



Dynamiques de la productivité des poissons fourrages dans les milieux humides riverains du lac Saint-Jean

par Maude Ouellet-Fortin B. Sc.

Mémoire présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi en vue de l'obtention du grade de maîtrise ès sciences (M. Sc.) en ressources renouvelables (ressources biologiques)

Québec, Canada

© Maude Ouellet-Fortin, 2026

RÉSUMÉ

L'époque actuelle se distingue par une prise de conscience accrue des effets de l'activité humaine sur l'environnement, ce qui suscite un intérêt grandissant pour les enjeux écologiques. Les écosystèmes aquatiques d'eau douce sont particulièrement touchés par les impacts de l'anthropisation en raison de leur forte connectivité avec les milieux terrestres. La détérioration de ces habitats se traduit par une perte d'hétérogénéité et un déclin de la biodiversité, contribuant à l'affaiblissement de la résilience des écosystèmes. Les poissons fourrages représentent un élément clé des réseaux trophiques aquatiques dont la dynamique influence directement la biodiversité et la stabilité des écosystèmes. L'écologie des poissons fourrages d'eau douce demeure largement sous-étudiée, notamment en raison de leur faible valeur pour l'exploitation. Parmi les habitats favorables aux poissons fourrages d'eau douce, les milieux humides riverains offrent des conditions particulièrement propices à leur croissance et leur survie, bien qu'ils comptent parmi les écosystèmes les plus menacés à l'échelle mondiale. Ce projet vise à approfondir les connaissances sur le potentiel de productivité des poissons fourrages dans les milieux humides riverains et la compréhension de l'impact des perturbations d'origine anthropique sur la composition et la dynamique écologique de ces espèces. Pour répondre à ces objectifs, dix milieux humides riverains, auquel un niveau de pression anthropique a été attribué en fonction de l'usage des terres à l'échelle des bassins versants, ont été échantillonnés à la seine en juillet 2023. La composition et la productivité des communautés de poissons fourrages ont été évaluées de même que la réponse de ces espèces aux perturbations d'origine anthropique et aux variables environnementales mesurées. L'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) des poissons fourrages a été employée pour estimer la contribution des différentes sources d'énergie soutenant le régime alimentaire de ces espèces et pour caractériser la dynamique de ces apports en fonction des conditions environnementales. La productivité globale des poissons fourrages, et plus particulièrement celle du méné à tache noire (*Hudsonius hudsonius*), s'est révélée plus élevée dans les milieux humides dont les bassins versants étaient soumis à la pression anthropique la plus faible. Les résultats des modèles additifs généralisés (MAG) indiquent une déviance totale expliquée de 45,7 % pour la productivité des poissons fourrages, celle-ci étant significativement influencée par le carbone organique dissous (COD) selon une relation unimodale avec un optimum autour de 20 mg/L, ainsi que par les nitrates et la turbidité suivant une relation linéaire négative. La richesse des communautés de poissons fourrages, quant à elle, était expliquée par une déviance totale de 58,3 %, avec des effets similaires du COD et des nitrates, et une influence de la Chl-a selon une relation unimodale, présentant un optimum à près de 5 µg/L. Les modèles de mélanges appliqués pour identifier les sources énergétiques soutenant les régimes alimentaires des poissons fourrages ont montré que le taux de nitrates constitue le facteur principal influençant la dynamique trophique, avec une diminution de la contribution des sources allochtones lorsque les concentrations en nitrates augmentent jusqu'à une contribution nulle au-delà de 3 ppm. Dans l'ensemble, la contribution allochtone aux poissons fourrages demeure faible, mais les résultats pour la perchaude spécifiquement indiquent qu'elle pourrait jouer un rôle central dans la productivité de cette espèce. Cette étude met en évidence le rôle prépondérant du carbone d'origine terrestre dans la dynamique trophique des milieux humides riverains, soulignant l'importance de la connectivité entre les écosystèmes. Elle souligne également les impacts anthropiques, tant à l'échelle des bassins versants que localement, qui influencent la productivité et la richesse des communautés de poissons fourrages, menaçant ainsi l'équilibre de ces habitats.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES FIGURES.....	iv
LISTE DES ANNEXES.....	v
REMERCIEMENTS	vi
AVANT-PROPOS	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Mise en contexte	1
Analyse des isotopes stables	7
Objectifs.....	9
CHAPITRE 1: DYNAMICS OF FORAGE FISH PRODUCTIVITY IN RIPARIAN WETLANDS OF LAKE SAINT-JEAN	11
1.1 Abstract.....	11
1.2 Introduction.....	12
1.3 Material and methods.....	15
1.3.1 Study sites.....	15
1.3.2 Sampling.....	16
1.3.3 Laboratory procedures	17
1.3.4 Data analysis	19
1.3.4 Stable isotopes analysis	21
1.4 Results.....	23
1.4.1 Variation of environmental conditions	23
1.4.2 Forage fish productivity indices and community composition in wetlands.....	25
1.4.3 Contribution of different energy sources	28
1.5 Discussion.....	31
1.5.1 Effects of anthropogenic disturbances on forage fish communities	32
1.5.2 Correlation between turbidity and the intensity of anthropogenic disturbances.....	34
1.5.3 Anthropogenic disturbances associated with nitrates	37
1.5.4 Trophic dynamics in riparian wetlands.....	38
1.6 Concluding remarks	40
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	43
Annexes.....	59

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Principal component analysis (PCA) of non-collinear environmental variables (left). Geographic map of the sites physical locations (right). Agricultural areas are shown in yellow and orange, while urban surfaces are shown in red. Gray lines delineate the watersheds.	24
Figure 2. Mean values of turbidity, nitrates, conductivity, and total phosphorus by level of anthropogenic pressure. Different letters for turbidity indicate significant differences between groups (Tukey's HSD).	25
Figure 3. ANOVA analysis of forage fish productivity according to the level of anthropogenic pressure (left). Relative proportions of fish species at each site based on seine net catches (right). The color band at the bottom of the right panel represents the level of anthropogenic pressure associated with each site, using the same color scheme as in the left panel. See Appendix B for species abbreviations.	26
Figure 4. Smoothed curves of significant predictors of forage fish productivity (left) and species richness (right) (GAMs analyses).....	27
Figure 5. Posterior density distributions of each energy source by anthropogenic pressure level, including random factors sites, for all forage fish species combined (Treatment model, MixSIAR).	29
Figure 6. Sources contribution according to continuous effects: nitrates (top left) and conductivity (top right) for all forage fish species. Allochthonous contribution as a function of the observed productivity of Yellow Perch (bottom left). Comparison of posterior distributions of Yellow Perch trophic positions between two nitrate levels (bottom right). Nitrate group < 3 ppm, n = 52; nitrate group ≥ 3 ppm, n = 15.	31

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE A. Sites additional data.....	60
ANNEXE B. Scientific, common and French names of captured species.....	62
ANNEXE C. Forage fish productivity of study sites.....	63
ANNEXE D. Collinearity graph of environmental variables	64
ANNEXE E. Statistics results.....	65
ANNEXE F. DIC comparison results of MixSIAR models for all forage species	68
ANNEXE G. Complément d'informations – Poissons fourrages du lac Saint-Jean.....	69

REMERCIEMENTS

À l'approche de la fin de ma maîtrise, le sentiment qui m'anime est définitivement la profonde gratitude et la reconnaissance envers mon entourage qui m'a soutenue à chaque étape de mon retour aux études. Grâce à leur appui tout au long de mon parcours, j'ai eu la chance de retourner sur les bancs d'école en quête de mon identité professionnelle dans un domaine qui m'interpelle depuis longtemps et qui me permet de me sentir accomplie.

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de maîtrise, Olivier Morissette. Merci d'avoir guidé une agronome un peu perdue avec autant d'ouverture dans ce processus de retour aux études et avec autant de générosité dans ton temps et dans ton enseignement. Je me considère très chanceuse d'avoir pu apprendre aux côtés d'un passionné d'écologie aquatique, mais également d'un grand pédagogue. Avec ton soutien, ce parcours est devenu une expérience fondatrice, alliant apprentissages, autonomie et rigueur scientifique. Merci de m'avoir accompagné dans ce cheminement avec autant de compréhension, me permettant de concilier avec plus de facilité mes rôles de jeune mère et d'étudiante à la maîtrise.

Merci à mon codirecteur, Pascal Sirois, pour sa confiance en me faisant une place dans l'équipe de recherche de la CREAE.

Merci également à l'ensemble des membres de la CREAE pour les nombreux échanges d'encouragements et de conseils tellement pertinents. Vous avez écouté mes histoires de bébé malade et de nuits sans sommeil avec une sincère compassion. Ce fut un réel bonheur de vous côtoyer durant ces trois dernières années. Anne-Lise et Sonya, merci pour votre encadrement sécurisant, enrichissant et instructif. Votre contribution dans nos projets est indispensable et fondamentale. Vous le faites avec bienveillance et une infinie patience.

Merci à Shanan qui fut d'une grande assistance pour mon laboratoire, ainsi qu'à mes précieuses aides sur le terrain; Megan, Margaux et Anna-Ève. Ces semaines d'échantillonnages furent un pur plaisir et je n'aurais pas pu espérer de meilleures collègues pour m'accompagner dans cette étape.

Anna-Eve, mon coup de cœur universitaire. Si l'amour n'a pas d'âge, notre amitié en est une belle preuve. Notre précieuse complicité a donné lieu à de riches échanges, de profondes discussions et surtout de nombreux fous rires. Merci pour ton support inestimable et ton empathie (parfois?).

J'aimerais également remercier Milla et Crysta du laboratoire de limnologie de l'UQAC qui ont été d'une grande aide pour mes données environnementales. Vous avez fait preuve d'une générosité précieuse pour mon projet, que j'apprécie sincèrement.

Merci à Cristina Charrette pour tes précieux conseils qui m'ont aidée à me poser les bonnes questions, à préciser mon projet et à approfondir ma compréhension globale.

Merci à ma merveilleuse famille, mon filet de sécurité et mon miroir embellissant, qui me permet de croire en moi et d'avancer malgré les embûches. Me voir à travers votre regard m'a donné le courage et la confiance nécessaire de prendre d'aussi grandes décisions. Merci pour votre amour inconditionnel qui me porte à chaque instant.

Éric, mon amour, mon indéfectible support qui a enduré sans broncher mes remises en question, mon stress et ma fatigue. Qui tient le fort de notre petite famille sans me faire culpabiliser ou douter de mes choix. Simplement parce que tu es comme ça, généreux et aimant. Merci d'être à mes côtés, Nathan et moi sommes choyés de t'avoir.

Pour toi, Nathan, qui guéri tout de sourires et de rires. Depuis ta naissance, tout prend son sens. J'espère avec le temps te montrer comme la vie est belle et qu'il faut la vivre pleinement, mais avec humilité. Nous sommes si petits devant le monde et nous avons tout à apprendre de ce qui nous entoure. Il faut simplement s'arrêter, tendre l'oreille et le cœur, la nature nous chuchote une immensité de riches leçons.

Et à vous qui veillez sur moi avec sollicitude depuis votre nuage, je ne vous oublie pas et j'aspire à vivre pour vous.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été rédigé dans le cadre de la maîtrise en ressources renouvelables de l'Université du Québec à Chicoutimi. Le projet a été mené sous la direction d'Olivier Morissette et la codirection de Pascal Sirois, professeurs au Département des Sciences fondamentales à l'UQAC. Il est le résultat d'une collaboration entre la Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées et le ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP). Ce projet s'inscrit dans le cadre de l'acquisition de données visant à évaluer l'impact de l'utilisation du territoire sur la préservation des habitats ainsi que dans l'appui aux actions de restauration et de préservation des milieux humides comme stratégie de gestion intégrée des ressources.

