, and Burkepile. 2012. 'Temperature-Induced Mismatches between Consumption and Metabolism Reduce Consumer Fitness'. *Ecology* 93 (11): 2483–89.
Levin, Childs, Compagnoni, Evers, Knight, and Salguero-Gómez. 2021. 'Ipmr: Flexible Implementation of Integral Projection Models in R'. *Methods in Ecology and Evolution* 12 (10): 1826–34.
Marn, Jusup, Legović, Kooijman, and Klanjšček. 2017. 'Environmental Effects on Growth, Reproduction, and Life-History Traits of Loggerhead Turtles'. *Ecological Modelling* 360: 163–78.
McLeod, Rummer, Clark, Jones, McCormick, Wenger, and Munday. 2013. 'Climate Change and the Performance of Larval Coral Reef Fishes: The Interaction between Temperature and Food Availability'. *Conservation Physiology* 1 (1).
Meyer, Sale, Mulholland, and Poff. 1999. 'Impacts of Climate Change on Aquatic Ecosystem Functioning and Health'. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 35 (6): 1373–86.
Osmond, Barbour, Bernhardt, Pennell, Sunday, and O'Connor. 2017. 'Warming-Induced Changes to Body Size Stabilize Consumer-Resource Dynamics'. *The American Naturalist* 189 (6): 718–25.
Paerl, Hans, and Huisman. 2008. 'Blooms Like It Hot'. *Science* 320: 57–58.
Paerl, Hans W. 2014. 'Mitigating Harmful Cyanobacterial Blooms in a Human- and Climatically-Impacted World'. *Life* 4 (4): 988–1012.
Parmesan, and Yohe. 2003. 'A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems'. *Nature* 421 (6918): 37–42.
Perrin. 1995. 'About Berrigan and Charnov's Life-History Puzzle'. *Oikos* 73 (1): 137–39.
Persson, Wojewodzic, Hessen, and Andersen. 2011. 'Increased Risk of Phosphorus Limitation at Higher Temperatures for Daphnia Magna'. *Oecologia* 165 (1): 123–29.
Petersen, Woods, and Kingsolver. 2000. 'Stage-Specific Effects of Temperature and Dietary Protein on Growth and Survival of Manduca Sexta Caterpillars'. *Physiological Entomology* 25 (1): 35–40.
Pifferi, Terrien, Marchal, Dal-Pan, Djelti, Hardy, Chahory, et al. 2018. 'Caloric Restriction Increases Lifespan but Affects Brain Integrity in Grey Mouse Lemur Primates'. *Communications Biology* 1 (1): 1–8.

Pritchard, Paterson, Bovy, and Barrios-O'Neill. 2017. 'Frair: An R Package for Fitting and Comparing Consumer Functional Responses'. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (11): 1528–34.
Rasmussen, and Ostenfeld. 2000. 'Influence of Growth Rate on White Muscle Dynamics in Rainbow Trout and Brook Trout'. *Journal of Fish Biology* 56 (6): 1548–52.
Renner, and Zohner. 2018. 'Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates'. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49 (1): 165–82.
Rohner, Blanckenhorn, and Schäfer. 2017. 'Critical Weight Mediates Sex-Specific Body Size Plasticity and Sexual Dimorphism in the Yellow Dung Fly Scathophaga Stercoraria (Diptera: Scathophagidae)'. *Evolution & Development* 19 (3): 147–56.
Sentis, Binzer, and Boukal. 2017. 'Temperature-Size Responses Alter Food Chain Persistence across Environmental Gradients'. *Ecology Letters* 20 (7): 852–62.
Sentis, Haegeman, and Montoya. 2022. 'Stoichiometric Constraints Modulate Temperature and Nutrient Effects on Biomass Distribution and Community Stability'. *Oikos* 2022 (7).
Sentis, Morisson, and Boukal. 2015. 'Thermal Acclimation Modulates the Impacts of Temperature and Enrichment on Trophic Interaction Strengths and Population Dynamics'. *Global Change Biology* 21 (9): 3290–98.
Sheridan, and Bickford. 2011. 'Shrinking Body Size as an Ecological Response to Climate Change'. *Nature Climate Change* 1 (8): 401–6.
Smallegange, Caswell, Toorians, and de Roos. 2017. 'Mechanistic Description of Population Dynamics Using Dynamic Energy Budget Theory Incorporated into Integral Projection Models'. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (2): 146–54.
Sohal, and Weindruch. 1996. 'Oxidative Stress, Caloric Restriction, and Aging'. *Science* 273 (5271): 59–63.
Sohlström, Archer, Gallo, Jochum, Kordas, Rall, Rosenbaum, and O'Gorman. 2021. 'Thermal Acclimation Increases the Stability of a Predator–Prey Interaction in Warmer Environments'. *Global Change Biology* 27 (16): 3765–78.
Speakman. 2005. 'Body Size, Energy Metabolism and Lifespan'. *Journal of Experimental Biology* 208 (9): 1717–30.
Sterner, and Elser. 2017. 'Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere'. In *Ecological Stoichiometry*. Princeton University Press.
Su, and Yajima. 2015. 'R2jags: Using R to Run "JAGS"'. *R Package Version 0.5-7* 34.
Terao. 1985. 'Contribution to the Study of the Ecology of the Medaka, Oryzias Latipes, under Natural Conditions: Life Span, Reproduction, Food Habits and Its Seasonal Changes'.
Therneau. 2015. 'Coxme: Mixed Effects Cox Models'. *R Package Version* 2 (3).
Therneau, and Lumley. 2015. 'Package "Survival"'. *R Top Doc* 128 (10): 28–33.
Thierry. 2005. 'Integrating Proximate and Ultimate Causation: Just One More Go!' *Current Science* 89 (7): 1180–83.
Thomas, Aranguren-Gassis, Kremer, Gould, Anderson, Klausmeier, and Litchman. 2017. 'Temperature–Nutrient Interactions Exacerbate Sensitivity to Warming in Phytoplankton'. *Global Change Biology* 23 (8): 3269–80.
Thunell, Gårdmark, Huss, and Vindenes. 2023. 'Optimal Energy Allocation Trade-off Driven by Size-Dependent Physiological and Demographic Responses to Warming'. *Ecology* 104 (4): e3967.
Tilman. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press.
Twining, Shipley, and Matthews. 2022. 'Climate Change Creates Nutritional Phenological Mismatches'. *Trends in Ecology & Evolution*.

Urrutia-Cordero, Ekvall, Ratcovich, Soares, Wilken, Zhang, and Hansson. 2017. 'Phytoplankton Diversity Loss along a Gradient of Future Warming and Brownification in Freshwater Mesocosms'. *Freshwater Biology* 62 (11): 1869–78.
Uszko, Huss, and Gårdmark. 2022. 'Smaller Species but Larger Stages: Warming Effects on Inter- and Intraspecific Community Size Structure'. *Ecology* 103 (7): e3699.
Vagnon, Cattanéo, Goulon, Grimardias, Guillard, and Frossard. 2021. 'An Allometric Niche Model for Species Interactions in Temperate Freshwater Ecosystems'. *Ecosphere* 12 (3): e03420.
Verberk, Atkinson, Hoefnagel, Hirst, Horne, and Siepel. 2021. 'Shrinking Body Sizes in Response to Warming: Explanations for the Temperature–Size Rule with Special Emphasis on the Role of Oxygen'. *Biological Reviews* 96 (1): 247–68.
Visser, and Both. 2005. 'Shifts in Phenology Due to Global Climate Change: The Need for a Yardstick'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1581): 2561–69.
Von Bertalanffy. 1938. 'A Quantitative Theory of Organic Growth (Inquiries on Growth Laws. II)'. *Human Biology* 10 (2): 181–213.
Walczyńska, Kiełbasa, and Sobczyk. 2016. '"Optimal Thermal Range" in Ectotherms: Defining Criteria for Tests of the Temperature-Size-Rule'. *Journal of Thermal Biology* 60: 41–48.
Walczyńska, Labecka, Sobczyk, Czarnoleski, and Kozłowski. 2015. 'The Temperature–Size Rule in Lecane Inermis (Rotifera) Is Adaptive and Driven by Nuclei Size Adjustment to Temperature and Oxygen Combinations'. *Journal of Thermal Biology* 54: 78–85.
Walczyńska, and Sobczyk. 2017. 'The Underestimated Role of Temperature–Oxygen Relationship in Large-Scale Studies on Size-to-Temperature Response'. *Ecology and Evolution* 7 (18): 7434–41.
Walters, and Hassall. 2006. 'The Temperature-Size Rule in Ectotherms: May a General Explanation Exist after All?' *The American Naturalist* 167 (4): 510–23.
Williams, and Martinez. 2000. 'Simple Rules Yield Complex Food Webs'. *Nature* 404 (6774): 180–83.
Winder, and Schindler. 2004. 'Climate Change Uncouples Trophic Interactions in an Aquatic Ecosystem'. *Ecology* 85 (8): 2100–2106.
Wojewodzic, Kyle, Elser, Hessen, and Andersen. 2011. 'Joint Effect of Phosphorus Limitation and Temperature on Alkaline Phosphatase Activity and Somatic Growth in Daphnia Magna'. *Oecologia* 165 (4): 837–46.
Yamamoto. 1975. 'Medaka (Killifish)'. *Biology and Strains* 365.
Yodzis, and Innes. 1992. 'Body Size and Consumer-Resource Dynamics'. *The American Naturalist* 139 (6): 1151–75.
Zamudio, Huey, and Crill. 1995. 'Bigger Isn't Always Better: Body Size, Developmental and Parental Temperature and Male Territorial Success in Drosophila Melanogaster'. *Animal Behaviour* 49 (3): 671–77.
Zuo, Moses, West, Hou, and Brown. 2012. 'A General Model for Effects of Temperature on Ectotherm Ontogenetic Growth and Development'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1734): 1840–46.

SUPPORTING INFORMATION

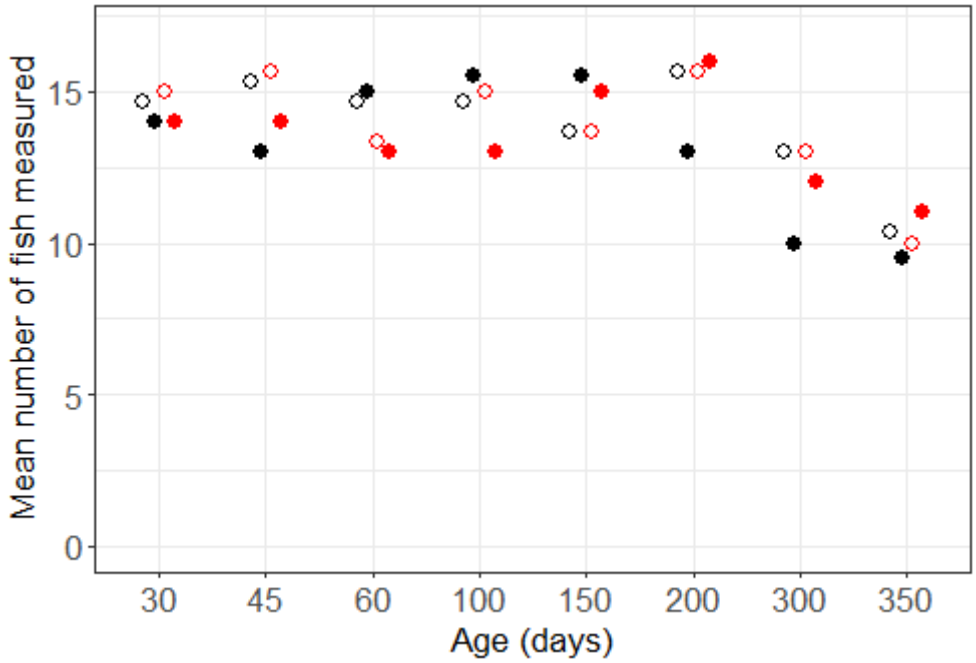


Fig. S 1: Mean number of fish measured at different ages. Jittered black and red points correspond to the mean number of fish measured in the cold and warm treatments, respectively. Filled and empty circles correspond to the continuous and intermittent feeding treatments, respectively.

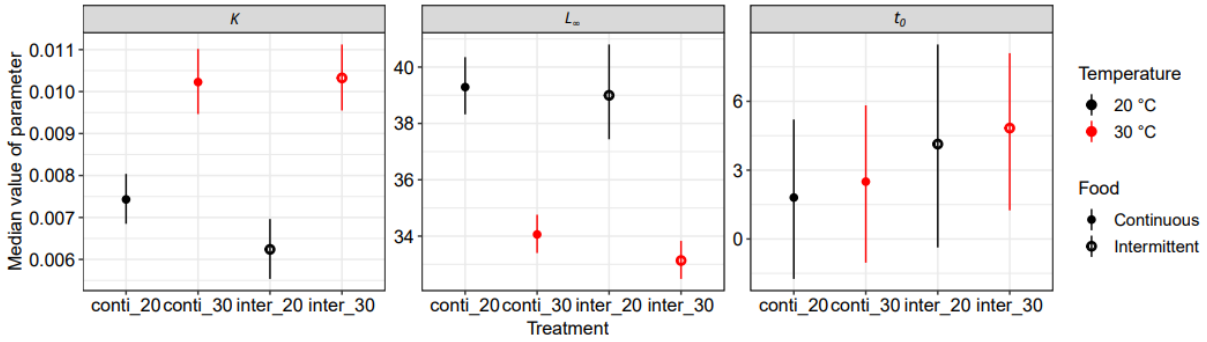


Fig. S 2 : Estimated Von Bertallanfy parameters for each treatment. Black and red colors correspond to the cold and warm treatments, respectively. Filled and empty circles correspond to the median of continuous and intermittent feeding treatments, respectively. Bars represent 95 % credibility intervals.

Consistent with the experimental curves and TSR, warming significantly increased the initial growth rate K and decreased the maximum asymptotic size L_∞. Intermittent feeding had no effect on the initial growth rate K for fish reared at 30 °C, but significantly reduced K for fish reared at 20 °C. At the end of our experiment, the adult size of intermittent-fed fish was smaller than that of continuously-fed fish, especially at 20 °C. Yet, intermittent feeding had no significant effect on the maximum asymptotic size L_∞, indicating that beyond 350 days, fish should reach the same size regardless of their food

condition. Extrapolating to 700 days (life span of a medaka) from our experimental curves, intermittent-fed fish should reach the same adult size as continuously-fed fish at approximately 400 and 300 days under cold and warm conditions, respectively (Fig. S 4). The theoretical age at which body size is zero t_0 was not significantly different between temperature conditions.

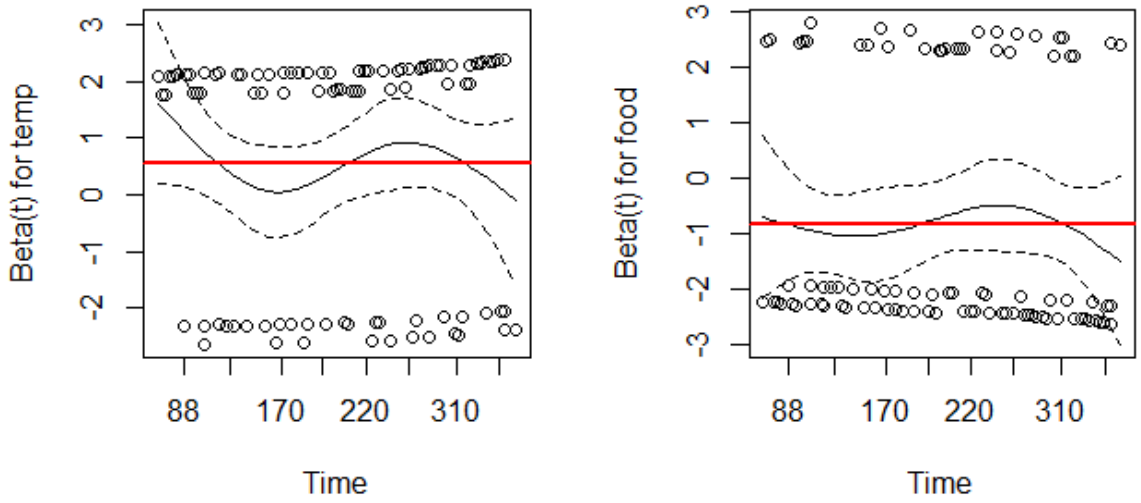


Fig. S 3: Cox model assumption of hazard proportionality for temperature and food condition.

The *cox.zph* function correlates the scaled Schoenfeld residuals with time for each covariate to test for independence between residuals and time. Additionally, it performs a global test for the model as a whole. From our model output, this test was not statistically significant for temperature ($chi^2 = 0.20$, $df = 1$, $p = 0.65$), feeding frequency ($chi^2 = 0.00$, $df = 1$, $p = 0.97$) and the global test ($chi^2 = 0.20$, $df = 2$, $p = 0.90$), indicating a proportional hazards.

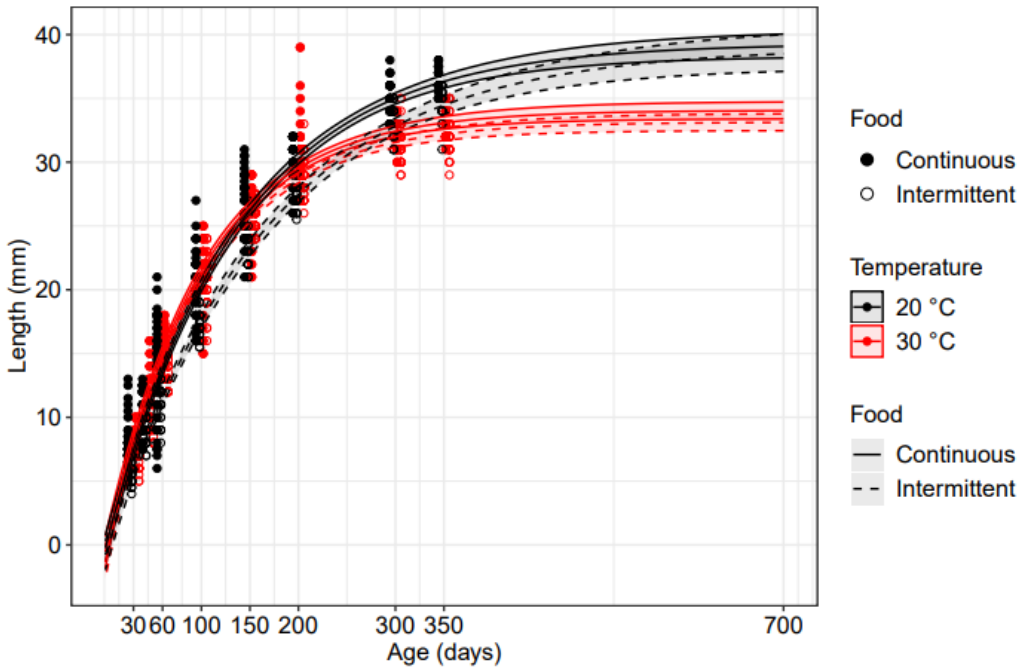


Fig. S 4: Extrapolation of Von Bertalanffy growth curve for each combination of temperature and food conditions. Black and red colors represent the cold and warm treatments, respectively. Solid and dotted lines represent the continuous and intermittent feeding treatments, respectively. Areas represent the 95 % credibility intervals. Points represent experimentally measured sizes at age.

Table S 1: Responses in size at maturity and adult size to warming and food increase in the experimental studies. Symbols +, - and x indicate a positive, negative or no effect of the variable, respectively.

Reference	Taxa	Variable	Size at maturity	Adult size	Somatic Growth Rate
Betini et al. (2020)	*Daphnia* *Daphnia magna*	Warming	x	-	
		Food	x	+	
Brett, Shelbourn, and Shoop (1969)	Fish Stockeye Salmon *Oncorhynchus nerka*	Warming			
		Food			
		Interaction			Optimum growth temperature shifts to the left as the food is reduced
Courtney Jones et al. (2015)	Frog *Limnodynastes peronii*	Warming	-		
		Food	-		
Giberson and Rosenberg (1992)	Ephemeridae *Hexagenia limbata* *Hexagenia rigida*	Warming		+	
		Food		+	
Giebelhausen and Lampert (2001)	*Daphnia* *Daphnia magna*	Warming	-		
		Food	-		
Kiełbasa et al. (2014)	Rotifers *Lecane inermis* *Cephalodella gracilis*	Warming			
		Food			
		Interaction		Adult size reduction with only 1 of 2 nutritional qualities	
Kingsolver and Woods (1998)	Caterpillar *Manduca sexta*	Warming			+
		Food			x or -
		Interaction			x
Lee and Roh (2010)	Caterpillar *Spodoptera exigua*	Warming			
		Food			

		Interaction	Mass at pupation reduction under extreme food conditions		
Marn et al. (2017)	Loggerhead turtles *Caretta caretta*	Warming	x	x	
		Food	x	+	
McLeod et al. (2013)	Anemonefish *Amphiprion percula*	Warming	x		
		Food	x		
Persson et al. (2011)	*Daphnia* *Daphnia magna*	Warming			+
		Food			-
		Interaction			The higher the temperature, the more phosphorus limitation decreased the SGR
Petersen, Woods, and Kingsolver (2000)	Caterpillar *Manduca sexta*	Warming			+
		Food			x
		Interaction			x
Rohner, Blanckenhorn, and Schäfer (2017)	Yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*	Warming	x		
		Food	-		
Wojewodzic et al. (2011)	*Daphnia* *Daphnia magna*	Warming			+
		Food			-
		Interaction			The higher the temperature, the more phosphorus limitation decreased the SGR

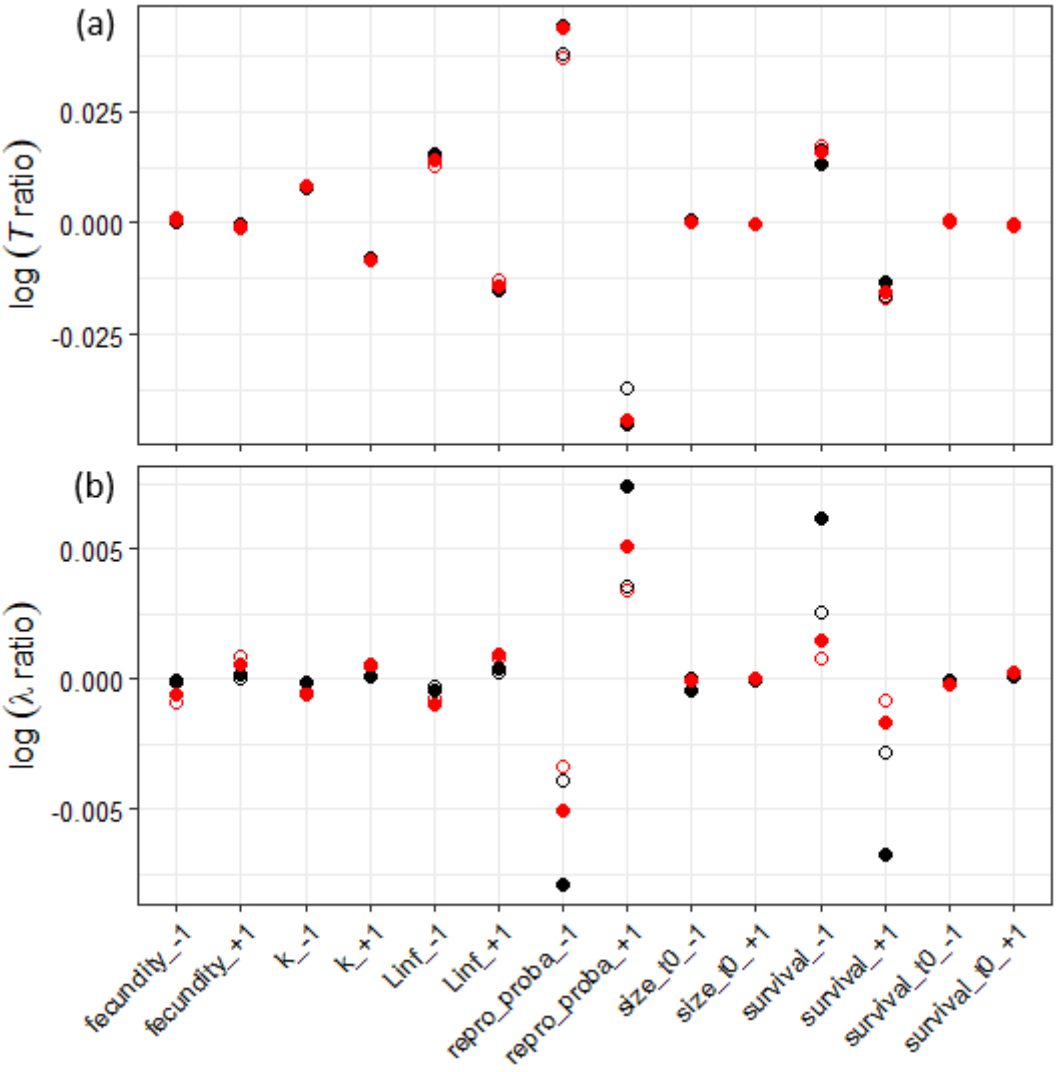


Fig. S 5: Sensitivity analysis of (a) generation time T and (b) asymptotic per capita population growth rate λ. Black and red colors correspond to the cold and warm treatments, respectively. Filled and empty circles correspond to the median of continuous and intermittent feeding treatments, respectively.

We carried out sensitivity analyses to investigate the sensitivity of generation time T and the asymptotic per capita population growth rate λ to small changes in the values of vital rates. To do so, we added or subtracted 1 % to the slope of the relationships between survival, reproductive probability or fecundity and body size. For the parameters that are independent of body size, we added or subtracted 1 % to the mean value. For the growth function, we also modified K and $L\infty$ by adding or subtracting 1 % to their mean values. We then investigated the sensitivity of T and λ by calculating the log ratio of the parameter (λ or T) estimated by the model with a change of 1 % in a single variable to the parameter estimated by the baseline IPM model. The further the log of this ratio is away from 0, the more sensitive the demographic parameter is to the vital rate.

Demographic parameters are most sensitive to variability in reproductive probability (Fig. S 5). Since we consider all fish to reproduce with probability = 1 from sexual maturity, adding or substracting 1 % to the slope of the regression is equivalent to

increasing or decreasing age at sexual maturity by 13.7, 10.3, 2.4, and 1.8 days for conditions conti_20, inter_20, conti_30, and inter_30, respectively. Not surprisingly, this input strongly influences the demographic parameters since in the model the length of time a fish is fertile depends directly on age at maturity. Demographic parameters are also sensitive to the probability of survival. As with the probability of reproduction, this survival probability also determines the length of time a fish can produce eggs before it dies. Finally, the generation time is somewhat sensitive to the K and L_∞ parameters of the Von Bertallanfy model. By influencing growth, these parameters will determine the rate at which a fish reaches size at sexual maturity in the model, and thus the rate at which a fish can reproduce, directly affecting generation time.

REFERENCES

Betini, Wang, Avgar, Guzzo, and Fryxell. 2020. 'Food Availability Modulates Temperature-Dependent Effects on Growth, Reproduction, and Survival in Daphnia Magna'. *Ecology and Evolution* 10 (2): 756–62.

Brett, Shelbourn, and Shoop. 1969. 'Growth Rate and Body Composition of Fingerling Sockeye Salmon, Oncorhynchus Nerka, in Relation to Temperature and Ration Size'. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26 (9): 2363–94.

Courtney Jones, Munn, Penman, and Byrne. 2015. 'Long-Term Changes in Food Availability Mediate the Effects of Temperature on Growth, Development and Survival in Striped Marsh Frog Larvae: Implications for Captive Breeding Programmes'. *Conservation Physiology* 3 (1): cov029.

Giberson, and Rosenberg. 1992. 'Effects of Temperature, Food Quantity, and Nymphal Rearing Density on Life-History Traits of a Northern Population of Hexagenia (Ephemeroptera:Ephemeridae)'. *Journal of the North American Benthological Society* 11 (2): 181–93.

Giebelhausen, and Lampert. 2001. 'Temperature Reaction Norms of Daphnia Magna: The Effect of Food Concentration'. *Freshwater Biology* 46 (3): 281–89.

Kiełbasa, Walczyńska, Fiałkowska, Pajdak-Stós, and Kozłowski. 2014. 'Seasonal Changes in the Body Size of Two Rotifer Species Living in Activated Sludge Follow the Temperature-Size Rule'. *Ecology and Evolution* 4 (24): 4678–89.

Kingsolver, and Woods. 1998. 'Interactions of Temperature and Dietary Protein Concentration in Growth and Feeding of Manduca Sexta Caterpillars'. *Physiological Entomology* 23 (4): 354–59.

Lee, and Roh. 2010. 'Temperature-by-Nutrient Interactions Affecting Growth Rate in an Insect Ectotherm'. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 136 (2): 151–63.

Marn, Jusup, Legović, Kooijman, and Klanjšček. 2017. 'Environmental Effects on Growth, Reproduction, and Life-History Traits of Loggerhead Turtles'. *Ecological Modelling* 360: 163–78.

McLeod, Rummer, Clark, Jones, McCormick, Wenger, and Munday. 2013. 'Climate Change and the Performance of Larval Coral Reef Fishes: The Interaction between Temperature and Food Availability'. *Conservation Physiology* 1 (1).

Persson, Wojewodzic, Hessen, and Andersen. 2011. 'Increased Risk of Phosphorus Limitation at Higher Temperatures for Daphnia Magna'. *Oecologia* 165 (1): 123–29.

Petersen, Woods, and Kingsolver. 2000. 'Stage-Specific Effects of Temperature and Dietary Protein on Growth and Survival of Manduca Sexta Caterpillars'. *Physiological Entomology* 25 (1): 35–40.

Rohner, Blanckenhorn, and Schäfer. 2017. 'Critical Weight Mediates Sex-Specific Body Size Plasticity and Sexual Dimorphism in the Yellow Dung Fly Scathophaga Stercoraria (Diptera: Scathophagidae)'. *Evolution & Development* 19 (3): 147–56.

Wojewodzic, Kyle, Elser, Hessen, and Andersen. 2011. 'Joint Effect of Phosphorus Limitation and Temperature on Alkaline Phosphatase Activity and Somatic Growth in Daphnia Magna'. *Oecologia* 165 (4): 837–46.

Chapitre 4

“Je ne songe pas à nier que l'on peut opposer à la théorie de la descendance,
modifiée par la variation et par la sélection naturelle,
de nombreuses et sérieuses objections que j'ai cherché à exposer dans toute leur force.”
Une origine des espèces – Charles Darwin

4. Les conséquences de la réduction de la taille corporelle sur le métabolisme et les interactions trophiques

4.1. Présentation du chapitre

Co-auteurs : Nathan Frizot[2], Anne-Hélène Le Jeune[2], Maxime Logez[3], Apostolos-Manuel Koussoroplis[2], Alexandre Bec[2], Martin Daufresne[1] et Arnaud Sentis[1]

[1]INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route de Cézanne- CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

[2]Laboratoire Micro-organismes : Génome Environnement (LMGE), Univ. Clermont Auvergne, 1 Impasse Amélie Murat, 63170 Aubière, France

[3]INRAE, Unité RIVERLY, 5 Rue de la Doua - CS 20244, 69625 Villeurbanne Cedex, France

Statut : Draft

Description : Au niveau individuel, la réduction de la taille corporelle peut être expliquée par la TSR, qui stipule que le réchauffement accélère le taux de croissance initial mais conduit à une taille à maturité ou adulte plus petite. Récemment, des études théoriques suggèrent que la TSR peut être associée à une efficacité énergétique plus élevée des petits individus dans des environnements chauds. Cette meilleure efficacité énergétique pourrait permettre aux plus petits individus d'allouer davantage d'énergie aux traits d'histoire de vie tels que la croissance, la reproduction ou la survie, affectant finalement la fitness des individus. Pourtant, nous disposons de peu d'informations empiriques sur la manière dont les liens entre la température, la TSR et l'efficacité énergétique affectent les traits individuels ce qui limite notre capacité à prédire les conséquences écologiques des changements de taille sur la fitness des individus et sur les interactions interspécifiques. Pour combler ce manque de connaissances, nous avons élevé *Daphnia magna* à 18 °C et 26 °C et testé si la croissance des *Daphnia* suit les prédictions de la Temperature Size Rule. Nous avons également mesuré leur fécondité et leur survie aux deux températures d'élevage, ainsi que leur efficacité énergétique (c'est-à-dire le rapport gains d'ingestion sur pertes métaboliques) en utilisant un plan factoriel complet avec deux températures d'élevage (18 et 26 °C) croisées avec deux températures expérimentales (18 et 26°C).

Conformément à la TSR, nous nous attendions à ce que (a) les daphnies chaudes (c'est à dire élevées à 26 °C) atteignent la maturité sexuelle plus tôt à une taille plus petite, et meurent plus tôt que les daphnies froides (c'est à dire élevées à 18 °C). Nous nous attendions également à ce que (b) les différences de température et de taille corporelle affectent la fécondité. Nous nous attendions à ce que la fécondité des daphnies chaudes soit inférieure à celle des daphnies froides. En ce qui concerne l'impact de la réduction de

la taille corporelle sur la fécondité et la taille des nouveau-nés, nous avons envisagé deux hypothèses non-mutuellement exclusives. La première propose que la réduction de la taille du corps en soi diminue la fécondité des daphnies chaudes et la taille de leurs néonates en raison de contraintes morphologiques. La seconde propose que l'efficacité énergétique plus élevée des petites daphnies chaudes leur permet d'allouer plus d'énergie à la reproduction, augmentant ainsi leur fécondité et la taille de leurs néoanates. Nous nous attendions à ce que (c) les taux d'ingestion soient plus élevés à la température test de 26 °C. Concernant l'effet de la TSR sur les taux d'ingestion, nous avons à nouveau envisagé deux hypothèses non mutuellement exclusives. La première propose que les daphnies froides aient des capacités de filtration plus élevées en raison de leur plus grande taille, ce qui devrait augmenter leur taux d'ingestion par rapport aux daphnies chaudes. La seconde propose que les daphnies chaudes aient une efficacité énergétique supérieure à celle des daphnies froides (comme expliqué ci-dessus), ce qui leur permet d'allouer plus d'énergie à l'ingestion, et que l'acclimatation augmente le taux d'ingestion des daphnies chaudes par rapport à celui des daphnies froides. En outre, nous nous attendions à ce que le taux métabolique individuel soit plus élevé lorsque les tests étaient effectués à 26 °C qu'à 18 °C, ainsi que pour les daphnies froides, car elles étaient plus grandes que les daphnies chaudes. Inversement, nous nous attendions à ce que le taux métabolique spécifique à la masse soit similaire pour les daphnies froides et chaudes. Enfin, nous nous attendions (d) à ce que l'efficacité énergétique soit plus élevée pour les petites daphnies chaudes testées à 26 °C que pour les grandes daphnies froides testées à 18 °C, ce qui leur permettrait d'allouer plus d'énergie à des traits individuels tels que la fécondité et la survie. Ceci, à son tour, devrait améliorer la condition physique des individus.

Nous avons trouvé que la croissance des daphnies suit les prédictions de la TSR, c'est-à-dire que les daphnies élevées au chaud ont atteint la maturité sexuelle plus tôt, mais avaient une taille à maturité et une taille adulte plus petite que les daphnies élevées au froid. Les daphnies au chaud présentaient une survie et une fécondité inférieures par rapport aux daphnies au froid. De plus, les taux métaboliques individuels des daphnies élevées à 26 °C étaient plus faibles que ceux des daphnies élevées à 18 °C. Pour évaluer la contribution de la réduction de la taille corporelle dans la réponse des traits au réchauffement, nous avons corrigé les traits liés à la fécondité à la taille corporelle, ainsi que le métabolisme et l'ingestion à la masse corporelle. Même après la mise à l'échelle, la fécondité des daphnies au chaud était toujours inférieure à celle des daphnies au froid. La mise à l'échelle de la fécondité à la taille des daphnies a même amplifié les différences observées entre les daphnies élevées à 18 °C et celles élevées à 26 °C, ce qui indique que la réduction de la taille du corps n'est pas le mécanisme sous-jacent expliquant la fécondité réduite. En revanche, la taille corporelle plus petite des daphnies élevées à 26 °C expliquait le taux métabolique individuel plus faible, car les taux métaboliques spécifiques à la masse étaient similaires entre les daphnies des deux températures d'élevage. Néanmoins, lorsque les daphnies plus petites sont testées à 26 °C, elles ont une meilleure efficacité énergétique, qui est liée à un taux d'ingestion plus élevé à haute température par rapport aux daphnies élevées et testées à 18 °C. Cependant, l'efficacité énergétique plus élevée des petites daphnies élevées et testées à 26 °C ne semblait pas augmenter la condition physique individuelle.

Nous discutons de nos résultats sur les liens entre la TSR, l'efficacité énergétique et les traits d'histoire de vie, déterminant la fitness des individus. Nous comparons nos résultats expérimentaux aux études précédentes similaires, et nous les confrontons aux

prédictions des modèles théoriques. Dans l'ensemble, cette étude fournit des informations précieuses sur les mécanismes complexes reliant la température, la taille du corps et les conséquences écologiques, améliorant notre compréhension des ramifications potentielles du réchauffement climatique sur la biocénose et les écosystèmes.

Ma contribution : en collaboration avec Arnaud Sentis, je suis à l'origine de l'idée d'étudier les conséquences écologiques de la TSR via les contraintes morphologiques et bioénergétiques sur les traits des individus. J'ai rédigé le contexte scientifique et réfléchi aux questions scientifiques afin de mettre un protocole expérimental adapté aux questions de recherche. J'ai initié la collaboration avec les chercheurs du laboratoire LMGE de Clermont-Ferrand (Apostolos-Manuel Koussoroplis et Alexandre Bec), et j'ai réalisé les expériences dans ce même laboratoire. Avec l'aide d'un doctorant (Nathan Frizot) et d'une technicienne de recherche (Anne-Hélène Lejeune), j'ai acquis l'ensemble des données concernant les traits individuels. J'ai traité statistiquement les données expérimentales avec l'aide d'Arnaud Sentis et Maxime Logez, et j'ai rédigé le draft présenté ci-dessous sous la supervision de Martin Daufresne et d'Arnaud Sentis.

4.2. Article 3 : TSR increases energetic efficiency and ingestion rate under warming

Simon Bazin[1, *], Nathan Frizot[2], Anne-Hélène Le Jeune[2], Maxime Logez[3], Martin Daufresne[1], Alexandre Bec[2], Apostolos-Manuel Koussoroplis[2], and Arnaud Sentis[1]

[1]INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route de Cézanne- CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

[2]Laboratoire Micro-organismes : Génome Environnement (LMGE), Univ. Clermont Auvergne, 1 Impasse Amélie Murat, 63170 Aubière, France

[3]INRAE, Unité RIVERLY, 5 Rue de la Doua - CS 20244, 69625 Villeurbanne Cedex, France

Corresponding author: bazin.simon@laposte.net

Conflict of interest disclosure

The authors of this preprint declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article.

Acknowledgements

We thank the LMGE laboratory technical team and all people involved in the experiment for their help. We would like to thank Hermine BILLARD and Jonathan COLOMBET, Platform CYSTEM – UCA PARTNER (Clermont-Ferrand, FRANCE), for their technical support and expertise. This work was supported by the ANR project EcoTeBo (ANR-19-CE02-0001-01) from the French National Research Agency (ANR) to A. S.

Funding

This work was supported by the ANR project EcoTeBo (ANR-19-CE02-0001-01) from the French National Research Agency (ANR) to A. S.

KEYWORDS: warming, temperature-size rule, life history traits, metabolism, energetic efficiency, Holling functional response

ABSTRACT

Body size reduction has been proposed as the third universal response to global warming. At the individual scale, the reduction in body size is associated to the temperature size rule (TSR), under which warming accelerates initial growth but results in a smaller adult size. Although the TSR remains an evolutionary puzzle, theoretical studies predict that smaller individuals have higher energetic efficiency than larger ones in warm conditions. Consequently, smaller individuals could allocate more energy to growth and fecundity, thereby enhancing their fitness. Yet, we are lacking empirical study exploring the links between temperature-induced body size reduction, energetic efficiency and fitness, leaving these theoretical predictions untested. Here, we reared *Daphnia* magna individuals from a single clone at two contrasted temperatures (18 °C and 26 °C) and monitored their growth and reproduction until their death. When they reached maturity, we measured their energetic efficiency (i.e. the ratio of ingestion gains over metabolic losses) using a full factorial design with two rearing temperatures (18 and 26 °C) crossed with two test temperatures (18 and 26 °C). In line with the TSR, warm *Daphnia* (i.e. *Daphnia* reared at 26 °C) reached sexual maturity earlier but were smaller than cold *Daphnia*. Warm *Daphnia* had also lower survival and fecundity compared to cold *Daphnia*. In addition, warm *Daphnia* had lower individual metabolic rates than cold *Daphnia* when compared at the same temperature. We then scaled fecundity, metabolism and ingestion by body mass, to test how much of the differences between warm and cold *Daphnia* traits are explained by their body size differences. The body size reduction explains about ⅓ of the difference in fecundity between warm and cold *Daphnia*, the remaining variation being mostly attributed to the rearing temperature. Mass-specific metabolic rates were similar between *Daphnia* from both rearing temperatures when tested at the same temperature. However, at 26 °C, warm *Daphnia* had a higher energetic efficiency than cold *Daphnia* for any of the other treatments because of their higher ingestion rate. Nevertheless, in contrast to theoretical expectations, this higher energetic efficiency did not appear to increase fecundity and survival. Overall, our findings challenge our view on the influence of TSR-related bioenergetic constraints on life-history traits.

1. INTRODUCTION

Reductions in body size have been proposed as the third universal response of ectotherms to global warming (Daufresne, Lengfellner, and Sommer 2009; Gardner et al. 2011), in addition to changes in phenology (Visser and Both 2005) and geographic distribution (Parmesan and Yohe 2003). At the individual scale, this body size reduction can be attributed to the temperature size rule (TSR) under which organisms living in a warm environment have higher initial growth rates but reach smaller adult sizes than organisms living in a cold environment (Atkinson 1994; Berrigan and Charnov 1994; Arendt 2011). These body size changes could have substantial population- and community-level implications as body size determines many biological and ecological properties, including fecundity (Peters 1983), metabolism (Brown et al. 2004), intra- and interspecific interactions (Emmerson and Raffaelli 2004; Sentis, Binzer, and Boukal 2017; Bideault, Loreau, and Gravel 2019), population and community structure (Hatton et al. 2019), and ecosystem functions (Gebert et al. 2022; Réveillon et al. 2022). Previous studies and theoretical models suggest that the TSR could be adaptive as smaller organisms may be energetically more efficient (i.e. having a higher ingestion gains to metabolic losses ratio) under warming and may thus invest more energy into

reproduction (Hatton et al. 2019; Pinsky, Comte, and Sax 2022; Sentis et al. Submitted). This bioenergetics argument is the underlying mechanism of important predictions from community dynamics models on the persistence of populations and communities under warming (Martin et al. 2013; Sentis, Binzer, and Boukal 2017). Yet, no empirical study so far has estimated the effects of TSR on the energetic efficiency of ectotherms and their consequences on fitness related traits (reproduction and survival).

TSR consequences on feeding rate

Predator-prey body mass ratio is an important predictor of the predator feeding rate (Perkins et al. 2022; Brose, Williams, and Martinez 2006). The feeding rate depends on prey density which can be described by the Holling functional response (Holling 1966) and its form can affect population dynamics, interspecific interactions and food web stability (Koen-Alonso 2007; Oaten and Murdoch 1975; Uszko et al. 2015). Several studies investigated the effects of warming on the functional response parameters, i.e., the search rate and prey handling time, across a wide range of terrestrial and aquatic taxa (Englund et al. 2011; Rall et al. 2012; Sentis, Hemptinne, and Brodeur 2012; Sentis, Morisson, and Boukal 2015; Sentis et al. 2022; Daugaard, Petchey, and Pennekamp 2019; South and Dick 2017; Novich et al. 2014; Veselý et al. 2019). In most cases, the search rate increases and the handling time decreases with warming (Englund et al. 2011; Rall et al. 2012; Sentis, Hemptinne, and Brodeur 2012; Sentis, Morisson, and Boukal 2015; Sentis et al. 2022; Daugaard, Petchey, and Pennekamp 2019; but see Novich et al. 2014). However, how the warming-induced reduction in body size can modulate the direct effects of temperature on functional response remains unexplored. We can expect the temperature-induced body size reduction of consumers to decrease the predator-prey biomass ratio. In this case, we expect feeding rate to decrease, as shown in Bideault, Loreau, and Gravel (2019) and Sentis, Binzer, and Boukal (2017).

TSR consequences for metabolic losses and energetic efficiency

Metabolic Theory of Ecology predicts that metabolic rates increase with body size and warming (Brown et al. 2004). In theory, body size reduction should therefore counterbalance, at least partially, the warming-induced increase in metabolism. Assuming that feeding rate is proportional to body size and metabolic rates, then the consumption rate of smaller individuals should be lower than the consumption rate of larger ones at a given temperature. However, Sentis, Hemptinne, and Brodeur (2012) and Lemoine and Burkepile (2012) found that consumption rate is rarely proportional to metabolic rate, and that the latter often increases faster with warming than consumption rate. This metabolism-consumption mismatch leads to reduction in energetic efficiency (i.e. the ratio of energy gains from ingestion over energy losses from metabolism) with temperature. Some theoretical studies predict that this should decrease individual fitness, growth rates, and fecundity and affect population dynamics and biomass distribution among trophic levels (Bideault et al. 2021, Sentis et al. Submitted). In addition, in a recent exploratory model based on the Metabolic Theory of Ecology, we found that energetic efficiency decreases with warming (in line with Lemoine and Burkepile 2012) and with increasing body mass (Sentis et al. Submitted). We therefore predict that the critical resource density, i.e., the density at which gains from ingestion are exactly balanced by losses from metabolism, increases with temperature but decreases with decreasing body size, consistent with the predictions in Edeline, Terao, and Naruse (2016). This could lead to significant changes in resources allocation trade-offs among life-history traits. Yet, to

our knowledge, the links between temperature-dependent energetic efficiency and life-history traits remains empirically unexplored (but see Archer et al. 2019 and Lemoine and Burkepile 2012), even though this knowledge is much needed to predict the ecological consequences of global warming.

The links between TSR, energetic efficiency and life-history traits

The TSR can affect life history traits such as fecundity and survival (Ahti, Kuparinen, and Uusi-Heikkilä 2020; Loisel, Isla, and Daufresne 2019; Bazin et al. 2023; Betini et al. 2020; Fryxell et al. 2020; Arendt 2015). As body size determines both the quantity and size of eggs of many organisms due to both physical and energetic constraints (Berrigan 1991; Honěk 1993; Roff 1993; Stearns 1992), a body size reduction *per se* could lead to a decrease in fecundity and body size of offspring. However, recent studies indicate that the reproductive advantage observed in larger organisms decreases with warming (Fryxell et al. 2020). In some cases, fecundity no longer appears to be correlated with body size at elevated temperature (Arendt 2015). Regarding survival, various empirical studies have demonstrated that accelerated growth at elevated temperatures may result in reduced survival (Stoks et al. 2005; Munch and Conover 2003; Betini et al. 2020; Bazin et al. 2023 but see Johnsson and Bohlin 2005). However, it remains unclear whether the TSR have an impact on mortality (Angilletta 2009). Many studies suggest that the higher energetic efficiency observed in smaller individuals could enable them to allocate more energy towards traits such as growth, reproduction or survival (Hatton et al. 2019; Pinsky, Comte, and Sax 2022; Sentis et al. Submitted). This, in turn, may enhance overall individual fitness.

Acclimation can modulate the effects of the TSR

Acclimation to temperature can alter biological rates and interspecific interactions (Enriquez et al. 2018; Rohr et al. 2018; Sinclair et al. 2016; Daugaard, Petchey, and Pennekamp 2019; South and Dick 2017; but see Alberto-Payet et al. 2022). For instance, Sentis, Morisson, and Boukal (2015) acclimated dragonfly larvae to 16 and 24 °C for three weeks and found that individuals acclimated to warm temperatures had a higher maximum predation rate than those acclimated to cold temperatures. We thus expect acclimation to interact with warming-induced body size shifts and modulate how temperature influences the functional response.

To better understand the ecological consequences of warming and the TSR on individual traits, we reared *Daphnia magna* at two contrasted temperatures, 18 °C (cold *Daphnia*) and 26 °C (warm *Daphnia*), and we monitored their growth and reproduction until their death. When they reached maturity, we additionally measured their energetic efficiency using a full factorial design with two rearing temperatures (18 and 26 °C) crossed with two test temperatures (18 and 26 °C). In line with the TSR, we expected that (a) warm *Daphnia* would reach sexual maturity earlier at a smaller size and would die earlier (lower survival) than cold *Daphnia*. In addition, we expected (b) temperature and body size differences to affect fecundity. As the optimal temperature for *D. magna* fecundity is 18 °C (Goss and Bunting (1983)), we expected a lower fecundity of warm *Daphnia* compared to cold *Daphnia*. For the impact of body size differences on fecundity and size of neonates, we considered two non-mutually exclusive hypotheses. The first proposes that the reduction in body size *per se* decreases the fecundity of warm *Daphnia* and the size of their neonates due to physical constraints (not enough space to carry large clutches and/or large eggs). The second proposes that the higher energetic efficiency of

smaller warm *Daphnia* enable them to allocate more energy toward reproduction, increasing their fecundity and the size of their neonates. We expected that (c) ingestion rates would be higher at the test temperature of 26 °C as reported in previous studies (Englund et al. 2011; Rall et al. 2012; Daugaard, Petchey, and Pennekamp 2019). For the effect of TSR on ingestion rates, we again considered two non-mutually exclusive hypotheses. The first proposes that cold *Daphnia* have higher filtration capacities due to their larger size, which should increase their ingestion rate compared to warm *Daphnia*. The second proposes that warm *Daphnia* have higher energetic efficiency than cold *Daphnia* (as explained above), which enables them to allocate more energy to ingestion, and that acclimation increases the ingestion rate of warm *Daphnia* relative to cold *Daphnia*. In addition, we expected that individual metabolic rate would be higher when tested at 26 °C compared to 18 °C, as well as for cold *Daphnia* as they would be larger than warm *Daphnia*. Conversely, we expected that mass-specific metabolic rate would be similar for cold and warm *Daphnia*. Finally, we expected (d) the energetic efficiency to be higher for smaller warm *Daphnia* tested at 26 °C, compared to that of larger cold *Daphnia* tested at 18 °C, which would enable them to allocate more energy towards individual traits such as fecundity, and survival. This, in turn, is expected to enhance the fitness of individuals.

2. MATERIAL AND METHODS

Algae cultures

Chlamydomonas reinhardtii and *Cryptomonas sp* were used as food sources for *Daphnia magna*. These algae are rich in polyunsaturated fatty acids and sterols and are of good nutritional quality for *Daphnia magna* (Martin-Creuzburg and von Elert 2009; Müller-Navarra et al. 2000). Each species was grown on WC medium (Von Elert and Wolffrom 2001). Cultures were maintained in 5 L aerated glass bottles under permanent light. The media were seeded with a monospecific solution of *C. reinhardtii* or *Cryptomonas sp* diluted in Volvic© water. The culture medium used was systematically sterilised and the incoming and outgoing air was filtered at 0.2 µm to avoid any contamination.

Origin and maintenance of *Daphnia*

Daphnia are planktonic crustaceans living in stagnant freshwater systems such as ponds and lakes, although they can colonize the brackish waters of estuaries (Ebert 2022). They feed on suspended particles such as unicellular algae by filtration. They are an intermediate trophic level between phytoplankton and upper consumers, and thus play a key role in the matter and energetic transfers in aquatic food webs (Ebert 2022). *Daphnia* are model organisms in ecological studies because they have a short life cycle and parthenogenetic reproduction, allowing to work on a clonal population with reduced genetic variability (Ebert 2022). *Daphnia magna* is the most widely used in ecology and evolution research. The optimum temperature for the growth rate of *Daphnia magna* until sexual maturity is about 26 °C (Mitchell and Lampert 2000) but the optimal temperature for *D. magna* fecundity is 18 °C (Goss and Bunting (1983)). The *Daphnia* clone used in this experiment came from a clonal culture of *Daphnia magna* that had been isolated from *Daphnia* collected in a small pond located in the Camargue delta (Rhône river delta, France) a few months earlier. *Daphnia* were maintained at 22 °C in 600 mL glass jars (with a maximum of 20 *Daphnia* per jar) filled with Volvic© water. They were fed *ad libitum* with a 3 mg $C.L^{-1}$ suspension of *C. reinhardtii* and *Cryptomonas sp* in a 70/30 ratio, and

transferred to fresh media with food every 2 days. The photoperiod was 14:10 h day:night cycle. Prior to the experiments, 45 synchronous neonates from the third clutch of a single *D. magna* were isolated and maintained under the same conditions as described above. Once the 45 neonates had reached maturity and started reproducing, we then isolated their third and fourth egg-clutches leading to 470 synchronous neonates (less than 8 hours of difference among them for each clutch) to study the effects of rearing temperature on life history traits and to carry out the feeding and metabolism experiments described below (Figure 1). We used neonates from the third and fourth clutch to minimise inter-individual variability (Lampert 1993).

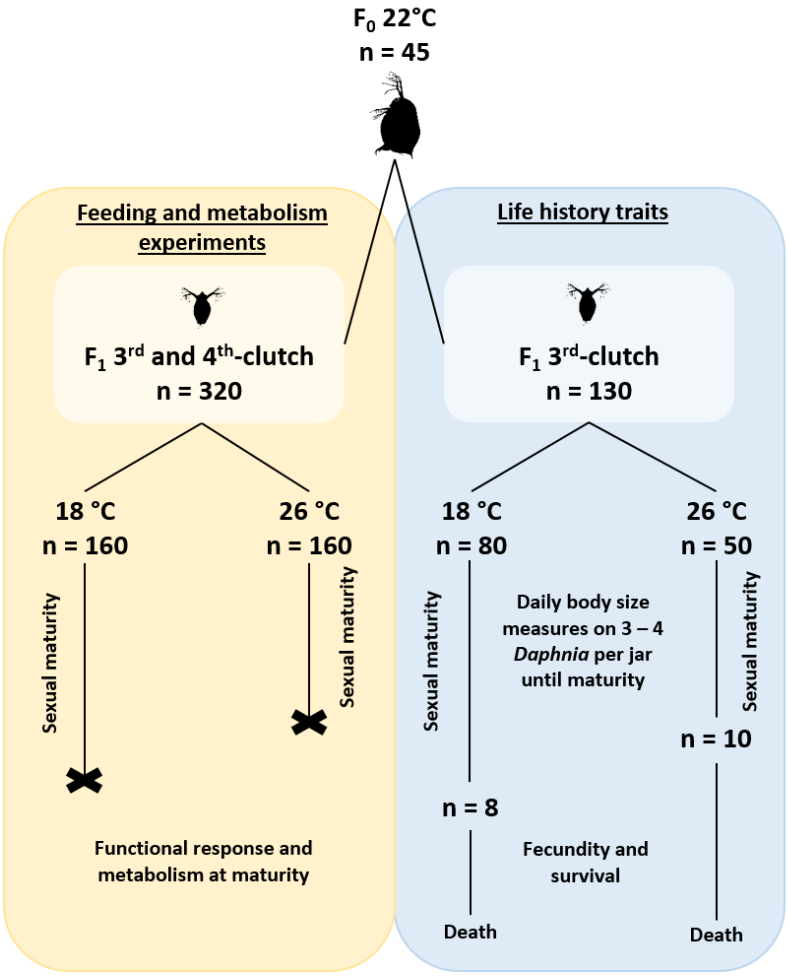


Figure 1: Schematic representation of the experimental design. We used 320 neonates (160 from 3rd and 160 from 4th clutches) to carry out the feeding and metabolism experiments (in yellow). From the 160 *Daphnia* of each clutch, 80 were maintained at 18 °C and 80 at 26 °C until sexual maturity. Once they reach sexual maturity (about 6 days at 18 °C and 4 days at 26 °C), we carried out the feeding and metabolism experiments (represented by a black cross, and detailed in Figure 2). The 3rd and 4th clutches were laid with 3 days of difference which thus allowed replicating the feeding and metabolism experiment two times (one time for each clutch). We used 130 3rd-clutch neonates to study life history traits (in blue). From these 130 neonates, 80 were maintained at 18 °C and 50 at 26 °C. We daily measured 3-4 neonates of each jar until they reach sexual maturity. The remaining neonates (n = 8 at 18 °C and n = 10 at 26 °C) were used to study fecundity until their natural death.

