

Thermal variability alters resource intake but not energetic demand in an endangered freshwater fish species, Rhône apron (*Zingel asper*)

La variabilité thermique altère l'acquisition des ressources mais pas les besoins énergétiques chez un poisson d'eau douce en danger, l'apron du Rhône (*Zingel asper*)

Chloé Souques^{*1}, Maé Fabra¹, Ludovic Guillard¹, Anne Morales-Montaron¹, Laetitia Averty², Angeline Clair², Loïc Teulier^{1*}, Yann Voituron^{1*}, François-Xavier Dechaume-Moncharmont^{1*} (*equivalent)

¹Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés – Université Claude Bernard Lyon 1, Ecole Nationale des Travaux Publics de l'Etat, Centre National de la Recherche Scientifique – France ²Animalerie Conventioneille Sauvage d'Expérimentation de la Doua (ACSED) – Université de Lyon, Université Lyon 1, Centre National de la Recherche Scientifique - CNRS – France

Chloe.souques@univ-lyon1.fr ; mae.fabra@etu.univ-lyon1.fr ; ludovic.guillard@univ-lyon1.fr ; anne.morales-montaron@univ-lyon1.fr ; laetitia.avery@univ-lyon1.fr ; angeline.clair@univ-lyon1.fr ; loic.teulier@univ-lyon1.fr ; yann.voituron@univ-lyon1.fr ; fx.dechaume@univ-lyon1.fr

RÉSUMÉ

French translation of your abstract (calibri 10pt) 10 to 15 lines maximum

Bien que l'augmentation de la stochasticité thermique soit concomitante au changement climatique, ses implications écologiques, comportementales et physiologiques sur les organismes restent largement inexplorées. En particulier, la sensibilité du métabolisme bioénergétique à la température pourrait avoir des conséquences en cascade, de la fitness individuelle aux communautés écologiques en influençant l'acquisition de ressources. Dans ce contexte, nous avons étudié l'effet d'un profil thermique stochastique écologiquement pertinent sur un poisson d'eau douce en voie de disparition, l'apron du Rhône (*Zingel asper*). Les poissons (n = 92) ont été exposés à des températures constantes (13°C, 18°C ou 23°C) ou à un profil stochastique centré sur 18°C, oscillant aléatoirement entre 13°C et 23°C. Nous avons prédit une augmentation des coûts énergétiques résultant d'une altération du processus d'acclimatation, associée à une augmentation de la prédation pour répondre à cette demande énergétique accrue. Dans des conditions de température stable, la dépense énergétique augmentait avec la température, contrairement à la prédation. En condition stochastique, les coûts métaboliques étaient équivalents à ceux du groupe acclimaté à 18°C, mais la compétitivité alimentaire a fortement décliné. Ce *mismatch* thermique entre demande et apport énergétique souligne un levier par lequel ce stress thermique pourrait menacer la persistance des espèces à l'ère du changement global, et suggère des conséquences en cascade de la stochasticité sur les réseaux trophiques.

ABSTRACT

(calibri 10pt) 10 à 15 lines maximum, in English

Despite being concomitant to climate change, the ecological, behavioural and physiological implications of thermal stochasticity on organisms remain largely unexplored. In particular, the sensitivity of bioenergetic metabolic performance to temperature could have large consequences from individual fitness to ecological communities *via* its influence of resource intake. In this context, we investigated the effect of an ecologically relevant pattern of thermal stochasticity on an endangered freshwater fish, the Rhône apron (*Zingel asper*). Fish (n=92) were exposed to constant temperatures (13°C, 18°C or 23°C) or experienced a stochastic profile centred on 18°C but randomly oscillating between 13°C and 23°C. We predicted increased energetic cost resulting from a disruption of the acclimation process, associated to an increase in predation allowing to meet such energy demand. Under stable temperatures, energetic expenditure increased with rising temperature, conversely to predation. Under stochastic conditions, metabolic costs matched with those of the group acclimated to 18°C but

feeding competitiveness exhibited a marked decline. Such thermal mismatch between energy demand and intake points out that thermal stress questions the persistence of species in the era of global change and suggests important consequences of stochasticity on trophic networks.