La formule retenue pour la rédaction du mémoire adopte le format d'un article scientifique rédigé en anglais et présenté au chapitre principal. Une introduction générale et une conclusion générale, toutes deux rédigées en français, encadrent le cœur du mémoire afin de contextualiser le sujet dans son cadre scientifique et d'en souligner les contributions. Des données complémentaires relatives spécifiquement au lac Saint-Jean sont également présentées en annexe.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Mise en contexte

Depuis les années 1980, les enjeux environnementaux suscitent une attention croissante dans une ère caractérisée par les impacts perceptibles des activités humaines sur la planète (Tickner *et al.* 2020; Cooke *et al.* 2023). Les changements climatiques, l'appropriation et l'exploitation intensive des terres ainsi que la pollution à l'échelle mondiale exercent une pression sans précédent sur les écosystèmes, se traduisant notamment par une perte d'hétérogénéité des habitats (Maskell *et al.* 2019; Tickner *et al.* 2020). Il en découle une contraction des niches écologiques et un affaiblissement de la résilience des écosystèmes, entraînant un déclin de la biodiversité (Cardinale *et al.* 2012; Tickner *et al.* 2020). Ces pressions cumulées contribuent à ce qui est désormais reconnu comme la sixième extinction massive (Tickner *et al.* 2020).

Les écosystèmes d'eau douce sont parmi les plus impactés et en péril sur la planète, avec une diminution de l'abondance des populations de vertébrés suivies de plus de 80% depuis les années 1970, d'après le *WWF Living Planet Index* (Tickner *et al.* 2020; Cooke *et al.* 2023). La forte connectivité entre les milieux terrestres et les réseaux hydriques des bassins versants rendent ces systèmes particulièrement vulnérables aux pressions anthropiques telles que l'agriculture intensive, l'industrialisation et l'urbanisation (Dudgeon *et al.* 2006; Collen *et al.* 2014). Les rivières, les lacs et les milieux humides d'eau douce couvrent seulement 0.8% de la surface de la Terre et contiennent une infime part de l'eau mondiale, soit seulement 0.01% (Stendera *et al.* 2012; Tickner *et al.* 2020). C'est toutefois 12% de la biodiversité globale qui est supportée par ces habitats ainsi que près de 40% des espèces de poissons qui vivent dans les écosystèmes d'eau douce (Dudgeon *et al.* 2006; Strayer et Dudgeon 2010; Tickner *et al.* 2020; The Nature Conservancy et Areas and WWF 2022).

Parmi les 23 500 espèces fauniques dépendantes des eaux douces évaluées pour la Liste rouge de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), le quart de celles-ci seraient actuellement menacées d'extinction (Collen *et al.* 2014; Albert *et al.* 2021; Sayer *et al.* 2025). En

Amérique du Nord, le taux d’extinction des espèces d’eau douce atteindrait 4% par décennie ce qui représente cinq fois plus que les espèces que l’on retrouve dans tout autre habitat terrestre (Dudgeon *et al.* 2006). Chez les vertébrés d’eau douce, les poissons ont connu au cours du XX^e siècle le taux d’extinction le plus élevé au monde (Guy *et al.* 2021). Ce taux est estimé à 877 fois le taux d’extinction de référence, lequel correspond au taux d’extinction naturel en l’absence de pressions humaines, soit une extinction tous les trois millions d’années (Burkhead 2012).

Malgré la perte flagrante d’habitats et de biodiversité, un déséquilibre évident persiste dans les efforts déployés pour la conservation des biotes et biotopes d’eau douce par rapport à ceux des milieux marins (Barouillet *et al.* 2024). Alors que les publications scientifiques pour la conservation des écosystèmes ont considérablement augmenté depuis les années 1990, les milieux d’eau douce demeurent largement sous-représentés. Face à cette situation, les écologistes spécialisés en écosystèmes d’eau douce soulignent l’ampleur mondiale de la crise de biodiversité et pointent l’absence d’un cadre politique global structuré pour y répondre (Bunn 2016; Darwall *et al.* 2018; Arthington 2021).

Les principales menaces en cause quant au déclin de la biodiversité en eau douce peuvent être résumées en cinq catégories et sont directement ou indirectement d’origine anthropique ; l’altération de la qualité de l’eau, les modifications à l’écoulement naturel de l’eau, la destruction ou la dégradation des habitats, l’introduction d’espèces exotiques envahissantes ainsi que la surexploitation des ressources aquatiques (Dudgeon *et al.* 2006). Qu’elle ait pour but la pêche de subsistance, commerciale ou récréative, l’exploitation des ressources aquatiques peut avoir des conséquences directes sur les stocks en cas d’une gestion inadaptée. De plus, la disparition ou le déclin des espèces de niveaux trophiques inférieurs peut compromettre le soutien trophique nécessaire aux espèces ciblées par la pêche (Smith *et al.* 2011). Une diminution marquée de l’abondance des espèces proies peut provoquer, par un effet relationnel *bottom-up*, une réduction subséquente des populations de

prédateurs piscivores (Stewart et Jones 2001; Boldt *et al.* 2022; Brunet *et al.* 2023), reflétant la dépendance trophique entre les niveaux inférieurs et supérieurs du réseau alimentaire.

Les poissons prisés pour la pêche sont en grande partie des espèces piscivores dont l'alimentation hautement calorique permet de soutenir plus efficacement une forte croissance et une importante production de biomasse (Elliott et Hurley 2000). Les poissons fourrages occupent une grande importance dans la composition du régime alimentaire de ces espèces. Ce regroupement de poissons comprend l'ensemble des espèces de petite taille ainsi que les jeunes stades de vie de certaines espèces, qui sont particulièrement vulnérables à la prédation durant cette période en raison de leur petite taille (Lévesque *et al.* 2023). Les espèces non-exploitées sont toutefois sous-étudiées et leur écologie reste encore aujourd'hui largement méconnue (Rypel *et al.* 2021; Lackmann *et al.* 2024; Clancy *et al.* 2025). Afin d'assurer une exploitation durable et la conservation de l'ensemble des espèces, il importe de considérer la nature hautement interactive et dynamique des écosystèmes aquatiques.

Malgré que les poissons fourrages ne soient généralement pas particulièrement visés par la pêche sportive ou commerciale, ils représentent d'importantes biomasses et occupent divers rôles dans les milieux aquatiques qui ont des répercussions bénéfiques directes sur les espèces exploitées (Clancy *et al.* 2025). Leur contribution importante au régime alimentaire des poissons carnassiers et autres prédateurs, tels que les oiseaux échassiers, les reptiles, les amphibiens et les mammifères, leur confère notamment un impact majeur dans le transfert de nutriments en tant qu'intermédiaire avec les ressources basales, dont la matière organique allochtone (Clancy *et al.* 2025). Le régime alimentaire des poissons fourrages étant majoritairement constituée de zooplancton et d'invertébrés (Diller *et al.* 2022), la pression de prédation qu'ils exercent peut modifier la composition des communautés de niveaux trophiques inférieurs. Les poissons fourrages peuvent ainsi être à l'origine de différents types de cascades trophiques modulant les écosystèmes qu'ils occupent (Clancy *et al.* 2025). Malgré leur grande importance écologique, les connaissances demeurent limitées quant aux aspects biologiques

de ces espèces non exploitées, et cette lacune est encore plus marquée chez les poissons fourrages d'eau douce (Guy *et al.* 2021; Rypel *et al.* 2021; Boldt *et al.* 2022; Lackmann *et al.* 2024; Clancy *et al.* 2025).

Les poissons fourrages d'eau douce ont une niche écologique particulièrement restreinte. Leur régime alimentaire, combiné à une faible capacité natatoire, confine la majorité de ces espèces aux zones peu profondes, en particulier durant leurs premiers stades de vie (Plourde-Lavoie et Sirois 2016). Les proies potentielles comme les macroinvertébrés et le zooplancton y sont nombreuses, tout comme la présence d'abris tels que de la végétation aquatique ou des débris organiques. Qu'ils s'agissent d'étangs, de marais ou marécages, les milieux humides constituent d'ailleurs des habitats de prédilection pour les poissons fourrages (Kaggwa *et al.* 2009; Yurek *et al.* 2013; Plourde-Lavoie et Sirois 2017). Plusieurs caractéristiques en font des sites de fraie potentiels de grande qualité pour ces espèces. Le réchauffement plus hâtif de la température de l'eau dû à la faible profondeur est un critère essentiel, puisqu'il détermine et enclenche physiologiquement le début de la fraie pour les espèces se reproduisant au printemps (Plourde-Lavoie et Sirois 2017). De plus, la présence de végétation et de structures organiques submergées (billots de bois, racines, arbres, etc.) permet le dépôt et la survie des masses d'œufs de certaines espèces de poissons en plus de fournir un abri contre de nombreux prédateurs (Kraus et Jones 2012; Plourde-Lavoie et Sirois 2017; Plourde-Lavoie *et al.* 2018).

Or, les milieux humides figurent parmi les écosystèmes les plus menacés à l'échelle mondiale, leur disparition progressant à un rythme qu'on estime trois fois plus rapide que celui des habitats forestiers (Tickner *et al.* 2020). Depuis le début du 20^e siècle, c'est plus de la moitié des milieux humides qui ont été détruits par l'homme dans le monde (Davidson 2014; Tickner *et al.* 2020; Cloern *et al.* 2021; Dworak *et al.* 2022). Des superficies encore existantes, près de 65% sont aujourd'hui classées comme étant modérément à fortement menacées (Vörösmarty *et al.* 2010; Sayer *et al.* 2025). La problématique est d'ailleurs encore plus importante pour les zones humides intérieures

comparativement aux milieux humides côtiers, autant pour la vitesse du déclin que pour la perte de superficies (Davidson 2014; Cloern *et al.* 2021). Au Québec, les milieux humides occupent environ 12.5% de la superficie totale de la province, dont 8% font partie d'une aire protégée (Pellerin et Poulin 2013). Peu d'études relatent précisément le bilan de milieux humides au Québec mais les pertes se situent possiblement entre 40 et 80%, en étant plus importantes dans les zones très anthropisées (Pellerin et Poulin 2013).

L'appropriation de ces milieux humides à des fins industrielles, agricoles ou résidentielles se fait aux dépens des nombreux services écologiques rendus par ces écosystèmes (Guareschi *et al.* 2019). Ils purifient et détoxifient l'eau, séquestrent de grandes quantités de carbone, régulent l'écoulement des eaux en plus d'héberger une riche biodiversité, dont plusieurs espèces sont dépendantes des milieux humides (Beerens *et al.* 2017; Moomaw *et al.* 2018; Cloern *et al.* 2021; Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (MELCC) 2021). En terme de valeur des services écologiques par unité de surface, les milieux humides ont d'ailleurs la valeur la plus élevée de tous les biomes (Cloern *et al.* 2021).

La vulnérabilité des milieux humides compromet la conservation de la biodiversité qu'ils abritent et soutiennent à différentes échelles écologiques. Leur grande complexité intrinsèque rend encore difficile la compréhension précise des mécanismes écologiques qui y sont en jeu. Les milieux aquatiques peu profonds tendent généralement vers deux états d'équilibre distincts. Le premier se caractérise par une eau claire dominée par la végétation aquatique submergée, tandis que le second est marqué par une forte biomasse algale et une turbidité élevée (Scheffer *et al.*, 1993). La transition entre ces deux états dépend en grande partie de la disponibilité des nutriments dans le milieu, ceux-ci favorisant la production primaire autochtone et donc stimulant la prolifération du phytoplancton et des algues. Les activités anthropiques telles que l'agriculture ont comme impact d'augmenter fortement les apports de nutriments dans les milieux humides (Chambers *et al.* 2002; Liu *et al.* 2022; Norambuena *et al.* 2022). L'urbanisation et la déforestation augmentent également le ruissellement

de nutriments en plus de diminuer la capacité de filtration des zones ripariennes, exposant les écosystèmes aquatiques à proximité à des altérations écologiques majeures (Keva *et al.* 2022).