Life history traits

We randomly distributed 80 third-clutch neonates in 4 jars maintained by waterbaths at the 18 °C (cold) and 50 third-clutch neonates in 3 jars maintained at 26 °C (warm) (Figure 1). These neonate numbers were chosen to measure and weigh 3 or 4 individuals daily from each jar until sexual maturity (reached 4 days after birth at 26 °C and 6 days after birth at 18 °C), yielded a total of between 9 to 12 individuals measured and weighed per rearing temperature per day. The media was renewed daily until sexual maturity. Total length of each individual was measured from the head to the end of the body, excluding the apical spines, using a ZEISS Stemi 508 microscope clouped with the ZEISS Zen lite software. Then, each individual was dried at 60 °C for a minimum of 24 hours and weighed with a precision of 0.001 mg using a microbalance (Sartorius; ME36S; Goettingen-Germany) to determine their dry weight. These body length and weight measurements were used to investigate the rearing temperature effects on age, size and weight at sexual maturity.

The remaining sexually mature *D. magna* (n = 8 at 18 °C and n = 10 at 26 °C) were transferred individually into 180 mL jars and maintained under the same conditions as described above (except that the media was renewed every 2 days). At each new clutch, the total length of the mothers was measured and the neonates were counted and removed. We thus obtained, for each individual, the total number of clutches (i.e. how many times *Daphnia* laid eggs over its lifetime) and the size of each clutch (i.e. the number of eggs laid per clutch) associated with the *Daphnia* body size. For each individual, we calculated the lifetime reproductive success, adding up the total number of neonates laid over lifetime (as in Betini et al. 2020). In addition, 50 neonates laid by warm *Daphnia* and 50 neonates laid by cold *Daphnia* (random selection) were measured (as the adults, i.e. from the head to the end of the body, excluding the apical spines) using a microscope ©LEICA MZ7.5. This allowed us to investigate the effect of rearing temperature on fecundity and adult growth until mortality.

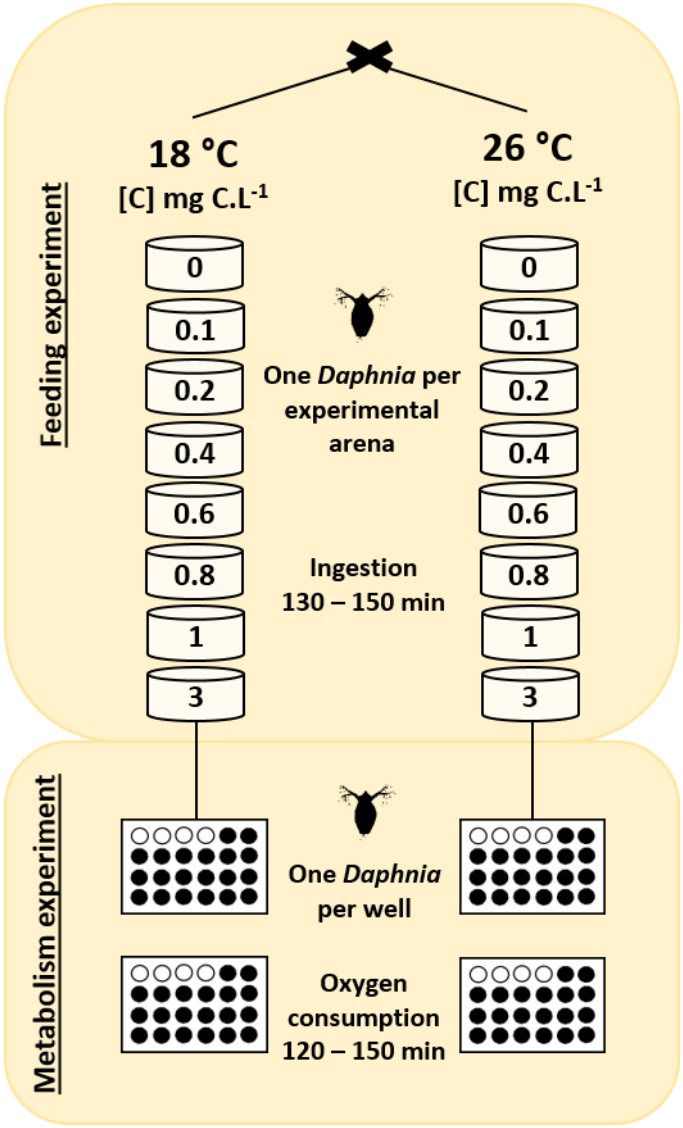


Figure 2: Schematic representation of the feeding and metabolism experiments. Once *Daphnia* reached sexual maturity, they were introduced individually in experimental arenas filled with a monospecific *C. reinhardtii* solution at 8 densities, at 18 and 26 °C. *Daphnia* were allowed to feed between 130 and 150 min. *Daphnia* were then placed individually in a well filled with Volvic© water at 18 and 26 °C, and we measured their oxygen consumption using 24-wells plate with 4 empty-well (white circles) to account for potential background oxygen respiration by microorganisms.

Feeding experiment

For this experiment, we used third and fourth egg-clutches from the F_0 mothers (see Fig S 1 in Appendix for the temporality of the feeding experiment). The feeding experiment protocol described below was carried out for each of the two clutches. We randomly distributed 80 neonates into 5 jars maintained by waterbaths at 18 °C and 80 neonates into 5 jars maintained at 26 °C (each jar contained 16 *Daphnia*; Figure 1). *Daphnia* were transferred daily in fresh media. Once they reached sexual maturity (i.e. after 4 days at 26 °C and 6 days at 18 °C), we fed them for approximately 24 h with a 0.1 mg $C.L^{-1}$ monospecific solution of *C. reinhardtii* to acclimate them to a low

monospecific food concentration (as in Sarnelle and Wilson 2008). We then quantified their functional response by measuring their ingestion rate at 8 prey densities (0, 0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1 and 3 mg $C.L^{-1}$; Figure 2) and at two "test" temperatures (18 and 26 °C). This result in a total of 4 treatments: cold_18 (for *Daphnia* reared at 18 °C and tested to 18 °C), cold_26 (for *Daphnia* reared at 18 °C and tested to 26 °C), warm_18 (for *Daphnia* reared at 26 °C and tested to 18 °C) and warm_26 (for *Daphnia* reared at 26 °C and tested to 26 °C). Before each feeding experiment, approximately 50 mL of the monospecific *C. reinhardtii* stock culture were concentrated by centrifugation (5 minutes at 4 500 rpm) and the pellet was suspended in 18 °C Volvic© water until a solution with an optical density of 0.80 at 800 nm was reached (corresponding to approximately 171 mg $C.L^{-1}$, see Fig S 2 in Appendix). From this solution, successive dilutions with Volvic© water were carried out to reach our experimental concentrations. Triplicates of 4.5 mL were sampled and fixed with 240 µL of formaldehyde to determine the initial density of phytoplankton cells in each solution. Experimental arenas (38 mL plastic flask) were filled with 10 mL of solution. For each treatment, we used 5 replicates per algae concentration. Half of the arenas were placed in a 45 °C oven for 13 min to reach the test temperature of 26 °C. Then, the 16 *Daphnia* from each jar were divided with 8 *Daphnia* introduced individually into the experimental arenas at 8 different algae densities at 18 °C, and the other 8 at 26 °C. Thus, the jar of each *Daphnia* could be tracked and treated in the statistical analyses as a random factor to account for inter-jar variability. The arenas were placed in the dark, in temperature-controlled cabinet at 18 or 26 °C depending on their treatment. *Daphnia* were allowed to feed for 130 to 150 min. Ingestion time was recorded to the nearest minute for each individual *Daphnia* and was accounted for in the ingestion rate estimation (eq 2). *Daphnia* were then removed and placed individually in Volvic© water at their test temperature (18 or 26 °C) for subsequent metabolic rate measurements (see below). A 4.5 mL sample was taken from each experimental arena and fixed with 240 µL formaldehyde to determine the final cell density. Cell counting in the fixed samples were carried out by flow cytometry performed on a BD LSR Fortessa X-20 (BD Biosciences, CA USA). Two lasers (Purple, 405 nm, 50 mW and Blue, 488 nm, 60 mW) were used for pigment excitation and morphological characterization. Chlorophyll fluorescence was detected with a set of filters composed of a 635 nm longpass (LP) and a 670/30 nm bandpass (BP) and visualized on logarithmic scales. Data were acquired during 180 seconds at constant flow rate of about 90 µL/min and processed using FACSDivA 9 software (BD Biosciences). We used a fresh monospecific *C. reinhardtii* solution to set an area on the 2 D Chlorophyll A – SSC-A plot in which the particles counted were considered to be *C. reinhardtii* cells (see Fig S 4 in Appendix). The carbon concentration in the initial and final solutions was calculated assuming that the carbon biomass of a *C. reinhardtii* cell is $8.97.10^{-5}$ µg (see Fig S 3 in Appendix). Preliminary tests revealed that algal growth was null during incubation at 26 °C, but that algal density increased significantly during incubation at 18 °C. To account for algal growth, we corrected our final algae densities after incubation at 18 °C by adding $7.25.10^{-2}$ times the initial density to the final density (see Fig S 5 in Appendix).

Metabolism experiment

Immediately after the ingestion experiment, we measured the *Daphnia* respiration rate using SDR SensorDish® micro-respirometers coupled with Loligo® Systems software. *Daphnia* were individually transferred in 24 well glass microplates each filled with 200 µL of Volvic© water saturated in oxygen. The microplates were then sealed with oxygen impermeable PCR film and placed in recirculating waterbaths to maintain the test temperature at 18 or 26 °C. The oxygen concentration in each well was measured by

sensors measuring the fluorescence quenching every 10 seconds for 1 h to 1.5 h (Figure 2). For each microplate, the average oxygen concentration of 4 control wells without *Daphnia* was determined at each time step and subtracted from the oxygen measurements in the wells containing *Daphnia* to account for potential background microbial respiration. After the respiration experiment, each *Daphnia* was measured, dried and weighted as described above. The individual metabolic rate (in mg O_2 per unit of time *per capita*) corresponds to the slope of the oxygen depletion curve. We used these individual respiration rate estimations to study the effects of rearing and test temperatures on the allometry of metabolism to *Daphnia* body mass. We considered both the standard metabolic rate (SMR) for starved *Daphnia* (placed in 0 mg $C.L^{-1}$ solution during the ingestion experiment) and Specific Dynamic Action (SDA, corresponding to the SMR and additional respiration induced by food digestion) for *Daphnia* that could feed during the ingestion experiment. We used our empirical estimate of allometry of metabolism to body mass to calculate the mass-specific metabolic rate (in mg O_2 per unit of time per *Daphnia* µg C).

Of the 320 *Daphnia* originally planned for the ingestion and metabolism experiments, 5 % were males and 20 % were not sexually mature or died accidentally during the different manipulations. In addition, almost all the *Daphnia* on the first experimental day laid eggs during the metabolism measurement in the microrespirometer. We decided to not include these data in our analyses to avoid the confounding effect of being a male, or not sexually mature or having lay eggs during the experiments. This led us to estimate ingestion and metabolic rate from 51, 55, 27 and 28 *Daphnia* for cold_18, cold_26, warm_18 and warm_26 treatments, respectively.

Statistical analyses

Survival

We investigated the effects of rearing temperature on survival probability of *Daphnia* by fitting Kaplan Meier survival curves (Kaplan and Meier 1958) at each rearing temperature and carrying out a non-parametric log-rank test (*survdiff* function of the "survival" R package (Therneau and Lumley 2015)). We did not use a Cox proportional hazards model as the proportional hazards assumption was not satisfied with our data.

Weibull growth curve

TL measurements and ages were used to fit Weibull growth curve model with four parameters (Ratkowsky 1993):

$$L_t = Asym - Drope^{-e^{lrc}t^{pwr}} \qquad \text{(eq. 1)}$$

Where L_t is the estimated total length at time t, *Asym* is the asymptotic length, *Drop* is the biological constant, *lrc* is a natural logarithm parameter governing the rate at which total length approaches its potential maximum, t is the age and *pwr* is the power to which the age is raised, giving flexibility to the growth curve shape.

Weibull growth curves parameters (*Asym*, *Drop*, *lrc*, *pwr*) were estimated by Bayesian inference using the Bayesian software JAGS and the "brms" R package (Bürkner 2017). We assumed that all parameters *Asym*, *Drop*, *lrc* and *pwr* could vary with rearing temperatures. We added a random effect of jar on the intercept of *Asym* and *lrc* parameters only, as *Drop* and *pwr* parameters are adjustment constants without

biological meanings that should not vary between jars at each rearing temperature. We used the *SSweibull* function in the "stats" R package (R Core TEAM) to estimate initial values for each parameter at each rearing temperature (i.e. 18 °C and 26 °C). These initial values were used to define informative priors that follow a normal distribution for the *Asym*, *Drop* and *lrc* parameters, and a uniform distribution for the *pwr* parameter. To compare the growth patterns, we plotted the average growth curves for each rearing temperatures, and their credibility interval (CI) using the posterior distributions of the parameters (*Asym, Drop, lrc* and *pwr*) that were obtained from four independent Monte-Carlo Markov Chains (see Fig S 6 in Appendix for more details on the estimated parameter values). For each chain, after an initial burning of 5 000 values, 10 000 iterations were computed. The posterior distributions for each average total length at age (L) were thus constituted of 20 000 values. The quantiles 2.5 % and 97.5 % were used to estimate CIs. We compared the growth curves among our two rearing temperatures by investigating the overlap among their CIs. Curves were considered as significantly different when their CIs do not overlap (Pritchard et al. 2017).

Fecundity and body size of neonates

We used linear mixed-effects models (Fisher 1919) (*lmer* function from the "lme4" R package (Bates et al. 2015)) to investigate the effect of rearing temperature (as predictive variable) on age and weight at sexual maturity, total number of clutches, clutch size, lifetime reproductive and size of the neonates (as response variables), including a random jar effect on the model intercept. In addition, to investigate if trait differences across treatments is mainly driven by *Daphnia* body size differences, we used the same statistical models on total number of clutches and the lifetime reproductive success but with scaled adult *Daphnia* body size (*Daphnia* were smaller when reared at 26 than at 18 °C), and with the clutch size and size of neonates scaled to body size of mothers at each new clutch.

Functional response

We calculated the *per capita* ingestion rate (*IR* in n cells.h^{-1}; eq 2) as:

$$IR = N_0 - \frac{(N_{end}+N_{ctrl}-N_0)}{t_{end}-t_0} \quad \text{(eq. 2)}$$

Where N_0 is the algal quantity (in n cells) in experimental arenas at t_0 and N_{end} and N_{ctrl} are algal quantities at t_{end} (in hours) in the experimental arenas with and without *Daphnia*, respectively. We also calculated the mass-specific ingestion rate, by dividing *IR* by individual *Daphnia* body mass (*ms_IR* in n cells.(µg *Daphnia*.h)$^{-1}$). As for the traits related to fecundity, comparing the *per capita* or mass-specific ingestion rate response to our experimental treatments helps to see whether the variation in the ingestion rate is only due to a change in body size.

For each treatment (i.e. combination of rearing and test temperature), we fitted the functional response equation (eq 3) to the ingestion rate and mass-specific ingestion rate:

$$IR = \frac{a\overline{N}^b}{1+ah\overline{N}^b} \quad \text{(eq. 3)}$$

Where $\overline{N}$ is the average algae quantity in experimental arena during a feeding trial, a is the attack rate coefficient (in arena.h^{-1}), h is the handling time (in h.cell^{-1}), and the exponent b determines the shape of the functional response.

We calculated the average algal quantity in experimental arena during a feeding trial $\overline{N}$ (Frost 1972):

$$\overline{N} = \frac{N_0(e[(k-g)(t_{end}-t_0)]-1)}{(t_{end}-t_0)(k-g)} \quad \text{with } g = k - \frac{ln\left(\frac{N_{end}}{N_0}\right)}{t_{end}-t_0} \qquad \text{(eq. 4)}$$

In this equation, k is the average algal growth rate (in $1.h^{-1}$) in control arenas without *Daphnia.* As, in control arenas, algal growth rate was negligible at 26 °C but significant at 18 °C (Fig S 5), we assumed that k is null at 26 °C and we calculated it for the *Daphnia*-free experimental arenas at 18 °C following the formula:

$$k = \frac{ln\left(\frac{N_{ctrl}}{N_0}\right)}{t_{end}-t_0} \quad \text{(eq. 5)}$$

To identify the Holling functional response type for each treatment, we fitted equation 6 by setting b = 1 and h = 0 (corresponding to a type I functional response), setting only b = 1 (corresponding to a type II functional response) and letting free the three parameters a, h and b to detect other types such as type III functional response). To discriminate between functional response type, we used AIC corrected for small sample size (*AICc*; eq 6) and the 95 % confidence interval of estimated parameters b and h. If the 95 % confidence interval of b included 1, the functional was determined as type I or II, and if the 95 % confidence intervals of b included 1 and these of h included 0, the functional response was determined as type I.

$$AICc = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \qquad \text{(eq. 6)}$$

As we found that all functional responses were of type I (i.e. $IR = a\overline{D}$, see Results), we investigated the independent and interactive effects of rearing and test temperatures on ingestion rate by fitting a linear model:

$$IR = 0 + \beta_1\overline{D} + \beta_2\overline{D}T_{rearing} + \beta_3\overline{D}T_{experiment} + \beta_4\overline{D}T_{rearing}T_{experiment} + \varepsilon \quad \text{(eq. 7)}$$

Where $\beta_1, \beta_2, \beta_3$ and β_4 are the linear coefficients to be estimated, and ε represents the error term.

This model constrains the intercept of each treatment to be equal to 0 as ingestion rate is null in absence of prey. We did not use a linear mixed effect model including the original jar of *Daphnia* as we tested the effect of original jar on algal final quantity in the experimental arenas and we did not found any significant effect (results not shown). We used the *Anova* function from the "car" R package (Fox et al. 2012) to study the significance of our fixed factors (eq 7) on the slope (i.e. the attack rate a) of the functional response.

Metabolism

We investigated the effects of *per capita* ingestion rate, rearing temperature, test temperature and their interactions on individual metabolic rate using a linear mixed-effects model to investigate if digestion can influence metabolic rate and if this influence depends on rearing temperature or test temperature. We also carried out a linear mixed effect model with the mass-specific ingestion rate, rearing temperature, test temperature and their interactions as fixed factors on mass-specific metabolic rate. In all these models,

we included random effects of the jar, experimental day and nested effects of the glass plate and well on the model intercept.

Energetic efficiency

Finally, we combined the information on ingestion and metabolic rate to calculate the dimensionless energetic efficiency *y* of each individual as in Vucic-Pestic et al. (2011):

$$y = \frac{\omega \times IR}{I} \qquad \text{(eq. 8)}$$

Where ω is the dimensionless assimilation efficiency (0.71 for *Daphnia magna* (Nielsen and Olsen 1989)), *IR* is the *per capita* ingestion rate (in $J.h^{-1}$) and *I* is the metabolic rate (in $J.h^{-1}$). We did not use a constant that converts standard metabolic rate to field metabolic rate as in Vucic-Pestic et al. (2011) because we assume that the activity of *Daphnia* is the same in the laboratory as in their natural environment (i.e. constantly swimming and filtering water). We converted the *per capita* ingestion rate from $n\ cell.h^{-1}$ to $mg\ C.h^{-1}$ (assuming that a carbon content of a *C. reinhardtii* cell is 8.97e-05 µg C (see Fig S 3 in Appendix)) and then to $J.h^{-1}$ by assuming that 1 mg of carbon is equal to 9.83 calories (Hallegraeff 1977), equivalent to 41.16 J (1 calorie is equivalent to 4.187 J). We converted the individual metabolic rate and the mass-specific metabolic rate to their energetic equivalent (in Joule per unit of time *per capita* and in Joule per unit of time per *Daphnia* µg C) assuming that 1 mg O_2 is equal to 14.14 J (Elliott and Davison 1975). Finally, we used rearing and test temperatures and their interactions as fixed factors in a linear mixed effect model with energetic efficiency as response variable. We included jar, experimental day and glass plate nested within wells as random effects on the model intercept.

We systematically used the rearing and test temperatures as factors in our models. All the maximum likelihood estimates of the parameters in the linear mixed-effect models were determined using the *lmer* function in the "lme4" R package (Bates et al. 2015). When they were multiples predictive variables in the initial model, a stepwise backward regression was carried out on the fixed factors and their interactions using the *step* function from the "lmerTest" R package (Kuznetsova, Brockhoff, and Christensen 2017) to obtain the most parsimonious model while keeping the same random structure. Wald Chi-square statistic of each fixed effect was calculated in deviance analyses (*Anova* function from "car" R package (Fox et al. 2012)) on the most parsimonious models to determine the significant of the retained fixed effects. Residuals from the most parsimonious models were inspected to verify model assumptions. All statistical analyses were performed with R software (version 4.2.2; R development Core Team).

3. RESULTS

The survival curves significantly differed between the Warm and Cold *Daphnia* (Figure 3; $Chi^2 = 11.3, df = 1, p < 0.001$). The maximum age reached by warm *Daphnia* was only 44 days, whereas the maximum age reached by a cold *Daphnia* was 110 days. We found that warm *Daphnia* were larger up to the 9^{th} days, the age at which the growth curves crossed, and then smaller than cold *Daphnia* (Figure 4 A). Warm *Daphnia* had a higher asymptotic size (*Asym* parameter) than cold *Daphnia* (Fig S 6). However, as the survival probability of warm *Daphnia* is very low (all were dead at 44 days), they never reached their asymptotic size.

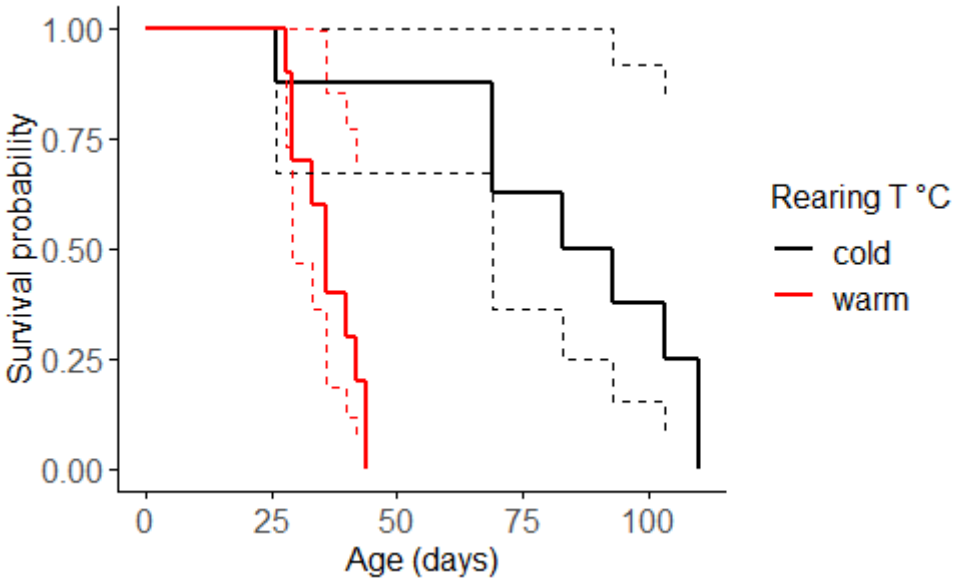


Figure 3: Kaplan-Meier survival curves of cold (in black) and warm (in red) *Daphnia*. Dotted lines represent the 95 % confidence intervals.

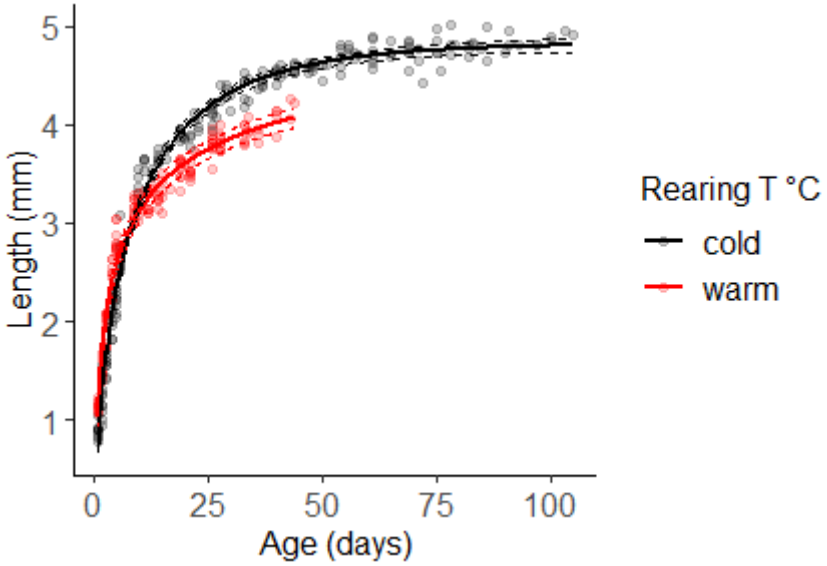


Figure 4: Weibull growth curves of cold (in black) and warm (in red) *Daphnia*. Dotted lines represent the 95 % credibility intervals. Points represent experimentally measured sizes (in mm) at age (in days) of *Daphnia*.

Warm and cold *Daphnia* reached sexual maturity after 4 and 6 days, respectively. At sexual maturity, warm *Daphnia* were 239 µm smaller (about 10 %; $Chi^2 = 11.9$, $df = 1$, $p < 0.001$) and 30 µg lighter (about 18 %; $Chi^2 = 8.5$, $df = 1$, $p = 0.004$) compared to cold *Daphnia*. On average, warm *Daphnia* laid 7.2 less clutches than cold *Daphnia* over their entire life (Figure 5 A; $Chi^2 = 16.4$, $df = 1$, $p < 0.001$). In addition, clutch size was also lower

in warm *Daphnia* than in cold *Daphnia* (Figure 5 E; $Chi^2 = 60.1, df = 1, p < 0.001$). Consequently, warm *Daphnia* had a significantly lower lifetime reproductive success than cold *Daphnia* (Figure 5 C; $Chi^2 = 37.7, df = 1, p < 0.001$). In addition, neonates were smaller when laid by warm *Daphnia* compared to those laid by cold *Daphnia* (Figure 5 G; $Chi^2 = 53.3, df = 1, p < 0.001$). Scaling the number of clutches, lifetime reproductive success and clutch size to the adult *Daphnia* or mother's body size did not change the direction of the rearing temperature effect on these traits, but systematically reduced its intensity (Figure 5 B, D and F). The diminution in the number of clutches, lifetime reproductive success and clutch size *per capita* due to elevated rearing temperature amounted to -40%, -65%, and -41%, respectively, whereas when scaled to the body size of *Daphnia*, the corresponding reductions were -27%, -57%, and -26%. However, when size of the neonates were scaled to their mother's body size, it reversed the impact of mother's rearing temperature. Scaled body size of neonates laid by warm *Daphnia* was higher of 13% compared to those laid by cold *Daphnia* (Figure 5 H, $Chi^2 = 9.9, df = 1, p = 0.002$).

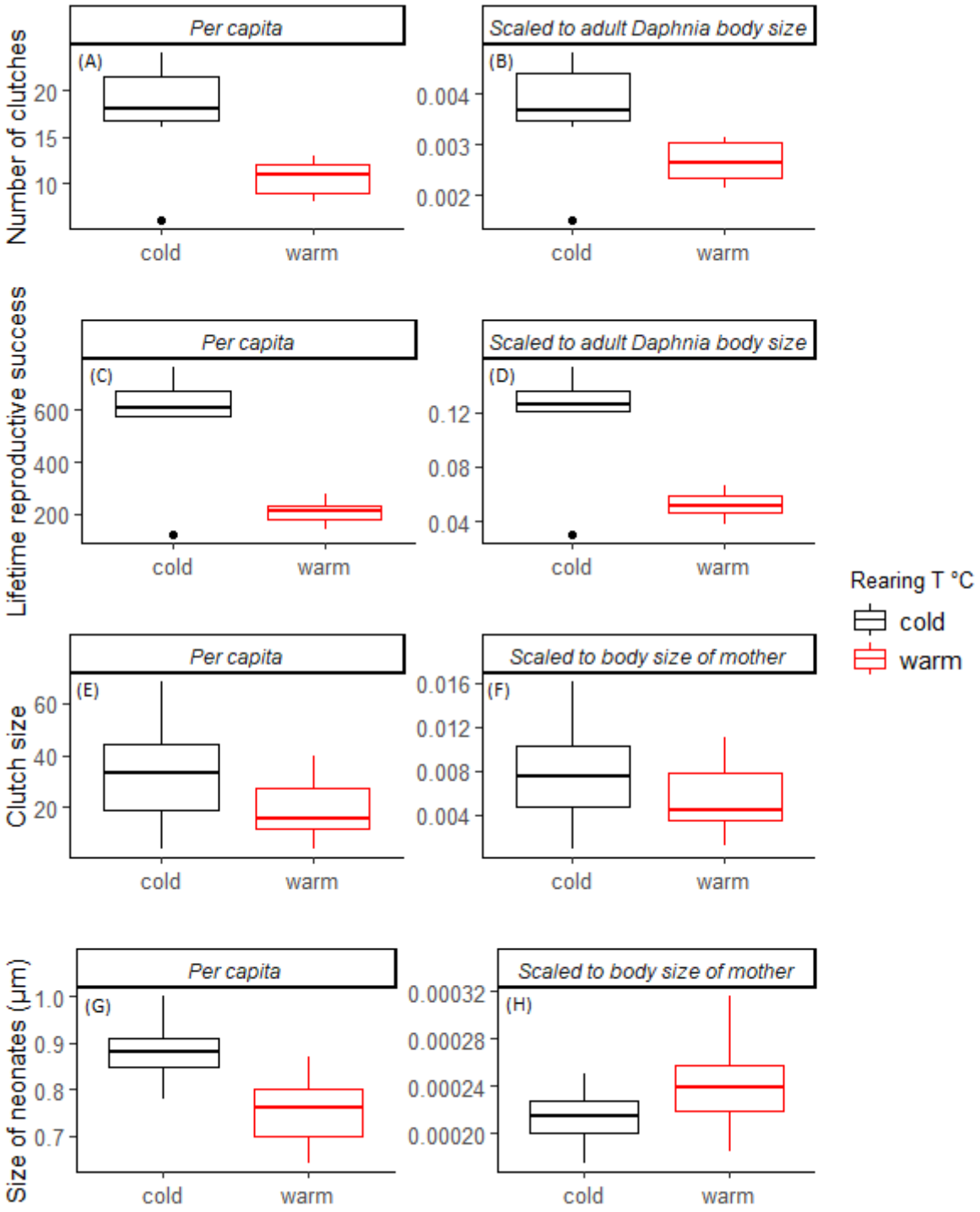


Figure 5: Effects of rearing temperature on (A) the number of clutches, (C) lifetime reproductive success, (E) clutch size and (G) size of the neonates laid by cold and warm *Daphnia*. Panels (B), (D), (F) and (H) represent these traits scaled to adult *Daphnia* body size or body size of the mother. Black and red colours represent rearing temperatures: 18 °C (cold) and 26 °C (warm), respectively.

For each treatment, we found that the relationship between algae density and ingestion rate *IR* (or mass-specific ingestion rate *ms_IR*) was best described by a linear type I functional response. For all treatments, *AICc* was always lower for the type I functional response, except for the warm_26 condition for which *AICc* indicated a better fit with a type III functional response (Table S 1). However, for this condition, the lower bound of the 95 % confidence interval of *b* was well below 1 (*b* = [0.03; 6.95] with *IR* and *b* = [0.29; 6.49] with *ms_IR*). We thus assumed that all the functional response curves were of type I. Whether the functional responses were fitted to *per capita* or mass-specific ingestion rates, we found that the slope (corresponding to the attack rate) was significantly affected by the interaction between rearing and test temperatures (Figure 6 A and C; $df = 1, F = 11.8, p < 0.001$ with *IR* and $df = 1, F = 56.1, p < 0.001$ with *ms_IR*). For both the *per capita* or mass-specific ingestion rates, the attack rate was higher at the test temperature of 26 °C than at 18 °C, and the increase in attack rate with test temperature was stronger for warm *Daphnia* (figure 6 B and D).

We found that individual metabolic rate was not significantly affected by the *per capita* ingestion rate during the feeding experiment, but that individual metabolic rate was higher in cold *Daphnia* (Figure 7 A; $Chi^2 = 51.8, df = 1, p < 0.001$). In contrast, we did not detect significant effect of the *per capita* ingestion rate and rearing temperature on mass-specific metabolic rate. Nevertheless, mass-specific metabolic rate was higher when *Daphnia* were tested to 26 °C than at 18°C (Figure 7 B; $Chi^2 = 6.3, df = 1, p = 0.012$). Energetic efficiency was significantly affected by rearing temperature ($Chi^2 = 4.8, df = 1, p = 0.028$), test temperature ($Chi^2 = 5.3, df = 1, p = 0.021$) and by the interaction between rearing and test temperature ($Chi^2 = 20.8, df = 1, p < 0.001$). Energetic efficiency was higher at a test temperature of 26 °C but only for warm *Daphnia* (Figure 7 C).

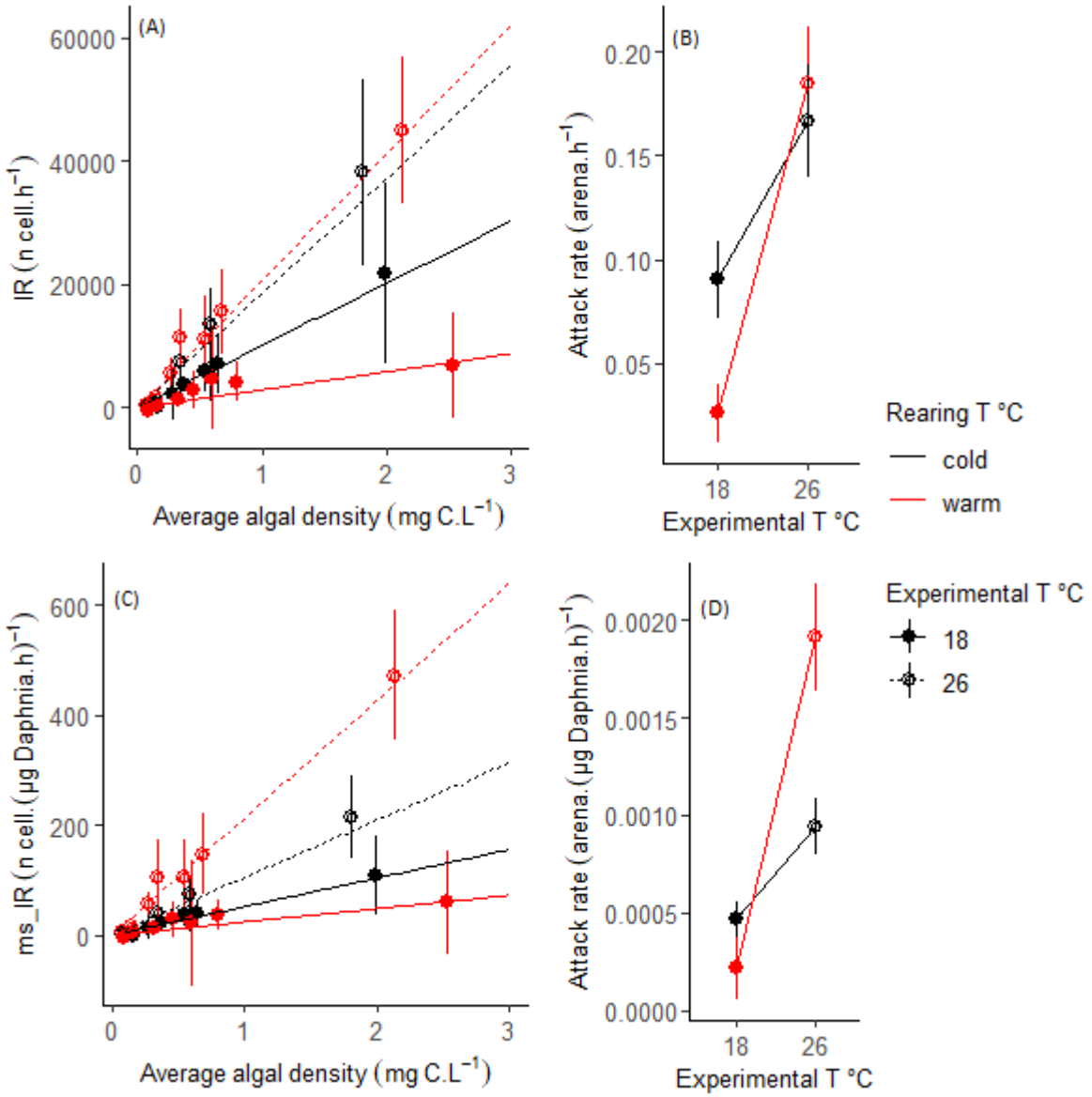


Figure 6: Relationship between average algal density and (A) *per capita* ingestion rate and (C) mass-specific ingestion rate fitted with type I functional response for each treatment of test and rearing temperatures. Estimated attack rate *a* in type I functional response on (B) *per capita* ingestion rate and (D) mass-specific ingestion rate. In (A) and (C), points and bars represent the mean ± standard deviation of ingestion rate for each treatment at each average algal density during a feeding trial. For (B) and (C), points and bars represent the estimate and the 95 % confidence intervals. Black and red colours represent "cold" and "warm" rearing temperatures, respectively. Solid and dashed lines represent the 18 and 26 °C test temperatures, respectively.

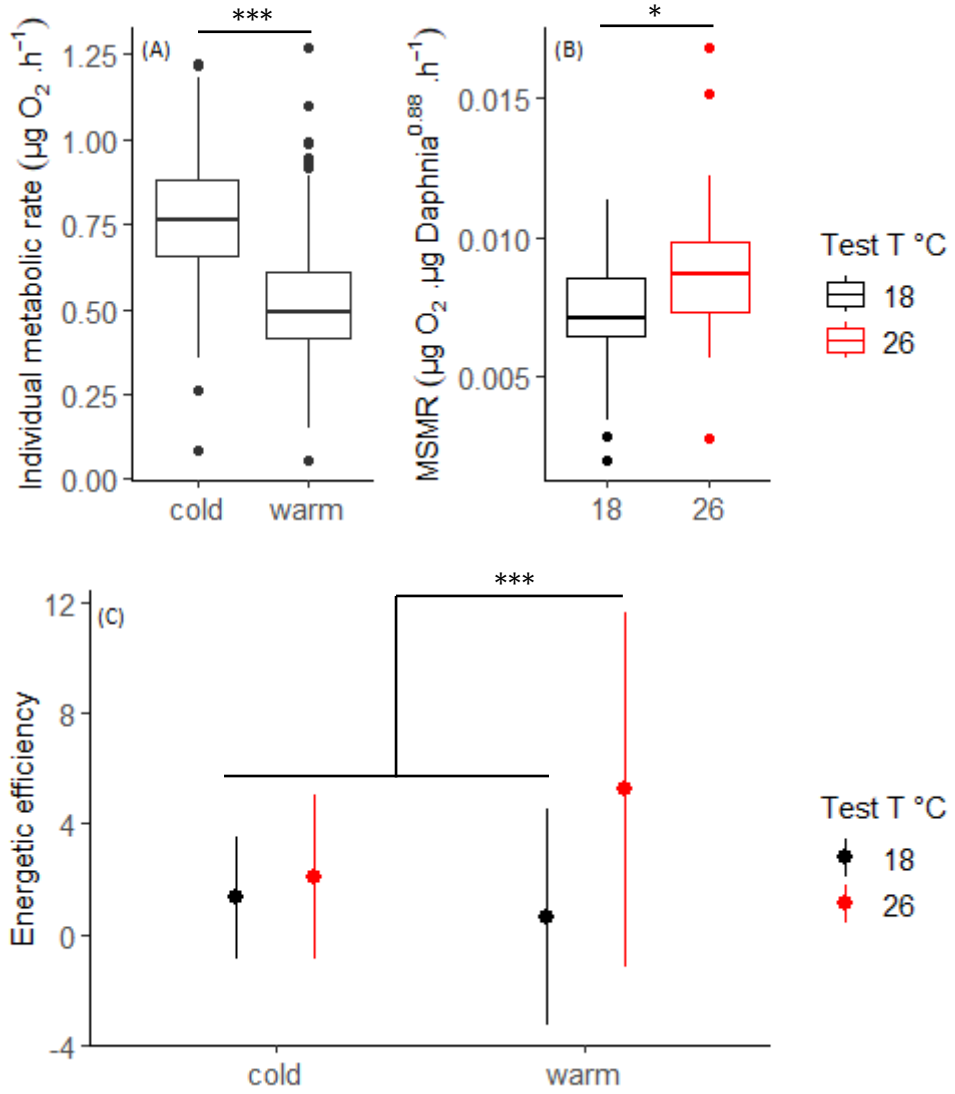


Figure 7: Boxplots of (A) individual metabolic rate in response to rearing temperature and (B) mass-specific metabolic rate in response to test temperature. (C) Rearing and test temperatures effects on energetic efficiency. Points and bars represent the mean and standard deviation, respectively. Black and red colours represent the test temperatures of 18 °C and 26 °C.

4. DISCUSSION

Although previous studies suggested that smaller organisms may be more energetically efficient under warming and thus have more energy to sustain life (Hatton et al. 2019; Pinsky, Comte, and Sax 2022; Sentis et al. Submitted), no empirical study to date has estimated the effects of TSR on the energetic efficiency of ectotherms and linked it to fitness traits. Our overall objective was thus to empirically explore the link between TSR, energetic efficiency and individual life-history traits.

Elevated rearing temperature lead to a "live fast die young" strategy

In line with the TSR predictions, warm *Daphnia* exhibited smaller sizes at sexual maturity and adulthood compared to cold *Daphnia*. The decrease in size with warming has already been observed in numerous experimental studies within the *Daphnia* genus (Betini et al. 2020; Hoefnagel et al. 2018; Martínez-Jerónimo 2012; Giebelhausen and Lampert 2001). In contrast to the sizes at maturity and adulthood, the asymptotic size predicted by the Weibull model for warm *Daphnia* exceeded that of cold *Daphnia* suggesting that warm *Daphnia* should ultimately reach larger sizes than cold *Daphnia*. However, in line with our expectations, survival decreased with age and this relationship was much steeper for warm *Daphnia* compared to cold ones. All warm *Daphnia* were dead after 44 days (whereas some cold ones survived beyond 100 days) and never reached sizes even close to the predicted asymptotic one. It is well known that increasing metabolic rates consequently increases the production of oxidizing agents that accelerate cell senescence (Sohal and Weindruch 1996; Gredilla et al. 2001; Speakman 2005; Pifferi et al. 2018). As warming is positively correlated with metabolic rates, this very often decreases life expectancy (Betini et al. 2020; Courtney Jones et al. 2015; Bazin et al. 2023). We can also suppose that the higher developmental rates induced by warming in early life stages results in substantial additional metabolic costs leading to early death. Overall, our experimental results suggest that warm *Daphnia* have followed a “live fast die young” strategy, which is commonly observed under warming in empirical studies (Bestion et al. 2015; Betini et al. 2020; Bazin et al. 2023).

Consequences of the TSR on fecundity and size of neonates

In line with our expectations, cold *Daphnia* had a higher fecundity than warm *Daphnia*. Cold *Daphnia* had larger clutches and a higher frequency of spawning, leading to a higher lifetime reproductive success compared to warm *Daphnia*. In addition, neonates laid by warm *Daphnia* had a lower body size compared to those from cold *Daphnia*. These results are in line with earlier studies indicating a better reproductive performance of *Daphnia magna* at temperatures below 20 °C compared to temperatures exceeding this threshold (Goss and Bunting 1983; Sakwińska 1998; Orcutt and Porter 1984), and that the neonates laid at high temperatures are smaller than neonates laid at lower temperatures (Hoefnagel et al. 2018; Bruijning, ten Berge, and Jongejans 2018). For instance, Hoefnagel et al. (2018) found that neonates from different *Daphnia* lineages exhibited increased size when laid by *Daphnia* exposed to rising temperatures up to approximately 20 °C, but they were smaller when laid by *Daphnia* reared at higher temperatures. Most studies on the reproduction of *Daphnia*, examine only their initial clutches (Goss and Bunting 1983; Sakwińska 1998; but see Orcutt and Porter 1984). However, our findings underscore the necessity of investigating the reproductive performance of *Daphnia* throughout their entire lifespan, as the number of clutches and lifetime reproductive success are intricately linked with the temperature-dependent survival of *Daphnia*.

Two non-mutually exclusive mechanisms through which TSR may affect fecundity and size of neonates

We observed that scaling the fecundity-related traits to adult *Daphnia* or mother's body size led to a weak but systematic reduction in the differences between fecundity of cold and warm *Daphnia*. Specifically, the difference in body size between warm and cold

Daphnia explained 32.5%, 12.3% and 36.6% of the observed difference in the numbers of clutches, lifetime reproductive success and clutch sizes between warm and cold *Daphnia*, respectively. In addition, when we scaled the size of neonates to their mother's body size, we found that the scaled size of neonates was higher when they were laid by small warm *Daphnia* than when they were laid by large cold *Daphnia*. These observations suggest that the warming-induced body size reduction explains about ⅓ (but it depends on the trait) of the decrease in fecundity of the small warm *Daphnia* and the size of the neonates they lay. This indicates that body size differences exacerbate the effects of temperature on fecundity. We propose two non-mutually exclusive mechanisms to elucidate how the temperature-induced reduction in body size may have influenced the fecundity of *Daphnia* and the size of neonates. The first mechanism is that the TSR would inherently decrease the size of the abdomen, compelling *Daphnia* to decrease the clutch size and/or reduce the size of neonates due to the lack of space (physical constraint). The second mechanism is that smaller *Daphnia* would have lower energy for allocation to reproduction, leading to lower clutch size and/or lower size of the neonates. As the TSR exacerbates the decrease in fecundity of warm *Daphnia*, this raises concerns about the adaptive value of the TSR. Thus, in contrast to prior studies proposing that TSR could be an adaptive response to warming (Fryxell et al. 2020; Arendt 2015), our experimental findings suggest otherwise.

Consequences of the TSR on energetic efficiency and ingestion rate

Whether the functional response was fitted to the *per capita* or mass-specific ingestion rate, our findings indicate that the ingestion rate was higher for *Daphnia* tested at 26 °C than at 18 °C. The increase in ingestion rate at elevated temperatures has been commonly observed in previous studies (Englund et al. 2011; Sentis, Hemptinne, and Brodeur 2012), and is often attributed to increased metabolism and activity under warming. Our observations revealed that, when the functional response was fitted to the mass-specific ingestion rate, the increase in attack rate with the test temperature was more pronounced for warm *Daphnia*. This results in a higher ingestion rate of these *Daphnia* when they were tested at 26 °C compared to those of cold *Daphnia*. In addition, we found that the energetic efficiency of smaller warm *Daphnia* was higher than that of larger cold *Daphnia* when they were tested at 26 °C. The higher energetic efficiency of smaller warm *Daphnia* is linked to their higher ingestion rates. Consequently, our experimental results are in line with theoretical predictions that smaller individuals have higher energetic efficiency than larger individuals under warming (Hatton et al. 2019; Pinsky, Comte, and Sax 2022; Sentis et al. Submitted).

The links between the energetic efficiency and the fitness related traits

Contrary to our expectations, the higher energetic efficiency of warm *Daphnia* tested at 26 °C did not seem to be link with an increase in fecundity or survival compared to cold *Daphnia* tested at 18 °C. Surprisingly, in our study, the only advantage of the TSR was to reach the sexual maturity in 4 days (compared to the sexual maturity of cold *Daphnia* reached in 6 days), enabling them to reproduce earlier. However, this advantage came at a cost, as the warm *Daphnia* exhibited smaller adult sizes, significantly reduced survival probabilities, and lower fecundity. Furthermore, their offspring also displayed reduced size, indicating that the detrimental impacts of increased temperature might be exacerbated across generations. The combination of these adverse temperature effects should reduce the mean fitness of the population. This outcome is in line with (Pratt 1943), which empirically showed that the average population size of *Daphnia* reared at

18 °C surpasses that of a population reared at 25 °C by two and a half times. In the present study, we found that, on one hand, warm *Daphnia* tested at 26 °C had a higher energetic efficiency than *Daphnia* tested at 18 °C. On the other hand, the differences in fecundity between warm and cold *Daphnia* were amplified by their size differences which indicates that TSR exacerbated the negative effects of temperature on fecundity. This suggests that a mismatch between how the TSR influences energetic efficiency and how it influences fecundity. These finding contrast the assumptions made by many population and community models, such as the Dynamic Energy Budget (DEB) or the Lotka-Volterra model (Martin et al. 2013; Sentis, Binzer, and Boukal 2017), which assume that the higher energetic efficiency of the small individuals enables them to allocate more energy towards traits such as growth or reproduction. Consequently, the ecological consequences of warming and TSR elucidated in studies employing these theoretical models may be either under or overestimated. Our study thus provides valuable insights into the complex mechanisms linking temperature, body size and ecological consequences, improving our understanding of the potential ramifications of global warming on biocenosis and ecosystems.

REFERENCES

Ahti, Kuparinen, and Uusi-Heikkilä. 2020. "Size Does Matter — the Eco-Evolutionary Effects of Changing Body Size in Fish." *Environmental Reviews* 28 (3): 311–24.

Alberto-Payet, Lassus, Isla, Daufresne, and Sentis. 2022. "Nine Years of Experimental Warming Did Not Influence the Thermal Sensitivity of Metabolic Rate in the Medaka Fish Oryzias Latipes." *Freshwater Biology* 67 (3): 577–85.

Angilletta. 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. OUP Oxford.

Archer, Sohlström, Gallo, Jochum, Woodward, Kordas, Rall, and O'Gorman. 2019. "Consistent Temperature Dependence of Functional Response Parameters and Their Use in Predicting Population Abundance." *Journal of Animal Ecology* 88 (11): 1670–83.

Arendt. 2011. "Size-Fecundity Relationships, Growth Trajectories, and the Temperature-Size Rule for Ectotherms." *Evolution* 65 (1): 43–51.

Arendt. 2015. "Why Get Big in the Cold? Size–Fecundity Relationships Explain the Temperature-Size Rule in a Pulmonate Snail (Physa)." *Journal of Evolutionary Biology* 28 (1): 169–78.

Atkinson. 1994. "Temperature and Organism Size: A Biological Law for Ectotherms?" *Advances in Ecological Research* 25: 1–58.

Bates, Mächler, Bolker, and Walker. 2015. "Fitting Linear Mixed-Effects Models Using Lme4." *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.

Bazin, Hemmer-Brepson, Logez, Sentis, and Daufresne. 2023. "Distinct Impacts of Feeding Frequency and Warming on Life History Traits Affect Population Fitness in Vertebrate Ectotherms." *Ecology and Evolution* 13 (11): e10770.

Berrigan. 1991. "The Allometry of Egg Size and Number in Insects." *Oikos* 60 (3): 313–21.

Berrigan, and Charnov. 1994. "Reaction Norms for Age and Size at Maturity in Response to Temperature: A Puzzle for Life Historians." *Oikos* 70 (3): 474–78.

Bestion, Teyssier, Richard, Clobert, and Cote. 2015. "Live Fast, Die Young: Experimental Evidence of Population Extinction Risk Due to Climate Change." *PLOS Biology* 13 (10): e1002281.

Betini, Wang, Avgar, Guzzo, and Fryxell. 2020. "Food Availability Modulates Temperature-Dependent Effects on Growth, Reproduction, and Survival in Daphnia Magna." *Ecology and Evolution* 10 (2): 756–62.

Bideault, Galiana, Zelnik, Gravel, Loreau, Barbier, and Sentis. 2021. “Thermal Mismatches in Biological Rates Determine Trophic Control and Biomass Distribution under Warming.” *Global Change Biology* 27 (2): 257–69.

Bideault, Loreau, and Gravel. 2019. “Temperature Modifies Consumer-Resource Interaction Strength Through Its Effects on Biological Rates and Body Mass.” *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 45.

Brose, Williams, and Martinez. 2006. “Allometric Scaling Enhances Stability in Complex Food Webs.” *Ecology Letters* 9 (11): 1228–36.

Brown, Gillooly, Allen, Savage, and West. 2004. “Toward a Metabolic Theory of Ecology.” *Ecology* 85 (7): 1771–89.

Bruijning, ten Berge, and Jongejans. 2018. “Population-Level Responses to Temperature, Density and Clonal Differences in Daphnia Magna as Revealed by Integral Projection Modelling.” *Functional Ecology* 32 (10): 2407–22.

Bürkner. 2017. “Brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan.” *Journal of Statistical Software* 80: 1–28.

Courtney Jones, Munn, Penman, and Byrne. 2015. “Long-Term Changes in Food Availability Mediate the Effects of Temperature on Growth, Development and Survival in Striped Marsh Frog Larvae: Implications for Captive Breeding Programmes.” *Conservation Physiology* 3 (1): cov029.

Daufresne, Lengfellner, and Sommer. 2009. “Global Warming Benefits the Small in Aquatic Ecosystems.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (31): 12788–93.

Daugaard, Petchey, and Pennekamp. 2019. “Warming Can Destabilize Predator–Prey Interactions by Shifting the Functional Response from Type III to Type II.” *Journal of Animal Ecology* 88 (10): 1575–86.

Ebert. 2022. “Daphnia as a Versatile Model System in Ecology and Evolution.” *EvoDevo* 13 (1): 16.

Edeline, Terao, and Naruse. 2016. “Empirical Evidence for Competition-Driven Semelparity in Wild Medaka.” *Population Ecology* 58 (3): 371–83.

Elliott, and Davison. 1975. “Energy Equivalents of Oxygen Consumption in Animal Energetics.” *Oecologia* 19 (3): 195–201.

Emmerson, and Raffaelli. 2004. “Predator–Prey Body Size, Interaction Strength and the Stability of a Real Food Web.” *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 399–409.

Englund, Öhlund, Hein, and Diehl. 2011. “Temperature Dependence of the Functional Response.” *Ecology Letters* 14 (9): 914–21.

Enriquez, Renault, Charrier, and Colinet. 2018. “Cold Acclimation Favors Metabolic Stability in Drosophila Suzukii.” *Frontiers in Physiology* 9: 1506.

Fisher. 1919. “XV.—The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance.” *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* 52 (2): 399–433.

Fox, Weisberg, Adler, Bates, Baud-Bovy, Ellison, Firth, et al. 2012. “Package ‘Car.’” *Vienna: R Foundation for Statistical Computing* 16.

Frost. 1972. “Effects of Size and Concentration of Food Particles on the Feeding Behavior of the Marine Planktonic Copepod Calanus Pacificus1.” *Limnology and Oceanography* 17 (6): 805–15.

Fryxell, Hoover, Alvarez, Arnesen, Benavente, Moffett, Kinnison, Simon, and Palkovacs. 2020. “Recent Warming Reduces the Reproductive Advantage of Large Size and Contributes to Evolutionary Downsizing in Nature.” *Proceedings. Biological Sciences* 287 (1928): 20200608.

Gardner, Peters, Kearney, Joseph, and Heinsohn. 2011. “Declining Body Size: A Third Universal Response to Warming?” *Trends in Ecology & Evolution* 26 (6): 285–91.

Gebert, Steffan-Dewenter, Kronbach, and Peters. 2022. "The Role of Diversity, Body Size and Climate in Dung Removal: A Correlative and Experimental Approach." *Journal of Animal Ecology* 91 (11): 2181–91.

Giebelhausen, and Lampert. 2001. "Temperature Reaction Norms of Daphnia Magna: The Effect of Food Concentration." *Freshwater Biology* 46 (3): 281–89.

Goss, and Bunting. 1983. "Daphnia Development and Reproduction: Responses to Temperature." *Journal of Thermal Biology* 8 (4): 375–80.

Gredilla, Sanz, Lopez-Torres, and Barja. 2001. "Caloric Restriction Decreases Mitochondrial Free Radical Generation at Complex I and Lowers Oxidative Damage to Mitochondrial DNA in the Rat Heart." *The FASEB Journal* 15 (9): 1589–91.

Hallegraeff. 1977. "A Comparison of Different Methods Used for the Quantitative Evaluation of Biomass of Freshwater Phytoplankton." *Hydrobiologia* 55 (2): 145–65.

Hatton, Dobson, Storch, Galbraith, and Loreau. 2019. "Linking Scaling Laws across Eukaryotes." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (43): 21616–22.

Hoefnagel, de Vries, Jongejans, and Verberk. 2018. "The Temperature-Size Rule in Daphnia Magna across Different Genetic Lines and Ontogenetic Stages: Multiple Patterns and Mechanisms." *Ecology and Evolution* 8 (8): 3828–41.

Holling. 1966. "The Functional Response of Invertebrate Predators to Prey Density." *The Memoirs of the Entomological Society of Canada* 98 (S48): 5–86.

Honěk. 1993. "Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects: A General Relationship." *Oikos* 66 (3): 483–92.

Johnsson, and Bohlin. 2005. "Compensatory Growth for Free? A Field Experiment on Brown Trout, Salmo Trutta." *Oikos* 111 (1): 31–38.

Kaplan, and Meier. 1958. "Nonparametric Estimation from Incomplete Observations." *Journal of the American Statistical Association* 53 (282): 457–81.