KEYWORDS

(5 keywords, in alphabetical order, separated by a comma) English + French translation

Climate change ; predation ; freshwater fish ; metabolism ; thermal stochasticity

Changement climatique ; métabolisme ; poisson d'eau douce ; prédation ; stochasticité thermique

1. INTRODUCTION

Dans le contexte du changement climatique global, la hausse des températures moyennes est également associée à une dynamique accrue de la stochasticité thermique qui favorise l'occurrence d'événements climatiques extrêmes¹. Pourtant, les réponses des organismes à ce risque thermique supplémentaire demeurent comparativement moins étudiées^{2,3}.

Récemment, une première méta-analyse a souligné un impact plutôt négatif de la variabilité thermique sur les traits de performance des organismes⁴. Une hypothèse évoquée est que des températures fluctuantes limiteraient les capacités des organismes à s'acclimater efficacement⁵. Par conséquent, il apparaît que des changements de températures soudains pourraient être encore plus impactants pour les organismes qu'un réchauffement lent de quelques degrés sur un siècle⁶⁻⁸.

Un trait physiologique aux implications profondes sur le style de vie des organismes, leurs traits de performance et d'histoire de vie, tels que la croissance et la reproduction, est le métabolisme. Le métabolisme détermine la vitesse à laquelle un organisme acquiert, traite et alloue l'énergie. Il reflète ainsi le coût énergétique de maintenance, soit la demande en énergie. De nombreux modèles ont théorisé des effets en cascade de cette demande énergétique⁹⁻¹². En particulier et, celle-ci serait un moteur clé de l'acquisition d'énergie chez un organisme. Cela signifie, intuitivement, que plus le métabolisme d'un organisme est coûteux, plus il devrait prélever des ressources pour répondre à cette demande énergétique. Cette acquisition de ressources, que l'on peut décrire par le comportement de prédation, soutient directement non seulement la *fitness* individuelle, mais aussi à plus grande échelle, façonne les communautés et les écosystèmes via les interactions entre consommateurs et ressources, et les réseaux trophiques.

Nous avons donc proposé d'explorer cette relation entre le métabolisme énergétique et le comportement de prédation, dans le contexte de la stochasticité thermique. Nous prédisions que les variations de température – ici de nature imprédictibles – limiteraient les capacités d'acclimatation bénéfiques des organismes et entraîneraient un coût énergétique supplémentaire pour maintenir l'homéostasie, ce qui résulterait en un métabolisme plus élevé. D'un point de vue comportemental, nous avons prédit que des besoins énergétiques plus élevés augmenteraient l'acquisition de ressources, donc le comportement de prélèvement de nourriture (*foraging*), c'est-à-dire la prédation.

2. MATERIEL & METHODES

2.1 Modèle biologique

Nous nous sommes concentrés sur les ectothermes et les hydrosystèmes d'eau douce, qui seront gravement impactés par la multiplication des chocs thermiques¹³⁻¹⁵. Grâce à la collaboration de Mickaël Béjean du Muséum National d'Histoire Naturelle de la citadelle de Besançon, nous nous sommes intéressés à l'apron du Rhône (*Zingel asper*). Alors qu'au XX^{ème} siècle, ce percidé benthique endémique était retrouvé dans le bassin du Rhône et ses affluents sur environ 2200 km, son linéaire de répartition n'est aujourd'hui qu'estimé à 365km, en grande partie dans les bassins d'Ardèche et de la Durance. Il s'agit donc de l'une des espèces de poissons d'eau douce les plus menacées en Europe (liste rouge IUCN), et le changement climatique est suspecté d'avoir des effets délétères sur la persistance des populations.

2.2 Coût métabolique (demande énergétique) : respirométrie

Pour estimer le coût métabolique associé à la stochasticité, nous avons conduit un protocole de respirométrie par flux intermittent permettant de mesurer la consommation d'oxygène des poissons (MO₂)

^{16,17}. Nous avons le coût énergétique minimal, c'est-à-dire exclusivement associé à la maintenance de l'organisme, et appelé taux métabolique standard (*Standard Metabolic Rate* : SMR) chez les ectothermes.

