



**HAL**  
open science

# Réponses écologiques des lacs alpins soumis à de multiples pressions anthropiques

Victor Frossard

► **To cite this version:**

Victor Frossard. Réponses écologiques des lacs alpins soumis à de multiples pressions anthropiques. Sciences de l'environnement. Ecole doctorale Sciences, Ingénierie et Environnement (SIE) UNIVERSITÉ SAVOIE MONT BLANC (USMB), 2024. tel-04879120

**HAL Id: tel-04879120**

**<https://hal.inrae.fr/tel-04879120v1>**

Submitted on 10 Jan 2025

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

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

## **Manuscrit HDR**

Pour obtenir le diplôme d'

## **HABILITATION à DIRIGER des RECHERCHES**

**de l'UNIVERSITÉ SAVOIE MONT BLANC**

Spécialité : **Biologie des Populations et Ecologie**

Arrêtés ministériels des 23 novembre 1988 et 13 février 1992



Présenté par :

**Victor FROSSARD**

# **Titre : Réponses écologiques des lacs alpins soumis à de multiples pressions anthropiques**

HDR soutenue publiquement le « **19/09/2024** »,

devant le jury composé de :

**Madame, Christine, ARGILLIER**

Directrice de Recherches, INRAE, Aix-en-Provence

Rapporteur

**Monsieur, Louis-Félix, BERSIER**

Professeur des Universités, Fribourg

Rapporteur

**Monsieur, Franck, JABOT**

Ingénieur en Chef des Ponts, des Eaux et des Forêts, INRAE, Clermont-Ferrand

Rapporteur

**Madame, Isabelle, DOMAIZON**

Directrice de Recherches, INRAE, Thonon-les-Bains

Examinatrice,  
Présidente

**Monsieur, Jean-Nicolas, BEISEL**

Professeur de l'Enseignement Supérieur Agricole, Strasbourg

Examineur

**Monsieur, François, LE LOC'H**

Directeur de Recherches, Brest

Examineur

## Remerciements

Les recherches que j'ai mené depuis mon arrivé au CARRTEL sont le fruit de démarche collaborative et je souhaite particulièrement remercier Jean Guillard et Emmanuel Naffrechoux qui m'ont encouragé à développer mes recherches depuis mon recrutement. Je remercie aussi l'ensemble des scientifiques, techniciens et personnels administratifs du laboratoire pour les échanges divers et variées et leurs disponibilités et plus particulièrement David Etienne et Emilie Lyautey, mes voisins de bureau.

Mes recherches n'auraient pas été possibles sans la contribution des nombreux étudiants de Licence et de Master qui ont été très investis dans de nombreuses phases de terrain et d'analyses de laboratoire. Je les remercie ici car leurs contributions ont été cruciales à la réalisation de mes recherches.

Mes remerciements vont aussi à Nathalie Lécrivain et Chloé Vagnon avec qui j'ai eu la chance de travailler durant le co-encadrement de leurs thèses ainsi qu'à Camille Leclerc et Léo Ledru que j'ai pu co-encadrer durant leurs postdoctorats. Grâce à eux, j'ai pu progresser dans l'étude de l'écodynamique des polluants et des réseaux trophiques.

Je souhaite aussi remercier Damien Bouffard pour m'avoir sensibilisé à la physique aquatique que j'espère pouvoir mieux prendre en compte dans mes futures recherches.

Je remercie aussi le Pôle R&D ECLA pour le soutien de mes recherches en écologie lacustre et l'opportunité que m'a offert cette structure pour développer des recherches collaboratives en écologie lacustre. Un remerciement particulier a Arnaud Sentis pour le développement de nos investigations sur les réseaux trophiques.

Je remercie enfin l'ensemble des structures ayant soutenus financièrement ou collaborativement mes recherches et plus particulièrement les gestionnaires des lacs du Bourget (CISALB) et d'Annecy (SILA) ainsi que la fédération de Pêche de Savoie.

# Sommaire

<b>Curriculum vitae.....</b>	<b>1</b>
Informations générales .....	1
Thématique de recherche.....	1
Formation académique .....	1
Expérience professionnelle.....	1
Projets scientifiques financés .....	1
Encadrements doctorat et postdoctorat.....	2
Encadrements Master et Licence.....	3
Bibliométrie.....	4
Articles publiés dans des revues scientifiques de rang A.....	5
Conférences internationales .....	8
Rapports d'étude.....	11
Diffusion et rayonnement de la recherche.....	12
<i>Relectures dans des revues scientifiques</i> .....	12
<i>Comité de Suivi Individuel (CSI) de thèse</i> .....	12
<i>Jurys de thèse</i> .....	12
<i>Evaluation de projets de recherche</i> .....	13
<i>Journées de formation</i> .....	13
<i>Conférences grand public</i> .....	13
<i>Interviews TV / radio / Presse écrite</i> .....	14
<i>Articles dans des revues non soumises à comité de lecture</i> .....	14
Enseignement .....	15
<b>Synthèse des travaux effectués .....</b>	<b>17</b>
Dynamiques écologiques.....	18
<i>Forçages locaux et globaux</i> .....	18
<i>Etats stables alternatifs</i> .....	21
<i>Dynamiques non-linéaires</i> .....	24
Ecologie trophique .....	27
<i>Niches isotopiques</i> .....	27
<i>Réseaux trophiques</i> .....	31
Ecodynamique des polluants .....	36
<i>Sources et risque environnemental</i> .....	36
<i>Mobilité</i> .....	38
<i>Transfert</i> .....	39
<i>Impacts</i> .....	41
Autres recherches .....	44
<b>Projet de recherche .....</b>	<b>46</b>
Thématiques de recherches .....	46
Ecosystèmes et espèces étudiées .....	47
Questions scientifiques et hypothèses .....	48
Méthodologies.....	49
<b>Conclusion.....</b>	<b>52</b>
<b>Références .....</b>	<b>53</b>

## Liste des figures

**Figure 1 :** Synthèse bibliométrique de mes recherches référencées dans Web of Science. La ligne verticale rouge indique la data de mon recrutement en tant que maître de conférences au laboratoire CARTELL..... 4

**Figure 2 :** Synthèse des thématiques abordées dans mes recherches avec le nombre de publications entre parenthèses (de 2015 à 2023 en comptant les manuscrits en cours de révisions). ..... 17

**Figure 3 :** Schéma des différentes contraintes ayant des effets directs et indirects sur les assemblages de Chironomidae soutenant leur utilisation à des fins de bioindication dans les écosystèmes lacustres dans les études paléolimnologiques (reproduit d'après Brodersen et Quinlan 2006). En haut à gauche, une larve de Chironomidae et en bas à droite, une capsule céphalique (mue de la tête d'une larve de *Micropsectra* sp., genre psychrostenotherme oxyphyle) conservée dans les sédiments lacustres. .... 19

**Figure 4 :** Variations temporelles des forçages locaux et globaux et réponses des assemblages de Chironomidae dans différents écosystèmes lacustres et pour différentes échelles temporelles : A) Léman et Bourget pour lesquels le contrôle des nutriments a été majeur pour la majorité des dynamiques étudiées avec une émergence progressive du contrôle climatique et piscicole (Perga et al. 2015), B) lac de Tignes pour lequel une seule transition majeure dans les communautés de Chironomidae a été observée et précédée de peu par le début de l'introduction massive de Salmonidae (Frossard et al. 2023a) et C) Lac Béni pour lequel la communauté de Chironomidae était relativement stable au cours du dernier millénaire puis a changé drastiquement au cours du 20<sup>ème</sup> siècle probablement en lien avec le développement des pratiques halieutiques dans le lac (introduction piscicole et augmentation du niveau d'eau) (Bajard et al. 2018). ..... 21

**Figure 5 :** Analyses des séries temporelles paléolimnologiques axées sur la recherche d'états stables alternatifs : A) Dynamique des cladocères du lac de Varèse résumée par les coordonnées de l'axe 1 d'une DCA (46% de la variance totale) montrant l'existence de différentes configurations des assemblages de cladocères associés à des changements brusques (Bruel et al. 2018). B) Un indicateur de changement de dynamique (AR1) pouvant précéder un changement d'état des assemblages de cladocères montre une tendance significativement à la hausse au cours du temps suggérant un changement de dynamique au cours du temps et possiblement une instabilité dynamique (Bruel et al. 2018). C) Présence de deux états alternatifs dans la communauté de Chironomidae dans le lac de Joux sur une échelle pluri-centennale (Monchamp et al. 2021). D) Changement d'autocorrélation (AR1) pour un ensemble de simulations d'un modèle d'exploitation présentant une transition critique pour lequel les données ont été moyennées sur 5 pas de temps successifs (Frossard et al. 2015). Les données simulées préalablement à la transition ont été regroupées par ensembles indépendants (blocks, n = 30) pour lesquels l'AR1 a été estimé. On note une tendance à la hausse de l'AR1 à l'approche de la transition arrivant après le dixième block suggérant que l'agrégation à 5 pas de temps successifs peut toujours permettre d'identifier un changement de dynamique. E) une autre approche pour identifier l'apparition de transition est d'utiliser une modèle linéaire dynamique (DLM) et de suivre l'évolution de la valeur propre de cette dynamique qui atteint 1 lors de la transition (Taranu et al. 2018). ..... 23

**Figure 6 :** Résultats synoptiques des études EDM. A) un réseau de causalité dynamique du lac du Bourget obtenu par convergent cross-mapping mettant en évidence le fort contrôle des nutriments principalement via les orthophosphates et de la température sur le compartiment phytoplanctonique, peu de relations causales identifiées entre le zooplancton et le phytoplancton et des relations causales entre une espèce de zooplancton prédateur (*Bythotrephes longimanus*) et deux genres de zooplancton

brouteurs (*Daphnia* sp. et *Cyclops* sp.) (Frossard et al. 2018b). Les investigations auxquelles j'ai participé concernant la compréhension et la prédiction de la dynamique de l'oxygène profond du lac Léman (Deyle et al. 2022) ont consisté à identifier un modèle EDM multivarié permettant de prédire la dynamique de l'oxygène profond du lac Léman en prenant en compte la non-linéarité des interactions entre variables (Θ) (B). C) Les capacités prédictives du modèle EDM multivarié utilisant les données environnementales et les prédictions du modèles SIMSTRAT relative à la profondeur de brassage des eaux (d'où son caractère hydride) surpassent celles du modèle paramétrique SIMSTRAT. D) Il a été possible d'estimer la réponse de l'oxygène profond pour différents contextes de température et de phosphore mettant en évidence l'impact possible d'un changement thermique sur l'oxygène profond soulignant l'importance des efforts d'assainissement des eaux (réductions des concentrations en phosphore)..... 26

**Figure 7 :** Les différentes espèces pour lesquelles j'ai abordé l'écologie trophique en utilisant les isotopes stables : A) l'ombre commun (*Thymallus thymallus*), B) la truite fario (*Salmo trutta*) (Frossard et al. 2021), C) le silure glane (*Silurus glanis*) (Vagnon et al. 2022a), D) la crevette rouge sang (*Hemimysis anomala*) (Frossard et Fontvieille 2018; Frossard et al. 2023c), E) les Salmonidae introduits dans les lacs d'altitude ici des cristivomers (*Salvelinus namaycush*) (Frossard et al. 2023d). L'ensemble de ces espèces sont impliquées directement ou indirectement dans d'importants services socio-économiques..... 30

**Figure 8 :** Mes investigations menées sur les réseaux trophiques sont d'abord basées sur l'établissement d'un modèle de niche allométrique (Vagnon et al. 2021) permettant d'inférer des liens trophiques à partir d'un inventaire d'espèces dont les tailles sont connues (A) permettant de reconstruire les réseaux trophiques des écosystèmes aquatiques tempérés (lac du Bourget en (B)). La position des proies au sein de la fenêtre de prédation permet d'estimer des probabilités d'interactions trophiques permettant de générer différentes combinaisons de liens trophiques. L'ontogénie du silure glane dans le lac du Bourget a été simulée et synthétisée (ACP) pour mettre en évidence ses principales caractéristiques trophiques (Vagnon et al. 2022c) (C). Le modèle allométrique a été couplé à un modèle dynamique en vue d'évaluer l'effet des silures sur les espèces « résidentes » dans le lac du Bourget à l'échelle du réseau trophique (Vagnon et al. 2022d) (D). Les investigations ont ensuite porté sur l'évaluation de la stabilité des réseaux trophiques de lacs d'altitude soumis à des introductions de Salmonidae (Vagnon et al. 2023) (E). Les lacs apiscicoles (à gauche de la ligne verticale pointillée) sont apparus plus stables que les lacs ceux soumis à des introductions (à droite de la ligne verticale pointillée). SR est la métrique de stabilité des réseaux trophiques et correspond à l'autorégulation nécessaire (valeurs positives introduites dans les éléments diagonaux des matrices jacobiennes) pour que la partie réelle de la plus grande valeur propre soit négative i.e. dynamiques stables à long-terme. .... 35

**Figure 9 :** Les activités de recherches dans lesquelles je me suis investi concernant la contamination des écosystèmes lacustres ont premièrement concerné l'évaluation de la variabilité spatiale de la contamination chimique (ETM, HAP, PCB) dans les zones littorales (Lécrivain et al. 2020) (A) menant à la recherche des sources de ces polluants illustré en (B) par la confrontation entre un ratio PAH (ratio faible = origine locale / ratio élevé = origine atmosphérique large échelle) et la distance à l'affluent principal du lac du Bourget (T1, Laysse). Nous avons ensuite quantifié le risque écotoxicologique mettant en évidence que si dans l'ensemble les zones littorales des deux lacs étudiés sont faiblement contaminées, un risque écotoxicologique non négligeable existe au niveau de certaines zones (Lécrivain et al. 2018)(C). Nous avons ensuite questionné la mobilité des polluants en mettant en évidence une plus forte concentration des sédiments remobilisés et en suspension dans la colonne d'eau (trapped) comparativement aux sédiments de surface collectés en zone littorale (D). La turbidité de l'eau a pu ainsi être considéré comme un indicateur de mobilité des polluants et nous avons pu identifié que les

marnages lacustres (naturels ou contrôlés par les gestionnaires) pouvaient amplifier l'effet du vent dans la remise en suspension des sédiments et de ce fait amplifier la mobilité des polluants (E)(Lécrivain et al. 2021). La question du transfert des polluants vers les compartiments biologiques s'est donc posée et a été investiguée d'abord en laboratoire où nous avons pu mettre en évidence des transferts de polluants distincts pour différents groupes fonctionnels (Lécrivain et al. 2019b)(F) puis en quantifiant la bioamplification des PCB en milieu lacustre (Masset et al. 2019b)(G). Enfin, nous avons estimé des impacts des contaminations relativement faibles des lacs étudiés en considérant différents proxies non léthales (e.g. taux de croissance, réponses enzymatiques) et léthales (Lécrivain et al. 2018; Lécrivain et al. 2019b) (H) ..... 43

**Figure 10** : Synopsis du projet de recherche. Deux principaux axes de travail structurent le projet de recherche permettant d'aborder les dynamiques écologiques à plusieurs échelles d'organisation biologique au sein des grands lacs alpins. Dans le cadre de la thématique « ontogénie trophique » (A), les dynamiques trophiques individuelles seront obtenues en analysant la composition isotopique des lentilles d'yeux de poissons. Les trajectoires trophiques ontogéniques individuelles pourront être caractérisées par le biais d'analyses de trajectoires et de mouvement (B). Les axes de recherche identifiées permettront d'aborder des facettes complémentaires de l'écologie trophique à la fois d'un point de vue fondamental et appliqué pouvant bénéficier à la gestion des espèces étudiées (C). Dans le cadre de la thématique « EDM », les dynamiques non linéaires planctoniques à l'échelle des populations et des communautés (Chl *a*) seront étudiées par le biais de la modélisation dynamique empirique (D). Les attracteurs des dynamiques planctoniques seront reconstruits en considérant le forçage climatique, les nutriments et la présence d'espèces invasives comme la moule quagga (E). Les avancées méthodologiques récentes de la méthodologie EDM permettront de soutenir trois axes de recherche se focalisant sur la quantification l'implication du forçage climatique dans les dynamiques planctoniques, la façon dont la disponibilité en nutriments module l'impact de climat sur les dynamiques planctoniques et sur l'estimation de la stabilité dynamique des peuplements planctoniques (F). Ces trois axes de recherches trouveront des débouchés appliqués directs en termes d'informations pour la gestion des grands lacs alpins..... 51

## Listes des tableaux

**Tableau 1** : Synthèse des enseignements effectués dans le cadre de mon poste de maitre de conférences à l'Université Savoie Mont Blanc ..... 16

## **Curriculum vitae**

### ***Informations générales***

Victor Frossard

Université Savoie Mont-Blanc

UMR 042 CARRETEL

Bât. Belledonne

73076 Le Bourget-du-Lac

+33(0)4.79.75.88.68

[victor.frossard@univ-smb.fr](mailto:victor.frossard@univ-smb.fr)

Date de naissance : 20/02/1983

Nationalité : Française

Situation familiale : marié, 2 enfants

### ***Thématique de recherche***

Mon activité scientifique actuelle (5 ans) porte sur différentes facettes de l'écologie trophique et du fonctionnement des écosystèmes à différentes échelles d'organisation biologiques et temporelles : 1) évaluation des impacts des espèces invasives en modélisant la structure et la stabilité de réseaux trophiques, 2) quantification du transfert de polluants dans les réseaux trophiques, 3) modélisation des dynamiques non-linéaires et prédictions de changements écologiques par le biais de modélisation dynamique empirique.

### ***Formation académique***

2010-2013: Thèse de doctorat Biologie des organismes et des populations (Université de Franche-Comté, France)

2005-2006: Master Ecologie Aquatique (Université de Franche-Comté, France)

2002-2004: Biologie Science de la Vie (Université Savoie Mont Blanc, France)

### ***Expérience professionnelle***

Depuis 2014 : Maître de conférences laboratoire CARRETEL UMR 042 affilié à l'Université Savoie Mont-Blanc (Savoie, France)

2013 – 31/12/2013 : Postdoctorat Paléo-écologie (Université de Franche-Comté)

2007-2010 : Hydrobiologiste à la « Maison de l'Eau et de la Pêche de la Corrèze »

### ***Projets scientifiques financés***

- Projet "QUAGGATTRACT" (2024-2025) – Fondation USMB – SILA - CISALB - 95 K€

- Projet "EDM" (2023-2026) – USMB - INRAE - 100 K€ - partenaires : Universités McGill, Boston, EAWAG.

- Projet "Alti-Salmo" (2022-2023) – Pôle ECLA - 100 K€ - partenaires : INRAE Aix-en-Provence, FDAAPPMA73.

- Projet “Retro” (2018-2022) – Pôle ECLA - 100 K€ - postdoc : Camille Leclerc – partenaires : INRAE Aix-en-Provence.
- Projet “Apex-PCB” (2020) – Univ. Savoie Mt-Blanc - 6 K€ - partenaires : LCME
- Projet “Contam-Litto” (2019) SILA – Variabilité spatiale de la contamination en HAP et ETM du lac d’Annecy - 15 K€ - partenaires : LCME
- Projet “Salmlntro” (2019) Univ. Savoie Mt-Blanc – Effet de l’hybridation sur l’écologie trophique de la truite fario (*Salmo trutta*) 6 K€ - partenaires : ScimaBio.
- Projet “SILAC” (2018-2021) - Région AURA - Silure dans les lacs alpins – 3 ans– 200 K€ - thèse : Chloé Vagnon – partenaires : HEPIA, AgroCampus Rennes, Université de Fribourg.
- Projet “SalmoPaleo” (2018) - FREE ALPS – Past Dynamics of Salmonids in a mountain lake (Tignes) –6 K€ - partenaires : LECA.
- Projet “Annecy Littoral” (2018) ASTERS (FEDER POIA-CIMA) – Littoral diversity and trophic functioning of the littoral zone of Lake Annecy –14 K€.
- Projet “LITTOSED” (2017) Annecy Lac Pêche / FDAAPPMA74 – Spatial assessment of the PAH and TME contamination of the littoral of Lake Annecy – 15 K€ - partenaires : LCME.
- Projet “Littoral Bourget” (2016) Conservatoire des Espaces Naturels de Savoie (FEDER POIA) – Littoral diversity and trophic functioning of the littoral zone of Lake Bourget – 14 K€
- Projet “BIB” (2016) Université Savoie Mont-Blanc – Food-web structure of the littoral invertebrate community in Lake Bourget – 6 K€.
- Projet “Foodweb-methane” (2015) Université de Savoie Mont-Blanc – Methane as a carbon source for littoral benthic invertebrates – 5 K€.

## ***Encadrements doctorat et postdoctorat***

### *Post-doctorats :*

- 2024 : Léo Ledru. Guide technique pour l’analyse de la structure des réseaux trophiques. Taux d’encadrement = 50%, co-encadrants : Arnaud Sentis (30%, UMR RECOVER) / Jean-François Arnoldi (20%, CNRS). Financement Pôle R&D ECLA.
- 2023 : Léo Ledru. Les cascades trophiques sont-elles ubiquistes ? Taux d’encadrement = 50%, co-encadrants : Arnaud Sentis (30%, UMR RECOVER) / Jean-François Arnoldi (20%, CNRS). Financement Pôle R&D ECLA.
- 2022 : Chloé Vagnon. Impacts des Salmonidae sur la stabilité des réseaux trophiques des lacs d’altitude Ecologie isotopique des Salmonidae dans les lacs d’altitude. Taux d’encadrement = 70%, co-encadrants : Arnaud Sentis (25%, UMR RECOVER) / Jean Guillard (5%, UMR CARTEL). Financement Pôle R&D ECLA.
- 2021-2023 : Camille Leclerc. Reconstitutions de réseaux trophiques lacustres en utilisant un modèle de niche unidimensionnel d’après la base de données « DCE Plans d’eau INRAE ». Taux d’encadrement = 50%, co-encadrant : Arnaud Sentis (50%, UMR RECOVER). Financement Pôle R&D ECLA.

### *Doctorats*

- [3] Tifenn Primet (2023-2026) Dynamiques non-linéaires en milieux aquatiques : quelles perspectives

pour la gestion des écosystèmes ? Financement USMB-INRAE. Taux d'encadrement = 60%, co-encadrant : Jean-Philippe Jenny (40%, UMR CARRTEL) – début : 1<sup>er</sup> Octobre 2018 / en cours.

- [2] Chloé Vagnon (2018-2021) Invasion du Silure (*Silurus glanis*) dans les grands lacs alpins : Quelles conséquences sur les populations de poissons et leurs exploitations ? Financement Région AURA. Taux d'encadrement = 80%, co-encadrants : Jean Guillard (15%, UMR CARRTEL) et Franck Cattaneo (5%, HEPIA) – début : 15 Novembre 2018 / soutenance 12 Décembre 2021.

Distinctions :

Prix de la thèse d'excellence de la Fondation Université Savoie Mont Blanc 2022

Deuxième prix « PhD Award2021-2022 » de la European Federation for Freshwater Sciences

- [1] Nathalie Lecrivain (2015-2019) Ecodynamique des polluants dans la zone littorale des grands lacs alpins. ENTPE. Taux d'encadrement 50%, co-encadrant : Bernard Clément (50%, ENTPE) – début 15 Septembre 2015 / soutenance 8 Mars 2019

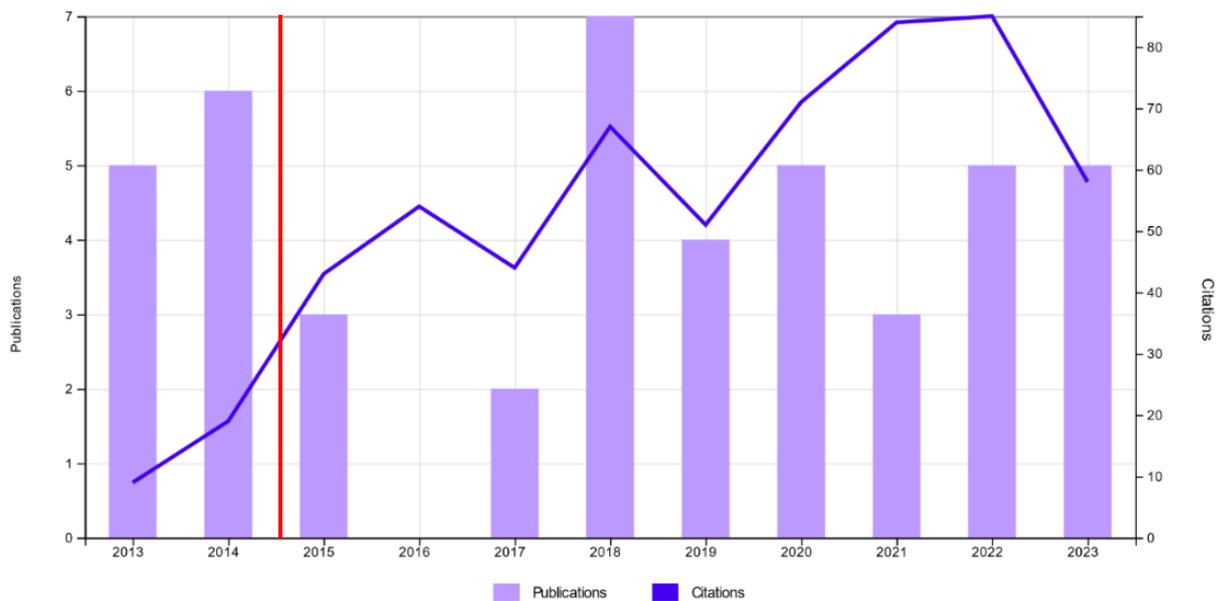
## **Encadrements Master et Licence**

- [30] Léo Gentile, Marine Bonhomme (2024) Mise au point d'un élevage de moules quagga et contrôle de sa reproduction (3 mois) (L3 Biologie Université Savoie Mont Blanc)
- [29] Thomas Souyris (2024) Les lacs vus par les réseaux sociaux (2 mois) (M1 SEAM USMB)
- [28] Alexis Sauvageau, Maxime Rousseau, Elias Cuzeau, Elouan Le Marrec, Hery Rasoamiaramanana (2024) Exploitation des données de biodiversité sur les réseaux sociaux (2 mois) (L3 Informatique USMB)
- [27] Aurel Pellegrini (2024) Ecologie trophique de la perche du lac du Bourget d'après l'analyse des cristallins d'yeux. (2 mois) (L2 Biologie USMB)
- [26] Thibaut Noguès (2023) Trajectoires isotopiques individuelles des brochets du lac du Bourget (6 mois) (M2 AgroParisTech)
- [25] Emeline Moulin (2023) Développement d'un modèle d'apprentissage pour prédire les apports en nutriments dans le lac du Bourget (3 mois) (M1 SEAM USMB)
- [24] Coline Costel (2023) Dynamiques à long terme des assemblages de Chironomidae du lac de Tignes (6 mois) (Césure, M1 SEAM USMB)
- [23] Rémi Lefeuvre (2022) Analyses isotopiques des lamines d'yeux de brochets (1 mois) (L3 Univ. Savoie Mont Blanc)
- [22] Benjamin Gerfand (2022) Ressources trophiques utilisées par les Salmonidae des lacs d'altitude estimées par analyses isotopiques (6 mois) (M2 ECOMONT Univ. Savoie Mont Blanc)
- [21] Benjamin Gerfand (2021) Echantillonnage invertébrés aquatiques et terrestres en lacs d'altitude (1 mois) (M1 Univ. Savoie Mont Blanc)
- [20] Sébastien Louhmeau (2021) Echantillonnage invertébrés aquatiques et terrestres en lacs d'altitude (1 mois) (M1 Univ. Réunion)
- [19] Paul Vaussenat (2021) Vulnérabilité des Astacidae vis-à-vis du silure glane (*Silurus glanis*) dans le lac du Bourget (2 mois) (M1 Univ. Toulon)
- [18] Thomas Jourdan (2021) Croissance du silure glane (*Silurus glanis*) et du brochet (*Esox lucius*) dans le lac du Bourget (3 mois) (M1 Univ. Montpellier)
- [17] Mathieu Cuilleret (2020) Evaluation socio-économique de la valeur du silure dans le lac du Bourget (6 mois) (M2, AgroCampus Ouest)
- [16] Chloé Feltin (2020) Modélisation de la filtration des mollusques benthiques dans le lac d'Annecy (2 mois) (M1 EPGM, Univ. Savoie Mt-Blanc)
- [15] Julie Roquès (2020) Validation empirique d'un modèle de niche pour reconstituer les réseaux trophiques aquatiques (2 mois) (M1 EPGM, Univ. Savoie Mt-Blanc)
- [14] Johan Rassat (2019) Reconstitution de l'histoire à long terme du lac Sevan (Arménie) par le biais des restes subfossiles de Chironomidae (1 mois) (L3, Université Savoie Mont-Blanc)
- [13] Zeina Ismail (2019) Identification des communautés microbiennes actives des sédiments du lac Ladoga (Russie) (6 mois) (M2 Université Montpellier)
- [12] Sarah Laquaz (2019) Effets de la température sur le métabolisme du silure (2 mois) (M1 Université Clermont Auvergne)
- [11] Charly Sabar (2019) Le silure est-il vorace ? Une approche métabolique (3 mois) (M1 Université de Bourgogne)
- [10] Simon Bazin (2019) Régime alimentaire des silures dans les lacs du Bourget et du Léman (6 mois) (M2 Univ. Clermont-Auvergne)

- [9] Emilie Amico (2018) Mise au point de marqueurs moléculaires pour l'étude des dynamiques de poissons à partir d'archives sédimentaires (3 mois) (DUT, Lyon)
- [8] Benjamin Errard (2018) Variabilité spatiale des assemblages sub-fossiles de Chironomidae dans le lac du Bourget (2 mois) (M1, Univ. Grenoble)
- [7] Nina Grandrémy (2018) Le lac du Bourget présente-t-il des changements d'états stables alternatifs ? (6 mois) (M2, Univ. Grenoble)
- [6] Audrey Balmand (2017) Comparaison du couplage benthique/pélagique dans 3 grands lacs alpins par l'analyse de la structure des réseaux trophiques (5 mois) (M2, Univ. Aix Marseille)
- [5] Gwenaëlle Concastie (2017) Chevauchement trophique entre prédateurs vertébrés et invertébrés dans une rivière calcaire (3 mois) (M1 SEAM, Univ. Savoie Mt-Blanc)
- [4] Aude Legrand (2017) Variabilité spatiale des assemblages sub-fossiles de Chironomidae dans le lac du Bourget (2 mois) (M1, Univ. Tours)
- [3] Aurélien Baud (2017) Variabilité spatiale des assemblages sub-fossiles de Chironomidae dans le lac du Bourget (2 mois) (M1, Univ. Aix Marseille)
- [2] Marie Rosières (2016) Etude de la contribution du méthane au réseau trophique du lac du Bourget (6 mois) (M2 ECOMONT, Univ. Savoie Mont-Blanc)
- [1] Thibaut Bastien (2015) Evaluation des caractéristiques fonctionnelles du lac d'Annecy par le biais des macroinvertébrés benthiques : Application de l'Indice Biologique Lacustre (IBL) (6 mois) (M2Quest, Université de Franche-Comté).

## ***Bibliométrie***

Les informations bibliométriques de mes recherches depuis mes premières publications de thèse sont synthétisées dans la Figure 1 et ont été extraites du Web of Science le 04/10/2023. Un total de 45 publications sont recensées pour une somme totale de citations de 585 (hors auto-citation : 487) pour un H-Index de 14. Sur l'ensemble des publications auxquelles j'ai participé, j'étais le 1<sup>er</sup> auteur dans 36% d'entre elles et le dernier auteur dans 18% d'entre elles.