Koen-Alonso. 2007. "A Process-Oriented Approach to the Multispecies Functional Response." In *From Energetics to Ecosystems: The Dynamics and Structure of Ecological Systems*, edited by Neil Rooney, K. S. McCann, and D. L. G. Noakes, 1–36. Dordrecht: Springer Netherlands.

Kuznetsova, Brockhoff, and Christensen. 2017. "LmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models." *Journal of Statistical Software* 82: 1–26.

Lampert. 1993. "Phenotypic Plasticity of the Size at First Reproduction in Daphnia: The Importance of Maternal Size." *Ecology* 74 (5): 1455–66.

Lemoine, and Burkepile. 2012. "Temperature-Induced Mismatches between Consumption and Metabolism Reduce Consumer Fitness." *Ecology* 93 (11): 2483–89.

Loisel, Isla, and Daufresne. 2019. "Variation of Thermal Plasticity in Growth and Reproduction Patterns: Importance of Ancestral and Developmental Temperatures." *Journal of Thermal Biology* 84: 460–68.

Martin, Jager, Nisbet, Preuss, and Grimm. 2013. "Predicting Population Dynamics from the Properties of Individuals: A Cross-Level Test of Dynamic Energy Budget Theory." *The American Naturalist* 181 (4): 506–19.

Martin-Creuzburg, and von Elert. 2009. "Good Food versus Bad Food: The Role of Sterols and Polyunsaturated Fatty Acids in Determining Growth and Reproduction of Daphnia Magna." *Aquatic Ecology* 43 (4): 943–50.

Martínez-Jerónimo. 2012. "Description of the Individual Growth of Daphnia Magna (Crustacea: Cladocera) through the von Bertalanffy Growth Equation. Effect of Photoperiod and Temperature." *Limnology* 13 (1): 65–71.

Mitchell and Lampert. 2000. “Temperature Adaptation in a Geographically Widespread Zooplankter, Daphnia Magna.” *Journal of Evolutionary Biology* 13 (3): 371–82.
Müller-Navarra, Brett, Liston, and Goldman. 2000. “A Highly Unsaturated Fatty Acid Predicts Carbon Transfer between Primary Producers and Consumers.” *Nature* 403 (6765): 74–77.
Munch, and Conover. 2003. “Rapid Growth Results in Increased Susceptibility to Predation in Menidia Menidia.” *Evolution* 57 (9): 2119–27.
Nielsen, and Olsen. 1989. “The Dependence of the Assimilation Efficiency in Daphnia Magna on the 14C-Labeling Period of the Food Alga Scenedesmus Acutus.” *Limnology and Oceanography* 34 (7): 1311–15.
Novich, Erickson, Kalinoski, and DeLong. 2014. “The Temperature Independence of Interaction Strength in a Sit-and-Wait Predator.” *Ecosphere* 5 (10): art137.
Oaten, and Murdoch. 1975. “Switching, Functional Response, and Stability in Predator-Prey Systems.” *The American Naturalist* 109 (967): 299–318.
Orcutt, and Porter. 1984. “The Synergistic Effects of Temperature and Food Concentration of Life History Parameters of Daphnia.” *Oecologia* 63 (3): 300–306.
Parmesan, and Yohe. 2003. “A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems.” *Nature* 421 (6918): 37–42.
Perkins, Hatton, Gauzens, Barnes, Ott, Rosenbaum, Vinagre, and Brose. 2022. “Consistent Predator-Prey Biomass Scaling in Complex Food Webs.” *Nature Communications* 13 (1): 4990.
Peters. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge: Cambridge University Press.
Pifferi, Terrien, Marchal, Dal-Pan, Djelti, Hardy, Chahory, et al. 2018. “Caloric Restriction Increases Lifespan but Affects Brain Integrity in Grey Mouse Lemur Primates.” *Communications Biology* 1 (1): 1–8.
Pinsky, Comte, and Sax. 2022. “Unifying Climate Change Biology across Realms and Taxa.” *Trends in Ecology & Evolution* 37 (8): 672–82.
Pratt. 1943. “Analysis of Population Development in Daphnia at Different Temperatures.” *The Biological Bulletin* 85 (2): 116–40.
Pritchard, Paterson, Bovy, and Barrios-O’Neill. 2017. “Frair: An R Package for Fitting and Comparing Consumer Functional Responses.” *Methods in Ecology and Evolution* 8 (11): 1528–34.
Rall, Brose, Hartvig, Kalinkat, Schwarzmüller, Vucic-Pestic, and Petchey. 2012. “Universal Temperature and Body-Mass Scaling of Feeding Rates.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1605): 2923–34.
Ratkowsky. 1993. “Principles of Nonlinear Regression Modeling.” *Journal of Industrial Microbiology* 12 (3): 195–99.
Réveillon, Rota, Chauvet, Lecerf, and Sentis. 2022. “Energetic Mismatch Induced by Warming Decreases Leaf Litter Decomposition by Aquatic Detritivores.” *Journal of Animal Ecology* 91 (10): 1975–87.
Roff. 1993. *Evolution Of Life Histories: Theory and Analysis*. Springer Science & Business Media.
Rohr, Civitello, Cohen, Roznik, Sinervo, and Dell. 2018. “The Complex Drivers of Thermal Acclimation and Breadth in Ectotherms.” *Ecology Letters* 21 (9): 1425–39.
Sakwińska. 1998. “Plasticity of Daphnia Magna Life History Traits in Response to Temperature and Information about a Predator.” *Freshwater Biology* 39 (4): 681–87.
Sarnelle, and Wilson. 2008. “Type Iii Functional Response in Daphnia.” *Ecology* 89 (6): 1723–32.

Sentis, Binzer, and Boukal. 2017. "Temperature-Size Responses Alter Food Chain Persistence across Environmental Gradients." *Ecology Letters* 20 (7): 852–62.
Sentis, Hemptinne, and Brodeur. 2012. "Using Functional Response Modeling to Investigate the Effect of Temperature on Predator Feeding Rate and Energetic Efficiency." *Oecologia* 169 (4): 1117–25.
Sentis, Morisson, and Boukal. 2015. "Thermal Acclimation Modulates the Impacts of Temperature and Enrichment on Trophic Interaction Strengths and Population Dynamics." *Global Change Biology* 21 (9): 3290–98.
Sentis, Veselý, Let, Musil, Malinovska, and Kouba. 2022. "Short-Term Thermal Acclimation Modulates Predator Functional Response." *Ecology and Evolution* 12 (2): e8631.
Sinclair, Marshall, Sewell, Levesque, Willett, Slotsbo, Dong, et al. 2016. "Can We Predict Ectotherm Responses to Climate Change Using Thermal Performance Curves and Body Temperatures?" *Ecology Letters* 19 (11): 1372–85.
Sohal, and Weindruch. 1996. "Oxidative Stress, Caloric Restriction, and Aging." *Science* 273 (5271): 59–63.
South, and Dick. 2017. "Effects of Acute and Chronic Temperature Changes on the Functional Responses of the Dogfish Scyliorhinus Canicula (Linnaeus, 1758) towards Amphipod Prey Echinogammarus Marinus (Leach, 1815)." *Environmental Biology of Fishes* 100 (10): 1251–63.
Speakman. 2005. "Body Size, Energy Metabolism and Lifespan." *Journal of Experimental Biology* 208 (9): 1717–30.
Stearns. 1992. *The Evolution of Life Histories*. OUP Oxford.
Stoks, De Block, Van De Meutter, and Johansson. 2005. "Predation Cost of Rapid Growth: Behavioural Coupling and Physiological Decoupling." *Journal of Animal Ecology* 74 (4): 708–15.
Therneau, and Lumley. 2015. "Package 'Survival.'" *R Top Doc* 128 (10): 28–33.
Uszko, Diehl, Pitsch, Lengfellner, and Müller. 2015. "When Is a Type III Functional Response Stabilizing? Theory and Practice of Predicting Plankton Dynamics under Enrichment." *Ecology* 96 (12): 3243–56.
Veselý, Boukal, Buřič, Kuklina, Fořt, Yazicioglu, Prchal, Kozák, Kouba, and Sentis. 2019. "Temperature and Prey Density Jointly Influence Trophic and Non-Trophic Interactions in Multiple Predator Communities." *Freshwater Biology* 64 (11): 1984–93.
Visser, and Both. 2005. "Shifts in Phenology Due to Global Climate Change: The Need for a Yardstick." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1581): 2561–69.
Von Elert, and Wolffrom. 2001. "Supplementation of Cyanobacterial Food with Polyunsaturated Fatty Acids Does Not Improve Growth of Daphnia." *Limnology and Oceanography* 46 (6): 1552–58.
Vucic-Pestic, Ehnes, Rall, and Brose. 2011. "Warming up the System: Higher Predator Feeding Rates but Lower Energetic Efficiencies." *Global Change Biology* 17 (3): 1301–10.

APPENDIX

Day	from F_0 mothers 22 °C n = 45			
	3rd-clutch neonates n = 160		4th-clutch neonates n = 160	
0				
1				
2				
3				
4		FR		
5				
6	FR			
7				FR
8				
9			FR	

Rearing T °C = 18 °C
Rearing T °C = 26 °C

Fig. S 1: Temporality of the feeding experiments. Gray and red cells represent the developmental time of cold and warm *Daphnia*, respectively. The FR symbol indicates the day when 5 feeding experiments at 18 °C and 5 feeding experiments at 26 °C were carried out.

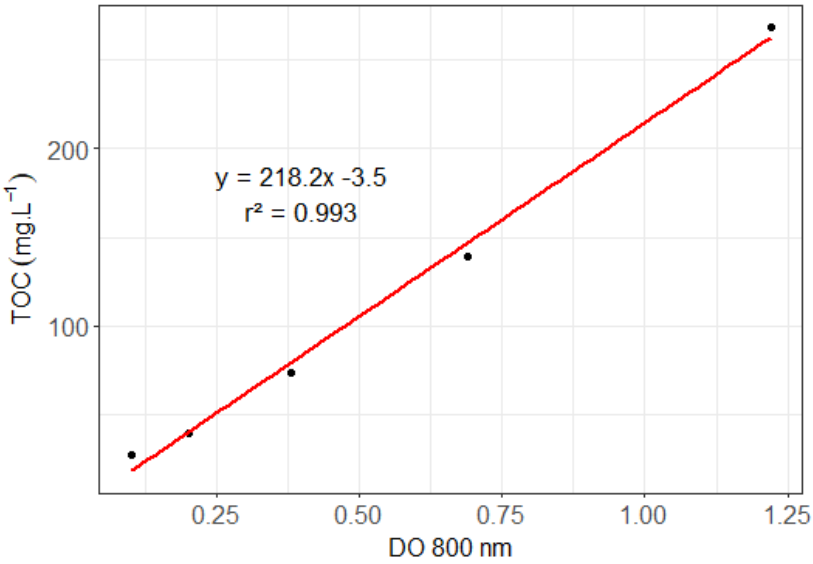


Fig. S 2: Relationship between the optic density at 800 nm and Total Organic Carbon concentration.

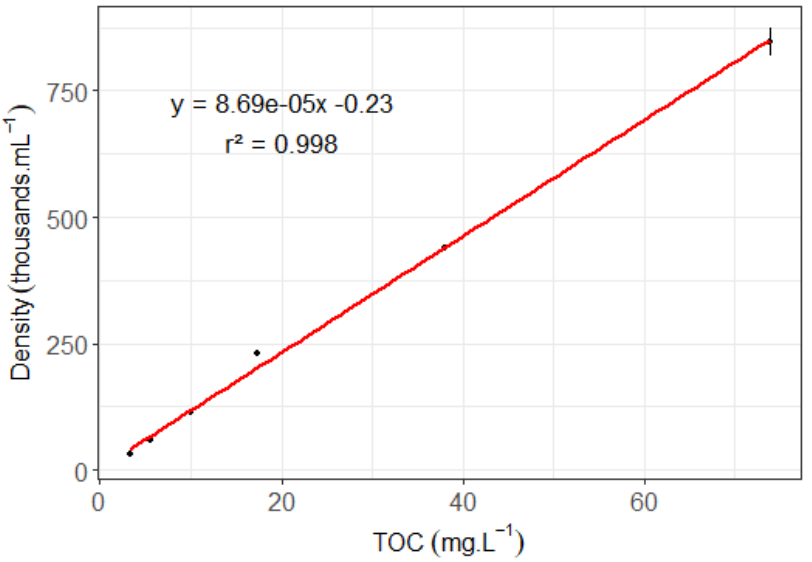


Fig. S 3: Relationship between Total Organic Carbon concentration and *C. reinhardtii* cell density.

Total Organic Carbon (TOC) concentration of monospecific solutions of *C. reinhardtii* at different optic density (DO) at 800 nm (0.10, 0.20, 0.38, 0.69, 1.22) was measured by combustion using a Total Organic Carbon Analyzer TOC-Vcpn Shimadzu©. The linear relationship between optic density and TOC concentration is shown in Fig. S 2. From this relationship, solutions with different theoretical TOC concentrations (3, 5, 10, 20, 40 and 80 $mg.L^{-1}$) were prepared by successive dilution from a monospecific solution of *C. reinhardtii* at the optic density of 0.80 at 800 nm (corresponding to about 171 mg $C.L^{-1}$). TOC concentration of these solutions was verified by the method described above. At the same time, cell density in triplicates of each solution was estimated by flow cytometry. The linear relationship between the measured TOC concentration and cell density is shown in Fig. S 3. The Carbon biomass of a unique *C. reinhardtii* cell was obtained by dividing the TOC concentration by the cell density of each solution. On average, Carbon biomass of a *C. reinhardtii* cell is $8.97.10^{-5} \pm 1.07.10^{-5}$ µg.

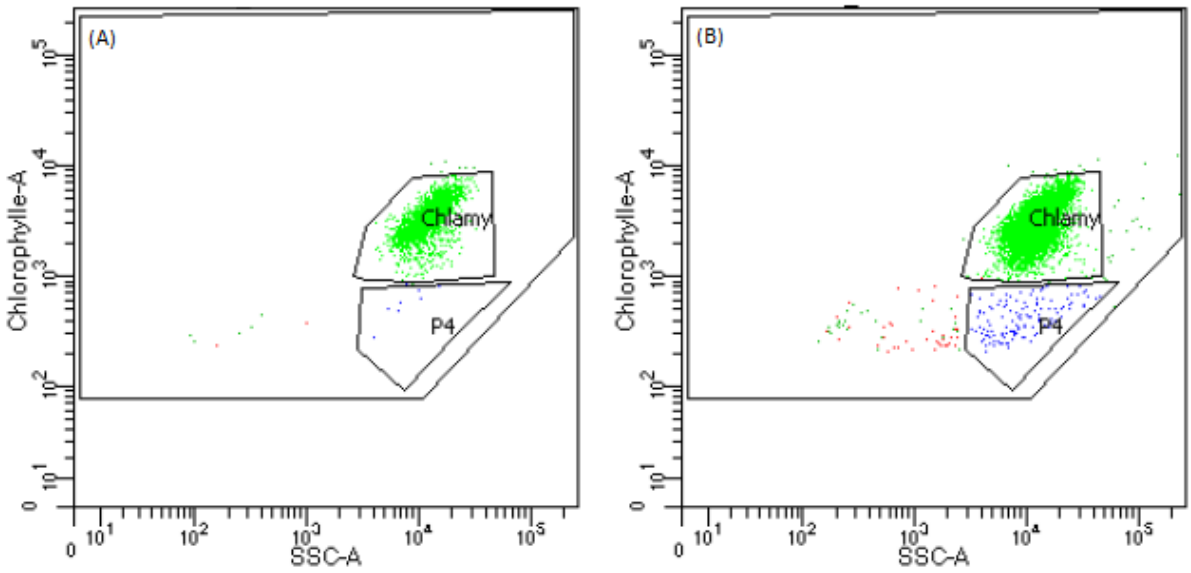


Fig. S 4: 2D Chlorophyll-A – SSC-A plot of (A) a fresh monospecific *C. reinhardtii* solution and (B) a monospecific *C. reinhardtii* solution after incubation for 2 hours with one *Daphnia magna*.

We used a fresh monospecific *C. reinhardtii* solution to set an area on the 2 D Chlorophyll A – SSC-A plot in which the particles counted were considered to be *C. reinhardtii* cells. In the fresh monospecific solution, almost all the particles counted are *C. reinhardtii* cells. As they are similar in shape and absorbance, they all cluster together in a specific area of the 2D-plot (Fig S 4 A). As a result, we were able to define this area so that each particle counted within it would be considered a *C. reinhardtii* cell. After 2 hours of ingestion by one *Daphnia magna*, we see particles appear outside this defined area. These particles are actually cell digestates after being passed through the digestive tract of *Daphnia*.

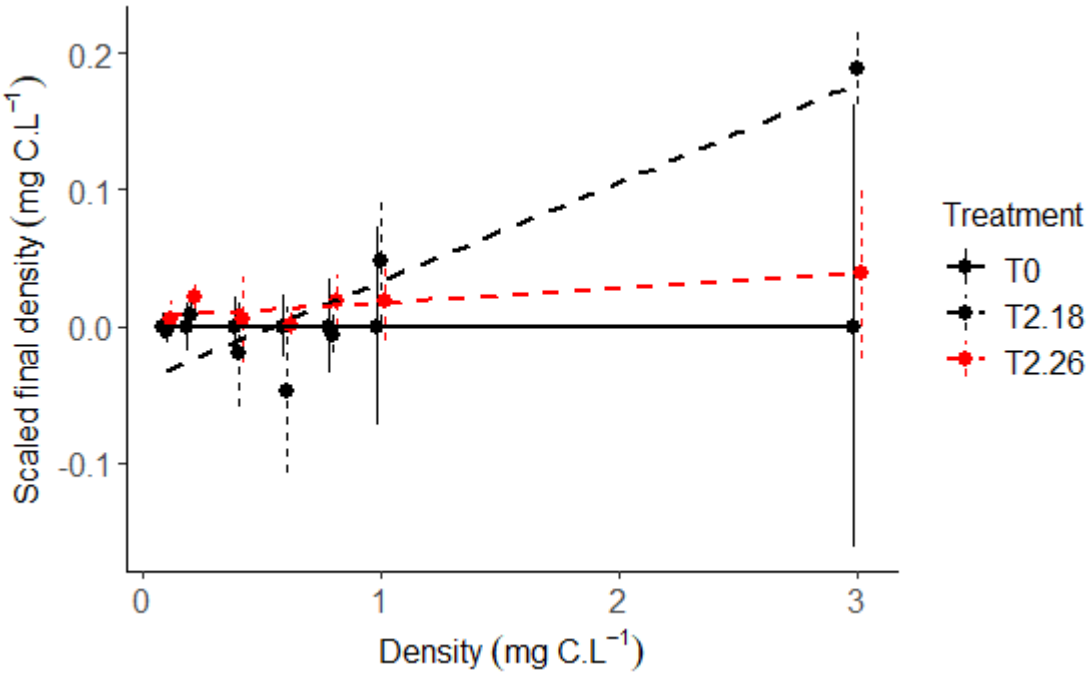


Fig. S 5: algal growth in predator-free experimental arenas after incubation at 18 °C and 26 °C. Solid black line represent the scaled initial density (T0). Dashed black and red lines represent the scaled final density after incubation at 18 °C (T2.18) and 26 °C (T2.26), respectively.

We carried out preliminary tests to study phytoplankton growth in free-predators experimental arenas. To do so, we carried out triplicates at each experimental density (0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1 and 3 mg C.L^{-1}) and followed exactly the same protocol as described in the main text, except that the experimental arena were *Daphnia*-free. We scaled our data subtracting the average algal density at time $t = 0$. We then fitted a linear model with scaled final density as response variable and initial density, test temperature (incubation at 18 °C and incubation at 26 °C) and the interaction between initial density and test temperature as predictive variables. We then ran an ancova to see whether algal growth after incubation at 18 and 26 °C was significant or not. We found that the slope of algal growth at 26 °C was not significantly different from 0 (*estimate = 1.06e-02, t = 0.7, p = 0.490*), and that the slope of algal growth with initial density at 18 °C was significantly higher than 0 (*estimate = 7.25.10^{-2}, t = 4.7, df < 0.001*). We therefore corrected the final algal density after incubation at 18 °C adding 7.25.10^{-2} times initial density to the final density.

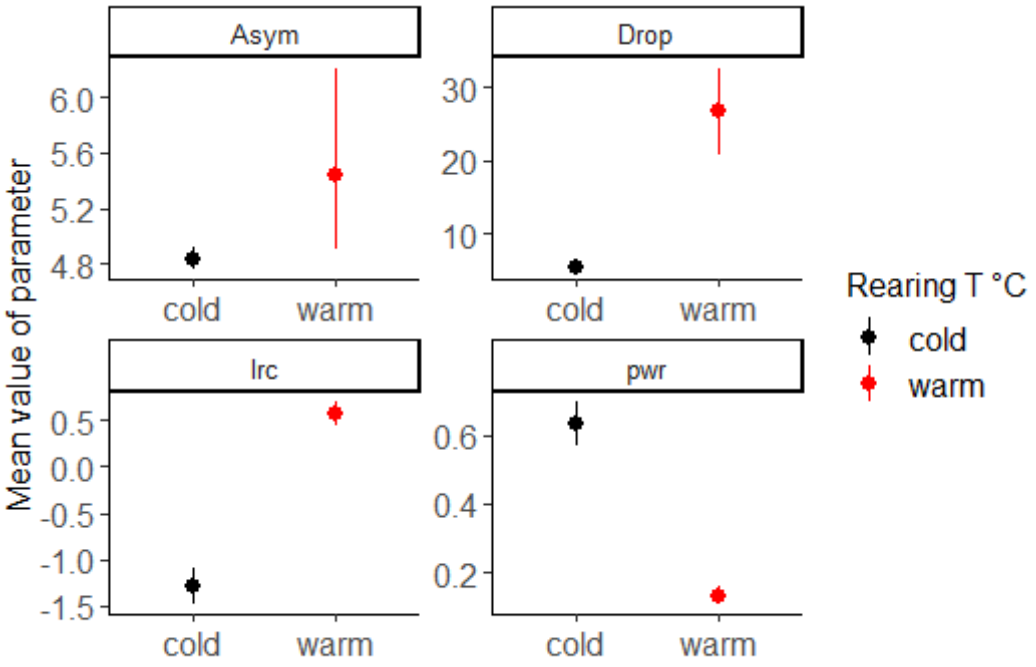


Fig. S 6: Estimated Weibull growth curve parameters of *Daphnia* reared at 26 °C (warm, in red) and 18 °C (cold, in black). Bars represent the 95 % credibility intervals.

Table S 1: *AICc* of fitted type I, II and III functional response on *IR* and *ms_IR* for each treatment.

		Type I	Type II	Type III
warm_18	***IR***	532	533	535
	ms_IR	291	293	295
warm_26	***IR***	580	582	584
	ms_IR	300	302	305
cold_18	***IR***	1031	1032	1030
	ms_IR	490	490	488
cold_26	***IR***	1161	1163	1157
	ms_IR	585	586	580

Chapitre 5

« L'expérience sans théorie est aveugle,
mais la théorie sans expérience n'est qu'un jeu intellectuel. »
Emmanuel Kant

5. Les conséquences de la réduction de la taille corporelle sur la structure des communautés sous réchauffement

5.1. Présentation du chapitre

Co-auteurs : Virginie Diouloufet[1], Ange Molina[1], Tiphaine Peroux[1], Jose M. Montoya[2], Simon Blanchet[2], Eric Edeline[3], Stéphan Jacquet[4], Serena Rasconi[4], Stéphanie Fayolle[5], Marina Campana[1], Thalia Zambeaux[1, 5], Camille Leclerc[1], Rémy Lassus[1], Julie Morla[1], Martin Daufresne[1] et Arnaud Sentis[1].

[1]INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route de Cézanne- CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

[2]CNRS, Station d'Écologie Théorique et Expérimentale, 2 Route du CNRS, 09200 Moulis, France

[3]INRAE, DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), Institut Agro, Ifremer, 65 Rue de Saint-Brieuc CS 84215, 35042 Rennes, France

[4]INRAE, Univ. Savoie Mont Blanc, UMR CARRTEL, 75bis Avenue de Corzent, 74200 Thonon-les-Bains, France

[5]Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie (UMR IMBE), Aix-Marseille Univ., 3 Place Victor Hugo, 13003 Marseille, France

Statut : Soumis le 24/11/2023 à *Oikos*, en révision depuis le 29/11/2023.

Description : La réduction de la taille corporelle induite par la température est associée à trois processus non mutuellement exclusifs : (i) une sélection d'espèces plus petites au niveau de la communauté, (ii) une proportion plus élevée de juvéniles au sein des populations et (iii) une diminution de la taille adulte des individus (TSR). Les conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle peuvent différer selon le processus par lequel elle se produit. Une sélection d'espèces de plus petite taille peut entraîner une modification des interactions trophiques interspécifiques dans les réseaux trophiques. Une augmentation de la proportion de juvéniles dans la structure des populations peut modifier les interactions intraspécifiques telles que le cannibalisme et l'accouplement. Enfin, nous avons montré dans les précédents chapitres que les contraintes morphologiques et bioénergétiques de la TSR pouvaient affecter les traits d'histoire de vie (croissance, reproduction, survie), la dynamique de la population, le métabolisme, l'efficacité énergétique et la force des interactions trophiques entre les espèces, ce qui pourrait finalement affecter la structure des réseaux trophiques, l'intensité des cascades trophiques et le transfert de matière et d'énergie. Cependant, les conséquences écologiques des changements de taille corporelle induits par la

température sur les communautés biologiques n'ont été étudiées que théoriquement ou dans des systèmes simplifiés de laboratoire, et nous manquons encore de démonstrations empiriques à plus large échelle qui amélioreraient notre compréhension des impacts écologiques de la réduction de la taille corporelle.

Dans une expérience s'inscrivant dans le cadre conceptuel présenté en Chapitre 2, nous explorons si, et comment, le réchauffement et la réduction de la taille corporelle via les contraintes (P1) morphologiques et (P2) bioénergétiques chez un prédateur supérieur affectent (C2) les interactions interspécifiques, (C5) la dynamique des communautés et (C6) le fonctionnement des écosystèmes. Plus précisément, nous avons mené une expérience en mésocosme au printemps dans laquelle des médakas acclimatés pendant plusieurs générations à 20 °C ou 30 °C ont été introduits dans les mésocosmes maintenus à température ambiante ou chauffés à +4 °C. Nous avons séparé les effets directs de la température, qui ont fortement fluctué au cours de l'expérience, des effets du réchauffement artificiel du mésocosme pour étudier la variabilité temporelle et les effets d'un réchauffement artificiel de +4 °C. Pour ce faire, nous avons utilisé la température moyenne des 15 jours précédant les dates de prélèvement (T_{15}) pour chaque mésocosme, car elle est plus intégratrice que la température à la date de prélèvement. Les potentiels effets croisés des changements de température et de taille corporelle rendent difficile les prédictions de leurs effets sur la dynamique des communautés, en particulier dans des systèmes semi-contrôlés. Nous nous attendions tout de même à ce que (i) la présence de poissons diminue la densité et la biomasse des macroinvertébrés et du zooplancton et augmente la densité et la biomasse du phytoplancton par des effets en cascade, accentuant ainsi la pente des spectres de taille par rapport aux mésocosmes sans poissons. En supposant que les petits poissons ont une efficacité énergétique plus élevée que les grands poissons et que l'acclimatation à des températures élevées amplifie les taux de prédation, nous pouvions nous attendre à ce que (iii) les taux de prédation des petits poissons élevés dans des conditions chaudes soient supérieures à celles des plus grands poissons élevés dans des conditions froides, et donc que l'intensité des cascades trophiques soit plus élevée dans les mésocosmes avec des poissons élevés à 30 °C. Nous nous attendions également à ce que (iii) l'augmentation de T_{15} soit bénéfique à la productivité du mésocosme à basse température, puis l'inhibe à des températures plus élevées. Nous nous attendions à ce que (iv) le réchauffement artificiel du mésocosme diminue la biomasse communautaire en réponse à une augmentation des besoins énergétiques individuels, et (v) qu'il accentue la pente du spectre de taille en réponse à une prévalence plus élevée de petits individus. Nous nous attendions finalement (vi) à ce que l'augmentation du T_{15} et le réchauffement artificiel du mésocosme aient des effets indirects différents sur la structure de taille des communautés en fonction de l'origine thermique des poissons. Par exemple, l'efficacité énergétique plus élevée attendue des individus plus petits dans des environnements plus chauds pourrait entraîner une pression de prédation accrue sur le zooplancton, libérant ainsi le phytoplancton du contrôle descendant, accentuant finalement la pente du spectre de taille.

Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que les effets de la présence de poissons et de leur origine thermique étaient marginaux par rapport aux effets directs plus forts de la température au cours de l'expérience et du réchauffement artificiel du mésocosme. Nous n'avons observé aucun changement dans la composition de la communauté en réponse à nos traitements expérimentaux. Cependant, la densité des macroinvertébrés, ainsi que la densité et la biomasse du zooplancton, augmentent avec la température, atteignant un maximum aux valeurs intermédiaires, puis diminuent pour les

températures plus élevées. De plus, ces densités et biomasses étaient plus faibles dans les mésocosmes chauffés que dans ceux non chauffés. En revanche, le phytoplancton n'a pas été fortement affecté par la température ou le réchauffement artificiel du mésocosme. Nos résultats suggèrent que les effets en cascade du zooplancton sur le phytoplancton étaient plus structurants que les effets directs de la température, conformément à la théorie selon laquelle le réchauffement peut altérer l'efficacité du transfert trophique. De plus, nous avons constaté une réduction de l'efficacité du transfert trophique avec l'augmentation de la température et dans les mésocosmes chauffés, ce qui peut expliquer pourquoi la pente du spectre de taille de la biomasse est devenue plus raide avec l'augmentation de la température dans les mésocosmes non chauffés, bien que cet effet n'ait pas été observé dans les mésocosmes chauffés.

Nous discutons de nos résultats en les confrontant aux prédictions issues des modèles théoriques et des expériences de laboratoire dans des systèmes simplifiés, ainsi qu'en mentionnant les limites principales de notre étude. Dans l'ensemble, nous avons montré que le réchauffement peut avoir d'importantes implications écologiques sur les communautés, les transferts trophiques et la répartition de la biomasse. Bien que nous n'ayons pas observé de changements importants dans les effets du réchauffement en réponse à nos traitements sur les poissons, nous encourageons la poursuite d'études expérimentales sur les effets interactifs des changements de température et de taille corporelle afin d'améliorer notre compréhension des impacts du réchauffement climatique sur les communautés biologiques et le fonctionnement des écosystèmes.

Ma contribution : Arnaud Sentis est à l'origine de l'idée d'étudier les conséquences écologiques du réchauffement et de la réduction de la taille corporelle d'un prédateur supérieur sur la dynamique des communautés et le fonctionnement des écosystèmes via une expérience en mésocosme. En amont de l'expérience, j'ai contribué aux réflexions scientifiques et mis en place le protocole expérimental, en collaboration avec Julie Morla. Avec l'ensemble des techniciens, j'ai participé à la collecte de l'ensemble des données biologiques et physico-chimiques. J'ai trié, identifié, compté et mesuré les individus phytoplanctoniques, zooplanctoniques ainsi que les invertébrés benthiques avec l'aide de Marina Campana, Thalia Zambeaux et Stéphanie Fayolle. Les données concernant les microorganismes ont été obtenues et transmises par Stéphan Jacquet et Serena Rasconi. J'ai réalisé l'intégralité des analyses statistiques avec l'aide d'Arnaud Sentis. J'ai rédigé le draft original de l'article sous la supervision de Martin Daufresne et Arnaud Sentis. Des relectures de l'article ont également été réalisées par les co-auteurs Jose M. Montoya, Simon Blanchet, Eric Edeline, Stéphan Jacquet, Serena Rasconi, Stéphanie Fayolle et Camille Leclerc.

5.2. Article 4 : Artificial warming decreases heterotroph densities and predator-prey biomass ratio in aquatic systems

Simon Bazin[1,*], Julie Morla[1], Virginie Diouloufet[1], Ange Molina[1], Tiphaine Peroux[1], Rémy Lassus[1], Jose M. Montoya[3], Simon Blanchet[3], Eric Edeline[4], Stéphan Jacquet[5], Serena Rasconi[5], Stéphanie Fayolle[2], Marina Campana[1], Thalia Zambeaux[1,2], Camille Leclerc[1], Martin Daufresne[1] and Arnaud Sentis[1]

[1]INRAE, Aix Marseille University, UMR RECOVER, 3275 Route de Cézanne- CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

[2]Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie (UMR IMBE), Aix-Marseille Univ., 3 Place Victor Hugo, 13003 Marseille, France

[3]CNRS, Station d'Écologie Théorique et Expérimentale, 2 Route du CNRS, 09200 Moulis, France

[4]INRAE, DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), Institut Agro, Ifremer, 65 Rue de Saint-Brieuc CS 84215, 35042 Rennes, France

[5]INRAE, Univ. Savoie Mont Blanc, UMR CARRTEL, 75bis Avenue de Corzent, 74200 Thonon-les-Bains, France

Corresponding author: arnaud.sentis@inrae.fr

Data, scripts and code are available online:
https://doi.org/10.6084/m9.figshare.23925291.v13

Conflict of interest disclosure:
The authors of this preprint declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article.

Acknowledgements:
We thank the technical team and all people involved in the mesocosm experiment for their help. This work was supported by the ANR project EcoTeBo (ANR-19-CE02-0001-01) from the French National Research Agency (ANR) to A. S. J.M.M. was supported by the French ANR through LabEx TULIP (ANR-10-LABX-41) and the FRAGCLIM Consolidator Grant, funded by the European Research Council under the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme (Grant Agreement Number 726176). No ethical permit was required under French legal requirements to conduct this experiment because tested temperatures are within the range of non-stressful temperature for this species (Leaf et al. 2011; Shima et Mitani 2004). Fish were maintained in the laboratory under permit number A1300101 by the French authority of the "Direction

départementale de la protection des populations des Bouches-du-Rhones" under the articles R 214-87, R 214-122, and R 215-10 of the French law.

Funding:
This work was supported by the ANR project EcoTeBo (ANR-19-CE02-0001-01) from the French National Research Agency (ANR) to A. S.

KEYWORDS: mesocosm experiment, warming, temperature-size rule, predator-prey biomass ratio, freshwater communities, Biomass Size Spectra

ABSTRACT

Theory predicts that morphological and bioenergetic constraints due to temperature-induced body size reduction can modulate the direct effects of warming on biotic interactions, with consequent effects on trophic cascades and biomass distribution. However, these theoretical predictions have rarely been tested empirically. Our aim was to distinguish the indirect effects of warming-induced body size reductions from the direct effects of warming on community structure. We conducted a mesocosm experiment manipulating factorially (1) body size reduction in the medaka fish (*Oryzias latipes*) using two populations raised for several generations under contrasted climate conditions and (2) warming (+4 °C), to test their independent and interactive effects on the structure of prey and primary resource communities, the predator-prey biomass ratio and the biomass size spectra. We further dissected the effects of seasonal temperature variation from the effects of constant artificial warming. We found that the effects of fish body size reduction on composition and structure of communities as well as their biomass size spectra were of marginal amplitude compared to the direct effects of seasonal temperature variation and constant warming. There were no changes in community composition in response to fish body size reduction or constant warming. However, the density of macroinvertebrates and zooplankton were maximal at intermediate seasonal water temperatures and lower in constantly-heated mesocosms. Contrastingly, phytoplankton was not strongly affected by seasonal temperature or warming, but rather responded to grazing effects of zooplankton. Finally, we found a reduction in predator-prey biomass ratio under warming and at the warmest seasonal temperature, inducing a steeper slope of the biomass size spectra under increasing seasonal (but not constant) temperature. We encourage further experimental studies on the interactive effects of temperature and body size shifts to enhance our understanding of the climate warming impacts on ecological dynamics.

1. INTRODUCTION

Body size reduction has been proposed as the third universal species response to warming (Daufresne, Lengfellner, and Sommer 2009; Gardner et al. 2011; Sheridan and Bickford 2011), alongside with shifts in phenology (Visser and Both 2005) and geographical distributions (Parmesan and Yohe 2003). Body size reduction may have important ecological consequences as body size is a fundamental trait influencing many ecological processes at multiple levels of biological organization from metabolism (Brown et al. 2004), intra- and inter-specific interactions (Peters 1983; M. C. Emmerson and Raffaelli 2004; Sentis, Binzer, and Boukal 2017), up to the dynamics and stability of food webs (Woodward et al. 2005; Lindmark et al. 2019; Cuthbert et al. 2020; Vagnon et al. 2021).

Body size reduction is associated with three non-exclusive processes: (i) a selection by climate warming for smaller species (composition shift), (ii) a higher proportion of juveniles within populations (population age-structure shift), and (iii) an ontogenetic decrease in the size of adult individuals (Temperature Size Rule (Atkinson 1994); Daufresne, Lengfellner, and Sommer 2009; Martins et al. 2023). Ecological consequences of body size reduction can differ according to the process by which it occurs. Shifts in community composition, population structure and individual size may alter interspecific interactions within food webs (Lindmark et al. 2019; Uszko, Huss, and Gårdmark 2022), intraspecific interactions (e.g. cannibalism and mate-seeking; Ohlberger 2013) and the biological properties and fitness of individuals (Bazin et al. 2023). Recent studies have shown that the decline in body size with warming becomes increasingly negative as the mass of aquatic species increases (Forster, Hirst, and Atkinson 2012). Thus, warming-induced body size reductions are more prevalent and more pronounced at higher trophic levels in aquatic systems, which is likely to affect top-down effects disproportionately compared to bottom-up effects. Because reducing the body size of top predators can alter the strength of trophic interactions by changing predator-prey biomass ratios (M. Emmerson, Montoya, and Woodward 2005; Perkins et al. 2022), the Temperature Size Rule can have significant ecological implications on community composition and structure (Post et al. 2008; Renneville et al. 2016; Evangelista et al. 2021), especially in aquatic ecosystems which are often more size-structured than terrestrial ones (Shurin et al. 2002; Sentis, Binzer, and Boukal 2017; Potapov et al. 2019). Yet, the ecological consequences of temperature-induced body size shifts on communities have so far only been investigated theoretically (Sentis, Binzer, and Boukal 2017; Osmond et al. 2017; Lindmark et al. 2018; 2019; Bideault, Loreau, and Gravel 2019; Thunell et al. 2021), and empirical evidence is still lacking, limiting our ability to predict the ecological impacts of climate warming.

Warming-induced body size reduction may also have ecological implications through changes in consumer bioenergetics. The metabolic theory of ecology predicts that maintenance metabolic rates increase faster than ingestion rate with body size. Thus, the resource density at which the energy gain from ingestion is balanced by the energy loss from maintenance increases with body size, making smaller-bodied individuals dominant in exploitative competition (Persson et al. 1998; De Roos, Persson, and McCauley 2003; Persson and De Roos 2006; Kooijman 2000; Edeline, Terao, and Naruse 2016). Furthermore, previous studies showed that energetic efficiency (i.e. the ratio of ingestion gains over metabolic losses) decreases with warming (Vucic-Pestic et al. 2011; Lemoine and Burkepile 2012; Sentis, Hemptinne, and Brodeur 2012) and with increasing body

mass (Arim, Bozinovic, and Marquet 2007; Rossiter 2017). Smaller organisms are thus more energetically efficient, which can make them more competitive than larger ones (Edeline et al. 2013; Ohlberger 2013). In addition, body size reduction can alter the size-selective predation of a consumer on its prey. In the most extreme cases, body size reduction could lead to a rewiring of the food web through loss or gain of trophic links.

Disentangling the direct effects of warming from its indirect effects driven body size reduction is important to better predict future changes in interspecific interactions, size structure and biomass distribution within communities. For instance, by increasing the proportion of small individuals compared to larger ones, warming can change the community size structure and lead to an increase in the steepness of the slope of Biomass Size Spectra (BSS, i.e. the relationship between total biomass and individual biomasses within communities) (Yvon-Durocher et al. 2011). As most of the processes underlying BSS depend on body size (e.g. metabolism and trophic interactions), we can expect body size shifts to affect BSS. However, we lack knowledge about how a reduction in predator size can impact the size structure of the community, and we do not know whether a reduction in predator size can modulate warming effects on community size structure.

The objective of this study was to experimentally test the independent and interactive effects of warming and temperature-induced body size reduction of an aquatic top predator (the medaka fish, *Oryzias latipes*) on community composition (for both prey and basal resource), density, predator-prey biomass ratio and BSS. Warming effects on individual performance depend on the thermal sensitivity of energetic balances in pairwise consumer–resource interactions and on the temperature at which they occur (i.e. below or above the optimum temperature; Angilletta 2006; Kingsolver and Woods 2016; Sinclair et al. 2016; Álvarez-Codesal et al. 2023). Thus, we can expect warming to be beneficial below the average optimal temperature of the species composing the community and unfavourable above this temperature. Therefore, we considered the effects of both artificial warming and water temperature as we expected that artificial warming could have positive effects on the community early in the season when water temperature is low and negative effects when water temperature is high.

We expected that (i) the presence of fish would decrease the density of macroinvertebrates and zooplankton and increase the density of phytoplankton, steepening the slope of BSS compared to fishless mesocosms. This expectation is modulated by the origin of the fish, such that (ii) phenotypic variation (i.e. body size differences) of the fish would alter the strength of trophic interactions which in turn affects community structure. We could expect predation rates of small fish reared in warm conditions to be higher than those of large fish reared in cold conditions (as in Sentis, Morisson, and Boukal 2015), and therefore the trophic cascades intensity to be higher in mesocosms with warm acclimated fish. Alternatively, warm acclimated fish may focus on smaller prey (such as smaller zooplankton that are less effective grazers of phytoplankton), which should reduce the strength of the cascading effects from fish to phytoplankton. We expected artificial warming (iii) to decrease community biomass in response to an increase in individual energy requirements, (iv) to steepen the BSS slope in response to a higher prevalence of small individuals (as in Yvon-Durocher et al. 2010), and (v) to reduce predator-prey biomass ratio (as in Barneche et al. 2021).

2. MATERIAL AND METHODS

Biological model and rearing condition

Native to East Asia, the medaka (*Oryzias latipes*) is a small eurythermal fish species (adult size 16 - 50 mm) living in small ponds and rice paddies at temperature between 5 °C and 35 °C (Kirchen and West 1976; Terao 1985), with an optimum individual growth temperature of 25 °C (Hirshfield 1980; Dhillon and Fox 2004). Under optimal growth conditions, the medaka reaches sexual maturity in 10 - 12 weeks, resulting in short generation times. The medaka is omnivorous, feeding mainly on zooplankton but also on diatoms, algae, and aquatic insects (Mano and Tanaka 2012; Edeline, Terao, and Naruse 2016).

4 years before the mesocosm experiment, we conducted a laboratory experiment to produce two lines of medaka (cold-acclimated and warm-acclimated), which were used to disentangle the contribution of fish thermal acclimation and body size to the overall effects of global warming in freshwater ecosystems. More precisely, we acclimated the fish over multiple generation at two temperatures (20 °C vs. 30 °C), starting with an F_0 generation of 160 male and 160 female fish (approximately 120 days old) belonging to the CAB strain (Carolina Biological Supply Company, Burlington, NC, USA) and provided by AMAGEN© (Gif-sur-Yvette, France). The F_0 generation fish were kept at 25 °C in 20 L tanks (25 x 40 x 20 cm) and then progressively acclimated by rising temperature by one degree every 2 days to 20 or 30 °C (160 fish for each temperature). To start a new fish generation, approximately 300 eggs were collected from about 100 females at the fecundity peak (i.e. when most females were laying eggs) and placed in small (2.5 L) temperature-controlled nurseries until hatching. This process was repeated for each successive generation, leading up to the fifth generation at 30 °C and the third generation at 20 °C. The generation time of small-bodied fish was shorter because of faster development at 30 °C than at 20 °C, resulting in asynchronous generations between the two acclimation temperatures.

For each acclimation temperature, eggs were pooled to promote genetic diversity and prevent bottlenecks. Larvae were then evenly distributed among 10 tanks at a final density of about 3 fish per liter. This density does not cause any stress or agonistic behavior in this species (Denny et al. 1991). Once the fish were sexually mature, they were distributed among the tanks to reach a female:male sex ratio ranging from 1.33:1 to 1.66:1. In each aquarium, we provided three times a day a portion of TetraMin© corresponding to ~1.5 % of the fish biomass. This quantity is more than the daily need and thus correspond to ad libitum feeding for both rearing temperatures. The water supply of the open water system was controlled by drippers (1 $L.h^{-1}$) and the input water quality was maintained by mechanical, biological and UV filtration with a pH of 7.5 at 16 °GH. Each tank was equipped with an air filter to prevent high nitrite concentrations and maintain oxygen saturation. The photoperiod was set to 16h: 8h (day: night), which is optimal for medaka reproduction (Hirshfield 1980). For the mesocosm experiment, only males were used to avoid reproduction, since we were interested in their size-dependent effects on communities and not in their population dynamics effects. We used fish reared at 20 °C and 30 °C (hereafter referred to as "large-bodied fish" and "small-bodied fish", respectively). Large-bodied fish of the 3rd generation were 453 days old (= 8,190 degree-days) and small-bodied fish of the 5th generation were 273 days old (= 9,060

degree-days). Although they had different ages in days, their physiological ages were relatively close to each other. When placed in the mesocosms, the small-bodied fish were on average about 10 % smaller (32.9 ± 2.3 mm) and 30 % lighter in body mass (409.8 ± 99.9 mg) than the large-bodied fish (which measured on average 36.9 ± 1.9 mm and weighed 589.7 ± 139.3 mg) (see Figure S 1 in the supplementary information for more details). Body size is one of the traits that best predicts both individual performance and effects on prey communities (Schmid et al. 2019; Raffard et al. 2019). We thus use body size as an "umbrella" trait representing a "thermal syndrome". Nevertheless, we acknowledge that body size is not the only trait responding to temperature, and that thermal acclimation can alter biological rates (Donelson et al. 2011; Gray 2013; Rohr et al. 2018; Enriquez et al. 2018; but see Alberto-Payet et al. 2022) and interspecific interactions (Sentis, Morisson, and Boukal 2015; Sinclair et al. 2016; Rohr et al. 2018; Sohlström et al. 2021). Acclimation could therefore also modulate the effects of size changes on community structure. As a result, distinguishing the effects solely attributable to changes in body size from those resulting from the thermal acclimation of organisms to temperature is challenging.

Experimental design / mesocosm experiment

The experiment was conducted in 24 outdoor freshwater mesocosms in Aix-en-Provence, France (43° 31' 25'' N; 5° 30' 40'' E). In October 2019, each mesocosm was filled with 1 m^3 filtered freshwater (mechanically and UV) from an irrigation canal originating from a nearby freshwater reservoir (Bimont Lake). They were then inoculated with 10 g of dry white poplar leaves and zooplankton and phytoplankton from a small pond nearby (Aulnes Pond, 43° 35' 30'' N; 4° 47' 30'' E). The mesocosms were left undisturbed and open to natural colonization and dispersal for 18 months to allow the communities to stabilize and diversify, especially through colonization by aquatic insects (diptera, ephemeroptera, odonata or hemiptera). We used a full factorial design with two temperature treatments (unheated and heated by + 4 °C) and three fish treatments (no fish, large-bodied fish, and small-bodied fish). All the mesocosms followed natural temperature fluctuations. Half of the mesocosms (n = 12) were unheated (hereafter NW for no artificial warming) while the other half (n = 12) were heated by thermal resistors (hereafter W for artificial warming) compared to the unheated ones. Water temperature was monitored throughout the experiment by HOBO loggers (time step = 5 min) to record the temperature difference between the unheated and heated mesocosms. At the beginning of the experiment, water temperature was about 14 °C in the unheated mesocosms. Water temperature strongly varied until mid-April, and then increased more or less continuously until it reached 29 °C on average at the end of the experiment in June. The heated mesocosms followed the same water temperature fluctuations with an artificial warming of + 3.35 °C compared to the non-heated ones (Figure 1). One third of the mesocosms (n = 8) had 4 large-bodied fish (LB), another third (n = 8) had 4 small-bodied fish (SB) and the last third (n = 8) was fishless (NF for no fish). Fish were acclimated prior to introduction to the mesocosms by decreasing their aquarium temperatures by 2 °C per day to approximately 14 °C, which corresponded to the mesocosm temperature at the beginning of the experiment. Fish mortality was monitored weekly. Dead fish were not replaced. 8 large-bodied and 2 small-bodied fish died toward the end of the experiment. Nevertheless, we found no significant effect of fish origin or artificial warming on the fish survival probability during the experiment (see Text S 2 and Figures S 3-4 in the supplementary information for more details). Mortality was thus not

considered in the subsequent statistical analyses. Each of the 6 treatments was randomly assigned to 4 mesocosms, resulting in 24 experimental communities.

At the start of the experiment, no significant differences were found among mesocosms assigned to our experimental treatments regarding macroinvertebrate community composition, zooplankton density and Chlorophyll a concentration (see Text S 3 and Figures S 5-7 in the supplementary information for more details). Consequently, we inferred that the initial communities were comparable among mesocosms. The experiment took place in spring and lasted 3 months, from March 23, 2021 to June 15, 2021, during which we sampled macroinvertebrates, zooplankton and phytoplankton communities monthly (April 20, 2021; May 18, 2021; June 15, 2021). Under Mediterranean climate, spring is a season of thermal transition from low to high temperatures up to 35 °C, strongly affecting thermal dynamics of aquatic environments (Figure 1).

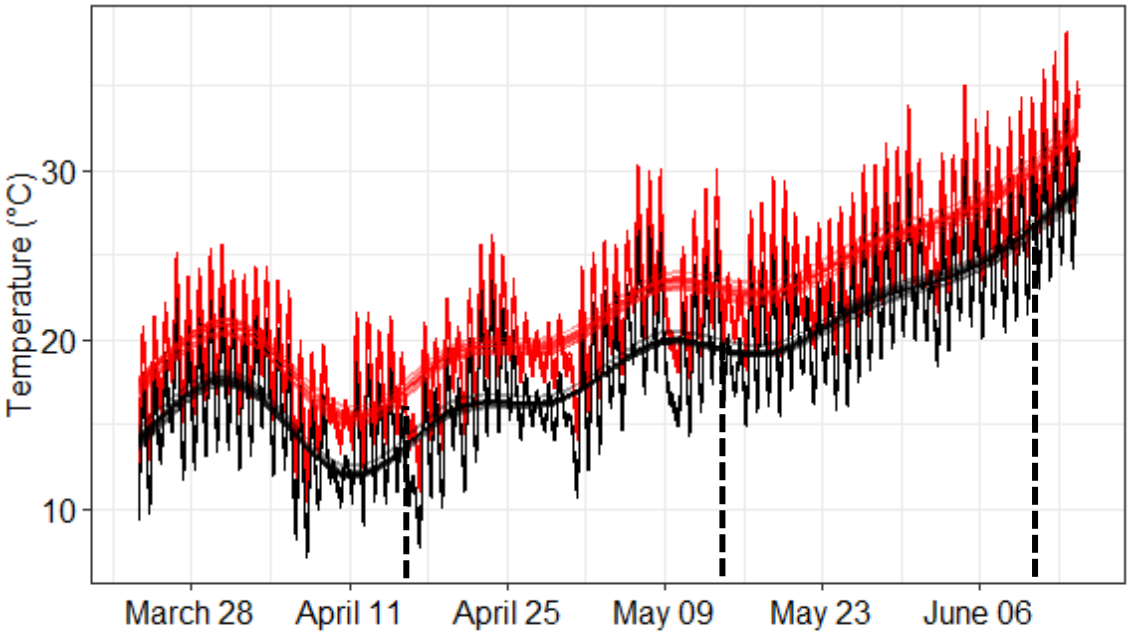


Figure 1: Mesocosms water temperature (°C) during the experiment. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Dotted lines represent the sampling dates.

Biological communities sampling and processing

Macroinvertebrates

Both benthic and pelagic macroinvertebrate communities were sampled. At the beginning of the experiment, 3 benthic traps were placed into each mesocosm. The benthic traps consisted of a net with a 250 µm mesh size and an area of 225 cm^2 (15 x 15 cm). A 50 cm^2 (10 cm x 5 cm) brush of stiff silicone bristles was inserted into each net to create a habitat and increase the attractiveness of the traps. Traps were

randomly placed on the bottom of each mesocosm. They were collected 1, 2 and 3 months after the start of the experiment. At these same dates, pelagic macroinvertebrates were sampled using a 250 µm mesh dip net (surface area 375 cm^2, 15 x 25 cm) with two net sweeps per mesocosm (filtered volume = 145 L). Macroinvertebrates were preserved in a 70° ethanol solution before being counted and identified to the lowest possible taxonomic level (see Table S 2 in Appendix for the complete taxonomic list). Each individual was photographed and body length was measured (without appendages such as antennae or cerci) using Image J (Schneider, Rasband, and Eliceiri 2012). Published body length - weight relationships were used to estimate individual dry mass (see Table S 1 in Appendix for more details; Benke et al. 1999; Smock 1980; Sabo, Bastow, and Power 2015; Baumgärtner and Rothhaupt 2003). The carbon biomass was then determined based on Feller and Warwick (1988), assuming a dry mass: wet mass ratio of 0.25 and that 40 % of the dry mass consists of carbon according the formula below.

Zooplankton

Sampling tubes of 500 mL were used to randomly collect 10 x 500 mL (= 5 L of water per mesocosm and sampling date) from the entire water column. Each sample was filtered through a 200 µm mesh screen. The upper fraction > 200 µm, consisting of macrozooplankton, was preserved in a 70° ethanol solution. The lower fraction < 200 µm was concentrated in the pellet of a 30 µm mesh net. The pellet, used for microzooplankton counts, was resuspended in a 50 mL solution of 5 % lugol and preserved in the dark at 4 °C. Analysis of macrozooplankton samples was performed using the ZooScan (HYDROPTIC, Inc., France)/ZooProcess system (Grosjean et al. 2004; Gorsky et al. 2010) and scanning of each microzooplankton sample was performed using the FlowCAM (Flow Cytometer And Microscope; Fluid Imaging Technologies, Inc., USA)/ZooProcess system (Sieracki, Sieracki, and Yentsch 1998) at the Institut Mediterranéen d'Océanologie (MIO, Marseille, France) (see Text S 4 in the supplementary information for more details).

The automatic classification of thumbnails was performed in Ecotaxa (http://ecotaxa.obs-vlfr.fr). Thumbnails from ZooScan and FlowCAM were loaded into the "EcoTeBo_macrozooplankton" (https://ecotaxa.obs-vlfr.fr/prj/4181) and "EcoTeBo_microzooplankton" (https://ecotaxa.obs-vlfr.fr/prj/4424) projects, respectively. For each project, a personal "learning set" was created by identifying between 50 and 100 individuals per taxonomic unit. Based on the variables generated by ZooProcess and our own learning set, all remaining thumbnails were classified by a machine learning algorithm. All thumbnails were checked manually to correct any classification errors. Only the categories corresponding to our lowest taxonomic level "Cyclopoida", "Calanoida", "nauplii < Copepoda" and "Rotifera" were retained for zooplankton analysis since the other categories corresponded to detritus, insects or phytoplankton.

The individual elliptical biovolume (*EBv*) was estimated using the ZooProcess variables "major" and "minor", representing the principal and secondary axis of the best-fit ellipse for the object, respectively (eq 1). "minor" is the axis orthogonal to the middle of "major" defining the area of the best-fit ellipse (A_e) that is equal to the surface area of the object (A_i) (eq 2; Vandromme et al. 2012). Elliptical biovolume was preferred over spherical biovolume since many zooplanktonic organisms, including the very abundant copepods in our study, are best represented by an ellipsoid (Herman 1992). Wet biomass was estimated from the individual ellipsoidal biovolume considering a density of

1.1 g.mL^{-1} and then converted to dry mass assuming a dry mass:wet mass ratio of 0.25 (as in Yvon-Durocher et al. (2015)). As with macroinvertebrates, the carbon biomass was determined assuming that 40 % of the dry mass consists of C (Feller et Warwick 1988).

$$EBv = \frac{4}{3} \times \pi \times \left(\frac{Major}{2}\right) \times \left(\frac{Minor}{2}\right)^2 \quad (eq\ 1)$$

$$A_e = \pi \times \left(\frac{Major}{2}\right) \times \left(\frac{Minor}{2}\right) = A_i \quad (eq\ 2)$$

Phytoplankton

After zooplankton sampling, 50 mL of water was collected from the remaining fraction < 200 µm. Samples were conserved in a lugol solution (5 % final concentration) at 4 °C and in the dark. The samples were processed according to the standard sedimentation method of Utermöhl (1958). After homogenization, 5 mL of each sample was sedimented in a 4.91 cm^2 sedimentation chamber for 24 h. This volume optimized the cell density for counting. Phytoplankton individuals were counted and identified to the lowest possible taxonomic level (see Table S 4 in Appendix for complete taxonomic list) using an inverted optical microscope (Olympus IX70, x40 magnification) and reference books (Bourrelly 1966; 1972; 1981; Lenzenweger 1996; 1997; 1999; 2003).