2.3 Prédation (apport énergétique) : tests de réponse fonctionnelle

Pour évaluer le comportement prédation des poissons, nous avons mesuré leur réponse fonctionnelle, qui quantifie l'impact de prédation. n prédateur est placé pendant 15 minutes avec des proies (ici, nous avons choisi des larves de chironomes) à différentes densités, ce qui permet de mesurer le taux de consommation de proies ^{18,19}. Cela donne une mesure populationnelle qui quantifie l'intensité de la prédation et la compétitivité alimentaire.

2.4 Design expérimental

Un total de 92 poissons ont été répartis dans différentes conditions thermiques. Trois conditions constantes pertinentes vis-à-vis de l'écologie de l'espèce dans les milieux où elle est retrouvée ²⁰ ont été choisies : une température minimale de 13 °C (Tmin), une température maximale de 23 °C (Tmax) et la température moyenne entre ces deux valeurs, soit 18 °C (Tmean). Le traitement stochastique oscillait de manière aléatoire entre 13 °C et 23 °C et était en moyenne à 18°C (Tstoch). Sept jours plus tard, le comportement de prédation a été évalué via la réponse fonctionnelle. Deux jours après, nous avons mesuré le métabolisme (SMR) des poissons.

3. RESULTATS

3.1 Demande énergétique : métabolisme énergétique

En conditions constantes, le métabolisme a augmenté avec la température, ce qui est cohérent avec l'effet catalytique de la température sur les réactions enzymatiques ²¹.

L'interrogation était ici de savoir l'effet de la stochasticité : allait-elle induire une réponse similaire au traitement moyen, ou bien engendrer un coût supplémentaire ? Contrairement à notre prédiction le métabolisme était équivalent à celui observé à la température moyenne ; la stochasticité n'a donc pas impacté le métabolisme.

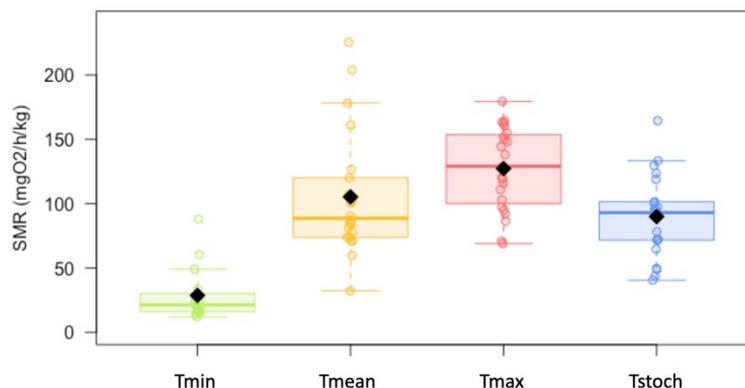


Figure 1 : Taux métabolique standard (SMR) associé à chaque traitement

3.2 Apport énergétique : prédation (réponse fonctionnelle)

Concernant la réponse fonctionnelle, les résultats consistent en des courbes obtenues pour chaque traitement et dont nous avons extrait le ratio de réponse fonctionnelle (FRR) sur lequel nous avons basé notre analyse ²². Il s'agit du ratio entre le taux d'attaque et le taux de consommation maximal.

En conditions constantes, nous avons bien observé une dépendance des taux de prédation à la température ²³. Mais, contrairement aux attentes, et bien que nous ayons constaté que le métabolisme augmentait avec la température, nous avons trouvé ici qu'en augmentant la température, la prédation diminuait. Et concernant la réponse au traitement stochastique, celle-ci n'était pas équivalente à celle de la température moyenne, comme nous l'avons observé pour le métabolisme. En effet, la prédation était fortement altérée et ce, au même point que le traitement à température maximale.

