



Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY 4.0). La citation comme l'utilisation de tout ou partie du contenu de cet article doit obligatoirement mentionner les auteurs, l'année de publication, le titre, le nom de la revue, le volume, le numéro de l'article et le DOI.

Utiliser les réseaux trophiques comme indicateur fonctionnel du changement global

Arnaud SENTIS^{1,4}, Camille LECLERC^{1,4}, Najwa SHARAF^{1,4}, Rosalie BRUEL^{2,3,4}, Nathalie REYNAUD^{1,4}, Victor FROSSARD^{2,4}

¹ Aix-Marseille Univ., INRAE, UMR RECOVER, Aix-en-Provence, France.

² Université Savoie Mont Blanc, INRAE, UMR CARRTEL, 75 bis avenue de Corzent, 74203 Thonon-les-Bains, France.

³ OFB, Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique, Service EcoAqua, Thonon-les-Bains, France.

⁴ Pôle R&D ECLA, France.

Correspondance : Arnaud SENTIS, arnaud.sentis@inrae.fr

Face au changement global, les écosystèmes aquatiques subissent des transformations profondes, souvent difficiles à anticiper. Pourtant, un levier méconnu pourrait éclairer ces dynamiques : les réseaux trophiques. En analysant « qui mange qui ? » dans deux-cent-cinquante-sept plans d'eau français, cette étude révèle comment la température, la morphologie des lacs et les espèces exotiques envahissantes redessinent la biodiversité fonctionnelle. Un outil inédit pour intégrer la complexité écologique dans la gestion des milieux, au-delà des approches taxonomiques classiques, et mieux anticiper les impacts à venir.

Prendre en compte les réseaux trophiques dans la surveillance

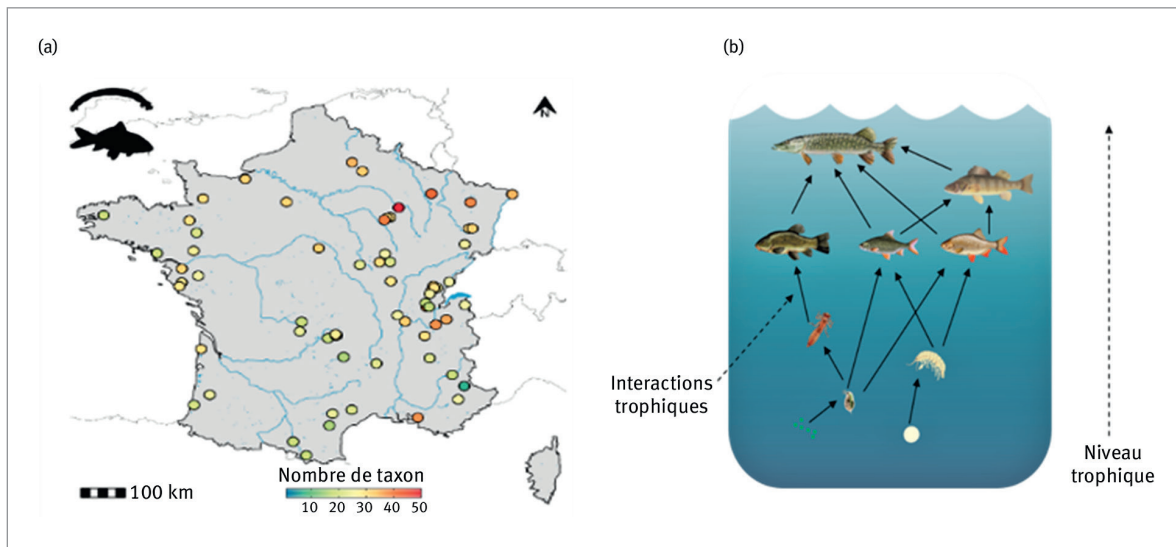
La directive cadre européenne sur l'eau (DCE, 2000) a profondément modifié les politiques de surveillance et de gestion des écosystèmes aquatiques en Europe. Elle a conduit à la mise en œuvre d'un vaste dispositif de collecte d'informations biologiques, physico-chimiques et hydromorphologiques* visant à évaluer l'état écologique des masses d'eau et à définir les mesures nécessaires à leur préservation ou leur restauration. Dans ce cadre, l'évaluation des plans d'eau repose très majoritairement sur des indicateurs réglementaires élaborés d'après différents compartiments biologiques (algues microscopiques, macrophytes*, macro-invertébrés*, poissons), chacun étant échantillonné selon des protocoles standardisés permettant la comparaison entre plans d'eau dans le temps et dans l'espace.