Selon Macura *et al.* (2019), la variabilité du taux de production des poissons fourrages dans les milieux humides côtiers est en grande partie attribuable à la dégradation de la qualité et la réduction de l'étendue de ces habitats aquatiques. En raison de leur proximité fréquente avec des zones anthropisées, les milieux humides riverains sont exposés à des pressions similaires, ce qui influence également la productivité des poissons fourrages dans ces écosystèmes (Diller *et al.* 2022). Les perturbations d'origine anthropique entraînent une altération notable des réseaux trophiques, notamment en modifiant la disponibilité et la composition des ressources alimentaires (Sierszen *et al.* 2006). Par exemple, la déforestation, la réduction de la densité de la canopée végétale et l'homogénéisation de la biodiversité des zones ripariennes et littorales ont des effets négatifs documentés sur la composition des communautés de macroinvertébrés, qui représentent une source alimentaire majeure pour de nombreuses espèces de poissons (Thornhill *et al.* 2017; Vimos-Lojano *et al.* 2020)

D'après MacLeod *et al.* (2022), la production de biomasse des poissons est directement influencée par divers stress d'origine anthropique, notamment la dégradation des habitats, la pollution et la présence d'espèces envahissantes. Ces facteurs perturbent les mécanismes biologiques essentiels des poissons, compromettant ainsi la survie des individus et la viabilité des populations. La quantification de la production de biomasse de poisson constitue donc un élément clé à prendre en compte, dans la mesure où la concentration de biomasse des proies détermine en grande partie la disponibilité alimentaire pour les prédateurs qui en dépendent. Il en résulte une plus grande efficacité de se nourrir et ainsi un meilleur support dans les périodes critiques telles que la saison de reproduction ou encore les premiers stades de développement (Yurek *et al.* 2013).

Analyse des isotopes stables

Les écosystèmes aquatiques constituent des systèmes ouverts dans lesquels l'énergie à la base des réseaux trophiques provient à la fois de sources externes, appelées allochtones, et de production interne, dite autochtone (Allen *et al.* 2024).

La matière organique allochtone constitue une source importante de carbone pour les milieux aquatiques lenticques et peut y être introduite sous différentes formes, notamment sous forme de matière organique particulaire (POM) et de carbone organique dissous (COD) (Cole *et al.* 2006). La POM allochtone comprend notamment la litière végétale et les détritiques terrestres (Allen *et al.* 2024), tandis que le COD correspond à la fraction dissoute de la matière organique transportée vers les écosystèmes aquatiques. La matière allochtone contribue de manière importante aux interactions trophiques et au support à la biodiversité des espèces retrouvées dans ces milieux (Glaz *et al.* 2012). Les milieux humides diffèrent toutefois de cette interprétation traditionnelle étant donné l'importante production primaire autochtone provenant du phytoplancton et la biomasse algale qui y est plus abondante (Hamilton *et al.* 1992). Les répercussions de ces processus biogéochimiques sur les sources énergétiques soutenant les communautés de poissons fourrages dans les milieux humides demeurent, à ce jour, mal connues. De plus, les pressions anthropiques qui affectent les différents habitats des espèces étudiées entraînent des modifications des caractéristiques et des processus écologiques des milieux. Ces altérations influencent le flux des nutriments et du carbone organique, se traduisant par des variations dans les contributions allochtones et autochtones. L'analyse des isotopes stables est fréquemment utilisée afin de quantifier les contributions des différentes sources énergiques à la base de ces interactions écosystémiques et afin de refléter l'impact de ces perturbations anthropiques (Alp et Cucherousset 2022).

Un isotope d'un élément chimique représente une forme de celui-ci qui se distingue au niveau atomique par un nombre différent de neutrons dans le noyau (Fry 2006). Un atome est composé d'un noyau comprenant des protons et des neutrons, autour duquel gravitent des électrons. Les neutrons contribuent à la stabilité du noyau en maintenant une certaine distance entre les protons, dont les

charges positives tendraient à les repousser mutuellement. Le terme d'isotope stable réfère à la différenciation avec les isotopes radioactifs. Ces derniers ont un nombre plus élevé de neutrons qui déséquilibrent le noyau et le rends très instable (Fry 2006). Les isotopes d'un élément chimique ont la même charge élémentaire mais ont toutefois une masse atomique qui diffère. Il en résulte des propriétés chimiques et physiques différentes influençant leur intégration dans les réactions chimiques et biogéochimiques (Jardine *et al.* 2003; IAEA 2024). Ce sont principalement les réactions de fractionnement et de mélange qui infèrent la proportion d'isotopes lourds ou légers utilisée, ces derniers ayant une vitesse de réaction plus élevée (Fry 2006; Gladyshev 2009). Ces deux processus sont à la base de la répartition des isotopes stables dans la biosphère et permettent notamment d'étudier les signatures isotopiques des organismes (Jardine *et al.* 2003). Par leurs processus biologiques, ces organismes intègrent des proportions variables d'isotopes lourds et légers, ce qui permet d'obtenir diverses informations sur leur écologie et leur environnement, ainsi que de comparer des milieux soumis à différentes conditions environnementales (Glaz *et al.* 2012). C'est d'ailleurs le ratio des isotopes lourds par rapport aux plus légers (notation δ suivi de l'isotope lourd) par rapport à des éléments de référence qui font l'objet de la majorité des études. Les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) constituent des traceurs largement utilisés pour analyser la structure trophique et le fonctionnement des écosystèmes (Bergfur *et al.* 2009; Gladyshev 2009).

Le CO_2 atmosphérique présente une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ d'environ -8 ‰. Lors de la photosynthèse, les plantes terrestres de type C3 intègrent ce carbone dans le cycle de Calvin tout en induisant un taux de fractionnement isotopique d'environ -20 ‰. Il en résulte des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ relativement constantes chez les producteurs primaires allochtones d'environ -28 ‰ (Fry 2006). En eau douce, cette valeur de $\delta^{13}\text{C}$ varie d'avantage en fonction du substrat rocheux, des apports minéraux des tributaires, de la décomposition de matière organique et de l'apport de CO_2 atmosphérique (Fry 2006). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient également fortement selon le niveau de production primaire et le type de milieu étudié (Fry 2006; Solomon *et al.* 2011). Le fractionnement isotopique du carbone au cours de l'assimilation par les consommateurs est généralement faible, de l'ordre de 0.4 ± 1.3 ‰, de sorte que

les valeurs de ratios isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ chez les consommateurs demeurent proches de celles de leurs sources alimentaires (Post 2002; Fry 2006; Nilsen *et al.* 2008; IAEA 2024). Cette relative stabilité s'explique par le fait que le carbone est principalement utilisé pour la synthèse des tissus structuraux, comme les lipides ou les protéines, et subit peu de transformations métaboliques qui pourraient modifier les ratios (Gladyshev 2009). Lorsque les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des différentes sources d'un écosystème sont connues, leur contribution relative au sein du réseau trophique peut ainsi être estimée.

Le ratio isotopique de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), quant à lui, augmente à chaque niveau trophique selon une valeur de fractionnement généralement estimée à 3–4 ‰, variant toutefois selon le matériel biologique et l'espèce étudiée (Post 2002; Fry 2006; Nilsen *et al.* 2008; IAEA 2024). Cette variation s'explique par l'excrétion préférentielle de l'isotope léger (^{14}N) sous forme de déchets azotés (ammoniac, urée, acide urique), entraînant une rétention plus marquée de l'isotope lourd (^{15}N) dans les tissus des consommateurs (McCutchan *et al.* 2003; Fry 2006; Gladyshev 2009).

Objectifs

La biologie et la productivité des communautés de poissons fourrages d'eau douce restent peu documentées malgré leur importance écologique, particulièrement dans un contexte où les habitats qu'ils occupent sont soumis à de fortes pressions anthropiques. À ce jour, le potentiel de productivité des communautés de poissons en eau douce demeure encore mal compris, tout comme les paramètres environnementaux qui le régissent (MacLeod *et al.*, 2022). Le lac Saint-Jean et ses zones humides riveraines offrent un cadre pertinent pour évaluer les dynamiques régissant les communautés de poissons fourrages et le potentiel d'habitat des milieux humides riverains. Dans cette perspective, cette étude cherche à identifier les facteurs écologiques qui soutiennent la productivité des poissons fourrages des milieux humides riverains, tout en évaluant l'impact des pressions anthropiques. Plus spécifiquement, elle poursuit trois sous-objectifs complémentaires : (1) examiner la variation des conditions environnementales des herbiers en fonction de la pression anthropique associée aux

bassins versants, (2) caractériser les indices de productivité des milieux humides riverains ainsi que la composition des communautés de poissons fourrages en fonction des conditions environnementales et de la pression anthropique et (3) évaluer la contribution des différentes sources d'énergie en fonction des variables environnementales et de la pression anthropique.

1.1 Abstract

The current period is characterized by an increased awareness of the effects of human activities on the environment, which has led to a growing interest in ecological issues. Freshwater aquatic ecosystems are particularly affected by anthropogenic impacts due to their strong connectivity with terrestrial environments. The degradation of these habitats results in a loss of heterogeneity and a decline in biodiversity, contributing to the weakening of ecosystem resilience. Forage fish play a key role in aquatic food webs, with their dynamics directly influencing biodiversity and ecosystem stability. However, the ecology of freshwater forage fish remains largely understudied, notably due to their low commercial value. Among the habitats favorable to freshwater forage fish, riparian wetlands provide particularly suitable conditions for their survival, although they rank among the most threatened ecosystems globally. This project aims to improve our understanding of the productivity potential of forage fish in riparian wetlands and to assess the impact of anthropogenic disturbances on the composition and ecological dynamics of these species. To achieve these objectives, ten riparian wetlands, each assigned a level of anthropogenic pressure based on land use in the watersheds, were sampled in July 2023. Seine netting of forage fish was conducted to assess community composition and productivity, as well as to evaluate the response of these species to anthropogenic disturbances and measured environmental variables. Stable isotope analysis of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) in forage fish was used to estimate the contribution of different energy sources supporting these species and to examine the dynamics of their diet in relation to environmental conditions. Overall forage fish productivity, and particularly for the Spottail Shiner (*Hudsonius hudsonius*), was higher in wetlands where the watersheds were subject to the lowest anthropogenic pressure. Results indicate that the GAM explained 45.7% of the total deviance in forage fish productivity, which was significantly influenced by dissolved organic carbon (DOC) following a dome-shaped relationship with an optimum around 20 mg/L, as well as by nitrates and turbidity following a decreasing linear relationship. Community richness was explained by a total deviance of 58.3%, with similar effects of DOC and nitrates, and an influence of Chl-a following a decreasing unimodal relationship with an optimum near 5 $\mu\text{g/L}$. Mixing models used to identify energy sources in the diet of forage fish revealed that nitrate levels are the most influential factor in trophic dynamics, leading to a decrease in allochthonous contribution as nitrate concentrations increase up to a null contribution beyond 3 ppm. Overall, the allochthonous contribution to forage fish remains low, but results for perch suggest that it may play a central role in the productivity of this species. This study highlights the role of terrestrially derived carbon in the trophic dynamics of riparian wetlands and underscores the importance of connectivity between ecosystems. It also demonstrates the impacts of human activities, both at the watersheds and more local scales, which affect forage fish productivity and richness, thereby threatening the balance of these habitats.