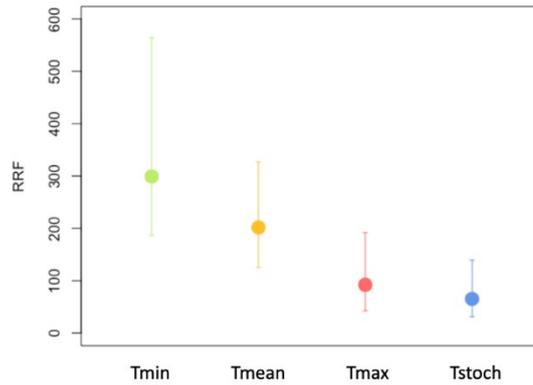


Figure 2 : Ratio de Réponse Fonctionnelle (RRF) associé à chaque traitement

3.3 Demande versus apport en énergie

Pour tester l'hypothèse initiale, nous avons lié par traitement le coût métabolique et l'impact de prédation correspondant. Une direction inattendue est trouvée ici avec une corrélation négative alors que nous avions prédit que les besoins physiologiques sous-tendraient l'acquisition de ressources, ce qui se serait traduit par une relation positive.

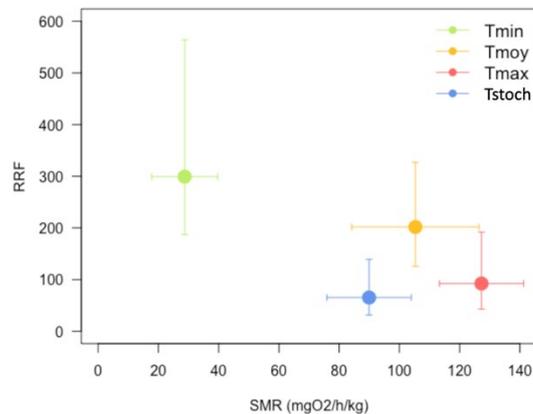


Figure 3 : Taux métabolique standard (SMR) et Ratio de Réponse Fonctionnelle (RRF) par traitement

4. DISCUSSION

Ces résultats montrent de façon surprenante que le coût métabolique n'a pas augmenté ni même été affecté par la variabilité thermique. Cela encourage à examiner les capacités d'adaptation des organismes : le rôle de la fenêtre temporelle ici considérée et, à des échelles plus fondamentales, un éventuel effet sur les flux bioénergétiques au niveau subcellulaire (mitochondrial), par exemple.

Nous avons aussi trouvé que la stochasticité entraîne une réduction marquée du prélèvement des ressources. Cependant, le fait que les besoins énergétiques ne soient pas réduits simultanément suggère que l'acquisition de ressources ne sera pas suffisante pour satisfaire la demande énergétique.

Un apport nutritif qui ne répond pas pleinement aux besoins physiologiques a également été observé dans des conditions de réchauffement constant, un phénomène désigné sous le nom de « *mismatch* thermique »²⁴⁻²⁶. La relation que nous avons obtenue dans des conditions de réchauffement constant soutient également cette observation.

Ici, nous montrons que la stochasticité induit également un *mismatch* thermique, identifiant ainsi un levier par lequel la *fitness* des organismes pourrait être dramatiquement affectée par de telles conditions environnementales. À une échelle plus large, et combiné à des asymétries de tolérance thermique proie-prédateurs, des répercussions sur les réseaux trophiques sont ainsi à anticiper²⁴.

Une explication mécanistique qui pourrait être avancée pour cet appétit réduit malgré des coûts énergétiques élevés est que le poisson cherche à conserver une marge dans sa performance aérobie²⁷. En effet, le poisson pourrait diminuer les coûts associés à la digestion et ainsi conserver plus d'énergie résiduelle pour d'autres tâches aérobies (locomotion, défense immunitaire, investissement reproductif, réparation cellulaires). Une telle stratégie pourrait être mise en place pour faire face à des conditions rudes²⁸

LIST OF REFERENCES (*only for scientific papers*)