**Figure 1 : Synthèse bibliométrique de mes recherches référencées dans Web of Science. La ligne verticale rouge indique la data de mon recrutement en tant que maître de conférences au laboratoire CARTEL.**

## Articles publiés dans des revues scientifiques de rang A

- [50] Vagnon C, Sentis A, Gerfand B, Guillard J, Raymond JC, Loheac B, Proner D, Vallat M, & **Frossard V.** (2023) Persisting in extreme environments: What are the drivers of body conditions of introduced fish in high mountain lakes? *Freshwater Biology* doi: <https://doi.org/10.1111/fwb.14208>
- [49] Rogissart H., **Frossard V.** Rautureau C Guillard J Jacquet S. Tracking the real-time behavior of *Hemimysis anomala*'s winter swarms using acoustic camera. *Journal of Great Lake Research*. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2023.102250>
- [48] **Frossard V.** Vagnon, C. Naffrechoux V., Pin M., Naffrechoux, E Santoul, F. The biological invasion of an apex predator (*Silurus glanis*) amplifies PCB transfer in a large lake food web. *Science of the Total Environment* 902: 166037. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166037>
- [47] **Frossard V.**, Vagnon V. & Jacquet S. (2023) Seasonal variations of the trophic niche width of *H. anomala* in the largest peri-Alpine lake (Lake Geneva). *Hydrobiologia* <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05334-z>
- [46] Vagnon, C., J. Pomeranz, B. Loheac, M. Vallat, J. Guillard, J.-C. Raymond, A. Sentis & **V. Frossard**, (2023) Changes in vertical and horizontal diversities mediated by the size structure of introduced fish collectively shape food-web stability. *Ecology Letters* doi: <https://doi.org/10.1111/ele.14290>
- [45] **Frossard, V.**, P. Sabatier, R. Bruel, C. Vagnon, N. Tissot, N. Curt-Grand-Gaudin & M. E. Perga (2023) Intense touristic activities exceed climate change to shape aquatic communities in a mountain lake. *Aquatic Sciences* 85:71.
- [44] Leclerc C. Reynaud N, Danis PA, Moatar F, Daufresne M, Argillier C, Usseglio-Polatera P, Verneaux V, Dedieu N, **Frossard V**, Sentis A. (2023) Temperature, productivity and habitat characteristics collectively drive lake food web structure. *Global Change Biology*: doi: 10.1111/gcb.16642
- [43] Deyle, E. R., Bouffard D., **Frossard V.**, Schwefel R., Melack J., Sugihara G. (2022). A hybrid empirical and parametric approach for managing ecosystem complexity: Water quality in Lake Geneva under nonstationary futures. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(26):e2102466119 doi:doi:10.1073/pnas.2102466119.
- [42] Vagnon, C., S. Bazin, F. Cattaneo, C. Goulon, J. Guillard, **V. Frossard** (2022). The opportunistic trophic behaviour of the European catfish (*Silurus glanis*) in a recently colonised large peri-alpine lake. *Ecology of Freshwater Fish*:doi: 10.1111/eff.12659.
- [41] Vagnon, C., F. Cattaneo, C. Goulon, J. Guillard, **V. Frossard** (2022). The vulnerability of whitefish (*Coregonus lavaretus*) to the invasive European catfish (*Silurus glanis*) in a large peri-Alpine lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 0(ja):null doi:10.1139/cjfas-2021-0310.
- [40] Vagnon, C., R. P. Rohr, L.-F. Bersier, F. Cattaneo, J. Guillard, **V. Frossard** (2022). Combining food web theory and population dynamics to assess the impact of invasive species. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10 doi:10.3389/fevo.2022.913954.
- [39] Vagnon, C., F. Cattaneo, J. Guillard, **V. Frossard** (2022). Inferring the trophic attributes and consequences of co-occurring lake invaders using an allometric niche model. *Biological Invasions*:<https://doi.org/10.1007/s10530-022-02745-2>.
- [38] Monchamp, M.-È., Bruel, R., **Frossard, V.**, McGowan, S., Lavrieux, M., Muschick, M. *et al.* (2021). Paleoecological evidence for a multi-trophic regime shift in a perialpine lake (Lake Joux, Switzerland). *Anthropocene*, 35, 100301.
- [37] Vagnon, C., F. Cattaneo, C. Goulon, D. Grimardias, J. Guillard & **Frossard V.**, 2021. An allometric niche model for species interactions in temperate freshwater ecosystems. *Ecosphere* 12(3):e03420 doi:<https://doi.org/10.1002/ecs2.3420>.

- [36] **Frossard**, V., C. Vagnon, C. Rossignon & A. Caudron, 2021. Variability of isotopic partitioning between sympatric brown trout (*Salmo trutta*) and European grayling (*Thymallus thymallus*) in the Loue River (France). *Ecology of Freshwater Fish*:DOI: 10.1111/eff.12583.
- [35] Perga M.E., Syarki M., Spangenberg J. E., **Frossard V.**, Lyautey E., Kalinkina N., Bouffard D. (2021). Fasting or feeding: Planktonic food web under lake ice. *Freshwater Biology* 66:570–581
- [34] Lécrivain N., Clément B., Dabrin A., Seigle-Ferrand J., Bouffard D., Naffrechoux E., **Frossard V.** (2021). Water-level fluctuation enhances sediment and trace metal mobility in lake littoral. *Chemosphere* 264: 128451.
- [33] Rimet, F., O. Anneville, D. Barbet, C. Chardon, L. Crépin, I. Domaizon, J.-M. Dorioz, L. Espinat, **V. Frossard**, J. Guillard, C. Goulon, V. Hamelet, J.-C. Hustache, S. Jacquet, L. Lainé, B. Montuelle, P. Perney, P. Quetin, S. Rasconi, A. Schellenberger, V. Tran-Khac & G. Monet, 2020. The Observatory on LAKes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public: The Observatory on LAKes (OLA) database. *Journal of Limnology* 79(2) doi:10.4081/jlimnol.2020.1944.
- [32] **Frossard V.**, Aleya L., Vallet V., Henry P., Charlier J.-B. (2020). Impacts of nitrogen loads on the water and biota in a karst river (Loue River, France). *Hydrobiologia*: 847:2433–2448.
- [31] Lécrivain N., Duparc A., Clément C., Naffrechoux E., **Frossard V.** (2020) Tracking sources and transfer of contamination according to pollutants variety at the sediment-biota interface using a clam as bioindicator in peri-alpine lakes. [Chemosphere](#) 238: 124569
- [30] Lécrivain N., **Frossard V.**, Naffrechoux E., Clément B. (2019): Looking at Organic Pollutants (OPs) Signatures in Littoral Sediments to assess the influence of a local urban source at the whole lake scale. *Polycyclic Aromatic Compounds*: doi: 10.1080/10406638.2019.1631195
- [29] Masset T., **Frossard V.**, Perga M.E., Cottin N., Piot C., Cachera S., Naffrechoux E. 2019. Trophic position and individual feeding habits as drivers of differential PCB bioaccumulation in fish populations. *Science of the Total Environment* 674: 472-481
- [28] Lécrivain N., **Frossard V.**, Clément B. 2019. Changes in mobility of trace metals at the sediment-water-biota interfaces following laboratory drying and re-immersion of a lacustrine sediment. *Environmental Science and Pollution Research*. 26: 14050-14058
- [27] Lécrivain N., **Frossard V.**, Clément B. 2019. Contribution of trace metallic elements to weakly contaminated lacustrine sediments: effects on benthic and pelagic organisms through multi-species laboratory bioassays. *Ecotoxicology*, 28 : 154–166
- [26] Bajard M., Etienne D., Quinsac S., Dambrine E., Sabatier P., **Frossard V.**, Gaillard J., Develle A.-L., Poulénard J., Arnaud F., and Dorioz J.-M.. 2018. Legacy of early anthropogenic effects on recent lake eutrophication (Lake Bénit, northern French Alps). *Anthropocene* 24:72-87.
- [25] **Frossard V.** and Marchand P. 2018. Littoral chironomids of a large Alpine lake: spatial variation and variables supporting diversity. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 419, 45 <https://doi.org/10.1051/kmae/2018034>
- [24] Thomas C., **Frossard V.**, Perga M.E., Pasche N., Hofmann, H., Dubois, N., Belkina N., Zobjkova M., Robert S., Lyautey, E. 2018. Lateral variations and vertical structure of the microbial methane cycle in the sediment of Lake Onego (Russia), *Inland Waters*, doi.org/10.1080/20442041.2018.1500227
- [23] Taranu, Z. E., Carpenter S. R., **Frossard V.**, Jenny J.-P., Thomas Z., Vermaire J. C., and Perga M.-E.. 2018. Can we detect ecosystem critical transitions and signals of changing resilience from paleo-ecological records? *Ecosphere* 9, e02438. 10.1002/ecs2.2438
- [22] Bruel, R., Marchetto, A., Bernard, A., Lami, A., Sabatier, P., **Frossard, V.**, Perga, M.E. 2018. Seeking alternative stable states in a deep lake. *Freshwater Biology* 63 : 553-568

- [21] **Frossard V.** Fontvieille D. 2018. What is the invasiveness of *Hemimysis anomala* (Crustacea, Mysidae) in the large deep Lake Bourget, France? *Hydrobiologia* 814: 219–232
- [20] **Frossard V.**, Rimet F., Perga M.-E. 2018. Causal networks reveal the dominance of bottom-up interactions in large, deep lakes. *Ecological Modelling* 368:136-146
- [19] Lécrivain N., Aurenche V., Cottin N., **Frossard V.**, Clément B. 2018. Multi-contamination (heavy metals, polychlorinated biphenyls and polycyclic aromatic hydrocarbons) of littoral sediments and the associated ecological risk assessment in a large lake in France (Lake Bourget). *Science of the Total Environment* 619–620: 854-865
- [18] **Frossard V.**, Verneaux V., Giraudoux P. 2017. Quantitative assessment of the reliability of chironomid remains in paleoecology: effects of count density and sample size. *Journal of Paleolimnology*. 57 : 205-212.
- [17] Rocchi S., Tisserant M., Valot B., Laboissière A., **Frossard V.** Reboux G. 2016. Quantification of *Saprolegnia parasitica* in river water using real-time quantitative PCR: from massive fish mortality to tap drinking water. *International Journal of Environmental Health Research*. 27: 1-10.
- [16] **Frossard V.**, Sauserau B., Perasso A., Gillet F. 2015. What is the robustness of early warning signals to temporal aggregation? *Frontiers in Ecology and Evolution*. 3:112. doi: 10.3389/fevo.2015.00112.
- [15] Perga M-E., **Frossard V.**, Jenny J-P., Alric B., Arnaud F., Berthon V., Black J.L., Domaizon I., Giguët-Covex C., Kirkham A., Magny M., Manca M., Marchetto A., Millet L., Paillès C., Pignol C., Poulenard J., Reyss J-L., Rimet F., Sabatier P., Savichtcheva O., Sylvestre F., Verneaux V. 2015. High-resolution paleolimnology opens new management perspectives for lakes adaptation to climate warming. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 3:72. doi: 10.3389/fevo.2015.00072
- [14] **Frossard V.**, Verneaux V., Millet L., Magny M., Perga M.E. 2015. Changes in carbon sources fueling benthic secondary production over depth and time: coupling Chironomidae stable carbon isotopes to larval abundance. *Oecologia*. 178 : 603-614.
- [13] Rocchi S., Reboux G., **Frossard V.**, Scherer E., Valot B., Laboissière A., Zaros C., Vacheyrou M., Gillet F., Roussel S., Raherison C., Millon L. 2015. Microbiological characterization of 3193 French dwellings of Elfe cohort children. *Science of the Total Environment*. 505:1026-1035.
- [12] Belle S., Parent C., **Frossard V.**, Verneaux V., Millet L., Chronopoulou P.-M., Sabatier P., Magny M. 2014. Temporal change in contribution of methane-oxidizing bacteria to the diet of Chironomid larvae using Carbon stable isotopes and ancient DNA. *Journal of Paleolimnology*. 52: 215-228.
- [11] Turki S., Dhib A., Fartouna-Bellakhal M., **Frossard V.**, Balti N., Kharrat R., Aleya L. 2014. What can be learnt from a five-year monitoring of harmful algal blooms associated with phycotoxins in a Mediterranean lagoon? *Ecological Engineering* 67: 39-47.
- [10] Millet L., Massa C.; Bichet V.; **Frossard V.**, Belle S., Gauthier E. 2014. A high-resolution 1500-year chironomid stratigraphy from a southwestern Greenland lake: anthropogenic control versus climatic control. *Quaternary Research*. 81: 193–202.
- [9] **Frossard V.**, Versanne-Janodet S., Aleya L. 2014. Factors supporting harmful macroalgal blooms in flowing waters: A 2-year study in the Lower Ain River, France. *Harmful Algae* 33:19-28.
- [8] **Frossard V.**, Verneaux V., Millet L., Jenny J.P., Arnaud F., Magny M., Perga M.E. 2014. Reconstructing long-term changes (150 years) in the carbon cycle of a clearwater lake based on the stable carbon isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of chironomid and cladoceran subfossil remains. *Freshwater Biology* 59: 789–802.
- [7] **Frossard V.**, Millet L., Verneaux V., Jenny J.P., Arnaud F., Magny M., Perga M.E. 2014. Depth-specific responses of a chironomid community to contrasting anthropogenic pressures: a paleolimnological perspective from the last 150 years. *Freshwater Biology* 59:26-40.

- [6] Belabed B.E., **Frossard V.**, Dhib A., Turki S., Aleya L. 2013. What factors determine trace metal contamination in Lake Tonga (Algeria)? *Environmental Monitoring and Assessment* 185:9905-15.
- [5] **Frossard V.**, Millet L., Verneaux V., Jenny J.P., Arnaud F., Poulenard J., Magny M., Perga M.E. 2013. Chironomid assemblages in cores from multiple water depths reflect oxygen-driven changes in a deep French lake over the last 150 years. *Journal of Paleolimnology* 50:257-273.
- [4] **Frossard V.**, Belle S., Verneaux V., Millet L., Magny M. 2013. A study of the  $\delta^{13}\text{C}$  offset between chironomid larvae and their exuvial head capsules: implications for palaeoecology. *Journal of Paleolimnology* 50:379-386.
- [3] Jenny J.P., Arnaud F., Dorioz J.M., Giguët Covex C., **Frossard V.**, Sabatier P., Millet L., Reyss J.L., Tachikawa K., Bard E., Pignol C., Perga M.E. 2013. A spatiotemporal investigation of varved sediments highlights the dynamics of hypolimnetic hypoxia in a large hard-water lake over the last 150 years. *Limnology and Oceanography* 58:1395-1408.
- [2] Feki W., Hamza A., **Frossard V.**, Abdenadher M., Hannachi I., Jacquot M., Belhassen M., Aleya L., 2013. What are the potential drivers of blooms of the toxic dinoflagellate *Karenia selliformis*? A 10-year study in the Gulf of Gabes, Tunisia, southwestern Mediterranean Sea. *Harmful Algae* 23:8-18.
- [1] Dhib A., **Frossard V.**, Turki S., Aleya L. 2012. Dynamics of harmful dinoflagellates driven by temperature and salinity in a northeastern Mediterranean lagoon. *Environmental Monitoring and Assessment* 185: 3369-3382.

## **Conférences internationales**

- [37] Jacquet S, Rogissart H, **Frossard V**, Rautureau C, Grimond J, Guillard J. 2023. Towards a better understanding of the ecology of *Hemimysis anomala*, an invasive alien small pelagic crustacean, in Lake Geneva (talk) 7th European Conference on Scientific Diving which will take place in Roscoff (France) from May 14 to 18, 2023.
- [36] Rogissart H, Rautureau C, Guillard J, **Frossard V**, Goulon C, Chardon C, Hamelet V, Jacquet S. 2022. Towards a better understanding of the short-time scale swarm behavior of *Hemimysis anomala* using a high-resolution acoustic video camera 5<sup>ème</sup> JILO 10 au 13 octobre 2022. Corte, France
- [35] Rogissart H, Rautureau C, Guillard J, **Frossard V**, Goulon C, Chardon C, Hamelet V, Jacquet S. 2022. A multi-faceted approach to determine the importance of *Hemimysis anomala* in the diet of the Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in Lake Geneva. 5<sup>ème</sup> JILO, 10 au 13 octobre 2022, Corte, France
- [34] Danis PA, Moatar F., Daufresne M, Argillier C., Usseglio-Polatera P, Verneaux V., Dedieu N., **Frossard V.**, Sentis A. 2022. Temperature variation is the main environmental driver of food web structure SFE2-GfÖ-EEF Novembre Metz
- [33] **Frossard V.** Vagnon C. Gerfand B. Sentis A. Lohéac B. Proner D. Raymond JC. Guillard J. Vallat M. 2022. The feeding strategies of introduced salmonids in high altitude lakes: an isotope standpoint. INTECOL, 28 Août – 2 Septembre, Genève.
- [32] Vagnon V., Guillard J., Cattaneo F., **Frossard V.** 2022. The European catfish (*Silurus glanis*) invasion in peri-alpine lakes: trophic ecology and possible consequences on resident species. 2022 INTECOL, 28 Août – 2 Septembre, Genève.
- [31] Vagnon V. Pomeranz J., Raymond JC. Guillard, J. Sentis A. **Frossard V.** Salmonid introductions may destabilize high altitude lake food webs. INTECOL, 28 Août – 2 Septembre, Genève.
- [30] Grimond J. **Frossard V.** Jacquet S. (2021) A citizen science project with scuba divers to address the invasion issue of the small shrimp *Hemimysis anomala* in lakes. SEFS12, 25-30 July 2021. Virtual session Poster.
- [29] Jacquet S., Grimond J., **Frossard V.** (2021). Diving monitoring and divers are precious to follow the invasive shrimp *Hemimysis anomala* in lakes. 6<sup>th</sup> European Conference on Scientific Diving - April 21 and 22 - ZOOM meeting.

- [28] Vagnon C., Guillard J., Goulon C., Cattaneo F., Grimardias D., **Frossard V.** (2019) From kitten to tiger: inferring ontogenic trophic behavior of the Giant catfish (*Silurus glanis*) in a large French lake. 14<sup>th</sup> meeting of Ecology and Behavior, 21-24 May, Toulouse. Poster.
- [27] **Frossard V.** and Vagnon C. (2018) An empirical Niche model-based approach to identify the structure of complex foodwebs and assess species invasiveness. Sfecologie 2018 - International Conference on Ecological Sciences, 22 au 25 October, Rennes, France. Poster.
- [26] Vuagnat-Kolter M., Grimardias D., Goulon C., Domaizon I., Guillard J., **Frossard V.** and Cattaneo F. 2018. Preliminary study of the trophic niche of the invasive *Silurus glanis* colonizing an alpine lake (Lake Geneva, Switzerland - France) ELLS-IAGLR, September 23-28, Evian, France. Poster.
- [25] Perga M.E., Syarki M., Spanenberg J., **Frossard V.**, Kalinka N., Bouffard D. (2018) Zooplankton feeding and overwintering strategies under lake ice. ELLS-IAGLR, September 23-28, Evian, France. Oral comm.
- [24] Vuagnat-Kolter M., Grimardias D., Goulon C., Domaizon I., Guillard J., **Frossard V.**, Cattaneo F. (2018) Preliminary study of the trophic and spatial niches of the invasive *Silurus glanis* colonizing an alpine lake (Lake Geneva). ELLS-IAGLR. September 23-28, Evian, France. Oral comm.
- [23] Lécrivain N., Duparc A., Clément B., Naffrechoux E., **Frossard V.** (2018) Littoral PAH-Trace metals contamination in a large Alpine lake (Lake Annecy) : Ecological risk, contamination transfert and controlling factors. ELLS-IAGLR-2018, September 23-28, Evian, France. Poster.
- [22] Jacquet S., **Frossard V.**, Guillard J., Arthaud F., Grandrémy N. 2018. Abrupt biological changes in Lake Bourget in recent years following restoration and reoligotrophication. ELLS-IAGLR. September 23-28, Evian, France. Oral comm.
- [21] **Frossard V.**, Anneville O., Domaizon I., Espinat L., Goulon C., Guillard J., Hamelet V., Hustache J.C., Jacquet S., Laine L., Perga M.E., Pernet P., Quetin P., Rimet F., Tran-Khac V., Zanella D. (2018) Long-term monitoring in Lake Annecy: Scientific and management convergence for an adaptive conservation. ELLS-IAGLR. September 23-28, Evian, France. Poster
- [20] Grandrémy N., **Frossard V.**, Guillard J., Arthaud F., Jacquet S. (2018) Significant and abrupt biological changes in Lake Bourget in recent years following restoration and reoligotrophication. ELLS-IAGLR, September 23-28, Evian, France. Poster
- [19] Masset T., Perga M., **Frossard V.**, Cottin N., Piot C., Cachera S., Naffrechoux E. 2018. Bioconcentration as the predominant mechanism for fish PCB contamination in alpine lakes ? SETEC Europe, May 13-17 Rome, Italy. Poster.
- [18] Bruel R., Marchetto A., Bernard A., Lami A., Sabatier P., **Frossard V.**, Perga, M.E. (2017). Operational assessment of regime shifts: application to the long-term ecological trajectory of a hollow lake under multiple forcings. OSM PAGES, Zaragoza, Spain. Oral. Comm.
- [17] Lecrivain N., **Frossard V.**, Clement B. (2017). L'étude de la variabilité spatiale de la contamination des sédiments littoraux pour l'identification des sources de pollution d'un lac au bassin-versant urbanisé. Gruttee. Octobre 24-26, Strasbourg, France. Oral Comm.
- [16] Lyautey E., Bouffard D., **Frossard V.** (2017) Temporal dynamics of benthic microbial communities over a 5-month period in the littoral area of Lake Bourget (France). SIL, 26-28 October, Innsbruck Austria. Oral Comm.
- [15] Bouffard, D., **Frossard V.**, Deyle E., Schwefel R., Sugihara G., Ye H. (2017) Multivariate Empirical Dynamique Modelling : Application to Hypoxia in Lake Geneva. Gordon Research Conference, Synthesizing Multifaceted Data in Chemical Oceanography. July 23-28, Colby-Sawyer College New London. United-State of America. Oral Comm.
- [14] Thomas C., Lyautey E., **Frossard V.**, Perga M.E. (2017) Vertical structure and horizontal variations in the cycling of methane in the sediment of Lake Onego, Russia. European Geosciences Union, V

- [13] **Frossard V.**, Rimet F., Perga M.-E. (2017) Causal networks reveal changes in biotic and abiotic interactions during re-oligotrophication of a large deep lake (Lake Geneva). Functional Ecology and Environment Conference, 11-12 July, Toulouse, France. Oral. Comm.
- [12] **Frossard V.**, Fontvieille D. (2017) Invasion of *Hemimysis anomala* in the largest natural French lake (Lake Bourget): trophic ecology and spatial distribution. SEFS, 2-7 July, Olomouc, Czech Republic. Poster.
- [11] Lecrivain N., Aurenche V., Cottin N., **Frossard V.**, Clement B. (2017) Ecological risk assessment of Lake Bourget (France, Savoie) littoral sediment contaminated by heavy metals, PAHs and PCBs through chemical analyses, biomarkers, laboratory and in situ bioassays. AquaConSoil, 26-30 June, Lyon France, Oral Comm.
- [10] Rivera S., Ariztegui D., **Frossard V.**, Vasselon V., Jacquet S., Bouchez A., Rimet F. (2016) Evaluation de la qualité environnementale du lac du Bourget : Une comparaison entre les approches de microscopie et de barcoding. 35<sup>ème</sup> colloque de l'Association des Diatomistes de Langue Française, 13-15 septembre, Belvaux, Luxembourg. Oral comm.
- [9] Thomas C., Ariztegui D., **Frossard V.**, Lyautey E., Perga M.-E. & Life Under Ice Scientific Team. (2016) Life under ice: Investigating microbial-related biogeochemical cycles in the seasonally-covered Great Lake Onego, Russia. *EGU General Assembly Conference Abstracts* ), 17-22 April Vienna Austria. Poster.
- [8] Lyautey E, Ariztegui D, Bouffard D, Dubois N, **Frossard V**, Tofield-Pasche N, Perga M-E., Thomas C. (2016) Life Under the Ice: Microbial Ecology and Biogeochemical Cycling in the Seasonally-Covered Lake Onego, Russia. Goldschmidt, 26 June-1 July, Yokohama, Japan. Oral comm.
- [7] Thomas C., Lyautey E., Ariztegui D., Dubois N., **Frossard V.**, Pasche N., Perga M.-E., and the Life Under the Ice Scientific Team (2016) Life under the ice: microbial diversity and methane cycling in the sediment of the ice-covered Lake Onego, Russia. 14<sup>th</sup> Swiss Geoscience meeting, July 23-27, Geneva, Switzerland. Poster.
- [6] Perga M.E., Taranu Z., Gregory-Eaves I., **Frossard V.**, Thomas Z., Legendre P., Anderson J., Leavitt P., Gell P. (2015) Can we detect ecosystem critical transitions and early warning signals of catastrophic shifts from palaeo-ecological records? AGU Meeting, December 14-18, San-Francisco, United states of America. Poster.
- [5] Rocchi S., Tisserand M., Valot B., **Frossard V.**, Reboux G. (2015) *Saprolegnia parasitica* qPCR quantification in water: From high fish mortality areas in river to tap water. 7th Trends in Medical Mycology, October 09-12, Lisbon, Portugal. Poster.
- [4] Perga M-E., **Frossard V.**, Jenny J-P., Alric B., Arnaud F., Berthon V., Black JL., Domaizon I., Giguët-Covex C., Kirkham A., Magny M., Manca M., Marchetto A., Millet L., Paillès C., Pignol C., Poulenard J., Reyss J-L., Rimet F., Sabatier P., Savichtcheva O., Sylvestre F., Verneaux V. (2015) Long-term changes of large deep peri-Alpine lakes to local forcings and Climate. ANR Side Event COP21, Juin 07-09, Maison de la Chimie, Paris. Poster
- [3] **Frossard V.**, Verneaux V., Millet L., Jenny J.P., Arnaud F., Magny M. Perga M.E. (2014) Changements temporels d'assemblages de Chironomidae : recombinaisons de forçages anthropiques. IV<sup>ème</sup> Journées Internationales de Limnologie et d'Océanographie. 21- 23 Mai, Marseille. Comm. Oral.
- [2] Belle S., Parent C., Etienne D., **Frossard V.**, Millet L., Verneaux V., Magny M. (2014) Contribution à l'étude du transfert de méthane dans les réseaux trophiques lacustres : approche paléolimnologique couplant biogéochimie et biologie moléculaire. (Étude du lac de Narlay, Jura). Journées Internationales de Limnologie et d'Océanographie. 21-23 Mai, Marseille, France. Comm. Oral.
- [1] **Frossard V.**, Sausserreau B., Perasso A., Gillet F. (2014) Résolution temporelle des séries temporelles: simulations et implications paléocéologiques. . IV<sup>ème</sup> Journées Internationales de Limnologie et d'Océanographie. 21- 23 Mai, Marseille. Poster.

## ***Rapports d'étude***

- [25] Jacquet, S., J.-N. Avrillier, S. Cachera, C. Costel, L. Crépin, **V. Frossard**, C. Goulon, J. Guillard, V. Hamelet, J.C. Hustache, L. Laine, P. Perney, P. Quétin, J. Raphy, S. Rasconi, C. Rautureau, F. Rimet, V. Tran-Khac. 2023. Suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2022. Rapport INRAE/CISALB. 175 p.
- [24] **Frossard, V.**, Vagnon, C., Sentis, A., Lohéac, B., Proner, D., Raymond, J.C., Guillard, J., Vallat, M. 2023. Les Salmonidae dans les lacs d'altitude de Savoie : rapport de synthèse. Pôle R&D ECLA, 53 p.
- [23] Rogissart H., **Frossard V.**, Rautureau C., Jacquet S., Guillard J., 2023. OPTHYLACS : Faisabilité de l'étude de la crevette invasive par caméra acoustique. Rapport du pôle ECLA, pp. 32.
- [22] **Frossard V.**, Goulon C., Guillard J., Rautureau C., Hamelet V., Jacquet S., Laine L., Rimet F., Viet T. 2023. Suivi scientifique du lac d'Annecy. Rapport annuel 2022. SILA (éd) et INRA-Thonon:99 pages et dossiers.
- [21] **Frossard, V.**, C. Vagnon, V. Naffrechoux, M. Pin, E. Naffrechoux & F. Santoul, 2022. PCB des silures de la Garonne : Rapport d'expertise. CARTELE - EDYTEM - EDB:14.
- [20] **Frossard, V.** & H. Coppin, 2022. Effets du marnage sur la communauté macrobenthique littorale du lac du Bourget : Automne 2021. CISALB-USMB-TEREO:13.
- [19] **Frossard V.**, Goulon C., Guillard J., Rautureau C., Hamelet V., Jacquet S., Laine L., Rimet F., Viet T. 2022. Suivi scientifique du lac d'Annecy. Rapport annuel 2021. SILA (éd) et INRA-Thonon: 68 pages et dossiers.
- [18] **Frossard V.**, Goulon C., Guillard J., Hamelet V., Jacquet S., Laine L., Rimet F., Viet T. 2021. Suivi scientifique du lac d'Annecy. Rapport 2020. SILA (éd) et INRA-Thonon:114 pages et dossiers.
- [17] Frossard, V., Vagnon, C., Guillard, J., Goulon, C. 2020. Rapport d'expertise concernant l'origine de perches commercialisées dans la pêche du lac Léman. DGCCRF – DGDDI, 17 pages
- [16] **Leclerc, C., Danis, P.A., Reynaud, N., Frossard, V., Sentis, A. 2020.** Reconstruction de la structure des réseaux trophiques à partir des données de suivi obtenues dans le cadre de la mise en application de la Directive Cadre sur l'Eau. Rapport d'étude – Pôle ECLA. 35p.
- [15] **Frossard V.**, Goulon C., Guillard J., Hamelet V., Jacquet S., Laine L., Rimet F., Viet T. 2020. Suivi scientifique du lac d'Annecy. Rapport 2019. SILA (éd) et INRA-Thonon:110 pages et dossiers.
- [14] **Frossard V.**, Naffrechoux E. 2020. Contamination en HAP et ETM de trois sites littoraux du lac d'Annecy, SILA, 45 pages + annexes.
- [13] Richard A, Caudron A., Décourcière H., **Frossard V.**, Guillard J., Hautier M., Perga M.E., Périat G. and Descy J.P., 2019. Conducting fish studies on Lake Kivu and reinforcement of plankton capacities. Final report. 102 p. + appendix
- [12] **Frossard V.**, Goulon C., Guillard J., Hamelet V., Jacquet S., Laine L., Rimet F., Viet T. 2019. Suivi scientifique du lac d'Annecy. Rapport 2018. SILA (éd) et INRA-Thonon:115 pages et dossiers.
- [11] **Frossard V.**, Naffrechoux E. 2019. Variabilité spatiale de la contamination en éléments traces métalliques de 3 sites du lac d'Annecy. SILA: 22 pages et annexes.
- [10] **Frossard, V.**, and M. Vallet. 2018. Effets du marnage sur la communauté macrobenthique littorale du lac du Bourget: Automne 2018. CISALB-USMB-TEREO:16p.
- [9] **Frossard V.**, Lécrivain N., Duparc A., Clément B., Naffrechoux E. 2018. Contamination littorale du lac d'Annecy par les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) et les éléments traces métalliques (ETM) : Origines, risques et transfert biologique, ALP-FDAAPPMA74. 20 p. + annexes.

- [8] **Frossard V.**, Goulon C., Guillard J., Hamelet V., Jacquet S., Laine L., Rimet F., Viet T. 2018. Suivi scientifique du lac d'Annecy. Rapport 2017. SILA (éd) et INRA-Thonon:118 pages et dossiers.
- [7] **Frossard V.** 2018. Etude de la biodiversité benthique littorale du lac d'Annecy. FEDER POIA-CIMA 2014-2020 - Projet "Grands Lacs Alpains" - Rapport d'expertise **ASTERS**:16p + annexes.
- [6] **Frossard V.** 2018. Etude du fonctionnement trophique de la zone littorale du lac d'Annecy. FEDER POIA-CIMA 2014-2020 - Projet "Grands Lacs Alpains" - Rapport d'expertise **ASTERS**:20p + annexes.
- [5] **Frossard V.** 2017. Etude de la biodiversité benthique littorale du lac du Bourget. FEDER POIA 2014-2020 - Projet "Grands Lacs Alpains" - Rapport d'expertise **CEN73**:19p + annexes.
- [4] **Frossard V.** 2017. Etude du fonctionnement trophique de la zone littorale du lac du Bourget. FEDER POIA 2014-2020 - Projet "Grands Lacs Alpains" - Rapport d'expertise **CEN73**:23p + annexes.
- [3] **Frossard V.**, Barbier C., Goulon C., Guillard J., Hamelet V., Jacquet S., Laine L., Lasne E., Rimet F. 2017. Suivi de la qualité des eaux du lac d'Annecy. Rapport 2016. SILA (éd) et INRA-Thonon:122 pages et dossiers.
- [2] Perga, M.E., Barbier, C., Colon, M., **Frossard, V.**, Guillard, J., Hamelet, V., Jacquet, S., Laine, L., Lasne, E., Rimet, F. 2016. Suivi de la qualité des eaux du lac d'Annecy. Rapport 2015. SILA (éd.) et INRA-Thonon. 123 pages et dossiers.
- [1] **Frossard V.** 2015. Variations spatiales et temporelles des compositions isotopiques ( $\delta^{13}C$  et  $\delta^{15}N$ ) d'organismes aquatiques de la Loue (2013/2014), 12p. Collectif SOS LRC

## ***Diffusion et rayonnement de la recherche***

### **Relectures dans des revues scientifiques**

3 à 5 relectures annuelles dans des revues d'écologie, écologie aquatique et paléolimnologie : Journal of Paleolimnology (2), Freshwater Biology (1), Ecological Indicators (2), Acta Biologica (1), Aquatic Ecology (1), Freshwater Science (1), Environmental Monitoring and Assessment (1), Environmental Science and Pollution Research (1), Journal of Ecology (1), Science of the Total Environment (3).