Ces indicateurs s'appuient principalement sur la composition taxonomique des communautés (nombre d'espèces, abondance relative), et mettent en évidence les écarts entre les valeurs mesurées sur un plan d'eau et celles attendues pour un état de référence supposé peu perturbé. Ils se sont révélés efficaces pour mettre en

évidence certains impacts, en particulier ceux liés aux pressions chimiques et à l'accumulation excessive de nutriment (eutrophisation*) (Argillier *et al.*, 2013 ; Lyche-Solheim *et al.*, 2013). Récemment, de nouveaux travaux commencent à intégrer les effets de l'hydromorphologie sur certains compartiments biologiques (Carriere, *et al.*, 2024 ; Dedieu et Verneaux, 2022). Toutefois, ceux-ci n'intègrent pas de manière explicite les interactions écologiques au sein des communautés. Or, de nombreux travaux montrent qu'il est difficile de prédire la réponse d'un écosystème en extrapolant à partir d'un seul groupe taxonomique car les interactions écologiques peuvent modifier la réponse écosystémique à une perturbation (Petchey *et al.*, 2004 ; Woodward, 2009).

Dans ce contexte, la prise en compte de la structure des réseaux trophiques et des interactions entre espèces peut constituer une nouvelle étape afin d'aborder de manière intégrative le fonctionnement des plans d'eau et leurs qualités écologiques. Un réseau trophique décrit l'ensemble des interactions de prédation entre organismes, déterminant les flux de matière et d'énergie dans un écosystème. Sa structure influence directement des processus clés tels que la productivité, la régulation des

Figure 1 – (a) Distribution spatiale de la richesse taxonomique des macroinvertébrés et des poissons, au sein des soixante-sept plans d'eau étudiés. (b) Représentation schématique d'un réseau trophique. Les icônes proviennent de PhyloPic et ian.umces.edu/media-library sous les licences CCo 1.0 et CC BY-NC 3.0.



populations ou le cycle des nutriments (Abdala-Roberts *et al.*, 2025), ainsi que la stabilité et la résilience des communautés face aux perturbations (Donohue *et al.*, 2016). La prise en compte de la structure trophique dans l'évaluation de l'état écologique des plans d'eau apparaît donc comme une étape nécessaire pour dépasser les limites des indicateurs actuels et tendre vers une vision intégrée du fonctionnement des écosystèmes.

Le changement climatique renforce encore cette nécessité car les écosystèmes aquatiques sont particulièrement vulnérables aux variations de température, qui régulent le métabolisme des organismes, la productivité globale et les interactions trophiques (Woodward *et al.*, 2010). Le changement climatique peut ainsi induire des modifications profondes de la structure des communautés et de leurs réseaux trophiques, en favorisant par exemple les espèces de petite taille ou en réduisant la longueur des chaînes alimentaires (Bonnaffé *et al.*, 2024), qui ne peuvent être captées avec les indicateurs standards. Parallèlement, le réchauffement de l'eau interagit avec d'autres pressions anthropiques (eutrophisation, dégradation des habitats, espèces exotiques*), rendant cruciale l'évaluation de l'importance relative de ces facteurs dans la structuration des communautés lacustres (Abdala-Roberts *et al.*, 2025 ; Spiller *et al.*, 2025 ; Woodward *et al.*, 2010).

Dans cet article, nous proposons de synthétiser les efforts récents menés au sein du pôle R&D ECLA (Pôle Recherche et Développement Écosystèmes Lacustres)¹ pour exploiter les réseaux trophiques comme indicateurs des changements globaux (Leclerc *et al.*, 2025 ; Leclerc *et al.*, 2023). En mobilisant à la fois les données des suivis DCE, des reconstitutions de trajectoires thermiques sur plusieurs décennies et des indicateurs de structure en taille des communautés, cet article explore le potentiel des réseaux trophiques comme indicateurs fonctionnels* intégrés des impacts du changement climatique et des pressions anthropiques sur les écosystèmes lacustres. Nous présentons d'abord nos résultats concernant les principales variables environnementales

qui influencent la structure des réseaux trophiques. Nous mettons ensuite en évidence le rôle des espèces exotiques et la manière dont elles peuvent reconfigurer les réseaux trophiques lorsqu'elles sont favorisées par le changement climatique. Enfin, nous discutons de la manière dont cette approche intégrée peut améliorer la capacité à anticiper les réponses des communautés face au changement climatique et contribuer à la mise en place d'outils opérationnels pour la gestion et la conservation des écosystèmes lacustres, adaptés aux défis du vingt-et-unième siècle.

Quelles sont les variables environnementales qui impactent la structure des réseaux trophiques ?