1.2 Introduction

Since the 1980s, environmental awareness has grown in response to the increasing impacts of human activities on the planet (Tickner *et al.* 2020; Cooke *et al.* 2023). The resulting anthropogenic pressures lead to a loss of ecosystem heterogeneity, affecting habitat integrity (Maskell *et al.* 2019; Tickner *et al.* 2020), a phenomenon particularly pronounced in aquatic environments (Xenopoulos *et al.* 2005; Dudgeon *et al.* 2006; Stendera *et al.* 2012; Albert *et al.* 2021). Freshwater ecosystems, which are strongly connected to terrestrial habitats, are among the most threatened (Tickner *et al.* 2020; Cooke *et al.* 2023) due to their vulnerability to intensive agriculture, industrialization, and urbanization (Dudgeon *et al.* 2006; Collen *et al.* 2014). These cumulative pressures contribute to what is now suggested as the sixth mass extinction (Tickner *et al.* 2020). In North America, the extinction rate of freshwater species is estimated at 4% per decade, which is five times higher than that of species in any other terrestrial habitat (Dudgeon *et al.* 2006). Among freshwater vertebrates, fish have experienced the highest extinction rate worldwide during the 20th century (Guy *et al.* 2021). In North America, this rate is estimated to be 877 times the background extinction rate, which corresponds to the natural extinction rate in the absence of human pressures—i.e., one extinction every three million years (Burkhead 2012).

Fish species targeted for recreational or commercial purposes attract considerable scientific attention, and funding is disproportionately allocated to species of higher public and economic interest, whereas non-target species, proportionally more likely to be threatened with extinction, remain largely understudied (Rypel *et al.* 2021; Lackmann *et al.* 2024; Clancy *et al.* 2025). To ensure sustainable exploitation and support biodiversity, it is nevertheless essential to consider the highly interactive and dynamic nature of aquatic ecosystems. Prey species, such as forage fish, represent significant biomass and occupy key ecological roles in aquatic environments, with direct repercussions on exploited species (Clancy *et al.* 2025). Despite their ecological importance, little is known about the biological aspects of these non-target species (Guy *et al.* 2021; Rypel *et al.* 2021;

Boldt *et al.* 2022; Lackmann *et al.* 2024; Clancy *et al.* 2025). This knowledge gap is even more pronounced for freshwater forage fish, for which information remains extremely limited.

Among the habitats favorable to freshwater forage fish, wetlands represent key habitats for many of these species (Kaggwa *et al.* 2009; Yurek *et al.* 2013; Plourde-Lavoie et Sirois 2017). These environments not only provide high-quality spawning sites and refuge areas but also support a rich biodiversity that contributes to the diet of forage fish (Kraus et Jones 2012; Plourde-Lavoie et Sirois 2017; Plourde-Lavoie *et al.* 2018). Wetlands, however, rank among the most threatened ecosystems globally, with their disappearance occurring at an estimated rate three times faster than forest habitats (Tickner *et al.* 2020). Since the beginning of the 20th century, more than half of the world's wetlands have been destroyed by human activities (Davidson 2014; Tickner *et al.* 2020; Cloern *et al.* 2021; Dworrak *et al.* 2022). Of the remaining areas, nearly 65% are now classified as moderately to highly threatened (Vörösmarty *et al.* 2010; Sayer *et al.* 2025). The issue is even more pronounced in inland wetlands than in coastal wetlands, both in terms of abundance and quality (Davidson 2014; Cloern *et al.* 2021). The vulnerability of wetlands therefore compromises the conservation of the biodiversity they support, particularly weakening the populations of forage fish that depend on them.

According to Macura *et al.* (2019), the variability in forage fish production in coastal wetlands is largely attributable to the degradation of aquatic habitat abundance and quality. Due to their frequent proximity to anthropogenic landscapes, riparian wetlands are exposed to similar pressures, which also affect forage fish productivity in these ecosystems (Diller *et al.* 2022). MacLeod *et al.* (2022) report that anthropogenic disturbances directly influence fish biomass production, notably through habitat degradation and pollutant inputs. These factors disrupt fundamental biological processes in fish, thereby compromising the viability of individuals and populations. Considering prey biomass production allows for a better estimation of food availability for dependent predators. This, in turn, enhances feeding efficiency and provides stronger support during critical periods, such as the breeding season or early developmental stages (Yurek *et al.* 2013).

Analysis of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope ratios is commonly used to quantify the contributions of different energy sources at the base of ecosystem interactions and to reflect the impacts of anthropogenic disturbances (Bergfur *et al.* 2009; Gladyshev 2009). Allochthonous matter, of terrestrial origin, in lentic aquatic systems plays a key role in trophic interactions and supports the biodiversity of species inhabiting these environments (Glaz *et al.* 2012). However, wetlands differ from this traditional interpretation due to the substantial autochthonous primary production from phytoplankton and their higher algal biomass (Hamilton *et al.* 1992). The effects of these biogeochemical processes on the energy sources supporting forage fish communities in wetlands remain poorly understood. Moreover, anthropogenic pressures affecting the various habitats of the studied species alter ecological characteristics and processes within these environments. These changes influence nutrient and organic carbon fluxes, resulting in variations in the relative contributions of allochthonous and autochthonous sources.

The biology and productivity of freshwater forage fish communities remain poorly documented despite their ecological importance, particularly in contexts where the habitats they occupy are subject to strong anthropogenic pressures. To date, the potential productivity of freshwater fish communities remains insufficiently characterized, as do the environmental factors that govern it (MacLeod *et al.*, 2022). Lake Saint-Jean (Québec, Canada) and its riparian wetlands provide a relevant setting for evaluating the dynamics governing forage fish communities and the habitat potential of riparian wetlands. Within this context, this study aims to identify the ecological factors that support the productivity of forage fish in riparian wetlands, while considering the impacts of anthropogenic pressures. More specifically, it pursues three complementary sub-objectives : (1) to examine the variation in environmental conditions of riparian wetlands in relation to the anthropogenic pressure index associated with the watersheds, (2) to characterize productivity indices of riparian wetlands and the community composition of forage fish according to environmental conditions and the anthropogenic pressure index, and (3) to assess the contribution of different energy sources as a function of environmental variables and anthropogenic pressures.

1.3 Material and methods

1.3.1 Study sites

The study was conducted from July 12 to 21, 2023 around the Lake Saint-Jean, a large boreal reservoir of 1 053 km² (48.5944° N, -72.0306° O). The ten selected sites are open wetlands surrounding Lake Saint-Jean and were identified as having potential for forage fish spawning by Plourde-Lavoie et Sirois (2017). The sampling locations and their characteristics are presented in Annex A, Table A1. The potential of each site was assessed by considering, among other factors, surface area, physical accessibility for fish, the type and abundance of littoral vegetation, as well as substrate type. The spatial distribution of the sites was also taken into account during the selection process, in order to consider the particular hydrodynamics of Lake Saint-Jean, where wind influences sediment deposition (Nutz *et al.* 2015), as well as the apparent differences in forage fish communities between sectors (Lévesque *et al.* 2023).

Degree of anthropogenic pressure on the studied wetlands have been characterized based on the watersheds land use. Using public data (MELCCFP 2018b), total area of 6 land use classes (forests, harvested forests, anthropic, agriculture, wetlands and barren lands) were summed up in second-order watershed polygons (MELCCFP 2018a) in all 67 watersheds in the Saguenay-Lac-Saint-Jean region using ArcMap 10.7.1 (ESRI). Region-wide relative land use in watersheds was synthesized using a principal component analysis (function *prcomp()*, implemented in *stats* R package) on the correlation matrix of watershed land use. The principal component first axis (explaining 40% of the variance) opposed influence of disturbed land use classes (agriculture, urban) and forested classes, its value was computed as an anthropogenic pressure index and classified in quartiles, representing minimal, low, moderate and high anthropogenic pressure. Selected wetland sites were attributed a pressure category based on the second-order watershed feeding them.

1.3.2 Sampling

Fish captures were conducted under the scientific, education and management permit (SEG-2023-05-04-303-02-S-P) issued for this project by the MELCCFP for the capture of wild animals. In addition, the field team members complied with the requirements of an animal care certificate (R46-23) from the Animal Care Committee (ACC) of UQAC and the Canadian Council on Animal Care (CCAC), by successfully completing a knowledge assessment on the use of animals for research.

The term *forage fish* is widely used to describe all small-sized fish that constitute the diet of piscivorous fish. This category may therefore include adult individuals as well as young-of-the-year (Lévesque *et al.* 2023). For the purposes of this project, the species defined as forage fish are listed in Annex B. Brown bullhead (*Ameiurus nebulosus*), northern pike (*Esox lucius*) and walleye (*Sander vitreus*) were excluded by the definition used. The size threshold for excluding individuals was set at 130 mm, based on the proportion of average total length of predator species in Lake Saint-Jean, whose mouth size limits their ability to prey on larger individuals (Ward et McCulloch 1991; Gaeta *et al.* 2018). Using this method, three yellow perch (*Perca flavescens*) exceeding 130 mm were excluded from a total of 1,733 fish captured.

Fish were captured using a 6 m wide shoreline minnow seine (0.64 cm mesh) deployed parallel to the shore (Lévesque *et al.* 2023). The standard unit for calculating the relative abundance of species corresponds to a seine deployment at 12.5 m from the shore. When water depth was too great to reach this distance, the actual distance from the shore for each seine net haul was recorded to standardize the abundance data. Fish were identified to species and counted. During sampling, fish brought back to the laboratory for stable isotope analysis were kept in a cooler with dry ice and then frozen at -20°C. Total length (TL_{alive}) was measured for all released fish.

Technical issues with the scales prevented the collection of live weights (W_{alive}). The same measurements were taken on fish brought to the laboratory after thawing (TL_{thawed} and W_{thawed}). TL_{thawed} of released fish were obtained by subtracting 2.58% from TL_{alive} , as reported in the literature for similar species (Roscoe et Halliday 1969; Engel 1974; Treasurer 1990; König et Borchering

2012; McQueen *et al.* 2019). W_{thawed} of released fish were estimated using a species-specific linear conversion equation relating W_{thawed} to TL_{thawed} , based on measurements of fish brought to the laboratory.

Taxa representative of the most common groups of forage fish preys were sampled at most sites to serve as a baseline for stable isotopes analyses (Barrus *et al.* 2024). Macrophytes and terrestrial vegetation were collected manually, with a focus on foliage (Finlay et Kendall 2008). Aquatic macroinvertebrates were collected manually too, particularly bivalves, or using a kick-net. Zooplankton was collected using a conical net (50 cm opening, 150 μm mesh) in the littoral zone of the sites and then was stored in a cooler with dry ice. All those samples were then frozen at -20°C prior to processing for stable isotope analysis.

1.3.3 Laboratory procedures

Dorsal muscle tissue from fish stored in the freezer was sampled for stable isotope analysis of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) ratios. Lipids were not extracted prior to isotopic analysis; however, a mathematical correction of $\delta^{13}\text{C}$ values was applied based on the C:N tissue ratio (Post *et al.* 2007; Skinner *et al.* 2016). All fish samples had C:N values above 3.5, hence the correction was applied to all specimens (Skinner *et al.* 2016). The lipid-corrected $\delta^{13}\text{C}$ value ($\delta^{13}\text{C}'$) was obtained using the equation of McConnaughey et McRoy (1979). The parameters D and I were adapted by Kiljunen *et al.* (2006) to specifically correspond to white muscles fish species :

$$\delta^{13}\text{C}' = \delta^{13}\text{C} + D \times \left(I + \frac{3.90}{1+287/L} \right) \quad (1)$$

where $\delta^{13}\text{C}$ corresponds to the measured value of the sample; D represents the isotopic difference between proteins and lipids in fish ($D = 7.018 \pm 0.263$); I is an estimated constant ($I = 0.048 \pm 0.013$); L is the proportion of lipids in the sample type (muscle in this case) based on sample C:N ratio measured (Kiljunen *et al.* 2006). L value was obtained using the equation of Post *et al.* (2007) (Skinner *et al.* 2016) :

$$L = -20.54 + 7.24 \times C:N \quad (2)$$

Macrophytes and terrestrial vegetation were first rinsed in ultra-pure water (UPW). Zooplankton and phytoplankton were pooled into a single category, hereafter referred to as plankton. Leaves of macrophytes and terrestrial vegetations, adductor tissues of bivalves and fish muscle tissue were dried at 60°C for 24 hours and then ground into homogeneous powder using a mortar (Karube *et al.* 2012). Plankton was not grounded after being dried. A microbalance was used to weigh a target mass of 1.000 ± 0.050 mg per sample into 3.5 x 5 mm tin capsules. When individual fish were too light, multiple individuals of the same species and similar size were pooled. For the other sample types, triplicates were prepared for each site.