### **Comité de Suivi Individuel (CSI) de thèse**

J'ai participé aux comités de suivis individuels de trois thèses de doctorat :

- [3] Paula Gauvin (2022-2025) Evaluation de la biodiversité littorale lacustre par l'ADNe (CARTELE)
- [2] Théophile Turco (2021-2023) La pollution sonore dans le lac du Bourget et ses impacts écologiques (ENES)
- [1] Fabien Bourinet (2021-2023) : Dynamiques de populations de corégones dans 5 grands lacs péri-alpins (Léman, Annecy, Bourget, Aiguebelette et Neuchatel) (CARTELE)

### **Jurys de thèse**

J'ai participé aux jurys de deux thèses de doctorat en tant qu'examinateur :

- [2] Paul Castagne (2020-2023) Processus et risques associés à l'invasion d'un top-prédateur dans les écosystèmes d'eau douce. (examinateur, soutenance 12 décembre 2023) (EDB)
- [1] Emilie Rojas (2019-2022) Pollution sonore et invasions biologiques : réponses multi-échelles des communautés aquatiques aux stress multiples (examinateur, soutenance 29 Novembre 2022) (ENES)

## Evaluation de projets de recherche

J'ai effectué plusieurs expertises de projets pour différents appels d'offre nationaux et internationaux (1 à 3 par an) : Biodiversa, ECOS (Evaluation-orientation de la Coopération Scientifique), HES-SO (Haute école spécialisée de Suisse occidentale).

## Journées de formation

J'ai effectué 2 journées de formation :

- [2] **Frossard V.** 2019. Les macro-invertébrés benthiques du lac d'Annecy. Journée « Rencontres *Espaces naturels protégés et recherche*. », ASTER, 19 avril 2019, Saint-Jorioz, 25 participants.
- [1] **Frossard V.** 2018. Journée technique Faune Benthique Lacustre / organisation intervention animation, 04 juin 2018, FEDER-POIA-Grands Lacs Alpains, Le Bourget-du-Lac, 40 participants.

## Conférences grand public

- [14] **Frossard V.** 2023. Le suivi écologique du lac d'Annecy. Journées lacs sentinelles, 10 Octobre 2023, Annecy, 70 participants.
- [13] **Frossard V.** 2023. Ecologie du silure glane dans les grands lacs alpins. Nuit européenne des chercheurs, 29 Septembre 2023, Evian, 40 participants.
- [12] **Frossard V.** 2023. La contamination en PCB des brochets et silures du lac du Bourget. Aqualis, 23 Aout 2023, Aix-les-Bains, 30 participants.
- [11] **Frossard V.** 2023 Le lac d'Annecy est-il toujours pur ? Les amis du vieil Annecy, Annecy, 17 Janvier 2023, 50 participants.
- [10] **Frossard V.** 2022 Les isotopes stables comme indicateurs de pollution et états de santé des écosystèmes karstiques. Journées d'Echanges Techniques, Pôle Karst, Besançon, 9 Juin 2022
- [9] **Frossard V.** 2021. Le poisson-chat géant du lac entre mythe et connaissances scientifiques. GSRL Association Plongée Chambéry, 8 Novembre 2021, Chambéry, 45 participants.
- [8] **Frossard V.** 2021. Le silure (*silurus glanis*) dans le lac du Bourget, les nouvelles avancées. Aqualis, 10 Aout 2021, Aix-les-Bains, 30 participants.
- [7] **Frossard V.** 2020. La crevette rouge sang (*Hemimysis anomala*) dans le lac du Bourget : un risque écologique ? Aqualis, 12 février 2020, Aix-les-Bains, 30 participants.
- [6] **Frossard V.** 2019. Le silure (*silurus glanis*) dans le lac du Bourget. Aqualis, 06 novembre 2019, Aix-les-Bains, 35 participants.
- [5] **Frossard V.** 2019 Contamination littorale du lac d'Annecy en hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) et éléments traces métalliques (ETM). Assemblée Générale de « Annecy Lac Pêche » 20 Janvier 2019.
- [4] **Frossard V.** 2019 Invasion du Silure dans le lac du Bourget Assemblée Générale des Pêcheurs chambériens 09 Janvier 2019
- [3] **Frossard V.** 2018. Invasion d'*Hemimysis anomala* dans les grands lacs alpins : une menace pour la biodiversité ? Association Léman Passion. 5 Mai Thonon-les-Bains

- [2] **Frossard V.** 2018 La biodiversité du lac du Bourget : changements à long-terme et gestion écologique. Club des plaisanciers du lac du Bourget. Décembre 2018 Aix-les-Bains
- [1] **Frossard V.** 2018. La faune du lac du Bourget : des petites bêtes d'un grand intérêt (21 juin 2018) Ax les Bains, classe CP 26 élèves.

### Interviews TV / radio / Presse écrite

- [14] "Sale temps pour la planète" France 5 – La sauvegarde des ombles chevaliers dans le lac d'Annecy – 17 Octobre 2023.
- [13] France 3 Rhône-Alpes JT 20h / 8 Mont-Blanc JT 20h / Dauphiné Libéré «Le développement de méduses dans le lac d'Annecy». 10-15 septembre Juillet 2023
- [12] France 3 Rhône-Alpes JT 20h « Le changement climatique et l'avenir des lacs alpins». 03 Juillet 2023
- [11] L'Essor Savoyard « Réchauffement du lac d'Annecy : un danger pour la biodiversité ? » 9 Juin 2023
- [10] Le Monde section Planète – Biodiversité « A Annecy, l'inquiétante raréfaction de l'omble chevalier alerte sur le réchauffement du lac ». 08 Mai.2023
- [9] JT 13h TF1 « Quelle est la qualité écologique du lac d'Annecy » 29 Avril 2023
- [8] Radio RCF « Le lac d'Annecy est-il toujours pur ? » Janvier 2023
- [7] La Croix « Les nouveaux enjeux de la conservation du lac d'Annecy ». Novembre 2022.
- [6] France3 Région : journal d'information : Juillet 2022 : Quelles conséquences de la sécheresse sur la biodiversité aquatique ?
- [5] Reporterre : Mars 2022 Etat de santé et biodiversité du lac d'Annecy
- [4] M6, Capital, Le Lac d'Annecy : rediffusion 2021
- [3] Réseau savoyard France Bleu interview Radio 15 lundi Novembre 2021
- [2] France 3 Région AURA, Journal d'information du soir, 7 Juillet 2021. La couleur des eaux du lac du Bourget : réponse à Thomas Pesquet.
- [1] 8 Mont Blanc : Accès Direct 20 novembre2018 La sécheresse automnale sur la zone littorale du lac d'Annecy.

### Articles dans des revues non soumises à comité de lecture

- [8] Frossard V. Vagnon C. 2021. Le silure dans le lac du Bourget – synthèse des premiers résultats. Bulletin des plaisanciers d'Aix les Bains.
- [7] **Frossard V.** 2021. La coexistence des truites et des ombres de la Loue : une approche isotopique. Revue halieutique « 8'6 ». 20000 exemplaires.
- [6] **Frossard V.** 2019. Dynamiques écologiques du lac du Bourget. Bulletin des plaisanciers d'Aix les Bains.
- [5] **Frossard V.**, Cattaneo F., Domaizon I., Goulon C., Grimardiais D., Guillard J., Lucas S., Ropars C. et Vagnon C. 2019. Le silure (*Silurus glanis*) dans les grands lacs alpins : un modèle d'étude émergent. Les voix du Léman / APALLF 42
- [4] **Frossard V.** (2018). Hemimysis anomala : la crevette invasive. *SubAqua*, 278, 40.

- [3] Millet L., Verneaux V., Belle S., **Frossard V.**, Rius D., Mavon C., Magny M. 2015. Les archives sédimentaires pour comprendre la réponse des lacs aux changements environnementaux d'échelles locales à globales : Enjeux, stratégies et méthodes. Eds Barral, Magny Thivet ; De la reconstitution des paysages à l'histoire des sociétés : 10000 ans d'archives sédimentaires en zones humides. 51-59p.
- [2] Belle S., **Frossard V.**, Verneaux V., Millet L., Parent C., Etienne D., Magny M. 2015. Les archives sédimentaires pour comprendre la réponse des lacs aux changements environnementaux d'échelles locales et globales : applications aux lacs d'Annecy et de Narlay. Eds Barral, Magny Thivet ; De la reconstitution des paysages à l'histoire des sociétés : 10000 ans d'archives sédimentaires en zones humides. 60-75p.
- [1] Henry, P. & V. Frossard, 2014. Eutrophisation de la Loue: Quantification des flux et des sources d'azote et de phosphore du bassin versant. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Doubs 94:23-34.

## ***Enseignement***

L'ensemble de mes activités pédagogiques sont effectuées à l'Université Savoie Mont Blanc dans différentes formations : Licence « Science de la Vie », Master « Sciences de l'Environnement Appliquées à la Montagne » et Licence professionnelle « Métiers de la Protection et de la Gestion de l'Environnement » (Tableau 1). Mon volume horaire annuel (eq. TD) a varié entre 220h et 330h depuis mon recrutement et est souvent proche de 250h. Cette variation inter-annuelle est principalement conditionnée par les changements de maquette pédagogique et à la création / suppression d'unités d'enseignement et de formation entre les années. En complément de ces enseignements, je suis responsable de la 2<sup>ème</sup> année de Licence « Sciences de la Vie » de l'Université Savoie Mont blanc depuis 2018. Ma responsabilité d'année de Licence implique l'organisation des jurys d'examen (sessions 1 et 2), le suivi de réorganisation des maquettes pédagogique avec la mise en place de l'évaluation par compétences, la mise en place de passerelles pédagogiques entre formations, l'évolution de l'évaluation pédagogique des étudiants (contrôle continu intégral), l'évolution de l'offre pédagogique (mise en place d'enseignements hybride, évaluation liée à des projets portés par des étudiants), le développement de l'utilisation des outils numériques (moodle), la participation à des réunions pédagogiques au sein du département de Science de la Vie de l'Université Savoie Mont Blanc.

J'ai été co-responsable de la licence professionnelle « Aquaculture et production durable » de 2017 à 2020 et celle-ci a été fermée depuis par décision de l'HCERES.

Tableau 1 : Synthèse des enseignements effectués dans le cadre de mon poste de maitre de conférences à l'Université Savoie Mont Blanc

Année universitaire	Licence				Licence professionnelle	Master		
	L1 Science de la Vie	L2 Science de la Vie	L3 Science de la Vie	L3 Science de la Vie	Licence professionnelle « Métiers de la Protection et de la Gestion de l'Environnement »	Master 1 « Sciences de l'Environnement Appliquées à la Montagne »		
Intitulé	BIOL101 Unité du Vivant : la cellule	ECOL401 Fonctionnement et dynamique des écosystèmes	TIPE405 Projet personnel	ECOL501 Ecologie Evolution & Analyses de données	BPOP501 Dynamique des populations	BIOL01 Biologie Ecologie et chimie des milieux aquatiques	ECOS701 Ecosystèmes aquatiques d'altitude	STAT701 Statistiques et analyses des données
Descriptif	Analyse de structures cellulaires / dénombrement cellulaires / utilisation microscope	Dynamiques écologiques / Etats stables alternatifs / introduction à l'étude des réseaux trophiques	Encadrement étudiants à la rédaction de rapports et de présentations scientifiques	Programmation sous R et tests statistiques	Concept d'espèce, plans d'échantillonnage, modèles dynamiques (logistiques, effet Allee, structure d'âge)	Fonctionnement des milieux aquatiques (lacs et rivières) / méthodes d'étude	Fonctionnement et spécificités des lacs et des rivières de montagne / méthodes d'étude des milieux aquatiques / Enjeux et impacts de l'hydroélectricité en milieux de montagne	Programmation sous R, indices de similarité, tests statistiques, analyses multivariées
Type d'enseignement	TP	CM/TD	TP	TP	CM/TD	CM/TD/TP	CM/TD/TP	CM/TD/TP
Volume horaires eq. TD	50	10 (6/4)	15	60	24 (8/16)	38 (15/15/8)	24 (8/8/8)	24 (8/8/8)

## Synthèse des travaux effectués

L'ensemble de mes travaux de recherche effectués depuis mon recrutement au laboratoire CARTEL adressent les impacts de différents forçages anthropiques sur les écosystèmes lacustres à des échelles spatiales et temporelles variées en considérant différentes d'espèces et groupes d'organismes biologiques. Ces recherches peuvent être subdivisées en quatre thématiques présentant des interconnexions directes ou indirectes (Fig. 2). Ces recherches ont généralement des portées appliquées directes et peuvent être replacées dans différents cadres conceptuels généraux de l'Écologie. Le détail de ces recherches est développé dans les parties suivantes et mes recherches sur les espèces exotiques envahissantes sont imbriquées dans les thématiques « écologie trophique » et « écodynamique des polluants ».

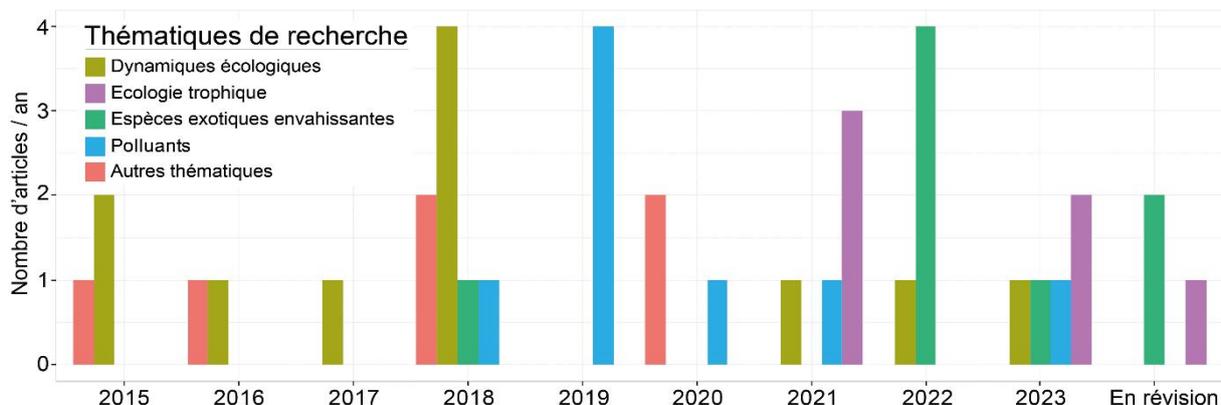
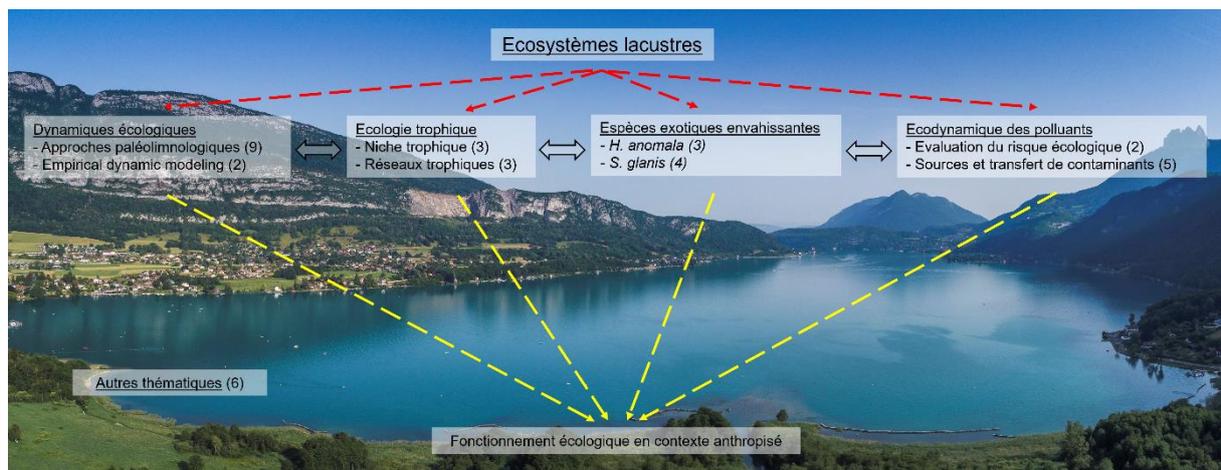


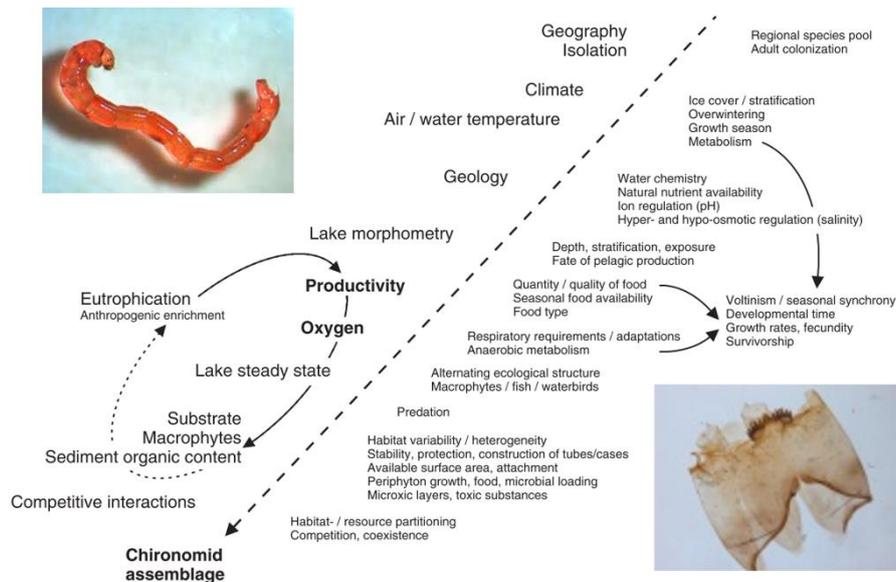
Figure 2 : Synthèse des thématiques abordées dans mes recherches avec le nombre de publications entre parenthèses (de 2015 à 2023 en comptant les manuscrits en cours de révisions).

## ***Dynamiques écologiques***

### **Forçages locaux et globaux**

Comprendre l'évolution des écosystèmes au cours du temps est un point central en écologie pour prédire les conditions écologiques futures et envisager leur préservation. Pour ce faire et en complément des approches purement théoriques, il peut être opportun de bénéficier de chroniques d'évolution à long terme des caractéristiques écologiques des écosystèmes et des forçages naturels et anthropiques associés afin d'évaluer empiriquement leurs interdépendances. La disponibilité de telles chroniques, que l'on appelle généralement « séries temporelles », est souvent un verrou scientifique limitant la possibilité de bénéficier d'une profondeur temporelle suffisante pour tester des hypothèses scientifiques avec robustesse. Le recours à des données sur un ensemble d'écosystèmes à un instant  $t$  représente une alternative possible pour pallier le manque de données à long terme des dynamiques écosystémiques, on considère dans ce cas que l'on substitue l'espace au temps pour comprendre les mécanismes écologiques (*space for time substitution*). Cette approche s'expose à une hypothèse forte que les différents sites considérés devraient suivre, dans des conditions de contraintes similaires, les mêmes dynamiques écologiques au cours du temps. Cette hypothèse semble rarement vérifiée du fait de différences intrinsèques entre écosystèmes (idiosyncrasie) pouvant être environnementales (e.g. géomorphologie) ou biologiques (e.g. structure de réseaux trophiques) (Johnson et Miyanishi 2008). Dans ce contexte, la capacité d'archivage des conditions environnementales et de la biodiversité par les sédiments lacustres représente une opportunité unique pour quantifier les changements temporels de biodiversité, évaluer l'effet des forçages environnementaux et anthropiques sur le fonctionnement des écosystèmes et des lacs en particulier. Les investigations menées sur les sédiments lacustres (archives lacustres) permettent de reconstituer les dynamiques écologiques passées sur des échelles de temps multi-décennales à pluri-millénales pour obtenir des reconstitutions écologiques et environnementales et adresser ainsi des questions fondamentales en écologie.

Mon utilisation des archives sédimentaires se concentre sur la reconstitution des assemblages de Chironomidae (diptères) dont les restes céphaliques de leurs exuvies (capsules céphaliques). Les capsules céphaliques se conservent particulièrement bien dans les sédiments lacustres grâce à leur forte concentration en chitine (Walker 1987). Cette famille d'insectes est particulièrement diversifiée et possède des capacités de bio-indication reconnues entre autres en lien avec les conditions thermiques, trophiques (phosphore) et d'oxygénation des écosystèmes (Armitage et al. 1983; Verneaux et al. 2004; Wiederholm 1979) (Fig. 3).



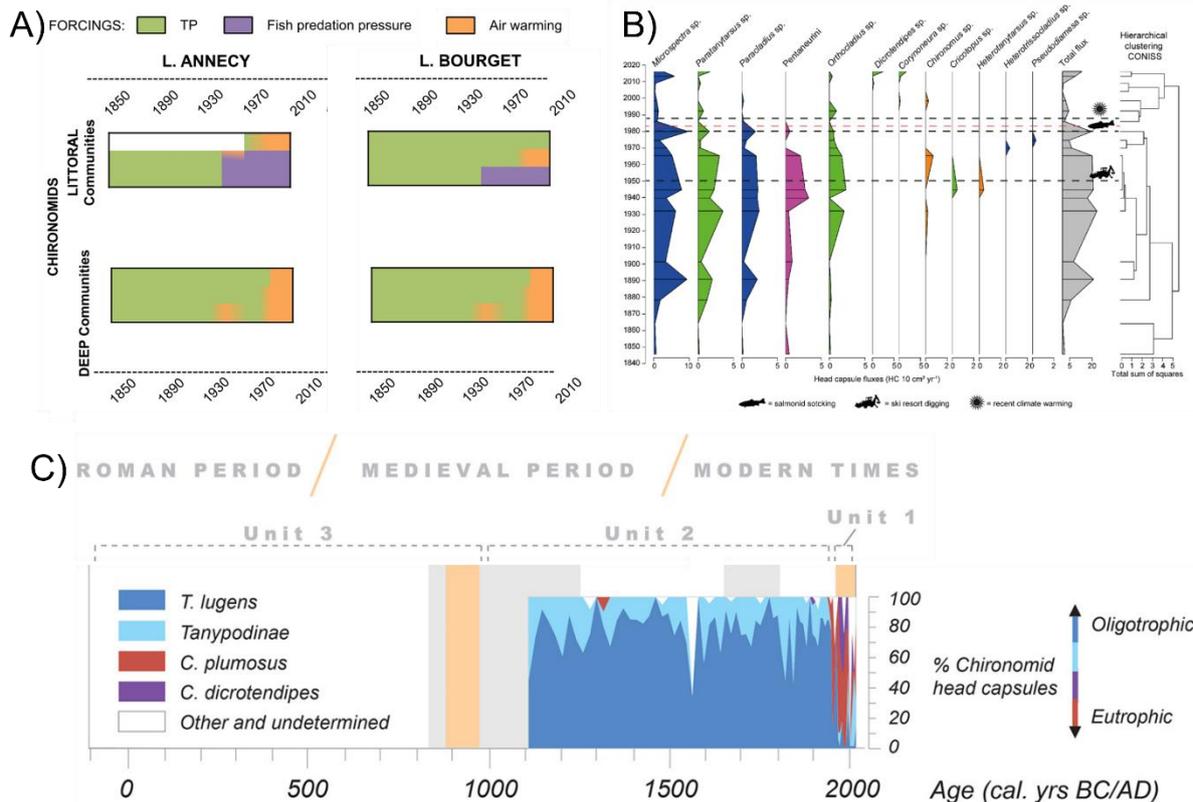
**Figure 3 : Schéma des différentes contraintes ayant des effets directs et indirects sur les assemblages de Chironomidae soutenant leur utilisation à des fins de bioindication dans les écosystèmes lacustres dans les études paléolimnologiques (reproduit d'après Brodersen et Quinlan 2006). En haut à gauche, une larve de Chironomidae et en bas à droite, une capsule céphalique (mue de la tête d'une larve de *Micropsectra* sp., genre psychrostenotherme oxyphyle) conservée dans les sédiments lacustres.**

L'évaluation de l'impact de différents forçages anthropiques locaux et globaux par le biais d'approches paléolimnologiques font généralement appel à des compétences pluridisciplinaires ce qui m'a permis d'être en collaboration avec des chercheurs de champs disciplinaires variées (géochimie, chimie, biologie moléculaire, palynologie, archéologie, histoire). Dans le cadre des études que j'ai conduite et auxquelles j'ai participé, l'évaluation de l'impact du climat (forçage global) sur les dynamiques écologiques était associées aux impacts de pressions locales comme les nutriments (phosphore) et la gestion piscicole. Il était généralement attendu que les pressions locales pouvaient moduler ou se substituer réciproquement au forçage climatique. La mise en place d'analyse numérique permettant de discriminer les contributions relatives des forçages globaux et locaux (par ex. (Simpson and Anderson 2009)) représente ainsi une clé pour différents acteurs impliqués dans la gestion des lacs en vue de comprendre les dynamiques écologiques observées et possiblement mettre en place des plans de gestion adaptés.

La fenêtre temporelle prise en compte dans les investigations auxquelles j'ai participé couvrait généralement les 150 dernières années et on permit 1) d'identifier les caractéristiques lacustres préalables au début de l'Anthropocène (1850) et 2) de quantifier les changements écologiques au cours de la période dite de la grande Accélération (1950) (Steffen et al. 2015; Steffen et al. 2011). La synthèse des changements écologiques au sein des grands lacs alpins français (Annecy, Bourget, Léman) au cours des 150 dernières années à laquelle j'ai participé considérait plusieurs compartiments biologiques (invertébrés pélagiques et benthiques) (Perga et al. 2015) a permis de mettre en évidence 1) le fort contrôle du phosphore dans les caractéristiques écologiques lacustres, 2) la variabilité des réponses écologiques au climat et 3) les interactions entre forçages climatiques et trophiques (Fig. 4A). Globalement, cette synthèse semble soutenir l'hypothèse de l'idiosyncrasie dans la réponse des lacs aux forçages anthropiques.

J'ai mené une étude sur le lac naturel de Tignes (Savoie) pour préciser l'effet du forçage piscicole sur les caractéristiques écologiques des lacs (Frossard et al. 2023a). Cet écosystème semblait particulièrement bien adapté pour répondre à cette question puisqu'il fait l'objet d'introductions relativement massives de plusieurs espèces de Salmonidae ( $\sim 40 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ ) depuis les années 80. Nous avons pu obtenir une reconstitution des abondances de Salmonidae dans le lac grâce au développement d'outils moléculaires (double primers pour 3 espèces de Salmonidae) et retracer l'histoire des changements des communautés biologiques pélagiques (Chl a et cladocères) et benthiques (Chironomidae) (Fig. 4B). Nous avons aussi considéré l'impact possible du développement du ski de loisir d'après l'érosion associée au terrassement lié à la construction des pistes de ski sur le bassin versant du lac. L'intensité de l'érosion a été estimée d'après les changements d'abondances relatives du potassium dans la composition du sédiment (métrique K-LCR) qui est apparue clairement associée aux phases successives de travaux de terrassement sur le bassin versant du lac. Il est ainsi apparu que le développement de la station de ski induisait une érosion minérale accrue affectant prioritairement le compartiment pélagique probablement par une limitation de la production primaire en lien avec une augmentation de la turbidité des eaux. Ce forçage local semble avoir été le principal contrôle du fonctionnement lacustre de 1950 à 1980. A partir de 1980, les introductions piscicoles ont induit une diminution drastique des abondances de faune benthique. Depuis les années 2000, les nouvelles phases de développement de la station de ski associées au maintien des introductions piscicoles ont maintenu l'altération des communautés pélagiques et benthiques découplant leur trajectoires écologiques de celles attendues sous l'effet du réchauffement climatique. Il semble ainsi que le développement touristique en montagne à la fois hivernale et estivale puisse avoir des effets sur l'écologie des lacs plus important de ceux du climat. Cette étude soulève l'importance du développement touristique en montagne, particulièrement depuis l'apparition du COVID (Seraphin and Dosquet 2020), comme facteur de pressions anthropiques sur les écosystèmes d'altitude.

J'ai participé à une seconde étude paléolimnologique pluridisciplinaire évaluant l'ampleur des changements écologiques et physico-chimiques dans un lac d'altitude (lac Bénit, Haute-Savoie) au regard de l'évolution des caractéristiques du bassin-versant et de l'utilisation du lac (Bajard et al. 2018). Les changements d'occupation des sols au cours du dernier millénaire passant d'une dominance forestière à prairiale à induit une augmentation de l'érosion mais cela n'a pas entraîné de changements d'états trophiques du lac. Les changements écologiques majeurs ont été observés au cours de la période la plus récente au cours du 20<sup>ème</sup> siècle du fait de l'augmentation des activités touristiques (pêche, randonnées) menant à une eutrophisation du lac (Fig. 4C). Il semble que l'augmentation du niveau du lac survenue en 1964 pour des raisons liées à la pratique de la pêche ait encore accentué l'eutrophisation du lac. Le mécanisme suppose est que les sols inondés aient relâquent les nutriments accumulés (principalement phosphore) du fait des activités humaines sur le bassin versant au cours du dernier millénaire. Cette étude met ainsi en évidence que des pratiques agropastorales passées peuvent affecter avec un temps de délai important les conditions actuelles des écosystèmes lacustres.



**Figure 4 : Variations temporelles des forçages locaux et globaux et réponses des assemblages de Chironomidae dans différents écosystèmes lacustres et pour différentes échelles temporelles : A) Léman et Bourget pour lesquels le contrôle des nutriments a été majeur pour la majorité des dynamiques étudiées avec une émergence progressive du contrôle climatique et piscicole (Perga et al. 2015), B) lac de Tignes pour lequel une seule transition majeure dans les communautés de Chironomidae a été observée et précédée de peu par le début de l'introduction massive de Salmonidae (Frossard et al. 2023a) et C) Lac Béni pour lequel la communauté de Chironomidae était relativement stable au cours du dernier millénaire puis a changé drastiquement au cours du 20<sup>ème</sup> siècle probablement en lien avec le développement des pratiques halieutiques dans le lac (introduction piscicole et augmentation du niveau d'eau) (Bajard et al. 2018).**

### Etats stables alternatifs

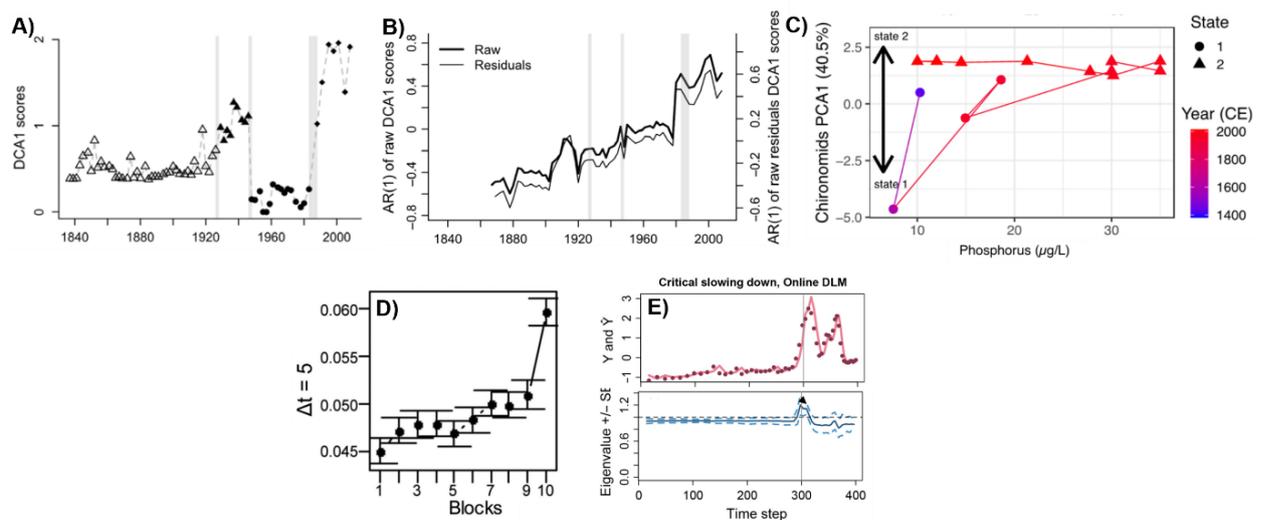
La longue perspective temporelle des études paléolimnologiques permet d'adresser des questions fondamentales du point de vue de la dynamique des écosystèmes. L'une d'entre elles traite de la dynamique des changements écologiques et l'identification possible d'états stables alternatifs (ESS). L'existence d'ESS dans les écosystèmes est une thématique populaire en écologie (Scheffer et al. 2001 ; Eklöf et al. 2020; Quintana et al. 2021) puisqu'elle peut avoir des conséquences importantes sur l'exploitation des écosystèmes par l'Homme (Folke et al. 2004). Un des points intéressants de la théorie des ESS est que l'impact de pressions n'est pas linéaire et qu'il peut avoir des effets disproportionnés lorsqu'un point de bascule est rencontré c'est-à-dire lorsque la résistance du système n'est plus efficace. De plus, le retour à un état antérieur est contrecarré par les boucles de retroactions maintenant l'écosystème dans son nouvel état malgré la restauration des pressions (hystérèse, Scheffer et al. 2001). Différents mécanismes peuvent conduire à la présence ESS dont des événements stochastiques (Dakos et al. 2015) pouvant rendre difficile, dans certains cas, l'identification des mécanismes impliqués dans la survenue des ESS. La mise en évidence d'ESS est aussi rendue épineuse par la nécessité d'identifier une absence de retours de l'état initial du système

suite à l'arrêt d'une pression. Cet effet mémoire du système (hystérèse) permet de mettre en évidence différents états pour des mêmes conditions c'est-à-dire des états alternatifs.