Dans cette première partie, nous cherchons à évaluer l'influence relative de trois types de facteurs environnementaux clés – la productivité, la température et les caractéristiques de l'habitat – sur la structure des réseaux trophiques lacustres, à partir d'informations indiquant la présence ou l'absence d'interactions trophiques entre les organismes. Pour ce faire, nous avons reconstruit et analysé la structure des réseaux de soixante-sept plans d'eau français (naturels et artificiels) en mobilisant des données taxonomiques et environnementales issues des programmes de surveillance liés à la DCE (figure 1). Les inventaires de biodiversité incluaient les poissons et les macro-invertébrés. Les poissons ont été échantillonnés entre 2005 et 2019 selon le protocole standardisé de pêche aux filets maillants dit « nordique », tandis que les macro-invertébrés ont été collectés entre 2017 et 2019 à partir d'échantillons stratifiés par type d'habitat. Afin d'harmoniser les niveaux taxonomiques et de permettre la comparaison entre plans d'eau, les macro-invertébrés ont été regroupés au niveau de la famille. Quatre groupes fonctionnels supplémentaires (zooplancton, phytoplancton, protistes et bactéries) ont été intégrés, de manière à mieux représenter les niveaux trophiques basaux et la longueur des chaînes alimentaires. Ensuite,