Stable isotope analysis of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) was conducted at the Ján Veizer Stable Isotope Laboratory in Ottawa. The isotopic composition of the samples was determined by analysing the CO_2 and N_2 produced during combustion in an Elementar VarioEL Cube elemental analyzer, followed by measurement of the released gases using a DeltaPlus Advantage isotope-ratio mass spectrometer. The atomic mass difference between isotopes allows quantification of their relative abundance within the samples. Carbon and nitrogen isotope ratios were obtained with a precision of 0.20 ‰ using the following equation (3) :

$$\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000 \quad (3)$$

Where X correspond to the proportion of ^{13}C or ^{15}N in the sample, and R represents the $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ ratios. A subset of samples ($n = 43$) was reanalyzed for validation, yielding a deviation of 0.28 ‰ and 0.39 ‰ for $\delta^{15}\text{N}$.

All measured physicochemical values for each site are presented in Annex A, Table A2. Water temperature, dissolved oxygen, turbidity, conductivity and nitrates concentration (NO_3^- -N) were measured at each site using a HANNA HI 9829 multiparameter probe. Water samples were collected and kept in a cooler for laboratory analysis of pH, alkalinity and total phosphorus (TP). Alkalinity and pH were measured on the same day at the Chaire de recherche sur les espèces aquatiques

exploitées (CREAE-UQAC). Alkalinity was determined by titration with 0.02 N sulfuric acid (H_2SO_4), and pH was measured using a pH-meter Oakton pH6+. TP was measured following the standard protocol of Wetzel et Likens (2000) at GRIL-UQAM laboratory, which involves autoclave digestion of the sample (121°C) with potassium persulfate and subsequent acidification. Results are expressed as orthophosphate ($\text{PO}_4\text{-P}$) and were analyzed using a spectrophotometer (Ultrospec 2100pro) at 890 nm (GRIL-UQAM analytical laboratory 2022).

For chlorophyll-a (Chl-a) analysis, a 250 mL water sample per replicate was filtered on-site using a manual pump onto pre-combusted (450°C , 5h) Whatman GF/F filters. When suspended matter in the water blocked filtration of the full 250 mL volume, the actual filtered volume was recorded for laboratory analysis. The filtrates were kept in amber bottles prior to analysis of water color (cDOM_a440) and dissolved organic carbon (DOC). DOC was analysed at GRIL-UQAM laboratory and determined according to the GRIL-UQAM persulfate oxidation protocol and analyzed using an OI Analytical Aurora 1030W TOC Analyzer. Chl-a and cDOM_a440 were analyzed at the UQAC aquatic laboratory following established protocols. The Chl-a protocol consists of extracting pigments for 24 hours by adding 90% acetone to the water samples. After centrifugation, the supernatant was analysed using a fluorometer, and a second reading was performed after acidifying the sample with 5% HCl. The acidification step converts chlorophyll-a to pheophytin-a, allowing the fluorometric method to distinguish chlorophyll-a from degradation products (phaeopigments) and thereby correct chlorophyll-a estimates. All handling for Chl-a analysis is performed in dim light. cDOM_a440 was analysed using spectrophotometry and spectrofluorometry at wavelength of 440 nm.

1.3.4 Data analysis

The biomass of forage fish at each site was standardized per unit effort (B_{std}) and is expressed in kg/ha. For each site, the mean B_{std} values from the quantitative seine nets were used for subsequent calculations. The site productivity index of each forage fish species (Prod_{sp}) is expressed in kg/ha/year and was obtained using the equation of Randall et Minns (2000) :

$$Prod_{SP} = B_{std} \times (Ratio\ P/B_{SP}) \quad (4)$$

The P/B_{SP} ratio, from Randall et Minns (2000), is species-specific and corresponds to the production rate per unit of biomass, based on maturity weight and longevity. Forage fish productivity ($Prod_{PF}$) corresponds to the sum of productivities of the forage fish species captured at each site.

The overall community composition of forage fish communities was characterized by species richness (S_{PF}), calculated from the targeted species for each seine net haul at sites (La Violette 2003; Collen *et al.* 2014; Wattana *et al.* 2022) :

$$S_{PF} = \text{number of forage fish species} \quad (5)$$

The whole data exploration was carried out using R software with the *base*, *stats*, and *mgcv* packages. A principal component analysis (PCA) was performed to investigate the relationships between environmental variables and the studied sites, while also visualizing potential correlations with the degree of anthropogenic pressure (McCune et Grace 2002). Prior to this, collinearity among the different variables was assessed (Appendix D) using a correlation threshold of 0.70 (Dormann *et al.* 2013), focusing on environmental factors such as nitrate concentration, Chl-a, DOC and turbidity. The data were standardized to harmonize the variables and neutralize the effects of scale difference before conducting the PCA.

The influence of the degree of anthropogenic pressure on wetland habitat quality was tested using a one-way ANOVA for all measured environmental variables ($\alpha = 0.05$). The impact of anthropogenic pressure was also assessed through ANOVAs on the productivity and richness of forage fish, as well as on productivity per species. Since fish biomass and abundance data were collected from multiple seine hauls at each site, the effect of the site was included as a random effect. For all ANOVAs yielding significant results ($\text{Pr}(> F) < 0.05$), a Tukey post-hoc test was applied to identify which pairs of treatments differed significantly.

The relationships between environmental variables and the composition of forage fish communities were evaluated using generalized additive models (GAMs), including a random effect for the sites. To capture non-linear relationships, the number of basis functions for smoothing was set to 5, and the restricted maximum likelihood (REML) method was used for estimation. The continuous explanatory variables used corresponded to the environmental variables retained following the PCA. However, pH was removed from the model due to its apparent collinearity with nitrate concentration in the PCA representation and to limit the number of explanatory variables given the sample size.

1.3.4 Stable isotopes analysis

To characterize the different sources of organic matter potentially supporting the forage fish of interest, the baseline used for isotopic analysis included three types of sources: allochthonous, littoral autochthonous and pelagic autochthonous (Solomon *et al.* 2011; Glaz *et al.* 2012). The allochthonous source was represented by terrestrial vegetation foliage, primarily samples from Betulaceae and Salicaceae families (Brouillet-Gauthier 2012; Glaz *et al.* 2012). Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for these groups were calculated by site. For the Grandmont and Ticouapé sites, only terrestrial Poaceae samples were available and were therefore used.

To represent the littoral autochthonous source, samples of Potamogetonaceae were used, as this macrophyte family was the most frequently sampled (four sites out of ten) (Karube *et al.* 2012). For sites without Potamogetonaceae samples, $\delta^{15}\text{N}$ values were estimated using a linear regression based on the nitrate concentrations measured at each site ($R^2 = 0.75$; $p = 0.133$). Since $\delta^{15}\text{N}$ increases along a gradient of anthropogenic pressure and nitrate concentrations show a similar trend (Harrington *et al.* 1998; Lake *et al.* 2011; Baumgartner et Robinson 2017), this approach allows for adjusting the estimates according to the measured nitrate concentrations. Hong et Gu (2020) also found a significant relationship between total nitrogen in the surface water and $\delta^{15}\text{N}$ in several fish species. For $\delta^{13}\text{C}$, stations without Potamogetonaceae samples were assigned the mean $\delta^{13}\text{C}$ value. This approach assumes a certain degree of isotopic similarity among sites.

The pelagic autochthonous source was represented by bivalve samples, which were present at only two out of ten sites (Post 2002; Li *et al.* 2021). For sites without bivalves, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were imputed in the same manner as for Potamogetonaceae. The linear relationship between nitrate concentrations and isotopic values at sites with bivalves showed an R^2 of 0.9754 and a p-value of 0.0002, although this high correlation is mainly due to the very small sample size.

To evaluate the relative contributions of different energy sources to the studied forage fish communities, the *MixSIAR* package in R was used (Stock *et al.* 2018). This package implements Bayesian mixing models using measured isotopic values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and explicitly incorporates the uncertainty in the data (Moore et Semmens 2008; Phillips *et al.* 2014). The prior distribution of source contributions, before integrating the data, was defined with *alpha.prior* = 1, assigning an equal initial probability to each source. The *Null model* considers all the data, treating sites and species as random effects. The *Treatment model* included the degree of anthropogenic pressure as a fixed explanatory factor and Sites as a nested random factor. To account for potential ontogenic shifts in diet (Wilkens *et al.* 2002; Murchie et Power 2004; Parke *et al.* 2009; Kraemer *et al.* 2012), the *Total length* model assessed source contributions using fish total length as a continuous covariate, while including the Sites and Species as random effects (Graeb *et al.* 2006). Models assessing the effect of environmental variables as continuous covariates were parameterized in a similar manner. To account for the influence of different species, the *Species* model was based on Sites as a random factor and Species as a non-nested fixed factor. All models were tested using the *MixSIAR* package, but only those leading to robust models were retained, as evaluated through convergence diagnostics (Gelman-Rubin and Geweke) and the interpretability of the posterior distributions of contributions. These Bayesian models were then compared using the Deviance Information Criterion (DIC) to select the most explanatory models (Stock *et al.* 2018), with lower values indicating the best balance between data fit and model complexity (Annex F).

The productivity of yellow perch, the only species present across all sites, was analysed using a model aimed at assessing the influence of dietary sources contributions. Productivity was included as a continuous covariate, and site was treated as a random effect to account for variability between multiple seine net hauls within the same site. Finally, the R package *tRophicposition* was used to assess, for yellow perch, the distribution of trophic positions based on the most explanatory *MixSIAR* model for all species. This approach allowed integrating the estimated contributions of different food sources while accounting for isotopic discrimination, providing a robust Bayesian estimate of trophic positions with credible intervals (Quezada-Romegialli *et al.* 2018). This package uses two baseline sources, and in this case, trophic positions were calculated using allochthonous and autochthonous littoral baselines. The trophic discrimination factors used were taken from Post (2002). The enrichment values per trophic level correspond to $3.4 \pm 0.98\text{‰}$ for nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and $0.39 \pm 1.30\text{‰}$ for carbon ($\delta^{13}\text{C}$). A Bayesian ANOVA was performed to estimate whether there were significant differences between the groups in this model by examining the posterior distribution and providing 95% credible intervals (Lamb *et al.* 2022).

1.4 Results

1.4.1 Variation of environmental conditions

The PCA yielded two dimensions explaining 78.8% of the observed variance and highlight a distinction in environmental conditions based on two categories of variables (Figure 1). Axis 1 accounted for 51.6% of variation and is positively associated with turbidity, DOC and Chl-a, with all three variables contributing similarly to the variance. The Taillon site, classified as having moderate anthropogenic pressure, is strongly associated with the positive end of this axis, indicating elevated levels of these variables. Axis 2 accounted for 27.2% is negatively associated with nitrate levels. The Grandmont and Pacaud sites, classified as having high anthropogenic pressure, are located on the negative side of this axis, reflecting their association with elevated nitrate concentrations. The same

applies to Ticouapé (moderate anthropogenic pressure), which is positioned further to the right on the plot, reflecting a combination of high nitrate contribution as well as DOC and turbidity. The upper-left portion of the plot groups sites that, although subject to different levels of anthropogenic pressure, exhibit comparable environmental conditions characterized by low concentrations of nitrates, DOC, Chl-a, and turbidity. This area also includes the two sites with minimal pressure levels. Overall, the level of anthropogenic pressure appears to be generally consistent with the environmental gradients described by the PCA. It should also be noted that the relationships depicted in the PCA are assumed to be linear, which may not necessarily reflect the true nature of the associations (McCune et Grace 2002).