J'ai participé à deux études recherchant l'existence d'ESS. La première pour le lac de Varèse (Italie) en faisait l'hypothèse que les grands lacs profonds pourraient avoir des points de rupture dans leur fonctionnement écologique pour des concentrations en nutriments faibles (Bruehl et al. 2018). Les caractéristiques biologiques pélagiques (Cladocères) ont été reconstitués au cours des 170 dernières années d'après un enregistrement sédimentaires et confrontées aux évolutions climatiques et aux reconstructions des concentrations en phosphore. L'existence d'états alternatifs a bien été mis en évidence avec la présence de trois transitions écologiques majeures présentant des dynamiques différentes (i.e. changements progressifs vs. abrupts) (Fig. 5A, 5B). Il est apparu que les communautés de cladocères pélagiques et littoraux présentaient des réponses spécifiques complexifiant l'évaluation des réponses des écologiques à l'échelle de l'écosystème. La seconde étude s'est portée sur le lac de Joux (Suisse) où des changements écologiques sans précédents ont pu être identifiés depuis les années 1950 malgré l'existence de pressions anthropiques locales connues depuis l'époque médiévale (Monchamp et al. 2021). Ces changements écologiques ont été associés à un enrichissement en nutriments lié au développement de l'agriculture moderne et malgré l'oligotrophisation du lac (i.e. réduction des concentrations en nutriments) au cours des dernières décennies, aucun retour aux conditions pré-perturbations n'a été mesuré d'après les restes biologiques présents dans les sédiments (Fig. 5C). Ces résultats suggèrent la survenue probable d'états écologiques alternatifs (et possiblement stables) pour cet écosystème d'étude.

Parmi les différentes limitations inhérentes aux reconstitutions paléolimnologiques (représentativité spatiale, diagénèse), les impacts sur les reconstitutions paléolimnologiques de l'agrégation et de la compaction du signal au cours de l'enfouissement sédimentaire sont deux aspects importants qui n'étaient pas ou pas évalué. J'ai évalué l'impact de l'agrégation des données dans la capacité à identifier des changements de dynamiques (changements d'autocorrélation (AR1) et de variance par le biais de l'écart-type) qui sont considérés comme des signaux d'alerte (early warnings) de transitions critiques (Dakos et al. 2015; Dakos et al. 2013; Scheffer et al. 2009; Scheffer et al. 2012). Ce travail s'est basé sur des simulations en utilisant une équation différentielle stochastique simulant l'augmentation de l'exploitation d'une ressource elle-même caractérisée par une croissance logistique décrite dans (May 1977). L'exploitation de la ressource prenait la forme d'une réponse fonctionnelle de type III (Holling 1959). Ce modèle présente une transition critique entre deux équilibres stables et deux scénarios différents ont été simulés en considérant une augmentation linéaire et progressive du forçage au cours des simulations et deux intensités de bruit blanc (scénarios faible et fort). Nous avons pu identifier que l'écart-type était robuste à l'agrégation des données sur 5 pas de temps successifs et l'autocorrélation était robuste pour une agrégation de 2 pas de temps successifs (Fig. 5D). Nos résultats suggéraient que les séries temporelles paléoécologiques à haute résolution (< 5 ans) pourraient être largement appropriées pour soutenir l'étude dynamique de processus écologiques (Frossard et al. 2015). Ces investigations ont été approfondies par une seconde étude considérant la compaction du signal paléolimnologique c'est-à-dire la déformation de la résolution temporelle avec l'enfouissement des sédiments (Taranu et al. 2018). Les investigations toujours été principalement basées sur des simulations de dynamiques mais aussi en utilisant des enregistrements sédimentaires empiriques. Il a été remis en évidence que l'agrégation affectait le signal des indicateurs informant de transitions

critiques et des modèles plus complexes (modèles linéaires dynamiques, DLM, modèles d'état autorégressifs variant dans le temps, TVARSS) ont été utilisés pour évaluer la possibilité de détecter les changements de régime et les transitions critiques dans les enregistrements simulés et réels de carottes sédimentaires. Pour les enregistrements sédimentaires empiriques, nous avons examiné à la fois des chroniques annuelles (sédiments lamellés annuellement) et les chroniques non annuelles. Nos résultats montrent que les modèles TVARSS peuvent être utilisés pour détecter les changements de régime et les transitions critiques dans certaines données paléolimnologiques, surtout lorsque le rapport signal/bruit est élevé (Fig. 5E). Cependant, si les enregistrements sont bruités, les DLM et les TVARSS présentent des limites pour la détection des transitions critiques dans les enregistrements sédimentaires.



**Figure 5 : Analyses des séries temporelles paléolimnologiques axées sur la recherche d'états stables alternatifs :** A) Dynamique des cladocères du lac de Varèse résumée par les coordonnées de l'axe 1 d'une DCA (46% de la variance totale) montrant l'existence de différentes configurations des assemblages de cladocères associés à des changements brusques (Brueel et al. 2018). B) Un indicateur de changement de dynamique (AR1) pouvant précéder un changement d'état des assemblages de cladocères montre une tendance significativement à la hausse au cours du temps suggérant un changement de dynamique au cours du temps et possiblement une instabilité dynamique (Brueel et al. 2018). C) Présence de deux états alternatifs dans la communauté de Chironomidae dans le lac de Joux sur une échelle pluri-centennale (Monchamp et al. 2021). D) Changement d'autocorrélation (AR1) pour un ensemble de simulations d'un modèle d'exploitation présentant une transition critique pour lequel les données ont été moyennées sur 5 pas de temps successifs (Frossard et al. 2015). Les données simulées préalablement à la transition ont été regroupées par ensembles indépendants (blocks,  $n = 30$ ) pour lesquels l'AR1 a été estimé. On note une tendance à la hausse de l'AR1 à l'approche de la transition arrivant après le dixième block suggérant que l'agrégation à 5 pas de temps successifs peut toujours permettre d'identifier un changement de dynamique. E) une autre approche pour identifier l'apparition de transition est d'utiliser un modèle linéaire dynamique (DLM) et de suivre l'évolution de la valeur propre de cette dynamique qui atteint 1 lors de la transition (Taranu et al. 2018).

La diversité des dynamiques écologiques ainsi que celles des forçages pouvant mener à des transitions critiques (Dakos et al. 2015) rend particulièrement difficile l'anticipation de ce type de phénomènes. Ainsi, Gsell et al. (2016) ont mis en évidence que les signaux d'alerte classiquement utilisés avaient une capacité limitée pour identifier des transitions dynamiques pour un ensemble de 14 séries temporelles empiriques particulièrement longues et finement résolues. De plus, Hillebrand et al. (2020) suggèrent via leur méta-analyse de méta-analyses

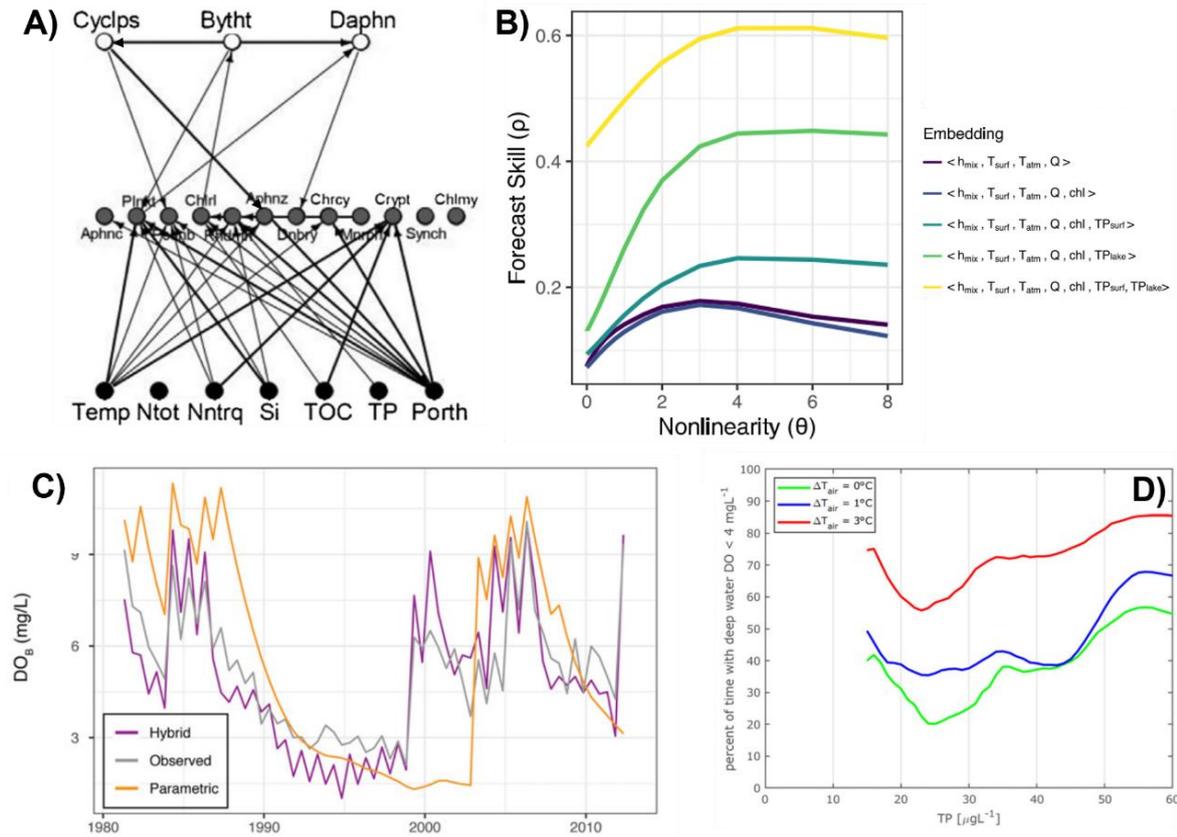
(!) que l'identification de seuils de réponses dans les chroniques empiriques de différents écosystèmes est très rarement observée ce qui pourrait limiter l'applicabilité des méthodes impliquant des signaux d'alerte à des fins pratiques et opérationnelles. Cependant, il semble que si des transitions abruptes se présentaient, elles opéraient de façon plus rapide dans les grands écosystèmes (Cooper et al. 2020) et que la multiplicité des pressions sur les écosystèmes soit un facteur favorisant l'apparition précoce de transitions abrupts (Willcock et al. 2023).

Il existe un développement constant de méthodologies pour aborder la détection et la quantification de transitions critiques. L'appréhension de l'occurrence de transitions critiques dans un cadre probabiliste a récemment été suggérée pour tenter d'aborder à l'échelle des écosystèmes ce type de transitions (Spears et al. 2017). En effet, l'échelle d'organisation à laquelle l'observateur souhaite fournir un diagnostic pourrait être particulièrement importante d'autant plus si l'on souhaite pouvoir transmettre des informations pertinentes auprès de gestionnaires d'écosystèmes. Une approche récente (Grziwotz et al. 2023) dérive de la modélisation dynamique empirique (EDM, méthode basée sur la reconstruction d'espaces de phase, développée dans le paragraphe suivant) et met à profit les principes de la théorie de la bifurcation des systèmes dynamiques. En pratique, cette approche permet d'estimer la valeur propre dominante du système qui, par définition, est égale à 1 lorsque le système bifurque. En calculant de façon itérative la valeur propre dominante au cours du temps, ce que Grziwotz et al. (2023) appellent la valeur propre dynamique (VPD), il est alors possible d'envisager une estimation de la « distance » à une transition critique qui n'était pas estimable dans le cadre de l'utilisation des indicateurs plus classiques. Complémentairement, il est possible d'observer la position de la VPD dans le plan complexe ce qui permet d'obtenir des informations sur le type de transitions en jeu.

### Dynamiques non-linéaires

Dans la continuité de l'étude des dynamiques écologiques d'après les enregistrements sédimentaires, j'ai abordé l'analyse des dynamiques écologiques par le biais d'un corpus méthodologique non-paramétrique : la modélisation empirique dynamique (empirical dynamic modeling, EDM) (Munch et al. 2020; Munch et al. 2023; Sugihara et al. 2012). J'ai été attiré par cette approche car elle permettait de s'affranchir d'un grand nombre de contraintes inhérentes à d'autres approches plus classiques comme les modèles statistiques ou mécanistes pour lesquels des *a priori* forts existent (équilibre, stationnarité, normalité, constance des paramètres). Cette approche dérive en partie du théorème de Takens (1981), formellement démontré par Deyle et Sugihara (2011), qui stipule qu'au sein de la dynamique d'une variable est encodé l'information dynamique de l'ensemble des variables du système dynamique. Cela implique qu'à partir d'une seule variable d'un système dynamique, il est possible de reconstituer un espace de phase de substitution (shadow attracteur) ayant des propriétés mathématiques similaires à l'espace de phase original impliquant les différentes variables du système. Dans l'espace de phase de substitution, les séries temporelles décalées d'un espace de temps défini (lagged-time series) se substituent aux variables non observées du système (Munch et al. 2020). J'ai utilisé l'EDM pour caractériser les dynamiques planctoniques de trois grands lacs alpins (Annecy, Bourget, Léman) (Frossard et al. 2018b). Nous avons pu mettre en évidence le caractère non linéaire des dynamiques planctoniques qui suggère la nécessité de considérer l'interdépendance des conditions environnementales et écologiques pour appréhender la prédiction de ces dynamiques. Afin de représenter les

liens de causalité en les espèces, nous avons construit des réseaux de causalité dynamique, en utilisant le convergent-cross mapping (Sugihara et al. 2012), permettant de mettre en évidence la forte contrainte des nutriments et de la température sur les dynamiques planctoniques (Fig. 6A). J'ai ensuite participé à une autre étude se focalisant sur la dynamique non-linéaire des conditions d'oxygénation dans la zone profonde du lac Léman (Deyle et al. 2022). Cette étude a permis de développer un modèle hybride couplant EDM à SIMSTRAT (modèle de structure physique des lacs 1D) permettant d'identifier la manière dont les composantes physiques et biologiques inter-agissaient pour expliquer la dynamique non-linéaire de l'oxygène (Fig. 6B, 6C). Nous avons ensuite pu explorer différents scénarios de changements thermiques et identifier que l'augmentation des températures de l'ordre de celles prédites par le GIEC (jusqu'à +3°C) pourraient avoir un effet négatif sur les conditions d'oxygénation du même ordre de grandeur que l'eutrophisation des eaux passées suggérant le maintien de conditions où les nutriments seraient en faibles concentrations pour ne pas induire de désoxygénation majeure (Fig. 6D). Nos résultats suggèrent aussi que, dans la période récente, le transfert trophique serait moins efficace probablement lié à un changement de structures du réseau trophique pélagique, induisant de taux de désoxygénation plus important pour des concentrations en nutriments et en phytoplancton plus faibles que par le passé.



**Figure 6 : Résultats synoptiques des études EDM.** A) un réseau de causalité dynamique du lac du Bourget obtenu par convergent cross-mapping mettant en évidence le fort contrôle des nutriments principalement via les orthophosphates et de la température sur le compartiment phytoplanctonique, peu de relations causales identifiées entre le zooplancton et le phytoplancton et des relations causales entre une espèce de zooplancton prédateur (*Bythotrephes longimanus*) et deux genres de zooplancton brouteurs (*Daphnia* sp. et *Cyclops* sp.) (Frossard et al. 2018b). Les investigations auxquelles j'ai participé concernant la compréhension et la prédiction de la dynamique de l'oxygène profond du lac Léman (Deyle et al. 2022) ont consisté à identifier un modèle EDM multivarié permettant de prédire la dynamique de l'oxygène profond du lac Léman en prenant en compte la non-linéarité des interactions entre variables ( $\Theta$ ) (B). C) Les capacités prédictives du modèle EDM multivarié utilisant les données environnementales et les prédictions du modèles SIMSTRAT relative à la profondeur de brassage des eaux (d'où son caractère hybride) surpassent celles du modèle paramétrique SIMSTRAT. D) Il a été possible d'estimer la réponse de l'oxygène profond pour différents contextes de température et de phosphore mettant en évidence l'impact possible d'un changement thermique sur l'oxygène profond soulignant l'importance des efforts d'assainissement des eaux (réductions des concentrations en phosphore).

## ***Ecologie trophique***

### Niches isotopiques

Les isotopes stables sont des traceurs reconnus de multiples processus écologiques (Hobson 2023). Les plus communément utilisés sont les isotopes du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) qui peuvent fournir des informations relatives aux caractéristiques trophiques des organismes étudiés (Fry 2006). Les signatures  $\delta^{13}\text{C}$  des organismes permettant habituellement de retracer les sources d'énergie soutenant les productions biologiques (Carpenter et al. 2005 ; Pace et al. 2007 ; Vander Zanden and Vadeboncoeur 2002) par le biais de modèles de mélange (e.g. Parnell et al. 2010). Les signatures en  $\delta^{15}\text{N}$  sont quant à elles généralement utilisées estimer la position trophique des individus (Vander Zanden et al. 1997 ; Post 2002 ; Vander Zanden et Fetzer 2007). Ces deux métriques trophiques sont généralement préférées par rapport aux signatures isotopiques « brutes » puisqu'elles permettent de replacer les organismes dans une niche trophique bi-dimensionnelle ressources-position trophique (Newsome et al. 2007 ; Eloranta et al. 2017). En utilisant cette approche, il est alors possible de tester des hypothèses écologiques à la fois fondamentales comme les déterminants de variations de niches écologiques (Maldonado et al. 2017 ; Costa-Pereira et al. 2018) ou de structures trophiques (Vander Zanden et Fetzer 2007) mais aussi d'évaluer l'impact des pressions anthropiques sur les écosystèmes (Alp et Cucherousset 2022; Burdon et al. 2020). Pour ma part, j'ai utilisé les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) pour d'abord différentes questions d'écologie traitant 1) des liens entre chevauchement trophique et coexistence entre espèce sympatriques, 2) des déterminants de la variabilité de la taille de niche trophique en lien avec l'opportunité écologique, et plus simplement, 3) pour caractériser l'utilisation des ressources pour des espèces non natives colonisant les lacs.

Le chevauchement de niche trophique d'espèces et sa variabilité ontogénique a été investigué au niveau de deux espèces de Salmonidae sympatriques (truite fario, *Salmo trutta* et sur ombre commun, *Thymallus thymallus*) de la Loue (rivière calcaire française (Frossard et al. 2021) (Fig. 7A, 7B). Nous avons émis l'hypothèse que les deux espèces devraient présenter une ségrégation de niche trophique pour permettre leur coexistence à long terme (Schoener 1974). Nos résultats ont montré que ces deux espèces utilisaient effectivement des ressources différentes avec une plus forte proportion de ressources terrestres utilisées par les truites que par les ombres et que les différences trophiques s'accroissaient avec le temps probablement en lien avec des affinités habitationnelles se renforçant avec l'âge. La compétition trophique entre ces deux espèces pourrait ainsi s'exprimer plus fortement pour les juvéniles que pour les adultes. La double ségrégation trophique et habitationnelle des adultes a permis d'éclairer la coexistence possible de ces deux espèces phylogénétiquement proches dans un même écosystème. Il a aussi été mis en évidence que les deux espèces dépendaient fortement des ressources aquatiques suggérant que la diminution des abondances de consommateurs primaires au sein de la rivière au cours du temps pouvait probablement en partie expliquer la diminution des abondances de ces espèces de Salmonidae (Villeneuve et al. 2012).

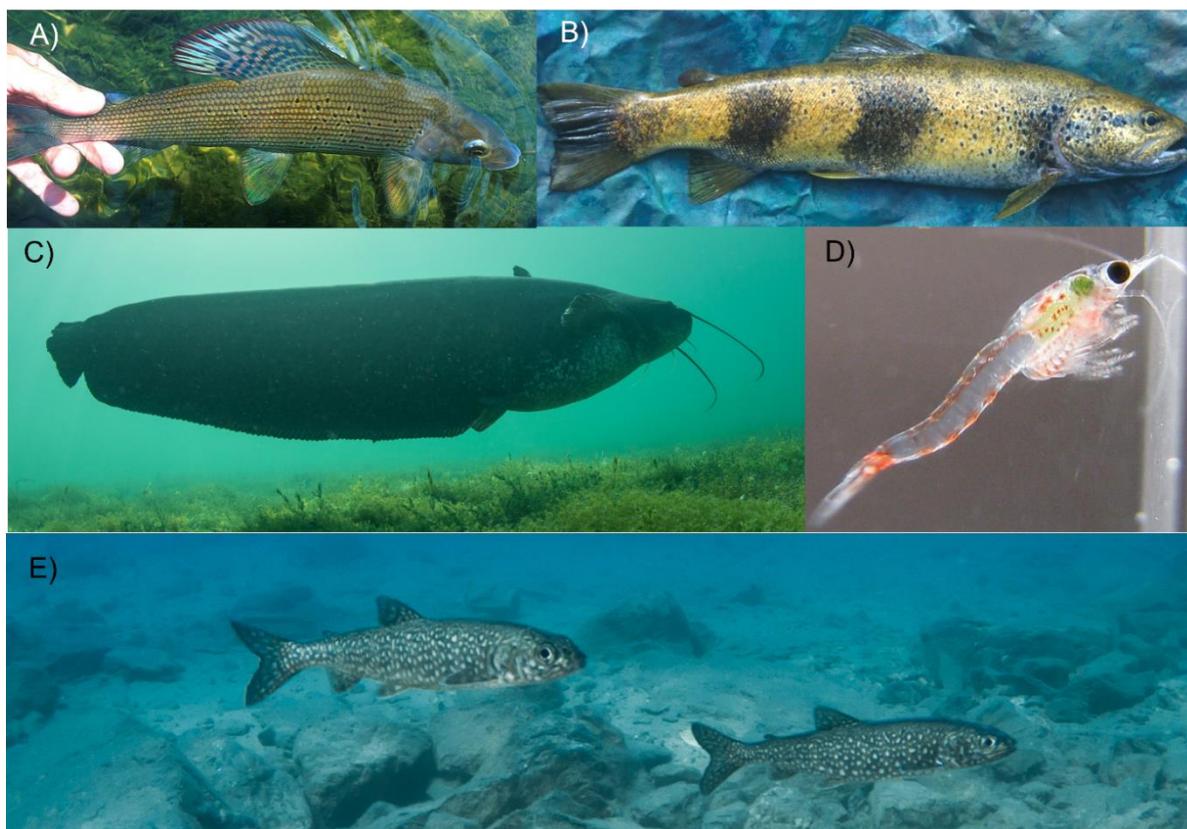
J'ai utilisé une approche isotopique pour investiguer l'écologie trophique de deux espèces non natives dans les grands lacs alpins : le silure glane (*Silurus glanis*, Vagnon et al. 2022a, Fig. 7C) et la crevette rouge sang (*Hemimysis anomala*, Frossard et Fontvieille 2018; Frossard et al. 2023c, Fig. 7D). Pour ces deux espèces nous avons postuler une plasticité trophique importante facilitant l'implantation de populations dans des nouveaux écosystèmes. Pour le

silure, nous avons montré que cette espèce exploitait principalement des ressources littorales dans le lac du Bourget (~70%). Ces résultats ont été corroborés par des analyses de contenus stomacaux et intestinaux et étaient en accord avec les caractéristiques écologiques connus de l'espèce généralement inféodées aux zones benthiques des cours d'eau et affectionnant les structures tridimensionnelles (macrophytes, enrochement) (Copp et al. 2009; Santoul 2021). Malgré tout, nous avons aussi pu identifier une variabilité inter-individuelle non négligeable dans les compositions isotopiques des silures suggérant que certains individus pouvaient exploiter des niches trophiques significativement différentes par rapport à la moyenne de la population. D'après les modèles de mélanges, certains silures pouvaient être soutenu à plus de 20% par des ressources pélagiques ou benthiques profondes (> 40 m de profondeur). Ces résultats étaient corroborés par l'identification de corégones, d'ombles ou de lottes dans les estomacs ou les intestins des silures. Il semble ainsi probable que certains individus développent des stratégies trophiques originales dans les grands lacs alpins par rapport aux milieux écosystèmes dans lesquels ils sont généralement rencontrés (écosystèmes lotiques ou lentiques peu profonds) supportant ainsi l'hypothèse d'une forte plasticité trophique de l'espèce. Si nous avons encore peu d'information concernant l'utilisation de l'habitat profond des grands lacs, leurs captures dans la zone pélagique valident aussi l'exploitation de cet habitat par les silures. Le milieu pélagique présente une forte variabilité bathymétrique de coloration avec l'accumulation du phytoplancton au niveau de la thermocline (entre 10-15m de fond) induisant une visibilité réduite. Cet habitat « chromatique » en opposition aux habitats physiques des zones littorales pourrait être attractif pour le silure en repos ou en chasse expliquant possiblement la présence de silures « suspendus » en pleine eau aux alentours de la thermocline dans les zones pélagiques des grands lacs alpins.

Concernant *H. anomala*, nous nous sommes principalement focalisés sur la variabilité spatiale et temporelle de sa niche trophique. Nous avons pu mettre en évidence une grande plasticité dans ses ressources utilisées variant en fonction des habitats colonisés dans le lac du Bourget (Frossard et Fontvieille 2018). Il est apparu que la topographie des sites était un déterminant important des ressources utilisées par la crevette avec une augmentation de l'utilisation des ressources pélagiques à mesure que la pente des sites augmentait. Ces résultats nous ont permis de confirmer la plasticité trophique de cette espèce pouvant expliquer sa capacité à coloniser efficacement les grands lacs alpins (cette espèce a été identifiée officiellement dans le lac d'Annecy pour la première fois en Mars 2024). Un phénomène intéressant de la phénologie de cette crevette est le regroupement massif en fin d'hiver probablement à des fins de reproduction où plusieurs centaines de milliers d'individus peuvent se rassembler dans des zones peu profondes formant des essaims géants. Nous avons mesuré les compositions isotopiques de individus d'un essaim dans le lac du Bourget qui étaient très variables. Ces résultats suggéraient que les individus pourraient provenir d'habitats différents faisant émerger l'hypothèse de migration liée à la reproduction à cette période de l'année. La variabilité temporelle de la niche trophique de cette crevette a ensuite été étudiée au cours d'un cycle annuel dans le lac Léman (Frossard et al. 2023c). Il était attendu que la taille de la niche écologique soit contrainte par l'opportunité écologique (diversité des ressources, Wellborn et Langerhans 2015) puisque l'opportunité écologique favoriserait la spécialisation individuelle en lien avec la taille de la niche trophique (Bolnick et al. 2003; Bolnick et al. 2007; Van Valen 1965). De façon complémentaire, la température contraint fortement l'activité des espèces ectothermes. Nous avons ainsi fait l'hypothèse que la taille de la niche isotopique, prise comme substitut de la niche écologique, d'*H. anomala* varierait saisonnièrement avec un minimum hivernal et un maximum estival. Les résultats isotopiques obtenus ont été en adéquation avec

cette hypothèse et étaient corroboré avec les variations temporelles de diversité des proies consommées par les crevettes identifiées via metabarcoding.

J'ai enfin eu l'opportunité d'étudier l'écologie trophique des Salmonidae introduits dans une dizaine de lacs d'altitude de Savoie (Frossard et al. 2023d) (Fig. 7E). L'introduction de Salmonidae dans ces écosystèmes est très répandue en lien avec l'essor des pratiques halieutiques dans les milieux de montagne et de nombreux impacts négatifs ont déjà été observés sur la biodiversité de ces écosystèmes (Knapp et al. 2001a; Knapp et al. 2001b; Miró et al. 2020). L'objectif principal de nos investigations a été d'évaluer quelles ressources étaient utilisées par les Salmonidae introduits et si leurs variations pouvaient être expliquées par la taille des poissons (ontogénie de niches trophiques) ou par des caractéristiques des écosystèmes étudiés. Nous n'avons pas identifié de différences dans l'utilisation des ressources entre espèces de Salmonidae et en fonction de la taille des individus. Ces premiers résultats suggèrent une homogénéité des niches trophiques des individus au sein des écosystèmes possiblement en relation avec une forte limitation à la fois quantitative et qualitative des ressources disponibles. Des différences entre sites marquées dans l'utilisation des ressources ont cependant été mises à jour avec des soutiens d'origine terrestre variant entre 5% et 25%. Ces variations ont pu être en partie expliquées par la profondeur, la surface du lac et dans une moindre mesure par l'altitude et la densité de Salmonidae. Ainsi, l'utilisation de ressources terrestres par les Salmonidae introduits serait plutôt développée dans les petits lacs en haute altitude peu profonds et / ou présentant de fortes densités de Salmonidae. A l'inverse, des grands lacs de moindre altitude profonds et / ou de moindre densité de Salmonidae seraient plus favorables à l'utilisation de ressources aquatiques et littorales en particulier. La relation positive entre l'utilisation de ressources terrestres et les densités de Salmonidae pourrait suggérer un besoin de diversification de l'alimentation du fait de la compétition. La relation positive entre l'utilisation de ressources terrestres et l'altitude rend probablement compte de façon indirectement différents facteurs comme par exemple la productivité aquatique qui pourrait diminuer avec l'altitude. Ces résultats contribuent aux réflexions actuelles des gestionnaires concernant l'impact possible des introductions de Salmonidae sur la biodiversité et l'état écologique des lacs d'altitude.



**Figure 7 : Les différentes espèces pour lesquelles j'ai abordé l'écologie trophique en utilisant les isotopes stables : A) l'ombre commun (*Thymallus thymallus*), B) la truite fario (*Salmo trutta*) (Frossard et al. 2021), C) le silure glane (*Silurus glanis*) (Vagnon et al. 2022a), D) la crevette rouge sang (*Hemimysis anomala*) (Frossard et Fontvieille 2018; Frossard et al. 2023c), E) les Salmonidae introduits dans les lacs d'altitude ici des cristivomers (*Salvelinus namaycush*) (Frossard et al. 2023d). L'ensemble de ces espèces sont impliquées directement ou indirectement dans d'importants services socio-économiques.**

L'opportunité offerte par l'utilisation des isotopes stables pour inférer les caractéristiques trophiques des espèces reste contrainte par un ensemble des processus non spécifiquement trophique affectant la composition isotopique des organismes et leurs variations au cours du temps. L'état physiologique des consommateurs (Gorokhova 2018; Post et al. 2007), la variation temporelle des compositions isotopiques des proies (i.e. ligne de base, Solomon et al. 2008), la distinction isotopique des ressources (Phillips et al. 2014) et les processus physiologiques (i.e. routage isotopique, fractionnement, Martínez del Rio et al. 2009) sont autant de sources d'interférence qui encouragent à utiliser les isotopes stables dans un contexte trophique avec prudence (Hette-Tronquart 2019). Ces limitations peuvent en partie être limitées par le recours à des approches Bayésiennes (Parnell et al. 2013) permettant de prendre en compte différentes sources d'incertitudes mais aussi par le recours à des supports organiques autres que des tissus comme supports des analyses isotopiques comme les acides aminés (Ishikawa 2018). Les analyses de la composition isotopique des acides aminés présentent en effet un fort potentiel du fait des facteurs d'enrichissement trophiques plus importants (Chikaraishi et al. 2009) et permet d'envisager l'utilisation de ligne de base propre aux individus. L'utilisation d'autres isotopes que ceux du carbone ou de l'azote comme le soufre (Higgs et al. 2016) ou l'hydrogène (Doucett et al. 2007) peuvent aussi permettre une meilleure discrimination des ressources utilisées par les consommateurs.