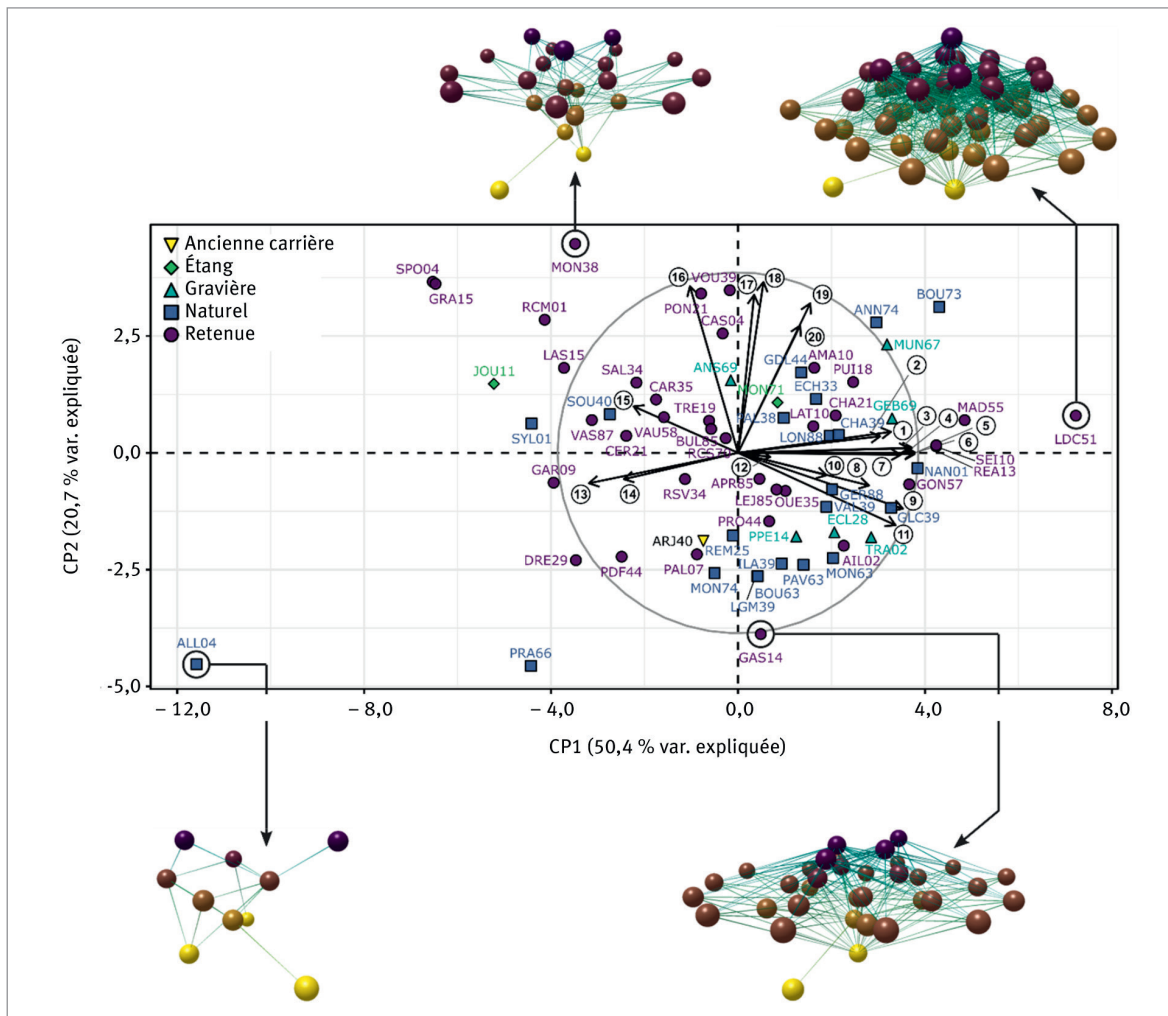
1. <https://poleecla.fr>

à partir de tailles corporelles moyennes des taxons collectés dans la littérature, nous avons intégré ces données dans un modèle allométrique* basé sur le concept de niche trophique (aNM) pour inférer les interactions proies-prédateurs entre organismes (Vagnon *et al.*, 2021). Ce modèle repose sur l'idée que la présence/absence d'interaction entre deux organismes dépend de leur rapport de taille. Ainsi, ce modèle estime pour chaque consommateur, la position et le centre de sa niche alimentaire, ainsi que l'étendue des potentielles proies accessibles en fonction de sa taille corporelle, permettant de générer, pour chaque plan d'eau, des matrices de présences/absences de liens trophiques entre organismes.

Caractérisation des réseaux trophiques lacustres

Une fois les structures des réseaux reconstruites, les variations des structures trophiques entre plans d'eau ont ensuite été caractérisées. Pour cela, nous avons calculé vingt métriques décrivant la complexité, la diversité verticale, les niveaux trophiques et les stratégies alimentaires des espèces dans les réseaux. Ces métriques ont été projetées sur un espace multivarié à l'aide d'une analyse en composantes principales* (ACP) afin de limiter la redondance liée aux corrélations entre descripteurs et de résumer les variations globales des structures trophiques entre plans d'eau (figure 2).

Figure 2 – Analyse en composantes principales (ACP) des métriques des réseaux trophiques calculées pour les soixante-sept plans d'eau pour lesquels les réseaux trophiques ont été reconstruits. Cette analyse permet de résumer les métriques de réseaux corrélées en quelques axes synthétiques facilitant l'interprétation des données. Chaque numéro indique une propriété des réseaux trophiques : 1. Vulnérabilité, 2. Similitude trophique maximale, 3. Nombre de liens, 4. Richesse taxonomique totale, 5. Densité de liens, 6. Généralité, 7. Écart-type de la vulnérabilité, 8. Fractions de nœuds intermédiaires, 9. Écart-type de la généralité, 10. Connectance, 11. Richesse taxonomique macro-invertébrés, 12. Ratio moyen de masse corporelle, 13. Fraction de nœuds basaux, 14. Coefficient de regroupement, 15. Fraction de nœuds de niveau supérieur, 16. Taille corporelle moyenne, 17. Niveau trophique maximal, 18. Niveau trophique moyen, 19. Richesse taxonomique piscicole, 20. Longueur moyenne de la chaîne alimentaire. Des visualisations de réseaux trophiques obtenus à l'aide de Network3D (Yoon *et al.*, 2004) sont ajoutés. Pour chacun de ces réseaux trophiques, la couleur des nœuds reflète la position trophique: le jaune identifie les taxons aux positions trophiques inférieures et le violet identifie les taxons ayant la position trophique la plus élevée. Les lignes représentent des liens trophiques entre taxons. Figure adaptée de Leclerc *et al.* (2023).