Depending on the abundance of the taxon, the count was performed on 5 random fields (0.012 cm^2; very high abundance), on a single transect (0.1375 cm^2; high abundance), on a double transect (0.275 cm^2; medium abundance) or on the entire sedimentation chamber (low abundance) to obtain at least 30 counted cells per sample. Length and width (or thickness) of each individual were measured using a scale on the eyepiece (1 unit = 1.6 µm), except for the very abundant taxa where a maximum of 30 individuals were measured. For taxa present in colonial form, about ten individual cells were measured in addition to the whole colony. The cell abundance within a colony could therefore be estimated by dividing the colony biovolume by the average biovolume of a single cell constituting the colony.

Individual biovolumes were estimated by assigning a geometric shape to each taxon (following Hillebrand et al. (1999)), see Table S 4 in Appendix for more details). Individual wet biomasses were estimated considering a density of 1 g.mL^{-1} (Wetzel and Likens 2000). Carbon biomasses were obtained based on the class-dependent C:wet biomass ratios in Wetzel and Likens (2000) (see Table S 5 in Appendix for more details). For each mesocosm and sampling date, the carbon biomass of each counted but unmeasured phytoplankton individual was estimated by a normal distribution with the mean and standard deviation of the observed carbon biomasses as parameters, truncated by the observed minimum and maximum carbon biomasses values of the considered taxon (*rtnorm* function from the "MCMCglmm" R package (Hadfield 2010)). We also sampled microorganisms (i.e. microalgae, prokaryotes, viruses) collecting 2 mL of the remaining fraction < 200 µm in an Eppendorf tube. Samples were immediately fixed in liquid nitrogen and then conserved at -80 °C until flow cytometer analysis (see Text S 8 and Figures S 18-19 in the supplementary information for more details about methodology and statistical results on density of microorganisms).

Ecological index

For each mesocosm at each sampling date, we calculated the species richness *S* and the Shannon diversity index H' (eq 3) of the macroinvertebrate and phytoplankton communities. For the zooplankton community, we did not calculate these ecological indexes since the taxonomic resolution was too low (n = 4 taxa).

$$H' = \sum_{i=1}^{S} p_i log_2 p_i \quad p_i = \frac{n_i}{N} \qquad (eq\ 3)$$

Where S represents the species richness, i is a single species and p_i is the proportion of the species i given by its abundance n_i in relation to the total abundance in the community N.

Predator-Prey Biomass Ratio

Log_{10}-scale Predator-Prey Biomass Ratios (PPBR) were used as an indicator of trophic transfer efficiency between adjacent trophic levels (Yvon-Durocher et al. 2011; García-Comas et al. 2016; Ersoy et al. 2017). For each mesocosm and date, we calculated the PPBR between zooplankton and phytoplankton ($PPBR_{Z:P}$). We excluded adult cyclopoids from the zooplankton biomass, as they tend to be carnivorous, feeding on copepod nauplii, rotifers and other animals (Fryer 1957). However, we considered all copepod nauplii (calanoid and cyclopoid) in zooplankton biomass, as these larval stages feed on phytoplankton (Brandl 1998). The higher the PPBR, the better the biomass production of the higher trophic level from the lower trophic level.

Biomass Size Spectra

BSS allow for the simultaneous integration of size structure across many biological organization levels (White, Enquist, and Green 2008; Yvon-Durocher et al. 2011; Guiet, Poggiale, and Maury 2016; Edwards et al. 2017), and simplify complex biological and ecological processes such as metabolism, trophic interactions and energy transfer (Atkinson et al. 2021). Size spectra can thus be used as an integrative measure of response to perturbations and previous studies have used it to investigate the warming consequences on community size structure and biomass distribution (Yvon-Durocher et al. 2011; Dossena et al. 2012; Pomeranz, Junker, and Wesner 2022; Arranz, Grenouillet, and Cucherousset 2023).

We used the individual carbon biomasses (defined as X) of all individuals present in the community (i.e. macroinvertebrate, zooplankton and phytoplankton individuals) to construct the BSS. We did not include fish in the BSS because we considered fish as a driving factor whose intensity we controlled, by setting their artificial density to four individuals per mesocosm containing fish. The BSS equation for a community of n individuals, which describes how the total biomass is distributed as a function of individual carbon biomass, has the following form (Edwards et al. 2017):

$$B(x) = xN(x) = nCx^{b+1}, \qquad x_{min} \leq x \leq x_{max} \quad (eq\ 4)$$

Where *x* represents the possible values of *X*, *N(x)* is the abundance density function, *b* is the exponent, and *C* is a normalization constant (see Text S 5 in the supplementary information for more details). The slope of the BSS can be estimated by different methods (reviewed in Edwards et al. 2017). According to Sprules and Barth (2016) and Edwards et al. (2017), methods not requiring data binning such as Log Cumulative Distribution LCD or Maximum Likelihood Estimation MLE are more effective for estimating the exponent *b* compared to methods requiring binning the data into size classes. As the LCD and MLE methods poorly fitted our experimental data (see Text S 5 and Figure S 8 in the supplementary information for more details), we used the LBNbiom (log-binning with normalization using biomass) which is the binning method that most accurately estimates the exponent *b* (Edwards et al. 2017).

The LBNbiom method involves binning individual carbon biomasses into classes of equal width on a $\log_2$ scale. The total biomass in each class is normalized by dividing it by the width of the class (in normal scale). We then used a linear regression to fit $\log_{10}$(normalized biomass in a class) (= $\log_{10}$(BiomNorm)) against $\log_{10}$(mid-point of the class) (= $\log_{10}$(binMid)). Given the normalized counts, the slope of the regression corresponds to the exponent *b* + 1 (White, Enquist, and Green 2008). We scaled the x-axis so that its midpoint equals 0 (= log10(binMid.scaled)), following the recommendations of Sprules and Barth (2016). Therefore, in the scaled regression, the mean community biomass was reflected by the intercept (representing the midpoint height of BSS) and the size distribution by the slope. The estimate of the slope may depend on the number of classes defined (Edwards et al. 2017). We determined the most appropriate number of classes by constructing BSS using 4 to 10 body size classes, and then selected the number of classes that maximized the linearity of the regression (i.e. minimized the residuals variance; see Figure S 9 in the supplementary information for more details). Based on this criterion, the best number of classes was five. These five equal width classes on a $\log_2$ scale were calculated from the integer value below the smallest observed individual carbon biomass to the integer value above the largest observed individual carbon biomass of our entire experiment (including all mesocosms and all sampling dates). Consequently, the width and the number of size classes were the same for all mesocosms at each sampling date. For each mesocosm at each sampling date, we computed the $\log_{10}$(BiomNorm) for each size class (i.e. $\log_{10}$(binMid)) which were then used as variables in the statistical analyses (see below for details).

Statistical analyses

We performed multivariate analyses on the Hellinger transformed density of macroinvertebrate and phytoplankton taxa to investigate the impact of our experimental treatments on community composition. Hellinger transformation was used to reduce the effect of overrepresented taxa (Legendre and Gallagher 2001). To account for potential temporal autocorrelation between communities sampled at different dates, we used Principal Response Curves. Principal Response Curves is a special case of redundancy analysis for design with repeated observations (Van den Brink and Braak 1999). This method uses canonical coefficients and species scores for a single axis to calculate coefficients, that represent contrasts with the control condition (here we defined NF_NW as a control condition). We performed a permutation test (n = 999) to investigate the effect of our experimental conditions (i.e. combination of fish and artificial warming) as fixed factor on community composition.

As we expected the effects of artificial warming to depend on seasonal temperature, we calculated the seasonal temperature as the mean temperature of the 15 days prior to the sampling dates (T_{15}) for each mesocosm, as it is more integrative than the temperature at the sampling date (we also conducted the statistical analyses using the sampling date as a continuous variable and presented the results in Text S 9, Figures S 20-24 and Tables S 5-6). We have named this variable seasonal temperature, although we recognize that seasonal succession is not only an increase in temperature but also changes in other environmental factors such as photoperiod. In our models, we used a quadratic polynomial for T_{15} (i.e. to test that low T_{15} values can have positive effects while high T_{15} values would have negative effects as mentioned in the Introduction). In addition, we expected interactive effects of artificial warming and fish treatment to depend on biological compartment (i.e. invertebrate, zooplankton and phytoplankton). We thus computed mixed-effects models to investigate the effects of T_{15}, artificial warming, fish treatments, compartment and their interactions on ecological index (S and H') and log-transformed community density. We scaled response variables relative to the mean of the response variable per compartment with the goal of analysing the response of ecological indexes of phytoplankton and invertebrate communities in the same analysis. We included sampling date and mesocosm ID as random factors on the intercept to account for repeated measurements and to minimize the potential effects of a correlation between temperature and sampling date. If there was a significant interaction between our fixed factors and the biological compartment, we conducted separate analyses for each compartment. In addition, we estimated the correlation between T_{15} and the mean temperature of the 3, 7 and 30 days prior to the sampling dates (T_3, T_7 and T_{30}, respectively). We found that T_{15} was highly correlated with T_3, T_7 and T_{30} (see Figure S 10 in the supplementary information for details), suggesting that our results should be robust to different integration times.

We computed mixed-effects models using a quadratic polynomial for T_{15} to investigate the effects of T_{15}, artificial warming, fish treatments and their interactions on PPBR. For the BSS, we computed a linear mixed-effects model with the response variable $\log_{10}$(BiomNorm) depending on $\log_{10}$(binMid.scaled), T_{15}, artificial warming, fish treatment and their interactions as fixed factors and date and mesocosm ID as random factors.

All the maximum likelihood estimates of the parameters in linear mixed-effect models were determined using the *lmer* function in the R package "lme4" with the "Nelder_Mead" optimizer (Bates et al. 2015). For each complete model, a stepwise backward regression was performed on the fixed factors and their interactions using the *step* function from the "lmerTest" R package (Kuznetsova, Brockhoff, and Christensen 2017) to obtain the most parsimonious model while keeping the same random structure. When the most parsimonious model included the quadratic but not linear coefficient of T_{15}, we manually added the linear coefficient of T_{15}. Wald Chi-square statistic of each fixed effect was calculated in deviance analyses (*Anova* function from "car" R package (Fox et al. 2012)) on the most parsimonious models to determine the significance of the retained fixed effects. Residuals of the most parsimonious models were inspected to verify the assumptions of each model. All statistical analyses were performed with R software (version 4.1.3; R development Core Team).

3. RESULTS

Community composition and ecological index

We did not detect any significant effect of artificial warming on species richness. However, species richness was significantly affected by linear and quadratic coefficients of T_{15}, and the effects of T_{15} depended on fish treatment and compartment (Table S 5). Species richness was not affected by T_{15} in mesocosms without fish, but increased with the linear coefficient of T_{15} in mesocosms with large-bodied and small-bodied fish. As the effects of T_{15} were compartment-dependent (Table S 5), we conducted separate analyses for the macroinvertebrate and phytoplankton compartments. Macroinvertebrate species richness increased with linear coefficient of T_{15} (Figure 2a; Table 1), and we found a hump-shaped relationship between phytoplankton species richness and T_{15}; it first increased with T_{15} and then decreased at higher values of T_{15} (Figure 2b; Table 1).

There were no significant differences between experimental conditions for macroinvertebrate and phytoplankton community compositions (*df = 1, F = 5.4, p = 0.315* and *df = 1, F = 15.7, p = 0.106*, respectively). The most contributing taxa to the variation in macroinvertebrate density were dipteran (ceratopogonidae, chironominae, tanypodinae and orthocladiinae), ephemeroptera (caenidae and *Cloeon sp*) and odonata (sympetrinae) taxa (see Figure S 11 in supplementary information for more details). Zooplankton community was composed of rotifera and cyclopoids and calanoids copepoda (adults and nauplii). We did not find any cladocerans in the zooplankton community. Cyanobacteria *Microcystis sp* and *Synechococcus sp* alone explained most of the variation in phytoplankton density (see Figure S 12 in supplementary information for more details).

We found that the Shannon index H' was significantly affected by linear and quadratic coefficients of T_{15}, fish treatment, artificial warming, and that these effects depended on the compartment (Table S 5). To study the response of each compartment to our experimental treatments, we conducted separate analyses for the macroinvertebrate and phytoplankton compartments. Shannon index H' of the macroinvertebrate community was significantly affected by linear and quadratic coefficients of T_{15}, and the effects of T_{15} depended on fish treatment and artificial warming (Table 1). The relationship between H' and T_{15} was U-shaped in unheated and heated mesocosms, and the increase in H' at higher values of T_{15} was lower in heated mesocosms. In all fish treatments, the relationship between H' and T_{15} was U-shaped (Figure 3a); it first decreased with T_{15}, reached a minimum and then increased at higher T_{15} values. Moreover, the decrease in H' with T_{15} and the increase at higher T_{15} values were lower in mesocosms with small-bodied fish than in mesocosms with large-bodied fish or without fish. The Shannon index H' of phytoplankton depended on the quadratic coefficient of T_{15}, and the effect of the linear coefficient of T_{15} depended on the fish treatment (Table 1). In mesocosms without fish, the relationship between H' and T_{15} was U-shaped (Figure 3b); it first decreased with T_{15} and then increased at higher T_{15} values. In mesocosms with large and small-bodied fish, the Shannon index was not affected by the linear coefficient of T_{15} but increased significantly at higher T_{15} values.

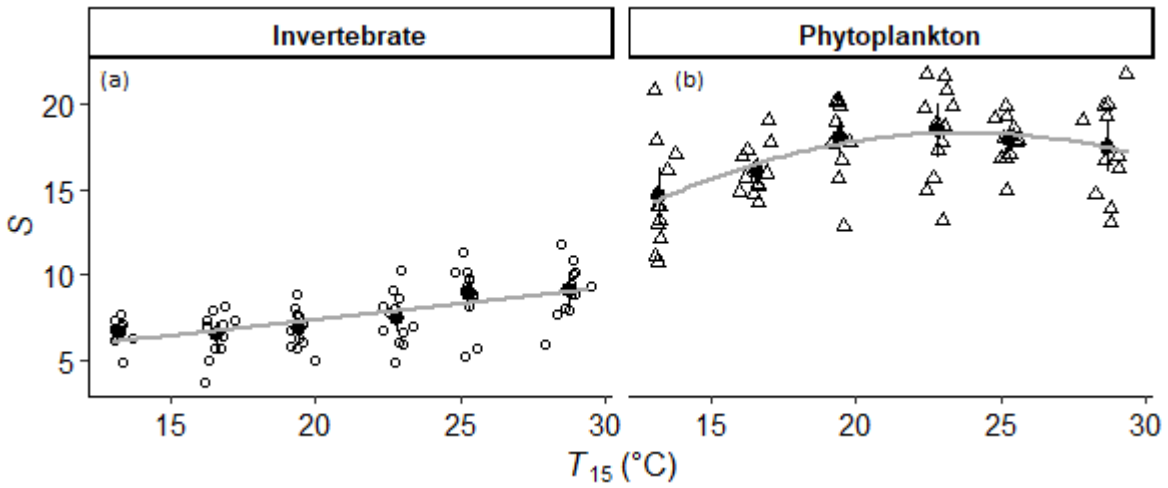


Figure 2: T_{15} effects on species richness S for (a) macroinvertebrate and (b) phytoplankton communities. Empty circles and triangles represent experimental raw data for macroinvertebrate and phytoplankton communities, respectively. Filled circles represent the mean values at each sampling date and bars represent the 95 % confidence intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

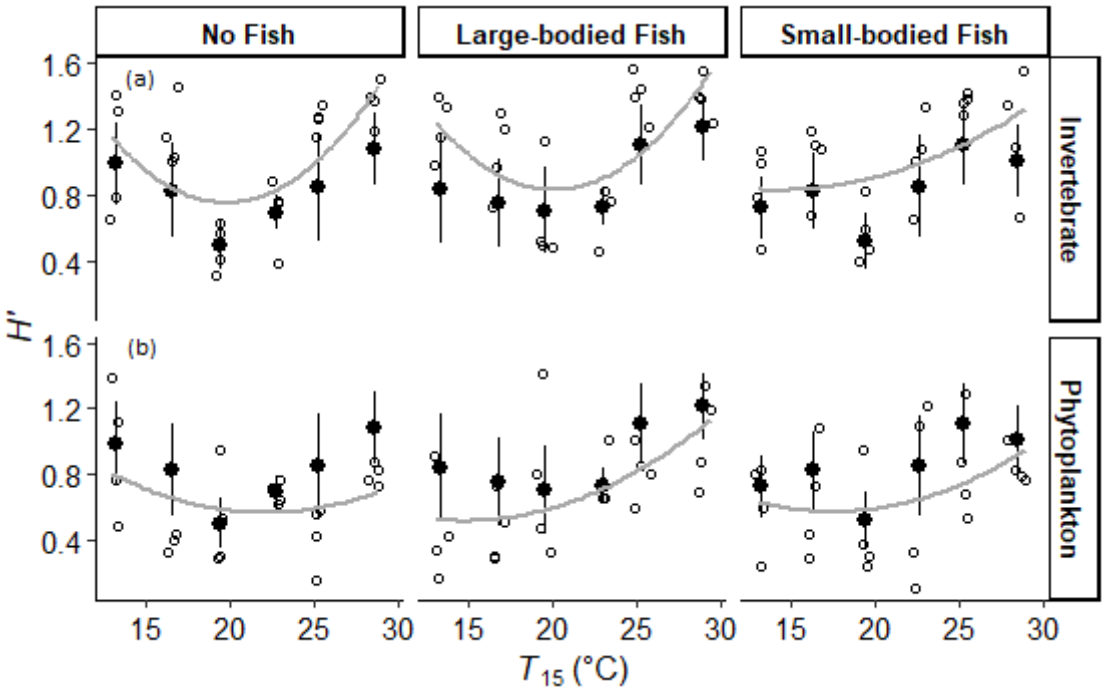


Figure 3: Shannon diversity index depending on T_{15} and fish treatment for the (a) macroinvertebrate and (b) phytoplankton communities. Empty circles represent raw experimental data. Filled circles represent the mean values at each sampling date and bars represent the 95 % confidence intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

Community density

Fish treatments had no significant effect on community density. Community density was significantly affected by the interaction between linear and quadratic coefficients of T_{15}, artificial warming, and compartment (Table S 5). For macroinvertebrates, we found a hump-shaped relationship between densities and T_{15} (Figure 4a; Table 1). Thus, the highest densities were observed at intermediate values of T_{15} (between 20 and 25 °C). In addition, densities were lower in heated mesocosms and the increase in density with the linear coefficient of T_{15} was higher in heated mesocosms than in unheated ones.

Zooplankton densities followed a similar hump-shaped pattern with T_{15}, with lower densities in heated mesocosms and a stronger increase in zooplankton density with the linear coefficient of T_{15} in heated mesocosms compared to unheated ones (Figure 4b; Table 1).

Phytoplankton density was significantly affected by the interaction between T_{15} and artificial warming (Table 1). In unheated mesocosms, it tended to increase with T_{15}, although none of our fixed factors significantly affected it. In heated mesocosms, opposite to our expectations, the relationship between phytoplankton density and T_{15} was U-shaped; it first decreased with T_{15}, reached a minimum and then increased slightly at higher T_{15} values (Figure 4c).

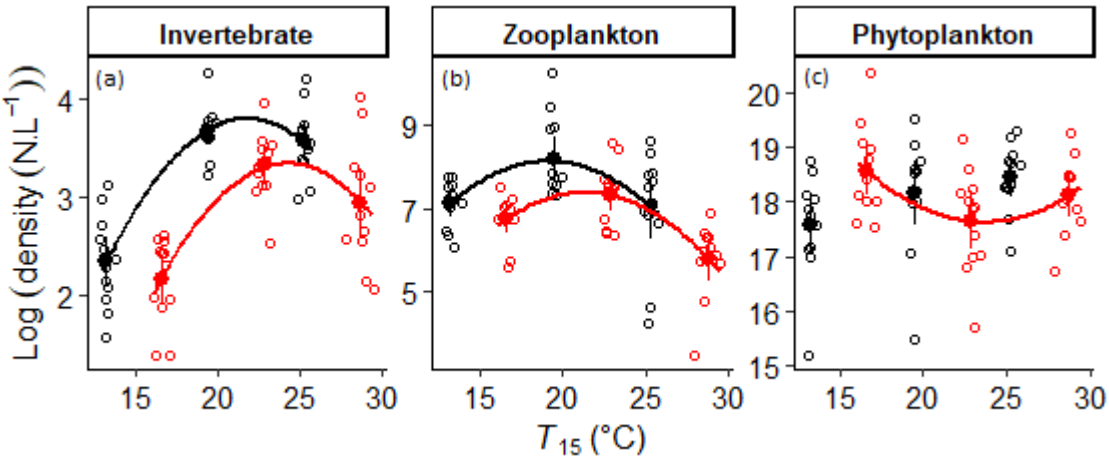


Figure 4: T_{15} and artificial warming effects on (a) macroinvertebrate, (b) zooplankton and (c) phytoplankton densities in log scale. Black and red colours represent unheated and heated mesocosm, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean values at each sampling date and bars represent the 95 % confident intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

Community biomass and Predator-Prey Biomass Ratio

Zooplankton and phytoplankton biomass exhibited similar responses to changes in density across seasonal temperature variations and artificial warming. However, invertebrate biomass responded differently compared to density, as invertebrate biomass was not significantly affected by seasonal temperature or artificial warming (Table 1; see Text S 6 and Figure S 14 in supplementary information for more details). Fish treatments had no significant effect on the Predator-Prey Biomass Ratio. PPBR was lower in heated mesocosms, and we found a hump-shaped relationship between the PPBR and T_{15} in both unheated and heated mesocosms (Table 1); it first increased with T_{15}, reached a maximum, and then decreased at higher T_{15} values (Figure 5). The increase in PPBR with the linear coefficient of T_{15} was higher in heated mesocosms (Table 1).

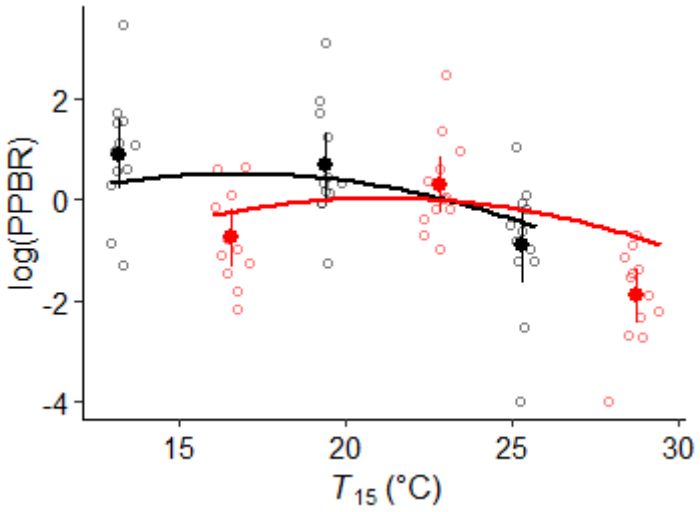


Figure 5: T_{15} and artificial warming effects on Predator-Prey Biomass Ratio on a log scale. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean values at each sampling date and bars represent the 95 % confident intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

Biomass Size Spectra

Fish treatments had no significant effect on the BSS slope and intercept (i.e. the height of BSS). We found that BSS slope steepened with increasing T_{15} in both unheated and heated mesocosms (Table 1). However, we found that T_{15} effect on the BSS intercept depended on the artificial mesocosm warming (Table 1). In unheated mesocosms, increasing T_{15} led to an increase on the BSS intercept, whereas T_{15} had no significant effect on intercept in heated mesocosms. We illustrated this result by plotting the BSS of all the mesocosms at three different T_{15} values: 10, 20 and 30 °C (Figure 6a). We also illustrated the effect of increasing T_{15} on BSS intercept of unheated mesocosms, and the height of heated mesocosms for a T_{15} value of 20 °C (Figure 6b). Increasing the T_{15} by +10 °C decreases the slope by 0.04 and increases the intercept by 0.18 in the unheated mesocosms. Finally, BSS intercept is lower in heated mesocosms than in unheated mesocosms when T_{15} is above 20 °C.

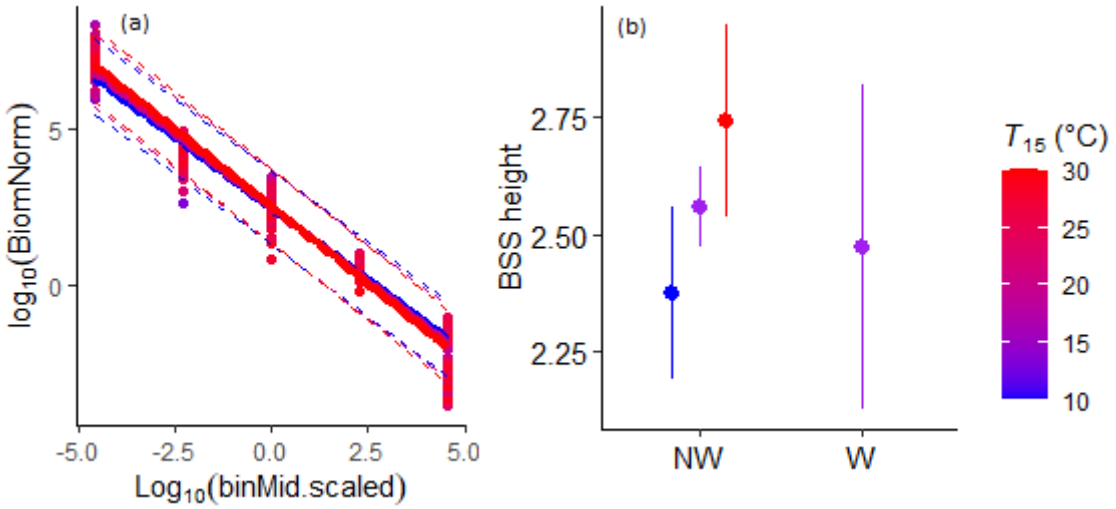


Figure 6: Increasing T_{15} effect on (a) BSS including all the mesocosms and (b) BSS intercept depending on the artificial warming. Colour gradient from blue to red represent the mean temperature of the 15 days prior the sampling date (T_{15}), from 10 to 30 °C. Dotted lines and vertical bars represent the 95 % confidence interval.

Table 1: Outputs of deviance analysis on the most parsimonious models for the ecological index *S* and *H'*, community density and biomass, Predator-Prey Biomass Ratios and Biomass Size Spectra.

RESPONSE VARIABLE		COMPARTMENT	N	PREDICTORS	DF	CHISQ	P
ECOLOGICAL INDEX	S	Macroinvertebrate	72	T_{15}	1	29.0	< 0.001 ***
		Phytoplankton	72	T_{15}	1	14.4	< 0.001 ***
				$I(T_{15}^2)$	1	11.4	< 0.001 ***
	H'	Macroinvertebrate	72	T_{15}	1	83.7	< 0.001 ***
				$I(T_{15}^2)$	1	88.9	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	0.0	0.973
				Fish	2	1.6	0.442
				T_{15}: artificial warming	1	2.3	0.128
				$I(T_{15}^2)$: artificial warming	1	5.5	0.019 *
				T_{15}: fish	2	9.8	0.007 *
				$I(T_{15}^2)$: fish	2	8.9	0.011 *
		Phytoplankton	72	T_{15}	1	3.6	0.056
				$I(T_{15}^2)$	1	4.5	0.033 *
				Fish	2	0.6	0.739
				T_{15}: fish	2	7.8	0.020 *
COMMUNITY DENSITY		Macroinvertebrate	72	T_{15}	1	91.4	< 0.001 ***
				$I(T_{15}^2)$	1	85.1	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	25.8	< 0.001 ***
				T_{15}: artificial warming	1	21.4	< 0.001 ***
		Zooplankton	71	T_{15}	1	21.5	< 0.001 ***
				$I(T_{15}^2)$	1	25.7	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	7.3	0.007 **
				T_{15}: artificial warming	1	4.9	0.028 *
		Phytoplankton	72	T_{15}	1	1.5	0.220
				$I(T_{15}^2)$	1	2.3	0.131
				Artificial warming	1	0.0	0.992
				T_{15}: artificial warming	1	5.6	0.018*
				$I(T_{15}^2)$: artificial warming	1	4.1	0.043*
COMMUNITY BIOMASS		Macroinvertebrate	72	No predictors			
		Zooplankton	71	T_{15}	1	23.8	< 0.001 ***
				$I(T_{15}^2)$	1	28.7	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	12.0	< 0.001 ***
		Phytoplankton	72	T_{15}	1	0.3	0.568
				$I(T_{15}^2)$	1	1.1	0.291
				Artificial warming	1	0.0	0.995
				T_{15}: artificial warming	1	9.7	0.002 **
				$I(T_{15}^2)$: artificial warming	1	7.4	0.006 **
PREDATOR-PREY BIOMASS RATIO		Zooplankton: Phytoplankton	71	T_{15}	1	2.9	0.090
				$I(T_{15}^2)$	1	17.2	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	4.2	0.040 *
				T_{15}: artificial warming	1	13.2	< 0.001 ***
BIOMASS SIZE SPECTRA		All	358	Log_{10}(binMid.scaled)	1	9949.2	< 0.001 ***
				T_{15}	1	0.2	0.675
				Artificial warming	1	3.3	0.070
				Log10(binMid.scaled): T_{15}	1	4.0	0.045 *
				T_{15}: artificial warming	1	6.3	0.012 *

4. DISCUSSION

This study aimed to expand our knowledge of the direct effects of warming and the indirect effects via phenotypic response to temperature (body size reduction and acclimation) on community composition and structure, predator-prey biomass ratio and biomass distribution. While theoretical approaches have already been proposed to this end (Sentis, Binzer, and Boukal 2017; Osmond et al. 2017; Bideault, Loreau, and Gravel 2019), we still lack empirical evidence on the interactive effects of warming and body size reduction on communities to improve our understanding of the ecological impacts of global warming on aquatic ecosystems (Ohlberger 2013). Here, we used a mesocosm experiment to provide a more comprehensive understanding of the diversity of the effects of warming and temperature-induced body size reduction in an aquatic predator. Overall, our hypotheses on the effects of fish and their body size on community properties were not supported. Indeed, our findings suggest that fish had only small effects on community structure, dynamics and trophic interactions, and that these effects are marginal compared to the stronger direct effects of seasonal temperature and artificial warming. Nevertheless, in line with our expectations, both seasonal and artificial warming had substantial impacts on community biomass, size spectrum and energetic transfer efficiency, providing new experimental evidence for the strong repercussions that global warming could have on aquatic ecosystems.

Fish treatments and seasonal temperature influenced diversity through effects on species abundances

We observed that in mesocosms with fish, macroinvertebrate and phytoplankton species richness increased with increasing T_{15}, whereas it was not significantly affected by T_{15} in mesocosms without fish. In all fish treatments, the relationships between the Shannon index of the macroinvertebrate community and T_{15} were U-shaped (initially decreasing with T_{15}, then increasing at higher values of T_{15}). Furthermore, this pattern was weaker with small-bodied fish with H' being less sensitive to T_{15}. For the phytoplankton community, fish treatments also modulated seasonal temperature effect on the Shannon index H', as in mesocosms without fish the relationship between H' and T_{15} was U-shaped and in mesocosms with large and small-bodied fish Shannon index increased monotonically with T_{15}. We did not find any significant effect of artificial warming on ecological indexes. Nor did we find significant differences in macroinvertebrate and phytoplankton community composition between experimental treatments using multivariate analyses. Taken together, this suggests that the observed differences in diversity were mainly due to variation in relative species abundance rather than species richness. This result is in line with Urrutia-Cordero et al. (2017), who showed that the loss of phytoplankton diversity is driven by the dominance of mixotrophic algae, whereas several other phytoplankton taxa may be displaced from the community. Chironomids density strongly increased in May, making this taxon very dominant in the macroinvertebrate community, which may explain why the relationship between the macroinvertebrate community Shannon index and seasonal temperature was U-shaped. In contrast, similar studies in mesocosms found that a +4 °C warming increased phytoplankton species richness and diversity due to an increase in productivity (Yvon-

Durocher et al. 2015), suggesting that warming can affect ecological indexes through changes in both abundance and community composition.

Presence and body size reduction of fish had little effect on community structure and trophic interactions

Apart from the effects on species richness and Shannon index, we detected very few of independent or interactive effects of the presence or body size of our fish with warming on community composition, structure and BSS. These results were contrary to our expectations and contrast with previous mesocosm studies reporting that the effects of warming on the food chain biomass ratios depend on the presence of fish predators (Kratina et al. 2012; Hansson et al. 2013; Svensson et al. 2017). Warming is expected to decrease the biomass of primary producers and odd trophic levels in systems with an even number of trophic levels, and conversely, increase the biomass of primary producers and odd trophic levels in systems with an odd number of trophic levels (Kratina et al. 2012). Our results also contrast with previous studies reporting that phenotypic variation at higher trophic levels and temperature acclimation can alter the trophic interactions strength, impacting community structure (Bideault, Loreau, and Gravel 2019; Sentis, Binzer, and Boukal 2017; Sentis, Morisson, and Boukal 2015; Sohlström et al. 2021; Post et al. 2008; Renneville et al. 2016). Theoretically, smaller individuals could have a higher energetic efficiency, especially at higher temperatures (Sentis et al. Submitted), giving them a competitive advantage over larger individuals (Ohlberger 2013). In this scenario, the intensity of trophic cascades induced by smaller predators may have been greater than those induced by larger predators. Almost all the previous studies are either theoretical or laboratory experiments considering simplified systems (e.g. systems with one predator and one prey, but see Edeline et al. (2013)).

Why fish have such a weak effect on communities?

The weak effects of fish in our experiment may be explained by three non-exclusive hypotheses. First, the addition of only four small predatory fish was not enough to induce a significant predation pressure on lower trophic levels compared to other invertebrate predators that had colonized the mesocosms, such as odonates larvae and notonecta that could have dampened the predation effect of our medaka fish. In addition, the abundance of many other invertebrate predators could explain the lack of large zooplankton such as cladocerans, which are preferential prey for medaka fish (Edeline et al. 2013; Renneville et al. 2016). This may have limited our chances of detect any fish-induced trophic cascade. Second, the 10 % reduction in body size between small- and large-bodied fish may not have been strong enough to detect impacts on community structure (although in Audzijonyte et al. (2013), 4 % body size reduction in fish length-at-age over 50 years had strong impacts on interspecific interactions and community biomass). In addition, body size differences between small and large-bodied fish decreased during the experiment, and body sizes were no longer significantly different at the end of the experiment (see Text S 1 and Figure S 2 in the supplementary information for more details). Third, in mesocosm experiments, the effects of differences in fish body size may have potentially be mitigated by uncontrolled environmental factors and compensation phenomena at the community level. This emphasizes the importance of setting complex and realistic experiments to shed light on the direct and indirect impacts of climate change on ecosystems.

Zooplankton grazing modifies phytoplankton communities more strongly than the direct effects of warming

In line with our expectations, we found a unimodal effect of T_{15} on community density, although this effect differed between biological compartments. Macroinvertebrate density had a hump-shaped relationship with T_{15} which can be explained by a strong increase in chironomids density in May (see Figure S 13 in the supplementary information for more details). As for macroinvertebrate density, zooplankton density also showed a hump-shaped relationship with T_{15}. In contrast, we did not detect any effects of T_{15} on phytoplankton density in unheated mesocosms. In heated mesocosms, we found a U-shaped relationship between phytoplankton density and T_{15}. This result is surprising as we expected that increasing T_{15} would stimulate primary productivity, especially at the beginning of the experiment when temperatures were low. It is noteworthy that we observed that increasing T_{15} increased the density of microalgae in the unheated mesocosms (see Figure S 18 in the supplementary information for more details). Although seasonal temperature or artificial warming had little effect on phytoplankton density, we observed architectural changes with an increase in less mobile colonial forms and less developed chloroplasts in heated mesocosms (results not shown). In addition, increased temperature can favour the development of parasitic fungi potentially harming the phytoplankton development (Ibelings et al. 2004). The decrease in phytoplankton density at intermediate T_{15} values was accompanied by an increase in zooplankton density, especially in the heated mesocosms. These results suggest that the main factor controlling phytoplankton dynamics was not temperature, but rather zooplankton grazing. More structuring effects of trophic cascades than direct temperature effects have already been reported by O'Connor et al. (2009). In addition, previous studies have shown that the capacity of zooplankton to control phytoplankton declines with warming (Petchey et al. 1999; Binzer et al. 2012), which may explain why phytoplankton density increases again at higher seasonal temperatures.

Increasing seasonal temperature and warming decreased heterotroph densities and total community biomass by affecting individual energy requirements

In line with our expectations, we found that macroinvertebrate density and zooplankton density and biomass were lower in heated mesocosms than in unheated ones. In addition, when T_{15} was above 20 °C, BSS intercept was lower in heated mesocosms than in unheated ones, and the decrease of BSS intercept with artificial warming was almost significant, suggesting a decrease in total community biomass with increasing seasonal temperature and artificial warming. These findings support our hypothesis that warming increases the energetic requirements of each individual. Thus, assuming that the resources available in the environment are constant, the environment may supply the needs of fewer individuals when it is heated (Allen, Brown, and Gillooly 2002). On the other hand, in line with Urrutia-Cordero et al. (2017), we did not detect any significant effects of artificial warming on phytoplankton density. Yvon-Durocher et al. (2015) and Velthuis et al. (2017) also showed that total community biomass was lower in heated mesocosms than in unheated ones, but their results differ from ours since the decrease in total biomass was due to a decrease in phytoplankton biomass rather than a decrease in zooplankton biomass. The difference in compartment responses to artificial

warming when the number of trophic levels changes is the result of potential confounding effects of temperature (affecting bottom-up control) and predation (affecting top-down control), adding complexity to our ability to predict the effects of global warming on biological community.

Warming-induced trophic transfer efficiency reduction as the hypothesized underlying mechanism for steeper slopes of BSS

The seminal study by Raymond Lindeman (1942) showed that the trophic transfer efficiency between adjacent trophic levels is about 10 %, i.e., that 10 % of the energy produced at one trophic level is returned to the next one (Lindeman 1942; Pauly and Christensen 1995). However, recent studies have suggested that this 10 % value may change with warming due to higher metabolic costs at higher temperatures (Barneche and Allen 2018). Barneche et al. (2021) found empirical support for this theory by showing that an artificial warming of +4 °C over seven years could reduce trophic transfer efficiency by up to 56 % in mesocosm experiments. Consequently, we expected both seasonal and artificial warming to alter the biomass ratio between zooplankton and phytoplankton. Our findings are in line with both our expectations and recent studies, as in our experiment phytoplankton biomass was not strongly affected by either T_{15} or artificial warming. In contrast, zooplankton biomass decreased at higher T_{15} values and was lower in heated mesocosms. This suggests that the decrease in predator-prey biomass ratio observed at higher T_{15} values and in heated mesocosms is due to a decrease in trophic transfer efficiency between zooplankton and phytoplankton with warming.

A decrease in trophic transfer efficiency under warming may also be the underlying mechanism explaining the steepening of BSS slopes with increasing T_{15}. In fact, we found that community composition did not change, that variations in individual carbon biomass were very small (see Text S 7 and Figures S 15-17 in the supplementary information for more details) and that primary producers barely responded to our experimental factors, suggesting that the steepening of the BSS slope with increasing seasonal temperature is rather due to a decrease in the consumers density (i.e. invertebrate and zooplankton) which can be the result of a decrease in trophic transfer efficiency. Dossena et al. (2012) also found steeper BSS slopes in heated mesocosms in spring due to a decrease in the proportion of larger organisms, which might be explained by a decrease in trophic transfer efficiency, although the opposite was observed in autumn. Reduced trophic transfer efficiency with warming has important ecological implications, since trophic transfer is a key determinant of biomass distribution in ecosystems (Sheldon, Sutcliffe Jr., and Paranjape 1977; Brown and Gillooly 2003), and reduced trophic transfer efficiency can negatively impact large consumers and affect ecosystem functioning (Barneche et al. 2021).

Relative importance of direct vs indirect effects through body size changes of global warming on communities

Given the potential impacts of climate warming on communities, which may stem from both the direct effects of temperature and its indirect effects through body size reductions, it is crucial to understand how these direct and indirect effects combine to

better predict the impact of global warming on aquatic ecosystems. Our findings indicate that predator body size reduction had negligible effects on community structure and trophic interactions. Conversely, direct seasonal and artificial warming effects significantly influenced community structure and energetic transfer efficiency. It is pertinent to point out that the significant ecological impacts of seasonal warming, emphasized in the study, are highly likely to encompass additional effects from unmeasured factors that vary throughout the season and covary with the rise in seasonal temperature. In the context of global warming, our results suggests that the direct effects of increasing temperature have a dominant effect on communities in comparison to indirect effects driven by changes in body size. While our experimental findings may suggest that accounting for temperature-induced body size reductions is unnecessary when assessing the ecological impacts of global warming, previous studies have suggested otherwise. For instance, Bernhardt, Sunday, and O'Connor (2018) demonstrated that while warming directly reduces the carrying capacity of unicellular phytoplankton, decreasing body size can counteract this effect, mitigating temperature's negative impact. In addition, Réveillon et al. (2022) found that reduced body size weakened direct effects of warming on resource and consumer persistence. Nevertheless, these two studies were conducted under laboratory conditions with simplified community structure (one or two species only). We thus need more empirical studies in richer communities under more natural conditions to better determine the relative importance of the direct and indirect effects of global warming on ecological communities.

5. CONCLUSION

Our results suggest that the effects of fish on community structure, dynamics and biomass distribution are relatively marginal compared to the direct effects of seasonal temperature and artificial warming. At the beginning of the experiment where temperature was low, macroinvertebrates and zooplankton densities increased with rising seasonal temperature but decreased when it reached higher temperature. Macroinvertebrate and zooplankton densities were lower in heated mesocosms, and BSS intercept was also lower in heated mesocosms at high seasonal temperatures (above 20 °C), supporting the hypothesis that the environment may supply the needs of fewer individuals when heated (Allen, Brown, and Gillooly 2002; Yvon-Durocher et al. 2015). In contrast, phytoplankton were not strongly impacted by increasing seasonal temperature or artificial warming, suggesting that top-down effects were more structuring than direct temperature effects on primary production. In line with Barneche et al. (2021), we found empirical support for the theory that warming can alter trophic transfer efficiency since predator-prey biomass ratios were lower in heated mesocosms than in unheated ones and at high seasonal temperatures. The dependence of trophic transfer efficiency on temperature has important ecological implications as it is expected to affect community structure, dynamics and size spectrum and ecosystem functioning (Barneche et al. 2021).

SPECULATIONS

Our study aims at determining which climate warming factor - body size shifts or temperature – has the most significant impacts on natural communities and ecosystems. Although previous study suggested that temperature-induced body size shifts could alter predator-prey interactions (Bideault, Loreau, and Gravel 2019) and modulate the effects of global warming on communities, our empirical findings suggest that the effects of body size changes are marginal compared to the direct effects of warming. However, we recognize that our result may be context specific (i.e. low-productivity oligotrophic environment), and we argue that further experimental studies in other environmental contexts are needed to broaden our understanding of the impacts of temperature-induced body size shifts on aquatic ecosystems. In addition, Martins et al. (2023) recently showed that changes in community composition contribute more to changes in body size than variations in size within species, but that substantial variations in the magnitude and direction of size changes were observed in response to each mechanism independently. Consequently, we believe that future research should focus on how body size shifts are articulated at different levels of biological organization (i.e. individual, population and community scales), and on their repercussions in natural ecosystems.

REFERENCES

Alberto-Payet, Fanny, Remy Lassus, Alejandro Isla, Martin Daufresne, and Arnaud Sentis. 2022. "Nine Years of Experimental Warming Did Not Influence the Thermal Sensitivity of Metabolic Rate in the Medaka Fish Oryzias Latipes." *Freshwater Biology* 67 (3): 577–85. https://doi.org/10.1111/fwb.13864.

Allen, Andrew P., James H. Brown, and James F. Gillooly. 2002. "Global Biodiversity, Biochemical Kinetics, and the Energetic-Equivalence Rule." *Science* 297 (5586): 1545–48. https://doi.org/10.1126/science.1072380.

Álvarez-Codesal, Soraya, Cara A. Faillace, Alexandre Garreau, Elvire Bestion, Alexis D. Synodinos, and José M. Montoya. 2023. "Thermal Mismatches Explain Consumer–Resource Dynamics in Response to Environmental Warming." *Ecology and Evolution* 13 (6): e10179. https://doi.org/10.1002/ece3.10179.

Angilletta, Michael J. 2006. "Estimating and Comparing Thermal Performance Curves." *Journal of Thermal Biology* 31 (7): 541–45. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2006.06.002.

Arim, Matías, Francisco Bozinovic, and Pablo A. Marquet. 2007. "On the Relationship between Trophic Position, Body Mass and Temperature: Reformulating the Energy Limitation Hypothesis." *Oikos* 116 (9): 1524–30. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15768.x.

Arranz, Ignasi, Gaël Grenouillet, and Julien Cucherousset. 2023. "Human Pressures Modulate Climate-Warming-Induced Changes in Size Spectra of Stream Fish Communities." *Nature Ecology & Evolution* 7 (7): 1072–78. https://doi.org/10.1038/s41559-023-02083-z.

Atkinson, Angus. 1994. "Temperature and Organism Size: A Biological Law for Ectotherms?" *Advances in Ecological Research* 25: 1–58. https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60212-3.

Atkinson, Angus, Martin K.S. Lilley, Andrew G. Hirst, Andrea J. McEvoy, Glen A. Tarran, Claire Widdicombe, Elaine S. Fileman, et al. 2021. "Increasing Nutrient Stress Reduces the Efficiency of Energy Transfer through Planktonic Size Spectra." *Limnology and Oceanography* 66 (2): 422–37. https://doi.org/10.1002/lno.11613.

Audzijonyte, Asta, Anna Kuparinen, Rebecca Gorton, and Elizabeth A. Fulton. 2013. "Ecological Consequences of Body Size Decline in Harvested Fish Species: Positive Feedback Loops in Trophic Interactions Amplify Human Impact." *Biology Letters* 9 (2): 20121103. https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.1103.

Barneche, Diego R., and Andrew P. Allen. 2018. "The Energetics of Fish Growth and How It Constrains Food-Web Trophic Structure." *Ecology Letters* 21 (6): 836–44. https://doi.org/10.1111/ele.12947.

Barneche, Diego R., Chris J. Hulatt, Matteo Dossena, Daniel Padfield, Guy Woodward, Mark Trimmer, and Gabriel Yvon-Durocher. 2021. "Warming Impairs Trophic Transfer Efficiency in a Long-Term Field Experiment." *Nature* 592 (7852): 76–79. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03352-2.

Bates, Douglas, Martin Mächler, Ben Bolker, and Steve Walker. 2015. "Fitting Linear Mixed-Effects Models Using Lme4." *Journal of Statistical Software* 67: 1–48. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01.

Baumgärtner, Daniel, and Karl-Otto Rothhaupt. 2003. "Predictive Length–Dry Mass Regressions for Freshwater Invertebrates in a Pre-Alpine Lake Littoral." *International Review of Hydrobiology* 88 (5): 453–63. https://doi.org/10.1002/iroh.200310632.

Bazin, Simon, Claire Hemmer-Brepson, Maxime Logez, Arnaud Sentis, and Martin Daufresne. 2023. "Distinct Impacts of Feeding Frequency and Warming on Life History Traits Affect Population Fitness in Vertebrate Ectotherms." *Ecology and Evolution* 13 (11): e10770. https://doi.org/10.1002/ece3.10770.

Benke, Arthur C., Alexander D. Huryn, Leonard A. Smock, and J. Bruce Wallace. 1999. "Length-Mass Relationships for Freshwater Macroinvertebrates in North America with Particular Reference to the Southeastern United States." *Journal of the North American Benthological Society* 18 (3): 308–43. https://doi.org/10.2307/1468447.

Bernhardt, Joey R., Jennifer M. Sunday, and Mary I. O'Connor. 2018. "Metabolic Theory and the Temperature-Size Rule Explain the Temperature Dependence of Population Carrying Capacity." *The American Naturalist* 192 (6): 687–97. https://doi.org/10.1086/700114.

Bideault, Azenor, Michel Loreau, and Dominique Gravel. 2019. "Temperature Modifies Consumer-Resource Interaction Strength Through Its Effects on Biological Rates and Body Mass." *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 45.

Binzer, Amrei, Christian Guill, Ulrich Brose, and Björn C. Rall. 2012. "The Dynamics of Food Chains under Climate Change and Nutrient Enrichment." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1605): 2935–44. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0230.

Bourrelly, Pierre. 1966. *Les Algues d'eau douce, initiation à la systématique ...: Les algues bleues et rouges*. N. Boubée.

———. 1972. *Les Algues d'eau douce: Les algues vertes*. N. Boubée et Cie.

———. 1981. *Les algues d'eau douce: initiation a la systematique. Les Algues jaunes et brunes, Chrysophycees, Pheophycees, Xanthophycees, et Diatomees. tomeII*. Société nouvelle des Éditions Boubée.

Brandl, Zdeněk. 1998. "Feeding Strategies of Planktonic Cyclopoids in Lacustrine Ecosystems." *Journal of Marine Systems* 15 (1): 87–95. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(97)00042-0.

Brown, James H., and James F. Gillooly. 2003. "Ecological Food Webs: High-Quality Data Facilitate Theoretical Unification." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 (4): 1467–68. https://doi.org/10.1073/pnas.0630310100.

Brown, James H., James F. Gillooly, Andrew P. Allen, Van M. Savage, and Geoffrey B. West. 2004. “Toward a Metabolic Theory of Ecology.” *Ecology* 85 (7): 1771–89. https://doi.org/10.1890/03-9000.

Cuthbert, Ross N., Ryan J. Wasserman, Tatenda Dalu, Horst Kaiser, Olaf L. F. Weyl, Jaimie T. A. Dick, Arnaud Sentis, Michael W. McCoy, and Mhairi E. Alexander. 2020. “Influence of Intra- and Interspecific Variation in Predator–Prey Body Size Ratios on Trophic Interaction Strengths.” *Ecology and Evolution* 10 (12): 5946–62. https://doi.org/10.1002/ece3.6332.

Daufresne, Martin, Kathrin Lengfellner, and Ulrich Sommer. 2009. “Global Warming Benefits the Small in Aquatic Ecosystems.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (31): 12788–93. https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106.

De Roos, André M., Lennart Persson, and Edward McCauley. 2003. “The Influence of Size-Dependent Life-History Traits on the Structure and Dynamics of Populations and Communities.” *Ecology Letters* 6 (5): 473–87. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00458.x.

Denny, J., R. Spehar, K. Mead, and S. Yousuff. 1991. “Guidelines for Culturing the Japanese Medaka, ‘Oryzias Latipes’.”

Dhillon, Rashpal S., and Michael G. Fox. 2004. “Growth-Independent Effects of Temperature on Age and Size at Maturity in Japanese Medaka (Oryzias Latipes).” *Copeia* 2004 (1): 37–45. https://doi.org/10.1643/CI-02-098R1.

Donelson, Jennifer M., Philip L. Munday, Mark I. McCORMICK, and Göran E. Nilsson. 2011. “Acclimation to Predicted Ocean Warming through Developmental Plasticity in a Tropical Reef Fish.” *Global Change Biology* 17 (4): 1712–19. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02339.x.

Dossena, Matteo, Gabriel Yvon-Durocher, Jonathan Grey, José M. Montoya, Daniel M. Perkins, Mark Trimmer, and Guy Woodward. 2012. “Warming Alters Community Size Structure and Ecosystem Functioning.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1740): 3011–19. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0394.

Edeline, Eric, Gérard Lacroix, Christine Delire, Nicolas Poulet, and Stéphane Legendre. 2013. “Ecological Emergence of Thermal Clines in Body Size.” *Global Change Biology* 19 (10): 3062–68. https://doi.org/10.1111/gcb.12299.

Edeline, Eric, Osamu Terao, and Kiyoshi Naruse. 2016. “Empirical Evidence for Competition-Driven Semelparity in Wild Medaka.” *Population Ecology* 58 (3): 371–83. https://doi.org/10.1007/s10144-016-0551-4.

Edwards, Andrew M., James P. W. Robinson, Michael J. Plank, Julia K. Baum, and Julia L. Blanchard. 2017. “Testing and Recommending Methods for Fitting Size Spectra to Data.” *Methods in Ecology and Evolution* 8 (1): 57–67. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12641.

Emmerson, Mark C., and Dave Raffaelli. 2004. “Predator–Prey Body Size, Interaction Strength and the Stability of a Real Food Web.” *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 399–409. https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00818.x.

Emmerson, ME, JM Montoya, and G Woodward. 2005. “Allometric Scaling and Body-Size Constraints in Complex Food Webs.” *Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem Development, and Environmental Change (Ed. by PC de Ruiter, V. Wolters and JC Moore). Academic Press, San Diego, USA*.

Enriquez, Thomas, David Renault, Maryvonne Charrier, and Hervé Colinet. 2018. “Cold Acclimation Favors Metabolic Stability in Drosophila Suzukii.” *Frontiers in Physiology* 9: 1506. https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01506.

Ersoy, Zeynep, Erik Jeppesen, Serena Sgarzi, Ignasi Arranz, Miguel Cañedo-Argüelles, Xavier D. Quintana, Frank Landkildehus, Torben L. Lauridsen, Mireia Bartrons, and Sandra Brucet. 2017. "Size-Based Interactions and Trophic Transfer Efficiency Are Modified by Fish Predation and Cyanobacteria Blooms in Lake Mývatn, Iceland." *Freshwater Biology* 62 (11): 1942–52. https://doi.org/10.1111/fwb.13039.

Evangelista, Charlotte, Julia Dupeu, Joakim Sandkjenn, Beatriz Diaz Pauli, Anders Herland, Jacques Meriguet, Leif Asbjørn Vøllestad, and Eric Edeline. 2021. "Ecological Ramifications of Adaptation to Size-Selective Mortality." *Royal Society Open Science* 8 (10): 210842. https://doi.org/10.1098/rsos.210842.

Feller, R. J., and R. M. Warwick. 1988. "Energetics." In *Feller, R.J. and Warwick, R.M. <https://Researchrepository.Murdoch.Edu.Au/View/Author/Warwick, Richard.Html> (1988) Energetics. In: Higgins, R.P. and Thiel, H., (Eds.) Introduction to the Study of Meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C, Pp. 181-196.*, edited by R. P. Higgins and H. Thiel, 181–96. Washington, D.C: Smithsonian Institution Press. https://researchrepository.murdoch.edu.au/id/eprint/23184/.

Forster, Jack, Andrew G. Hirst, and David Atkinson. 2012. "Warming-Induced Reductions in Body Size Are Greater in Aquatic than Terrestrial Species." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (47): 19310–14. https://doi.org/10.1073/pnas.1210460109.

Fox, John, Sanford Weisberg, Daniel Adler, Douglas Bates, Gabriel Baud-Bovy, Steve Ellison, David Firth, et al. 2012. "Package 'Car.'" *Vienna: R Foundation for Statistical Computing* 16 (332): 333.

Fryer, G. 1957. "The Food of Some Freshwater Cyclopoid Copepods and Its Ecological Significance." *Journal of Animal Ecology* 26 (2): 263–86. https://doi.org/10.2307/1747.

García-Comas, Carmen, Akash R. Sastri, Lin Ye, Chun-Yi Chang, Fan-Sian Lin, Min-Sian Su, Gwo-Ching Gong, and Chih-hao Hsieh. 2016. "Prey Size Diversity Hinders Biomass Trophic Transfer and Predator Size Diversity Promotes It in Planktonic Communities." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (1824): 20152129. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2129.

Gardner, Janet L., Anne Peters, Michael R. Kearney, Leo Joseph, and Robert Heinsohn. 2011. "Declining Body Size: A Third Universal Response to Warming?" *Trends in Ecology & Evolution* 26 (6): 285–91. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.005.

Gorsky, Gaby, Mark D. Ohman, Marc Picheral, Stéphane Gasparini, Lars Stemmann, Jean-Baptiste Romagnan, Alison Cawood, Stéphane Pesant, Carmen García-Comas, and Franck Prejger. 2010. "Digital Zooplankton Image Analysis Using the ZooScan Integrated System." *Journal of Plankton Research* 32 (3): 285–303. https://doi.org/10.1093/plankt/fbp124.

Gray, Emilie M. 2013. "Thermal Acclimation in a Complex Life Cycle: The Effects of Larval and Adult Thermal Conditions on Metabolic Rate and Heat Resistance in Culex Pipiens (Diptera: Culicidae)." *Journal of Insect Physiology* 59 (10): 1001–7. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.08.001.

Grosjean, Philippe, Marc Picheral, Caroline Warembourg, and Gabriel Gorsky. 2004. "Enumeration, Measurement, and Identification of Net Zooplankton Samples Using the ZOOSCAN Digital Imaging System." *ICES Journal of Marine Science* 61 (4): 518–25. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.03.012.