## Réseaux trophiques

Les interactions prédateurs-proies structurent fortement les dynamiques des espèces et de ce fait contraignent la dynamique des écosystèmes (Bascompte et al. 2005; Ings et al. 2009; McCann 2007; Thébault et Loreau 2003, Barnes et al. 2018). La prise en compte de l'enchevêtrement de relations trophiques interspécifiques que l'on nomme communément « réseau trophique » semble ainsi être un moyen approprié pour pouvoir appréhender, au moins une partie, la complexité des relations interspécifiques dans les écosystèmes naturels de façon globale. La généalogie des travaux scientifiques associés à l'étude des réseaux trophiques a été retracée par Bersier (2007) soulignant la recherche de lois générales permettant d'expliquer la structure de ces réseaux. Ainsi, différents modèles stochastiques ont pu être proposés en considérant le nombre d'espèces ( $S$ ) et la connectance ( $C$ ) avec différentes règles d'assignation des liens trophiques variables. Depuis la première proposition du « cascade model » (Cohen et Newman 1985) qui suggérait une hiérarchie des interactions trophiques où le consommateur interagissait nécessairement avec des proies de niveau trophique inférieur, différentes alternatives ont été proposées comme le niche model (Williams and Martinez 2000) et ses diverses extensions (Williams et Martinez 2008, Williams et al. 2010), le Nested hierarchy model (Cattin et al. 2004), le generalized cascade model (Stouffer et al. 2005) et le Expert model (Rossberg et al. 2006), le minimum potential niche model (Allesina et al. 2008), allometric diet breath model (Petchey et al. 2008). Bien que chacun de ces modèles présentent des intérêts spécifiques, le niche model semble être un modèle relativement fiable et simple à paramétrer pour générer des réseaux trophiques présentant des caractéristiques similaires à ceux observés empiriquement (Williams and Martinez 2008). C'est probablement une des raisons pour laquelle il est souvent utilisé dans différents contextes d'études écologiques (e.g. Jabot et al. 2017, Sentis et al. 2021, Nonaka et Kuparinen 2021). Le niche modèle considère que la niche trophique des consommateurs peut être réduite à une seule dimension et que les proies sont distribuées de façon contiguë dans cette dimension c'est-à-dire que l'ensemble des proies présente dans la plage adéquate de prédation de l'unique dimension trophique sont effectivement consommées. La faible dimensionalité et la contiguïté des niches trophiques des consommateurs a été questionnée (Eklöf et al. 2013, Stouffer et al. 2006) et ces deux caractéristiques semblent pouvoir être relativement valides. Il en résulte qu'il serait possible d'identifier un faible nombre (et possible une) caractéristiques des consommateurs pouvant définir leur niche trophique. La taille du corps des espèces et les ratios de tailles prédateurs/proies est apparue être un très bon prédicteur des interactions trophiques et ce particulièrement dans les milieux aquatiques (Brose et al. 2019; Woodward et al. 2005). Cela suggère que la taille du corps des espèces et pourrait être une dimension d'importance majeure pour caractériser leur niche trophique. C'est ainsi que Gravel et al. (2013) ont mis en évidence qu'il était possible de calibrer empiriquement un niche model (Williams et Martinez 2000) d'après des relations de tailles prédateurs-proies d'un sous-ensemble d'espèces et d'inférer les interactions trophiques pour un ensemble plus large d'espèces, dans leur cas au niveau de la mer méditerranée.

Nous avons suivi la démarche proposée par Gravel et al. (2013) pour calibrer un niche model (ANM) pour les écosystèmes aquatiques tempérés se basant des relations de tailles prédateurs-proies en considérant deux relations allométrique différents pour les consommateurs vertébrés (poissons) et les invertébrés (Vagnon et al. 2021) (Fig. 8A). Ce modèle pourrait rentrer dans la classe des modèles de « trait-matching » (Pomeranz et al. 2019, Pereira et al. 2023) car la présence d'un lien trophique est prédite si une caractéristique

de la proie (*trait*) dans notre cas la taille du corps correspond (*match*) avec avec une caractéristique (*trait*) d'un prédateur, dans notre cas l'amplitude de tailles des proies possibles. Ce *matching* peut s'étendre à plusieurs caractéristiques fonctionnelles pour affiner l'existence des liens comme l'habitat des espèces ou le mode d'alimentation (Albouy et al. 2019; Pereira et al. 2023). Cette approche nous a permis de reconstituer les réseaux trophiques des grands lacs alpins en se basant sur les inventaires d'espèces obtenus d'après différentes études et suivis réalisés sur ces grands lacs (Fig. 8B). Nous avons ensuite affiné notre manière de définir des liens trophiques au sein de la fenêtre de prédation en considérant une densité de distribution suivant une distribution normale centré sur le centre de la fenêtre de prédation dans l'esprit du probabilistic niche model (Williams et al. 2010) pour générer des probabilités de liens trophiques nous permettant de simuler des structures de réseaux variables (voir Bartomeus et al. (2016) pour une approche plus poussée). Cette stratégie permettait de limiter dans une certaine mesure la contiguïté des niches trophiques des consommateurs c'est-à-dire les liens trophiques pour l'ensemble des espèces présentes dans l'amplitude de taille de prédation d'un consommateur ne sont pas obligatoirement réalisés. D'un point de vue pratique, ces réseaux trophiques pourraient s'apparenter à des réseaux trophiques instantanés où l'ensemble des liens trophiques possibles ne sont pas toujours réalisés.

Cette approche de reconstruction de réseaux trophiques utilisant des inventaires de biodiversité nous a permis d'aborder les impacts possibles de l'invasion du silure glane dans les grands lacs alpins sous différents aspects. Premièrement, nous avons décrit l'ontogénie trophique du silure glane (*Silurus glanis*) en identifiant une transition trophique invertivorie-piscivorie de l'espèce qui aurait principalement lieu lorsque les individus atteignent 1 m de longueur (Vagnon et al. 2022c) (Fig. 8C). Des simulations de changements de structure en taille des populations de silures mimant un vieillissement des populations avec une plus grande proportion d'individus âgés ont ensuite permis de prédire les changements d'interactions que les silures auraient avec les espèces natives et de ce fait fournir des informations sur la variabilité temporelle à long-terme de leurs impacts potentiels. Deuxièmement, pour aller plus loin dans l'évaluation des impacts de silures tout en restant dans un contexte de réseau trophique, nous avons couplé l'ANM avec un modèle de dynamique de populations et nous avons comparé les abondances des espèces natives en présence et absence de silures de différentes tailles (Vagnon et al. 2022d). Ces investigations ont mis en évidence la diversité des impacts potentiels de la présence du silure sur les communautés natives des grands lacs médiés par différents types d'interactions écologiques (Fig. 8D). Plus précisément, les impacts directs induits par la prédation du silure pourraient n'être que minoritaires comparativement aux impacts indirects particulièrement les impacts induits par des cascades trophiques. Troisièmement, nos investigations se sont portées sur l'impact possible du silure sur une espèce de Salmonidae à fort enjeux économiques et patrimoniaux, le corégone (*Coregonus lavaretus*) (Vagnon et al. 2022b). En se basant sur les structures en taille des populations de silures et de corégones du lac du Bourget, l'ANM nous a permis d'évaluer les classes d'âge de corégones les plus vulnérables vis-à-vis de la présence des silures. Ces estimations ont été affinées en prenant en compte les variations saisonnières d'activité (liées à la température de l'eau) et d'occupation de la colonne d'eau (profondeur de captures) des silures. Il est ainsi apparu que les corégones au cours de leur première année seraient les plus vulnérables à la prédation du silure en considérant la distribution en taille actuelle de la population de silures. Une variabilité saisonnière marquée de la vulnérabilité des corégones est de plus apparu notable avec une vulnérabilité accrue en été du fait des besoins métaboliques plus forts des silures à ce moment de l'année.

Nos investigations concernant les réseaux trophiques se sont ensuite portées sur l'impact d'introduction d'espèces sur la stabilité des réseaux trophiques en prenant en compte le cas des introductions de Salmonidae dans les lacs d'altitude comme modèle d'étude (Vagnon et al. 2023). Dans ce travail, les probabilités d'interactions trophiques ont considéré à la fois les tailles et les abondances respectives des différentes espèces présentes dans 18 lacs d'altitude de Savoie. La prise en compte des abondances des espèces nous a permis d'ajouter du réalisme durant la génération de réseaux d'interactions trophiques puisque le produit des abondances prédateurs-proies est classiquement considéré comme un estimateur de probabilité de rencontre représentant un processus « neutre » (neutral process) qui peut avoir un impact non-négligeable pour prédire les interactions inter-spécifiques (Canard et al. 2012; Canard et al. 2014). Les matrices d'adjacence (présence-absence de liens trophiques) ont été converties en matrices jacobiniennes en considérant des densités distributions gaussiennes pour rendre compte de la dominance de forces d'interactions faibles dans les réseaux trophiques (Daugaard et al. 2022; McCann et al. 1998; Tang et al. 2014; Ushio et al. 2018). L'analyse algébrique de ces matrices jacobiniennes permet de calculer la partie réelle de la plus grande valeur propre qui est un estimateur de la stabilité du réseau étudié (May 1973). Si cette dernière est positive, les perturbations d'abondance des espèces devraient s'amplifier caractérisant un système instable. A l'opposé, si celle-ci est négative, les perturbations d'abondances devraient s'atténuer permettant de retrouver un état d'équilibre caractérisant un système stable. Dans le cas de nos réseaux trophiques, nous avons suivi la méthodologie de (Sauve et al. 2016) qui consistait à estimer la quantité minimale d'auto-régulation (i.e. éléments diagonaux des matrices jacobiniennes initialement nulles dans nos réseaux trophiques) nécessaire à introduire dans les réseaux pour que la partie réelle de la plus grande valeur propre devienne négative. Dans cette approche, la stabilité est donc évaluée de manière relative (les réseaux sont plus ou moins stables). Nous avons pu mettre en évidence que l'introduction de Salmonidae pouvaient induire une déstabilisation des réseaux trophiques du fait de l'augmentation de la longueur des chaînes trophiques (Fig. 8E) qui, plus elles sont longues, sont dynamiquement instables (Borrelli et al. 2015; Borrelli et Ginzburg 2014; Pimm et Lawton 1977). Ce changement de structure des réseaux trophiques suite à l'introduction de prédateurs met ainsi en évidence un impact à travers la modification de la diversité verticale du réseau. Complémentairement, la prise en compte de la structure en taille des peuplements de Salmonidae introduits nous a permis d'affiner notre diagnostic d'impacts en considérant les modifications de diversité horizontale des réseaux trophiques induites par les introductions de Salmonidae. Nous avons ainsi partitionné chaque nœud d'espèce de Salmonidae en différents nœuds correspondant à des classes de tailles différentes représentant des « espèces trophiques ». Le nombre de nœuds au sein de chaque espèce représentait alors la variabilité de structure en tailles des peuplements affectant leur diversité horizontale des réseaux trophiques. Les différentes classes de taille de Salmonidae introduits présentaient des chevauchements trophiques significatifs signe d'une redondance trophique attendue comme étant un facteur de stabilisation au sein des réseaux trophiques (Duffy et al. 2007; McCann et al. 1998). Il est alors apparu que la structure en taille des peuplements introduits pouvait fortement moduler la déstabilisation associée à l'augmentation de la diversité verticale des réseaux (allongement des chaînes trophiques). Ces résultats participent à une meilleure compréhension des liens entre la structure des réseaux trophiques, leurs caractéristiques dynamiques et la préservation de la biodiversité (Srivastava et Bell 2009, Zhao et al. 2019, Ventura et al. 2017).

La reconstruction des réseaux trophiques suivant la méthodologie que nous avons développée pourrait être comparé à d'autres méthodologies dont les inférences sont basées sur d'autres relations allométriques et / ou sur des observations empiriques (Bonnaffé et al. 2021; Danet et al. 2021; Gray et al. 2015) pour mieux identifier des possibles limitations et éventuellement envisager des couplages entre méthodes en vue de reconstituer des matrices d'interactions encore plus robustes et réalistes. Cependant, dans le contexte des milieux aquatiques tempérés dans lequel se place mes recherches, il est probable que la prise en compte de structure en taille associée à différents traits fonctionnels soutienne des performances similaires entre méthodologies (Pomeranz et al. 2019). Pour continuer l'approfondissement dans l'étude des réseaux trophiques, la prise en compte des flux d'énergie une fois les matrices d'interactions inférées (Gauzens et al. 2019) pourraient contribuer à mieux quantifier l'impact de perturbations sur les milieux naturels (de Guzman et al. 2023). Complémentairement, l'identification de la contribution des espèces (nœuds) pour des propriétés importantes des réseaux trophiques (par ex. stabilité) pourraient être un point clé permettant de mieux comprendre le rôle des espèces dans les écosystèmes (Zhao et al. 2023). Dans ce contexte, la déconvolution des relations inter-spécifiques permettant de différencier les effets directs, indirects et nets d'après la méthodologie récemment proposée par Zelnik et al. (2024) pourrait permettre de mieux appréhender les conséquences de changements de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Enfin, l'évaluation de la manière dont la structure des réseaux et leurs caractéristiques (par ex. stabilité) changent dans le temps ou l'espace (Pilosof et al. 2017; Strydom et al. 2021) semble être une voie de recherche pertinente pour approfondir notre compréhension de la complexité des dynamiques écologiques.

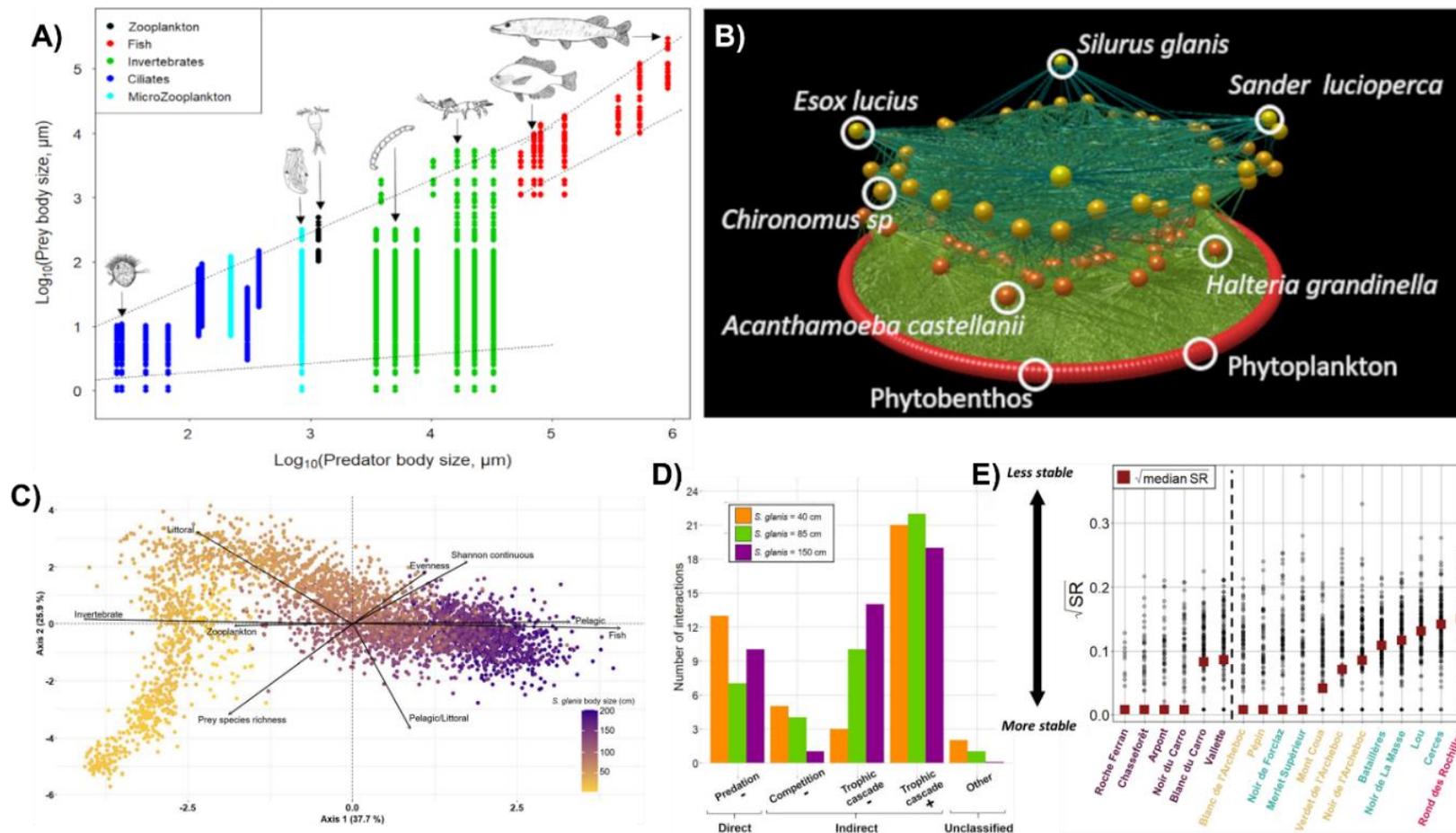


Figure 8 : Mes investigations menées sur les réseaux trophiques sont d'abord basées sur l'établissement d'un modèle de niche allométrique (Vagnon et al. 2021) permettant d'inférer des liens trophiques à partir d'un inventaire d'espèces dont les tailles sont connues (A) permettant de reconstruire les réseaux trophiques des écosystèmes aquatiques tempérés (lac du Bourget en (B)). La position des proies au sein de la fenêtre de prédation permet d'estimer des probabilités d'interactions trophiques permettant de générer différentes combinaisons de liens trophiques. L'ontogénie du silure glane dans le lac du Bourget a été simulée et synthétisée (ACP) pour mettre en évidence ses principales caractéristiques trophiques (Vagnon et al. 2022c) (C). Le modèle allométrique a été couplé à un modèle dynamique en vue d'évaluer l'effet des silures sur les espèces « résidentes » dans le lac du Bourget à l'échelle du réseau trophique (Vagnon et al. 2022d) (D). Les investigations ont ensuite porté sur l'évaluation de la stabilité des réseaux trophiques de lacs d'altitude soumis à des introductions de Salmonidae (Vagnon et al. 2023) (E). Les lacs apiscicoles (à gauche de la ligne verticale pointillée) sont apparus plus stables que les lacs ceux soumis à des introductions (à droite de la ligne verticale pointillée). SR est la métrique de stabilité des réseaux trophiques et correspond à l'autorégulation nécessaire (valeurs positives introduites dans les éléments diagonaux des matrices jacobiniennes) pour que la partie réelle de la plus grande valeur propre soit négative i.e. dynamiques stables à long-terme.

## *Ecodynamique des polluants*

### Sources et risque environnemental

La pollution par les molécules à potentiel toxiques représente une menace importante pour les écosystèmes naturels (Jaureguiberry et al. 2022) et les milieux aquatiques en particulier (Malaj et al. 2014). Dans le cadre des suivis réglementaires effectués dans les écosystèmes lacustres (suivis Directive Cadre Européenne sur l'Eau, 2000), la contamination par les molécules chimiques est réalisée par le biais d'un prélèvement de sédiment dans la zone de plus grande profondeur. Si les sédiments sont de bons enregistreurs de la contamination chimique, l'évaluation de l'exposition des organismes aquatiques à la contamination chimique reste limitée par le déploiement de cette approche puisque 1) la majorité de la biodiversité lacustres est inféodée aux zones littorales (Vadeboncoeur et al. 2011) et que 2) une majorité de sources directes de polluants entrent dans les écosystèmes lacustres via les zones littorales (e.g. affluents, déversoirs d'orages, Van Metre et Mahler 2004 ; Elliott et al. 2017). L'ampleur de la contamination chimique des zones littorales des grands lacs alpins, sa variabilité spatiale et le risque environnemental associé restent ainsi mal connus. Mes recherches concernant cette thématique, se sont ainsi orientés dans un premier temps sur l'estimation la variabilité spatiale de la contamination en hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) et en éléments traces métalliques (ETM) dans les zones littorales des lacs du Bourget (Lécrivain et al. 2018) et du lac d'Annecy (Lécrivain et al. 2020) (Fig. 9A). Pour le lac du Bourget, le contexte local d'une contamination aux polychlorobiphényles (PCB) (Masset et al. 2019a), nous a amené à aussi considérer cette catégorie de polluants organiques persistants.

Pour les 2 lacs étudiés, nous avons mis en évidence une forte variabilité spatiale de la contamination globale en polluants (PCB, HAP, ETM) à la fois dans les sédiments et dans les organismes benthiques (Fig. 9A). Ces résultats suggéraient des sources différentes pour ces polluants et nous avons mis en place différentes stratégies pour les identifier.

Pour le lac du Bourget, nous avons recherché l'origine de la contamination des sédiments par deux approches complémentaires. Premièrement, nous avons déployé mis en place une stratégie basée sur des ratios en considérant les concentrations de molécules spécifiques par rapport à la contamination totale pour deux familles de polluants (PCB ou HAP). Ces molécules spécifiques ont été sélectionnés en considérant deux caractéristiques chimiques importantes liées à leur mobilité dans l'environnement : leur solubilité estimée par le coefficient de partage octanol-eau ( $K_{ow}$ ) et leur volatilité estimée par le coefficient de partage octanol-air ( $K_{oa}$ ). Cette approche de ratios fournit des informations sur l'origine locale (faibles ratios de molécules solubles et volatiles / contamination totale) ou à plus large échelle (forts ratios de molécules solubles et volatiles / contamination totale) de la contamination des sites étudiés (Choi et al. 2008 ; Pies et al. 2008 ; Naffrechoux et al. 2015). Complémentairement, une seconde stratégie a été d'évaluer la similarité des profils de contamination par rapport à une origine connue. Nos recherches bibliographiques ont montré que les profils de contaminations des sites éloignés (e.g. lacs d'altitude, écosystèmes arctiques) ou proches (e.g. lacs urbains) de sources de pollution locale ne se discriminaient pas aisément limitant une généralisation dans les profils de polluants attendus pour une origine donnée. Nous avons donc collecté des échantillons dans les milieux aquatiques anthropisés proches du lac du Bourget pour nous servir de référence de compositions en polluants d'origine locale et comparé les profils de polluants des sites étudiés par le biais d'un simple indice de similarité de Bray-Curtis. Ces deux approches

ont fourni des résultats convergents mettant en évidence des origines diverses à la fois local et à plus large échelle de la contamination dans le lac du Bourget suggérant une contamination locale pour les zones de plus fortes contaminations (Lécrivain et al. 2019c). La contribution des affluents du lac a de plus été identifiée avec la présence de molécules moins volatiles, moins solubles et une similarité de contamination plus importante avec la contamination locale du bassin versant pour les secteurs proches des embouchures des affluents (Fig. 9B).

Pour le lac d'Annecy, nous avons abordé les variations spatiales et les sources de la contamination des corbicules (*Corbicula fluminea*, mollusque benthique) (Lécrivain et al. 2020). Nous nous sommes concentrés sur les HAP et sur les éléments traces métalliques (ETM) et avons conduit une analyse basée sur une approche corrélative (régressions multiples). Le choix de s'orienter sur un organisme vivant plutôt que sur des sédiments réside dans la volonté de mieux pouvoir interpréter les origines possibles du risque écologique et du transfert des polluants qui seront développés par la suite dans le manuscrit. Deux sources locales de polluants ont été considérées : la surface de bassin-versant drainé comme proxy des sources polluants issus du bassin-versant et la somme des chevaux vapeurs des bateaux présents dans les ports du lac comme proxy des sources de polluants issus des activités récréatives. La prise en compte de la topographie, de caractéristiques sédimentaires (i.e. % matière organique) et de l'hydrodynamisme (i.e. inférence de l'énergie des vagues) a permis de compléter les causes pouvant expliquer les variations de contamination locale en polluants des sites étudiés. Nous avons fait face à la difficulté d'identifier la bonne échelle spatiale (s'il en existait une) pour expliquer les concentrations en polluants puisqu'en faisant varier les rayons (buffers) autour des sites pour calculer les variables explicatives, l'implication des différentes variables supposées expliquer l'origine la contamination des sources variait aussi. Il a été toutefois intéressant de noter que la contamination en ETM des corbicules à la différence des HAP ne présentait pas de lien significatif avec la contamination des sédiments suggérant que le transfert et / ou la biodisponibilité des ETM ne suit pas une simple proportionnalité matrice environnementale – organisme. La surface de bassin-versant drainé a été la variable de source locale la plus clairement identifiée pour les ETM (principalement Cu, Pb, Sn) alors que l'impact des ports (via la puissance des bateaux à moteurs) a principalement été identifié pour le zinc et le plomb. Cette recherche a permis d'identifier l'implication des différentes sources anthropiques issues du bassin-versant et / ou des activités nautiques mais aussi l'implication du contexte environnemental au sens large dans la contamination de la zone littorale du lac.

Pour les deux lacs, l'intensité de la contamination était relativement faible comparativement aux concentrations en polluants retrouvées des écosystèmes lacustres dans d'autres parties du monde soumis à des pressions anthropiques locales fortes (e.g. Chine, Li et al. 2022). Toutefois, la variabilité spatiale de la contamination spatiale laissait supposer des impacts négatifs possibles sur les organismes aquatiques. Nous avons donc conduit une évaluation du risque écotoxicologique associé aux contaminations sédimentaires basée sur une approche de moyennes de ratios entre les concentrations des contaminants et leurs concentrations prédites comme ayant un effet sur différents organismes aquatiques (PEC) (mean PEC quotient -mPECQ, MacDonald et al. 2000 ; Ingersoll et al. 2001). L'avantage de cette approche est qu'elle permet de pouvoir résumer en un seul indice le taux de contamination pour différents polluants et de tenter de prendre en compte, de manière approximative, l'effet cocktail des divers polluants présents au sein des sites d'étude. Dans les deux lacs les mPECQ étaient similaires et généralement relativement faibles < 0.1 suggérant

un risque écotoxicologique peu probable (Frossard et al. 2018a; Frossard et Naffrechoux 2020; Lécrivain et al. 2018) (Fig. 9C). Toutefois, et grâce à notre approche spatiale, nous avons pu identifier certains secteurs dans chaque lac où les mPEQ pouvaient dépasser 0.1 indiquant un risque possible (Puya, Chavoires dans le lac d'Annecy et les alentours des affluents du Tillet et du Sierroz). Il ressort ainsi de nos investigations que si les zones littorales des grands lacs alpins apparaissent en moyennement présenter un faible risque écotoxicologique en considérant les familles de polluants étudiés, il existe des zones de sources locales de polluants à même d'affecter la biodiversité aquatique.

## Mobilité

Un aspect spécifique des zones littorales lacustres tient dans leur hydrodynamisme marqué qui pourrait affecter la mobilité des polluants puisque les courants littoraux peuvent induire une resuspension des sédiments possiblement contaminés. En effet, la majorité des polluants sont relativement hydrophobes et vont avoir tendance à être adsorbés sur la matière organique ou les sédiments et il a été montré que les sédiments en suspension avaient tendance à être plus fortement contaminés que la moyenne des matrices sédimentaires déposées (Chiffre et al. 2015; Kalnejais et al. 2007). Les investigations montrant le lien entre particules sédimentaires en suspension et contamination ont été principalement conduites en rivière permettant d'identifier la turbidité des eaux comme un proxy de la charge polluante en transit (Kalnejais et al. 2007). En lacs, cependant, la prise en compte de l'hydrodynamisme et son implication sur la resuspension des sédiments et la mobilité des polluants n'était à notre connaissance pas encore évalué. La thématique de la mobilité des polluants en lien avec l'hydrodynamisme des zones littorale a été rendu d'autant plus attractive que des actions de gestion visant à induire des marnages contrôlés pour stimuler l'expansion des roselières étaient mis en place pour la première fois dans le lac du Bourget (action reconduite tous les 4 ans) mais aussi en discussion dans le lac d'Annecy. Nous envisagions que la diminution du niveau d'eau des lacs amplifierait les forces de cisaillement (shear stress) induites par le vent au niveau des sédiments littoraux favorisant leur resuspension. Ce phénomène induirait *in fine* des épisodes accrus de turbidité amplifiant ainsi la mobilité des polluants et menant à une plus forte exposition des organismes aux polluants. Nous avons ainsi étudié, à une échelle horaire, la turbidité, le niveau d'eau et les courants lacustres durant les 3 mois (Septembre-novembre 2017) qu'a duré le premier épisode de marnage sur le lac du Bourget (Lécrivain et al. 2021). Un modèle hydrodynamique de resuspension de sédiment a été utilisé pour évaluer l'adéquation entre la mobilisation de particules sédimentaires au sein du littoral du lac induit par les courants lacustres et l'occurrence d'évènements turbides. Durant ce suivi, des échantillonnages de sédiment (suspendus collectés dans des trappes à sédiment et non resuspendus) ont été réalisés pour évaluer la sur-contamination des sédiments resuspendus en ETM. Nous avons pu mettre en évidence que les sédiments collectés dans les trappes à sédiment étaient effectivement plus contaminés en ETM que les sédiments non remobilisés (Fig. 9D) validant que la turbidité était un indicateur convenable de mobilité des polluants. Une modélisation statistique nous a permis de valider que le niveau d'eau du lac modulait l'effet du vent sur la turbidité (mobilité des ETM) et que cet effet était exacerbé pour les faibles niveaux d'eau (cote basse objectif du marnage contrôlé pour stimuler la croissance des roselières) (Fig. 9E). Le modèle hydrodynamisme nous a permis de mettre en évidence que les principaux évènements turbides étaient liés aux courants lacustres mais que l'influence des apports turbides par les affluents n'étaient pas négligeables dans la turbidité lacustre et possiblement décorrélés du forçage météorologique venteux.

Nous avons affiné notre diagnostic des conséquences des marnages sur la mobilité des polluants en zone littorale lacustre en développant une expérimentation en condition contrôlée dans laquelle nous avons dosés les éléments traces métalliques sur des sédiments restés en eau et des sédiments ayant subi une dessiccation (mimant une exondation en lien avec un marnage, Lécivain et al. 2019a). Nous avons identifié que les concentrations en ETM dans l'eau lessivée des sédiments soumis à une exondation étaient généralement plus importantes et que leur bio-disponibilité, évalué par le biais d'extraction séquentielle, pouvait devenir plus importante. La prise en compte de l'impact des marnages sur la mobilité des polluants semble ainsi une facette importante à considérer dans la mesure où les marnages sont conduits comme des actes de gestion pour améliorer la qualité écologique des zones littorales lacustres puisqu'ils peuvent augmenter l'exposition des organismes littoraux aux polluants. À la suite de ces recherches, la manière dont les polluants se transfèrent et peuvent effectivement impacter les organismes aquatiques constituait une suite logique à mes recherches dans cette thématique.

## Transfert

Le transfert de contaminants du milieu aquatique vers les organismes vivants est une étape nécessaire pour que les polluants affectent le biote. Ce transfert s'opère par deux voies principales : l'imprégnation (i.e. absorption passive des polluants présents dans l'eau pour les organismes aquatiques via la respiration et la diffusion cutanée) et l'assimilation par voie trophique (i.e. l'organisme se contamine en ingérant des ressources contaminées). L'assimilation des polluants par voie trophique apparaît généralement dominante par rapport à l'imprégnation (Trudel et al. 2000 ; Paterson et al. 2006). Au cours de la vie des individus, les polluants peuvent s'accumuler dans différents tissus caractérisant le phénomène de bioaccumulation (je laisse pour le moment de côté l'ensemble des mécanismes physiologiques liés à la détoxification et à la dilution des polluants pouvant affecter la bioaccumulation). Ces caractéristiques permettent d'établir un lien entre l'écologie trophique et fonctionnelle et le transfert des contaminants dans les milieux naturels. En effet, la contamination d'un consommateur sera en partie expliquée par les ressources utilisées (Vander Zanden et Rasmussen 1996 ; Anzalone et al. 2024) qui seront-elles-mêmes conditionnées par différents traits des individus par exemple des traits trophiques (e.g. modes de nutrition : filtreur / détritivore / racleur), morphologiques (e.g. taille et forme de la bouche) ou de mobilité (mobile / fixé) (Tachet et al. 2010).

Pour évaluer la manière dont le transfert de polluant peut varier en fonction des caractéristiques fonctionnelles des espèces nous avons mené une expérience en mésocosmes en exposant trois espèces aux caractéristiques fonctionnelles différentes : un diptère (*Chironomus riparius*, benthique détritivore), une espèce de zooplancton (*Daphnia magna*, pélagique filtreur) et une espèce de plante (*Lemna minor*, producteur primaire, système racinaire libre) aux sédiments multi-contaminés du lac du Bourget (Lécivain et al. 2019b). Nous avons pu mettre en évidence des relations positives entre la contamination en ETM des sédiments et celles du diptère et du zooplancton mais pas du producteur primaire. Complémentairement, l'augmentation de la contamination interne du diptère était plus importante que celle du zooplancton. Ces résultats impliquaient que le transfert d'ETM se faisait principalement par voie active par absorption de particules sédimentaires lors de la nutrition des consommateurs et qu'un plus fort transfert des ETM vers les organismes benthiques par rapport aux organismes pélagiques existait pour les sédiments étudiés.

Toutefois, la bioconcentration des organismes benthiques et planctoniques (ratio entre la concentration en polluants de l'organisme et celle du milieu ou du substrat) diminuait à mesure que la contamination des sédiments était forte (Fig. 9F). Ce résultat mettait en évidence des processus de détoxification probable permettant de limiter les concentrations internes en polluants par les organismes lorsque la pollution s'accroissait. Cette étude a eu un intérêt notable nous ayant permis d'identifier les voies de transfert préférentiel d'ETM par le biais du réseau trophique benthique dans les grands lacs alpins tout en soulignant l'intérêt de mesurer directement les contaminants au sein des matrices biologiques puisque la variabilité de la bioconcentration limite l'inférence des concentrations dans les organismes d'après les concentrations identifiées dans les sédiments.