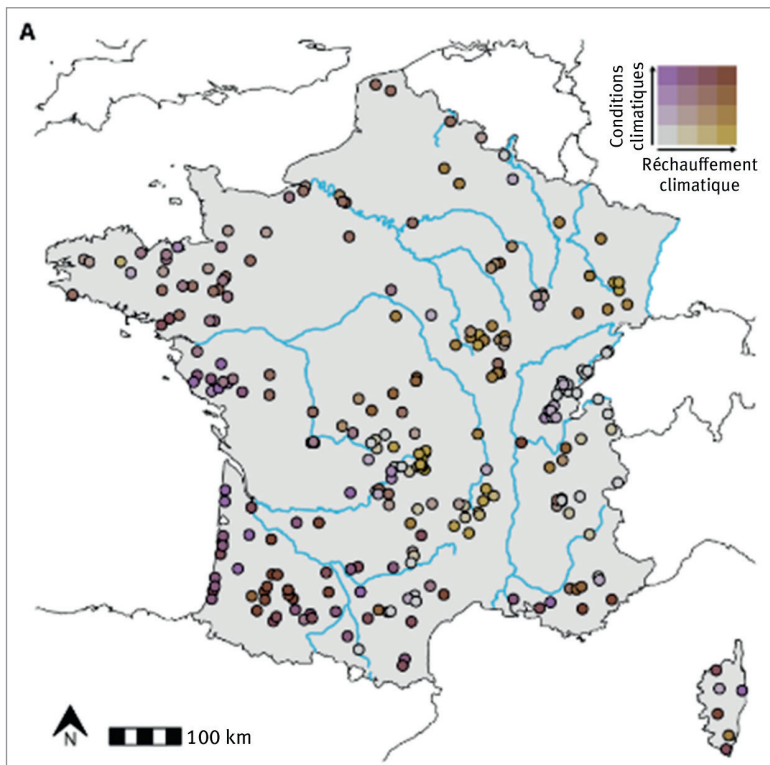


Le premier axe, descripteur de diversité trophique*, reflète la richesse en taxons et macro-invertébrés, le nombre et la densité des liens, ainsi que la proportion de taxons intermédiaires. Le second axe, descripteur de structure verticale, est lié à la richesse en poissons, à la taille corporelle moyenne, à la longueur des chaînes alimentaires et aux niveaux trophiques moyens et maximums. Cette ACP permet ainsi de distinguer des réseaux trophiques riches en taxons et en interactions et verticalement structurés (valeurs positives des axes 1 et 2) de réseaux plus simples et peu riches en espèces (valeurs négatives).

Rôle des variables environnementales naturelles et anthropiques

Chaque plan d'eau a été caractérisé par neuf variables environnementales regroupées en trois catégories : l'habitat (indice de développement du littoral, surface et profondeur maximale du plan d'eau), la productivité (concentrations en carbone organique dissous, nitrates, phosphore total) et la température (moyenne annuelle, saisonnalité et l'isothermalité qui mesure à quel point la température varie d'un mois à l'autre par rapport aux variations de température observées sur toute l'année). Les relations entre structures trophiques et variables environnementales ont été analysées avec des modèles additifs généralisés (GAMs), intégrant un contrôle de l'autocorrélation spatiale *via* des résidus spatiaux indépendants des variables explicatives.

Figure 3 – Localisation géographique et caractéristiques de la température lacustre des 257 plans d'eau analysés. En haut à droite, carte bivariable choroplèthe des conditions climatiques (°C) et du réchauffement de l'eau (°C déc⁻¹).



2. IPPN: Inventaire national du patrimoine naturel.

Les résultats montrent que les variables environnementales expliquent une proportion significative de la variance des descripteurs composites : 32,4 % pour la diversité trophique et 64,3 % pour la structure verticale. La saisonnalité thermique a le plus fort impact sur la structure verticale, les plans d'eau à saisonnalité marquée présentant des chaînes alimentaires plus longues et une forte proportion de poissons. La température annuelle moyenne a également un effet positif sur la structure verticale, tandis que la diversité trophique est plutôt influencée par l'isothermalité, avec un effet unimodal : des valeurs intermédiaires favorisent des réseaux riches et densément connectés. Les caractéristiques de l'habitat, notamment la profondeur maximale, la surface et l'indice de développement du littoral, ont aussi un rôle important : les plans d'eau profonds, étendus et aux rives complexes favorisent la structure verticale, alors que la diversité trophique augmente avec la surface mais diminue avec la complexité du littoral. La productivité influence surtout la diversité trophique : des niveaux intermédiaires de carbone organique dissous et de nitrates favorisent des réseaux larges et densément connectés.

En résumé, la structure verticale des réseaux trophiques est principalement déterminée par la température et la morphologie des plans d'eau, tandis que la diversité trophique dépend surtout de la taille et de la complexité du littoral, ainsi que de niveaux intermédiaires de nutriments. Ces résultats mettent en évidence l'influence combinée de l'environnement physique et chimique sur la complexité et la composition des réseaux trophiques dans les plans d'eau français.

Quand climat et espèces exotiques redessinent les réseaux trophiques

Le changement climatique et les invasions biologiques sont deux des principales pressions qui transforment les écosystèmes aquatiques (Jaureguiberry *et al.*, 2022). Pourtant, leurs effets sont encore souvent étudiés séparément. Il est cependant essentiel de comprendre comment ces deux facteurs interagissent pour façonner la composition, la structure en taille et l'organisation trophique des communautés. Pour répondre à cette question, nous avons analysé 430 communautés piscicoles réparties dans 257 plans d'eau français, en mobilisant des métriques de composition (richesse totale et richesse en espèces exotiques déterminé selon leur statut INPN²), de spectre de taille (distribution des tailles corporelles) et de structure trophique (connectance*, niveau trophique maximal). Les conditions thermiques des plans d'eau ont été caractérisées à l'aide de simulations de température de l'épilimnion, permettant de relier le climat actuel et les tendances de réchauffement de l'eau observées au cours des soixante dernières années à la structure des réseaux trophiques.

Les résultats montrent que la température moyenne de l'eau varie de 5,8 à 18,4 °C selon les plans d'eau, et que le réchauffement de l'eau observé au cours des dernières décennies s'étend de -0,18 à +0,74 °C par décennie (figure 3). La richesse spécifique des communautés s'échelonne de trois à dix-huit espèces par plan d'eau, dont zéro à six exotiques. Fait marquant, les espèces

Encadré 1 – Glossaire

Analyse en composantes principales (ACP): méthode statistique permettant de résumer un grand nombre de variables corrélées en quelques axes synthétiques facilitant l'interprétation des données.