Guiet, Jérôme, Jean-Christophe Poggiale, and Olivier Maury. 2016. "Modelling the Community Size-Spectrum: Recent Developments and New Directions." *Ecological Modelling* 337: 4–14. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.05.015.

Hadfield, Jarrod D. 2010. “MCMC Methods for Multi-Response Generalized Linear Mixed Models: The MCMCglmm R Package.” *Journal of Statistical Software* 33: 1–22. https://doi.org/10.18637/jss.v033.i02.

Hansson, Lars-Anders, Alice Nicolle, Wilhelm Graneli, Per Hallgren, Emma Kritzberg, Anders Persson, Jessica Bjork, P. Anders Nilsson, and Christer Bronmark. 2013. “Food-Chain Length Alters Community Responses to Global Change in Aquatic Systems.” *Nature Climate Change* 3 (3): 228–33. https://doi.org/10.1038/NCLIMATE1689.

Herman, Alex W. 1992. “Design and Calibration of a New Optical Plankton Counter Capable of Sizing Small Zooplankton.” *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 39 (3): 395–415. https://doi.org/10.1016/0198-0149(92)90080-D.

Hillebrand, Helmut, Claus-Dieter Dürselen, David Kirschtel, Utsa Pollingher, and Tamar Zohary. 1999. “Biovolume Calculation for Pelagic and Benthic Microalgae.” *Journal of Phycology* 35 (2): 403–24. https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x.

Hirshfield, Michael F. 1980. “An Experimental Analysis of Reproductive Effort and Cost in the Japanese Medaka, Oryzias Latipes.” *Ecology* 61 (2): 282–92. https://doi.org/10.2307/1935187.

Ibelings, Bas W., Arnout De Bruin, Maiko Kagami, Machteld Rijkeboer, Michaela Brehm, and Ellen Van Donk. 2004. “Host Parasite Interactions Between Freshwater Phytoplankton and Chytrid Fungi (Chytridiomycota)1.” *Journal of Phycology* 40 (3): 437–53. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03117.x.

Kingsolver, Joel G., and H. Arthur Woods. 2016. “Beyond Thermal Performance Curves: Modeling Time-Dependent Effects of Thermal Stress on Ectotherm Growth Rates.” *The American Naturalist* 187 (3): 283–94. https://doi.org/10.1086/684786.

Kirchen, Robert V. and West. 1976. *The Japanese Medaka: Its Care and Development*. Carolina Biological Supply Company.

Kooijman, S. A. L. M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511565403.

Kratina, Pavel, Hamish S. Greig, Patrick L. Thompson, Ticiana S. A. Carvalho-Pereira, and Jonathan B. Shurin. 2012. “Warming Modifies Trophic Cascades and Eutrophication in Experimental Freshwater Communities.” *Ecology* 93 (6): 1421–30. https://doi.org/10.1890/11-1595.1.

Kuznetsova, Alexandra, Per B. Brockhoff, and Rune H. B. Christensen. 2017. “LmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models.” *Journal of Statistical Software* 82: 1–26. https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13.

Legendre, Pierre, and Eugene D. Gallagher. 2001. “Ecologically Meaningful Transformations for Ordination of Species Data.” *Oecologia* 129 (2): 271–80. https://doi.org/10.1007/s004420100716.

Lemoine, Nathan P., and Deron E. Burkepile. 2012. “Temperature-Induced Mismatches between Consumption and Metabolism Reduce Consumer Fitness.” *Ecology* 93 (11): 2483–89. https://doi.org/10.1890/12-0375.1.

Lenzenweger, Rupert. 1996. *Desmidiaceenflora von Österreich. 1*. Bibliotheca phycologica 101. Berlin Stuttgart: Cramer in der Gebr.-Borntraeger-Verl.-Buchh.

———. 1997. *Desmidiaceenflora von Österreich, Teil 2*. 1st edition. Bibliotheca phycologica 102. Berlin Stuttgart: Borntraeger.

———. 1999. *Desmidiaceenflora von Österreich, Teil 3*. 1st edition. Bibliotheca phycologica 103. Berlin Stuttgart: Borntraeger.

———. 2003. *Desmidiaceenflora von Österreich: Teil 4*. Bibliotheca phycologica 111. Berlin Stuttgart: Borntraeger.
Lindeman, Raymond L. 1942. "The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology." *Ecology* 23 (4): 399–417. https://doi.org/10.2307/1930126.
Lindmark, Max, Magnus Huss, Jan Ohlberger, and Anna Gårdmark. 2018. "Temperature-Dependent Body Size Effects Determine Population Responses to Climate Warming." *Ecology Letters* 21 (2): 181–89. https://doi.org/10.1111/ele.12880.
Lindmark, Max, Jan Ohlberger, Magnus Huss, and Anna Gårdmark. 2019. "Size-Based Ecological Interactions Drive Food Web Responses to Climate Warming." *Ecology Letters* 22 (5): 778–86. https://doi.org/10.1111/ele.13235.
Mano, Hiroyuki, and Yoshinari Tanaka. 2012. "Size Specificity of Predation by Japanese Medaka Oryzias Latipes on Daphnia Pulex." *Journal of Freshwater Ecology* 27 (2): 309–13. https://doi.org/10.1080/02705060.2012.659222.
Martins, Inês S., Franziska Schrodt, Shane A. Blowes, Amanda E. Bates, Anne D. Bjorkman, Viviana Brambilla, Juan Carvajal-Quintero, et al. 2023. "Widespread Shifts in Body Size within Populations and Assemblages." *Science* 381 (6662): 1067–71. https://doi.org/10.1126/science.adg6006.
O'Connor, Mary I., Michael F. Piehler, Dina M. Leech, Andrea Anton, and John F. Bruno. 2009. "Warming and Resource Availability Shift Food Web Structure and Metabolism." *PLOS Biology* 7 (8): e1000178. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000178.
Ohlberger, Jan. 2013. "Climate Warming and Ectotherm Body Size – from Individual Physiology to Community Ecology." *Functional Ecology* 27 (4): 991–1001. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12098.
Osmond, Matthew M., Matthew A. Barbour, Joey R. Bernhardt, Matthew W. Pennell, Jennifer M. Sunday, and Mary I. O'Connor. 2017. "Warming-Induced Changes to Body Size Stabilize Consumer-Resource Dynamics." *The American Naturalist* 189 (6): 718–25. https://doi.org/10.1086/691387.
Parmesan, Camille, and Gary Yohe. 2003. "A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems." *Nature* 421 (6918): 37–42. https://doi.org/10.1038/nature01286.
Pauly, D., and V. Christensen. 1995. "Primary Production Required to Sustain Global Fisheries." *Nature* 374 (6519): 255–57. https://doi.org/10.1038/374255a0.
Perkins, Daniel M., Ian A. Hatton, Benoit Gauzens, Andrew D. Barnes, David Ott, Benjamin Rosenbaum, Catarina Vinagre, and Ulrich Brose. 2022. "Consistent Predator-Prey Biomass Scaling in Complex Food Webs." *Nature Communications* 13 (1): 4990. https://doi.org/10.1038/s41467-022-32578-5.
Persson, Lennart, and André M. De Roos. 2006. "Food-Dependent Individual Growth and Population Dynamics in Fishes." *Journal of Fish Biology* 69: 1–20. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01269.x.
Persson, Lennart, Kjell Leonardsson, André M. de Roos, Mats Gyllenberg, and Bent Christensen. 1998. "Ontogenetic Scaling of Foraging Rates and the Dynamics of a Size-Structured Consumer-Resource Model." *Theoretical Population Biology* 54 (3): 270–93. https://doi.org/10.1006/tpbi.1998.1380.
Petchey, Owen L., P. Timon McPhearson, Timothy M. Casey, and Peter J. Morin. 1999. "Environmental Warming Alters Food-Web Structure and Ecosystem Function." *Nature* 402 (6757): 69–72. https://doi.org/10.1038/47023.
Peters, Robert Henry. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge: Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511608551.

Pomeranz, Justin P. F., James R. Junker, and Jeff S. Wesner. 2022. "Individual Size Distributions across North American Streams Vary with Local Temperature." *Global Change Biology* 28 (3): 848–58. https://doi.org/10.1111/gcb.15862.

Post, David M., Eric P. Palkovacs, Erika G. Schielke, and Stanley I. Dodson. 2008. "Intraspecific Variation in a Predator Affects Community Structure and Cascading Trophic Interactions." *Ecology* 89 (7): 2019–32. https://doi.org/10.1890/07-1216.1.

Potapov, Anton M., Ulrich Brose, Stefan Scheu, and Alexei V. Tiunov. 2019. "Trophic Position of Consumers and Size Structure of Food Webs across Aquatic and Terrestrial Ecosystems." *The American Naturalist* 194 (6): 823–39. https://doi.org/10.1086/705811.

Raffard, Allan, Julien Cucherousset, Jérôme G. Prunier, Géraldine Loot, Frédéric Santoul, and Simon Blanchet. 2019. "Variability of Functional Traits and Their Syndromes in a Freshwater Fish Species (Phoxinus Phoxinus): The Role of Adaptive and Nonadaptive Processes." *Ecology and Evolution* 9 (5): 2833–46. https://doi.org/10.1002/ece3.4961.

Renneville, Clémentine, Arnaud Le Rouzic, Michel Baylac, Alexis Millot, Stéphane Loisel, and Eric Edeline. 2016. "Morphological Drivers of Trophic Cascades." *Oikos* 125 (8): 1193–1202. https://doi.org/10.1111/oik.02877.

Réveillon, Tom, Thibaut Rota, Éric Chauvet, Antoine Lecerf, and Arnaud Sentis. 2022. "Energetic Mismatch Induced by Warming Decreases Leaf Litter Decomposition by Aquatic Detritivores." *Journal of Animal Ecology* 91 (10): 1975–87. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13710.

Rohr, Jason R., David J. Civitello, Jeremy M. Cohen, Elizabeth A. Roznik, Barry Sinervo, and Anthony I. Dell. 2018. "The Complex Drivers of Thermal Acclimation and Breadth in Ectotherms." *Ecology Letters* 21 (9): 1425–39. https://doi.org/10.1111/ele.13107.

Rossiter, Wayne. 2017. "Revisiting the Energetic Efficiency Hypothesis: Body Mass, Metabolism, and Food Chain Length." *The American Midland Naturalist* 177 (1): 1–14. https://doi.org/10.1674/0003-0031-177.1.1.

Sabo, John L., Justin L. Bastow, and Mary E. Power. 2002. "Length–Mass Relationships for Adult Aquatic and Terrestrial Invertebrates in a California Watershed." *Journal of the North American Benthological Society* 21 (2): 336–43. https://doi.org/10.2307/1468420.

Schmid, Dominik W., Matthew D. McGee, Rebecca J. Best, Ole Seehausen, and Blake Matthews. 2019. "Rapid Divergence of Predator Functional Traits Affects Prey Composition in Aquatic Communities." *The American Naturalist* 193 (3): 331–45. https://doi.org/10.1086/701784.

Schneider, Caroline A., Wayne S. Rasband, and Kevin W. Eliceiri. 2012. "NIH Image to ImageJ: 25 Years of Image Analysis." *Nature Methods* 9 (7): 671–75.

Sentis, Arnaud, Amrei Binzer, and David S. Boukal. 2017. "Temperature-Size Responses Alter Food Chain Persistence across Environmental Gradients." *Ecology Letters* 20 (7): 852–62. https://doi.org/10.1111/ele.12779.

Sentis, Arnaud, Jean-Louis Hemptinne, and Jacques Brodeur. 2012. "Using Functional Response Modeling to Investigate the Effect of Temperature on Predator Feeding Rate and Energetic Efficiency." *Oecologia* 169 (4): 1117–25. https://doi.org/10.1007/s00442-012-2255-6.

Sentis, Arnaud, Julie Morisson, and David S. Boukal. 2015. "Thermal Acclimation Modulates the Impacts of Temperature and Enrichment on Trophic Interaction

Strengths and Population Dynamics." *Global Change Biology* 21 (9): 3290–98. https://doi.org/10.1111/gcb.12931.

Sheldon, R. W., W. H. Sutcliffe Jr., and M. A. Paranjape. 1977. "Structure of Pelagic Food Chain and Relationship Between Plankton and Fish Production." *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34 (12): 2344–53. https://doi.org/10.1139/f77-314.

Sheridan, Jennifer A., and David Bickford. 2011. "Shrinking Body Size as an Ecological Response to Climate Change." *Nature Climate Change* 1 (8): 401–6. https://doi.org/10.1038/nclimate1259.

Shurin, Jonathan B., Elizabeth T. Borer, Eric W. Seabloom, Kurt Anderson, Carol A. Blanchette, Bernardo Broitman, Scott D. Cooper, and Benjamin S. Halpern. 2002. "A Cross-Ecosystem Comparison of the Strength of Trophic Cascades." *Ecology Letters* 5 (6): 785–91. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00381.x.

Sieracki, Christian K., Michael E. Sieracki, and Charles S. Yentsch. 1998. "An Imaging-in-Flow System for Automated Analysis of Marine Microplankton." *Marine Ecology Progress Series* 168: 285–96. https://doi.org/10.3354/meps168285.

Sinclair, Brent J., Katie E. Marshall, Mary A. Sewell, Danielle L. Levesque, Christopher S. Willett, Stine Slotsbo, Yunwei Dong, et al. 2016. "Can We Predict Ectotherm Responses to Climate Change Using Thermal Performance Curves and Body Temperatures?" *Ecology Letters* 19 (11): 1372–85. https://doi.org/10.1111/ele.12686.

Smock, Leonard A. 1980. "Relationships between Body Size and Biomass of Aquatic Insects." *Freshwater Biology* 10 (4): 375–83. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1980.tb01211.x.

Sohlström, Esra H., Louise C. Archer, Bruno Gallo, Malte Jochum, Rebecca L. Kordas, Björn C. Rall, Benjamin Rosenbaum, and Eoin J. O'Gorman. 2021. "Thermal Acclimation Increases the Stability of a Predator–Prey Interaction in Warmer Environments." *Global Change Biology* 27 (16): 3765–78. https://doi.org/10.1111/gcb.15715.

Sprules, William Gary, and Lauren Emily Barth. 2016. "Surfing the Biomass Size Spectrum: Some Remarks on History, Theory, and Application." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73 (4): 477–95. https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0115.

Svensson, Filip, Erik Karlsson, Anna Gårdmark, Jens Olsson, Anders Adill, Jenny Zie, Pauline Snoeijs, and Johan S. Eklöf. 2017. "In Situ Warming Strengthens Trophic Cascades in a Coastal Food Web." *Oikos* 126 (8): 1150–61. https://doi.org/10.1111/oik.03773.

Terao, O. 1985. "Contribution to the Study of the Ecology of the Medaka, Oryzias Latipes, under Natural Conditions: Life Span, Reproduction, Food Habits and Its Seasonal Changes."

Thunell, Viktor, Max Lindmark, Magnus Huss, and Anna Gårdmark. 2021. "Effects of Warming on Intraguild Predator Communities with Ontogenetic Diet Shifts." *The American Naturalist* 198 (6): 706–18. https://doi.org/10.1086/716927.

Urrutia-Cordero, Pablo, Mattias K. Ekvall, Jens Ratcovich, Margarida Soares, Susanne Wilken, Huan Zhang, and Lars-Anders Hansson. 2017. "Phytoplankton Diversity Loss along a Gradient of Future Warming and Brownification in Freshwater Mesocosms." *Freshwater Biology* 62 (11): 1869–78. https://doi.org/10.1111/fwb.13027.

Uszko, Wojciech, Magnus Huss, and Anna Gårdmark. 2022. "Smaller Species but Larger Stages: Warming Effects on Inter- and Intraspecific Community Size Structure." *Ecology* 103 (7): e3699. https://doi.org/10.1002/ecy.3699.

Vagnon, Chloé, Franck Cattanéo, Chloé Goulon, David Grimardias, Jean Guillard, and Victor Frossard. 2021. “An Allometric Niche Model for Species Interactions in Temperate Freshwater Ecosystems.” *Ecosphere* 12 (3): e03420. https://doi.org/10.1002/ecs2.3420.

Van den Brink, Paul J., and Cajo J. F. Ter Braak. 1999. “Principal Response Curves: Analysis of Time-Dependent Multivariate Responses of Biological Community to Stress.” *Environmental Toxicology and Chemistry* 18 (2): 138–48. https://doi.org/10.1002/etc.5620180207.

Vandromme, Pieter, Lars Stemmann, Carmen Garcìa-Comas, Léo Berline, Xiaoxia Sun, and Gaby Gorsky. 2012. “Assessing Biases in Computing Size Spectra of Automatically Classified Zooplankton from Imaging Systems: A Case Study with the ZooScan Integrated System.” *Methods in Oceanography* 1–2: 3–21. https://doi.org/10.1016/j.mio.2012.06.001.

Velthuis, Mandy, Lisette N. de Senerpont Domis, Thijs Frenken, Susanne Stephan, Garabet Kazanjian, Ralf Aben, Sabine Hilt, Sarian Kosten, Ellen van Donk, and Dedmer B. Van de Waal. 2017. “Warming Advances Top-down Control and Reduces Producer Biomass in a Freshwater Plankton Community.” *Ecosphere* 8 (1): e01651. https://doi.org/10.1002/ecs2.1651.

Visser, Marcel E, and Christiaan Both. 2005. “Shifts in Phenology Due to Global Climate Change: The Need for a Yardstick.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1581): 2561–69. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356.

Vucic-Pestic, Olivera, Roswitha B. Ehnes, Björn C. Rall, and Ulrich Brose. 2011. “Warming up the System: Higher Predator Feeding Rates but Lower Energetic Efficiencies.” *Global Change Biology* 17 (3): 1301–10. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02329.x.

Wetzel, Robert G., and Gene E. Likens. 2000. “Composition and Biomass of Phytoplankton.” In *Limnological Analyses*, 147–74. Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3250-4_10.

White, Ethan P., Brian J. Enquist, and Jessica L. Green. 2008. “On Estimating the Exponent of Power-Law Frequency Distributions.” *Ecology* 89 (4): 905–12. https://doi.org/10.1890/07-1288.1.

Woodward, Guy, Bo Ebenman, Mark Emmerson, Jose M. Montoya, Jens M. Olesen, Alfredo Valido, and Philip H. Warren. 2005. “Body Size in Ecological Networks.” *Trends in Ecology & Evolution* 20 (7): 402–9. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.005.

Yvon-Durocher, Gabriel, Andrew P. Allen, Maria Cellamare, Matteo Dossena, Kevin J. Gaston, Maria Leitao, José M. Montoya, Daniel C. Reuman, Guy Woodward, and Mark Trimmer. 2015. “Five Years of Experimental Warming Increases the Biodiversity and Productivity of Phytoplankton.” *PLoS Biology* 13 (12): e1002324. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002324.

Yvon-Durocher, Gabriel, J. Iwan Jones, Mark Trimmer, Guy Woodward, and Jose M. Montoya. 2010. “Warming Alters the Metabolic Balance of Ecosystems.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1549): 2117–26. https://doi.org/10/bb33qb.

Yvon-Durocher, Gabriel, José M. Montoya, Mark Trimmer, and Guy Woodward. 2011. “Warming Alters the Size Spectrum and Shifts the Distribution of Biomass in Freshwater Ecosystems.” *Global Change Biology* 17 (4): 1681–94. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02321.x.

SUPPLEMENT INFORMATION

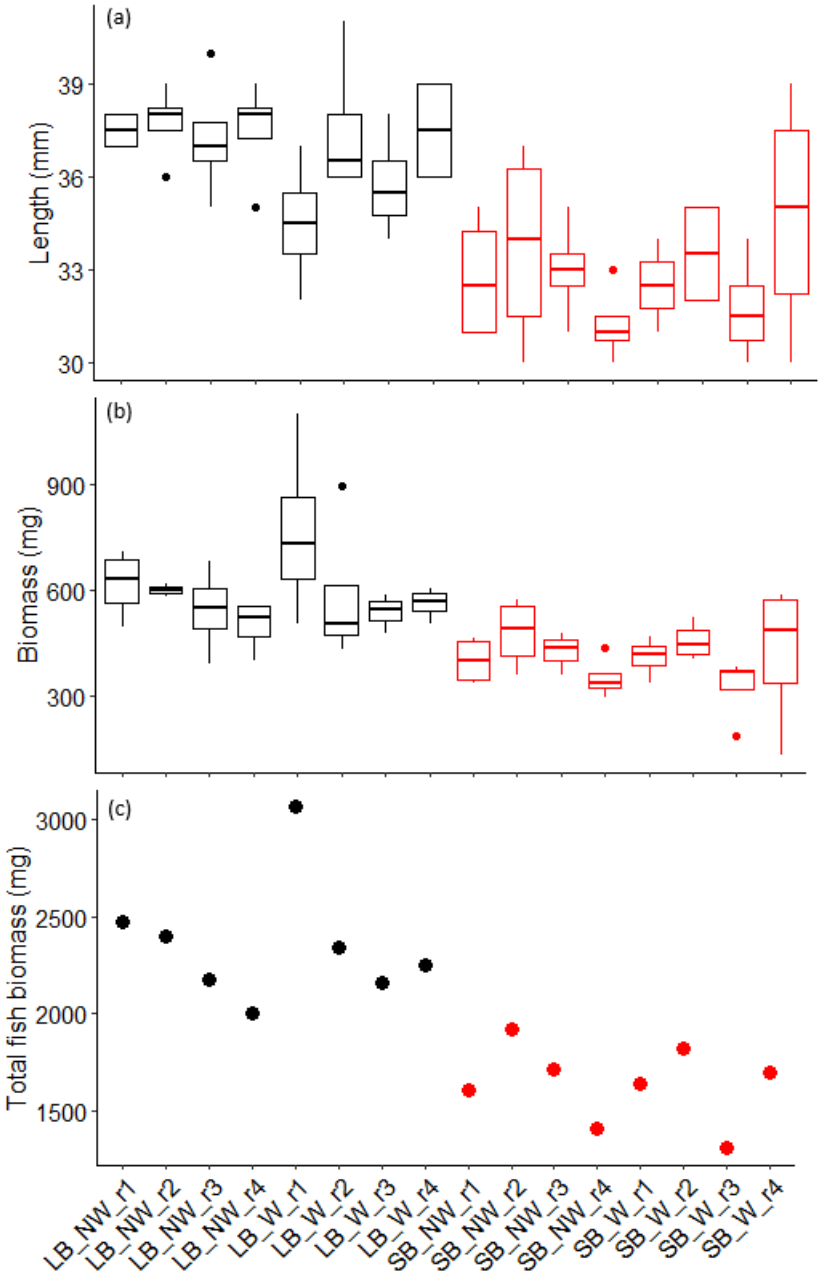


Figure S 1: (a) Individual fish length, (b) biomass and (c) total fish biomass in the mesocosms at the beginning of the experiment. Black and red colours represent fish reared at 20 and 30 °C, respectively.

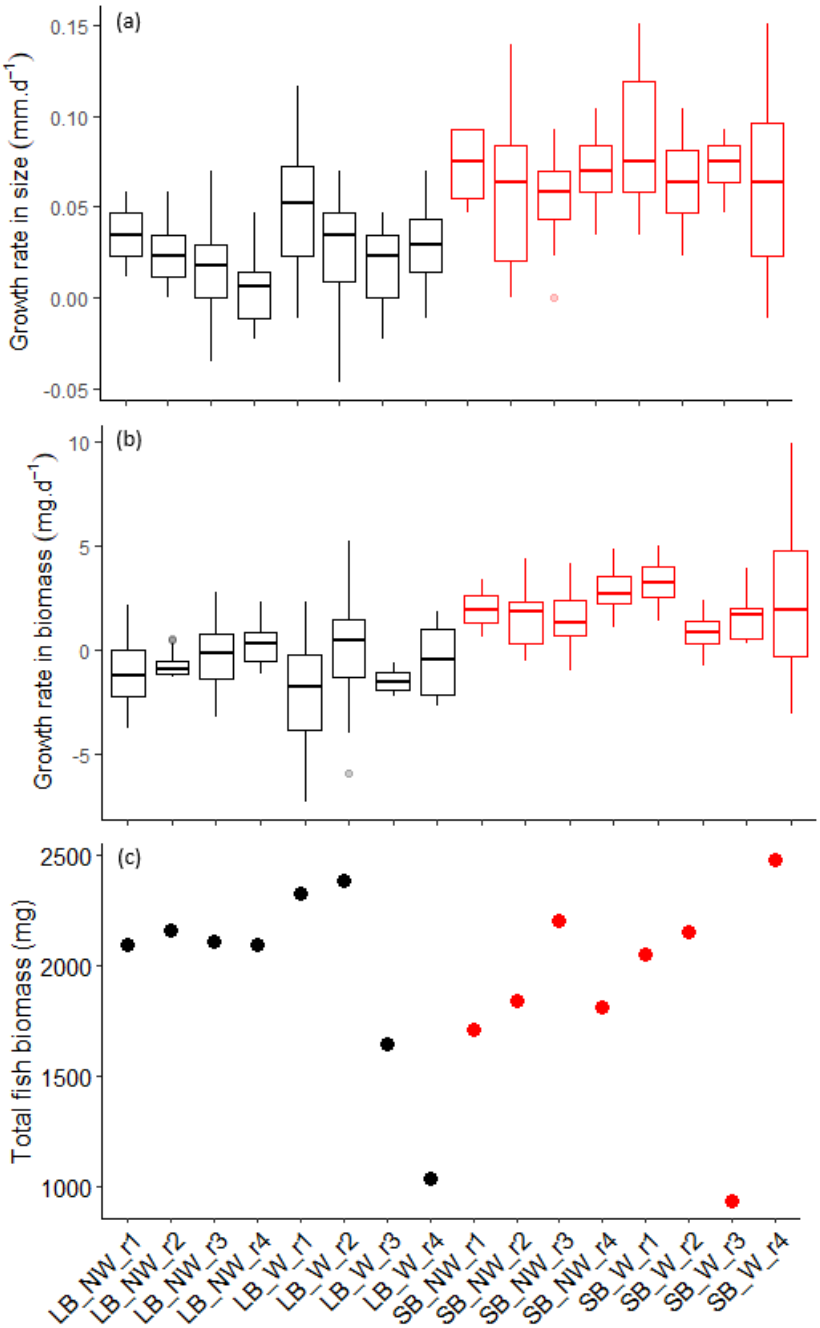


Figure S 2: Individual growth rate in (a) size and (b) biomass, and (c) total fish biomass in the mesocosms at the end of the experiment. Black and red colours represent fish reared at 20 and 30 °C, respectively.

Text S 1. Fish growth rate.

We measured and weighed all the fish at the end of the experiment. However, as we did not track the fish individually in the mesocosms, we do not know the growth rate of each individual. Instead, we performed permutations to obtain possible growth rates for each fish in a mesocosm, resulting in 8 (when two fish were dead), 12 (when one fish was dead) and 16 (when mortality was zero) growth rate values per mesocosm. We ran a linear mixed-effects model using growth rates as the response variable, fish origin and artificial warming as fixed factors, and mesocosm as a random factor. Finally, we finally performed a deviance analysis to test the significance of our fixed factors. We found that growth rates in terms of size and weight were higher in small-bodied fish than in large-bodied fish ($Chi^2 = 55.5, df = 1, p < 0.001$ and $Chi^2 = 43.3, df = 1, p < 0.001$, respectively) and that artificial warming had no significant effect on the growth rates of fish. At the end of the experiment, the total biomass of the fish in the mesocosms no longer depended on our fish treatments or the artificial warming.

Text S 2. Fish survival.

We investigated the effects of our fish origin (20 or 30 °C) and artificial warming (fixed effects) on fish survival probabilities during the mesocosm experiment using a mixed-effects Cox proportional hazards model (*coxme* function in the "coxme" package (Therneau 2015)), with mesocosm ID as a random factor. Analysis of deviance with the Wald test was performed to test the significance of the fixed parameters. Although 8 warm-acclimated fish versus only 2 cold-acclimated fish were dead at the end of the experiment, the survival probability was not significantly affected by the fish origin (Figure S 3, $Chi^2 = 3.7, df = 1, p = 0.055$) or artificial warming ($Chi^2 = 0.0, df = 1, p = 0.998$). We tested the assumptions of the mixed-effects Cox proportional hazards model using the *cox.zph* function ("survival" package (Therneau and Lumley 2015)) which correlates the corresponding set of scaled Schoenfeld residuals with time to test for independence between residuals and time. This test was not statistically significant for fish origin ($Chi^2 = 1.8, df = 1, p = 0.18$), artificial warming ($Chi^2 = 0.0, df = 1, p = 0.86$) and the global test ($Chi^2 = 1.8, df = 2, p = 0.40$), indicating proportional hazards (Figure S 4).

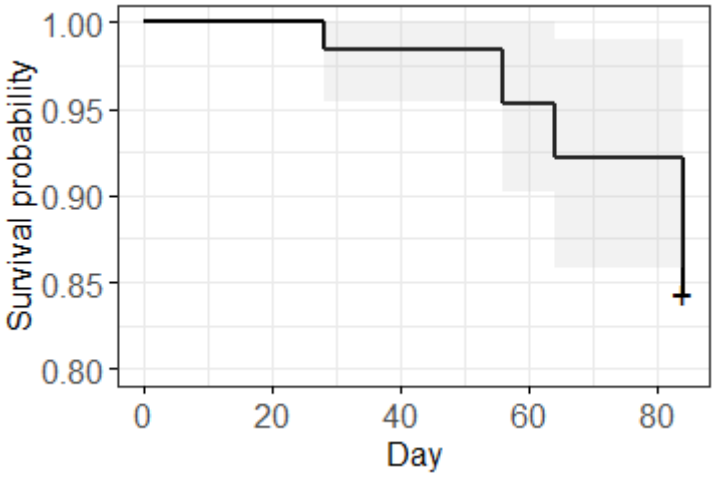


Figure S 3: Survival probability of fish from the start to the end of the mesocosm experiment.

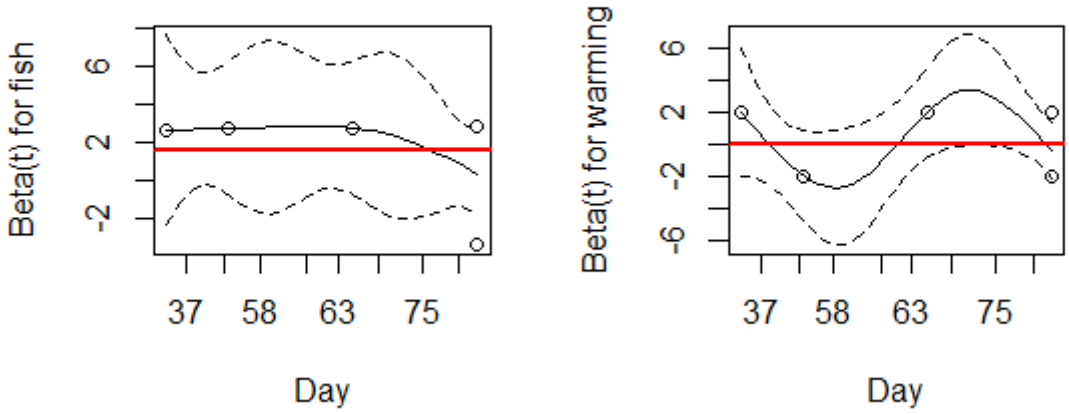


Figure S 4: Cox model assumption of hazard proportionality for fish origin and artificial warming.

Text S 3. Initial state of macroinvertebrate, zooplankton and phytoplankton communities.

At the onset of the experiment (i.e. on the day we introduced fish and started artificial warming) we sampled the macroinvertebrate and zooplankton (excluding organisms smaller than 200 µm, i.e. mainly rotifers) community, and measured the Chlorophyll a concentration as a proxy of phytoplankton density. We conducted a principal component analysis on the Hellinger-transformed density of macroinvertebrate taxa (as recommended in Legendre and Gallagher 2001), and carried out a permutational multivariate analysis of variance on Bray-Curtis distance matrices, using fish treatment and artificial warming as fixed factors. The underlying idea of this analyses was to test if the mesocosms randomly attributed to each fish and warming treatment differed across treatments before we introduced the fish and started artificial warming. Our analyses revealed no significant disparities among mesocosms attributed to fish treatment (*df = 2, F = 1.0, p = 0.394*) or artificial warming (*df = 1, F = 1.1, p = 0.357*) regarding macroinvertebrate community composition (Figure S 5). We computed mixed-effects models investigating fish treatment and artificial warming effects on zooplankton density, including the mesocosm ID as a random factor, to detect potential differences in zooplankton density between mesocosms with different experimental treatments. No significant differences in zooplankton density were detected between mesocosms with different fish treatments (Figure S 6, $Chi^2 = 0.66, df = 2, p = 0.720$), or between unheated and heated mesocosms ($Chi^2 = 0.39, df = 1, p = 0.533$). Finally, we carried out an analysis of variance on chlorophyll a concentration to detect potential differences in phytoplankton density between mesocosms with different experimental treatments. No differences in chlorophyll a concentration were found between mesocosms with different fish treatments (Figure S 7, *df = 2, F = 2.4, p = 0.113*), or between unheated and heated mesocosms (*df = 1, F = 0.1, p = 0.779*). Consequently, we inferred that the initial communities within all mesocosms were comparable before starting the experimental treatments.

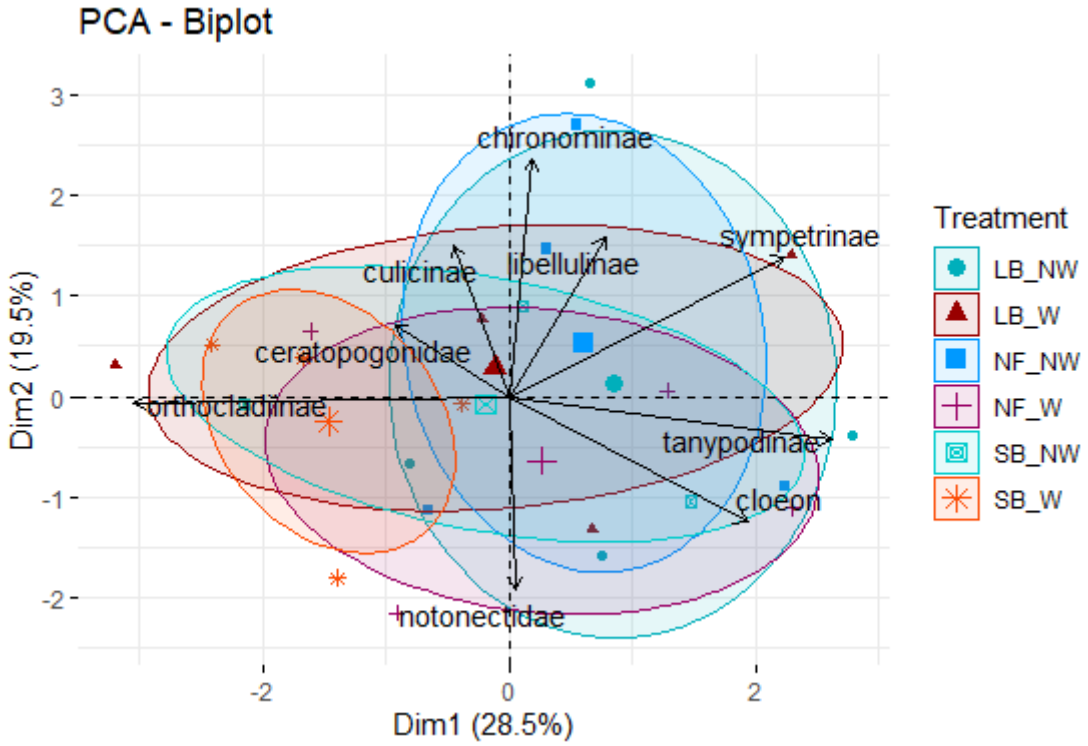


Figure S 5: multivariate analysis on the density of macroinvertebrate at the beginning of the experiment. Macroinvertebrate communities did not differ between our experimental treatments.

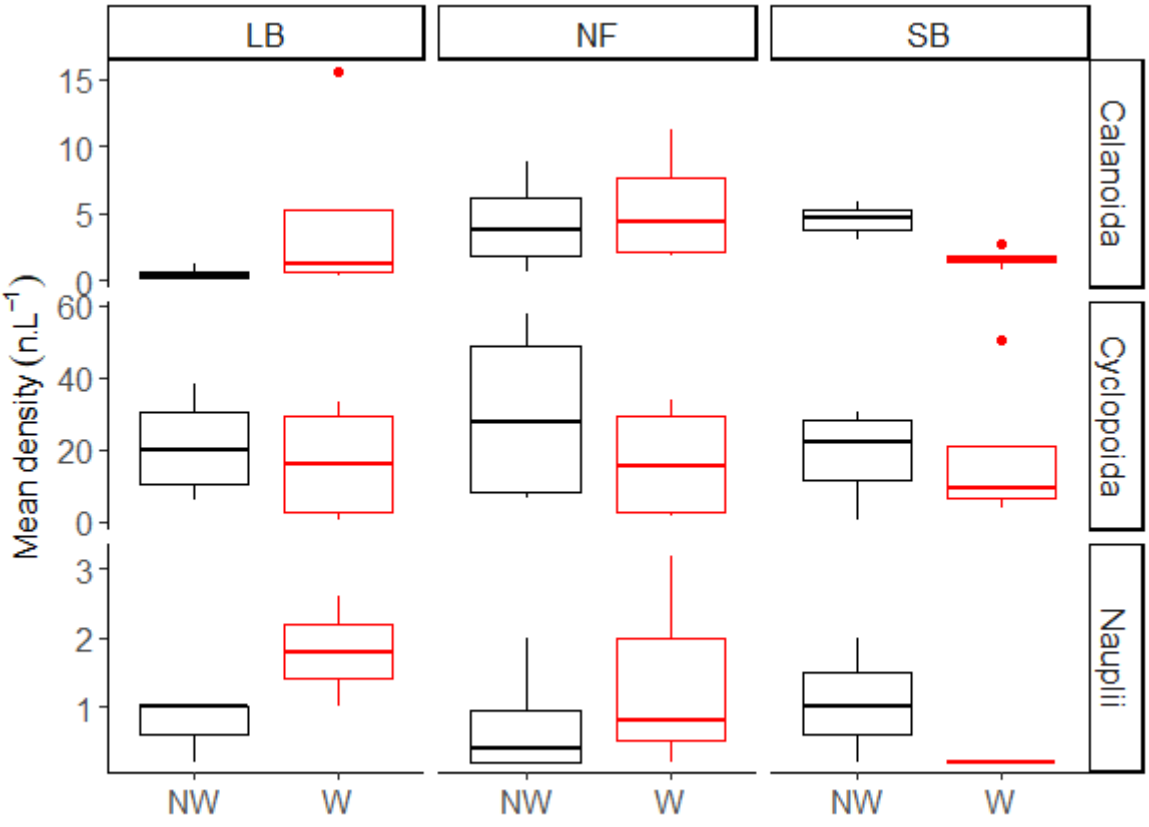


Figure S 6: Zooplankton density in the mesocosms attributed to the fish treatment and artificial warming at the beginning of the experiment.

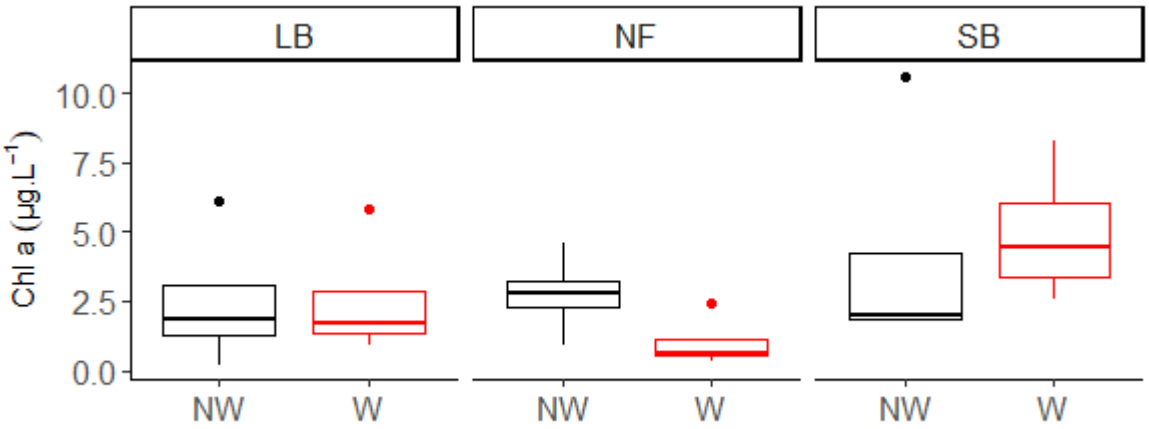


Figure S 7: Chlorophyll a concentration in the mesocosms attributed to the fish treatment and artificial warming at the beginning of the experiment.

Table S 1: Macroinvertebrate taxonomic list and body length - dry mass relationships (DM = aL^b, where DM is dry mass (mg), L is body length (mm), and *a* and *b* are constants) from literature. Where relationships coefficients *a* and *b* are missing, the higher taxonomic level coefficients were used.

Taxa	*b*	*a*	*Reference*
Diptera	**0.0054**	**2.430**	**[4]**
Chaoboridae			
Stratiomyidae			
Culicidae	***0.0320***	***2.038***	***[3]***
Culicinae			
Anophelinae			
Chironomidae			
Chironominae	*0.0047*	*1.820*	*[1]*
Orthocladiinae	*0.0034*	*2.360*	*[1]*
Tanypodinae	*0.0038*	*2.410*	*[3]*
Ceratopogonidae	**0.0161**	***1.120***	***[1]***
Tabanidae	***0.0050***	***2.591***	***[2]***
Tabaninae			
Ephemeroptera			
Caenidae	***0.0054***	***2.772***	***[2]***
Baetidae	***0.0053***	***2.875***	***[2]***
Cloeon sp			
Odonata			
Libellulidae	***0.0076***	***2.809***	***[2]***
Sympetrinae			
Libellulinae			
Hemiptera			
Gerridae	***0.0150***	***2.596***	***[2]***
Corixidae	***0.0031***	***2.904***	***[2]***
Notonectidae	***0.0031***	***2.904***	***[2]***

[1] Baumgärtner, and Rothhaupt. 2003. 'Predictive Length–Dry Mass Regressions for Freshwater Invertebrates in a Pre-Alpine Lake Littoral'. *International Review of Hydrobiology* 88 (5): 453–63.

[2] Benke, Huryn, Smock, and Wallace. 1999. 'Length-Mass Relationships for Freshwater Macroinvertebrates in North America with Particular Reference to the Southeastern United States'. *Journal of the North American Benthological Society* 18 (3): 308–43.

[3] Sabo, Bastow, and Power. 2002. 'Length–Mass Relationships for Adult Aquatic and Terrestrial Invertebrates in a California Watershed'. *Journal of the North American Benthological Society* 21 (2): 336–43.

[4] Smock. 1980. 'Relationships between Body Size and Biomass of Aquatic Insects'. *Freshwater Biology* 10 (4): 375–83.

Table S 2: Features list from ZooProcess.

NAME	DESCRIPTION
area	Surface area of the object in square pixels
meanpos	Average grey value within the object; sum of the grey values of all pixels in the object divided by the number of pixels
stddev	Standard deviation of the grey value used to generate the mean grey value
mode	Modal grey value within the object
minor	Minimum grey value within the object (0 = black)
max	Maximum grey value within the object (255 = white)
x	X position of the center of gravity of the object in the smallest rectangle enclosing the object
Y	Y position of the center of gravity of the object in the smallest rectangle enclosing the object
xstart	X coordinate of the top left point of the image in the smallest rectangle enclosing the object
ystart	Y coordinate of the top left point of the image in the smallest rectangle enclosing the object
XMg5	X position of the center of gravity of the object's grey level in the smallest rectangle enclosing the object
YMg5	Y position of the center of gravity of the object's grey level in the smallest rectangle enclosing the object
xmg5	X position of the center of gravity of the object, using a gamma value of 5
ymg5	Y position of the center of gravity of the object, using a gamma value of 5
bx	X coordinate of the top left point of the smallest rectangle enclosing the object
by	Y coordinate of the top left point of the smallest rectangle enclosing the object
width	Width of the smallest rectangle enclosing the object
height	Height of the smallest rectangle enclosing the object
perim	The length of the outside boundary of the object
major	Primary axis of the best fitting ellipse for the object
minor	Secondary axis of the best fitting ellipse for the object
angle	Angle between the primary axis and a line parallel to the x-axis of the image
circ	Circularity = (4 * Pi * Area) / Perim2) ; a value of 1 indicates a perfect circle, a value approaching 0 indicates an increasingly elongated polygon
feret	Maximum feret diameter, i.e., the longest distance between any two points along the object boundary
intden	Integrated density. This is the sum of the grey values of the pixels in the object (i.e. = Area*Mean)
median	Median grey value within the object
skew	Skewness of the histogram of grey level values
kurt	Kurtosis of the histogram of grey level values
%area	Zooscan, FlowCam and Generic : Percentage of object's surface area that is comprised of holes, defined as the background grey level UVP5 and UVP6 : 1 - Percentage of object's surface area that is comprised of holes, defined as the background grey level
area_exc	Zooscan, FlowCam and Generic : Surface area of the object excluding holes, in square pixels (=Area*(1-(%area/100)) UVP5 and UVP6 : Surface area of the holes in the object, in square pixels (=Area*(1-(%area/100))
fractal	Fractal dimension of object boundary (Berube and Jebrak 1999)

skelarea	Surface area of skeleton in pixels. In a binary image, skeleton is obtained by repeatedly removing pixels from the edges of objects until they are reduced to the width of a single pixel.
slope	Slope of the grey level normalized cumulative histogram
histcum1	Grey level value at the first quartile of the normalized cumulative histogram of grey levels
histcum2	Grey level value at the second quartile of the normalized cumulative histogram of grey levels
Histcum3	Grey level value at the third quartile of the normalized cumulative histogram of grey levels
nb1	Number of remaining objects in the image after thresholding on level Histcum1
nb2	Number of remaining objects in the image after thresholding on level Histcum2
nb3	Number of remaining objects in the image after thresholding on level Histcum3
symetrieh	Bilateral horizontal symmetry index
symetriev	Bilateral vertical symmetry index
symetriehc	Symmetry of the largest remaining object in relation to the horizontal axis after thresholding at the grey level Histcum1 value
symetrievc	Symmetry of the largest remaining object in relation to the vertical axis after thresholding at the grey level Histcum1 value
convperim	The perimeter of the smallest polygon within which all points in the object fit
convarea	The area of the smallest polygon within which all points in the object fit
fcons	Measure of contrast based in the texture feature descriptor (Amadasun and King, 1989)
thickr	Thickness ratio : relation between the maximum thickness of an object and the averag thickness of the object excluding the maximum
tag	no more utilized
esd	Equivalent Spherical Diameter
elongation	major / minor
range	max - min
meanpos	(mean-max) / (mean-min)
centroids	sqrt(pow(xm-x,2)+ pow(ym-y,2))
cv	100*(stddev/mean)
sr	100*(stddev/(max-min))
perimareaexc	perim/(sqrt(area_exc))
feretareaexc	feret/(sqrt(area_exc))
perimmajor	perim/major
perimferet	perim/feret
circex	(4*PI*area_exc)/(pow(perim,2))
cdexc	(1/(sqrt(area_exc))) * sqrt(pow(xm-x,2)+pow(ym-y,2)

Table S 3: Taxonomic list and geometric form used to calculate individual biovolume (from Hillebrand et al. 1999).

CLASS	TAXA	FORM	GEOMETRIC
Bacillariophyceae	*Achnanthes sp*	Unicellular	Elliptic prism
	Fragilaria sp	Unicellular	Elliptic prism
	Nitzschia sp	Unicellular	Prism on parallelogram
	Gomphonema sp	Unicellular	cube
Chlorophyceae	*Chlorella sp*	Unicellular	sphere
	filamentous algae (unidentified)	Colonial	Ellipsoid
	Monoraphidium sp	Unicellular	2 cones
	Oocystis sp	Unicellular	Prolate spheroid
	Pandorina moron	Unicellular	Prolate spheroid
	Tetraspora sp	Unicellular	sphere
	Chlamydomonas sp	Unicellular	sphere
	Brown algae (unidentified)	Unicellular	Ellipsoid
Chromophyceae	*Mallomonas sp*	Unicellular	Prolate spheroid
Chrysophyceae	*Cryptomonas sp*	Unicellular	Prolate spheroid
Cryptophyceae	*Chroococcus sp*	Unicellular	Sphere
Cyanophyceae	*Limnothrix sp*	Colonial	Cylinder
	Merismopedia sp	Unicellular	Cube
	Microcystis sp	Colonial	Sphere
	Oscillatoria sp	Colonial	Cylinder
	Synechococcus sp	Unicellular	Sphere
	Pseudoanabaena sp	Colonial	Cylinder
	Planktolyngbia sp	Unicellular	Cylinder
Zygnematophyceae	*Actinotaenium subglobosum*	Unicellular	Ellipsoid
	Cosmarium sp	Unicellular	Ellipsoid
	Closterium sp	Unicellular	2 cones
	Spiral desmid (unidentified)	Unicellular	Ellipsoid
	Spirogyra sp	Colonial	Cylinder
Euglenophyceae	*Euglena sp*	Unicellular	Ellipsoid
Dinophyceae	*Peridinium sp*	Unicellular	Ellipsoid
Cyst	*Cyst*	Unicellular	sphere

Table S 4: Class dependant C:wet biomass ratio from Wetzel and Likens (2000).

CLASS	C:WET BIOMASS RATIO
Cyanophyceae	0.22
Dinophyceae	0.13
Chlorophyceae	0.16
Bacillariophyceae (diatoms)	0.11
Other class	0.11

Text S 4. ZooScan and FlowCAM methods.

The ZooScan is a high-resolution scanner with a scan area of 15 x 24 cm and a pixel width of 10.56 µm, suitable for organisms larger than 200 µm (scan at 2400 dpi; Gorsky et al. 2010). The ZooProcess software uses VueScan and ImageJ (Schneider, Rasband, and Eliceiri 2012) to split the raw image into a thumbnail per distinct particle > 200 µm (defined as a continuity of pixels) and measures different variables for particle characterization (Vandromme et al. 2012; Gorsky et al. 2010). The overlapping of organisms during image acquisition with ZooScan can bias the size estimates as they are treated as a single larger individual (Vandromme et al. 2012). To avoid this bias, a manual particle separation was performed before each scan and a digital separation was also performed in ZooProcess after the scan using a segmentation tool.

FlowCAM is a complementary tool to ZooScan as it combines flow cytometry and microscopy allowing the study of microzooplankton communities (Le Bourg et al. 2015). The x4 objective and 3 mm x 300 µm cell cross-section were a good compromise to obtain a good resolution of the acquired images and limit the clogging of the flow cell. For each sample, 1.25 mL of fluid was imaged at a resolution of 4 fps in automatic image acquisition mode. The raw images were processed using ZooProcess as with the ZooScan images. However, it is not possible to perform the post-scan digital separation procedure on the FlowCAM-derived thumbnails. As a result, some thumbnails (less than 5 %) corresponded to an overlay of microzooplankton individuals. To avoid overestimating the size of these individuals, they were not considered in the analyses.

Text S 5. Constructing the Biomass Size Spectra.

According to Edwards et al. (2017), considering X from a bounded power-law distribution, the density probability for X is:

$$f(x) = Cx^b, \qquad x_{min} \leq x \leq x_{max}, \qquad C = \begin{cases} \dfrac{b+1}{{x_{max}}^{b+1} - {x_{min}}^{b+1}} & b \neq -1 \\ \dfrac{1}{logx_{max} - logx_{min}} & b = -1 \end{cases} \qquad (eq\ 1)$$

Where x represents the possible values of X, log is the natural logarithm, b is the exponent, and C is the normalization constant (calculated solving $\int_{x_{min}}^{x_{max}} f(x)dx = 1$). Following Edwards et al. (2017), for a community of n individuals, the abundance density function $N(x)$ is:

$$N(x) = nf(x) = nCx^b, \qquad x_{min} \leq x \leq x_{max} \quad (eq\ 2)$$

The BSS equation, which describes how the total biomass is distributed as a function of individual carbon biomass has therefore the following form (Edwards et al. 2017):

$$B(x) = xN(x) = nCx^{b+1}, \qquad x_{min} \leq x \leq x_{max} \quad (eq\ 3)$$

Recent studies reported that methods without binning (Log cumulative Distribution LCD and Maximum Likelihood Estimation MLE) are the most accurate methods for estimating the slope and exponent b of Size Spectra (Edwards et al. 2017; Sprules and Barth 2016). Following this recommendation, we began our analysis of Biomass Size Spectra by estimating the slope and exponent b using the without-binning LCD and MLE methods described in Edwards et al. (2017), for each mesocosm and sampling date. However, the LCD and MLE fits to our mesocosm experimental data are not of good quality, as shown in the examples in Figure S 8 (all LCD and MLE fits per mesocosm and sampling date are available online).

Since the fits without binning methods were of poor quality for our experimental data, we opted for the LBNbiom method described in Edwards et al. (2017), and detailed in the main text of this article. Rather than estimating the coefficients (slope and intercept) of the relationship between log10(BiomNorm) and log10(binMid.scaled) and then studying the effects of our factors on these coefficients, we decided to study the effects of our factors directly on this relationship to increase the statistical power of our analysis. We then performed an ANCOVA to investigate the effect of our fixed factors on the slope and intercept of the $\log_{10}$(BiomNorm) - $\log_{10}$(binMid.scaled) relationship. To determine the number of classes into which our individuals carbon biomass data should be divided, we ran the same model by dividing our individual carbon biomass data into 4 to 10 classes. The marginal R^2 (variance explained by fixed factors) was calculated for each mixed-effects model (*r.squaredGLMM* functions from the "MuMIn" R package (Barton 2015); Nakagawa and Schielzeth 2013). We then selected the number of classes that maximized the linearity of the linear mixed effect model (which minimized the residuals variance and maximized the R^2). The best fit was obtained with 5 classes, as shown in Figure S 9.

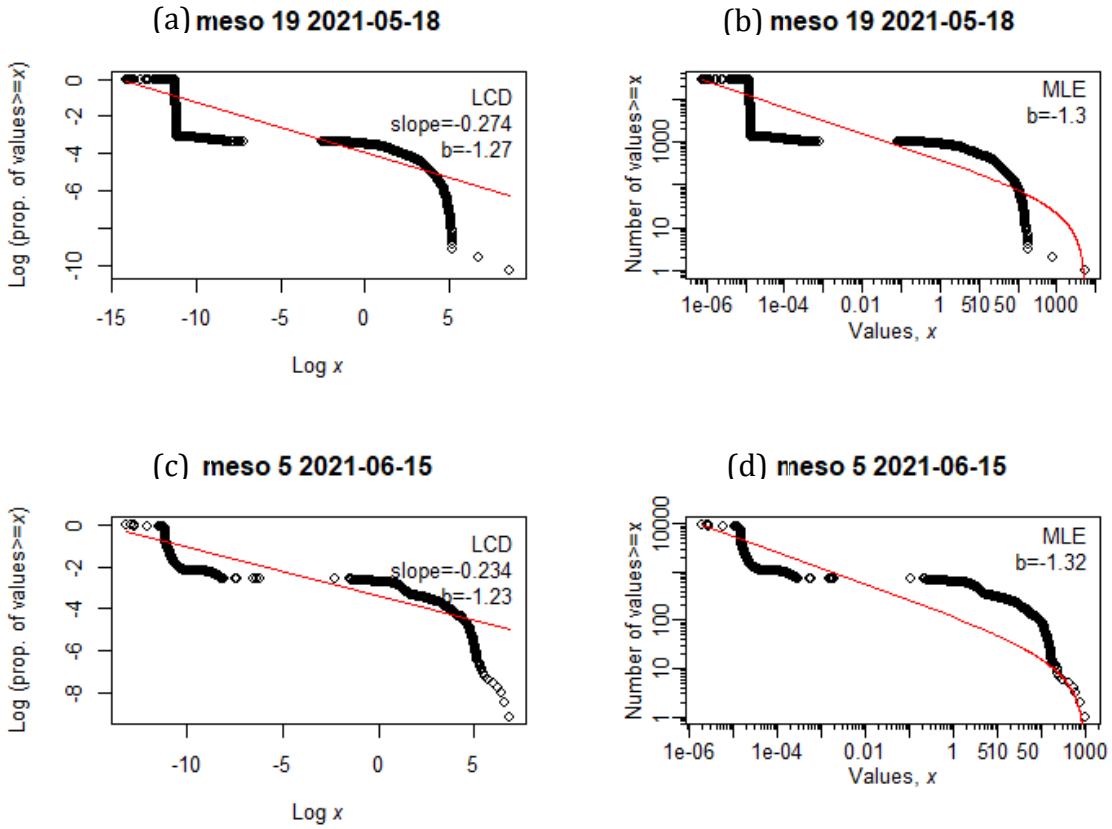


Figure S 8: Examples of poor LCD (a and c) and MLE (b and d) fits on two different mesocosm communities (a and b: mesocosm 19 2021-05-18; b and d: mesocosm 5 2021-06-15).