En généralisant le processus de bioaccumulation de l'échelle des individus à l'échelle des réseaux trophiques, la consommation successive de ressources depuis les plus bas niveaux d'un réseau jusqu'aux plus hauts niveaux induit généralement, une augmentation multiplicative de la concentration en polluants (principalement pour les polluants hydrophobes difficilement métabolisables) dans les organismes. Ce phénomène est bien connu sous le nom bioamplification ou *biomagnification* chez les anglosaxons (Rasmussen et al. 1990; Vander Zanden et Rasmussen 1996 ; Borgå et al. 2012 ; Walters et al. 2016). Si la bioamplification de polluants est très étudiée du fait de ses conséquences évidentes d'un point de vue sanitaire, plusieurs questions concernant le transfert de polluants dans les grands lacs alpins semblaient intéressantes à aborder à l'aune 1) de la mise en évidence de spécialisation trophique individuelle possiblement forte des populations en milieux naturels (Bolnick et Paull 2009) et 2) de l'arrivée récente d'un prédateur invasif, le silure glane (*Silurus glanis*), dans ces écosystèmes. Nous nous sommes focalisés sur le transfert de PCB dans le lac du Bourget car les PCB sont connus pour être prompts à la biomagnification et que le lac du Bourget connaît une pollution historique locale importante concernant cette famille de polluants (Masset et al. 2019a) ayant mené à des restrictions d'exploitation de différentes espèces de poissons du fait du dépassement des normes en concentrations intra-musculaires en PCB dont l'omble chevalier et le gardon (arrêté préfectoral 5 février 2009).

Dans un premier temps nous avons questionné l'intérêt de prendre en compte les variations de ressources utilisées pour deux espèces lavaret (*Coregonus lavaretus*) et l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) pour établir un modèle de biomagnification (Masset et al. 2019b). En effet, les individus de deux espèces peuvent, pour une position trophique égale, présenter des régimes alimentaires issus de ressources d'habitats différents (pélagiques et benthiques) dans des proportions variables et la variabilité inter-individuelle de régime alimentaire a été démontré comme étant par ailleurs un prédicteur non-négligeable de la contamination des individus (Kahilainen et al. 2017; Lopes et al. 2011). Les proies benthiques étant généralement plus contaminées en polluants et particulièrement en PCB que les proies pélagiques, il était possible d'émettre l'hypothèse que les individus ayant des affinités trophiques benthiques plus marquées pourraient aussi avoir des contaminations plus fortes. Nous avons pu mettre en évidence que si un modèle de biomagnification « classique » reliant la contamination en PCB à la position trophique et au taux de lipides des individus, la prise en compte de l'origine des ressources utilisées permettait d'expliquer une fraction non-négligeable des variations résiduelles de contaminations (Fig. 9G). Il est ainsi apparu que la prise en compte de la diversité des stratégies trophiques au sein des populations piscicoles était une dimension importante pour expliquer leur exposition aux PCB.

Dans un second temps, nous avons questionné comment l'invasion du silure pouvait affecter le transfert de PCB via son impact sur la structure du réseau trophique lacustre (Frossard et al. 2023b). En mesurant la composition isotopique en carbone et en azote d'individus sur une gamme de taille variée (30 cm à 140 cm) nous avons pu confirmer 1) que cette espèce consommait principalement des proies benthiques quelle que soit la taille des individus analysés, 2) que sa position trophique variait suffisamment entre les différentes classes d'âge pour établir un modèle de bioamplification spécifique pour le silure, 3) que sa position trophique pouvait être aussi élevée que le brochet qui tendait à consommer une plus grande fraction de proies pélagiques à mesure que sa taille augmentait. Ces premiers résultats ont mis en évidence l'occupation de deux niches trophiques distinctes pour le brochet et le silure validant un changement de structure de réseau trophique lacustre avec la présence d'un nouveau prédateur apical inféodé à la zone littorale. Les contaminations en PCB pour les individus des deux espèces étaient similaires et ne représentaient pas, dans la grande majorité des cas, de risque pour la consommation humaine puisqu'inférieur au seuil réglementaire (i.e.  $\Sigma 6\text{PCB}_{\text{ndl}} < 125 \text{ ng.g}^{-1}$  (European Commission Regulation 1259/2011 2011)). Toutefois, nous avons pu quantifier une bioamplification significative en PCB en fonction de la position trophique des individus et une bioaccumulation en PCB en fonction de leur taille principalement pour le silure alors que ces deux phénomènes n'étaient que très marginalement identifiés pour le brochet. Nous avons supposé que ces différences pouvaient s'expliquer à la fois par le régime alimentaire plus benthique littorale et donc plus contaminé des silures que pour les brochets mais aussi par des différences dans la capacité à épurer la contamination en PCB via la production d'œufs (Rypel et al. 2007) car les gros brochets sont généralement des femelles alors que ce sont généralement des mâles chez les silures. Ces résultats nous ont permis d'estimer un taux de doublement de la contamination en PCB dans les silures tous les ~40 cm et que le seuil réglementaire de contamination en PCB pour la commercialisation / consommation pourrait être atteint pour des silures d'environ 170 cm. Cette étude nous a permis de lier la biologie de l'invasion avec l'écologie trophique et le transfert de contaminants pour montrer comment une espèce invasive pouvait affecter l'éco-dynamique de polluants et induire un risque accru d'exposition humaine menant à des recommandations pour l'exploitation de l'espèce.

## Impacts

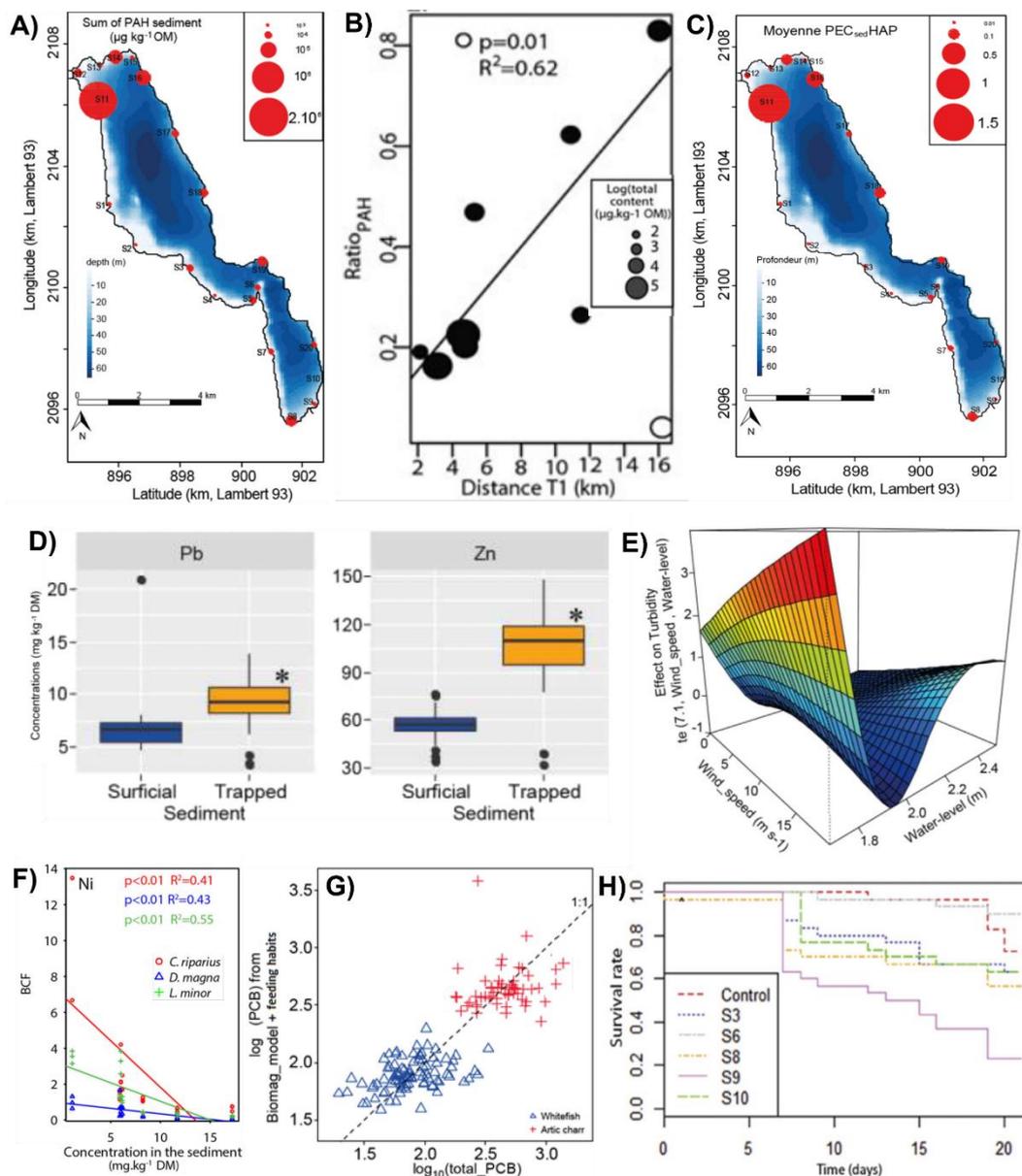
Les évaluations d'impacts des polluants dans le contexte de multi-contaminations des sédiments des zones littorales lacustres ont été menées en considérant différentes réponses (i.e. traits d'histoire de vie et traits physiologiques) de différents organismes aquatiques. Une approche basée sur des bioessais (10 à 21 jours d'exposition) en se focalisant sur les éléments traces métalliques (ETM) a été conduite en utilisant les sédiments littoraux du lac du Bourget. Notre ambition était de distinguer des effets possiblement variables pour différents groupes d'organismes au sein de l'écosystème. Nous avons ainsi sélectionné trois espèces présentant différentes écologies : *Chironomus riparius* (détritivore benthique), *Daphnia* sp. (filtreur pélagique), *Lemna minor* (producteur primaire) (Lécrivain et al. 2019b). Deux réponses (taux de croissance et survie) ont été mesurées pour ces organismes au cours des bioessais (Fig. 9H). Pour les trois organismes, il a été globalement observé une relation positive entre les concentrations en ETM des sédiments et celles des organismes étudiés indiquant que les transferts d'ETM touchant les consommateurs benthiques mais aussi les producteurs et consommateurs pélagiques. Toutefois, les facteurs de bioconcentrations (ratios concentration ETM dans l'organisme / concentration ETM dans le sédiment) diminuaient avec la

concentration suggérant la mise en place de mécanismes de détoxification. Les effets des ETM étaient variables et ont été principalement identifiés pour Cr, Cd, Ni sur les taux de croissance de *C. riparius* et *D. magna* et un impact sur la survie n'a été identifié uniquement pour *C. riparius*. Ces résultats montraient qu'une contamination en ETM considérée comme relativement faible pouvait effectivement se transférer dans des organismes exploitant différents habitats (benthique et pélagique) et induire des impacts à la fois léthaux et sub-léthaux.

Afin de pouvoir affiner notre diagnostic concernant l'exposition et le possible impact de l'ambiance chimique sur la biodiversité littorale, nous avons ensuite développé une approche basée sur les mesures d'activité enzymatiques (Acétylcholine Esterase (AChE) et Glutathione STransferase (GST)) (Lécrivain et al. 2018). Les mesures d'activités enzymatiques peuvent être un moyen sensible pour identifier un stress des organismes pouvant possiblement s'exprimer en amont de réponses non léthaux observables au niveau individuel (e.g. croissance). Ces activités enzymatiques ont été mesurées dans des organismes prélevés *In Situ* et présentant des caractéristiques écologiques différentes : Chironomidae (détritivore benthique), *Corbicula* sp. (filtreur benthique), *Daphnia* sp. (filtreur pélagique). Afin de prendre en compte la multi-contamination des sites nous avons confronté les activités enzymatiques aux ratios m-PEC considérant trois familles de polluants (PCB, HAP, ETM) censés nous informer du niveau de contamination global des sites. Nous n'avons pas pu identifier de relations entre les activités enzymatiques et le niveau de contamination des sites possiblement du fait que d'autres polluants peuvent être aussi présents sur les sites.

Avec le recul, les évaluations de transfert de polluants m'ont paru moins difficile à identifier que les estimations d'impacts des contaminants qui m'ont paru particulièrement épineuses pour différentes raisons :

- la grande variété de polluants présents dans l'environnement donc nous ne mesurons généralement qu'une fraction,
- la mise en place par les organismes de processus de détoxification qui peuvent avoir des coûts métaboliques variables
- l'interférence de conditions environnementales avec la contrainte chimique.



**Figure 9 :** Les activités de recherches dans lesquelles je me suis investi concernant la contamination des écosystèmes lacustres ont premièrement concerné l'évaluation de la variabilité spatiale de la contamination chimique (ETM, HAP, PCB) dans les zones littorales (Lécrivain et al. 2020) (A) menant à la recherche des sources de ces polluants illustré en (B) par la confrontation entre un ratio PAH (ratio faible = origine locale / ratio élevé = origine atmosphérique large échelle) et la distance à l'affluent principal du lac du Bourget (T1, Leysse). Nous avons ensuite quantifié le risque écotoxicologique mettant en évidence que si dans l'ensemble les zones littorales des deux lacs étudiés sont faiblement contaminées, un risque écotoxicologique non négligeable existe au niveau de certaines zones (Lécrivain et al. 2018)(C). Nous avons ensuite questionné la mobilité des polluants en mettant en évidence une plus forte concentration des sédiments remobilisés et en suspension dans la colonne d'eau (trapped) comparativement aux sédiments de surface collectés en zone littorale (D). La turbidité de l'eau a pu ainsi être considéré comme un indicateur de mobilité des polluants et nous avons pu identifié que les marnages lacustres (naturels ou contrôlés par les gestionnaires) pouvaient amplifier l'effet du vent dans la remise en suspension des sédiments et de ce fait amplifier la mobilité des polluants (E)(Lécrivain et al. 2021). La question du transfert des polluants vers les compartiments biologiques s'est donc posée et a été investiguée d'abord en laboratoire où nous avons pu mettre en évidence des transferts de polluants distincts pour différents groupes fonctionnels (Lécrivain et al. 2019b)(F) puis en quantifiant la bioamplification des PCB en milieu lacustre (Masset et al. 2019b)(G). Enfin, nous avons estimé des impacts des contaminations relativement faibles des lacs étudiés en considérant différents proxys non léthales (e.g. taux de croissance, réponses enzymatiques) et léthales (Lécrivain et al. 2018; Lécrivain et al. 2019b) (H)

## Autres recherches

Complémentaire à mes recherches principales je m'autorise à conduire des recherches collaboratives au grès des opportunités. Ces recherches présentent une utilité souvent indirecte puisqu'elles me permettent de découvrir des champs disciplinaires qui me sont inconnus ou mal connus et d'étudier des organismes ou groupes d'organismes que je connais peu ou pas. Ces expériences pourront, par la suite, être mobilisés dans mes recherches principales. C'est ainsi que j'ai participé aux études suivantes :

- **Biodiversité littorale des grands lacs alpins.** Les variations de diversité de Chironomidae ont été estimées à l'échelle de l'ensemble de la zone littorale dans le lac du Bourget en utilisant leur restes subfossiles conservés dans les sédiments de surface (Frossard et Marchand 2018). Nous avons mis en place une stratégie à l'interface entre la paléolimnologie et l'écologie moderne en utilisant la richesse des restes subfossiles de Chironomidae présents dans les sédiments récemment déposés. Une analyse de  $\beta$ -diversité (Legendre et De Cáceres 2013) nous a permis de mettre en évidence les sites et les genres contribuant fortement à la diversité chironomienne du lac et une analyse de redondance nous a permis de mettre en évidence l'importance de la topographie et des habitats littoraux dans la structuration dans la sélection des Chironomidae présents en zone littorale. Les données acquises ont été utiles aux gestionnaires du lac pour identifier des sites d'intérêt en termes de conservation et permettront de quantifier, à long-terme, l'effet des changements d'habitats littoraux sur les Chironomidae.
- **Dynamique spatio-temporelle d'un champignon parasite *Saprolegnia parasitica*.** La dynamique spatiale et temporelle du champignon parasite de Salmonidae *Saprolegnia parasitica* a été étudiée par le biais d'ADNe dans la Loue (Franche-Comté) (Rocchi et al. 2016). Ce champignon causait des mortalités massives de truites fario et d'ombres communs et nous ne connaissons pas les déterminants de sa dynamique. Nous avons identifié une relation négative avec le débit et la température de la rivière. Nos résultats suggèrent que son développement est favorisé pour les températures < 9°C correspondant aux périodes hivernales où les Salmonidae (truite fario spécifiquement) se reproduisent et peuvent présenter des lésions favorisant l'infestation. La relation négative avec le débit suggèrerait un phénomène de dilution et mettant en évidence une exposition accru lors des étiages hivernaux de la rivière. L'hydrologie semblait ainsi un facteur clé pour expliquer la possibilité d'infestation des Salmonidae par ce parasite ce qui suggère qu'ils pourraient être plus vulnérables à ce champignon si les étiages de fin d'hiver deviennent plus sévères.
- **Sources d'azote en milieu karstique.** Malgré des pratiques agricoles relativement extensives et une faible densité de populations, les rivières comtoises et du Jura connaissent depuis plusieurs décennies des proliférations d'algues benthiques importantes. Les apports d'azote étaient suggérés comme participant à leur développement mais les sources d'azote restaient mal identifiées. Nous avons ainsi eu pour objectif d'identifier ces sources d'azote en couplant l'analyse des données historiques de concentrations en azote dans la Loue et l'analyse d'isotopes stables de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) dans les algues et les invertébrés (Frossard et al. 2020). Les concentrations de nitrate les plus élevées (quantile à 90 %) ont augmenté de manière significative au cours des trois dernières décennies, mais les concentrations moyennes de nitrate n'ont pas changé de manière significative. Les valeurs de nitrate et de  $\delta^{15}\text{N}$  des organismes aquatiques ont tendance à augmenter de l'amont vers l'aval, bien que les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  diminuent aux sites les plus en aval. Les modèles mixtes additifs généralisés ont permis l'identification de motifs annuels clairement concordants entre les concentrations de nitrate et les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  des organismes aquatiques, caractérisés par des maxima récurrents d'automne à hiver. Ces résultats suggèrent un export d'azote d'origine agricole et son assimilation par les organismes de la rivière se produiraient principalement pendant les saisons d'automne et d'hiver. Dans

l'ensemble, nos résultats mettent en évidence la grande vulnérabilité des rivières karstiques à l'eutrophisation liée à l'azote principalement du fait des transferts rapides dans l'aquifère et du faible pouvoir tampon des sols lié à leurs profondeurs souvent faibles.

- **Cycle du méthane.** La contribution des écosystèmes aquatiques à l'enrichissement atmosphérique en méthane nécessite un approfondissement des connaissances du cycle du méthane au sein de ces écosystèmes et particulièrement en milieux lacustres. J'ai participé à une étude portant sur l'évaluation de la variabilité spatiale de la production et de l'oxydation de méthane dans le grand lac Onego (Russie) méthane (Thomas et al. 2018). Par le biais d'approche moléculaire ciblant les acteurs microbiens impliqués dans le cycle du méthane, nous avons identifié que les ratios production sur oxydation étaient bien plus élevés aux embouchures des affluents du lac qu'au sein du lac mettant en évidence une variabilité spatiale des concentrations de méthane dans l'eau du lac. De plus, au sein des sédiments, la zone de production de méthane a été identifiée en profondeur (10 cm - 1 m) alors que la zone d'oxydation était restreinte au 10 premiers centimètres. Les conditions redox ainsi que la quantité et la qualité de la matière organique semblait fortement influencer les communautés microbiennes impliquées dans le cycle du méthane. Ces résultats contribuent à une meilleure compréhension de la complexité du cycle du méthane en milieu lacustre
- **Écologie hivernale du zooplancton.** L'hiver est souvent une saison orpheline des suivis écologiques particulièrement dans les lacs subissant des englacements. Les ressources utilisées par les organismes aquatiques sont ainsi peu connues dans ces contextes écologiques extrêmes. Nous avons étudié les dynamiques nyctémérales de la distribution spatiale et des ressources utilisées par le zooplancton dans le lac Onego (Russie) en fin de période d'englacement (Perga et al. 2021). Une Ségrégation spatiale des stades de développement du zooplancton a été mise en évidence avec les stades adultes de copépodes dans les couches d'eau profondes et les stades nauplii dans les couches de surface et l'analyse de la composition en acides gras a suggéré que les copépodes. Sous la glace, le zooplancton consommerait préférentiellement des espèces mixotrophes relativement rares (5% du biovolume du peuplement algale total) suggérant une possible sélection trophique des ressources. Ces résultats suggèrent que le réseau trophique pélagique hivernal serait peu connecté et encouragent à considérer l'écologie hivernale des organismes aquatiques en lacs pour bénéficier d'une vision exhaustive des interactions trophiques.
- **Comportement de la crevette invasive *Hemimysis anomala*.** L'accès au comportement détaillé des espèces en milieu aquatique connaît un essor important depuis les dernières décennies grâce aux avancées technologiques. Parmi ces avancées, les caméras acoustiques voient leur utilisation se développer pour enregistrer à haute fréquence le comportement des poissons. Nous avons voulu évaluer son potentiel pour informer du comportement d'*H. anomala* qui forme des essaims géants (plusieurs centaines de m<sup>3</sup>) en fin d'hiver dans le lac Léman en se focalisant sur un essaim qui se cachait dans une grotte en zone littoral de ce lac (Rogissart et al. 2024). Nous avons pu suivre avec succès l'activité de cet essaim et en estimer sa taille au cours d'une période de 2 mois.

## Projet de recherche

### *Thématiques de recherches*

Dans le cadre de mes futures recherches, je souhaite étudier les dynamiques écologiques à différents niveaux d'organisation biologiques (individus, populations, communautés) en mobilisant les concepts et les méthodologies que j'ai pu acquérir et développer depuis mon recrutement. Mon projet s'articule autour de deux thématiques complémentaires dont l'objectif général est d'obtenir des connaissances fondamentales concernant les dynamiques écologiques en milieu lacustre afin de contribuer à la gestion de ces écosystèmes naturels dans un contexte de changements environnementaux globaux et locaux (Fig. 10).

Je souhaite tout d'abord aborder la variabilité intra-individuelle d'espèces à forts enjeux socio-économiques avec une attention particulière apportée à la dimension trophique de leurs niches écologiques en utilisant les isotopes stables du carbone et de l'azote comme traceurs trophiques. L'objectif de cette thématique (thématique « ontogénie trophique ») est de caractériser la dynamique ontogénique des niches trophiques pour 1) identifier l'existence des stratégies individuelles au sein de populations naturelles et 2) estimer les ressources soutenant la production de ces espèces au cours de l'ensemble de leur cycle de vie. Cette thématique de recherche fait suite à la prise en compte des variations inter-individuelles au sein des populations (Araújo et al. 2011; Bolnick et al. 2002) qui s'est développé complémentirement à l'approche historiquement dominante en écologie des communautés considérant généralement des caractéristiques et performances moyennes individuelles au sein des populations (Chesson 2000 ; Vellend 2010). La variabilité écologique inter-individuelle peut en effet trouver des conséquences importantes pour comprendre la persistance des populations dans le temps (Hart et al. 2016), leurs impacts sur le fonctionnement des écosystèmes (Raffard et al. 2019) et pour identifier de processus évolutifs sous-jacents (Bolnick et al. 2009 ; Hendry 2016). Évaluer l'implication des variations intra-individuelles par rapport aux variations inter-individuelles dans l'exploitation des ressources me semble ainsi être une voie de recherche intéressante pour mieux appréhender la manière dont les individus et les populations interagissent entre elles et avec leur environnement. Pour ce faire, la variabilité intra-individuelle peut être caractérisée, comme les variations inter-individuelles, par différents traits morphologiques, physiologiques, métaboliques ou comportementaux (Bolnick et al. 2009; Costa-Pereira et al. 2019b; Svanbäck et Eklöv 2003). Cependant, la quantification de la variabilité intra-individuelle se heurte souvent à des verrous techniques du fait de la difficulté de conduire des mesures répétées à l'échelle des individus en milieu naturel. Afin de circonvenir à cette contrainte méthodologique, le recours à l'analyse de tissus inertes conservant l'empreinte des caractéristiques individuelles passées (e.g. ressources utilisées, croissance) offre d'importante potentialité (Newsome et al. 2009 ; Tzadik et al. 2017). Cette voie de recherche ouvre ainsi la voie à la prise en compte des dynamiques ontogéniques intra-individuelles dans la caractérisation des niches écologiques des populations avec de forts enjeux en termes de gestion et de conservation (Carscadden et al. 2020). Cet axe de recherches permettra aussi d'évaluer le potentiel d'adaptabilité des populations (i.e. multiplicité d'utilisations des ressources inter et intra-individuelles) par rapport aux changements environnementaux et de repenser le rôle des individus dans les dynamiques de populations et plus largement dans le fonctionnement des écosystèmes.

La seconde thématique (thématique « EDM ») consiste à étudier les dynamiques planctoniques lacustres dans un contexte de changements environnementaux multiples. La modélisation dynamique empirique (empirical dynamic modeling, EDM (Chang et al. 2017; Munch et al. 2020; Munch et al. 2023) sera le corpus méthodologique central de cet axe de recherche et permettra de tendre vers d'une écologie prédictive (McGowan et al. 2017 ; Daugaard et al. 2022). Le but principal sera de combiner des approches d'écologie fondamentale à des enjeux socio-économiques majeurs pour les grands lacs alpins. Cette méthodologie me permettra de travailler dans un cadre explicitement dynamique et de mettre à profit la complexité des dynamiques écologiques observées en m'affranchissant de la nécessité de paramétrisations épineuses de modèles qui peuvent devenir à mes yeux très compliqués (Shimoda et al. 2023 ; Theng et al. 2023). En effet, la méthodologie EDM étant basée sur des reconstructions d'espace de phases, c'est l'objet géométrique qu'est l'attracteur qui représente le modèle dynamique d'étude résumant en lui-même la complexité des « véritables » relations (équations) entre variables du système. Cette approche n'a donc pas besoin de spécifier des types de relations *a priori* sous forme d'équations et de paramètres associés et est ainsi souvent caractérisée comme étant « data-driven » et « equation-free ». DeAngelis et Yurek (2015) résument clairement cette particularité en indiquant que l'approche EDM *"is moving away from formulation and parameterization of equations and toward letting data directly determine the model"* (le modèle étant l'attracteur reconstruit). Cela peut paraître déstabilisant dans un premier temps du fait de notre habitude à travailler avec des équations mais les potentialités offertes par cette méthodologie pour comprendre les dynamiques écologiques souvent fluctuantes et erratiques m'encourage à aller dans cette voie. Dans un premier temps, j'envisage d'évaluer la manière dont les espèces planctoniques et des descripteurs plus globaux comme la Chlorophylle interagissent et répondent aux forçages environnementaux (Merz et al. 2023). Plus spécifiquement je souhaite estimer l'implication du changement climatique comme forçage des dynamiques des populations et des communautés afin de prédire leurs évolutions attendues au regard des scénarios climatiques futurs (RCP, (van Vuuren et al. 2011). L'implication d'autres sources de perturbations anthropiques (nutriments, espèces invasives) dans le déterminisme des dynamiques des populations ou communautés étudiées serait aussi considéré pour prendre en compte les multiples facettes des changements environnementaux globaux affectant les écosystèmes naturels. Enfin et toujours dans le cadre de la méthodologie EDM, j'aborderai la stabilité dynamique des différentes composantes planctoniques dans le but d'anticiper de possibles transitions critiques. Cet axe de recherche me permettra de développer un lien entre deux thématiques relatives aux dynamiques écologiques que j'ai pu aborder dans mes recherches antérieures que sont l'étude des états stables alternatifs et les dynamiques non linéaires.

## ***Ecosystèmes et espèces étudiées***

Les grands lacs alpins français resteront les écosystèmes d'intérêt prioritaires pour mener mes futures recherches et des collaborations seront développées pour étendre les investigations menées aux grands lacs de l'ensemble de la chaîne des Alpes (i.e. grands lacs suisses, italiens, autrichiens). Ces écosystèmes sont particulièrement bien adaptés pour mon projet de recherche pour deux raisons majeures. Premièrement, ces écosystèmes naturels ont une implication forte dans les économies locales et régionales (Baer et al. 2017 ; SILA 2013). Deuxièmement, ces lacs ont connu une diminution significative de leurs concentrations en nutriments (principalement phosphore) au cours des dernières décennies, phénomène nommé « oligotrophisation » (Anderson et al. 2005; Schindler et al. 2016). L'oligotrophisation est

supposé induire une diminution de la productivité algale des lacs permettant la reconquête des eaux de bonnes qualités esthétiques et sanitaires. Cependant, l'abatement en nutriments à souvent induit des effets inattendus concernant les dynamiques algales (Anneville et al. 2019; Lepori et al. 2021) tout en induisant des recombinaisons importantes des communautés piscicoles (Nöges et al. 2018)). Ces lacs sont de plus soumis au changement climatique (Desgué-Itier et al. 2022) ainsi qu'au développement d'espèces invasives comme la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) et plus récemment la moule quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) (Kraemer et al. 2023). Ces écosystèmes présentent ainsi une opportunité unique d'aborder la façon dont les espèces pourraient développer des stratégies alimentaires diverses pour se maintenir dans un écosystème changeant (thématique « ontogénie trophique ») et être affecter par le changement climatique ainsi que par d'autres changements environnementaux (thématique « EDM »). D'autres grands lacs au-delà de la chaîne des Alpes pourront être intégrés au projet par le biais de démarches collaboratives avec des structures de recherches internationales comme le GLEON (Global Lake Ecological Observatory Network, <https://gleon.org/>).

Pour l'évaluation de la variabilité trophique intra-individuelle, les espèces de poissons à fort enjeux socio-économiques seront considérés. Deux espèces seront ciblées en priorité : la perche (*Perca fluviatilis*), et le brochet (*Esox lucius*). Pour ces deux espèces des stratégies trophiques inter-individuelles variables ont déjà pu être mises en évidence (Beaudoin et al. 1999 ; Svanbäck and Eklöv 2003) et des transitions trophiques ontogéniques ont été reportées (Jacobson et al. 2019). Concernant les investigations en lien avec les méthodologies EDM, les principales espèces de phytoplancton des lacs seront considérés du fait de leur rôle majeur dans le fonctionnement de ces écosystèmes ainsi que des indicateurs globaux de biomasses phytoplanctoniques comme la Chlorophylle *a*.

## ***Questions scientifiques et hypothèses***

Les questions scientifiques et hypothèses relatives aux deux thématiques de recherches peuvent être formulées de la façon suivante :

- Thématique « ontogénie trophique » :

- 1) Existe-il des variations intra-individuelle dans l'utilisation des ressources pour les principales espèces piscicoles d'intérêt économique (perche, brochet) permettant d'identifier des stratégies trophiques individuelles au niveau de ces populations ? Il est attendu que les variations intra-individuelles soient significatives pour les deux espèces étudiées mais qu'elles varient entre espèces et entre lacs du fait des différences de densités de compétiteurs et de ressources. Ces variations seraient d'autant plus importantes que la position trophique moyenne des populations serait élevée menant à une spécialisation individuelle plus forte du brochet que pour la perche.
- 2) La théorie des niches trophiques, suggère que l'opportunité écologique (diversité des proies disponibles) et la compétition interindividuelle seraient les principaux déterminants de l'ampleur des variations inter et intra-individuelles de niches trophiques (Araújo et al. 2011; Costa-Pereira et al. 2019a). Ces deux contraintes variant avec la taille l'âge/ taille des individus au sein des populations, il est possible de questionner si les spécialisations inter et intra-individuelles au sein d'une population sont constantes pour les différentes classes d'âge / taille des espèces ? L'opportunité écologique et les densités populationnelles diminuant avec l'âge / taille des individus,

j'anticipe des diminutions des variabilités trophiques inter et intra-individuelles induisant de ce fait une contraction de la niche trophique des espèces en fonction de l'âge / taille.

- 3) Quelles ressources contribuent significativement au soutien des espèces étudiées ? Il est attendu que les ressources pélagiques soient majoritaires pour les deux espèces mais qu'elles varient entre individus et stades de développement. Il est attendu que des individus puissent s'orienter vers l'utilisation préférentielle de ressources littorales ce qui informerait de possible adaptation trophique au sein des populations en lien avec l'oligotrophisation des grands lacs.

- Thématique « EDM » :

- 1) Les dynamiques temporelles des principaux taxons phytoplanctoniques présentent-elles des caractéristiques similaires (dimensionnalité, non linéarité) ? Il est attendu qu'il se dégage une typologie de dynamiques en lien avec les caractéristiques fonctionnelles des taxons étudiés, des concentrations en nutriments et la présence d'espèces invasives.
- 2) Quel est l'ampleur du contrôle climatique sur les dynamiques phytoplanctoniques ? Il est attendu que le contrôle climatique sur les dynamiques phytoplanctonique augmenterait à une échelle pluri-annuelle et qu'une variabilité saisonnière de l'intensité du contrôle climatique soit identifiée.
- 3) Quelle est l'implication relative des nutriments et des espèces invasives par rapport au contrôle climatique ? Il est aussi attendu que l'oligotrophisation joue un rôle majeur dans les dynamiques phytoplanctonique et que sa prise en compte soit nécessaire pour envisager des prédictions de dynamiques phytoplanctoniques en réponse au changement climatique. L'invasion de la moule quagga amplifierait l'intensité des liens de causalité de la température et des nutriments sur les dynamiques phytoplanctoniques.