Changement global: ensemble des pressions environnementales d'origine anthropique (changement climatique, pollution, modification des habitats, espèces exotiques) affectant les écosystèmes.

Connectance: proportion des interactions trophiques réalisées par rapport au nombre total d'interactions possibles dans un réseau.

Diversité trophique: mesure combinant la richesse en espèces et la diversité des interactions alimentaires au sein d'un réseau.

Espèce exotique: espèce introduite volontairement ou accidentellement en dehors de son aire de répartition naturelle.

Eutrophisation: enrichissement excessif en nutriments (azote, phosphore) d'un milieu aquatique, entraînant une prolifération d'algues et des déséquilibres écologiques.

Hydromorphologie: caractéristiques physiques d'un plan d'eau ou d'un cours d'eau (forme des berges, profondeur, régime hydrologique, connectivité) influençant les habitats aquatiques.

Indicateur fonctionnel: indicateur renseignant sur le fonctionnement écologique (flux d'énergie, interactions, stabilité), au-delà de la seule composition en espèces.

Longueur de chaîne alimentaire: nombre d'étapes de transfert d'énergie entre les producteurs primaires et les prédateurs situés au sommet du réseau.

Macrophytes: plantes aquatiques visibles à l'œil nu (immergées, flottantes ou émergentes) jouant un rôle important dans la structure des habitats et la qualité de l'eau.

Macroinvertébrés: invertébrés aquatiques de taille suffisante pour être observés sans microscope (insectes, mollusques, crustacés), souvent utilisés comme bioindicateurs.

Modèle allométrique: modèle reliant des caractéristiques biologiques (notamment la taille corporelle) aux interactions écologiques.

Modèle d'équations structurelles (SEM): approche statistique analysant simultanément plusieurs relations causales afin de distinguer effets directs et indirects entre variables.

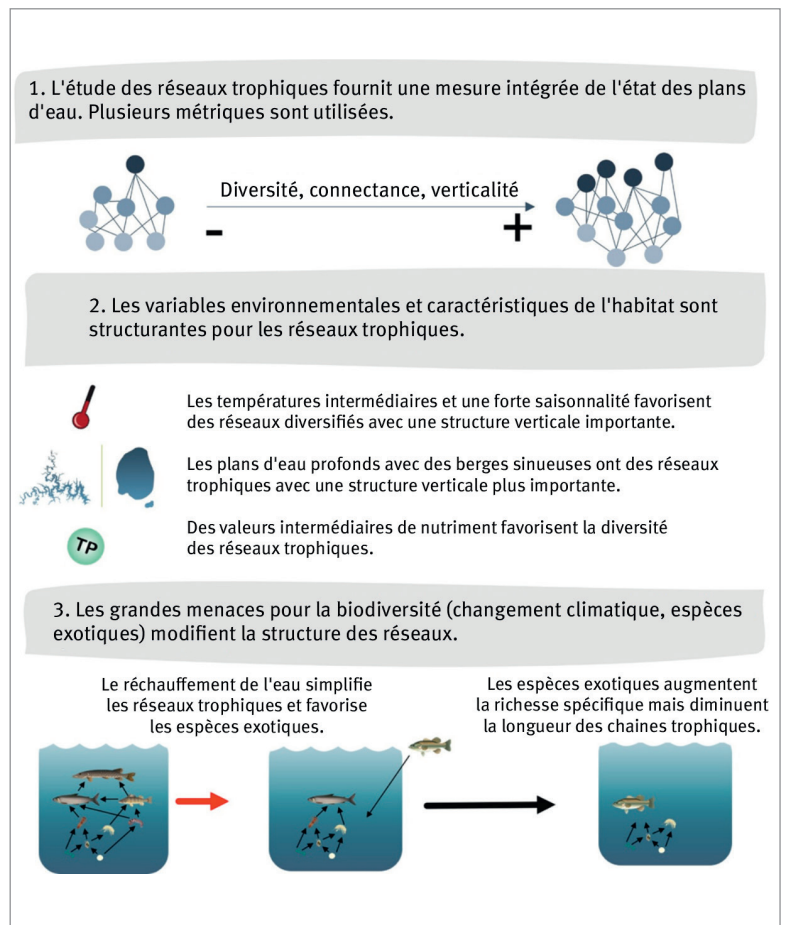
Réseau trophique: ensemble des relations alimentaires entre organismes d'un écosystème, décrivant « qui mange qui » et les flux de matière et d'énergie.

exotiques sont en moyenne de plus grande taille que les espèces indigènes, une tendance robuste à travers la majorité des échantillons.