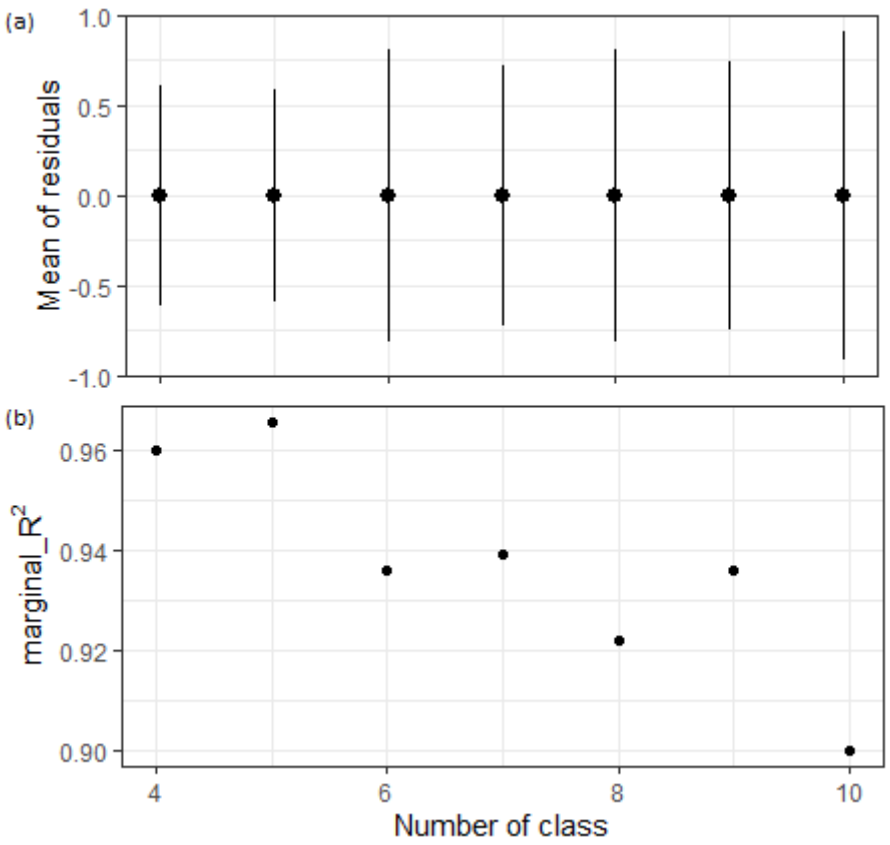


Figure S 9: Mean of residuals ± standard deviation (a) and marginal R^2 (b) of linear mixed effects models using between 4 and 10 classes.

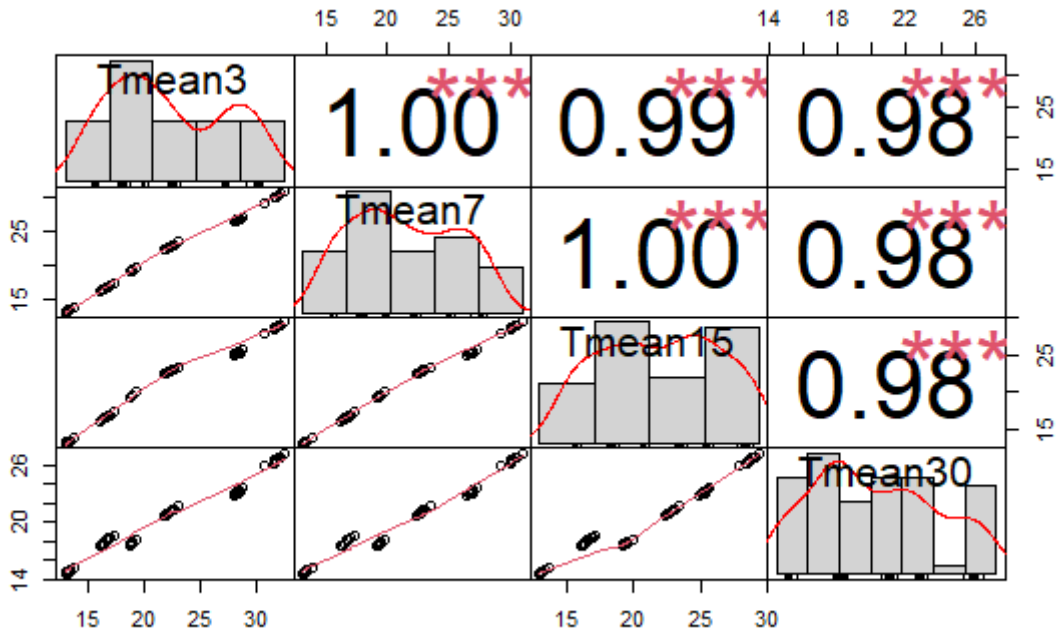


Figure S 10: Correlation between 3-, 7-, 15- and 30-days prior to sampling dates mean temperature.

Table S 5: Outputs of the deviance analysis on the most parsimonious models for the ecological index *S* and *H'* and community density and biomass.

RESPONSE VARIABLE		N	PREDICTORS	DF	CHISQ	P
ECOLOGICAL INDEX	***S***	*144*	T_{15}	*1*	*7.4*	*0.006 ***
			$I(T_{15}^2)$	*1*	*4.4*	*0.037 **
			Fish	*2*	*2.8*	*0.241*
			Compartment	*1*	*0.0*	*1*
			T_{15}*: fish*	*2*	*7.1*	*0.029 **
			T_{15}*: compartment*	*1*	*13.9*	*< 0.001 ****
			$I(T_{15}^2)$*: compartment*	*1*	*14.0*	*< 0.001 ****
	H'	*144*	T_{15}	*1*	*38.5*	*< 0.001 ****
			$I(T_{15}^2)$	*1*	*41.9*	*< 0.001 ****
			Fish	*2*	*1.4*	*0.497*
			Artificial warming	*1*	*0.0*	*0.943*
			Compartment	*1*	*0.0*	*1*
			T_{15}*: fish*	*2*	*7.7*	*0.021 **
			$I(T_{15}^2)$*: fish*	*2*	*6.6*	*0.038 **
			T_{15}*: artificial warming*	*1*	*3.1*	*0.079*
			$I(T_{15}^2)$*: artificial warming*	*1*	*4.7*	*0.030 **
			T_{15}*: compartment*	*1*	*4.0*	*0.046 **
			$I(T_{15}^2)$*: compartment*	*1*	*26.7*	*< 0.001 ****
			Fish: compartment	*2*	*0.4*	*0.828*
			Artificial warming: compartment	*1*	*0.0*	*0.979*
			T_{15}*: fish: compartment*	*2*	*7.5*	*0.024 **
			T_{15}*: artificial warming: compartment*	*1*	*26.5*	*< 0.001 ****
COMMUNITY DENSITY		*215*	T_{15}	*1*	*38.3*	*< 0.001 ****
			$I(T_{15}^2)$	*1*	*22.6*	*< 0.001 ****
			Artificial warming	*1*	*14.1*	*< 0.001 ****
			Compartment	*2*	*0.0*	*1*
			T_{15}*: warming*	*1*	*0.4*	*0.544*
			T_{15}*: compartment*	*2*	*9.2*	*0.010 **
			$I(T_{15}^2)$*: compartment*	*2*	*30.9*	*< 0.001 ****
			Artificial warming: compartment	*2*	*8.8*	*0.012 **
			T_{15}*: artificial warming: compartment*	*2*	*22.7*	*< 0.001 ****
COMMUNITY BIOMASS		*215*	T_{15}	*1*	*5.5*	*0.019 **
			$I(T_{15}^2)$	*1*	*4.7*	*0.029 **
			Artificial warming	*1*	*7.7*	*0.006 ***
			Compartment	*2*	*0.0*	*1*
			T_{15}*: artificial warming*	*1*	*3.0*	*0.082*
			$I(T_{15}^2)$*: artificial warming*	*1*	*2.4*	*0.118*
			T_{15}*: compartment*	*2*	*15.6*	*< 0.001 ****
			$I(T_{15}^2)$*: compartment*	*2*	*20.2*	*< 0.001 ****
			Artificial warming: compartment	*2*	*5.7*	*0.058*
			T_{15}*: artificial warming: compartment*	*2*	*8.4*	*0.015 **
			$I(T_{15}^2)$*: artificial warming: compartment*	*2*	*6.4*	*0.041 **

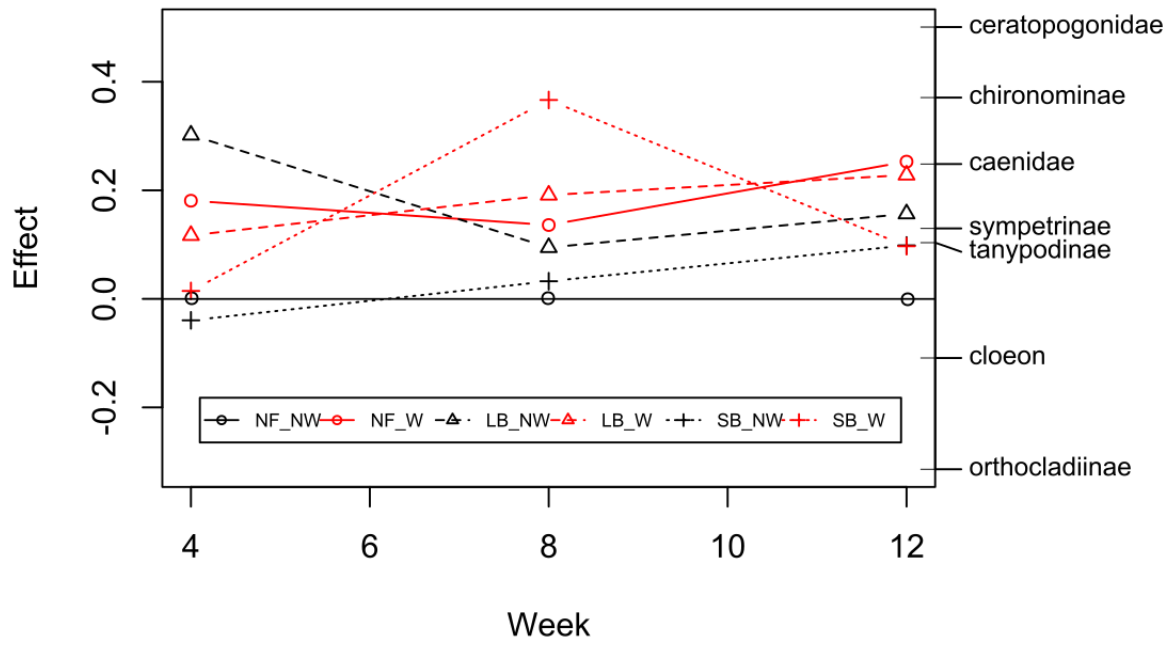


Figure S 11: Principal Response Curve of Macroinvertebrates community. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Circles, triangles and crosses represent the NF, LB and SB fish treatments, respectively.

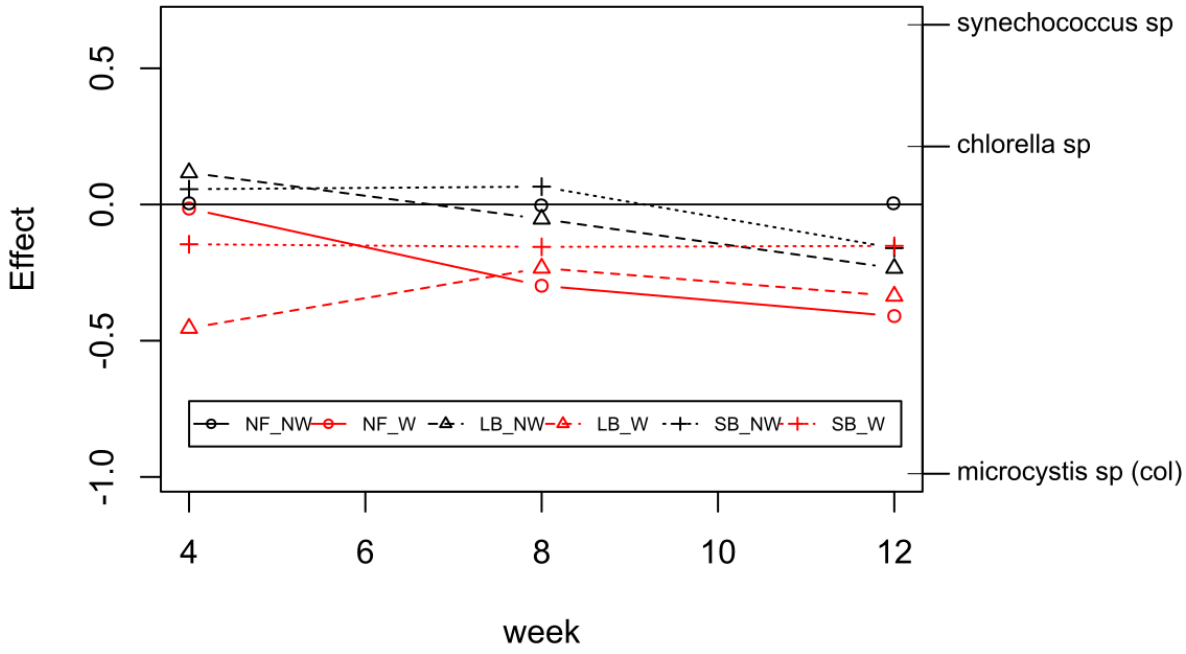


Figure S 12: Principal Response Curve of Phytoplankton community. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Circles, triangles and crosses represent the NF, LB and SB fish treatments, respectively.

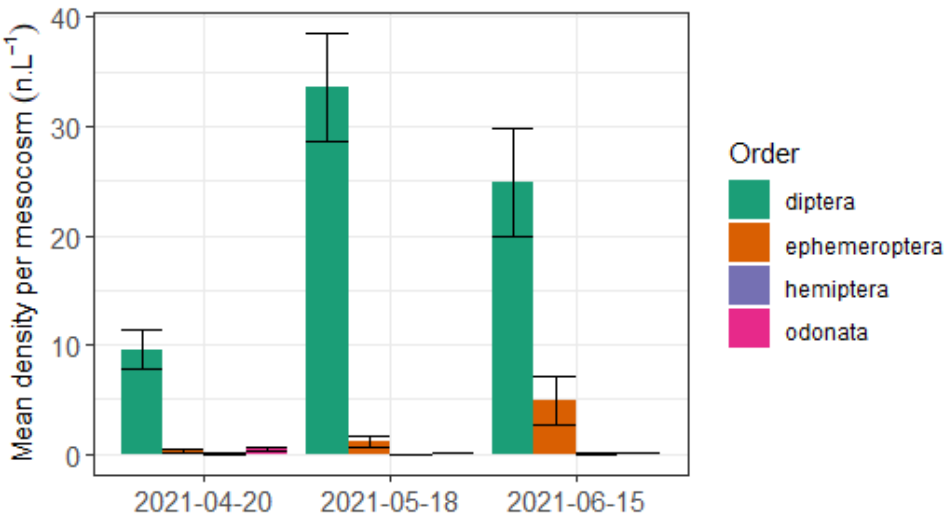


Figure S 13: Bar graph with the mean density of each invertebrate order per mesocosm over time.

Text S 6. Statistical analyses on the community biomass.

Fish treatments had no significant effect on community biomass. We found that community biomass was significantly affected by the interaction between the linear and quadratic coefficients of T_{15}, artificial warming, and compartment. None of our fixed factors had significant effects on macroinvertebrate biomass (Figure S 14a). We found a hump-shaped relationship between zooplankton biomass and T_{15} and zooplankton biomass was lower in heated mesocosms (Figure S 14b). Phytoplankton biomass was significantly affected by the interaction between linear and quadratic coefficients of T_{15} and artificial warming (Figure S 14c): in unheated mesocosms, phytoplankton biomass was not significantly impacted by any of our fixed factors, although phytoplankton biomass tended to increase with T_{15}. In heated mesocosms, phytoplankton biomass followed a similar U-shaped pattern with T_{15} as phytoplankton density. It first decreased with T_{15}, reached a minimum and then increased at higher T_{15} values.

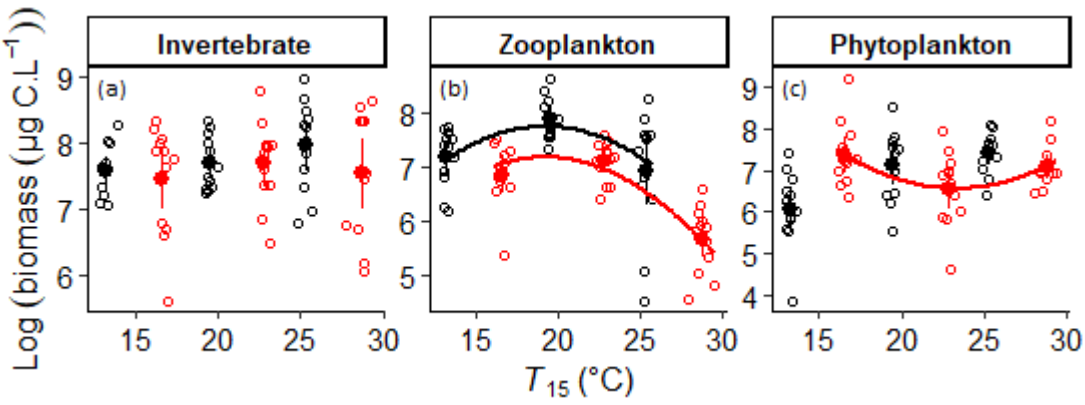


Figure S 14: T_{15} and artificial warming effects (a) macroinvertebrate, (b) zooplankton and (c) phytoplankton biomass in log scale. Black and red colours represent unheated and heated mesocosm, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean values at each sampling date and bars represent the 95 % confident intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

Text S 7. Statistical analyses on individual carbon biomass per compartment.

We investigated the effects of T_{15}, artificial warming, fish treatment and their interactions on the individual carbon biomass of each compartment by fitting a linear mixed-effects model for each compartment. We included random effects on each model intercept of the mesocosm ID, sampling date and taxa nested in order.

We found that individual carbon biomass of macroinvertebrates was higher in heated mesocosms (Figure S 15b; $Chi^2 = 6.9, df = 1, p = 0.009$) and the effect of T_{15} depended on fish treatment (Figure S 15a; $Chi^2 = 17.9, df = 2, p < 0.001$). Individual carbon biomass decreased with increasing T_{15} in mesocosms with large-bodied fish, whereas it was not significantly affected by T_{15} in mesocosms with small-bodied fish or without fish.

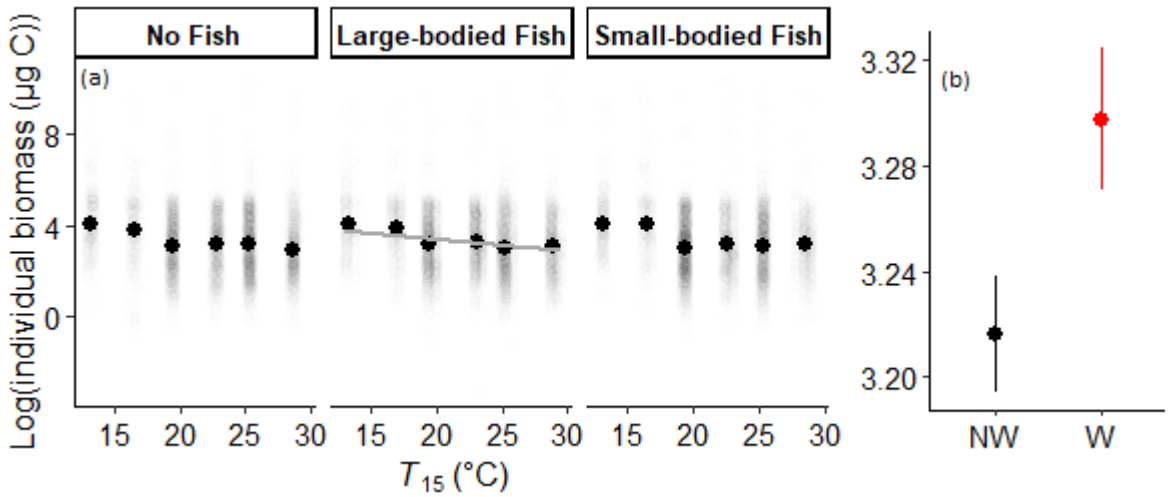


Figure S 15: Macroinvertebrate individual carbon biomass was affected by (a) the interaction between T_{15} and fish treatment and (b) artificial warming. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean values and bars represent the 95 % confident intervals.

Zooplankton individual carbon biomass was significantly affected by T_{15} ($Chi^2 = 14.5, df = 1, p < 0.001$) and the effect of T_{15} depended on fish treatment ($Chi^2 = 55.1, df = 2, p < 0.001$) and artificial warming (Figure S 16; $Chi^2 = 7.7, df = 1, p = 0.005$). Individual carbon biomass decreased with increasing T_{15} in mesocosms without fish or with large-bodied fish, and increased with T_{15} in mesocosms with small-bodied fish. Individual carbon biomass also decreased with increasing T_{15} in unheated and heated mesocosms, but the decrease was stronger in heated mesocosms.

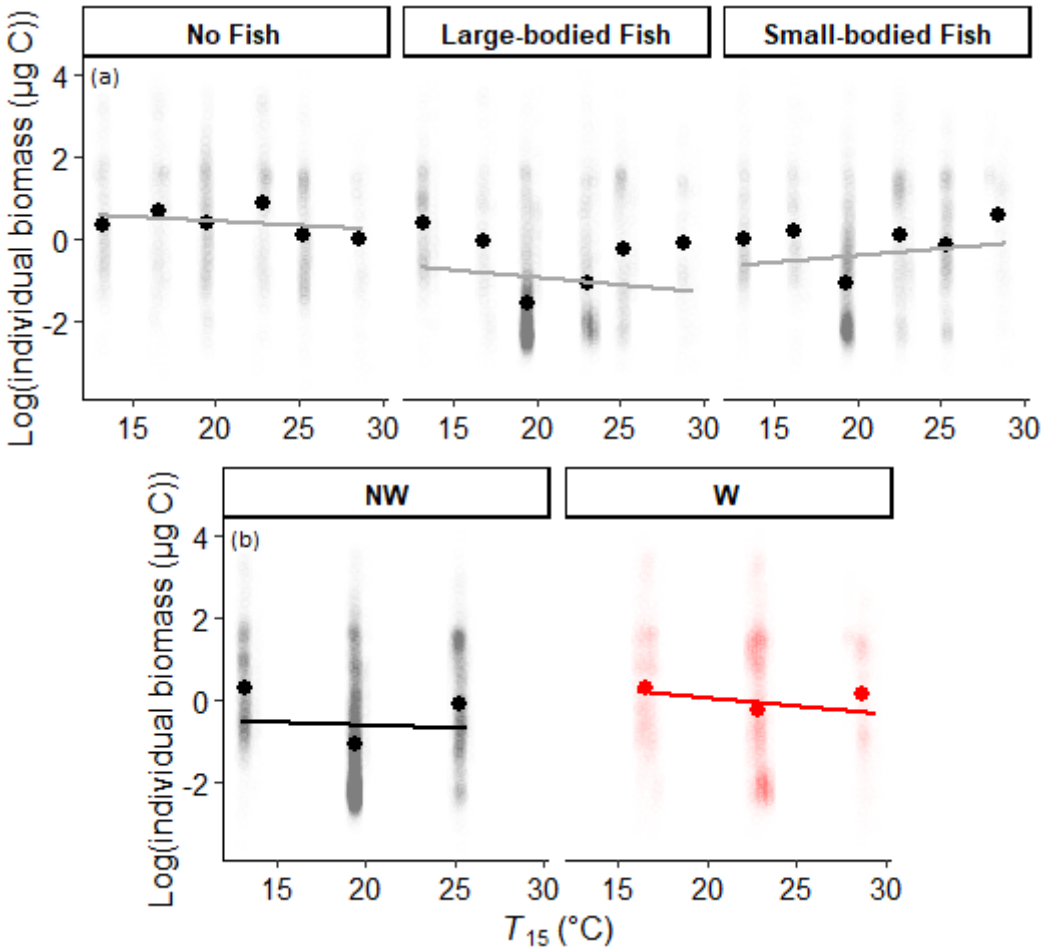


Figure S 16: Zooplankton individual carbon biomass was affected by (a) the interaction between T_{15} and fish treatment and (b) the interaction between T_{15} and artificial warming. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean values and bars represent the 95 % confident intervals.

We found that T_{15} and artificial warming had a fish treatment-dependent effect on the individual carbon biomass of phytoplankton (Figure S 17a; $Chi^2 = 124.8$, $df = 2$, $p < 0.001$ and Figure S 17b; $Chi^2 = 9.3$, $df = 2$, $p = 0.009$, respectively). In mesocosms without fish, increasing T_{15} led to an increase in individual carbon biomass, whereas T_{15} had no significant effect in mesocosms with large or small-bodied fish. Artificial warming increased individual carbon biomass only in mesocosms with small-bodied fish.

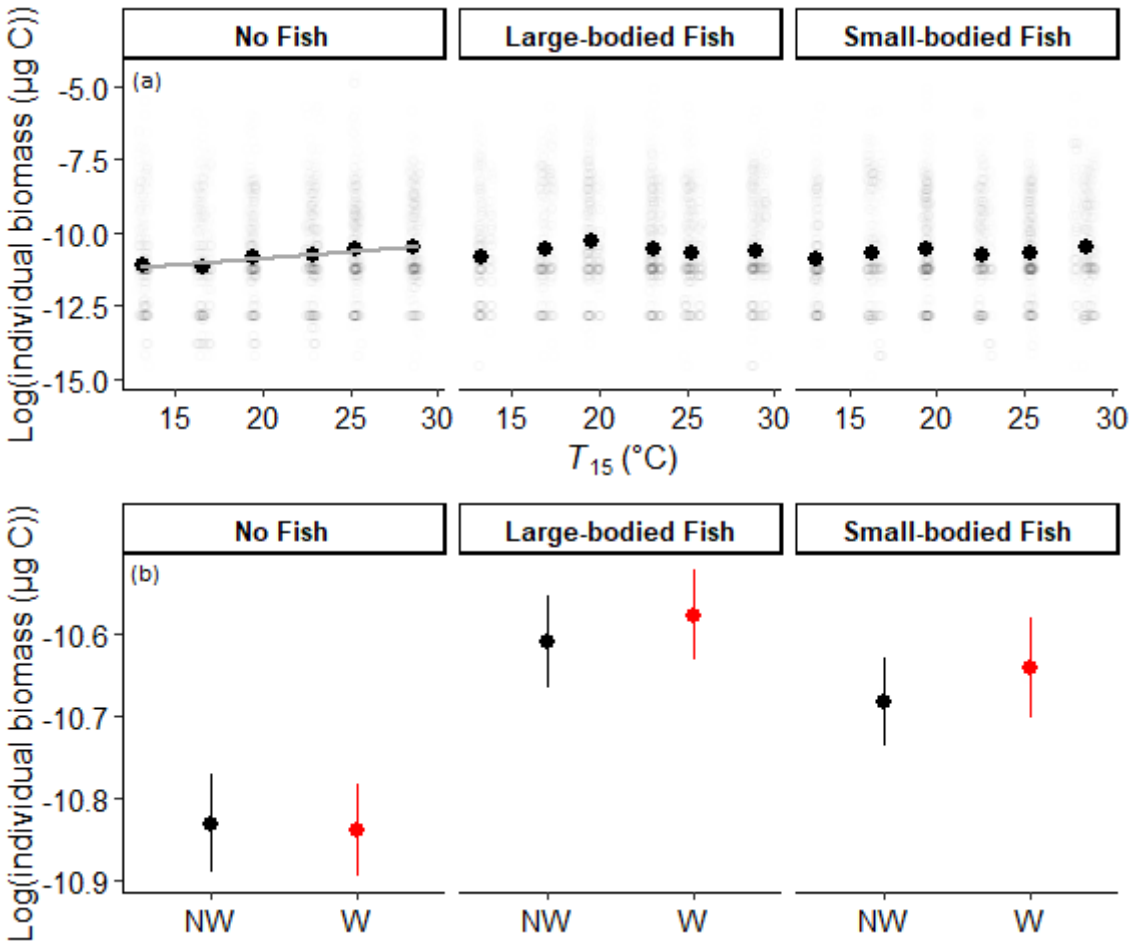


Figure S 17: Phytoplankton individual carbon biomass was affected by (a) the interaction between T_{15} and fish treatment and (b) the interaction between artificial warming and fish treatment. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean values and bars represent the 95 % confident intervals.

We did not found a systematic effect of T_{15}, artificial warming or fish treatment on individual carbon biomass. In addition, statistical analyses on individual carbon biomass were carried out on approximately 20,000 individual biomass measurements for each compartment, which may explain why we detected significant differences between our experimental treatments, although the differences in individual biomasses are very small.

Text S 8. Statistical analyses on density of microorganisms.

Microalgae, prokaryote-like and virus-like particles (PLP and VLP) counts were obtained using a FACSCalibur (Becton Dickinson) benchtop flow cytometer, equipped with a blue laser beam fixed at 488 nm and with the standard filter setup (Jacquet, Dorigo, et Personnic 2013). MilliQ water was used as a sheath fluid since no significant differences were recorded with either filtered lake water or the FACSFlow provided by the manufacturer (not shown). Samples were run at medium speed (i.e. about 60 $\mu l.min^{-1}$, with the flow rate checked before each analysis), and all parameters were acquired in log mode. To favour detection and avoid coincidence, the number of events was limited to 100 to 1000 per sec by diluting the sample with 0.02 µm filtered Tris-EDTA (prepared at pH = 8) and/or increasing the threshold of the instrument. PLP (e.g. mainly heterotrophic bacteria and archaea) and VLP were detected from dot plots of right angle light scatter (SSC) versus the green fluorescence of the acid nucleic dye (e.g. SYBR-Green I used at 1:10,000) complex (FL1 channel: 530 ± 15 nm) and the red fluorescence of phytoplankton (FL3 channel: > 630 nm) versus FL1. Data were collected in listmode files and then analyzed on a separate PC using the custom-designed software CYTOWIN (Vaulot 1989). Densities are reported as $cells.mL^{-1}$ (microalgae and PLP) or $particles.mL^{-1}$ (VLP).

We investigated the linear and quadratic effects of T_{15}, artificial warming, fish treatment and their interactions on the log-transformed density of microalgae, PLP and VLP by fitting a linear-mixed effects model including random effects on each model intercept of the mesocosm ID and sampling date.

We found that microalgae density depended on the linear coefficient of T_{15} ($Chi^2 = 8.1$, $df = 1$, $p = 0.004$), and that the effects of T_{15} depended on fish treatment ($Chi^2 = 6.7$, $df = 2$, $p = 0.035$), and artificial warming ($Chi^2 = 13.9$, $df = 1$, $p < 0.001$). In mesocosms without fish or with small-bodied fish, microalgae density increased with increasing T_{15}, whereas it was not significantly affected by T_{15} in mesocosms with large-bodied fish (Figure S 18a). Increasing T_{15} increased microalgae density in unheated mesocosms, but not in heated mesocosms (Figure S 18b). We found that increasing T_{15} increased PLP (Figure S 19a; $Chi^2 = 19.7$, $df = 1$, $p < 0.001$) and decreased VLP densities (Figure S 19b; $Chi^2 = 35.0$, $df = 1$, $p < 0.001$).

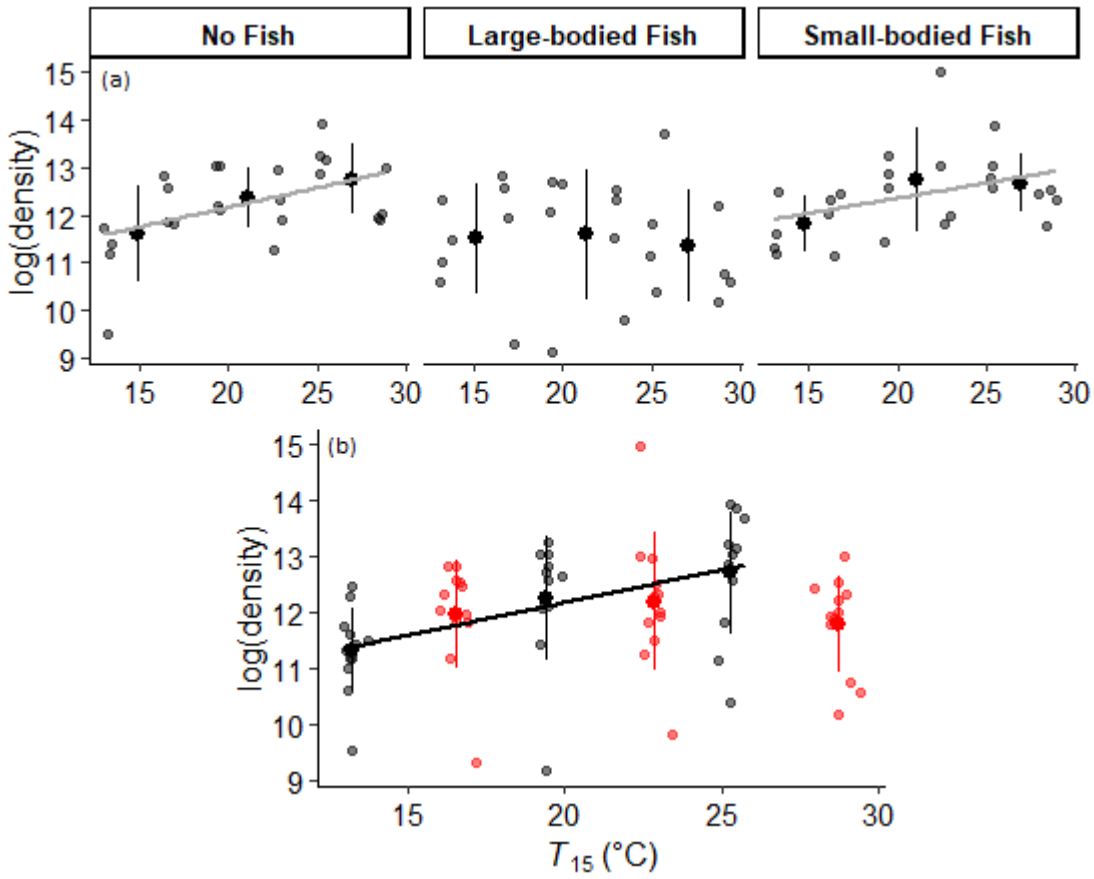


Figure S 18: T_{15} effect on microalgae density depending on (a) fish treatment and (b) artificial warming. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean values and bars represent the 95 % confident intervals.

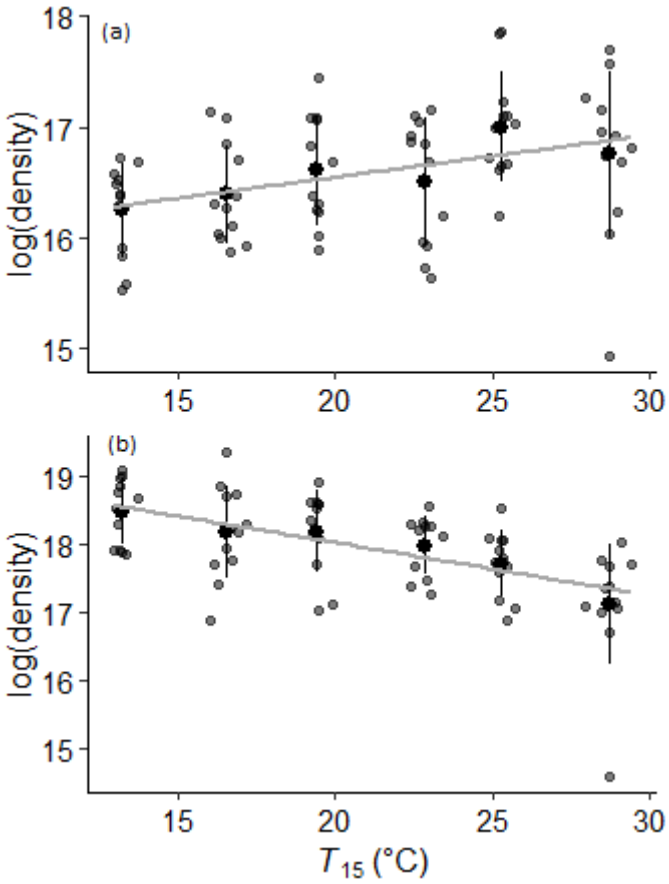


Figure S 19: T_{15} effect on (a) PLP and (b) VLP densities. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean values and bars represent the 95 % confident intervals.

Text S 9. Statistical analyses where the variable T_{15} is replaced by the date in number of days.

We carried out the same statistical analyses as described in the main text, but removed the date as a random factor and replaced the T_{15} variable with the date in number of days in order to consider it as a continuous fixed variable in the models.

Ecological Index

We did not detect any significant effect of artificial warming on species richness. However, species richness was significantly affected by linear and quadratic coefficients of date, and the effects of date depended on fish treatment and compartment (Table S 7). Species richness was not affected by date in mesocosms without fish, but increased with linear coefficient of date in mesocosms with large-bodied fish and in mesocosms with small-bodied fish. As the effects of date were compartment-dependent (Table S 7), we conducted separate analyses for macroinvertebrates and phytoplankton compartments. Macroinvertebrate species richness increased with quadratic coefficient of date (Figure S 20a; Table S 6), and we found a hump-shaped relationship between phytoplankton species richness and date; it first increased with date and then decreased for higher value of date (Figure S 20b; Table S 6).

We found that Shannon index H' was significantly affected by linear and quadratic coefficients of date, fish treatment, artificial warming, and that these effects depended on

the compartment (Table S 7). We thus conducted separate analyses for the macroinvertebrate and phytoplankton compartments. Shannon index H' of the macroinvertebrate community was significantly affected by linear and quadratic coefficients of date, and the effects of date depended on fish treatment and artificial warming (Table S 6). The relationship between H' and date was U-shaped in unheated and heated mesocosms, but the decrease of H' with date and the increase for higher value of date were lower in heated mesocosms. In all the fish treatments, the relationship between H' and date was U-shaped; it first decreased with date, reached a minimum and then increased for higher value of date (Figure S 21a). In addition, the decrease in H' with date and the increase for higher value of date were lower in mesocosms with small-bodied fish than in mesocosms with large-bodied fish or without fish. Shannon index H' of phytoplankton community depended on the linear coefficient of date, and this effect depended on fish treatment and artificial warming (Table S 6). Shannon index H' increased with linear coefficient of date only in heated mesocosms and in mesocosms with large-bodied fish (Figure S 21b).

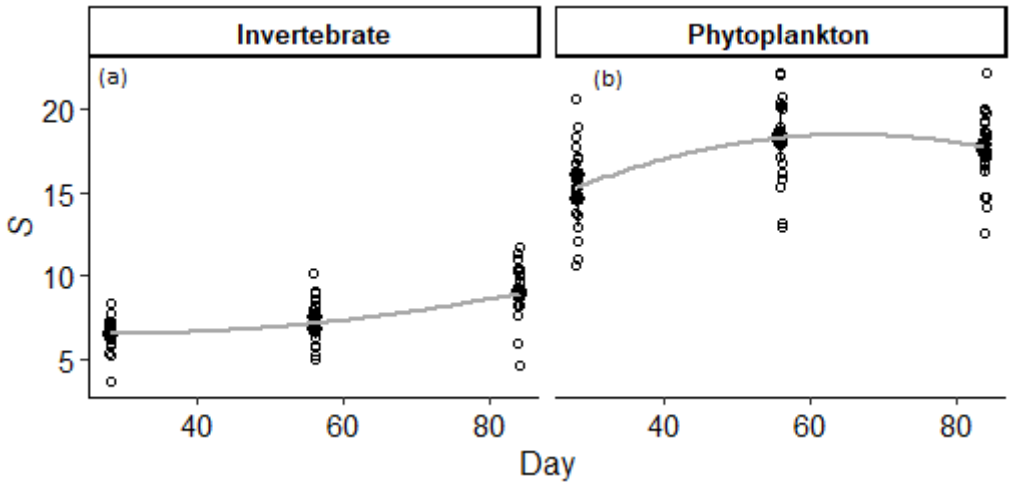


Figure S 20: Date effects on (a) macroinvertebrate and (b) phytoplankton species richness *S*. Empty circles represent raw experimental data. Filled circles represent the mean of experimental data at each sampling date. Bars represent 95 % confident intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

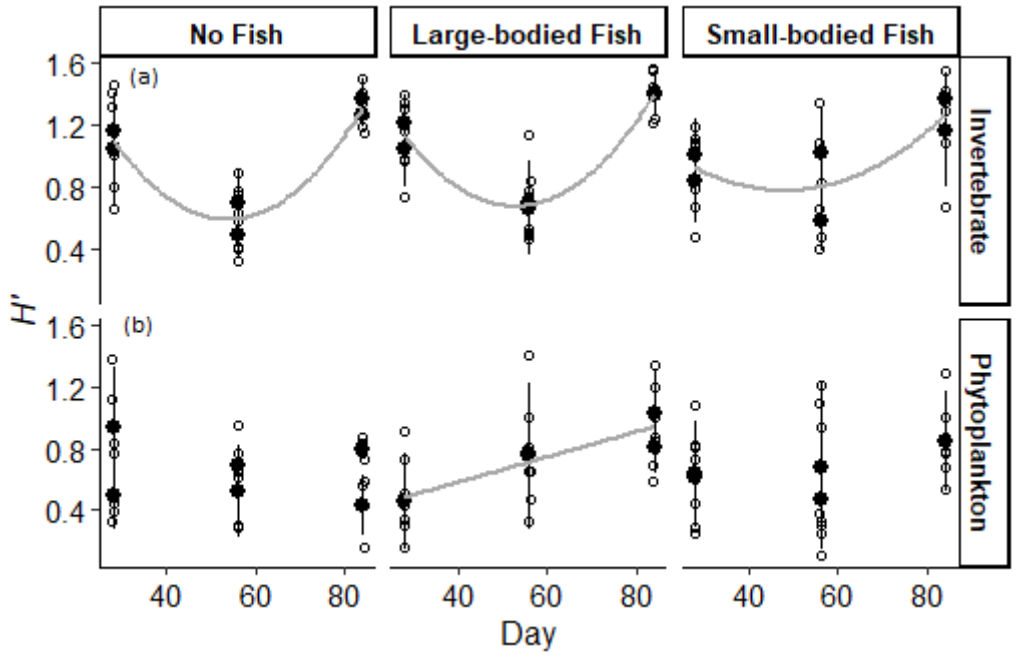


Figure S 21: Date effects on (a) macroinvertebrate and (b) phytoplankton Shannon diversity index depending on fish treatment. Empty circles represent raw experimental data. Filled circles represent the mean of experimental data at each sampling date. Bars represent 95 % confident intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

Community density

Fish treatments had no significant effect on community density. Community density was significantly affected by the interaction between linear and quadratic coefficients of date, artificial warming, and compartment (Table S 7). We found a hump-shaped relationship between macroinvertebrate density and date; it first increased with date, reached a maximum and then decreased for higher value of date (Figure S 22a; Table S 6). Macroinvertebrate density was lower and it increase with linear coefficient of date was weaker in the heated mesocosms. Zooplankton density followed a similar hump shaped pattern with date and was lower in heated mesocosms (Figure S 22b; Table S 6). Phytoplankton density was significantly affected by the interaction between date and artificial warming (Table S 6). It was not significantly impacted by any of our fixed factors in unheated mesocosms, although phytoplankton density tended to increase with date. In heated mesocosms, the relationship between phytoplankton density and date was U-shaped; it first decreased with date, reached a minimum and then increased for higher values of date (Figure S 22c).

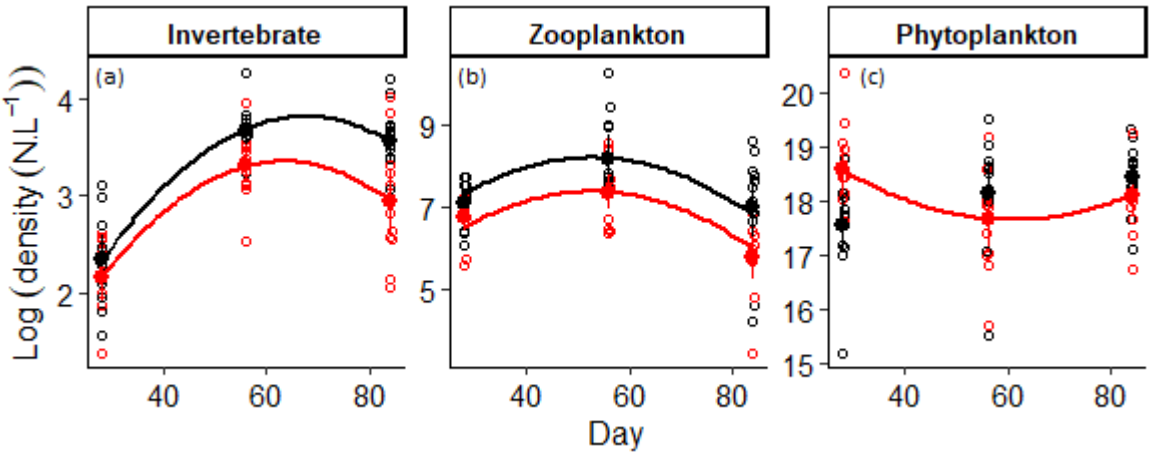


Figure S 22: Date and artificial warming effects on (a) macroinvertebrate, (b) zooplankton and (c) phytoplankton densities in log scale. Black and red colours represent unheated and heated mesocosm, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean of experimental data. Bars represent 95 % confident intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

Predator-Prey Biomass Ratio

Fish treatments had no significant effect on the Predator-Prey Biomass Ratio. We found a hump-shaped relationship between Predator-Prey Biomass Ratio and date in both heated and unheated mesocosms; it first increased with date, reached a maximum and then decreased for higher value of date. In addition, Predator-Prey Biomass Ratio was lower in heated mesocosms (Figure S 23; Table S 6).

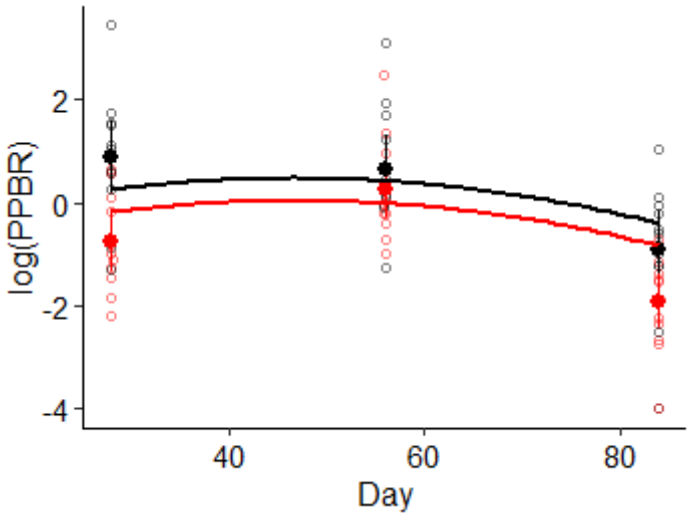


Figure S 23: Date and artificial warming effects on Predator-Prey Biomass Ratio in log scale. Black and red colours represent unheated and heated mesocosms, respectively. Empty circles represent experimental data. Filled circles represent the mean of predator-prey biomass ratio. Bars represent 95 % confident intervals. Lines represent the fit of the most parsimonious model.

Biomass Size Spectra

Fish treatments had no significant effect on the Biomass Size Spectra. We found that the date effect on BSS intercept was different between unheated and heated mesocosms (Table S 6). In heated mesocosms, date had no significant effect on the height, whereas it increased it in unheated mesocosms (Figure S 24).

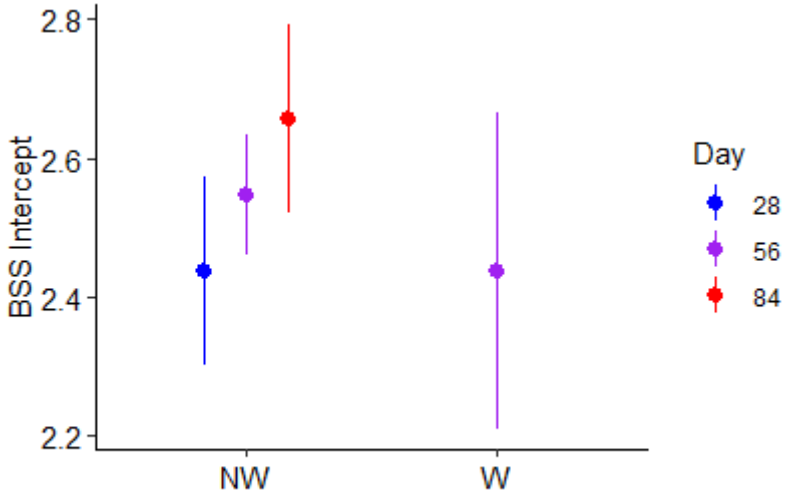


Figure S 24: Date and artificial warming effects on BSS Intercept. Blue, purple and red colours represent the sampling date in number of days. Vertical bars represent the 95 % confidence interval.

Table S 6: Outputs of the most parsimonious models (using date as a number of days) per compartment for the ecological index, community density, Predator-Prey Biomass Ratio and BSS.

RESPONSE VARIABLE		COMPARTMENT	N	PREDICTORS	DF	CHISQ	P
ECOLOGICAL INDEX	S	Macroinvertebrate	72	Date_c	1	0.9	0.349
			72	I(date_c²)	1	3.9	0.050 *
		Phytoplankton	72	Date_c	1	14.1	< 0.001 ***
			72	I(date_c²)	1	10.6	< 0.001 ***
	H'	Macroinvertebrate	72	Date_c	1	85.1	< 0.001 ***
				I(Date_c²)	1	100.2	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	2.2	0.134
				Fish	2	1.6	0.444
				Date_c: artificial warming	1	4.7	0.030 *
				I(Date_c²): artificial warming	1	5.3	0.022 *
				Date_c: fish	2	9.0	0.011 *
				I(Date_c²): fish	2	8.5	0.014 *
		Phytoplankton	72	Date_c	1	5.9	0.015 *
				Artificial warming	1	0.9	0.341
				Fish	2	0.7	0.717
				Date_c: artificial warming	1	4.5	0.034 *
				Date_c: fish	2	8.5	0.014 *
COMMUNITY DENSITY		Macroinvertebrate	72	Date_c	1	109.5	< 0.001 ***
				I(Date_c²)	1	82.0	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	9.6	0.002 **
				Date_c: artificial warming	1	5.5	0.019 *
		Zooplankton	71	Date_c	1	23.6	< 0.001 ***
				I(Date_c²)	1	27.4	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	13.9	< 0.001 ***
		Phytoplankton	72	Date_c	1	1.4	0.243
				I(Date_c²)	1	1.7	0.191
				Artificial warming	1	0.1	0.762
				Date_c: artificial warming	1	6.0	0.015 *
				I(Date_c²): artificial warming	1	4.2	0.040 *
PREDATOR-PREY BIOMASS RATIO		Zooplankton: phytoplankton	71	Date_c	1	12.3	< 0.001 ***
				I(Date_c²)	1	17.9	< 0.001 ***
				Artificial warming	1	14.7	< 0.001 ***
BIOMASS SIZE SPECTRA		All	358	Log_{10}(binMid.scaled)	1	9837.1	< 0.001 ***
				Date_c	1	0.2	0.675
				Artificial warming	1	3.1	0.078
				Date_c: artificial warming	1	6.2	0.013 *

Table S 7: Outputs of the deviance analysis on the most parsimonious models (using date as a number of days) for the ecological index *S* and *H'* and community density.

RESPONSE VARIABLE		N	PREDICTORS	DF	CHISQ	P
ECOLOGICAL INDEX	***S***	*144*	*Date_c*	*1*	*7.8*	*0.005 ***
			I(Date_c²)	*1*	*3.5*	*0.061*
			Fish	*2*	*3.2*	*0.206*
			Compartment	*1*	*0.0*	*1*
			Date_c: fish	*2*	*6.4*	*0.040 **
			Date_c: compartment	*1*	*13.5*	*< 0.001 ****
			I(Date_c²): compartment	*1*	*13.8*	*< 0.001 ****
	H'	*144*	*Date_c*	*1*	*37.2*	*< 0.001 ****
			I(Date_c²)	*1*	*47.4*	*< 0.001 ****
			Fish	*2*	*1.6*	*0.452*
			Artificial warming	*1*	*2.5*	*0.117*
			Compartment	*1*	*0.0*	*1*
			Date_c: fish	*2*	*2.4*	*0.307*
			I(Date_c²): fish	*2*	*1.4*	*0.493*
			Date_c: artificial warming	*1*	*5.2*	*0.023 **
			I(Date_c²): artificial warming	*1*	*4.4*	*0.036 **
			Fish: artificial warming	*2*	*0.8*	*0.663*
			Date_c: compartment	*1*	*29.0*	*< 0.001 ****
			I(Date_c²): compartment	*1*	*31.0*	*< 0.001 ****
			Fish: compartment	*2*	*0.3*	*0.849*
			Artificial warming: compartment	*1*	*0.1*	*0.801*
			Date_c: fish: artificial warming	*2*	*7.1*	*0.029 **
			Date_c: fish: compartment	*2*	*8.5*	*0.014 **
			I(Date_c²): fish: compartment	*2*	*7.9*	*0.019 **
			Date_c: artificial warming: compartment	*4*	*4.9*	*0.027 **
COMMUNITY DENSITY		*215*	*Date_c*	*1*	*27.8*	*< 0.001 ****
			I(Date_c²)	*1*	*25.5*	*< 0.001 ****
			Artificial warming	*1*	*12.6*	*< 0.001 ****
			Compartment	*2*	*0.0*	*1*
			Date_c: artificial warming	*1*	*13.6*	*< 0.001 ****
			Date_c: compartment	*2*	*28.8*	*< 0.001 ****
			I(Date_c²): compartment	*2*	*30.9*	*< 0.001 ****
			Artificial warming: compartment	*2*	*13.1*	*0.001 ***

Chapitre 6

"Le meilleur moyen de ne pas risquer l'échec est peut-être de commencer des projets et de ne pas les finir…."
La Vie Privée – Lyse Desroches

6. Discussion générale

Les activités anthropiques et le réchauffement climatique mondial constituent une menace pour la biodiversité et les écosystèmes (Pereira et al. 2010; Prakash 2021), et en particulier les écosystèmes aquatiques d'eau douce (MEA 2005; Dudgeon et al. 2006). À côté des changements dans la phénologie (Visser et Both 2005) et la répartition géographique (Parmesan et Yohe 2003), la diminution de la taille du corps avec l'augmentation de la température a été proposée comme la troisième réponse universelle au réchauffement climatique (Daufresne, Lengfellner, et Sommer 2009; Gardner et al. 2011). Puisque la taille corporelle détermine la plupart des propriétés biologiques et écologiques (Peters 1983; Calder 1996), étudier les changements de taille en réponse au réchauffement permet d'inférer les conséquences écologiques émergentes du changement climatique. À l'échelle de l'individu, la réduction de la taille corporelle est attribuée à la Temperature Size Rule (Atkinson 1994), qui est plus fréquente et plus prononcée chez les ectothermes aquatiques que chez les ectothermes terrestres (Forster, Hirst, et Atkinson 2012). Les conséquences écologiques de la TSR ont été étonnamment peu étudiées, ce qui limite notre compréhension des effets indirects du réchauffement climatique via les changements de taille dans les systèmes naturels.

Outre l'augmentation de la température, le réchauffement climatique entraîne également des changements majeurs dans la quantité et la qualité des ressources disponibles dans l'environnement. Les ressources jouent un rôle primordial en écologie en tant qu'apport de matière et d'énergie aux consommateurs (Elser et al. 2000). Par ailleurs, Sentis, Binzer, and Boukal (2017) ont montré que les conséquences écologiques des changements de taille dépendent de la capacité de charge du milieu dans lequel ces changements de taille interviennent. Par conséquent, il est essentiel d'améliorer notre compréhension des liens entre la température, les ressources et la taille corporelle si nous voulons prédire les trajectoires des écosystèmes, dans le but d'améliorer nos capacités de gestion et de conservation de la biodiversité.