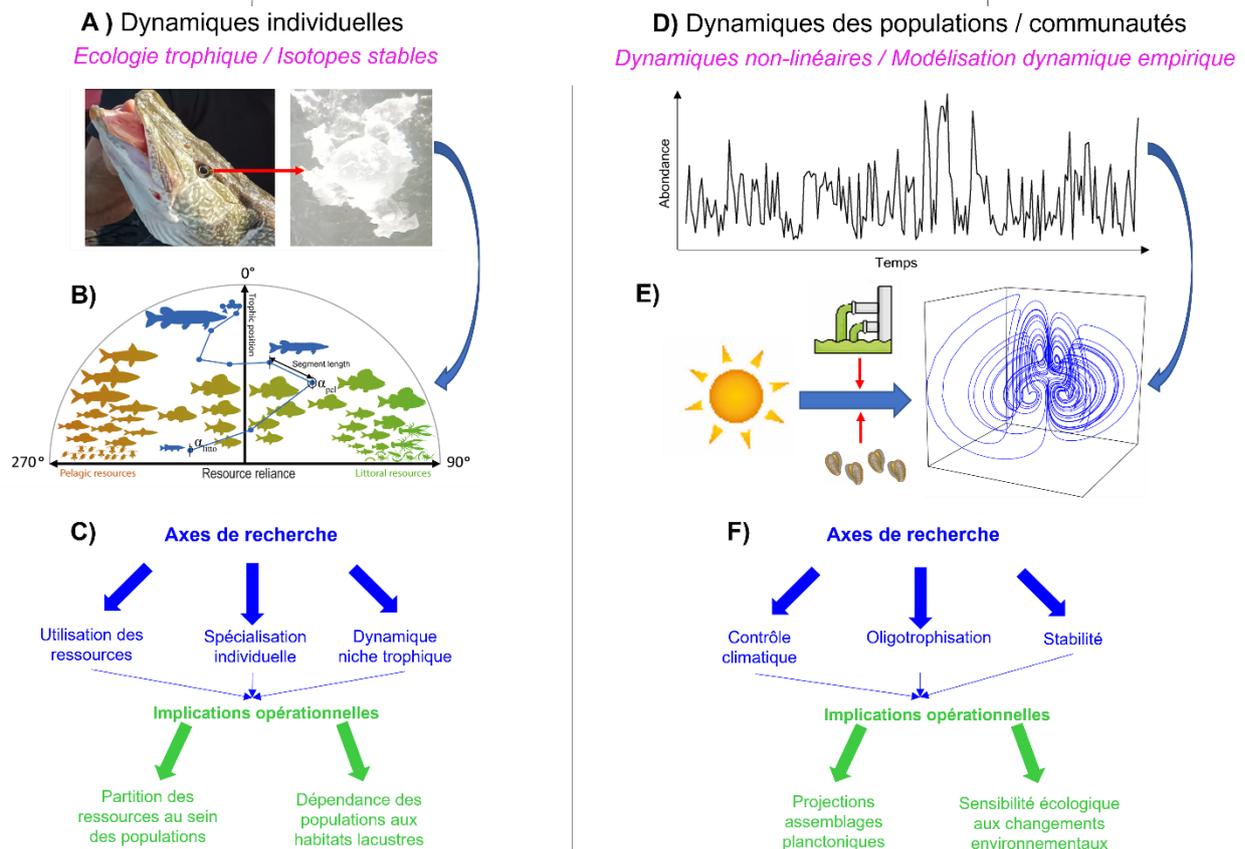
## ***Méthodologies***

La reconstruction des dynamiques trophiques individuelles se basera sur l'analyse de la composition isotopique ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) des cristallins de individus des deux espèces étudiées. Les cristallins des poissons sont constitués d'un ensemble de lamelles composées de tissus inertes s'accumulant au cours de la vie des individus (Kozłowski et Kröger 2019). La composition isotopique des lamelles en carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et en azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) reflète, après correction, celle des proies assimilées par l'individu au moment de leur formation (Bell-Tilcock et al. 2021 ; Wallace et al. 2014). Il est ainsi possible de reconstituer les trajectoires isotopiques des individus qui peuvent être converties en trajectoires trophiques grâce à l'utilisation de modèles de mélange bayésiens (Parnell et al. 2010) permettant de quantifier 1) les contributions relatives des ressources littorales et pélagiques des différentes espèces piscicoles et 2) d'estimer leur position trophique (Post 2002). Ces trajectoires trophiques seront caractérisées par le biais de méthodologies basées sur l'analyses des angles et des longueurs de segments (De Cáceres et al. 2019 ; Sturbois et al. 2022) ainsi que par des métriques issues de l'écologie du mouvement (Signer et al. 2019). Le recours à ces analyses de trajectoires et de mouvement peut représenter une originalité intéressante pour revisiter les caractéristiques trophiques individuelles. Ces approches permettront de mettre en évidence des stratégies trophiques ontogéniques et d'aboutir à une classification des stratégies trophiques individuelles au sein des populations. La quantification de la spécialisation individuelle au sein

des populations se basera sur la partition la variabilité trophique totale de la population relativement à la variabilité inter et intra-individuelle (Bolnick et al. 2002; Ingram et al. 2018).

Le corpus méthodologique EDM a connu un développement important ces dernières années permettant notamment 1) de mieux estimer des forces d'interactions en utilisant des séries temporelles bruitées (regularized S-map, Cenci et al. 2019) ; 2) d'aborder la haute dimensionalité des systèmes écologiques pour en inférer des interactions de réseaux écologiques complexes (multiview embedding- regularized S-map, Chang et al. 2021), 3) d'estimer la stabilité des communautés dans un contexte chaotique où les espèces ne sont pas supposées être à leur équilibre (structural stability, Cenci et Saavedra 2019) et 4) d'identifier la survenu de transitions critiques (dynamical eigenvalue (DEV), Grziwotz et al. 2023). L'ensemble de ces nouvelles méthodes seront mobilisées pour répondre aux questions de recherche envisagées.

## Dynamiques écologiques



**Figure 10 : Synopsis du projet de recherche.** Deux principaux axes de travail structurent le projet de recherche permettant d’aborder les dynamiques écologiques à plusieurs échelles d’organisation biologique au sein des grands lacs alpins. Dans le cadre de la thématique « ontogénie trophique » (A), les dynamiques trophiques individuelles seront obtenues en analysant la composition isotopique des lentilles d’yeux de poissons. Les trajectoires trophiques ontogéniques individuelles pourront être caractérisées par le biais d’analyses de trajectoires et de mouvement (B). Les axes de recherche identifiés permettront d’aborder des facettes complémentaires de l’écologie trophique à la fois d’un point de vue fondamental et appliqué pouvant bénéficier à la gestion des espèces étudiées (C). Dans le cadre de la thématique « EDM », les dynamiques non linéaires planctoniques à l’échelle des populations et des communautés (Chl *a*) seront étudiées par le biais de la modélisation dynamique empirique (D). Les attracteurs des dynamiques planctoniques seront reconstruits en considérant le forçage climatique, les nutriments et la présence d’espèces invasives comme la moule quagga (E). Les avancées méthodologiques récentes de la méthodologie EDM permettront de soutenir trois axes de recherche se focalisant sur la quantification l’implication du forçage climatique dans les dynamiques planctoniques, la façon dont la disponibilité en nutriments module l’impact de climat sur les dynamiques planctoniques et sur l’estimation de la stabilité dynamique des peuplements planctoniques (F). Ces trois axes de recherches trouveront des débouchés appliqués directs en termes d’informations pour la gestion des grands lacs alpins.

## Conclusion

Depuis mon recrutement, j'ai orienté mes recherches sur différents aspects de l'écologie lacustre en mobilisant des outils méthodologiques variés. Le côté pluri-disciplinaire de mes recherches en écologie m'ont permis d'avoir une vision d'ensemble du fonctionnement des grands lacs et de leurs réponses face aux multiples pressions anthropiques. La diversité de mes recherches contribue aussi probablement à la qualité des interactions que j'entretiens avec les gestionnaires des lacs. Cette dimension d'interface entre la science et la société civile constitue une dimension importante dans le cadre de mes recherches afin que mes investigations trouvent une finalité appliquée.

Mon projet de recherche me permettra de continuer à acquérir de nouvelles compétences méthodologiques tout en conciliant des objectifs à la fois fondamentaux et appliqués constituant ainsi une continuité avec mes précédentes recherches. Si je resterai probablement fortement lié aux écosystèmes lacustres, je pense que mes futures recherches pourraient se replacer dans des contextes plus généraux de réponses des écosystèmes naturels face aux pressions anthropiques. Dans ce contexte, j'espère ainsi pouvoir utiliser les écosystèmes lacustres et les espèces moins comme objets d'étude mais plus comme moyens pour aborder des thématiques de recherches généralistes.

## Références

- Albouy, C., P. Archambault, W. Appeltans, M. B. Araújo, D. Beauchesne, K. Cazelles, A. R. Cirtwill, M.-J. Fortin, N. Galiana, S. J. Leroux, L. Pellissier, T. Poisot, D. B. Stouffer, S. A. Wood & D. Gravel, 2019. The marine fish food web is globally connected. *Nature Ecology & Evolution* 3(8):1153-1161 doi:10.1038/s41559-019-0950-y.
- Allesina, S., D. Alonso & M. Pascual, 2008. A General Model for Food Web Structure. *Science* 320(5876):658-661 doi:10.1126/science.1156269.
- Alp, M. & J. Cucherousset, 2022. Food webs speak of human impact: Using stable isotope-based tools to measure ecological consequences of environmental change. *Food Webs* 30:e00218 doi:https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2021.e00218.
- Anderson, J., J. E. & M. Sondergaard, 2005. Ecological effects of reduced nutrient loading (oligotrophication) on lakes: an introduction. *Freshwater Biology* 50(10):1589-1593 doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01433.x.
- Anneville, O., C.-W. Chang, G. Dur, S. Souissi, F. Rimet & C.-h. Hsieh, 2019. The paradox of re-oligotrophication: the role of bottom-up versus top-down controls on the phytoplankton community. *Oikos* 128(11):1666-1677 doi:10.1111/oik.06399.
- Anzalone, S. E., N. W. Fuller, K. E. H. Hartz, G. W. Whitley, J. T. Magnuson, D. Schlenk, S. Acuña, M. R. Whiles & M. J. Lydy, 2024. The Roles of Diet and Habitat Use in Pesticide Bioaccumulation by Juvenile Chinook Salmon: Insights from Stable Isotopes and Fatty Acid Biomarkers. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 86(3):234-248 doi:10.1007/s00244-024-01060-2.
- Araújo, M. S., D. I. Bolnick & C. A. Layman, 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecol Lett* 14(9):948-958 doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x.
- Armitage, P. D., D. Moss, J. F. Wright & M. T. Furse, 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research* 17(3):333-347 doi:https://doi.org/10.1016/0043-1354(83)90188-4.
- Baer, J., R. Eckmann, R. Rösch, R. Arlinghaus & A. Brinker, 2017. Managing Upper Lake Constance Fishery in a Multi-Sector Policy Landscape: Beneficiary and Victim of a Century of Anthropogenic Trophic Change. In: AM Song, SD Bower, P Onyango, SJ Cooke, R Chuenpagdee (Eds), *Inter-Sectoral Governance of Inland Fisheries* (
- Bajard, M., D. Etienne, S. Quinsac, E. Dambrine, P. Sabatier, V. Frossard, J. Gaillard, A.-L. Davelle, J. Poulencard, F. Arnaud & J.-M. Dorioz, 2018. Legacy of early anthropogenic effects on recent lake eutrophication (Lake Bénit, northern French Alps). *Anthropocene* 24:72-87 doi:https://doi.org/10.1016/j.ancene.2018.11.005.
- Barnes, A. D., M. Jochum, J. S. Lefcheck, N. Eisenhauer, C. Scherber, M. I. O'Connor, P. de Ruiter & U. Brose, 2018. Energy Flux: The Link between Multitrophic Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution* 33(3):186-197 doi:https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.12.007.
- Bartomeus, I., D. Gravel, J. M. Tylianakis, M. A. Aizen, I. A. Dickie & M. Bernard-Verdier, 2016. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology* 30(12):1894-1903 doi:https://doi.org/10.1111/1365-2435.12666.
- Bascompte, J., C. J. Melián & E. Sala, 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(15):5443-5447 doi:doi:10.1073/pnas.0501562102.
- Beaudoin, C. P., W. M. Tonn, E. E. Prepas & L. I. Wassenaar, 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia* 120:386-396.
- Bell-Tilcock, M., C. A. Jeffres, A. L. Rypel, T. R. Sommer, J. V. E. Katz, G. Whitman & R. C. Johnson, 2021. Advancing diet reconstruction in fish eye lenses. *Methods in Ecology and Evolution* 12(3):449-457 doi:https://doi.org/10.1111/2041-210X.13543.
- Bersier, L.-F., 2007. A history of the study of ecological networks. In *Biological Networks* Képès, F (ed) *Complex Systems and Interdisciplinary Science*:365-421.
- Bolnick, D., R. Svanbäck, J. Fordyce, L. Yang, J. Davis, D. Hulsey & M. Forister, 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist* 161(1):1-28 doi:10.1086/343878.
- Bolnick, D. I. & J. Paull, 2009. Morphological and dietary differences between individuals are weakly but positively correlated within a population of threespine stickleback. *Evolutionary Ecology Research* 11:1217-1233.
- Bolnick, D. I., L. K. Snowberg, C. Patenia, W. E. Stutz, T. Ingram & O. L. Lau, 2009. Phenotype-dependent native habitat preference facilitates divergence between parapatric lake and stream stickleback. *Evolution; international journal of organic evolution* 63(8):2004-2016 doi:https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00699.x.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, M. S. Araújo & L. Persson, 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(24):10075-10079 doi:10.1073/pnas.0703743104.
- Bolnick, D. I., L. H. Yang, J. A. Fordyce, J. M. Davis & R. Svanbäck, 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83(10):2936-2941 doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2936:milrs]2.0.co;2.
- Bonnaiffé, W., A. Danet, S. Legendre & E. Edeline, 2021. Comparison of size-structured and species-level trophic networks reveals antagonistic effects of temperature on vertical trophic diversity at the population and species level. *Oikos* 130(8):1297-1309 doi:https://doi.org/10.1111/oik.08173.

- Borgå, K., K. A. Kidd, D. C. Muir, O. Berglund, J. M. Conder, F. A. Gobas, J. Kucklick, O. Malm & D. E. Powell, 2012. Trophic magnification factors: Considerations of ecology, ecosystems, and study design. *Integrated Environmental Assessment and Management* 8(1):64-84 doi:doi:10.1002/ieam.244.
- Borrelli, J. J., S. Allesina, P. Amarasekare, R. Arditi, I. Chase, J. Damuth, R. D. Holt, D. O. Logofet, M. Novak, R. P. Rohr, A. G. Rossberg, M. Spencer, J. K. Tran & L. R. Ginzburg, 2015. Selection on stability across ecological scales. *Trends in Ecology & Evolution* 30(7):417-425 doi:https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.05.001.
- Borrelli, J. J. & L. R. Ginzburg, 2014. Why there are so few trophic levels: Selection against instability explains the pattern. *Food Webs* 1(1):10-17 doi:https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2014.11.002.
- Brodersen, K. & R. Quinlan, 2006. Midge as palaeoindicators of lake productivity, eutrophication and hypolimnetic oxygen. *Quaternary Science Reviews* 25:1995–2012.
- Brose, U., P. Archambault, A. D. Barnes, L. F. Bersier, T. Boy, J. Canning-Clode, E. Conti, M. Dias, C. Digel, A. Dissanayake, A. A. V. Flores, K. Fussmann, B. Gauzens, C. Gray, J. Häussler, M. R. Hirt, U. Jacob, M. Jochum, S. Kéfi, O. McLaughlin, M. M. MacPherson, E. Latz, K. Layer-Dobra, P. Legagneux, Y. Li, C. Madeira, N. D. Martinez, V. Mendonça, C. Mulder, S. A. Navarrete, E. J. O'Gorman, D. Ott, J. Paula, D. Perkins, D. Piechnik, I. Pokrovsky, D. Raffaelli, B. C. Rall, B. Rosenbaum, R. Ryser, A. Silva, E. H. Sohlström, N. Sokolova, M. S. A. Thompson, R. M. Thompson, F. Vermandele, C. Vinagre, S. Wang, J. M. Wefer, R. J. Williams, E. Wieters, G. Woodward & A. C. Iles, 2019. Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nat Ecol Evol* 3(6):919-927 doi:10.1038/s41559-019-0899-x.
- Bruel, R., A. Marchetto, A. Bernard, A. Lami, P. Sabatier, V. Frossard & M.-E. Perga, 2018. Seeking alternative stable states in a deep lake. *Freshwater Biology*:10.1111/fwb.13093 doi:10.1111/fwb.13093.
- Burdon, F. J., A. R. McIntosh & J. S. Harding, 2020. Mechanisms of trophic niche compression: Evidence from landscape disturbance. *Journal of Animal Ecology* 89(3):730-744 doi:https://doi.org/10.1111/1365-2656.13142.
- Canard, E., N. Mouquet, L. Marescot, K. J. Gaston, D. Gravel & D. Mouillot, 2012. Emergence of Structural Patterns in Neutral Trophic Networks. *PLOS ONE* 7(8):e38295 doi:10.1371/journal.pone.0038295.
- Canard, E. F., N. Mouquet, D. Mouillot, M. Stanko, D. Miklisova & D. Gravel, 2014. Empirical evaluation of neutral interactions in host-parasite networks. *Am Nat* 183(4):468-79 doi:10.1086/675363.
- Carpenter, S. R., J. J. Cole, M. L. Pace, M. Van de Bogert, D. L. Bade, D. Bastviken, C. M. Gille, J. R. Hodgson, J. F. Kitchell & E. S. Kritzberg, 2005. Ecosystem subsidies: Terrestrial support of aquatic food webs from C-13 addition to contrasting lakes. *Ecology* 86(10):2737-2750.
- Carscadden, K. A., N. C. Emery, C. A. Arnillas, M. W. Cadotte, M. E. Afkhami, D. Gravel, S. W. Livingstone & J. J. Wiens, 2020. Niche Breadth: Causes and Consequences for Ecology, Evolution, and Conservation. *The Quarterly Review of Biology* 95(3):179-214 doi:10.1086/710388.
- Cattin, M.-F., L.-F. Bersier, C. Banasek-Richter, R. Baltensperger & J.-P. Gabriel, 2004. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature* 427(6977):835-839.
- Cenci, S. & S. Saavedra, 2019. Non-parametric estimation of the structural stability of non-equilibrium community dynamics. *Nature Ecology & Evolution* 3(6):912-918 doi:10.1038/s41559-019-0879-1.
- Cenci, S., G. Sugihara & S. Saavedra, 2019. Regularized S-map for inference and forecasting with noisy ecological time series. *Methods in Ecology and Evolution* 10(5):650-660 doi:10.1111/2041-210x.13150.
- Chang, C.-W., T. Miki, M. Ushio, P.-J. Ke, H.-P. Lu, F.-K. Shiah & C.-h. Hsieh, 2021. Reconstructing large interaction networks from empirical time series data. *Ecol Lett* 24(12):2763-2774 doi:https://doi.org/10.1111/ele.13897.
- Chang, C.-W., M. Ushio & C.-h. Hsieh, 2017. Empirical dynamic modeling for beginners. *Ecological Research* 32(6):785-796 doi:10.1007/s11284-017-1469-9.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31(1):343-366 doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343.
- Chiffre, A., F. Degiorgi, N. Morin-Crini, A. Bolard, E. Chanez & P.-M. Badot, 2015. PAH occurrence in chalk river systems from the Jura region (France). Pertinence of suspended particulate matter and sediment as matrices for river quality monitoring. *Environmental Science and Pollution Research* 22(22):17486-17498 doi:10.1007/s11356-015-4897-5.
- Chikaraishi, Y., N. O. Ogawa, Y. Kashiyama, Y. Takano, H. Suga, A. Tomitani, H. Miyashita, H. Kitazato & N. Ohkouchi, 2009. Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Limnology and Oceanography: Methods* 7(11):740-750 doi:https://doi.org/10.4319/lom.2009.7.740.
- Choi, S.-D., S.-Y. Baek, Y.-S. Chang, F. Wania, M. G. Ikonou, Y.-J. Yoon, B.-K. Park & S. Hong, 2008. Passive Air Sampling of Polychlorinated Biphenyls and Organochlorine Pesticides at the Korean Arctic and Antarctic Research Stations: Implications for Long-Range Transport and Local Pollution. *Environmental Science & Technology* 42(19):7125-7131 doi:10.1021/es801004p.
- Cohen, J. E. & C. M. Newman, 1985. A Stochastic Theory of Community Food Webs: I. Models and Aggregated Data. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 224:421-448.
- Cooper, G. S., S. Willcock & J. A. Dearing, 2020. Regime shifts occur disproportionately faster in larger ecosystems. *Nature Communications* 11(1):1175 doi:10.1038/s41467-020-15029-x.
- Copp, G. H., J. Robert Britton, J. Cucherousset, E. García-Berthou, R. Kirk, E. Peeler & S. Stakénas, 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges\*. *Fish and Fisheries* 10(3):252-282 doi:10.1111/j.1467-2979.2008.00321.x.

- Costa-Pereira, R., M. S. Araújo, F. L. Souza & T. Ingram, 2019a. Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286(1902):20190369 doi:doi:10.1098/rspb.2019.0369.
- Costa-Pereira, R., V. H. W. Rudolf, F. L. Souza & M. S. Araújo, 2018. Drivers of individual niche variation in coexisting species. *Journal of Animal Ecology* 87(5):1452-1464 doi:10.1111/1365-2656.12879.
- Costa-Pereira, R., B. Toscano, F. L. Souza, T. Ingram & M. S. Araújo, 2019b. Individual niche trajectories drive fitness variation. *Functional Ecology* 33(9):1734-1745 doi:https://doi.org/10.1111/1365-2435.13389.
- Dakos, V., S. R. Carpenter, E. H. van Nes & M. Scheffer, 2015. Resilience indicators: prospects and limitations for early warnings of regime shifts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370(1659):20130263 doi:10.1098/rstb.2013.0263.
- Dakos, V., E. Nes & M. Scheffer, 2013. Flickering as an early warning signal. *Theoretical Ecology* 6(3):309-317.
- Danet, A., M. Mouchet, W. Bonnafe, E. Thébault & C. Fontaine, 2021. Species richness and food-web structure jointly drive community biomass and its temporal stability in fish communities. *Ecol Lett* 24:2364-2377 doi:https://doi.org/10.1111/ele.13857.
- Daugaard, U., S. B. Munch, D. Inauen, F. Pennekamp & O. L. Petchey, 2022. Forecasting in the face of ecological complexity: Number and strength of species interactions determine forecast skill in ecological communities. *Ecol Lett* 25(9):1974-1985 doi:https://doi.org/10.1111/ele.14070.
- De Cáceres, M., L. Coll, P. Legendre, R. B. Allen, S. K. Wiser, M.-J. Fortin, R. Condit & S. Hubbell, 2019. Trajectory analysis in community ecology. *Ecological Monographs* 89(2):e01350 doi:https://doi.org/10.1002/ecm.1350.
- de Guzman, I., A. Elozegi, D. von Schiller, J. M. González, L. E. Paz, B. Gauzens, U. Brose, A. Antón, N. Olarte, J. M. Montoya & A. Larrañaga, 2023. Treated and highly diluted, but wastewater still impacts diversity and energy fluxes of freshwater food webs. *Journal of Environmental Management* 345:118510 doi:https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.118510.
- DeAngelis, D. & S. Yurek, 2015. Equation-free modeling unravels the behavior of complex ecological systems. *PNAS*.
- Desgué-Tier, O., L. Melo Vieira Soares, O. Anneville, D. Bouffard, V. Chanudet, P. A. Danis, I. Domaizon, J. Guillard, T. Mazure, N. Sharaf, F. Soullignac, V. Tran-Khac, B. Vinçon-Leite & J. P. Jenny, 2022. Past and future climate change effects on thermal regime and oxygen solubility of four peri-alpine lakes. *EGU sphere* 2022:1-34 doi:10.5194/egusphere-2022-260.
- Deyle, E. R., D. Bouffard, V. Frossard, R. Schwefel, J. Melack & G. Sugihara, 2022. A hybrid empirical and parametric approach for managing ecosystem complexity: Water quality in Lake Geneva under nonstationary futures. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(26):e2102466119 doi:doi:10.1073/pnas.2102466119.
- Deyle, E. R. & G. Sugihara, 2011. Generalized Theorems for Nonlinear State Space Reconstruction. *PLoS ONE* 6(3):e18295. doi:10.1371/journal.pone.0018295.
- Doucett, R., J. Marks, D. Blinn, M. Caron & B. Hungate, 2007. Measuring terrestrial subsidies to aquatic food webs using stable isotopes of hydrogen. *Ecology* 88(6):1587-1592.
- Duffy, J. E., B. J. Cardinale, K. E. France, P. B. McIntyre, E. Thébault & M. Loreau, 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecol Lett* 10(6):522-538 doi:https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x.
- Eklöf, A., U. Jacob, J. Kopp, J. Bosch, R. Castro-Urgal, N. P. Chacoff, B. Dalsgaard, C. de Sassi, M. Galetti, P. R. Guimarães, S. B. Lomáscolo, A. M. Martín González, M. A. Pizo, R. Rader, A. Rodrigo, J. M. Tylianakis, D. P. Vázquez & S. Allesina, 2013. The dimensionality of ecological networks. *Ecol Lett* 16(5):577-583 doi:10.1111/ele.12081.
- Eklöf, J. S., G. Sundblad, M. Erlandsson, S. Donadi, J. P. Hansen, B. K. Eriksson & U. Bergström, 2020. A spatial regime shift from predator to prey dominance in a large coastal ecosystem. *Communications Biology* 3(1):459 doi:10.1038/s42003-020-01180-0.
- Elliott, S. M., M. E. Brigham, K. E. Lee, J. A. Banda, S. J. Choy, D. J. Gefell, T. A. Minarik, J. N. Moore & Z. G. Jorgenson, 2017. Contaminants of emerging concern in tributaries to the Laurentian Great Lakes: I. Patterns of occurrence. *PLOS ONE* 12(9):e0182868 doi:10.1371/journal.pone.0182868.
- Eloranta, A. P., I. Vejřiková, M. Čech, L. Vejřík, M. Holubová, M. Šmejkal, J. Frouzová, M. Kiljunen, R. I. Jones & J. Peterka, 2017. Some like it deep: Intraspecific niche segregation in ruffe (*Gymnocephalus cernua*). *Freshwater Biology* 62(8):1401-1409 doi:10.1111/fwb.12953.
- European Commission Regulation 1259/2011, 2011. Official Journal of the European Union:6.
- Folke, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson & C. S. Holling, 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:557-81.
- Frossard, V., L. Aleya, A. Vallet, P. Henry & J.-B. Charlier, 2020. Impacts of nitrogen loads on the water and biota in a karst river (Loue River, France). *Hydrobiologia* 847:2433-2448.
- Frossard, V. & D. Fontvieille, 2018. What is the invasiveness of *Hemimysis anomala* (Crustacea, Mysidae) in the large deep Lake Bourget, France? *Hydrobiologia* 814:219-232.
- Frossard, V., N. Lécrivain, A. Duparc, B. Clément & N. E., 2018a. Contamination littorale du lac d'Annecy par les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) et les éléments traces métalliques (ETM) : Origines, risques et transfert biologique. *ALP-FDAAPPMA*74:39.
- Frossard, V. & P. Marchand, 2018. Littoral chironomids of a large Alpine lake: spatial variation and variables supporting diversity. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 419:45.

- Frossard, V. & E. Naffrechoux, 2020. Contamination en HAP et ETM de trois sites littoraux du lac d'Annecy. Rapport SILA, AERMC, Dép 74:38.
- Frossard, V., F. Rimet & M.-E. Perga, 2018b. Causal networks reveal the dominance of bottom-up interactions in large, deep lakes. *Ecological Modelling* 368:136-146 doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.11.021>.
- Frossard, V., P. Sabatier, R. Bruel, C. Vagnon, N. Tissot, N. Curt-Grand-Gaudin & M. E. Perga, 2023a. Intense touristic activities exceed climate change to shape aquatic communities in a mountain lake. *Aquatic Sciences* 85:71.
- Frossard, V., B. Sausseureau, A. Perasso & F. Gillet, 2015. What is the robustness of early warning signals to temporal aggregation? *Frontiers in Ecology and Evolution* 3(112):doi: 10.3389/fevo.2015.00112 doi:10.3389/fevo.2015.00112.
- Frossard, V., C. Vagnon, N. Cottin, M. Pin, F. Santoul & E. Naffrechoux, 2023b. The biological invasion of an apex predator (*Silurus glanis*) amplifies PCB transfer in a large lake food web. *Science of The Total Environment*:166037 doi:<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166037>.
- Frossard, V., C. Vagnon & S. Jacquet, 2023c. Seasonal variations of the trophic niche width of *Hemimysis anomala* in Lake Geneva. *Hydrobiologia*:<https://doi.org/10.1007/s10750-023-05334-z>.
- Frossard, V., C. Vagnon, C. Rossignon & A. Caudron, 2021. Variability of isotopic partitioning between sympatric brown trout (*Salmo trutta*) and European grayling (*Thymallus thymallus*) in the Loue River (France). *Ecology of Freshwater Fish*:DOI: 10.1111/eff.12583.
- Frossard, V., C. Vagnon, A. Sentis, J. Pomeranz, J. Guillard, J. C. Raymond, B. Lohéac, D. Proner & M. Vallat, 2023d. Les Salmonidae dans les lacs d'altitude de Savoie. FSPMA - Pôle R&D ECLA:34 p + annexes.
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer.
- Gauzens, B., A. Barnes, D. P. Gilling, J. Hines, M. Jochum, J. S. Lefcheck, B. Rosenbaum, S. Wang & U. Brose, 2019. fluxweb: An R package to easily estimate energy fluxes in food webs. *Methods in Ecology and Evolution* 10(2):270-279 doi:<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13109>.
- Gorokhova, E., 2018. Individual growth as a non-dietary determinant of the isotopic niche metrics. *Methods in Ecology and Evolution* 9(2):269-277 doi:10.1111/2041-210x.12887.
- Gravel, D., T. Poisot, C. Albouy, L. Velez & D. Mouillot, 2013. Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology & Evolution* 4:1083-1090.
- Gray, C., D. H. Figueroa, L. N. Hudson, A. Ma, D. Perkins & G. Woodward, 2015. Joining the dots: An automated method for constructing food webs from compendia of published interactions. *Food Webs* 5:11-20 doi:<https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2015.09.001>.
- Grziwotz, F., C.-W. Chang, V. Dakos, E. H. van Nes, M. Schwarzländer, O. Kamps, M. Heßler, I. T. Tokuda, A. Telschow & C.-h. Hsieh, 2023. Anticipating the occurrence and type of critical transitions. *Science Advances* 9(1):eabq4558 doi:doi:10.1126/sciadv.abq4558.
- Gsell, A. S., U. Scharfenberger, D. Özkundakci, A. Walters, L.-A. Hansson, A. B. G. Janssen, P. Nöges, P. C. Reid, D. E. Schindler, E. Van Donk, V. Dakos & R. Adrian, 2016. Evaluating early-warning indicators of critical transitions in natural aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(50):E8089-E8095 doi:10.1073/pnas.1608242113.
- Hart, S. P., S. J. Schreiber & J. M. Levine, 2016. How variation between individuals affects species coexistence. *Ecol Lett* 19(8):825-838 doi:<https://doi.org/10.1111/ele.12618>.
- Hendry, A. P., 2016. *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Hette-Tronquart, N., 2019. Isotopic niche is not equal to trophic niche. *Ecol Lett* 22(11):1987-1989 doi:10.1111/ele.13218.
- Higgs, N. D., J. Newton & M. J. Attrill, 2016. Caribbean Spiny Lobster Fishery Is Underpinned by Trophic Subsidies from Chemosynthetic Primary Production. *Current Biology* 26(24):3393-3398 doi:10.1016/j.cub.2016.10.034.
- Hillebrand, H., I. Donohue, W. S. Harpole, D. Hodapp, M. Kucera, A. M. Lewandowska, J. Merder, J. M. Montoya & J. A. Freund, 2020. Thresholds for ecological responses to global change do not emerge from empirical data. *Nature Ecology & Evolution* 4(11):1502-1509 doi:10.1038/s41559-020-1256-9.
- Hobson, K. A., 2023. Stable isotopes and a changing world. *Oecologia* 203(3):233-250 doi:10.1007/s00442-023-05387-w.
- Holling, C. S., 1959. The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. *The Canadian Entomologist* 91(05):293-320 doi:doi:10.4039/Ent91293-5.
- Ingersoll, C. G., D. D. MacDonald, N. Wang, J. L. Crane, L. J. Field, P. S. Haverland, N. E. Kemble, R. A. Lindskoog, C. Severn & D. E. Smorong, 2001. Predictions of Sediment Toxicity Using Consensus-Based Freshwater Sediment Quality Guidelines. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 41(1):8-21 doi:10.1007/s002440010216.
- Ingram, T., R. Costa-Pereira & M. S. Araújo, 2018. The dimensionality of individual niche variation. *Ecology* 99(3):536-549 doi:<https://doi.org/10.1002/ecy.2129>.
- Ings, T. C., J. M. Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C. F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J. I. Jones, R. B. Lauridsen, M. E. Ledger, H. M. Lewis, J. M. Olesen, F. J. F. Van Veen, P. H. Warren & G. Woodward, 2009. Review: Ecological networks – beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78(1):253-269 doi:<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>.
- Ishikawa, N. F., 2018. Use of compound-specific nitrogen isotope analysis of amino acids in trophic ecology: assumptions, applications, and implications. *Ecological Research* 33(5):825-837 doi:10.1007/s11284-018-1616-y.