Par la suite, nous avons eu recours à des modèles d'équations structurelles* (SEM), une approche qui permet d'intégrer plusieurs variables prédictives et de réponses dans un même réseau causal, afin d'évaluer à la fois les effets directs (effet immédiat d'une variable sur une autre) et les effets indirects (effet passant par des variables intermédiaires). L'analyse par SEM révèle que le réchauffement de l'eau influence directement la composition des communautés piscicoles, mais que ses effets sur la structure trophique sont largement indirects, influencés par les invasions biologiques (figure 4). Les espèces exotiques jouent ainsi un rôle pivot: leur nombre augmente avec la température, ce qui accroît la diversité totale, mais s'accompagne d'une réduction de la connectance, signe d'une simplification des réseaux trophiques (figure 4). En parallèle, la richesse totale des espèces favorise un spectre de taille plus élevé (c'est-à-dire une plus grande diversité de tailles corporelles dans la communauté) et des niveaux trophiques maximaux plus importants, suggérant que des communautés diversifiées soutiennent mieux la présence de prédateurs supérieurs et une structuration verticale complexe.

Ces résultats mettent en évidence la complexité des réponses écologiques au changement climatique. Les conditions thermiques affectent directement la composition spécifique et la présence d'espèces exotiques, mais modifient aussi indirectement l'organisation trophique des communautés. Ainsi, les impacts du changement climatique ne se limitent pas à la biodiversité, mais touchent également les traits fonctionnels (taille corporelle) et la longueur des chaînes alimentaires* qui finalement se répercutent pour modifier les interactions écologiques.

Figure 4 – Représentation schématique des principaux résultats. (1) les réseaux comme mesure intégrée de l'état des plans d'eau ; (2) les variables qui influences la structure des réseaux trophiques ; (3) le changement global et les réseaux trophiques.



En conclusion, cette étude propose l'une des premières analyses empiriques intégrées des effets conjoints du climat et des invasions biologiques sur les réseaux trophiques lacustres. Elle souligne la nécessité d'adopter une approche multifacette, intégrant diversité, traits fonctionnels et structure des interactions, pour mieux comprendre et prédire la vulnérabilité des communautés aquatiques face au changement global.

Conclusion

Nos résultats montrent que la reconstruction des réseaux trophiques à partir de données de suivi lacustres, couplée à des jeux de données environnementaux, constitue une approche robuste pour identifier les effets relatifs de la température, de la productivité et des caractéristiques de l'habitat sur la structure des communautés aquatiques (figure 4). Les données utilisées proviennent des réseaux de contrôle opérationnel et de surveillance mis en place dans le cadre de la DCE. Cette approche est particulièrement intéressante d'un point de vue opérationnel, car elle exploite les données existantes sans nécessiter de collectes supplémentaires.

La structure des réseaux trophiques ainsi reconstruits peut être synthétisée à l'aide de composantes principales, fournissant des axes synthétiques qui permettent de comprendre la variation de la structure des réseaux le long de gradients environnementaux complexes. Cette approche permet également de se concentrer sur des variables réponse ciblées, comparables entre plans d'eau. Par exemple, nos travaux sur un ensemble de lacs et rivières montrent que la longueur des chaînes trophiques diminue avec l'augmentation des températures (Bonnaffé *et al.*, 2024). Il semble donc pertinent de suivre cette métrique spécifique pour détecter les effets du changement climatique sur les communautés lacustres.

Il est également essentiel de considérer les interactions entre le changement climatique et les autres facteurs du changement global. Nous avons ainsi mis en évidence que les conditions climatiques, influencées par le réchauffement de l'eau, affectent significativement la richesse, la composition et la structure des communautés lacustres, mais que ces effets sont en partie influencés par les espèces exotiques. Dans les écosystèmes déjà fortement impactés par les espèces exotiques, cette interaction renforce l'importance de développer des outils de suivi intégrés basés sur la structure des réseaux trophiques pour orienter les politiques de gestion et de conservation.

Ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives opérationnelles. La structuration des réseaux trophiques et leurs caractéristiques peuvent servir à développer de nouveaux indicateurs capables de suivre la santé et la résilience des communautés lacustres. Ces indicateurs intégreraient non seulement la diversité, mais aussi la structure verticale et la longueur des chaînes alimentaires, offrant ainsi des métriques plus fines que les indicateurs classiques basés uniquement sur la richesse spécifique ou la biomasse. L'intégration de ces indicateurs dans les programmes d'évaluation opérationnels permettrait de détecter plus précocement les effets combinés du changement climatique et des invasions biologiques, et ainsi d'adapter et hiérarchiser les actions de gestion et de restauration. À terme, le développement de séries temporelles biologiques à long terme sera indispensable pour analyser l'évolution des réseaux trophiques dans le temps, dépasser les approches spatiales comparatives et mieux anticiper la stabilité ou la réorganisation future des communautés lacustres face au changement climatique. ■