S'inscrivant dans ce contexte, ma thèse avait pour objectif global d'améliorer notre compréhension des changements de la taille individuelle en réponse à la température (TSR) en interaction avec les ressources de l'environnement, et d'étudier les conséquences écologiques de la TSR sur la structure et la dynamique des populations et des communautés dans les écosystèmes aquatiques d'eau douce. Afin de discuter de mon travail de thèse dans le contexte général du réchauffement climatique et de ses conséquences écologiques à travers les changements de taille, j'ai développé un schéma conceptuel (Figure 14) sur lequel je m'appuie pour (i) synthétiser les principaux résultats de ma thèse et réfléchir à leurs implications écologiques et évolutives, (ii) mentionner les avantages et les limites de mes approches expérimentales et mettre en avant des pistes d'amélioration, (iii) situer mon travail de thèse au sein de ce cadre général et (iv) énoncer quatre axes de recherche qui, à mon sens, devraient être approfondis pour améliorer notre compréhension des impacts du réchauffement climatique à travers les changements de taille sur les écosystèmes.

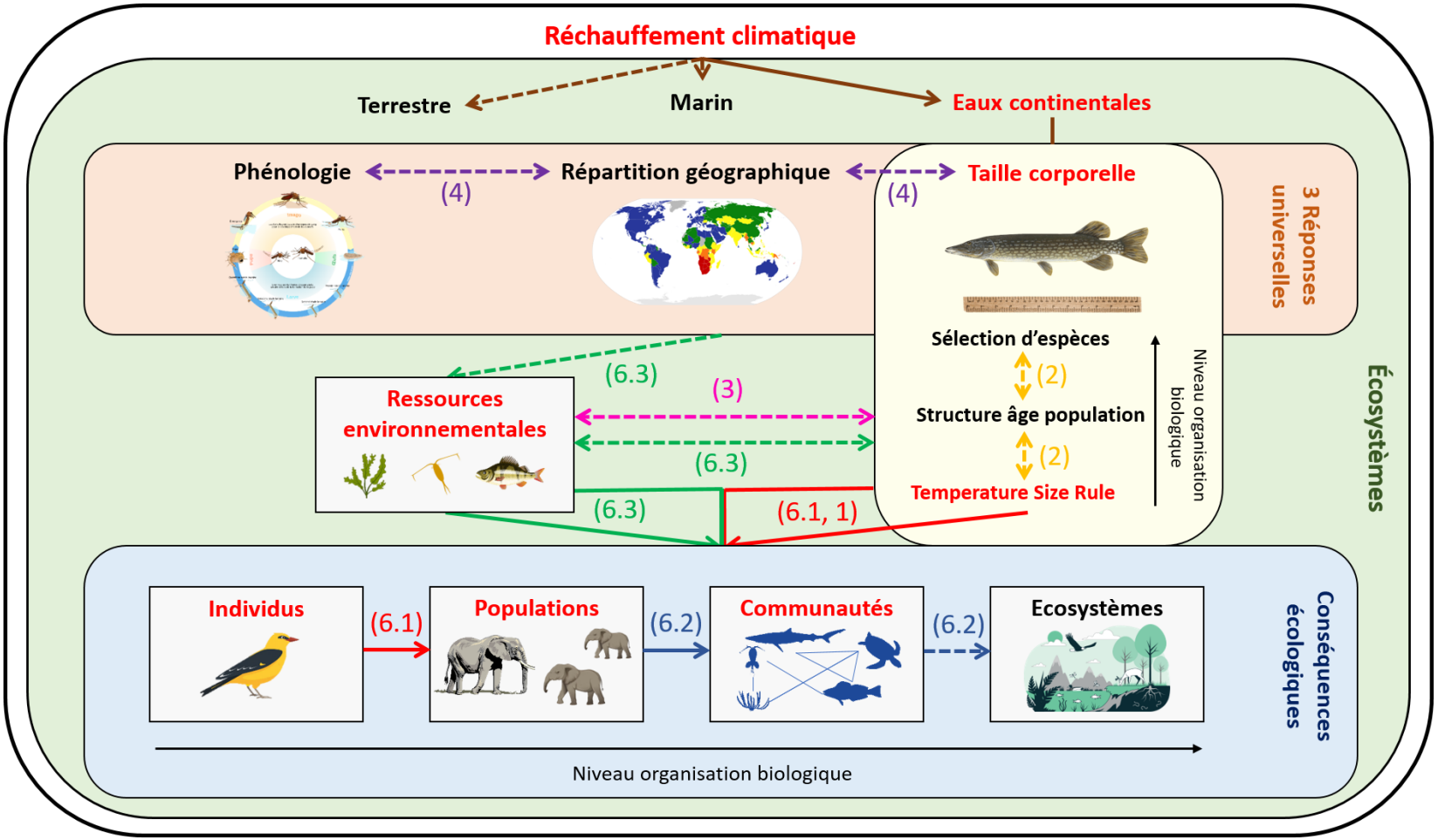


Figure 14: Représentation schématique de la situation de mes travaux de thèse dans le contexte du réchauffement climatique et des changements de taille corporelle. Les catégories rouges et les liens pleins ont été étudiés dans mes articles scientifiques. Les catégories en noir et les liens pointillés n'ont pas été directement traités dans ma thèse. Cependant, à mon sens, il s'agit de liens importants pour améliorer notre compréhension des conséquences écologiques du réchauffement climatique sur la biocénose et les écosystèmes. Ils sont donc discutés dans la discussion générale de thèse, dont les nombres 6.1, 6.2 et 6.3 représentent la structure. Les chiffres colorés 1, 2, 3 et 4 représentent les quatre axes de recherche proposés en fin de discussion. Source : Simon Bazin.

Plus précisément, je discute premièrement (6.1) du lien entre la réponse des traits individuels à la température et à la TSR et de la valeur adaptative des stratégies mises en place sous réchauffement (Figure 14). Je propose un axe de recherche qui permettrait de donner des éléments de réponse à la question largement débattue, à savoir si la TSR est une réponse individuelle purement plastique ou si elle est une réponse adaptative au réchauffement. Par ailleurs, je m'intéresse également à la trajectoire évolutive de la TSR.

Deuxièmement, je discute (6.2) des répercussions que peuvent avoir les changements de taille à l'échelle des individus sur la structure des communautés, la distribution de la biomasse et l'efficacité du transfert d'énergie, et des liens entre la réponse de la biocénose aux changements de taille et les fonctions écosystémiques. Je mentionne la complexité d'étudier les effets des changements de taille dans des systèmes plus complexes due à la multiplicité des effets potentiels des variables environnementales et de l'intégration des effets à de multiples niveaux d'organisation biologique.

Troisièmement, je discute (6.3) de l'implication des ressources environnementales dans le contrôle de la taille corporelle, et de ses potentiels effets interactifs avec les changements de taille sur l'écologie à différents niveaux d'organisation du vivant. Je profite de cette discussion pour mentionner également l'effet inverse, à savoir que les changements de taille observés dans les systèmes naturels devraient modifier les ressources environnementales pour les consommateurs, complexifiant nos capacités prédictives des changements des écosystèmes.

Pour finir, je propose quatre axes de recherche principaux qui contribueraient à (1) démêler les contraintes morphologiques des contraintes bioénergétiques de la TSR, (2) comprendre comment s'articule les changements de taille aux différents niveaux d'organisation du vivant, (3) déterminer la contribution relative des effets des changements de taille corporels par rapport aux effets des ressources et de l'augmentation de la température et (4) réfléchir à plus large échelle aux liens qui peuvent exister entre la réduction de la taille corporelle individuelle et les deux premières réponses universelles au réchauffement climatique.

6.1. La valeur adaptative de la Temperature Size Rule

6.1.1. Relier les traits individuels à la fitness des individus dans la population

En accord avec la Temperature Size Rule, mes résultats expérimentaux de thèse montrent que le réchauffement affecte les trajectoires de croissance, modifiant la taille à l'âge des individus. Cependant, mes résultats montrent également que la TSR n'est pas la seule réponse à l'augmentation de la température, et que le réchauffement affecte en parallèle d'autres traits individuels (par exemple la fécondité, la survie, le métabolisme ou l'ingestion), affectant la fitness des individus (Figure 14 lien a). Par conséquent, il est important de disposer d'approches pertinentes pour relier la réponse des traits

individuels au réchauffement et à la TSR à la fitness des individus pour prédire la dynamique évolutive des populations. Les Modèles de Projection Intégrale (IPM) sont des modèles récents et prometteurs pour quantifier la contribution des traits individuels aux paramètres démographiques (c'est-à-dire le taux de croissance et le temps de génération), qui peuvent être utilisés comme des proxy de la fitness moyenne des individus dans une population (Merow et al. 2014). Ce type de modèle peut donc être très utile pour savoir si la TSR augmente ou diminue la fitness des individus, ce qui donnerait des indices pour répondre à la question largement débattue, à savoir si la TSR est purement plastique ou adaptative (Berrigan et Charnov 1994; Angilletta et Dunham 2003; Atkinson et Sibly 1997).

Dans le chapitre 3, nous avons paramétré un IPM à partir de nos estimations empiriques des traits d'histoire de vie chez les médakas, pour étudier l'influence de la température et de la fréquence d'alimentation sur la fitness des individus au sein de la population. Nous avons trouvé que le réchauffement conduit à une augmentation du taux de croissance et une diminution du temps de génération (résultats présentés en chapitre 3 sur les médakas). Ce résultat suggère que le réchauffement augmente la fitness moyenne des individus de la population. Dans cet IPM, nous avons intégré la TSR en prenant en compte l'effet de la température sur les trajectoires de croissance, indiquant au modèle la taille corporelle à un stade donné (par exemple à la maturité sexuelle), et les liens entre la taille corporelle et la fécondité, la croissance et la survie. Par conséquent, nous supposons que nous avons pris en compte des contraintes morphologiques et bioénergétiques induites par la TSR, mais nous n'avons pas été en mesure d'isoler les effets de chacune d'entre elles. Certains auteurs ont couplé la théorie du « Dynamic Energy Budget » (Kooijman 2000) aux IPMs (DEB-IPM) pour modéliser les effets physiologiques du réchauffement sur l'allocation optimale d'énergie à la croissance et à la reproduction, dans le but final d'étudier comment des allocations d'énergie dépendantes de la température peuvent affecter les paramètres démographiques des populations (Thunell et al. 2023; Smallegange et al. 2017). Par exemple, Thunell et al. (2023) ont montré qu'à des températures élevées, davantage d'énergie est allouée à la reproduction puisque le réchauffement a induit une croissance somatique plus rapide des petits individus et une fécondité accrue, mais une croissance réduite et une mortalité plus élevée chez les individus plus grands. La réduction dans l'allocation d'énergie à la croissance a conduit à une réduction de la taille corporelle et à une structure de taille de la population de plus en plus tronquée avec le réchauffement. Les DEB-IPMs sont donc des modèles prometteurs qui permettraient de prendre en compte aussi bien les contraintes morphologiques que les contraintes bioénergétiques induites par la TSR pour explorer leurs effets sur la fitness moyenne des individus au sein des populations. Un tel modèle pourrait être paramétré avec les données empiriques acquises lors de l'expérience sur *Daphnia magna* présentée en chapitre 4, puisque nous avons une estimation de l'effet de la température d'élevage sur (i) la croissance, (ii) la fécondité, (iii) la survie, (iv) la taille des néonates, (v) le métabolisme et (vi) l'efficacité énergétique. Par conséquent, il serait pertinent d'utiliser ces données pour étudier l'effet de l'acclimatation des daphnies à des températures élevées sur les paramètres démographiques de la population (je prévois de développer cette idée à la suite de cette thèse).

Il est important de noter que le réchauffement n'affecte pas seulement les trajectoires de croissance mais également les autres traits d'histoire de vie, qui contribuent largement à l'estimation des paramètres démographiques dans les IPM. Par exemple, dans notre étude, le mécanisme sous-jacent principal à la réduction du temps de

génération est la maturation précoce des poissons sous réchauffement, qui leur permet de se reproduire beaucoup plus rapidement que les poissons élevés à des températures plus froides (Cole 1954). Je propose, dans la sous-partie suivante, un protocole expérimental qui permettrait de tester uniquement l'effet de la TSR sur la fitness des individus.

6.1.2. Deux méthodes pour étudier la valeur adaptative de la TSR

Dans le chapitre 2, nous avons utilisé nos estimations empiriques de la croissance et des traits d'histoire de vie du médaka en réponse à la température pour paramétrer un IPM. Par conséquent, les variations observées dans les paramètres démographiques de la population ne sont pas exclusivement expliquées par la Temperature Size Rule, mais par une combinaison des effets thermiques sur la croissance, la fécondité et la survie. Pour étudier principalement la valeur adaptative de la TSR, je pense que deux approches, non mutuellement exclusives, couplant la modélisation à l'expérimentation pourraient être mises en œuvre.

La première approche consisterait à paramétrer un DEB-IPM en utilisant nos données concernant la réponse des trajectoires de croissance, du métabolisme et de l'efficacité énergétique à la température acquises lors de l'expérience sur *Daphnia magna*, informant sur les contraintes morphologiques et bioénergétiques induites par la TSR. En incluant, dans un premier temps, une dépendance de la croissance à la température, cela permettrait d'étudier la réponse des paramètres démographiques des populations en présence de TSR. Dans un second temps, la croissance serait rendue indépendante de la température dans le DEB-IPM, simulant ainsi une croissance non prédite par la TSR. En comparant les estimations des paramètres démographiques des populations, les potentielles variations observées seraient nécessairement expliquées par la TSR. Cela permettrait d'évaluer la valeur adaptative de la TSR.

La seconde approche consisterait à prélever des populations (par exemple des daphnies) provenant de différentes localités thermiquement contrastées, et de comparer la réponse des clones issus de ces différentes populations à l'exposition à un gradient thermique (pour mettre en évidence un potentiel effet non linéaire de la température) écologiquement pertinent (rencontré en milieu naturel et non stressant), en termes de trajectoire de croissance, de métabolisme et d'efficacité énergétique. Nous pourrions nous attendre à ce que les populations d'origine géographique différente aient des réponses plastiques de la taille corporelle à la température différentes, avec notamment plus ou moins d'intensité dans la TSR. Nous pourrions également nous attendre à ce que l'efficacité énergétique des individus de petite taille soit meilleure que celle des individus de grande taille (Hatton et al. 2021; Pinsky, Comte, et Sax 2022; Sentis et al. Soumis). Ces données concernant les contraintes morphologiques et bioénergétiques empiriquement acquises pourraient être utilisées pour paramétrer un DEB-IPM, considérant des valeurs uniques pour l'ensemble des paramètres et des traits d'histoire de vie qui ne concernent pas la TSR. De cette manière, il serait possible d'étudier la réponse de la fitness moyenne des individus des différentes populations à la température, et de lier ces réponses à l'intensité de la TSR. Bien qu'un tel protocole expérimental soit très intéressant pour

argumenter pour ou contre le fait que la TSR soit une réponse plastique ou adaptative au réchauffement climatique, ce dernier impacte également les autres traits d'histoire de vie. Par conséquent, il est plus pertinent d'étudier la co-variation entre les trajectoires de croissance et les traits d'histoire de vie en réponse à l'augmentation de la température pour prédire les conséquences écologiques du réchauffement climatique (Bruijning, ten Berge, et Jongejans 2018).

6.1.3. Dans un environnement qui se réchauffe, est-ce qu'un cycle de vie rapide représente un avantage évolutif par rapport à un cycle de vie lent ?

La taille corporelle est un critère important dans le choix d'un partenaire lors de la reproduction. Souvent, les individus de grande taille ont un avantage reproductif par rapport aux individus de petite taille (Howard et al. 1998; Aquiloni et Gherardi 2008), entrainant une sélection naturelle vers une taille corporelle plus grande. La règle « bigger is better », qui stipule qu'une plus grande taille corporelle est associée à une meilleure fitness au sein de la population (Kingsolver et Huey 2008), peut être expliquée par cette hypothèse. Cependant, je propose la règle opposée "smaller is better" qui stipule qu'une taille corporelle plus petite est associée à une meilleure fitness au sein des populations. Cette règle est supportée par le fait que théoriquement, l'efficacité énergétique diminue avec le réchauffement et l'augmentation de la masse corporelle (prédiction de notre modèle théorique présenté en chapitre 2). Par conséquent, la température à laquelle l'efficacité énergétique atteint l'unité (avec une égalité des gains et des pertes d'énergie) diminue avec la masse corporelle. Au-delà de cette température, les pertes d'énergie l'emportent sur les gains d'énergie. Cela indique que les petits organismes sont plus efficaces sur le plan énergétique et peuvent tolérer des températures plus élevées que les grands. Ainsi, dans un environnement qui se réchauffe, les petits individus pourraient avoir une meilleure condition physique et allouer davantage d'énergie aux autres fonctions telles que la recherche de partenaire pour la reproduction. La probabilité de rencontre entre les petits individus pourrait alors augmenter, ce qui leur confèrerait un avantage évolutif par rapport aux grands individus.

Nous avons tenté de trouver un soutien empirique à notre hypothèse « smaller is better », en étudiant l'efficacité énergétique de grandes *Daphnia magna* élevées à 18 °C et de petites *Daphnia magna* élevées à 26 °C. Lorsque l'efficacité énergétique était mesurée à 18 °C, nous n'avons pas trouvé de différence entre l'efficacité énergétique des petites et des grandes *Daphnia*. En revanche, lorsqu'elle était mesurée à 26 °C, nous avons observé que l'efficacité énergétique des petites *Daphnia* était plus élevée que celle des grandes *Daphnia* (résultats présentés en chapitre 4). Ce résultat est cohérent avec notre modèle jouet présenté en chapitre 2, puisque ce modèle prévoyait une efficacité énergétique plus élevée des petits individus. Cependant, l'efficacité énergétique plus élevée des *Daphnia* élevées et exposées à 26 °C par rapport aux *Daphnia* élevées et exposées à 18 °C n'était pas liée à une augmentation de la fitness des individus (à titre d'exemple, la Figure 15 représente le lien entre l'efficacité et la fécondité). Au contraire, les *Daphnia* élevées à 18 °C avaient une fécondité accrue, une meilleure espérance de vie, une taille adulte plus élevée et des descendants de plus grande taille, suggérant une fitness des individus plus

élevée. Dans le but d'améliorer nos connaissances sur les impacts du réchauffement climatique, j'encourage de futures études à s'intéresser aux contraintes bioénergétiques induites par la TSR et comment ces potentielles contraintes pourraient se répercuter sur l'allocation d'énergie aux différentes fonctions déterminant la valeur sélective des individus.

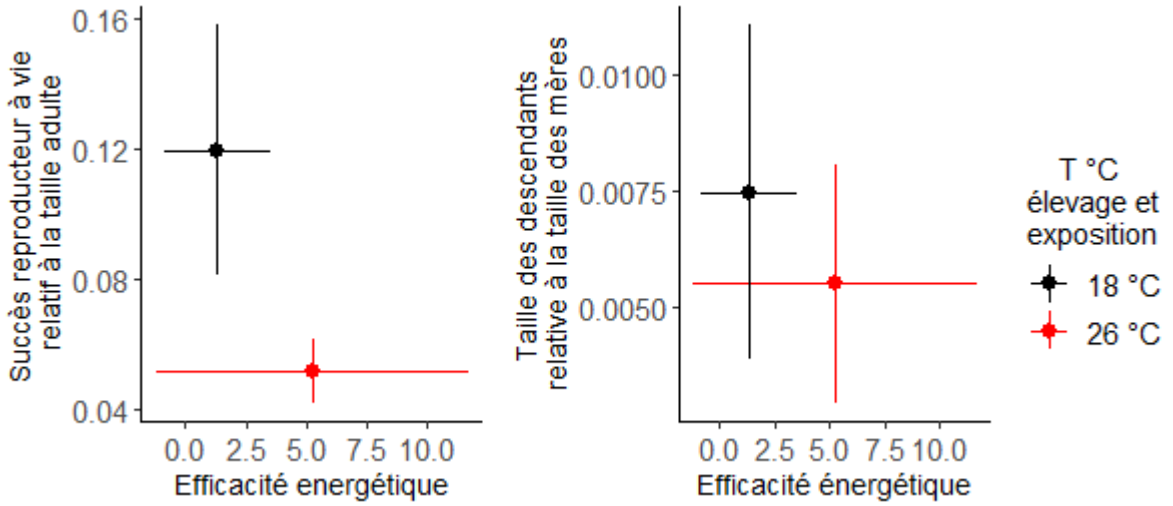


Figure 15 : l'efficacité énergétique plus élevée des *Daphnia* élevées et exposées à 26 °C par rapport à celle des *Daphnia* élevées et exposées à 18 °C n'était pas liée à une augmentation de la fécondité des individus. Source : Simon Bazin.

Des études récentes ont montré que l'augmentation de la température peut entraîner une accélération du cycle de vie et une diminution de la survie des adultes, stratégie communément appelée « live fast, die young » (Bestion et al. 2015). Nos résultats expérimentaux soutiennent l'hypothèse selon laquelle le réchauffement favorise les petits individus à cycle de vie rapide. Cependant, il est difficile de savoir si cette accélération du cycle de vie est seulement une réponse à une contrainte thermique ou si c'est le fruit d'une stratégie évolutive mise en place sous réchauffement. En effet, nous avons trouvé que les médakas élevés à 30 °C étaient sexuellement matures plus tôt et à une taille plus petite, avaient une fécondité accrue mais survivaient moins longtemps après la maturité que les médakas élevés à 20 °C (résultats présentés en chapitre 3). La combinaison de ces traits dans l'IPM a indiqué que les individus de la population de médakas élevés à 30 °C avaient un fitness moyen plus élevé, suggérant que cette stratégie pourrait être le fruit de l'évolution. Nous avons également observé que les *Daphnia* élevées à 26 °C étaient sexuellement matures plus tôt et à une taille plus petite, et avaient une espérance de vie plus faible que les *Daphnia* élevées à 18 °C (résultats présentés en chapitre 4). En revanche, le réchauffement n'a pas été bénéfique pour la reproduction de *Daphnia magna*, puisque les daphnies élevées à 26 °C ont produit moins de couvées et de plus petite taille, que ce soit *per capita* ou par unité de taille (résultats présentés en chapitre 4). La fitness des *Daphnia* élevées à 26 °C semblait être plus faible que celles élevées à 18 °C, suggérant cette fois que les réponses des traits au réchauffement sont davantage des réponses à une contrainte thermique plutôt qu'une stratégie évolutive. Cette différence de réponse de la fécondité au réchauffement entre les médakas et les daphnies illustre la variabilité des réponses des traits au réchauffement entre les espèces, qui dépend en grande partie de leur courbe de performance thermique. Pour une espèce

et un trait, le réchauffement peut être bénéfique si la température initiale est en-dessous de l'optimum thermique (Figure 16a ; par exemple l'augmentation de la fécondité des médakas avec le réchauffement jusqu'à 27 °C (Yamamoto 1975; Hirshfield 1980)), et être désavantageux au-delà de l'optimum thermique (Figure 16b ; par exemple la réduction de la fécondité des *Daphnia* avec le réchauffement au-delà de 18 °C (Goss et Bunting 1983)).

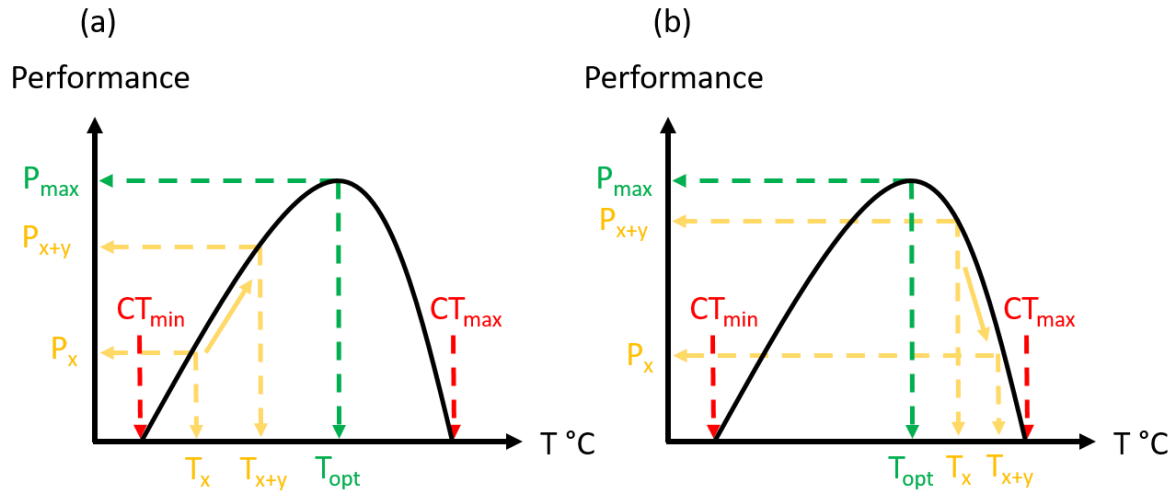


Figure 16 : L'effet du réchauffement sur la performance d'un organisme pour un trait donné dépend de la courbe de performance thermique de l'organisme. La performance *P* augmente à partir de la température critique minimale (CT_{min}), est maximale à la température optimale (T_{opt}) puis diminue jusqu'à la température critique maximale (CT_{max}). Si la température *x* se trouve (a) en dessous de T_{opt}, alors un réchauffement de *y* °C entraîne une augmentation de la performance, alors que si *x* se trouve (b) au-dessus de T_{opt}, alors un réchauffement de *y* °C entraîne une diminution de la performance de l'organisme pour ce trait. Source : Simon Bazin.

6.1.4. La TSR à court terme est-elle représentative de la TSR à long terme ?

Dans cette thèse, j'ai exploré expérimentalement les effets thermiques sur les traits d'histoire de vie et les conséquences écologiques de la TSR en m'intéressant systématiquement à la réponse d'une seule génération à différents régimes thermiques. Pourtant, de nombreuses études ont montré que l'acclimatation et l'évolution peuvent moduler les effets de la température sur la croissance et les traits d'histoire de vie (Sentis et al. 2022; Rohr et al. 2018; Sinclair et al. 2016). Par conséquent, les réponses de la taille individuelle à la température observées à court terme (c'est-à-dire sur une génération) peuvent ne pas être représentatives des réponses à long terme (c'est-à-dire sur plusieurs générations). Récemment, Loisel, Isla, et Daufresne (2019) ont mis en évidence une diminution de plasticité de la taille corporelle et de la reproduction en réponse à la température au cours des générations, suggérant que la TSR pourrait s'atténuer sur du long terme. Bien que cela doit être davantage approfondi, cette observation suggère que

la TSR pourrait être adaptative en réponse à de la variabilité thermique sur du court terme, mais pourrait être compensée par d'autres mécanismes adaptatifs si les contraintes thermiques changent sur du plus long terme. Les expériences évolutives nécessitent d'exposer des organismes sur plusieurs générations, ce qui les rend chronophages et contraignantes logistiquement, surtout avec des vertébrés qui ont des temps de génération longs. Le modèle d'étude *Daphnia* pourrait être un modèle idéal pour de telles expériences, notamment parce que les daphnies sont de petite taille, ont un temps de génération très court et permettent de travailler sur une population clonale limitant les variabilités interindividuelles. Comme le réchauffement climatique est un processus continu qui permet l'acclimatation et l'évolution, de telles expériences sont nécessaires si nous voulons améliorer notre compréhension des conséquences écologiques du réchauffement planétaire sur la biocénose et les écosystèmes.

6.2. Les conséquences écologiques du réchauffement et de la TSR sur les communautés et les écosystèmes

6.2.1. La réponse des communautés aux changements de taille dépend de l'intensité relative de la TSR aux différents niveaux d'organisation

La taille corporelle individuelle est un déterminant majeur de la force des interactions trophiques et a par conséquent des répercussions sur la structure et la dynamique des communautés (Figure 14 lien b; Cuthbert et al. 2020; Brose et al. 2006; Rall et al. 2010). La réduction de la taille corporelle sous réchauffement est plus forte et plus fréquente aux niveaux trophiques supérieurs dans les systèmes aquatiques (Forster, Hirst, et Atkinson 2012). Par conséquent, nous nous attendons à ce que les conséquences écologiques des changements de taille induits par la température sur les communautés interviennent davantage via des effets descendants (c'est-à-dire les cascades trophiques) plutôt que par des effets ascendants (Sentis et al. Soumis). Sentis, Binzer, et Boukal (2017) et Bideault, Loreau, et Gravel (2019) ont simulé théoriquement des scénarios où seule la taille corporelle du niveau trophique supérieur diminue avec le réchauffement, et ont étudié les conséquences sur la persistance de la chaine alimentaire et la force des interactions interspécifiques. Sentis, Binzer, et Boukal (2017) ont trouvé que la persistance d'une chaine alimentaire tri-trophique diminue sous le réchauffement, et que la persistance globale du système augmente lorsque seule la taille corporelle du niveau trophique supérieur diminue avec l'augmentation de la température. Ils ont également montré que la réduction de la taille corporelle de l'espèce apicale diminue le rapport de biomasse prédateur-proie entre les espèces apicales et intermédiaires (c'est-à-dire entre les carnivores et les herbivores), conduisant à une augmentation de la force des interactions, alors qu'elle affecte peu la force des interactions entre les espèces basales et intermédiaires. En revanche, Bideault, Loreau, et Gravel (2019) ont trouvé que la force d'interaction nette entre les carnivores et les herbivores était plus faible lorsque seule la

taille corporelle des carnivores diminue avec le réchauffement. Ces études théoriques montrent que les réponses de la taille corporelle à la température des niveaux trophiques supérieurs peuvent affecter la persistance de la chaine alimentaire et la force des interactions interspécifiques, principalement en modifiant les rapports de biomasse prédateurs-proies.

Dans le chapitre 5, j'ai présenté les résultats d'une expérience en mésocosme dans laquelle nous avons manipulé la température (réchauffement artificiel de +4 °C) et la taille d'un prédateur supérieur (le poisson médaka) en l'exposant sur plusieurs générations à deux températures contrastées (20 et 30 °C). À ma connaissance, il s'agit de la première expérience explorant les effets des changements de taille induits par la température sur la structure et la dynamique des communautés. Contrairement aux prédictions de Sentis, Binzer, et Boukal (2017), nous n'avons observé qu'un très faible effet de la présence/absence des poissons ou de leur taille corporelle sur les indices écologiques (richesse spécifique et indice de diversité de Shannon), et aucun effet sur la composition et la structure des communautés, le rapport de biomasse prédateur-proie entre le zooplancton et le phytoplancton, et la distribution de la biomasse au sein des communautés (résultats présentés en chapitre 5). De manière générale, les effets de notre traitement poisson sur la biocénose semblaient marginaux comparés aux effets directs de l'augmentation de la température.

Cette première expérience constitue un premier pas dans l'exploration empirique des conséquences écologiques des changements de taille sur les communautés. Lors de cette expérience, j'ai manipulé uniquement la taille corporelle du top prédateur, ce qui me permettait de mieux comprendre comment la communauté répond à la réduction de la taille corporelle à un seul niveau trophique. Cependant, la taille corporelle répond aux variations de température chez de très nombreux taxons allant des espèces basales aux espèces apicales des réseaux trophiques (Daufresne, Lengfellner, et Sommer 2009; Atkinson, Morley, et Hughes 2006). Le réchauffement climatique modifie donc la distribution de taille des espèces au sein des communautés, ce qui a pour conséquence d'impacter les rapports de taille prédateurs-proies, les interactions trophiques et la dynamique et la stabilité des réseaux trophiques (Sentis, Binzer, et Boukal 2017; Bideault, Loreau, et Gravel 2019; Osmond et al. 2017; Thunell et al. 2021; Uszko, Huss, et Gårdmark 2022; Lindmark et al. 2019). Dans les cas les plus extrêmes (par exemple lorsque l'intensité de la TSR est beaucoup plus forte chez un prédateur que chez sa proie), les changements de taille pourraient mener à l'inclusion ou à l'exclusion d'une proie dans le régime alimentaire d'un prédateur, et par conséquent affecter la connectance et la structure des réseaux trophiques (Sentis et al. Soumis).

Encore une fois, seules quelques études théoriques ont exploré les conséquences écologiques des variations de taille intraspécifiques induites par la température à plusieurs niveaux d'organisation biologique sur la structure et la dynamique des communautés (Sentis, Binzer, et Boukal 2017; Bideault, Loreau, et Gravel 2019). Dans leur scénario où la taille corporelle de toutes les espèces (c'est-à-dire basale, intermédiaire et apicale) est susceptible de varier avec la température, Sentis, Binzer, et Boukal (2017) et Bideault, Loreau, et Gravel (2019) ont trouvé des résultats différents par rapport à leur scénario où seule la taille corporelle du niveau trophique supérieur change. En effet, au-dessus de 20 °C, Sentis, Binzer, et Boukal (2017) ont trouvé que lorsque les changements de taille interviennent chez toutes les espèces, ceux-ci n'impactent pas ou diminuent la persistance de la chaine trophique. Bideault, Loreau, et Gravel (2019), quant à eux, ont

montré que la force d'interaction nette entre les carnivores et les herbivores diminuait moins avec la température lorsque les trois niveaux trophiques suivent la TSR, par rapport au scénario où seule la taille corporelle du niveau trophique supérieur diminue. Par conséquent, des expériences où les communautés biologiques seraient exposées sur du plus long terme au réchauffement, permettant une réponse plastique ou adaptative de la taille corporelle intraspécifique à la température aux différents niveaux d'organisation biologique (comme par exemple l'expérience menée par Yvon-Durocher et al. (2015)), pourraient être complémentaires à mon expérience en mésocosme pour prédire les changements des écosystèmes aquatiques.

Les changements de taille corporelle individuelle induits par la température affectent la distribution des tailles corporelles au sein des communautés. En augmentant généralement la prévalence des petits individus et en réduisant la taille adulte des organismes, nous nous attendons à ce que les réponses de taille individuelle à la température aux différents niveaux trophiques mènent à des spectres de taille des communautés plus pentus (Sentis et al. Soumis; Daufresne, Lengfellner, et Sommer 2009), bien que de telles conséquences aient été peu explorées empiriquement (mais voir Yvon-Durocher et al. 2011). Généralement, dans les études expérimentales, le mécanisme sous-jacent à l'accroissement de la pente des spectres de taille dans les systèmes réchauffés est une sélection d'espèces de plus petite taille (Yvon-Durocher et al. 2011; Dossena et al. 2012). Dans notre article présenté en chapitre 5, nous attribuons l'accroissement de la pente des spectres de taille avec l'augmentation de la température saisonnière dans les mésocosmes non chauffés à la diminution de l'efficacité du transfert d'énergie entre les niveaux trophiques, qui aurait mené à une diminution de la biomasse de zooplancton et de macroinvertébrés. Ces prédictions et études théoriques suggèrent que les spectres de taille pourraient présenter une pente plus prononcée dans des environnements plus chauds en réponse aux divers niveaux d'impact du réchauffement climatique (1- la réduction de la taille individuelle, 2- la sélection d'espèces de plus petite taille et 3- la diminution de l'efficacité du transfert d'énergie), qui pourraient agir de manière additive ou synergique.

6.2.2. Confronter les changements dans la biocénose aux fonctions écosystémiques

De nombreuses études ont exploré les effets du réchauffement climatique et des changements dans la composition fonctionnelle des communautés sur les processus écosystémiques (Petchey et al. 1999; Stige et Kvile 2017; García et al. 2018), mais peu d'entre elles se sont intéressées au rôle de la structure de taille intraspécifique sur les fonctions de l'écosystème (mais voir Réveillon et al. 2022; Norkko et al. 2013; Jochum 2022). Pourtant, comme la taille corporelle individuelle est une caractéristique étroitement liée aux fonctions clés de l'écosystème (Traill et al. 2010; Kirwan et al. 2009), nous pouvons nous attendre à ce que les réponses de la taille corporelle individuelle au réchauffement aient des conséquences substantielles sur le fonctionnement des écosystèmes sous réchauffement (Figure 14 lien b).

Les réponses des fonctions écosystémiques aux changements de taille induits par la température n'ont pas été traitées dans les articles de cette thèse. Pourtant, il me parait

primordial de comprendre comment les changements de taille intervenant aux différents niveaux d'organisation du vivant se répercutent sur les fonctions de l'écosystème (par exemple la productivité primaire, la dégradation de la matière organique ou le cycle des nutriments), dans le but de prédire les trajectoires des écosystèmes aquatiques et d'adapter des mesures de gestion et de conservation de la biodiversité. Dans ce cadre, je pense que l'approche en mésocosme est une approche pertinente qui permet de reproduire des écosystèmes à petite échelle, et de mettre en place des expériences réalistes explorant les impacts des changements de taille corporelle sur les fonctions écosystémiques. Dans cet objectif, lors de l'expérience en mésocosme présentée en chapitre 5, nous avons tenté de relier les changements observés dans la composition et la structure des communautés sur la dégradation de la matière organique (résultats non présentés dans cette thèse). Cependant, la dégradation de la matière organique au cours de l'expérience était faible (60 % de la masse sèche restante à la fin de l'expérience), et nos traitements expérimentaux ne semblaient pas influencer la décomposition des feuilles. Bien que nous n'ayons pas mis en évidence de lien entre la réduction de la taille corporelle chez le prédateur supérieur et la décomposition de la matière organique, certaines études récentes ont montré que les changements de taille intraspécifiques pouvaient avoir des répercussions sur le fonctionnement de l'écosystème.

L'étude de Réveillon et al. (2022) est un exemple marquant des implications que peut avoir l'intégration simultanée du réchauffement climatique et du déclin de la taille corporelle individuelle sur une fonction de l'écosystème. En effet, ces auteurs ont utilisé des modèles consommateurs-ressources paramétrés avec des données empiriques pour montrer que la consommation réduite de détritivores (*Gammarus fossarum*) de plus petite taille (bien que bioénergétiquement moins contraints que leurs analogues de grande taille) a entrainé une diminution de la décomposition de la matière organique dans les rivières à des températures élevées. Ce résultat contredit des études précédentes qui supposent que la décomposition de la matière organique devrait augmenter dans des conditions plus chaudes (Ferreira et Canhoto 2014; Griffiths et Tiegs 2016). Par conséquent, les prédictions des conséquences écologiques du réchauffement climatique basées uniquement sur une augmentation de la température peuvent être erronées, et l'intégration des variations de taille intraspécifiques induites par la température dans les modèles prédictifs peut améliorer notre capacité à prédire ses conséquences écologiques.

6.2.3. Le caractère complexe mais nécessaire des expériences à grande échelle

Jusqu'à présent, les études s'intéressant aux conséquences écologiques des changements de taille induits par la température sont principalement des études théoriques ou des études utilisant des systèmes simplifiés de laboratoire (Sentis, Binzer, et Boukal 2017; Bideault, Loreau, et Gravel 2019; Osmond et al. 2017; Bazin et al. 2023). Bien que ces études soient primordiales pour identifier et comprendre les mécanismes sous-jacents aux conséquences écologiques des changements de taille, elles souffrent d'un réalisme limité et il est très difficile, voire impossible, de transposer directement les prédictions issues de ces études aux systèmes naturels. À l'inverse, étudier directement les réponses de la biocénose au réchauffement climatique dans les systèmes naturels rend difficile l'identification des relations mécanistes qui peuvent y exister, ce qui limite notre

capacité à prédire les changements des écosystèmes sous réchauffement climatique. L'approche en mésocosme est de plus en plus utilisée pour explorer les différentes composantes du réchauffement climatique à travers une gamme de niveaux organisationnels, d'échelles et d'habitats puisqu'elle constitue un pont entre les études en systèmes simplifiés et les études en milieux naturels (Stewart et al. 2013).

Dans cette thèse, j'ai tenté de lier les conséquences de la réduction de la taille corporelle observées dans des systèmes contrôlés de laboratoire sur le métabolisme et l'ingestion (résultats présentés en chapitre 4) aux réponses des communautés à la réduction de la taille corporelle chez le prédateur supérieur en mésocosme (résultats présentés en chapitre 5). Dans le chapitre 4, nous avons trouvé que les plus grandes daphnies élevées à 18 °C avait un métabolisme individuel (mais pas par unité de masse) plus élevé que les daphnies élevées à 26 °C. De plus, le taux d'attaque des grandes daphnies élevées à 18 °C était plus élevé que les petites élevées à 26 °C à basse température, mais l'inverse était observé à température élevée (c'est-à-dire que le taux d'attaque était plus élevé chez les petites daphnies élevées à 26 °C). En assumant que les réponses écologiques soient similaires chez les poissons, nous nous attendions à ce que les poissons de taille et d'origine thermique différentes induisent des cascades trophiques d'intensité dépendante de la taille corporelle et entraînent des changements dans la structure des communautés de proies dans notre expérience en mésocosme. Pourtant, nous n'avons observé aucun effet des poissons sur la structure des communautés biologiques et sur le spectre de taille de la biomasse. Dans l'article, nous avons émis 3 hypothèses qui pourraient expliquer l'absence d'effets des poissons sur les communautés biologiques (1- prédation trop faible des poissons comparativement à celles d'autres invertébrés prédateurs, 2- différences de taille corporelle trop faibles entre les poissons du chaud et du froid, 3- multiplicité des facteurs externes incontrôlés influençant la réponse des communautés). Ce résultat contraire à nos attentes illustre la complexité des études à plus grande échelle qui intègrent de multiples facteurs confondants potentiels, et met en évidence la nécessité de mettre en place des expériences écologiquement pertinentes à plus large échelle si nous voulons comprendre comment les changements de taille vont impacter les communautés dans les milieux naturels.

Dans une revue de plus de 250 études adoptant une approche en mésocosme, Stewart et al. (2013) se sont intéressés au réalisme et à la reproductibilité des résultats dans différents types d'écosystème et ont montré que des tendances générales sont apparues au niveau de l'écosystème, mais qu'il existe également de nombreuses réponses différentes dans la réponse des communautés aux différents facteurs de contrôle, ce qui souligne la nécessité d'être prudent avant de généraliser les observations aux systèmes naturels.

6.3. La ressource influence les conséquences écologiques du réchauffement et de la TSR

6.3.1. La diversité des métriques relatives à la ressource complexifie notre compréhension de ses relations avec la température et la taille corporelle

La ressource, en tant qu'apport de matière et d'énergie, constitue un facteur majeur qui influence la plupart des traits d'histoire de vie tels que la croissance, la reproduction ou la survie (Figure 14 lien c; Sterner et Elser 2017; Elser et al. 2003). Conformément à ce postulat, nous avons montré qu'une diminution de la fréquence d'alimentation pouvait exacerber les effets du réchauffement sur les trajectoires de croissance (c'est-à-dire que les différences de taille entre les poissons élevés à 20 °C et les poissons élevés à 30 °C étaient plus fortes sous une alimentation intermittente), amplifiant finalement la TSR (résultats présentés en chapitre 3). Nous avons également trouvé que la fréquence d'alimentation a influencé la valeur adaptative de la TSR puisque sous une alimentation intermittente, le temps de génération de la population diminuait plus rapidement avec le réchauffement et l'augmentation du taux de croissance de la population avec le réchauffement était plus faible comparé à celui des poissons nourris en continu. Dans notre étude expérimentale, notre métrique relative à la ressource était la fréquence d'alimentation. Cependant, la diversité des métriques relatives à la ressource dans les études expérimentales complexifie notre compréhension des conséquences écologiques de la ressource et de ses interactions avec la température. Par exemple, de nombreuses études expérimentales ont montré que la taille du corps répondait à la ressource en tant que fréquence d'alimentation (Zhou et al. 2003; Priestley, Stevenson, et Alexander 2006), quantité de nourriture (Brett, Shelbourn, et Shoop 1969; Brett 1971; Giberson et Rosenberg 1992), disponibilité alimentaire (Betini et al. 2020; McLeod et al. 2013; Courtney Jones et al. 2015; Marn et al. 2017) ou encore à la composition des aliments déterminant leur qualité nutritionnelle (Petersen, Woods, et Kingsolver 2000; Kingsolver et Woods 1998; Wojewodzic et al. 2011; Persson et al. 2011).

Étant donné que le réchauffement climatique peut affecter directement ou indirectement chacun de ces composants relatifs à la ressource (Figure 14 lien c ; O'Connor et al. 2009; Hegland et al. 2009; Lau et al. 2021; Hixson et Arts 2016; Tanentzap et al. 2020), il est très difficile de prédire les changements des ressources dans les environnements naturels, et par quels mécanismes les conséquences écologiques des changements dans la ressource risquent d'être les plus importantes. Par conséquent, il est primordial d'améliorer notre compréhension des liens entre la température, la taille corporelle et la ressource sur les traits individuels (comme exploré dans mon chapitre 2), puisque ceux-ci joueront un rôle majeur dans les trajectoires de la biocénose au sein des écosystèmes. Par exemple, la réduction de la condition physique et de la taille corporelle des petits poissons pélagiques (en particulier les sardines) dans le Golf du Lion a été reliée à la diminution du débit du Rhône (Feuilloley et al. 2020; Brosset et al. 2015; 2017). Cette diminution de débit a entraîné un déclin de l'apport en nutriments supportant la

production primaire dans la mer Méditerranée, affectant finalement le contrôle ascendant sur les populations de petits poissons pélagiques. Cette observation soutient que les flux de nutriments dans les milieux aquatiques, en interaction avec la température, jouent un rôle majeur dans la condition physique des individus et la structure de taille de la biocénose.

6.3.2. La dépendance des conséquences écologiques du réchauffement et des changements de taille au contexte nutritionnel

Outre ses nombreuses implications dans la détermination des traits individuels, une étude théorique a également montré que le contexte nutritionnel dans lequel intervient les changements de taille pouvait avoir une influence sur les conséquences écologiques de ces changements de taille sur les communautés (Sentis, Binzer, et Boukal 2017). En effet, Sentis, Binzer, et Boukal (2017) prédisent que la réduction de la taille corporelle de l'espèce apicale augmente considérablement la persistance de la chaine alimentaire dans un environnement riche en nutriments et à basse température, alors qu'elle a peu d'impact sur la persistance dans un environnement pauvre en nutriments et à température élevée, suggérant de faibles modifications dans les forces d'interactions interspécifiques dans ce dernier contexte ressource-température. Cette observation suggère qu'il est important de considérer le contexte nutritionnel dans lequel les changements de taille opèrent, puisque leurs répercussions sur la persistance et la force des interactions trophiques dépend de la quantité de ressources disponibles, pouvant affecter de manière substantielle la structure et la dynamique des communautés. Bien que ces études théoriques soient un premier pas dans l'exploration des conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle chez un prédateur supérieur, elles nécessitent d'être complémentées par des études expérimentales afin d'améliorer la qualité de nos prédictions des effets des changements de taille sur les communautés.

L'expérience en mésocosme présentée en chapitre 5 s'inscrit dans cet objectif puisque nous avons étudié les conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle du prédateur supérieur sur la composition et la structure des communautés de proies. Au cours de l'expérience, les mésocosmes étaient très oligotrophes. En effet, les concentrations en nutriments N et P étaient inférieures aux seuils de détection de nos appareils (c'est-à-dire < 0,04 mg $N.L^{-1}$ pour l'azote ammoniacal et < 0,05 mg $P.L^{-1}$ pour le phosphore) au début et à la fin de l'expérience. Dans ce contexte d'environnement pauvre en nutriments et à température élevée, nos résultats sont conformes aux prédictions théoriques de Sentis, Binzer, et Boukal (2017) puisque nous n'avons pas observé de changements dans les rapports de biomasse prédateurs-proies et dans la structure des communautés biologiques en réponse aux changements de taille du prédateur médaka. Cependant, Sentis, Binzer, et Boukal (2017) ont tout de même observé que le prédateur supérieur avait un impact sur les communautés de proies, alors que nous n'avons observé presque aucun effet de la présence des poissons sur les communautés de proies (nous avons seulement observé un effet faible des poissons sur la richesse spécifique et l'indice de diversité de Shannon). Finalement, notre expérience en mésocosme constitue, à notre connaissance, la première étude empirique explorant les conséquences écologiques de la

réduction de la taille corporelle induite par la température chez un prédateur supérieur sur les communautés de proies. À présent, j'encourage la poursuite d'études expérimentales visant à évaluer les conséquences écologiques des changements de taille dans divers contextes nutritionnels. Par exemple, des études en mésocosmes similaires à la nôtre pourraient être réalisées, en enrichissant plus ou moins les mésocosmes en nutriments. Ces études empiriques pourraient être complémentaires à la nôtre et s'avéreraient utiles pour déceler d'éventuelles variations dans la réponse des communautés de proies aux changements de taille, en fonction du contexte nutritionnel.

Dans cette même expérience en mésocosme, nous avons observé un accroissement de la pente du spectre de taille des communautés avec l'augmentation de la température saisonnière dans les mésocosmes non chauffés. Nous avons supposé que la diminution de l'efficacité du transfert d'énergie entre niveaux trophiques avec le réchauffement (Barneche et al. 2021) était responsable de cet accroissement de la pente. En plus des effets de la température et des changements de taille, des études récentes ont montré que les spectres de taille pouvaient également être influencés par la concentration en nutriments dans l'environnement (Marin et al. 2023; Arranz, Grenouillet, et Cucherousset 2023). En effet, Arranz, Grenouillet, et Cucherousset (2023) ont mené une étude sur 118 assemblages de poissons des cours d'eau de la péninsule ibérique et ont montré que la pente et la hauteur du spectre de taille étaient négativement corrélées à la concentration en nutriments (en particulier le phosphore). Ce résultat suggère que l'eutrophisation des écosystèmes aquatiques sous réchauffement climatique, en augmentant la concentration en nutriments, pourrait également être un facteur supplémentaire à l'accroissement de la pente des spectres de taille et la diminution de la biomasse totale des communautés. Par conséquent, des expériences supplémentaires enrichissant plus ou moins les milieux en nutriments pourraient également être utiles pour étudier si et comment la réponse des spectres de taille des communautés au réchauffement dépend du contexte nutritionnel.

6.3.3. La rétroaction des changements de taille corporelle sur les ressources environnementales

Au cours de ma thèse et dans les paragraphes ci-dessus, je me suis principalement intéressé à l'influence que peut avoir la ressource, en interaction avec la température, sur la structure de taille de la biocénose et les conséquences écologiques des changements de taille. Cependant, je tiens à mentionner également qu'il existe une boucle de rétroaction de la taille corporelle sur la ressource, qui ajoute encore un élément de complexité dans la compréhension des liens entre la température, la taille corporelle et la ressource. Par exemple, les changements dans la composition et la structure de taille des communautés affectent le stockage des nutriments et les flux de matières à travers les réseaux trophiques (Figure 14 lien c; Woods et al. 2003; Cross et al. 2015). Cross et al. (2015) ont montré que le réchauffement devrait favoriser les petits taxons à faibles besoins en nutriments et à faible teneur en nutriments corporels, ce qui devrait augmenter le rapport entre le carbone et les nutriments (en particulier l'azote et le phosphore) des réseaux alimentaires. La diminution de la taille corporelle associée à une réduction prévue de la teneur en nutriments corporels avec le réchauffement (Woods et al. 2003) suggère également que l'augmentation des températures devrait réduire le stockage total des nutriments dans les communautés (Cross et al. 2015). Par conséquent, je pense qu'approfondir nos connaissances sur l'impact des changements de taille induits par la

température sur les ressources environnementales nous aiderait à mieux comprendre et prédire les conséquences écologiques du réchauffement climatique.

6.4. Quatre axes de recherche pour améliorer nos prédictions des conséquences écologiques des changements de taille corporelle et du réchauffement climatique

6.4.1. Les contraintes morphologiques vs les contraintes bioénergétiques de la TSR

À travers les différents articles présentés dans cette thèse, j'ai montré que les changements de taille corporelle induits par la température devraient entraîner des contraintes morphologiques et bioénergétiques à l'échelle de l'individu, ayant potentiellement des conséquences écologiques à travers l'ensemble des niveaux d'organisation biologique. Maintenant que nous avons posé un cadre conceptuel pour étudier les conséquences écologiques des changements de taille à travers les contraintes morphologiques et bioénergétiques (Sentis et al. Soumis), il est important de savoir dans quelle mesure elles peuvent impacter les traits de vie individuels, la dynamique et la structure des populations et des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Figure 14 lien 1). La question sous-jacente à cet axe de recherche est de savoir si, et comment, ces contraintes interagissent pour déterminer les conséquences écologiques de la TSR. Les conséquences des contraintes morphologiques et bioénergétiques sont-elles additives, antagonistes ou synergiques ? Ceci est important pour prédire la direction des effets combinés de l'augmentation de la température et des changements de taille corporelle dans un contexte de réchauffement climatique.

À titre d'exemple, je propose une expérimentation qui pourrait être réalisée pour étudier la contribution des contraintes morphologiques et des contraintes bioénergétiques induites par la TSR sur la force des interactions trophiques. Premièrement, pour examiner les effets des contraintes morphologiques de la TSR, c'est-à-dire la réduction de la taille corporelle en soi, il pourrait être envisagé d'élever des prédateurs (par exemple des odonates) à différentes températures, ce qui induirait des tailles différentes à un stade donné, conformément aux prédictions de la TSR. Ensuite, des proies (par exemple des daphnies) de tailles variables pourraient être exposées à ces prédateurs de différentes tailles. L'objectif de cette expérience consisterait à analyser la structure de taille des proies restantes après la prédation par les prédateurs de tailles différentes, afin d'étudier si la taille corporelle des prédateurs détermine la plage de taille des proies potentiellement consommables. Une telle expérience permettrait d'explorer une conséquence écologique exclusivement engendrée par les contraintes morphologiques de la TSR. Deuxièmement, afin d'évaluer l'impact des contraintes bioénergétiques induites par la TSR, il serait envisageable d'utiliser le même système

prédateurs-proies. Cependant, cette fois-ci, l'attention serait portée sur le temps de digestion des proies par les prédateurs, un aspect régi par le métabolisme plutôt que par les contraintes morphologiques. À cette fin, le comportement alimentaire des odonates pourrait être filmé, et le temps de digestion pourrait être quantifié (par exemple en mesurant le temps nécessaire entre la prise alimentaire et l'excrétion des fécès). Cette expérience permettrait d'explorer une conséquence écologique exclusivement engendrée par les contraintes bioénergétiques de la TSR.

6.4.2. Les conséquences des changements de taille à travers les échelles biologiques

Daufresne, Lengfellner, et Sommer (2009) ont proposé trois mécanismes non mutuellement exclusifs à l'origine de la réduction de la taille corporelle observée sous réchauffement climatique, à savoir la réponse de la taille individuelle à la température, la proportion plus élevée de juvéniles par rapport aux adultes dans la structure d'âge des populations et la sélection d'espèces plus petites au sein des communautés. Les conséquences écologiques de chacun de ces mécanismes commencent à être documentées de manière indépendante (Ohlberger 2013), mais nous disposons de peu d'informations sur la manière dont ces différents mécanismes sous-jacents aux changements de taille s'articulent et influencent conjointement la structuration de la biocénose et le fonctionnement des écosystèmes (Figure 14 lien 2). Récemment, Martins et al. (2023) ont publié une analyse de l'évolution de la taille corporelle des communautés animales et végétales de 1960 à 2020, et ont trouvé que les changements dans la composition des communautés contribuent davantage aux changements de taille corporelle que les variations de taille au sein des espèces (bien que des variations substantielles dans l'ampleur et la direction des changements de taille aient été observées en réponse à chacun des mécanismes indépendamment). Fait intéressant, ces auteurs ont trouvé que la biomasse des assemblages reste relativement stable au cours du temps, suggérant que le déclin de la biomasse causée par la diminution de la taille corporelle est couramment compensé par une augmentation de l'abondance des petits individus. Uszko, Huss, et Gårdmark (2022) ont quant-à-eux utilisé un modèle de réseau trophique bioénergétique structuré par stade pour comparer les effets du réchauffement sur la structure de taille interspécifique (c'est-à-dire sur l'abondance relative des espèces) et intraspécifique (c'est-à-dire sur l'abondance relative des stades). En accord avec Daufresne, Lengfellner, et Sommer (2009), ils ont trouvé que le réchauffement provoquait une dominance des espèces plus petites par rapport aux espèces plus grandes. En revanche, contrairement à l'hypothèse émise par Daufresne, Lengfellner, et Sommer (2009), ils ont trouvé que le réchauffement augmentait la proportion des adultes par rapport aux juvéniles, conciliant potentiellement les observations disparates dans la littérature de la réponse de la taille corporelle au réchauffement. Bien que cette étude théorique soit très utile pour prédire les conséquences des effets du réchauffement sur la structure de taille de la biocénose, les auteurs appellent à davantage d'études expérimentales sur les impacts des changements de taille pour identifier le mécanisme principal susceptible d'avoir les conséquences écologiques les plus importantes.

Notre expérience en mésocosme aurait pu constituer une opportunité pour évaluer la contribution relative des changements de taille à différents niveaux trophiques

sur la réponse des communautés au réchauffement. Cela aurait impliqué une comparaison entre les communautés des mésocosmes à température ambiante et celles des mésocosmes chauffés ayant le même traitement poisson. Toutefois, pour atteindre cet objectif, chaque organisme aurait dû être identifié au minimum jusqu'au niveau de l'espèce, afin de tester l'hypothèse de la sélection d'espèces plus petites au sein des communautés. De plus, il aurait fallu déterminer le stade de développement de chaque individu pour analyser les variations dans la structure d'âge des populations en réponse au réchauffement. En admettant qu'une expérience similaire à la nôtre soit mise en place dans le but d'étudier la contribution relative des changements de taille aux différents niveaux trophiques sur la réponse des communautés au réchauffement, je pense qu'il faudrait également qu'elle soit réalisée sur une plus longue durée (comme par exemple l'expérience présentée par Yvon-Durocher et al. (2015), dans laquelle les communautés biologiques ont été exposées pendant cinq années) et que l'immigation d'espèces différentes soit facilitée, afin que le réchauffement artificiel ait le temps de sélectionner les espèces les mieux adaptées et que les communautés soient stables.