- Jabot, F., C. Giraldo, S. Lefebvre & S. Dubois, 2017. Are food web structures well represented in isotopic spaces? *Functional Ecology* 31(10):1975-1984 doi:<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12895>.
- Jacobson, P., U. Bergström & J. Eklöf, 2019. Size-dependent diet composition and feeding of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and northern pike (*Esox lucius*) in the Baltic Sea. *Boreal Env Res* 24:137-153.
- Jaureguiberry, P., N. Titeux, M. Wiemers, D. E. Bowler, L. Coscieme, A. S. Golden, C. A. Guerra, U. Jacob, Y. Takahashi, J. Settele, S. Díaz, Z. Molnár & A. Purvis, 2022. The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances* 8(45):eabm9982 doi:[doi:10.1126/sciadv.abm9982](https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982).
- Johnson, E. A. & K. Miyanishi, 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecol Lett* 11:419-431.
- Kahilainen, K. K., S. M. Thomas, E. K. M. Nystedt, O. Keva, T. Malinen & B. Hayden, 2017. Ecomorphological divergence drives differential mercury bioaccumulation in polymorphic European whitefish (*Coregonus lavaretus*) populations of subarctic lakes. *Science of The Total Environment* 599-600:1768-1778 doi:<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.099>.
- Kalnejais, L. H., W. R. Martin, R. P. Signell & M. H. Bothner, 2007. Role of Sediment Resuspension in the Remobilization of Particulate-Phase Metals from Coastal Sediments. *Environmental Science & Technology* 41(7):2282-2288 doi:[10.1021/es061770z](https://doi.org/10.1021/es061770z).
- Knapp, R. A., P. S. Corn & D. E. Schindler, 2001a. The Introduction of Nonnative Fish into Wilderness Lakes: Good Intentions, Conflicting Mandates, and Unintended Consequences. *Ecosystems* 4(4):275-278 doi:[10.1007/s10021-001-0009-0](https://doi.org/10.1007/s10021-001-0009-0).
- Knapp, R. A., K. R. Matthews & O. Sarnelle, 2001b. Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. *Ecological Monographs* 71(3):401-421.
- Kozłowski, T. M. & R. H. H. Kröger, 2019. Constant lens fiber cell thickness in fish suggests crystallin transport to denucleated cells. *Vision Research* 162:29-34 doi:<https://doi.org/10.1016/j.visres.2019.06.008>.
- Kraemer, B. M., S. Boudet, L. E. Burlakova, L. Haltiner, B. W. Ibelings, A. Y. Karatayev, V. Karatayev, S. Rossbacher, R. Stöckli, D. Straile & S. Piet, 2023. An abundant future for quagga mussels in deep European lakes. *bioRxiv:2023.05.31.543086* doi:[10.1101/2023.05.31.543086](https://doi.org/10.1101/2023.05.31.543086).
- Lécrivain, N., V. Aurenche, N. Cottin, V. Frossard & B. Clément, 2018. Multi-contamination (heavy metals, polychlorinated biphenyls and polycyclic aromatic hydrocarbons) of littoral sediments and the associated ecological risk assessment in a large lake in France (Lake Bourget). *Science of the Total Environment* 619-620: 854-865.
- Lécrivain, N., B. Clément, A. Dabrin, J. Seigle-Ferrand, D. Bouffard, E. Naffrechoux & V. Frossard, 2021. Water-level fluctuation enhances sediment and trace metal mobility in lake littoral. *Chemosphere* 264:128451 doi:<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128451>.
- Lécrivain, N., A. Duparc, B. Clément, E. Naffrechoux & V. Frossard, 2020. Tracking sources and transfer of contamination according to pollutants variety at the sediment-biota interface using a clam as bioindicator in peri-alpine lakes. *Chemosphere* 238:124569 doi:<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.124569>.
- Lécrivain, N., V. Frossard & B. Clément, 2019a. Changes in mobility of trace metals at the sediment-water-biota interfaces following laboratory drying and reimmersion of a lacustrine sediment. *Environmental Science and Pollution Research* 26:14050-14058 doi:[10.1007/s11356-019-04729-7](https://doi.org/10.1007/s11356-019-04729-7).
- Lécrivain, N., V. Frossard & B. Clément, 2019b. Contribution of trace metallic elements to weakly contaminated lacustrine sediments: effects on benthic and pelagic organisms through multi-species laboratory bioassays. *Ecotoxicology*:<https://doi.org/10.1007/s10646-018-2008-3>.
- Lécrivain, N., V. Frossard, E. Naffrechoux & B. Clément, 2019c. Looking at Organic Pollutants (OPs) Signatures in Littoral Sediments to Assess the Influence of a Local Urban Source at the Whole Lake Scale. *Polycyclic Aromatic Compounds*:1-13 doi:[10.1080/10406638.2019.1631195](https://doi.org/10.1080/10406638.2019.1631195).
- Legendre, P. & M. De Cáceres, 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecol Lett* 16(8):951-963.
- Lepori, F., C. Capelli & D. Foresti, 2021. Changes in phytoplankton composition hinder the recovery from eutrophication in a perialpine lake (Lake Lugano, Switzerland and Italy). *Journal of Plankton Research* 44(1):22-35 doi:[10.1093/plankt/fbab083](https://doi.org/10.1093/plankt/fbab083).
- Li, D., R. Yu, J. Chen, X. Leng, D. Zhao, H. Jia & S. An, 2022. Ecological risk of heavy metals in lake sediments of China: A national-scale integrated analysis. *Journal of Cleaner Production* 334:130206 doi:<https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2021.130206>.
- Lopes, C., M.-E. Perga, A. Peretti, M.-C. Roger, H. Persat & M. Babut, 2011. Is PCBs concentration variability between and within freshwater fish species explained by their contamination pathways? *Chemosphere* 85:502-508.
- MacDonald, D. D., C. G. Ingersoll & T. A. Berger, 2000. Development and Evaluation of Consensus-Based Sediment Quality Guidelines for Freshwater Ecosystems. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 39(1):20-31 doi:[10.1007/s002440010075](https://doi.org/10.1007/s002440010075).
- Malaj, E., P. C. von der Ohe, M. Grote, R. Kühne, C. P. Mondy, P. Usseglio-Polatera, W. Brack & R. B. Schäfer, 2014. Organic chemicals jeopardize the health of freshwater ecosystems on the continental scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(26):9549-9554 doi:[10.1073/pnas.1321082111](https://doi.org/10.1073/pnas.1321082111).
- Maldonado, K., F. Bozinovic, S. D. Newsome & P. Sabat, 2017. Testing the niche variation hypothesis in a community of passerine birds. *Ecology* 98(4):903-908 doi:<https://doi.org/10.1002/ecy.1769>.
- Martínez del Río, C., N. Wolf, S. A. Carleton & L. Z. Gannes, 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84(1):91-111.

- Masset, T., N. Cottin, C. Piot, P. Fanget & E. Naffrechoux, 2019a. PCB mass budget in a perialpine lake undergoing natural decontamination in a context of global change. *The Science of the total environment*:doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.133590.
- Masset, T., V. Frossard, M. E. Perga, N. Cottin, C. Piot, S. Cachera & E. Naffrechoux, 2019b. Trophic position and individual feeding habits as drivers of differential PCB bioaccumulation in fish populations. *Science of The Total Environment* 674:472-481 doi:https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.196.
- May, R. M., 1973. Qualitative Stability in Model Ecosystems. *Ecology* 54(3):638-641.
- May, R. M., 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269(5628):471-477.
- McCann, K., 2007. Protecting biostructure. *Nature* 446(7131):29-29 doi:10.1038/446029a.
- McCann, K., A. Hastings & G. R. Huxel, 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395(6704):794-798.
- McGowan, J. A., E. R. Deyle, H. Ye, M. L. Carter, C. T. Perretti, K. D. Seger, A. de Verneil & G. Sugihara, 2017. Predicting Coastal Algal Blooms in Southern California. *Ecology*:n/a-n/a doi:10.1002/ecs.1804.
- Merz, E., E. Saberski, L. J. Gilarranz, P. D. F. Isles, G. Sugihara, C. Berger & F. Pomati, 2023. Disruption of ecological networks in lakes by climate change and nutrient fluctuations. *Nature Climate Change* doi:10.1038/s41558-023-01615-6.
- Miró, A., D. O'Brien, J. Tomàs, T. Buchaca, I. Sabás, V. Osorio, F. Lucati, Q. Pou-Rovira & M. Ventura, 2020. Rapid amphibian community recovery following removal of non-native fish from high mountain lakes. *Biological Conservation* 251:108783 doi:https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108783.
- Monchamp, M.-È., R. Bruel, V. Frossard, S. McGowan, M. Lavrieux, M. Muschick, M.-É. Perga & N. Dubois, 2021. Paleoecological evidence for a multi-trophic regime shift in a perialpine lake (Lake Joux, Switzerland). *Anthropocene* 35:100301 doi:https://doi.org/10.1016/j.ancene.2021.100301.
- Munch, S., A. Brias, G. Sugihara & T. Rogers, 2020. Frequently asked questions about nonlinear dynamics and empirical dynamic modelling. *ICES Journal of Marine Science* 77:1463-1479.
- Munch, S. B., T. L. Rogers & G. Sugihara, 2023. Recent developments in empirical dynamic modelling. *Methods in Ecology and Evolution* 14(3):732-745 doi:https://doi.org/10.1111/2041-210X.13983.
- Naffrechoux, E., N. Cottin, C. Pignol, F. Arnaud, J.-P. Jenny & M.-E. Perga, 2015. Historical profiles of PCB in dated sediment cores suggest recent lake contamination through the 'halo effect'. *Environmental Science & Technology* 49:1303-10 doi:10.1021/es5043996.
- Newsome, S. D., C. Martinez del Rio, S. Bearhop & D. L. Phillips, 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(8):429-436 doi:10.1890/060150.1.
- Newsome, S. D., M. T. Tinker, D. H. Monson, O. T. Oftedal, K. Ralls, M. M. Staedler, M. L. Fogel & J. A. Estes, 2009. Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology* 90(4):961-974 doi:10.1890/07-1812.1.
- Nöges, T., O. Anneville, J. Guillard, J. Haberman, A. Järvalt, M. Manca, G. Morabito, M. Rogora, S. J. Thackeray, P. Volta, I. J. Winfield & P. Nöges, 2018. Fisheries impacts on lake ecosystem structure in the context of a changing climate and trophic state. *J Limnol* 77:46-61 doi:10.4081/jlimnol.2017.1640.
- Nonaka, E. & A. Kuparinen, 2021. A modified niche model for generating food webs with stage-structured consumers: The stabilizing effects of life-history stages on complex food webs. *Ecol Evol* 11(9):4101-4125 doi:10.1002/ece3.7309.
- Pace, M., S. Carpenter, J. Cole, J. Coloso, J. Kitchell, J. R. Hodgson, J. J. Middelburg, N. Preston, C. Solomon & B. Weidel, 2007. Does terrestrial organic carbon subsidize the planktonic food web in a clear-water lake? *Limnology and Oceanography* 52(5):2177-2189.
- Parnell, A., R. Inger, S. Bearhop & A. Jackson, 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5(3):1-5.
- Parnell, A. C., D. L. Phillips, S. Bearhop, B. X. Semmens, E. J. Ward, J. W. Moore, A. L. Jackson, J. Grey, D. J. Kelly & R. Inger, 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24(6):387-399 doi:https://doi.org/10.1002/env.2221.
- Paterson, G., K. G. Drouillard & G. D. Haffner, 2006. An evaluation of stable nitrogen isotopes and polychlorinated biphenyls as bioenergetic tracers in aquatic systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63(3):628-641 doi:10.1139/f05-241.
- Pereira, C. L., Z. Ersoy, M. T. P. Gilbert, D. Gravel, M. B. Araújo & M. G. Matias, 2023. Future-proofing environmental DNA and trait-based predictions of food webs. *BioScience* doi:10.1093/biosci/biad089.
- Perga, M.-E., V. Frossard, J.-P. Jenny, B. Alric, F. Arnaud, V. Berthon, J. Black, I. Domaizon, C. Giguët-covex, A. Kirkham, M. Magny, M. Manca, a. Marchetto, L. Millet, C. Paillès, C. Pignol, J. Poulenard, J.-L. Reyss, F. Rimet, O. Savichtcheva, P. Sabatier, F. Sylvestre & V. Verneaux, 2015. High-resolution paleolimnology opens new management perspectives for lakes adaptation to climate warming. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3(72):doi: 10.3389/fevo.2015.00072 doi:10.3389/fevo.2015.00072.
- Perga, M.-E., M. Syarki, J. E. Spangenberg, V. Frossard, E. Lyautey, N. Kalinkina & D. Bouffard, 2021. Fasting or feeding: A planktonic food web under lake ice. *Freshwater Biology* 66:570-581 doi:https://doi.org/10.1111/fwb.13661.
- Petchey, O. L., A. P. Beckerman, J. O. Riede & P. H. Warren, 2008. Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(11):4191-4196 doi:10.1073/pnas.0710672105.
- Phillips, D. L., R. Inger, S. Bearhop, A. L. Jackson, J. W. Moore, A. C. Parnell, B. X. Semmens & E. J. Ward, 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology* 92(10):823-835 doi:10.1139/cjz-2014-0127.

- Pies, C., B. Hoffmann, J. Petrowsky, Y. Yang, T. A. Ternes & T. Hofmann, 2008. Characterization and source identification of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in river bank soils. *Chemosphere* 72(10):1594-1601 doi:<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2008.04.021>.
- Pilosof, S., M. A. Porter, M. Pascual & S. Kéfi, 2017. The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution* 1(4):0101 doi:10.1038/s41559-017-0101.
- Pimm, S. L. & J. H. Lawton, 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268(5618):329-331 doi:10.1038/268329a0.
- Pomeranz, J. P. F., R. M. Thompson, T. Poisot & J. S. Harding, 2019. Inferring predator-prey interactions in food webs. *Methods in Ecology and Evolution* 10(3):356-367 doi:10.1111/2041-210x.13125.
- Post, D. M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718.
- Post, D. M., C. A. Layman, D. A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi & C. G. Montaña, 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152(1):179-189 doi:10.1007/s00442-006-0630-x.
- Quintana, X. D., M. Antón-Pardo, M. Bas-Silvestre, D. Boix, X. Casamitjana, J. Compte, D. Cunillera-Montcusí, S. Gascón, A. Menció, B. Obrador, I. Tornero & J. Sala, 2021. Identifying critical transitions in seasonal shifts of zooplankton composition in a confined coastal salt marsh. *Aquatic Sciences* 83(4):69 doi:10.1007/s00027-021-00824-5.
- Raffard, A., F. Santoul, J. Cucherousset & S. Blanchet, 2019. The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: a meta-analysis. *Biological Reviews* 94(2):648-661 doi:<https://doi.org/10.1111/brv.12472>.
- Rasmussen, J. B., D. J. Rowan, D. R. S. Lean & J. H. Carey, 1990. Food Chain Structure in Ontario Lakes Determines PCB Levels in Lake Trout (*Salvelinus namaycush*) and Other Pelagic Fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(10):2030-2038 doi:10.1139/f90-227.
- Rocchi, S., M. Tisserant, B. Valot, A. Laboissière, V. Frossard & G. Reboux, 2016. Quantification of *Saprolegnia parasitica* in river water using real-time quantitative PCR: from massive fish mortality to tap drinking water. *International Journal of Environmental Health Research* 27:1-10
- Rogissart, H., V. Frossard, J. Guillard, C. Rautureau & S. Jacquet, 2024. Tracking the real-time behavior of *Hemimysis anomala*'s winter swarms using acoustic camera. *Journal of Great Lakes Research* 50:102250 doi:<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2023.102250>.
- Rossberg, A. G., H. Matsuda, T. Amemiya & K. Itoh, 2006. Food webs: Experts consuming families of experts. *Journal of Theoretical Biology* 241(3):552-563.
- Rypel, A. L., R. H. Findlay, J. B. Mitchell & D. R. Bayne, 2007. Variations in PCB concentrations between genders of six warmwater fish species in Lake Logan Martin, Alabama, USA. *Chemosphere* 68(9):1707-1715 doi:<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.03.046>.
- Santoul, F., 2021. Le géant d'eau douce: à la recherche du silure glane. Edition Quae ISBN: 978-2-7592-3303-8:63.
- Sauve, A. M. C., E. Thébault, M. J. O. Pocock & C. Fontaine, 2016. How plants connect pollination and herbivory networks and their contribution to community stability. *Ecology* 97(4):908-917 doi:<https://doi.org/10.1890/15-0132.1>.
- Scheffer, M., J. Bascompte, W. Brock, V. Brovkin, S. Carpenter, V. Dakos, H. Held, H. van Nes, M. Rietkerk & G. Sugihara, 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461:53-59.
- Scheffer, M., S. Carpenter, J. Foley, C. Folke & B. Walker, 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596.
- Scheffer, M., S. R. Carpenter, T. M. Lenton, J. Bascompte, W. Brock, V. Dakos, J. van de Koppel, I. A. van de Leemput, S. A. Levin, E. H. van Nes, M. Pascual & J. Vandermeer, 2012. Anticipating Critical Transitions. *Science* 338(6105):344-348 doi:10.1126/science.1225244.
- Schindler, D. W., S. R. Carpenter, S. C. Chapra, R. E. Hecky & D. M. Orihel, 2016. Reducing Phosphorus to Curb Lake Eutrophication is a Success. *Environ Sci Technol* 50(17):8923-9 doi:10.1021/acs.est.6b02204.
- Schoener, T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Sentis, A., J. M. Montoya & M. Lurgi, 2021. Warming indirectly increases invasion success in food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288(1947):20202622 doi:10.1098/rspb.2020.2622.
- Seraphin, H. & F. Dosquet, 2020. Mountain tourism and second home tourism as post COVID-19 lockdown placebo? *Worldwide Hospitality and Tourism Themes* 12 485-500.
- Shimoda, Y., H. Cai, Y. Fernando, A. Okoli, Z. Xu, M. Koops, T. B. Johnson & G. B. Arhonditsis, 2023. How influential is the role of oligotrophication on the integrity of fish assemblages in the littoral zone? *Journal of Great Lakes Research* 49(4):847-861 doi:<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2023.05.003>.
- Signer, J., J. Fieberg & T. Avgar, 2019. Animal movement tools (amt): R package for managing tracking data and conducting habitat selection analyses. *Ecology and Evolution* 9(2):880-890 doi:<https://doi.org/10.1002/ece3.4823>.
- SILA, 2013. Activité touristique sur le territoire statuaire de l'office de tourisme du lac d'Annecy : Quelques données chiffrées (Année 2013).11.
- Simpson, G. & N. Anderson, 2009. Deciphering the effect of climate change and separating the influence of confounding factors in sediment core records using additive models. *Limnology and Oceanography* 54(6):2529-2541.

- Solomon, C., S. Carpenter, J. Rusak & J. Vander Zanden, 2008. Long-term variation in isotopic baselines and implications for estimating consumer trophic niches. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:2191-2200.
- Spears, B. M., M. N. Futter, E. Jeppesen, B. J. Huser, S. Ives, T. A. Davidson, R. Adrian, D. G. Angeler, S. J. Burthe, L. Carvalho, F. Daunt, A. S. Gsell, D. O. Hessen, A. B. G. Janssen, E. B. Mackay, L. May, H. Moorhouse, S. Olsen, M. Søndergaard, H. Woods & S. J. Thackeray, 2017. Ecological resilience in lakes and the conjunction fallacy. *Nature Ecology & Evolution* 1(11):1616-1624 doi:10.1038/s41559-017-0333-1.
- Srivastava, D. S. & T. Bell, 2009. Reducing horizontal and vertical diversity in a foodweb triggers extinctions and impacts functions. *Ecol Lett* 12(10):1016-1028 doi:https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01357.x.
- Steffen, W., W. Broadgate, L. Deutsch, O. Gaffney & C. Ludwig, 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review* 2(1):81-98 doi:doi:10.1177/2053019614564785.
- Steffen, W., J. Grinevald, P. Crutzen & J. McNeill, 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Phil Trans R Soc A* 369:842-867.
- Stouffer, D. B., J. Camacho & L. A. N. Amaral, 2006. A robust measure of food web intervality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(50):19015-19020 doi:10.1073/pnas.0603844103.
- Stouffer, D. B., J. Camacho, R. Guimerà, C. A. Ng & L. A. Nunes Amaral, 2005. QUANTITATIVE PATTERNS IN THE STRUCTURE OF MODEL AND EMPIRICAL FOOD WEBS. *Ecology* 86(5):1301-1311 doi:https://doi.org/10.1890/04-0957.
- Strydom, T., M. D. Catchen, F. Banville, D. Caron, G. Dansereau, P. Desjardins-Proulx, N. R. Forero-Muñoz, G. Higinio, B. Mercier, A. Gonzalez, D. Gravel, L. Pollock & T. Poisot, 2021. A roadmap towards predicting species interaction networks (across space and time). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 376(1837):20210063 doi:10.1098/rstb.2021.0063.
- Sturbois, A., J. Cucherousset, M. De Cáceres, N. Desroy, P. Riera, A. Carpentier, N. Quillien, J. Grall, B. Espinasse, Y. Cherel & G. Schaal, 2022. Stable Isotope Trajectory Analysis (SITA): A new approach to quantify and visualize dynamics in stable isotope studies. *Ecological Monographs* 92:e1501 doi:https://doi.org/10.1002/ecm.1501.
- Sugihara, G., R. May, H. Ye, C.-h. Hsieh, E. Deyle, M. Fogarty & S. Munch, 2012. Detecting Causality in Complex Ecosystems. *Science* 338(6106):496-500 doi:10.1126/science.1227079.
- Svanbäck, R. & P. Eklöv, 2003. Morphology dependent foraging efficiency in perch: a trade-off for ecological specialization? *Oikos* 102(2):273-284 doi:https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12657.x.
- Tachet, H., P. Richoux, M. Bournaud & P. Ussegli-Polatera, 2010. *Invertébrés d'eau douce - Systématique, biologie, écologie*. CNRS Éditions:588
- Takens, F., 1981. Detecting strange attractors in turbulence. in: D Rand, L-S Young (Eds), *Dynamical Systems and Turbulence*, Warwick 1980, in: *Lecture Notes in Mathematics*, vol 898, Springer-Verlag, .
- Tang, S., S. Pawar & S. Allesina, 2014. Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks. *Ecol Lett* 17(9):1094-1100 doi:10.1111/ele.12312.
- Taranu, Z. E., S. R. Carpenter, V. Frossard, J.-P. Jenny, Z. Thomas, J. C. Vermaire & M.-E. Perga, 2018. Can we detect ecosystem critical transitions and signals of changing resilience from paleo-ecological records? *Ecosphere* 9(10):e02438 doi:doi:10.1002/ecs2.2438.
- Thébault, E. & M. Loreau, 2003. Food-web constraints on biodiversity–ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(25):14949-14954 doi:doi:10.1073/pnas.2434847100.
- Theng, V., R. Sith, S. Uk & C. Yoshimura, 2023. Phytoplankton productivity in a tropical lake-floodplain system revealed by a process-based primary production model. *Ecological Modelling* 479:110317 doi:https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110317.
- Thomas, C., V. Frossard, M.-E. Perga, N. Tofield-Pasche, H. Hofmann, N. Dubois, N. Belkina, M. Zobkova, S. Robert & E. Lyautey, 2018. Lateral variations and vertical structure of the microbial methane cycle in the sediment of Lake Onego (Russia). *Inland Waters*:1-22 doi:10.1080/20442041.2018.1500227.
- Trudel, M., A. Tremblay, R. Schetagne & J. B. Rasmussen, 2000. Estimating food consumption rates of fish using a mercury mass balance model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57(2):414-428 doi:10.1139/f99-262.
- Tzadik, O. E., J. S. Curtis, J. E. Granneman, B. N. Kurth, T. J. Pusack, A. A. Wallace, D. J. Hollander, E. B. Peebles & C. D. Stallings, 2017. Chemical archives in fishes beyond otoliths: A review on the use of other body parts as chronological recorders of microchemical constituents for expanding interpretations of environmental, ecological, and life-history changes. *Limnology and Oceanography: Methods* 15(3):238-263 doi:https://doi.org/10.1002/lom3.10153.
- Ushio, M., C.-h. Hsieh, R. Masuda, E. R. Deyle, H. Ye, C.-W. Chang, G. Sugihara & M. Kondoh, 2018. Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community. *Nature* 554:360 doi:10.1038/nature25504 https://www.nature.com/articles/nature25504#supplementary-information.
- Vadeboncoeur, Y., P. McIntyre & J. Vander Zanden, 2011. *Borders of Biodiversity: Life at the Edge of the World's Large Lakes*. *BioScience* 61(7):526-537.
- Vagnon, C., S. Bazin, F. Cattaneo, C. Goulon, J. Guillard & V. Frossard, 2022a. The opportunistic trophic behaviour of the European catfish (*Silurus glanis*) in a recently colonised large peri- alpine lake. *Ecology of Freshwater Fish*:DOI: 10.1111/eff.12659.

- Vagnon, C., F. Cattaneo, C. Goulon, D. Grimardias, J. Guillard & V. Frossard, 2021. An allometric niche model for species interactions in temperate freshwater ecosystems. *Ecosphere* 12(3):e03420 doi:<https://doi.org/10.1002/ecs2.3420>.
- Vagnon, C., F. Cattaneo, C. Goulon, J. Guillard & V. Frossard, 2022b. The vulnerability of whitefish (*Coregonus lavaretus*) to the invasive European catfish (*Silurus glanis*) in a large peri-Alpine lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 79(11):1950-1960 doi:10.1139/cjfas-2021-0310.
- Vagnon, C., F. Cattaneo, J. Guillard & V. Frossard, 2022c. Inferring the trophic attributes and consequences of co-occurring lake invaders using an allometric niche model. *Biol Invasions*:<https://doi.org/10.1007/s10530-022-02745-2>.
- Vagnon, C., J. Pomeranz, B. Loheac, M. Vallat, J. Guillard, J.-C. Raymond, A. Sentis & V. Frossard, 2023. Changes in vertical and horizontal diversities mediated by the size structure of introduced fish collectively shape food-web stability. *Ecol Lett* n/a(n/a):doi: 10.1111/ele.14290 doi:<https://doi.org/10.1111/ele.14290>.
- Vagnon, C., R. P. Rohr, L.-F. Bersier, F. Cattaneo, J. Guillard & V. Frossard, 2022d. Combining food web theory and population dynamics to assess the impact of invasive species. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10 doi:10.3389/fevo.2022.913954.
- Van Metre, P. C. & B. J. Mahler, 2004. Contaminant trends in reservoir sediment cores as records of influent stream quality. *Environ Sci Technol* 38(11):2978-86 doi:10.1021/es049859x.
- Van Valen, L., 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* 99:377-390.
- van Vuuren, D. P., J. Edmonds, M. Kainuma, K. Riahi, A. Thomson, K. Hibbard, G. C. Hurtt, T. Kram, V. Krey, J.-F. Lamarque, T. Masui, M. Meinshausen, N. Nakicenovic, S. J. Smith & S. K. Rose, 2011. The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change* 109(1):5 doi:10.1007/s10584-011-0148-z.
- Vander Zanden, J., G. Cabana & J. Rasmussen, 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ( $\delta^{15}N$ ) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:1142-1158.
- Vander Zanden, J. & W. Fetzer, 2007. Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* 116:1378-1388.
- Vander Zanden, J. & Y. Vadeboncoeur, 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83(8):2152-2161.
- Vander Zanden, M. J. & J. B. Rasmussen, 1996. A Trophic Position Model of Pelagic Food Webs: Impact on Contaminant Bioaccumulation in Lake Trout. *Ecological Monographs* 66(4):451-477 doi:doi:10.2307/2963490.
- Vellend, M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Q Rev Biol* 85(2):183-206 doi:10.1086/652373.
- Ventura, M., R. Tiberti, T. Buchaca, D. Buñay, I. Sabás & A. Miró, 2017. Why should we preserve fishless high mountain lakes? In: *Advances in Global Change Research, Vol 62: High Mountain Conservation in a Changing World Chapter 8 Catalan J, J Ninot & M Aniz (ed): 181–205 Springer International Publishing Dordrecht, Netherlands.*
- Verneaux, V., J. Verneaux, A. Schmitt, C. Loy & J. C. Lambert, 2004. The Lake Biotic Index (LBI): an applied method for assessing the biological quality of lakes using macrobenthos; the Lake Châlain (French Jura) as an example. *Ann Limnol - Int J Lim* 40(1):1-9.
- Villeneuve, A., J.-F. Humbert, B. Berrebi, A. Devaux, P. Gaudin, F. Pozet, N. Massei, J. Mudry, D. Trevisan, G. Lacroix, G. Bornette & V. Verneaux, 2012. Rapport d'expertise sur les mortalités de poissons et les efflorescences de cyanobactéries de la Loue: Étude du fonctionnement de la Loue et de son Bassin Versant. *Bioemco ONEMA*:42.
- Walker, I., 1987. Chironomidae (Diptera) in Paleocology. *Quaternary Science Reviews* 6:29-40.
- Wallace, A. A., D. J. Hollander & E. B. Peebles, 2014. Stable Isotopes in Fish Eye Lenses as Potential Recorders of Trophic and Geographic History. *PLOS ONE* 9(10):e108935 doi:10.1371/journal.pone.0108935.
- Walters, D. M., T. D. Jardine, B. S. Cade, K. A. Kidd, D. C. G. Muir & P. Leipzig-Scott, 2016. Trophic Magnification of Organic Chemicals: A Global Synthesis. *Environmental Science & Technology* 50(9):4650-4658 doi:10.1021/acs.est.6b00201.
- Wellborn, G. A. & R. B. Langerhans, 2015. Ecological opportunity and the adaptive diversification of lineages. *Ecology and Evolution* 5(1):176-195 doi:<https://doi.org/10.1002/ece3.1347>.
- WFD, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 on establishing a framework for community action in the field of water policy
- J Eur Commun L327:1-72.
- Wiederholm, T., 1979. Chironomid Remains in Recent Sediments of Lake Washington. *Northwest Science* 5(4):251-256.
- Willcock, S., G. S. Cooper, J. Addy & J. A. Dearing, 2023. Earlier collapse of Anthropocene ecosystems driven by multiple faster and noisier drivers. *Nature Sustainability* 6(11):1331-1342 doi:10.1038/s41893-023-01157-x.
- Williams, R. J., A. Anandanadesan & D. Purves, 2010. The Probabilistic Niche Model Reveals the Niche Structure and Role of Body Size in a Complex Food Web. *PLOS ONE* 5(8):e12092 doi:10.1371/journal.pone.0012092.
- Williams, R. J. & N. D. Martinez, 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180-183.
- Williams, R. J. & N. D. Martinez, 2008. Success and its limits among structural models of complex food webs. *Journal of Animal Ecology* 77:512-519.

- Woodward, G., B. Ebenman, M. Emmerson, J. M. Montoya, J. M. Olesen, A. Valido & P. H. Warren, 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution* 20(7):402-409.
- Zelnik, Y. R., N. Galiana, M. Barbier, M. Loreau, E. Galbraith & J.-F. Arnoldi, 2024. How collectively integrated are ecological communities? *Ecol Lett* 27(1):e14358 doi:<https://doi.org/10.1111/ele.14358>.
- Zhao, Q., P. J. Van den Brink, C. Carpentier, Y. X. G. Wang, P. Rodríguez-Sánchez, C. Xu, S. Vollbrecht, F. Gillissen, M. Vollebregt, S. Wang & F. De Laender, 2019. Horizontal and vertical diversity jointly shape food web stability against small and large perturbations. *Ecol Lett* 22(7):1152-1162 doi:<https://doi.org/10.1111/ele.13282>.
- Zhao, Q., P. J. Van den Brink, C. Xu, S. Wang, A. T. Clark, C. Karakoç, G. Sugihara, C. E. Widdicombe, A. Atkinson, S.-i. S. Matsuzaki, R. Shinohara, S. He, Y. X. G. Wang & F. De Laender, 2023. Relationships of temperature and biodiversity with stability of natural aquatic food webs. *Nature Communications* 14(1):3507 doi:[10.1038/s41467-023-38977-6](https://doi.org/10.1038/s41467-023-38977-6).