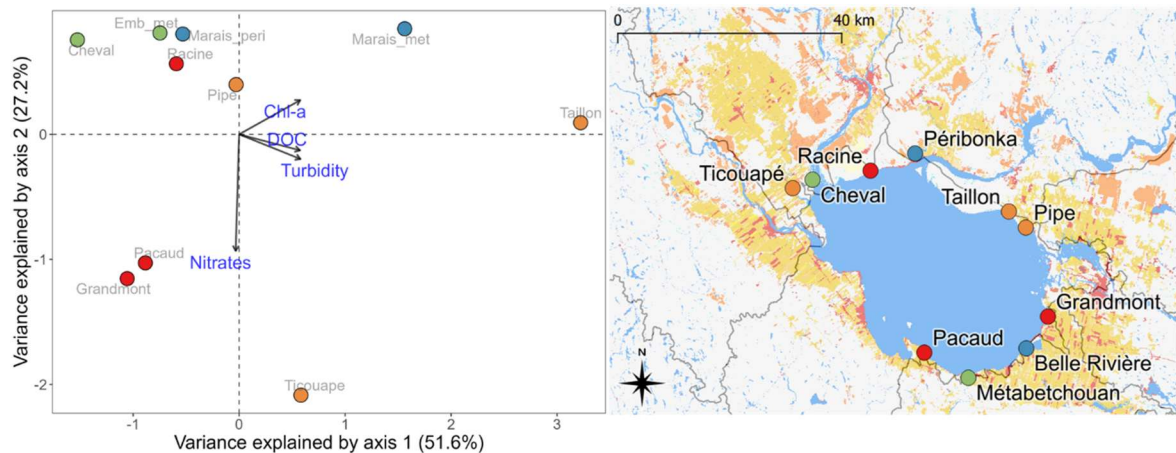


Figure 1. Principal component analysis (PCA) of non-collinear environmental variables (left). Geographic map of the sites physical locations (right). Agricultural areas are shown in yellow and orange, while urban surfaces are shown in red. Gray lines delineate the watersheds.

Anthropogenic pressure levels had a significant effect only on turbidity (ANOVA_{turbidity}: $F_{3,6} = 8.979$, $p = 0.0123$), with a coefficient of determination R^2 of 0.818 (Figure 2). The moderate pressure level exhibited higher turbidity than both the minimal ($p = 0.0132$) and high ($p = 0.0289$) levels. ANOVAs analyses for nitrates, conductivity and total phosphorus did not reveal significant differences, although a trend was still apparent. Those environmental variables tended to have lower

values under lower levels of anthropogenic pressure. The small number of sites ($n = 10$) may explain the lack of statistical significance observed in this analysis, due to limited sampling for each pressure level.

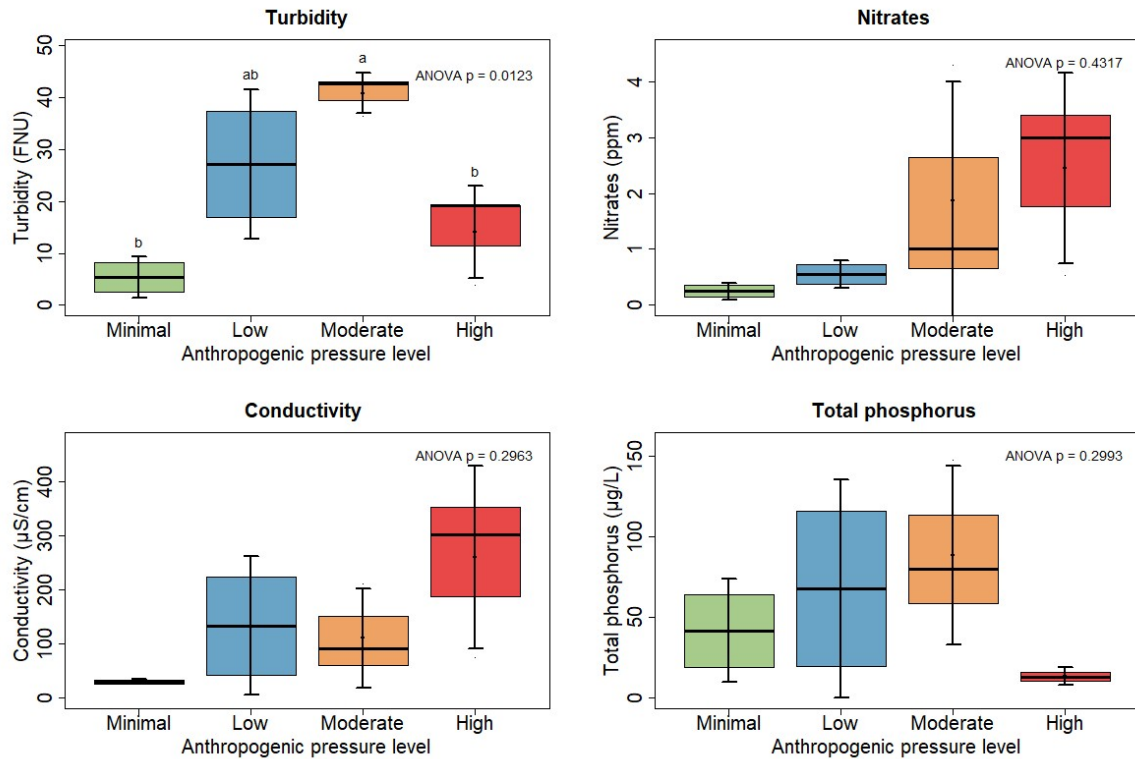


Figure 2. Mean values of turbidity, nitrates, conductivity, and total phosphorus by level of anthropogenic pressure. Different letters for turbidity indicate significant differences between groups (Tukey's HSD).

1.4.2 Forage fish productivity indices and community composition in wetlands

The minimal level of anthropogenic pressure showed higher forage fish productivity compared to the other pressures levels (ANOVA_{productivity} : $F_{3,25} = 4.4835$, $\text{Pr}(> F) = 0.0119$) (Figure 3). By species, two species productivity differed significantly according to the level of anthropogenic pressure, Spottail Shiner (ANOVA_{HUHU} : $F_{3,25} = 9.7886$, $\text{Pr}(> F) = 0.0002$) and Trout-perch (*Percopsis omiscomaycus*) (ANOVA_{PEOM} : $F_{3,25} = 6.3481$, $\text{Pr}(> F) = 0.0024$). Post-hoc Tukey test indicated that

Spottail Shiner productivity was higher at sites with minimal anthropogenic pressure compared to low ($p = 0.0470$), moderate ($p = 0.0238$), or high ($p = 0.0124$) pressure levels. Post-hoc Tukey test for Trout-perch indicated a higher productivity at sites with moderate anthropogenic pressure compared to high ($p = 0.0423$). The random effect associated with sites had zero variance (Variance_Sites = 0.000) in all significant models, indicating no influence on the results.

Among all recorded species the most frequently observed across all sites were Yellow perch ($n = 995$), Spottail Shiner ($n = 355$) and Fallfish (*Semotilus corporalis*) ($n = 288$) (Figure 3, right). The subsequent species-specific analyses concentrate on those three species to ensure representative estimates and avoid overestimation.

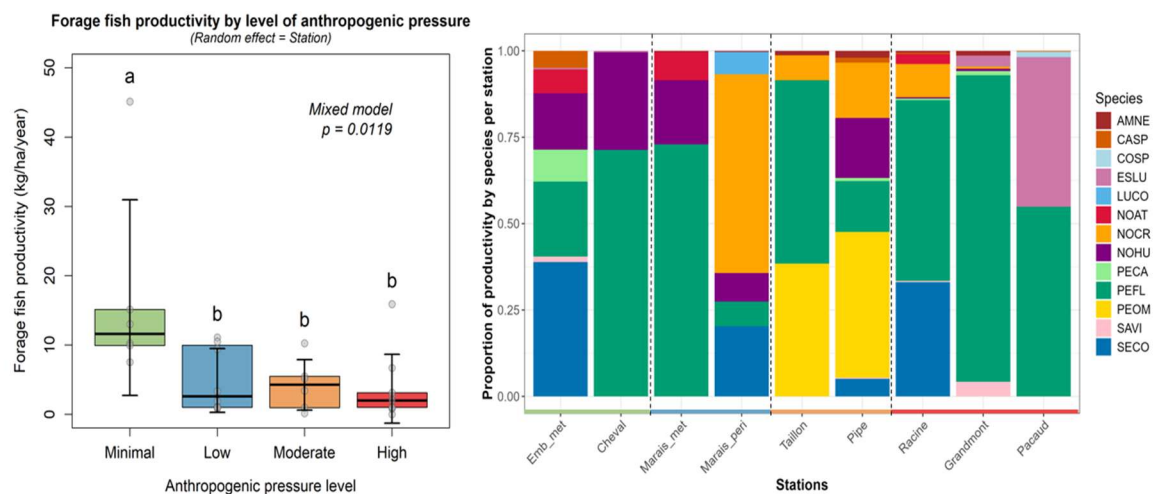


Figure 3. ANOVA analysis of forage fish productivity according to the level of anthropogenic pressure (left). Relative proportions of fish species at each site based on seine net catches (right). The color band at the bottom of the right panel represents the level of anthropogenic pressure associated with each site, using the same color scheme as in the left panel. See Appendix B for species abbreviations.

Regarding forage fish productivity in the studied wetland sites, the model explained 45.7% of the deviance and was significantly influenced by DOC ($F = 3.878$, $p = 0.0311$), nitrates ($F = 8.283$, p

= 0.0085) and turbidity ($F = 4.799$, $p = 0.0389$) (Figure 4, left). For forage fish species richness, DOC ($F = 5.670$, $p = 0.0103$), nitrates ($F = 5.515$, $p = 0.0282$) and Chl-a ($F = 5.461$, $p = 0.0112$) were significant predictors, with the model accounting for 58.3% of the variance (Figure 4, right). The relationship with DOC for both response variables exhibited a dome-shaped pattern, with an apparent optimum around 20 mg/L, whereas the relationship with nitrates was linear and monotonically decreasing. Turbidity displayed a similar trend regarding its effect on productivity. The relationship between forage fish richness and Chl-a was non-linear, with an inflection point around $5\mu\text{g/L}$, suggesting an optimal effect at low concentrations followed by a decline at higher values.