6.4.3. Les conséquences des effets directs vs indirects à travers les ressources et les changements de taille du réchauffement climatique

Nous savons désormais que le réchauffement climatique impacte l'écologie à tous les niveaux d'organisation biologique et le fonctionnement des écosystèmes à travers des effets directs de l'augmentation de la température et des effets indirects au travers des modifications de la ressource, et devraient également affecter la biocénose et les écosystèmes à travers les changements de taille corporelle. Cependant, pour améliorer notre compréhension et notre capacité de prédiction des conséquences écologiques du réchauffement climatique, nous devons maintenant déterminer l'importance relative de chacun de ces effets causés par le réchauffement climatique, et identifier les contextes dans lequel ces effets s'ajoutent, s'atténuent ou se renforcent (Figure 14 lien 3). Dans notre article de revue présenté en chapitre 2, nous avons proposé d'utiliser la mise à l'échelle utilisée en écologie métabolique pour explorer systématiquement l'importance relative des effets directs de la température et des changements de taille sur les taux biologiques. Nous prédisons que les réductions de taille corporelle induites par le réchauffement devraient réduire les effets directs du réchauffement climatique en particulier dans les systèmes aquatiques. Cependant, les conséquences écologiques du réchauffement climatique peuvent également dépendre de son impact sur la répartition de la ressource et la disponibilité des nutriments dans les écosystèmes. Pour tenir compte du contexte nutritionnel dans l'étude des conséquences écologiques du réchauffement climatique, je propose d'utiliser la modélisation par équations structurelles (SEM), qui permet de définir et de quantifier les effets directs et indirects (au travers les ressources et les changements de taille) du réchauffement climatique sur la structure des communautés biologiques et le fonctionnement des écosystèmes. Une telle approche pourrait aider à comprendre si les effets directs de l'augmentation de la température sont plus forts, ou au contraire moins forts, que les effets indirects du réchauffement climatique.

6.4.4. Les liens entre la réduction de la taille corporelle et les deux premières réponses universelles au réchauffement climatique

La première réponse universelle des espèces au réchauffement climatique est un changement dans leur aire de répartition géographique. Parmesan et Yohe (2003) ont documenté des déplacements significatifs d'une moyenne de 6,1 km par décennie vers les pôles. Chez les taxons se dispersant activement, la capacité de dispersion est généralement positivement corrélée à la taille corporelle (Cloyed et al. 2021). Par conséquent, en se basant uniquement sur les contraintes morphologiques, nous pourrions nous attendre à ce que la réduction de la taille corporelle induite par le réchauffement affecte négativement la capacité de dispersion chez les disperseurs actifs, et n'ait aucun effet chez les disperseurs passifs (Jenkins et al. 2007; Sentis et al. Soumis). En revanche, si nous assumons également que les contraintes bioénergétiques rendent les petits individus plus efficaces énergétiquement que les grands individus sous réchauffement (comme le prédit notre modèle jouet présenté en chapitre 2), alors ceux-ci pourraient allouer davantage d'énergie au déplacement et à la recherche d'habitats favorables. Dans cette thèse, je ne me suis pas intéressé directement aux liens entre les contraintes engendrées par la TSR et la capacité de dispersion. Cependant, j'ai le sentiment que comprendre comment les changements de taille corporelle induits par la température influencent la capacité de dispersion des espèces (Figure 14 lien 4) est un axe de recherche important puisque la capacité des espèces à migrer plus ou moins rapidement vers des environnements favorables pourrait déterminer leur capacité à se maintenir dans un monde qui se réchauffe.

À titre d'exemple, une approche expérimentale pourrait être adoptée afin d'étudier la réponse de la capacité de nage chez les poissons (qui peut être corrélée à leur capacité de dispersion (Fisher 2005)) à la réduction de la taille corporelle induite par le réchauffement. Pour cela, des poissons pourraient être élevés à différentes températures, présentant ainsi des différences de taille corporelle à un stade spécifique. La capacité de nage des poissons issus de différentes conditions thermiques pourrait être évaluée au moyen de respiromètres thermo-contrôlés en circuit ouvert, permettant ainsi de réguler la vitesse du courant à l'intérieur de la chambre respiratoire. Ce dispositif permettrait d'analyser (i) la vitesse maximale de courant que les poissons peuvent supporter et (ii) la température maximale à laquelle les poissons cessent de nager. De plus, l'utilisation d'une chambre respiratoire permettrait d'estimer la consommation d'oxygène (en tant que proxy du métabolisme) en temps réel, facilitant ainsi l'évaluation des potentielles différences observées entre les poissons, qu'elles soient induites par des contraintes morphologiques ou bioénergétiques.

La deuxième réponse universelle des espèces au réchauffement climatique est un changement dans la phénologie (Visser et Both 2005). Chez certains taxons, en particulier ceux ayant des stades de vie distincts comme les insectes, la phénologie peut déterminer l'intensité de l'effet de la température dans le contrôle de la taille corporelle individuelle. Par exemple, Fenberg et al. (2016) ont trouvé que les individus de l'espèce de papillon *Hesperia comma* étaient plus grands les années où les températures auxquelles les larves du dernier stade étaient exposées étaient plus élevées, rallongeant ainsi la

période de croissance. Davies (2019) suggère que la Temperature Size Rule inverse (c'est-à-dire une augmentation de la taille corporelle sous réchauffement) observée chez les arthropodes terrestres univoltins, initialement interprétée comme une réponse adaptative à des périodes de croissance prolongée pendant les saisons chaudes (Horne, Hirst, et Atkinson 2015), pourrait plutôt être expliquée par des températures plus chaudes sur les processus métaboliques à des moments distincts au début et au milieu de la pupation. La réponse de la taille corporelle individuelle à la température peut donc co-évoluer avec les changements dans la phénologie des espèces. Par ailleurs, à travers les articles présentés dans cette thèse, j'ai montré que la taille corporelle n'est pas le seul trait à répondre à l'augmentation de la température, mais que les individus adoptent des stratégies pour faire face au réchauffement, comme l'accélération du cycle de vie. Or, un développement plus rapide pourrait permettre à certaines espèces de produire davantage de générations par an (Teder 2020). Par ailleurs, l'accélération du cycle de vie chez certaines espèces peut affecter la dynamique temporelle des interactions prédateurs-proies, qui est un déterminant majeur de l'occurrence des interactions interspécifiques (Kronfeld-Schor et al. 2017). Si un décalage temporel se produit entre un prédateur et ses proies et que le prédateur se retrouve temporairement sans ressources alimentaires, alors le fait que les plus petits individus épuisent leurs réserves énergétiques plus rapidement que les grands (prédiction de notre modèle théorique présenté en chapitre 2) pourrait accélérer la mortalité voire l'extinction de la population. Bien que chacune des réponses universelles ait été étudiée séparément pour un large nombre d'espèces, des études récentes montrent que le réchauffement climatique peut affecter simultanément la taille corporelle, la phénologie et la répartition géographique (Fenberg et al. 2016). Par conséquent, bien que je ne me sois pas directement intéressé aux liens entre les conséquences écologiques des changements de taille et la phénologie des espèces en interaction dans cette thèse, je pense que nous devrions considérer davantage les effets combinés des trois réponses universelles (Figure 14 lien 4) si nous voulons améliorer notre prédiction des effets du réchauffement climatique sur la biogéographie des espèces, l'écologie et le fonctionnement des écosystèmes.

Conclusion

Jusqu'à présent, les conséquences écologiques de la réduction de la taille corporelle individuelle induite par le réchauffement avaient été explorées dans des études théoriques qui manquaient de démonstrations empiriques. Dans cette thèse, trois études empiriques ont été présentées, s'inscrivant dans un cadre conceptuel identifiant trois mécanismes (les contraintes morphologiques, les contraintes bioénergétiques et le rapport surface/volume) déterminant la façon dont la réduction de la taille corporelle individuelle affecte l'écologie à travers les niveaux d'organisation biologique. Il est intéressant de noter que certains résultats expérimentaux étaient conformes aux attentes théoriques, et que d'autres ont divergé des prédictions théoriques, mettant en évidence la complexité des interactions dans les systèmes naturels et la nécessité des approches empiriques en complément des modèles théoriques.

Conformément aux attentes théoriques, les résultats expérimentaux ont démontré que le réchauffement et la réduction de la taille du corps pouvaient avoir des effets substantiels sur les traits d'histoire de vie des individus (croissance, fécondité, survie, métabolisme, ingestion), ayant des répercussions sur les paramètres démographiques des populations. En revanche, bien que des prédictions théoriques suggèrent que les changements de taille des individus devraient affecter la force des interactions trophiques, la réduction de la taille corporelle du top prédateur dans l'expérience en mésocosme a eu des effets marginaux sur les communautés de proies comparés aux effets directs de la température. Dans l'ensemble, ce cadre conceptuel et ces trois études empiriques aident à la compréhension des mécanismes sous-jacents aux conséquences écologiques des changements de taille individuelle et améliorent notre capacité de prédiction des effets du réchauffement climatique sur les écosystèmes aquatiques.

Cependant, la réduction de la taille corporelle individuelle n'est pas la seule cause à la réduction de la taille corporelle observée à l'échelle des communautés. La structure d'âge des populations et la composition des communautés jouent également un rôle important dans les changements de taille corporelle observés sous le réchauffement climatique. Par conséquent, il est désormais nécessaire de comprendre comment les changements de taille qui s'opèrent à différentes échelles s'articulent, et quels sont les mécanismes susceptibles d'avoir les conséquences écologiques les plus importantes.

En outre, les écosystèmes aquatiques sont les écosystèmes les plus touchés par l'anthropisation et le changement climatique en termes de morphologie, de fonctionnement et de structuration biologique (Dudgeon et al. 2006). Par conséquent, nous nous attendons à de profonds changements dans la distribution de la matière et des nutriments au sein des écosystèmes, ce qui peut affecter la réponse des organismes à l'augmentation des températures. La capacité des espèces à s'adapter rapidement à de nouvelles conditions environnementales déterminera leur survie et leur évolution future. Finalement, il est primordial d'améliorer notre compréhension des liens entre les variations de température et des changements de taille corporelle dans différents contextes nutritionnels si nous voulons prédire et gérer les dynamiques des écosystèmes aquatiques et atténuer la crise contemporaine de la biodiversité.

Bibliographie

Abell. 2002. « Conservation Biology for the Biodiversity Crisis: A Freshwater Follow-up ». *Conservation Biology* 16 (5): 1435-37.

Abell, Thieme, Revenga, Bryer, Kottelat, Bogutskaya, Coad, et al. 2008. « Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation ». *BioScience* 58 (5): 403-14.

Ahti, Kuparinen, et Uusi-Heikkilä. 2020. « Size does matter — the eco-evolutionary effects of changing body size in fish ». *Environmental Reviews* 28 (3): 311-24.

Alberto-Payet, Lassus, Isla, Daufresne, et Sentis. 2022. « Nine Years of Experimental Warming Did Not Influence the Thermal Sensitivity of Metabolic Rate in the Medaka Fish Oryzias Latipes ». *Freshwater Biology* 67 (3): 577-85.

Albouy, Archambault, Appeltans, Araújo, Beauchesne, Cazelles, Cirtwill, et al. 2019. « The Marine Fish Food Web Is Globally Connected ». *Nature Ecology & Evolution* 3 (8): 1153-61.

Andersen. 2019. « Fish Ecology, Evolution, and Exploitation: A New Theoretical Synthesis ». In *Fish Ecology, Evolution, and Exploitation*. Princeton University Press.

Angilletta, et Dunham. 2003. « The Temperature-Size Rule in Ectotherms: Simple Evolutionary Explanations May Not Be General ». *The American Naturalist* 162 (3): 332-42.

Angilletta, Steury, et Sears. 2004. « Temperature, Growth Rate, and Body Size in Ectotherms: Fitting Pieces of a Life-History Puzzle ». *Integrative and Comparative Biology* 44 (6): 498-509.

Aquiloni, et Gherardi. 2008. « Mutual Mate Choice in Crayfish: Large Body Size Is Selected by Both Sexes, Virginity by Males Only ». *Journal of Zoology* 274 (2): 171-79.

Arranz, Grenouillet, et Cucherousset. 2023. « Human Pressures Modulate Climate-Warming-Induced Changes in Size Spectra of Stream Fish Communities ». *Nature Ecology & Evolution* 7 (7): 1072-78.

Arrhenius. 1889. « Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren ». *Zeitschrift für Physikalische Chemie* 4U (1): 226-48.

Atkinson. 1994. « Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? » *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.

Atkinson, Lilley, Hirst, McEvoy, Tarran, Widdicombe, Fileman, et al. 2021. « Increasing Nutrient Stress Reduces the Efficiency of Energy Transfer through Planktonic Size Spectra ». *Limnology and Oceanography* 66 (2): 422-37.

Atkinson, Morley, et Hughes. 2006. « From Cells to Colonies: At What Levels of Body Organization Does the 'Temperature-Size Rule' Apply? » *Evolution & Development* 8 (2): 202-14.

Atkinson, et Sibly. 1997. « Why Are Organisms Usually Bigger in Colder Environments? Making Sense of a Life History Puzzle ». *Trends in Ecology & Evolution* 12 (6): 235-39.

Audzijonyte, Kuparinen, Gorton, et Fulton. 2013. « Ecological consequences of body size decline in harvested fish species: positive feedback loops in trophic interactions amplify human impact ». *Biology Letters* 9 (2): 20121103.

Balmford, Bruner, Cooper, Costanza, Farber, Green, Jenkins, et al. 2002. « Economic Reasons for Conserving Wild Nature ». *Science* 297 (5583): 950-53.

Barneche, Hulatt, Dossena, Padfield, Woodward, Trimmer, et Yvon-Durocher. 2021. « Warming Impairs Trophic Transfer Efficiency in a Long-Term Field Experiment ». *Nature* 592 (7852): 76-79.
Bazin, Hemmer-Brepson, Logez, Sentis, et Daufresne. 2023. « Distinct Impacts of Feeding Frequency and Warming on Life History Traits Affect Population Fitness in Vertebrate Ectotherms ». *Ecology and Evolution* 13 (11): e10770.
Bergmann. 1848. *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*. Vandenhoeck und Ruprecht.
Berrigan, et Charnov. 1994. « Reaction Norms for Age and Size at Maturity in Response to Temperature: A Puzzle for Life Historians ». *Oikos* 70 (3): 474-78.
Bestion, Teyssier, Richard, Clobert, et Cote. 2015. « Live Fast, Die Young: Experimental Evidence of Population Extinction Risk Due to Climate Change ». *PLOS Biology* 13 (10): e1002281.
Betini, Wang, Avgar, Guzzo, et Fryxell. 2020. « Food Availability Modulates Temperature-Dependent Effects on Growth, Reproduction, and Survival in Daphnia Magna ». *Ecology and Evolution* 10 (2): 756-62.
Bideault, Loreau, et Gravel. 2019. « Temperature Modifies Consumer-Resource Interaction Strength Through Its Effects on Biological Rates and Body Mass ». *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 45.
Blackburn, Gaston, et Loder. 1999. « Geographic Gradients in Body Size: A Clarification of Bergmann's Rule ». *Diversity and Distributions* 5 (4): 165-74.
Blueweiss, Fox, Kudzma, Nakashima, Peters, et Sams. 1978. « Relationships between Body Size and Some Life History Parameters ». *Oecologia* 37 (2): 257-72.
Boltzmann. 1970. « Weitere studien über das wärmegleichgewicht unter gasmolekülen ». *Kinetische Theorie II*, 115-225.
Brett. 1971. « Energetic Responses of Salmon to Temperature. A Study of Some Thermal Relations in the Physiology and Freshwater Ecology of Sockeye Salmon (Oncorhynchus nerkd) ». *American Zoologist* 11 (1): 99-113.
Brett, Shelbourn, et Shoop. 1969. « Growth Rate and Body Composition of Fingerling Sockeye Salmon, Oncorhynchus nerka, in relation to Temperature and Ration Size ». *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26 (9): 2363-94.
Brose. 2010. « Body-Mass Constraints on Foraging Behaviour Determine Population and Food-Web Dynamics ». *Functional Ecology* 24 (1): 28-34.
Brose, Jonsson, Berlow, Warren, Banasek-Richter, Bersier, Blanchard, et al. 2006. « Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs ». *Ecology* 87 (10): 2411-17.
Brosset, Fromentin, Van Beveren, Lloret, Marques, Basilone, Bonanno, et al. 2017. « Spatio-temporal patterns and environmental controls of small pelagic fish body condition from contrasted Mediterranean areas ». *Progress in Oceanography* 151: 149-62.
Brosset, Ménard, Fromentin, Bonhommeau, Ulses, Bourdeix, Bigot, Beveren, Roos, et Saraux. 2015. « Influence of environmental variability and age on the body condition of small pelagic fish in the Gulf of Lions ». *Marine Ecology Progress Series* 529: 219-31.
Brown, Gillooly, Allen, Savage, et West. 2004. « Toward a Metabolic Theory of Ecology ». *Ecology* 85 (7): 1771-89.
Bruijning, ten Berge, et Jongejans. 2018. « Population-Level Responses to Temperature, Density and Clonal Differences in Daphnia Magna as Revealed by Integral Projection Modelling ». *Functional Ecology* 32 (10): 2407-22.
Calder. 1996. *Size, Function, and Life History*. Courier Corporation.

Clarke. 2006. « Temperature and the Metabolic Theory of Ecology ». *Functional Ecology* 20 (2): 405-12.
Cloyed, Grady, Savage, Uyeda, et Dell. 2021. « The Allometry of Locomotion ». *Ecology* 102 (7): e03369.
Cole. 1954. « The Population Consequences of Life History Phenomena ». *The Quarterly Review of Biology* 29 (2): 103-37.
Cope. 1885. « On the Evolution of the Vertebrata, Progressive and Retrogressive ». *The American Naturalist* 19 (2): 140-48.
Courtney Jones, Munn, Penman, et Byrne. 2015. « Long-term changes in food availability mediate the effects of temperature on growth, development and survival in striped marsh frog larvae: implications for captive breeding programmes ». *Conservation Physiology* 3 (1): cov029.
Cross, Hood, Benstead, Huryn, et Nelson. 2015. « Interactions between Temperature and Nutrients across Levels of Ecological Organization ». *Global Change Biology* 21 (3): 1025-40.
Crozier, et Hutchings. 2014. « Plastic and Evolutionary Responses to Climate Change in Fish ». *Evolutionary Applications* 7 (1): 68-87.
Cuthbert, Wasserman, Dalu, Kaiser, Weyl, Dick, Sentis, McCoy, et Alexander. 2020. « Influence of Intra- and Interspecific Variation in Predator–Prey Body Size Ratios on Trophic Interaction Strengths ». *Ecology and Evolution* 10 (12): 5946-62.
Daufresne, Lengfellner, et Sommer. 2009. « Global Warming Benefits the Small in Aquatic Ecosystems ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (31): 12788-93.
Davies. 2019. « Multiple Temperature Effects on Phenology and Body Size in Wild Butterflies Predict a Complex Response to Climate Change ». *Ecology* 100 (4): e02612.
De Roos, et Persson. 2013. *Population and Community Ecology of Ontogenetic Development*. *Population and Community Ecology of Ontogenetic Development*. Princeton University Press.
De Roos, Schellekens, Kooten, Wolfshaar, Claessen, et Persson. 2007. « Food-Dependent Growth Leads to Overcompensation in Stage-Specific Biomass When Mortality Increases: The Influence of Maturation versus Reproduction Regulation. » *The American Naturalist* 170 (3): 59-76.
Denny, Spehar, Mead, et Yousuff. 1991. « Guidelines for Culturing the Japanese Medaka, "Oryzias latipes". »
Depéret. 1908. *Les transformations du monde animal*. E. Flammarion.
Dhillon, et Fox. 2007. « Growth-Independent Effects of a Fluctuating Thermal Regime on the Life-History Traits of the Japanese Medaka (Oryzias Latipes) ». *Ecology of Freshwater Fish* 16 (3): 425-31.
Ding, Kuhne, Hinton, Song, et Dynan. 2010. « Quantifiable Biomarkers of Normal Aging in the Japanese Medaka Fish (Oryzias latipes) ». *PLoS One* 5 (10): e13287.
Donelson, Munday, McCORMICK, et Nilsson. 2011. « Acclimation to Predicted Ocean Warming through Developmental Plasticity in a Tropical Reef Fish ». *Global Change Biology* 17 (4): 1712-19.
Dossena, Yvon-Durocher, Grey, Montoya, Perkins, Trimmer, et Woodward. 2012. « Warming alters community size structure and ecosystem functioning ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1740): 3011-19.
Dudgeon, Arthington, Gessner, Kawabata, Knowler, Lévêque, Naiman, et al. 2006. « Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges ». *Biological Reviews* 81 (2): 163-82.

Ebert. 2005. « Introduction to Daphnia Biology ». In *Ecology, Epidemiology and Evolution of Parasitism in Daphnia*, 5-18. National Center for Biotechnology Information (US).
Edeline, Terao, et Naruse. 2016. « Empirical Evidence for Competition-Driven Semelparity in Wild Medaka ». *Population Ecology* 58 (3): 371-83.
Edwards, Robinson, Plank, Baum, et Blanchard. 2017. « Testing and Recommending Methods for Fitting Size Spectra to Data ». *Methods in Ecology and Evolution* 8 (1): 57-67.
Egami, et Etoh. 1969. « Life Span Data for the Small Fish, Oryzias Latipes ». *Experimental Gerontology* 4 (2): 127-29.
Ekvall, de la Calle Martin, Faassen, Gustafsson, Lürling, et Hansson. 2013. « Synergistic and Species-Specific Effects of Climate Change and Water Colour on Cyanobacterial Toxicity and Bloom Formation ». *Freshwater Biology* 58 (11): 2414-22.
Elser, Acharya, Kyle, Cotner, Makino, Markow, Watts, et al. 2003. « Growth Rate–Stoichiometry Couplings in Diverse Biota ». *Ecology Letters* 6 (10): 936-43.
Elser, Sterner, Gorokhova, Fagan, Markow, Cotner, Harrison, Hobbie, Odell, et Weider. 2000. « Biological Stoichiometry from Genes to Ecosystems ». *Ecology Letters* 3 (6): 540-50.
Emmerson, et Raffaelli. 2004. « Predator–Prey Body Size, Interaction Strength and the Stability of a Real Food Web ». *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 399-409.
Enberg, Jørgensen, Dunlop, Varpe, Boukal, Baulier, Eliassen, et Heino. 2012. « Fishing-Induced Evolution of Growth: Concepts, Mechanisms and the Empirical Evidence ». *Marine Ecology* 33 (1): 1-25.
Enriquez, Renault, Charrier, et Colinet. 2018. « Cold Acclimation Favors Metabolic Stability in Drosophila suzukii ». *Frontiers in Physiology* 9: 1506.
Evangelista, Dupeu, Sandkjenn, Pauli, Herland, Meriguet, Vøllestad, et Edeline. 2021. « Ecological ramifications of adaptation to size-selective mortality ». *Royal Society Open Science* 8 (10): 210842.
Fenberg, Self, Stewart, Wilson, et Brooks. 2016. « Exploring the Universal Ecological Responses to Climate Change in a Univoltine Butterfly ». *The Journal of Animal Ecology* 85 (3): 739-48.
Fernández-Torres, Martínez, et Olalla-Tárraga. 2018. « Shallow Water Ray-Finned Marine Fishes Follow Bergmann's Rule ». *Basic and Applied Ecology* 33: 99-110.
Ferreira, et Canhoto. 2014. « Effect of Experimental and Seasonal Warming on Litter Decomposition in a Temperate Stream ». *Aquatic Sciences* 76 (2): 155-63.
Feuilloley, Fromentin, Stemmann, Demarcq, Estournel, et Saraux. 2020. « Concomitant Changes in the Environment and Small Pelagic Fish Community of the Gulf of Lions ». *Progress in Oceanography* 186: 102375.
Fisher. 2005. « Swimming speeds of larval coral reef fishes: impacts on self-recruitment and dispersal ». *Marine Ecology Progress Series* 285: 223-32.
Forster, Hirst, et Atkinson. 2012. « Warming-Induced Reductions in Body Size Are Greater in Aquatic than Terrestrial Species ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (47): 19310-14.
Frazier, Woods, et Harrison. 2001. « Interactive Effects of Rearing Temperature and Oxygen on the Development of Drosophila melanogaster ». *Physiological and Biochemical Zoology* 74 (5): 641-50.
García, Bestion, Warfield, et Yvon-Durocher. 2018. « Changes in temperature alter the relationship between biodiversity and ecosystem functioning ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (43): 10989-94.

Gardner, Peters, Kearney, Joseph, et Heinsohn. 2011. « Declining Body Size: A Third Universal Response to Warming? » *Trends in Ecology & Evolution* 26 (6): 285-91.
Gebert, Steffan-Dewenter, Kronbach, et Peters. 2022. « The Role of Diversity, Body Size and Climate in Dung Removal: A Correlative and Experimental Approach ». *Journal of Animal Ecology* 91 (11): 2181-91.
Geist. 1987. « Bergmann's rule is invalid ». *Canadian Journal of Zoology* 65 (4): 1035-38.
Geller, et Müller. 1981. « The Filtration Apparatus of Cladocera: Filter Mesh-Sizes and Their Implications on Food Selectivity ». *Oecologia* 49 (3): 316-21.
Giberson, et Rosenberg. 1992. « Effects of Temperature, Food Quantity, and Nymphal Rearing Density on Life-History Traits of a Northern Population of Hexagenia (Ephemeroptera:Ephemeridae) ». *Journal of the North American Benthological Society* 11 (2): 181-93.
Gibert, et DeLong. 2014. « Temperature alters food web body-size structure ». *Biology Letters* 10 (8): 20140473.
Giebelhausen, et Lampert. 2001. « Temperature Reaction Norms of Daphnia Magna: The Effect of Food Concentration ». *Freshwater Biology* 46 (3): 281-89.
Glazier. 2005. « Beyond the '3/4-Power Law': Variation in the Intra- and Interspecific Scaling of Metabolic Rate in Animals ». *Biological Reviews* 80 (4): 611-62.
———. 2006. « The 3/4-Power Law Is Not Universal: Evolution of Isometric, Ontogenetic Metabolic Scaling in Pelagic Animals ». *BioScience* 56 (4): 325-32.
———. 2015. « Is Metabolic Rate a Universal 'Pacemaker' for Biological Processes? » *Biological Reviews* 90 (2): 377-407.
Goss, et Bunting. 1983. « Daphnia Development and Reproduction: Responses to Temperature ». *Journal of Thermal Biology* 8 (4): 375-80.
Gozlan, Karimov, Zadereev, Kuznetsova, et Brucet. 2019. « Status, trends, and future dynamics of freshwater ecosystems in Europe and Central Asia ». *Inland Waters* 9 (1): 78-94.
Gray. 2013. « Thermal Acclimation in a Complex Life Cycle: The Effects of Larval and Adult Thermal Conditions on Metabolic Rate and Heat Resistance in Culex Pipiens (Diptera: Culicidae) ». *Journal of Insect Physiology* 59 (10): 1001-7.
Griffiths, et Tiegs. 2016. « Organic-matter decomposition along a temperature gradient in a forested headwater stream ». *Freshwater Science* 35 (2): 518-33.
Guiet, Poggiale, et Maury. 2016. « Modelling the Community Size-Spectrum: Recent Developments and New Directions ». *Ecological Modelling* 337: 4-14.
Han, Zhang, Zhang, Jia, Wang, Huang, et Cheng. 2021. « Drought Area, Intensity and Frequency Changes in China under Climate Warming, 1961–2014 ». *Journal of Arid Environments* 193: 104596.
Hatton, Heneghan, Bar-On, et Galbraith. 2021. « The global ocean size spectrum from bacteria to whales ». *Science Advances* 7 (46): eabh3732.
Hayes, Svoboda, Wardlow, Anderson, et Kogan. 2012. « Drought Monitoring: Historical and Current Perspectives ». *Drought Mitigation Center Faculty Publications*.
Hebert, et Ward. 1972. « Inheritance during parthenogenesis in daphnia magna ». *Genetics* 71 (4): 639-42.
Hegland, Nielsen, Lázaro, Bjerknes, et Totland. 2009. « How Does Climate Warming Affect Plant-Pollinator Interactions? » *Ecology Letters* 12 (2): 184-95.
Hillebrand, Dürselen, Kirschtel, Pollingher, et Zohary. 1999. « Biovolume Calculation for Pelagic and Benthic Microalgae ». *Journal of Phycology* 35 (2): 403-24.
Hirshfield. 1980. « An Experimental Analysis of Reproductive Effort and Cost in the Japanese Medaka, Oryzias Latipes ». *Ecology* 61 (2): 282-92.

Hixson, et Arts. 2016. « Climate Warming Is Predicted to Reduce Omega-3, Long-Chain, Polyunsaturated Fatty Acid Production in Phytoplankton ». *Global Change Biology* 22 (8): 2744-55.
Hoefnagel, et Verberk. 2015. « Is the Temperature-Size Rule Mediated by Oxygen in Aquatic Ectotherms? » *Journal of Thermal Biology* 54: 56-65.
Hoefnagel, de Vries, Jongejans, et Verberk. 2018. « The Temperature-Size Rule in Daphnia Magna across Different Genetic Lines and Ontogenetic Stages: Multiple Patterns and Mechanisms ». *Ecology and Evolution* 8 (8): 3828-41.
Horne, Hirst, et Atkinson. 2015. « Temperature-Size Responses Match Latitudinal-Size Clines in Arthropods, Revealing Critical Differences between Aquatic and Terrestrial Species ». *Ecology Letters* 18 (4): 327-35.
Howard, Martens, Innis, Drnevich, et Hale. 1998. « Mate Choice and Mate Competition Influence Male Body Size in Japanese Medaka ». *Animal Behaviour* 55 (5): 1151-63.
Huisman, Codd, Paerl, Ibelings, Verspagen, et Visser. 2018. « Cyanobacterial Blooms ». *Nature Reviews Microbiology* 16 (8): 471-83.
Hull. 1997. « The pond life project : A model for conservation and sustainability ». *British Pond Landscape, Proceedings from the UK conference of the Pond Life Project*, 101-9.
IPCC. 2023. « IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. » First. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).
Jacob, Thierry, Brose, Arntz, Berg, Brey, Fetzer, et al. 2011. « The role of body size in complex food webs: A cold case ». In *Advances in ecological research*, 45:181-223. Elsevier.
James. 1970. « Geographic Size Variation in Birds and Its Relationship to Climate ». *Ecology* 51 (3): 365-90.
Jenkins, Brescacin, Duxbury, Elliott, Evans, Grablow, Hillegass, et al. 2007. « Does Size Matter for Dispersal Distance? » *Global Ecology and Biogeography* 16 (4): 415-25.
Jochum. 2022. « Heat It up to Slow It down: Individual Energetics Reveal How Warming Reduces Stream Decomposition ». *Journal of Animal Ecology* 91 (10): 1944-47.
Johnson, Finn, Guirguis, Goodyear, Harvey, Magee, Ron, et Pincheira-Donoso. 2023. « What Drives the Evolution of Body Size in Ectotherms? A Global Analysis across the Amphibian Tree of Life ». *Global Ecology and Biogeography*.
Kiełbasa, Walczyńska, Fiałkowska, Pajdak-Stós, et Kozłowski. 2014. « Seasonal Changes in the Body Size of Two Rotifer Species Living in Activated Sludge Follow the Temperature-Size Rule ». *Ecology and Evolution* 4 (24): 4678-89.
Kingsolver, et Huey. 2008. « Size, temperature, and fitness: Three rules ». *Evolutionary Ecology Research* 10 (2): 251-68.
Kingsolver, et Woods. 1998. « Interactions of Temperature and Dietary Protein Concentration in Growth and Feeding of Manduca Sexta Caterpillars ». *Physiological Entomology* 23 (4): 354-59.
Kirchmaier, Naruse, Wittbrodt, et Loosli. 2015. « The Genomic and Genetic Toolbox of the Teleost Medaka (Oryzias latipes) ». *Genetics* 199 (4): 905-18.
Kirwan, Connolly, Finn, Brophy, Lüscher, Nyfeler, et Sebastià. 2009. « Diversity–Interaction Modeling: Estimating Contributions of Species Identities and Interactions to Ecosystem Function ». *Ecology* 90 (8): 2032-38.
Kleiber. 1932. « Body Size and Metabolism ». *Hilgardia* 6 (11): 315-53.
Kooijman. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. 2e éd. Cambridge: Cambridge University Press.

Kozłowski, et Konarzewski. 2004. « Is West, Brown and Enquist's Model of Allometric Scaling Mathematically Correct and Biologically Relevant? » *Functional Ecology* 18 (2): 283-89.
———. 2005. « West, Brown and Enquist's Model of Allometric Scaling Again: The Same Questions Remain ». *Functional Ecology* 19 (4): 739-43.
Kratina, Greig, Thompson, Carvalho-Pereira, et Shurin. 2012. « Warming Modifies Trophic Cascades and Eutrophication in Experimental Freshwater Communities ». *Ecology* 93 (6): 1421-30.
Kronfeld-Schor, Visser, Salis, et van Gils. 2017. « Chronobiology of interspecific interactions in a changing world ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372 (1734): 20160248.
Lau, Jonsson, Isles, Creed, et Bergström. 2021. « Lowered Nutritional Quality of Plankton Caused by Global Environmental Changes ». *Global Change Biology* 27 (23): 6294-6306.
Leaf, Jiao, Murphy, Kramer, Sorensen, et Wooten. 2011. « Life-History Characteristics of Japanese Medaka Oryzias latipes ». *Copeia* 2011 (4): 559-65.
Leakey, et Lewin. 1996. *The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind*. Reprint édition. New York: Anchor.
Lee, Bo-Young, Choi, Kim, Park, Jeong, Han, et Lee. 2019. « The Genome of the Freshwater Water Flea Daphnia Magna: A Potential Use for Freshwater Molecular Ecotoxicology ». *Aquatic Toxicology* 210: 69-84.
Lee, Kwang Pum, et Roh. 2010. « Temperature-by-Nutrient Interactions Affecting Growth Rate in an Insect Ectotherm ». *Entomologia Experimentalis et Applicata* 136 (2): 151-63.
Lindeman. 1942. « The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology ». *Ecology* 23 (4): 399-417.
Lindmark, Audzijonyte, Blanchard, et Gårdmark. 2022. « Temperature Impacts on Fish Physiology and Resource Abundance Lead to Faster Growth but Smaller Fish Sizes and Yields under Warming ». *Global Change Biology* 28 (21): 6239-53.
Lindmark, Huss, Ohlberger, et Gårdmark. 2018. « Temperature-Dependent Body Size Effects Determine Population Responses to Climate Warming ». *Ecology Letters* 21 (2): 181-89.
Lindmark, Ohlberger, Huss, et Gårdmark. 2019. « Size-Based Ecological Interactions Drive Food Web Responses to Climate Warming ». *Ecology Letters* 22 (5): 778-86.
Loisel, Isla, et Daufresne. 2019. « Variation of Thermal Plasticity in Growth and Reproduction Patterns: Importance of Ancestral and Developmental Temperatures. » *Journal of Thermal Biology* 84: 460-68.
MacDonald, Stahle, Diaz, Beer, Busby, Cerano-Paredes, Cole, et al. 2008. « Climate Warming and 21st-Century Drought in Southwestern North America ». *Eos, Transactions American Geophysical Union* 89 (9): 82-82.
Marin, Arranz, Grenouillet, et Cucherousset. 2023. « Fish size spectrum as a complementary biomonitoring approach of freshwater ecosystems ». *Ecological Indicators* 146: 109833.
Marn, Jusup, Legović, Kooijman, et Klanjšček. 2017. « Environmental Effects on Growth, Reproduction, and Life-History Traits of Loggerhead Turtles ». *Ecological Modelling* 360: 163-78.
Martins, Schrodt, Blowes, Bates, Bjorkman, Brambilla, Carvajal-Quintero, et al. 2023. « Widespread shifts in body size within populations and assemblages ». *Science* 381 (6662): 1067-71.
Mayr. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Harvard University Press.

———. 1956. « Geographical Character Gradients and Climatic Adaptation ». *Evolution* 10 (1): 105-8.
McCauley, et Mabry. 2011. « Climate Change, Body Size, and Phenotype Dependent Dispersal ». *Trends in Ecology & Evolution* 26 (11): 554.
McGaughran, Laver, et Fraser. 2021. « Evolutionary Responses to Warming ». *Trends in Ecology & Evolution* 36 (7): 591-600.
McLeod, Rummer, Clark, Jones, McCormick, Wenger, et Munday. 2013. « Climate change and the performance of larval coral reef fishes: the interaction between temperature and food availability ». *Conservation Physiology* 1 (1).
MEA. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being - Synthesis: A Report of the Millennium Ecosystem Assessment*. Vol. 5. Washington D.C.: Island Press.
Meiri, et Dayan. 2003. « On the Validity of Bergmann's Rule ». *Journal of Biogeography* 30 (3): 331-51.
Merow, Dahlgren, Metcalf, Childs, Evans, Jongejans, Record, Rees, Salguero-Gómez, et McMahon. 2014. « Advancing Population Ecology with Integral Projection Models: A Practical Guide ». *Methods in Ecology and Evolution* 5 (2): 99-110.
Miner, De Meester, Pfrender, Lampert, et Hairston. 2012. « Linking genes to communities and ecosystems: Daphnia as an ecogenomic model ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1735): 1873-82.
Mitchell, et Lampert. 2000. « Temperature Adaptation in a Geographically Widespread Zooplankter, Daphnia Magna. » *Journal of Evolutionary Biology* 13 (3): 371-82.
Norkko, Villnäs, Norkko, Valanko, et Pilditch. 2013. « Size Matters: Implications of the Loss of Large Individuals for Ecosystem Function ». *Scientific Reports* 3 (1): 2646.
O'Connor, Piehler, Leech, Anton, et Bruno. 2009. « Warming and Resource Availability Shift Food Web Structure and Metabolism ». *PLOS Biology* 7 (8): e1000178.
Ohlberger. 2013. « Climate Warming and Ectotherm Body Size – from Individual Physiology to Community Ecology ». *Functional Ecology* 27 (4): 991-1001.
Ohlberger, Edeline, Vøllestad, Stenseth, et Claessen. 2011. « Temperature-Driven Regime Shifts in the Dynamics of Size-Structured Populations ». *The American Naturalist* 177 (2): 211-23.
Oke, Cunningham, Westley, Baskett, Carlson, Clark, Hendry, et al. 2020. « Recent Declines in Salmon Body Size Impact Ecosystems and Fisheries ». *Nature Communications* 11 (1): 4155.
Osmond, Barbour, Bernhardt, Pennell, Sunday, et O'Connor. 2017. « Warming-Induced Changes to Body Size Stabilize Consumer-Resource Dynamics ». *The American Naturalist* 189 (6): 718-25.
Paerl, et Huisman. 2008. « Blooms Like It Hot ». *Science* 320: 57-58.
Parmesan, et Yohe. 2003. « A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems ». *Nature* 421 (6918): 37-42.
Paterson. 1990. « Comment—Bergmann's rule is invalid: a reply to V. Geist ». *Canadian Journal of Zoology* 68 (7): 1610-12.
Pauly, et Christensen. 1995. « Primary Production Required to Sustain Global Fisheries ». *Nature* 374 (6519): 255-57.
Peck, Payne, Daewel, Hufnagl, Alekseeva, et Schrum. 2009. « Climate-driven changes in suitable habitats for North Sea fish: Physiological constraints on the survival of early life stages ». In . ICES Council Meeting 2009.
Pereira, Leadley, Proença, Alkemade, Scharlemann, Fernandez-Manjarrés, Araújo, et al. 2010. « Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century ». *Science* 330 (6010): 1496-1501.

Perkins, Hatton, Gauzens, Barnes, Ott, Rosenbaum, Vinagre, et Brose. 2022. « Consistent Predator-Prey Biomass Scaling in Complex Food Webs ». *Nature Communications* 13 (1): 4990.
Perrin. 1995. « About Berrigan and Charnov's Life-History Puzzle ». *Oikos* 73 (1): 137-39.
Persson, Jonas, Wojewodzic, Hessen, et Andersen. 2011. « Increased Risk of Phosphorus Limitation at Higher Temperatures for Daphnia Magna ». *Oecologia* 165 (1): 123-29.
Persson, Lennart, et De Roos. 2006. « Food-Dependent Individual Growth and Population Dynamics in Fishes ». *Journal of Fish Biology* 69: 1-20.
Persson, Lennart, Leonardsson, de Roos, Gyllenberg, et Christensen. 1998. « Ontogenetic Scaling of Foraging Rates and the Dynamics of a Size-Structured Consumer-Resource Model ». *Theoretical Population Biology* 54 (3): 270-93.
Petchey, McPhearson, Casey, et Morin. 1999. « Environmental Warming Alters Food-Web Structure and Ecosystem Function ». *Nature* 402 (6757): 69-72.
Peters. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge: Cambridge University Press.
Petersen, Woods, et Kingsolver. 2000. « Stage-Specific Effects of Temperature and Dietary Protein on Growth and Survival of Manduca Sexta Caterpillars ». *Physiological Entomology* 25 (1): 35-40.
Pinsky, Comte, et Sax. 2022. « Unifying Climate Change Biology across Realms and Taxa ». *Trends in Ecology & Evolution* 37 (8): 672-82.
Porter, Orcutt Jr., et Gerritsen. 1983. « Functional Response and Fitness in a Generalist Filter Feeder, Daphnia Magna (Cladocera: Crustacea) ». *Ecology* 64 (4): 735-42.
Pörtner. 2010. « Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems ». *Journal of Experimental Biology* 213 (6): 881-93.
Potapov, Brose, Scheu, et Tiunov. 2019. « Trophic Position of Consumers and Size Structure of Food Webs across Aquatic and Terrestrial Ecosystems ». *The American Naturalist* 194 (6): 823-39.
Prakash. 2021. « Impact of Climate Change on Aquatic Ecosystem and its Biodiversity: An Overview. » *International Journal of Biological Innovations* 3 (2): 312-17.
Priestley, Stevenson, et Alexander. 2006. « The Influence of Feeding Frequency on Growth and Body Condition of the Common Goldfish (Carassius Auratus) ». *The Journal of Nutrition* 136 (7): 1979-81.
Quinones, Platt, et Rodríguez. 2003. « Patterns of Biomass-Size Spectra from Oligotrophic Waters of the Northwest Atlantic ». *Progress in Oceanography* 57 (3): 405-27.
Raffard, Cucherousset, Montoya, Richard, Acoca-Pidolle, Poésy, Garreau, Santoul, et Blanchet. 2021. « Intraspecific Diversity Loss in a Predator Species Alters Prey Community Structure and Ecosystem Functions ». *PLOS Biology* 19 (3): e3001145.
Rall, Vucic-Pestic, Ehnes, Emmerson, et Brose. 2010. « Temperature, Predator–Prey Interaction Strength and Population Stability ». *Global Change Biology* 16 (8): 2145-57.
Renneville, Rouzic, Baylac, Millot, Loisel, et Edeline. 2016. « Morphological Drivers of Trophic Cascades ». *Oikos* 125 (8): 1193-1202.
Rensch. 1938. « Some Problems of Geographical Variation and Species-Formation. » *Proceedings of the Linnean Society of London* 150 (4): 275-85.
Réveillon, Rota, Chauvet, Lecerf, et Sentis. 2022. « Energetic Mismatch Induced by Warming Decreases Leaf Litter Decomposition by Aquatic Detritivores ». *Journal of Animal Ecology* 91 (10): 1975-87.

Riede, Brose, Ebenman, Jacob, Thompson, Townsend, et Jonsson. 2011. « Stepping in Elton's Footprints: A General Scaling Model for Body Masses and Trophic Levels across Ecosystems ». *Ecology Letters* 14 (2): 169-78.
Rohner, Blanckenhorn, et Schäfer. 2017. « Critical Weight Mediates Sex-Specific Body Size Plasticity and Sexual Dimorphism in the Yellow Dung Fly Scathophaga Stercoraria (Diptera: Scathophagidae) ». *Evolution & Development* 19 (3): 147-56.
Rohr, Civitello, Cohen, Roznik, Sinervo, et Dell. 2018. « The Complex Drivers of Thermal Acclimation and Breadth in Ectotherms ». *Ecology Letters* 21 (9): 1425-39.
Ruiz, Bec, Danger, Koussoroplis, Aguer, Morel, et Morel-Desrosiers. 2018. « A Microcalorimetric Approach for Investigating Stoichiometric Constraints on the Standard Metabolic Rate of a Small Invertebrate ». *Ecology Letters* 21 (11): 1714-22.
Ruiz, Koussoroplis, Danger, Aguer, Morel-Desrosiers, et Bec. 2020. « U-Shaped Response Unifies Views on Temperature Dependency of Stoichiometric Requirements ». *Ecology Letters* 23 (5): 860-69.
Rypel. 2014. « The Cold-Water Connection: Bergmann's Rule in North American Freshwater Fishes. » *The American Naturalist* 183 (1): 147-56.
San Martin, Irigoien, Roger P, Urrutia, Zubkov, et Heywood. 2006. « Variation in the Transfer of Energy in Marine Plankton along a Productivity Gradient in the Atlantic Ocean ». *Limnology and Oceanography* 51 (5): 2084-91.
Savage, Gillooly, Woodruff, West, Allen, Enquist, et Brown. 2004. « The Predominance of Quarter-Power Scaling in Biology ». *Functional Ecology* 18 (2): 257-82.
Schmidt-Nielsen. 1984. *Scaling: Why Is Animal Size So Important?* Cambridge University Press.
Sentis, Binzer, et Boukal. 2017. « Temperature-Size Responses Alter Food Chain Persistence across Environmental Gradients ». *Ecology Letters* 20 (7): 852-62.
Sentis, Hemptinne, et Brodeur. 2014. « Towards a Mechanistic Understanding of Temperature and Enrichment Effects on Species Interaction Strength, Omnivory and Food-Web Structure ». *Ecology Letters* 17 (7): 785-93.
Sentis, Morisson, et Boukal. 2015. « Thermal Acclimation Modulates the Impacts of Temperature and Enrichment on Trophic Interaction Strengths and Population Dynamics ». *Global Change Biology* 21 (9): 3290-98.
Sentis, Veselý, Let, Musil, Malinovska, et Kouba. 2022. « Short-Term Thermal Acclimation Modulates Predator Functional Response ». *Ecology and Evolution* 12 (2): e8631.
Shackell, Frank, Fisher, Petrie, et Leggett. 2010. « Decline in top predator body size and changing climate alter trophic structure in an oceanic ecosystem ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277 (1686): 1353-60.
Sheldon, Prakash, et Sutcliffe Jr. 1972. « The Size Distribution of Particles in the Ocean ». *Limnology and Oceanography* 17 (3): 327-40.
Sheridan, et Bickford. 2011. « Shrinking Body Size as an Ecological Response to Climate Change ». *Nature Climate Change* 1 (8): 401-6.
Shima, et Mitani. 2004. « Medaka as a Research Organism: Past, Present and Future ». *Mechanisms of Development* 121 (7): 599-604.
Shurin, Clasen, Greig, Kratina, et Thompson. 2012. « Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1605): 3008-17.
Shurin, Gruner, et Hillebrand. 2005. « All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1582): 1-9.

Sinclair, Marshall, Sewell, Levesque, Willett, Slotsbo, Dong, et al. 2016. « Can We Predict Ectotherm Responses to Climate Change Using Thermal Performance Curves and Body Temperatures? » *Ecology Letters* 19 (11): 1372-85.

Slobodkin. 1980. « Growth and Regulation of Animal Populations. » *Growth and Regulation of Animal Populations.*, nº Ed. 2.

Smallegange, Caswell, Toorians, et de Roos. 2017. « Mechanistic Description of Population Dynamics Using Dynamic Energy Budget Theory Incorporated into Integral Projection Models ». *Methods in Ecology and Evolution* 8 (2): 146-54.

Sohlström, Archer, Gallo, Jochum, Kordas, Rall, Rosenbaum, et O'Gorman. 2021. « Thermal Acclimation Increases the Stability of a Predator–Prey Interaction in Warmer Environments ». *Global Change Biology* 27 (16): 3765-78.

Speakman. 2005. « Body size, energy metabolism and lifespan ». *Journal of Experimental Biology* 208 (9): 1717-30.

Sprules, et Barth. 2016. « Surfing the biomass size spectrum: some remarks on history, theory, and application ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73 (4): 477-95.

Sterner, et Elser. 2017. « Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere ». In *Ecological Stoichiometry*. Princeton University Press.

Stewart, Dossena, Bohan, Jeppesen, Kordas, Ledger, Meerhoff, et al. 2013. « Chapter Two - Mesocosm Experiments as a Tool for Ecological Climate-Change Research ». In *Advances in Ecological Research*, 48:71-181. Academic Press.

Stige, et Kvile. 2017. « Climate warming drives large-scale changes in ecosystem function ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (46): 12100-102.

Strayer, et Dudgeon. 2010. « Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges ». *Journal of the North American Benthological Society* 29 (1): 344-58.

Tanentzap, Morabito, Volta, Rogora, Yan, et Manca. 2020. « Climate Warming Restructures an Aquatic Food Web over 28 Years ». *Global Change Biology* 26 (12): 6852-66.

Tank, Rosi-Marshall, Griffiths, Entrekin, et Stephen. 2010. « A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams ». *Journal of the North American Benthological Society* 29 (1): 118-46.

Teder. 2020. « Phenological Responses to Climate Warming in Temperate Moths and Butterflies: Species Traits Predict Future Changes in Voltinism ». *Oikos* 129 (7): 1051-60.

Therneau. 2015. « coxme: mixed effects Cox models ». *R package version* 2 (3).

Thierry. 2005. « Integrating proximate and ultimate causation: Just one more go! » *Current Science* 89 (7): 1180-83.

Thunell, Gårdmark, Huss, et Vindenes. 2023. « Optimal Energy Allocation Trade-off Driven by Size-Dependent Physiological and Demographic Responses to Warming ». *Ecology* 104 (4): e3967.

Thunell, Lindmark, Huss, et Gårdmark. 2021. « Effects of Warming on Intraguild Predator Communities with Ontogenetic Diet Shifts ». *The American Naturalist* 198 (6): 706-18.

Tilman, May, Lehman, et Nowak. 1994. « Habitat Destruction and the Extinction Debt ». *Nature* 371 (6492): 65-66.

Torres-Romero, Morales-Castilla, et Olalla-Tárraga. 2016. « Bergmann's Rule in the Oceans? Temperature Strongly Correlates with Global Interspecific Patterns of Body Size in Marine Mammals ». *Global Ecology and Biogeography* 25 (10): 1206-15.

Traill, Lim, Sodhi, et Bradshaw. 2010. « Mechanisms Driving Change: Altered Species Interactions and Ecosystem Function through Global Warming ». *Journal of Animal Ecology* 79 (5): 937-47.
Turchin. 2001. « Does Population Ecology Have General Laws? » *Oikos* 94 (1): 17-26.
Uszko, Huss, et Gårdmark. 2022. « Smaller Species but Larger Stages: Warming Effects on Inter- and Intraspecific Community Size Structure ». *Ecology* 103 (7): e3699.
Vagnon, Cattanéo, Goulon, Grimardias, Guillard, et Frossard. 2021. « An Allometric Niche Model for Species Interactions in Temperate Freshwater Ecosystems ». *Ecosphere* 12 (3): e03420.
Verberk, Atkinson, Hoefnagel, Hirst, Horne, et Siepel. 2021. « Shrinking Body Sizes in Response to Warming: Explanations for the Temperature–Size Rule with Special Emphasis on the Role of Oxygen ». *Biological Reviews* 96 (1): 247-68.
Verberk, et Bilton. 2011. « Can Oxygen Set Thermal Limits in an Insect and Drive Gigantism? » *PLOS ONE* 6 (7): e22610.
Verberk, Bilton, Calosi, et Spicer. 2011. « Oxygen Supply in Aquatic Ectotherms: Partial Pressure and Solubility Together Explain Biodiversity and Size Patterns ». *Ecology* 92 (8): 1565-72.
Visser, et Both. 2005. « Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (1581): 2561-69.
Volterra. 1926. « Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically ». *Nature* 118: 558-60.
Vucic-Pestic, Ehnes, Rall, et Brose. 2011. « Warming up the System: Higher Predator Feeding Rates but Lower Energetic Efficiencies ». *Global Change Biology* 17 (3): 1301-10.
Vucic-Pestic, Rall, Kalinkat, et Brose. 2010. « Allometric Functional Response Model: Body Masses Constrain Interaction Strengths ». *Journal of Animal Ecology* 79 (1): 249-56.
Walczyńska, Labecka, Sobczyk, Czarnoleski, et Kozłowski. 2015. « The Temperature–Size Rule in Lecane Inermis (Rotifera) Is Adaptive and Driven by Nuclei Size Adjustment to Temperature and Oxygen Combinations ». *Journal of Thermal Biology* 54: 78-85.
Walczyńska, et Sobczyk. 2017. « The Underestimated Role of Temperature–Oxygen Relationship in Large-Scale Studies on Size-to-Temperature Response ». *Ecology and Evolution* 7 (18): 7434-41.
West, Brown, et Enquist. 1997. « A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology ». *Science* 276 (5309): 122-26.
———. 1999a. « A General Model for the Structure and Allometry of Plant Vascular Systems ». *Nature* 400 (6745): 664-67.
———. 1999b. « The Fourth Dimension of Life: Fractal Geometry and Allometric Scaling of Organisms ». *Science* 284 (5420): 1677-79.
Wetzel, et Likens. 2000. « Composition and Biomass of Phytoplankton ». In *Limnological Analyses*, 147-74. Springer.
Wilkie. 1977. « Metabolism and body size ». *Scale Effects in Animal Locomotion*, 23-36.
Williams, et Martinez. 2000. « Simple Rules Yield Complex Food Webs ». *Nature* 404 (6774): 180-83.
Winder, Reuter, et Schladow. 2008. « Lake warming favours small-sized planktonic diatom species ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1656): 427-35.
Winder, et Schindler. 2004. « Climate Change Uncouples Trophic Interactions in an Aquatic Ecosystem ». *Ecology* 85 (8): 2100-2106.

Wojewodzic, Kyle, Elser, Hessen, et Andersen. 2011. « Joint Effect of Phosphorus Limitation and Temperature on Alkaline Phosphatase Activity and Somatic Growth in Daphnia Magna ». *Oecologia* 165 (4): 837-46.
Wolpert, Smith, Oldham, Böhni, Stocker, Brogiolo, et Hafen. 2000. « Genetic control of size in Drosophila ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 355 (1399): 945-52.
Woods, Makino, Cotner, Hobbie, Harrison, Acharya, et Elser. 2003. « Temperature and the Chemical Composition of Poikilothermic Organisms ». *Functional Ecology* 17 (2): 237-45.
Woodward, Ebenman, Emmerson, Montoya, Olesen, Valido, et Warren. 2005. « Body Size in Ecological Networks ». *Trends in Ecology & Evolution* 20 (7): 402-9.
Wu, Chen, Shi, Kim, Xia, et Zhang. 2022. « Impacts of Global Climate Warming on Meteorological and Hydrological Droughts and Their Propagations ». *Earth's Future* 10 (3): e2021EF002542.
Yamamoto. 1975. « Medaka (Killifish) ». *Biology and Strains* 365.
Yodzis, et Innes. 1992. « Body Size and Consumer-Resource Dynamics ». *The American Naturalist* 139 (6): 1151-75.
Yurista, Yule, Balge, VanAlstine, Thompson, Gamble, Hrabik, Kelly, Stockwell, et Vinson. 2014. « A new look at the Lake Superior biomass size spectrum ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71 (9): 1324-33.
Yvon-Durocher, Allen, Cellamare, Dossena, Gaston, Leitao, Montoya, Reuman, Woodward, et Trimmer. 2015. « Five Years of Experimental Warming Increases the Biodiversity and Productivity of Phytoplankton ». *PLoS Biology* 13 (12): e1002324.
Yvon-Durocher, Montoya, Trimmer, et Woodward. 2011. « Warming Alters the Size Spectrum and Shifts the Distribution of Biomass in Freshwater Ecosystems ». *Global Change Biology* 17 (4): 1681-94.
Zhou, Cui, Xie, Zhu, Lei, Xue, et Yang. 2003. « Effect of Feeding Frequency on Growth, Feed Utilization, and Size Variation of Juvenile Gibel Carp (Carassius Auratus Gibelio) ». *Journal of Applied Ichthyology* 19 (4): 244-49.