RÉFÉRENCES

- Abdala-Roberts, L., Puentes, A., Finke, D. L., Marquis, R. J., Montserrat, M., Poelman, E. H., Rasmann, S., Sentis, A., Symons, C. C., Van Dam, N. M., Wimp, G., Björkman, C., & Mooney, K. A. (2025). Connecting the dots : Managing species interaction networks to mitigate the impacts of global change. *eLife*, 14. <https://doi.org/10.7554/elife.98899>
- Argillier, C., Caussé, S., Gevrey, M., Pédrón, S., De Bortoli, J., Brucet, S., Emmrich, M., Jeppesen, E., Lauridsen, T., Mehner, T., Olin, M., Rask, M., Volta, P., Winfield, I. J., Kelly, F., Krause, T., Palm, A., & Holmgren, K. (2013). Development of a fish-based index to assess the eutrophication status of European lakes. *Hydrobiologia*, 704(1), 193-211. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1282-y>
- Bonnaffé, W., Danet, A., Leclerc, C., Frossard, V., Edeline, E., & Sentis, A. (2024). The interaction between warming and enrichment accelerates food-web simplification in freshwater systems. *Ecology Letters*, 27(8), e14480. <https://doi.org/10.1111/ele.14480>
- Carrière, A., Reynaud, N., Gay, A., Baudoin, J., & Argillier, C. (2024). LHYMO : A new Water Framework Directive-compliant multimetric index to assess lake hydromorphology and its application to French lakes. *Aquatic Conservation Marine And Freshwater Ecosystems*, 34(1), e402. <https://doi.org/10.1002/aqc.4029>
- DCE. (2000). *Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau*. <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/HTML/?uri=CELEX:32000L0060>
- Dedieu, N., & Verneaux, V. (2022). *Indice Macroinvertébrés Lacustres (IML) - Appui scientifique à la mise en oeuvre de la Directrice Cadre Européenne sur l'Eau 2017-2022 - [GUIDE TECHNIQUE] : Notice d'application et de calcul*. Université de Bourgogne Franche-Comté, Laboratoire Chrono-environnement - UMR 6249 CNRS-UFC. <https://id.eaufrance.fr/met/1497>
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., Healy, K., Jackson, A. L., Lurgi, M., McClean, D., O'Connor, N. E., O'Gorman, E. J., & Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19(9), 1172-1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D. E., Coscieme, L., Golden, A. S., Guerra, C. A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z., & Purvis, A. (2022). The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances*, 8(45), eabm9982. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982>

RÉFÉRENCES

- Leclerc, C., Frossard, V., Sharaf, N., Bazin, S., Bruel, R., & Sentis, A. (2025). Climate Impacts on Lake Food-Webs Are Mediated by Biological Invasions. *Global Change Biology*, 31(3), e70144. <https://doi.org/10.1111/gcb.70144>
- Leclerc, C., Reynaud, N., Danis, P., 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*, 29(9), 2450-2465. <https://doi.org/10.1111/gcb.16642>
- Lyche-Solheim, A., Feld, C. K., Birk, S., Phillips, G., Carvalho, L., Morabito, G., Mischke, U., Willby, N., Søndergaard, M., Hellsten, S., Kolada, A., Mjelde, M., Böhmer, J., Miler, O., Pusch, M. T., Argillier, C., Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., & Poikane, S. (2013). Ecological status assessment of European lakes : a comparison of metrics for phytoplankton, macrophytes, benthic invertebrates and fish. *Hydrobiologia*, 704(1), 57-74. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1436-y>
- Petchey, O. L., Downing, A. L., Mittelbach, G. G., Persson, L., Steiner, C. F., Warren, P. H., & Woodward, G. (2004). Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos*, 104(3), 467-478. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13257.x>
- Spiller, A., Comte, L., Geldmann, J., & Iversen, L. (2025). The interconnected nature of multiple threats is impacting freshwater biodiversity. *Biology Letters*, 21(2), 20240544. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2024.0544>
- Vagnon, C., Cattaneo, F., Goulon, C., Grimardias, D., Guillard, J., & Frossard, V. (2021). An allometric niche model for species interactions in temperate freshwater ecosystems. *Ecosphere*, 12(3). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3420>
- Woodward, G. (2009). Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters : assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology*, 54(10), 2171-2187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02081.x>
- Woodward, G., Perkins, D. M., & Brown, L. E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems : impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B Biological Sciences*, 365(1549), 2093-2106. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0055>
- Yoon, I., Williams, R., Levine, E., Yoon, S., Dunne, J., & Martinez, N. (2004). *Webs on the Web (WOW) : 3D visualization of ecological networks on the WWW for collaborative research and education*. Proceedings Of SPIE, The International Society For Optical Engineering/Proceedings Of SPIE. <https://doi.org/10.1117/12.526956>