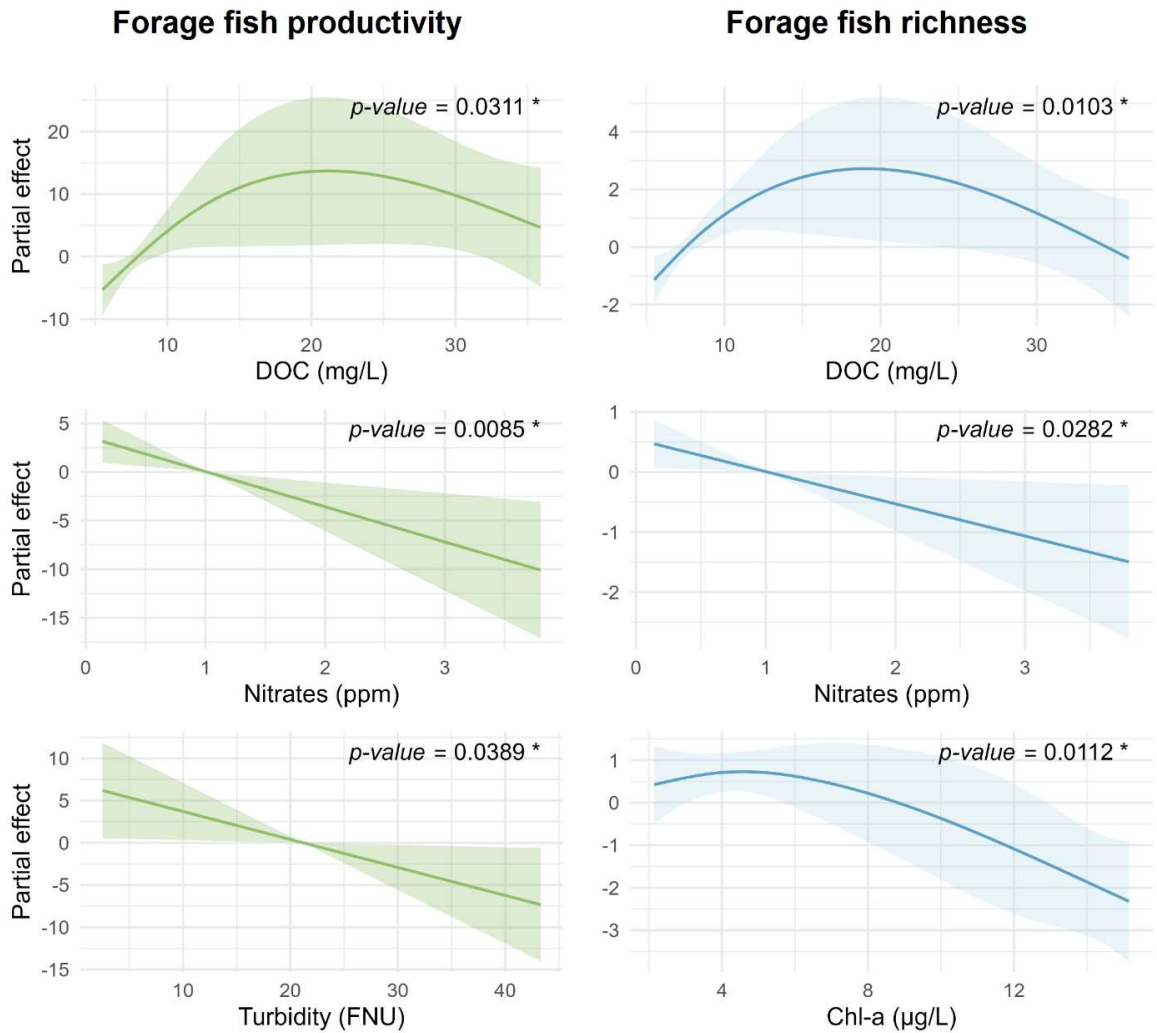


Figure 4. Smoothed curves of significant predictors of forage fish productivity (left) and species richness (right) (GAMs analyses).

The species-specific GAMs models explained an average deviance of 53.1% for Spottail Shiner, 39.9% for Yellow Perch and 53.6% for Fallfish (Appendix E Table E3). The random effect of sites had no significant impact on the models produced ($F = 0.000$, $p > 0.05$). Nitrates contributed to the predictive models for the productivity of Spottail Shiner ($F = 10.077$, $p = 0.0044$) and Fallfish ($F = 4.972$, $p = 0.0363$), both showing a linear monotonically decreasing relationship. Turbidity was also a significant predictor for Spottail Shiner ($F = 8.036$, $p = 0.0095$) and Yellow Perch ($F = 9.252$, $p = 0.0058$), with productivity following the same linear monotonically decreasing trend. Chl-a had a significant effect on yellow perch productivity ($F = 3.793$, $p = 0.0360$), showing an inverted bell-shaped relationship with an inflection point around 8 $\mu\text{g/L}$. DOC exhibited a bell-shaped relationship with Fallfish productivity ($F = 6.267$, $p = 0.0048$), with an optimal threshold around 20 mg/L.

1.4.3 Contribution of different energy sources

Pairwise comparisons of posterior proportions across treatment levels for each source type revealed no significant differences, indicating that, in this context, the level of anthropogenic pressure does not have a clear effect on the contribution of energy sources across all forage fish species combined in the studied sites. Comparison of the posterior proportions from the *Null model* (without distinction by anthropogenic pressure level) indicates that the allochthonous source contributes significantly less than the other two sources, with its distribution being at least 95% lower than theirs (Figure 5). The statistical test revealed no difference between the contributions of littoral and pelagic autochthonous sources.

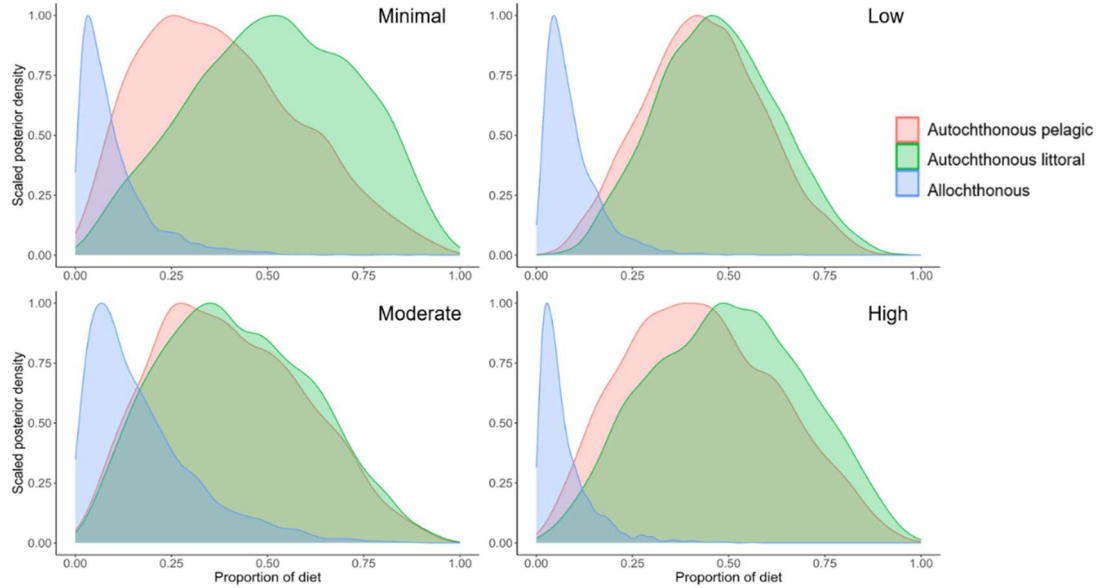


Figure 5. Posterior density distributions of each energy source by anthropogenic pressure level, including random factors sites, for all forage fish species combined (Treatment model, MixSIAR).

The contribution of the littoral autochthonous source increases with nitrate levels and conductivity (Figure 6, top left and right). In contrast, pelagic autochthonous and allochthonous sources decrease with increasing values of these environmental variables. For Yellow Perch, however, the species-specific model showed a decrease in both littoral and pelagic allochthonous contributions. In contrast, the pelagic autochthonous contribution increased. When nitrate levels and conductivity exceed 3 ppm and 250 $\mu\text{S}/\text{cm}$ respectively, the allochthonous source contribution approaches zero. The two top plots suggest that elevated nitrate and conductivity in wetlands favor a littoral autochthonous-based diet for the majority of species.

Although the input of allochthonous energy in the studied wetlands remains limited, Yellow Perch productivity appears to increase as this contribution rises (Figure 6, bottom left). However, the number of sites with high nitrate levels is limited to two, due to the lack of productivity data for the Ticouapé site (nitrates = 4.3 ppm), which constrains the interpretation of this plot.

Sites were grouped according to their nitrate concentration for the analysis of Yellow Perch trophic positions (Figure 6, bottom right), based on the threshold (3 ppm) above which the allochthonous contribution becomes negligible, as indicated by previous results (Figure 6, top left). Using this grouping, nitrate concentration has a significant effect on Yellow Perch trophic position. The mean TP estimated for the lower nitrate group (<3 ppm) was 3.90 (95% CI: 3.89–3.91), whereas the higher nitrate group (≥ 3 ppm) showed a significantly lower TP of 3.23 (95% CI: 3.22–3.23; Estimate = -0.67, 95% CI [-0.68, -0.66]). The distribution of trophic positions is also visually less dispersed in sites with lower nitrate concentrations, indicating greater uniformity in Yellow Perch diet in these sites.

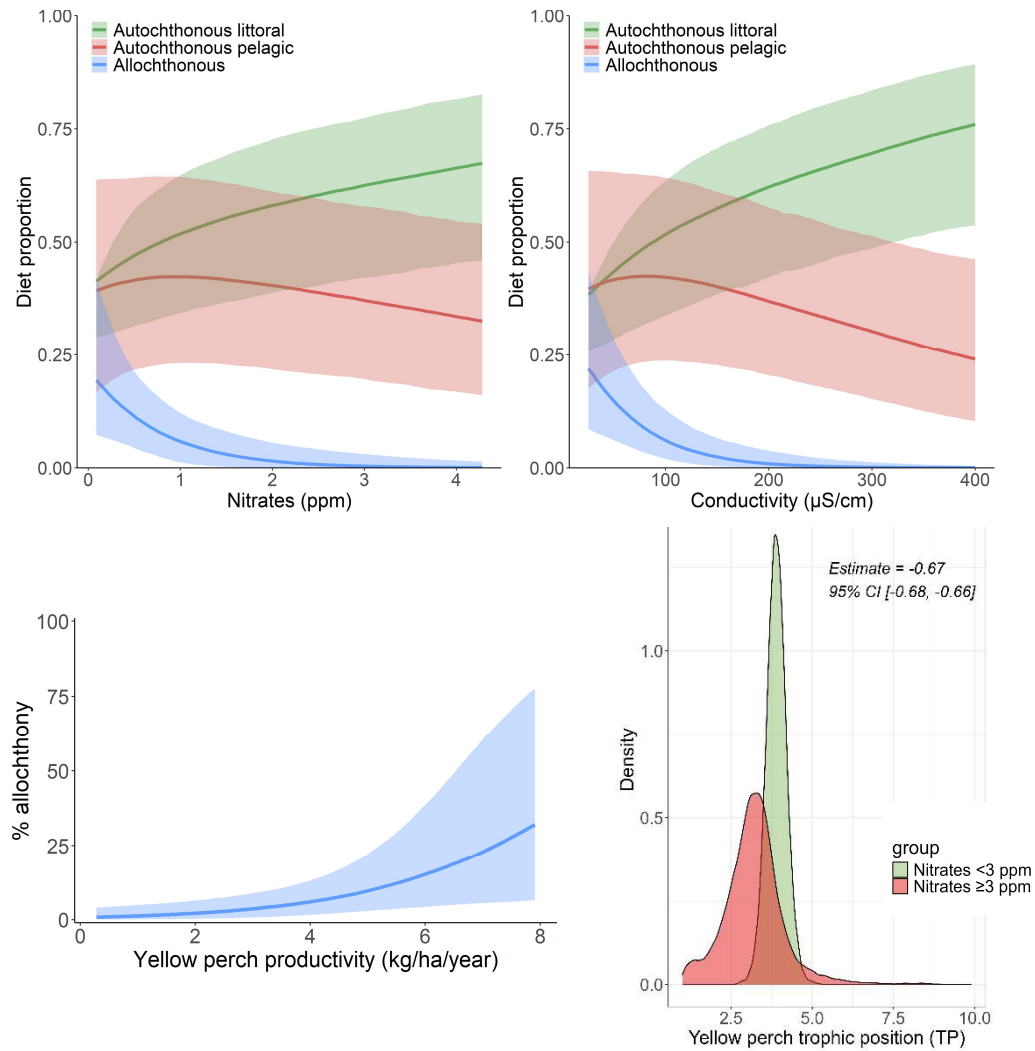


Figure 6. Sources contribution according to continuous effects: nitrates (top left) and conductivity (top right) for all forage fish species. Allochthonous contribution as a function of the observed productivity of Yellow Perch (bottom left). Comparison of posterior distributions of Yellow Perch trophic positions between two nitrate levels (bottom right). Nitrate group < 3 ppm, $n = 52$; nitrate group ≥ 3 ppm, $n = 15$.