1. Laufkötter, C., Zscheischler, J. & Frölicher, T. L. High-impact marine heatwaves attributable to human-induced global warming. *Science* **369**, 1621–1625 (2020).
2. Burggren, W. W. Inadequacy of typical physiological experimental protocols for investigating consequences of stochastic weather events emerging from global warming. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **316**, R318–R322 (2019).
3. Gerhard, M. *et al.* Environmental variability in aquatic ecosystems: Avenues for future multifactorial experiments. *Limnology and Oceanography Letters* **8**, 247–266 (2023).
4. Slein, M. A., Bernhardt, J. R., O'Connor, M. I. & Fey, S. B. Effects of thermal fluctuations on biological processes: a meta-analysis of experiments manipulating thermal variability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **290**, 20222225 (2023).
5. Bennett, A. F. & Lenski, R. E. Evolutionary Adaptation to Temperature. Vi. Phenotypic Acclimation and Its Evolution in *Escherichia Coli*. *Evolution* **51**, 36–44 (1997).
6. Bernhardt, J. R., O'Connor, M. I., Sunday, J. M. & Gonzalez, A. Life in fluctuating environments. *Phil. Trans. R. Soc. B* **375**, 20190454 (2020).
7. Jensen, J. L. W. V. Sur les fonctions convexes et les inégalités entre les valeurs moyennes. *Acta Mathematica* **30**, 175–193 (1906).
8. Vasseur, D. A. *et al.* Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proc. R. Soc. B* **281**, 20132612 (2014).
9. Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. & West, G. B. TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. *Ecology* **85**, 1771–1789 (2004).
10. Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M. & Réale, D. Energy metabolism and animal personality. *Oikos* **117**, 641–653 (2008).
11. Kooijman, B. & Kooijman, S. A. L. M. *Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation*. (Cambridge University Press, 2010).
12. Réale, D. *et al.* Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Phil. Trans. R. Soc. B* **365**, 4051–4063 (2010).
13. Dudgeon, D. *et al.* Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* **81**, 163–182 (2006).
14. Jørgensen, L. B., Ørsted, M., Malte, H., Wang, T. & Overgaard, J. Extreme escalation of heat failure rates in ectotherms with global warming. *Nature* **611**, 93–98 (2022).
15. Paaïjmans, K. P. *et al.* Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology* **19**, 2373–2380 (2013).
16. Chabot, D., Steffensen, J. F. & Farrell, A. P. The determination of standard metabolic rate in fishes: measuring smr in fishes. *J Fish Biol* **88**, 81–121 (2016).
17. Svendsen, M. B. S., Bushnell, P. G. & Steffensen, J. F. Design and setup of intermittent-flow respirometry system for aquatic organisms. *Journal of Fish Biology* **88**, 26–50 (2016).
18. DeLong, J. P. *Predator Ecology: Evolutionary Ecology of the Functional Response*. (Oxford University Press, 2021).
19. Holling, C. S. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *The Canadian Entomologist* **91**, 385–398 (1959).
20. Beaufort RiverLy, I. U., Moatar, F., Sauquet, E. & Magand, C. PROJET TIGRE - THERMIE EN RIVIERE :
21. Fry, F. E. J. 1 - The Effect of Environmental Factors on the Physiology of Fish. in *Fish Physiology* (eds Hoar, W. S. & Randall, D. J.) vol. 6 1–98 (Academic Press, 1971).
22. Cuthbert, R. N., Dickey, J. W. E., Coughlan, N. E., Joyce, P. W. S. & Dick, J. T. A. The Functional Response Ratio (FRR): advancing comparative metrics for predicting the ecological impacts of invasive alien species. *Biol Invasions* **21**, 2543–2547 (2019).
23. Englund, G., Öhlund, G., Hein, C. L. & Diehl, S. Temperature dependence of the functional response. *Ecology Letters* **14**, 914–921 (2011).
24. Bideault, A. *et al.* Thermal mismatches in biological rates determine trophic control and biomass distribution under warming. *Global Change Biology* **27**, 257–269 (2021).
25. Huey, R. B. & Kingsolver, J. G. Climate Warming, Resource Availability, and the Metabolic Meltdown of Ectotherms. *The American Naturalist* **194**, E140–E150 (2019).
26. Lemoine, N. P. & Burkepile, D. E. Temperature-induced mismatches between consumption and metabolism reduce consumer fitness. *Ecology* **93**, 2483–2489 (2012).
27. Jutfelt, F. *et al.* 'Aerobic scope protection' reduces ectotherm growth under warming. *Functional Ecology* **35**, 1397–1407 (2021).
28. Schradin, C., Makuya, L., Pillay, N. & Rimbach, R. Harshness is not stress. *Trends in Ecology & Evolution* **38**, 224–227 (2023).