1.5 Discussion

The main objective of this project was to highlight the key role of riparian wetlands as habitat for freshwater forage fish, as well as to explore the potential impacts of anthropogenic pressure on these communities. Forage fish productivity at ten sites was estimated based on the biomass captured

per unit of effort, combined with production rates per unit biomass for each species, as proposed by Randall et Minns (2000). This approach allowed for the comparison of habitat productivity under varying environmental conditions. The results indicate a higher occurrence of Yellow Perch, Spottail Shiner and Fallfish. Overall forage fish productivity was higher in wetlands characterized by the lowest level of anthropogenic pressure in the watersheds. However, the complexity and local specificity of ecological processes in riparian wetlands limit the use of watershed-derived anthropogenic indices to fully reflect the dynamics of trophic interactions. Some environmental variables, including nitrate concentration, are more representative of the causal link between anthropogenic pressure and forage fish communities. Overall, this work highlights the essential role of riparian wetlands for freshwater forage fish and contributes to the growing literature on the effects of human-induced ecological disturbances on this vulnerable ecosystem.

1.5.1 Effects of anthropogenic disturbances on forage fish communities

One of the main conclusions of the study is that anthropogenic pressure at the watershed scale negatively affects forage fish productivity in wetlands. Indeed, wetlands associated with minimally disturbed watersheds exhibited significantly higher overall productivity. These watersheds are notably characterized by greater forest cover. This finding is consistent with the observations of Tanentzap *et al.* (2014), who reported higher biomass of young-of-the-year (YOY) Yellow Perch correlated with greater watershed forest cover and increased inputs of terrestrial organic matter. These conditions promote higher bacterial production, which may contribute indirectly to zooplankton production through microbial food-web pathways. The resulting greater availability of potential prey for forage fish can influence their recruitment and productivity, given the effect of body size and growth rate on the survival of early life stages, ultimately leading to higher overall productivity of these fish (Post et Prankevicius 1987; Tonn *et al.* 1992).

The Spottail Shiner is the only forage fish species whose productivity showed a direct response to the gradient of anthropogenic pressure, reaching its highest levels in sites subject to minimal

pressure. This North American leuciscid is among the most frequently observed forage fish in Canadian lakes, along with the Emerald Shiner (*Notropis atherinoides*) (Peer 1966; Plourde-Lavoie et Sirois 2016; Jessen 2025). The Spottail Shiner appears to be a relevant sentinel species for monitoring the integrity of riparian wetlands, as several of its traits make it a good indicator of local environmental conditions (Ménard *et al.* 2010). This benthopelagic omnivore occupies a lower trophic position and serves as prey for multiple piscivorous species, thereby interacting with several ecosystem components (Choy *et al.* 2008; Multisanti *et al.* 2022). It is also relatively sedentary (Ménard *et al.* 2010), with a limited home range (< 1 km ; Choy *et al.* (2008)). Its strong tendency to form dense schools enhances both survival and reproduction (White et Johnson 2012), while also facilitating the detection of population fluctuations and ensuring reliable representation in studies.

Sites subjected to low anthropogenic pressure are characterized by dominant forest cover compared to more heavily impacted sites. Forest cover is generally positively correlated with DOC concentrations in wetlands (Tanentzap *et al.* 2014; Trebitz et Herlihy 2023). However, the results of this study do not confirm this trend, as no significant correlation was observed between DOC and the degree of anthropization in wetlands. Conversely, several minimally disturbed sites, characterized by greater forest cover in their watersheds, are positioned opposite to DOC on the PCA plot. A similar pattern is observed for the most impacted sites, which align along the DOC gradient toward higher concentrations. In light of these observations, the export of terrestrial organic matter associated with watershed forest cover in the studied riparian wetlands does not appear to be the predominant factor explaining DOC levels.

In wetlands, DOC can originate from both autochthonous and allochthonous sources. High autochthonous primary production, associated with favorable C:N:P stoichiometric conditions and low hydrological turnover, can promote DOC accumulation (Bylund *et al.* 2007; Mao *et al.* 2020). However, nitrogen or phosphorus limitation may reduce microbial activity responsible for organic matter degradation, consequently decreasing DOC production (Mao *et al.* 2020). The lack of stable

isotope ratio measurements for DOC samples in this study limits the precise determination of the relative contributions of different sources. Bylund *et al.* (2007), using carbon isotopic ratios to quantify the contribution of different DOC sources in watersheds, highlighted a weak but significant association between the proportion of wetlands in watersheds and DOC concentrations. DOC concentrations were higher when wetland area was greater, particularly during spring floods. For example, in the Krycklan watershed, where wetlands represent only 8.3% of the surface, nearly 83% of the annual DOC originated from these ecosystems (Bylund *et al.* 2007). This analysis highlights the potentially important role of wetlands as sources and processing zones of DOC, while suggesting that autochthonous production may contribute substantially to DOC export, although its relative contribution remains uncertain.

Higher forage fish productivity in the least disturbed sites suggests that elevated levels of autochthonous production and higher DOC concentrations, could have a negative effect on these species. GAM results reveal a hump-shaped relationship between DOC concentration and both the richness and productivity of forage fish, with an optimum observed around 20 mg/L. Moreover, DOC was strongly correlated with water color (cDOM_{a440}), consistent with the findings of Tanentzap *et al.* (2014). Water browning, mainly attributable to the presence of recalcitrant humic substances (Djerf 2025), reduces light penetration, limiting the efficiency of visual predation by planktivorous fish while enhancing zooplankton's ability to seek refuge from predation pressure (Wissel *et al.* 2003). This results in decreased feeding efficiency of forage fish, potentially leading to lower productivity and the dominance of species more tolerant to low-transparency environments.

1.5.2 Correlation between turbidity and the intensity of anthropogenic disturbances

Water clarity in an ecosystem is closely related to turbidity, which is one of the main anthropogenic disturbances observed in aquatic systems (Donohue et Garcia Molinos 2009). In this study, the turbidity of riparian wetlands was partly influenced by anthropogenic pressure at the watershed scale, as indicated by its significant association with the assigned gradient, although it did

not follow a linear pattern, highlighting once again the spatial complexity of the phenomenon. Turbidity can manifest in two main forms in aquatic ecosystems (Wellington *et al.* 2010). First, through the presence of fine mineral particles suspended in the water column, resulting from soil erosion (Jabbar et Grote 2019; Vera-Herrera *et al.* 2022; Rasoamihaingo *et al.* 2023). Second, through biological proliferation, notably of phytoplankton and resuspended organic matter, which also reduces water transparency (Kaggwa *et al.* 2009). In the PCA representation, this environmental variable is positioned at an intermediate angle between chlorophyll-a and nitrate concentration, indicating its involvement in both axes of anthropogenic disturbance observed in this study.

In the studied riparian wetlands, forage fish productivity was significantly and negatively correlated with turbidity among all tested environmental variables. This result differs from the abundance patterns observed since 2019 in the littoral zones of Lake Saint-Jean, to which the studied wetlands are connected. Positive correlations have been reported between turbidity and the abundance of several forage fish species, as well as with overall forage fish abundance (Lemay *et al.* 2025). The higher turbidity levels observed in this study may, however, explain the negative correlation detected. Sampling sites in Lake Saint-Jean generally exhibit turbidity levels between 1 and 10 NTU (1 NTU = 1 FNU ; Lemay *et al.* 2025), whereas the studied wetlands showed higher values, ranging from 2.5 to 43.3 FNU.

The negative relationship observed between forage fish productivity and turbidity could be explained by a decrease in feeding efficiency and prey availability (Radke et Gaupisch 2005; Wellington *et al.* 2010). Indeed, this finding is consistent with Wellington *et al.* (2010), who demonstrated that turbidity, particularly caused by phytoplankton blooms, reduces the feeding efficiency of 0+ Yellow Perch. Phytoplankton pigments absorb light and increase light scattering, altering the visual field and reducing reaction distance (Wellington *et al.* 2010). The formation of phytoplankton aggregates creates visual structures similar to individual prey, such as zooplankton. Increased turbidity, associated with higher primary production in particular (Nieman *et al.* 2018), results in a higher number of failed capture attempts and increased energetic costs for fish due to

decreased feeding efficiency (Wellington *et al.* 2010; Nieman *et al.* 2018). Rasoamihango *et al.* (2023) showed, in a shallow lake in Madagascar, that increased turbidity was accompanied by a significant decline in the abundance and diversity of non-dipteran insects. Among the preferred prey of cyprinids such as Spottail Shiner and Fallfish, mayflies and caddisflies constitute a major part of their diet (Johnson 2015), suggesting that turbidity could indirectly affect forage fish productivity by reducing the abundance of preferred prey.

More productive wetlands generally exhibit higher Chl-a concentrations, a commonly used indicator to estimate phytoplankton biomass (Hammock *et al.* 2021; Gentine *et al.* 2022), which is often associated with algal bloom events (Wei *et al.* 2024). This process is promoted by the presence of phosphorus in the environment (Filstrup et Downing 2017; Åhlén *et al.* 2023), consistent with the collinearity observed between these two environmental variables in this study. Chl-a is commonly integrated into biotic indices to assess anthropogenic impacts on water quality, where high Chl-a concentrations are associated with elevated levels of disturbance (Uzarski *et al.* 2017; Cooper *et al.* 2018; Harrison *et al.* 2020). Chl-a and total phosphorus (TP) levels above 8 µg/L et 25 µg/L respectively, correspond to eutrophic conditions (Liang *et al.* 2020) and were observed in two of the ten sites studied. Eutrophic wetlands can lead to decreased dissolved oxygen (Zarkami *et al.* 2022) consequently reducing functional diversity and the abundance of certain forage fish species, favoring more tolerant species (Solomon *et al.* 2011; Mao *et al.* 2021). In this study, forage fish richness was maximal at low Chl-a concentrations, around 5 µg/L, and species diversity decreased as concentrations increased. Yellow Perch, however, showed a significant relationship with Chl-a, characterized by an inverted bell-shaped response with an inflection point at 8 µg/L, indicating higher productivity in sites with greater Chl-a abundance. Almeida *et al.* (2017) exposed Yellow Perch to various moderate hypoxic conditions and observed no marked behavioral or physiological adjustments, such as changes in hemoglobin levels, feeding rates, or movement frequency. Dissolved oxygen levels ranged from 2.5 to 4.5 mg/L under severe to moderate hypoxia, while normoxic conditions were set at approximately 9 mg/L. In comparison, dissolved oxygen levels in the wetlands

studied here ranged from 3.07 to 6.42 mg/L. These results support the consideration of Yellow Perch as a tolerant species capable of utilizing moderately hypoxic areas, as evidenced in the present study. This behavior also allows them to avoid potential predators that may be more sensitive to hypoxic conditions (Almeida *et al.* 2017). However, some authors have noted that Yellow Perch productivity is favored in environments with moderate primary production compared to eutrophic wetlands (Parker *et al.* 2012; Wilson *et al.* 2025), suggesting an ecological limit for this species.

1.5.3 Anthropogenic disturbances associated with nitrates

Axis 2 of the PCA, explaining 27.2% of the variance, is strongly associated with nitrate concentrations at the studied sites. In aquatic systems, increased nitrogen inputs are generally attributed to the use of fertilizers from agricultural activities in the watersheds and constitute one of the main drivers of anthropogenic disturbances (Chambers *et al.* 2002; Carroll *et al.* 2019; Liu *et al.* 2022; Norambuena *et al.* 2022; Michel *et al.* 2025). A trend emerges from the ANOVA results, showing that nitrate concentrations tend to increase with the level of anthropogenic pressure associated with the watersheds. The low representation of sites with high nitrate concentrations could contribute to the lack of statistical significance observed. Overall, riparian wetlands in the studied region are under moderate anthropogenic disturbance, limiting the presence of higher nitrate values.

Several studies have shown that increased nitrate concentrations in aquatic environments promote higher primary production, which can ultimately lead to the eutrophication of water bodies (Namsaraev *et al.* 2020; Romanelli *et al.* 2020; Norambuena *et al.* 2022). However, the distribution of environmental variables in the PCA does not allow for a direct linkage between nitrate levels and primary production, for example through associations with variables such as Chl-a and TP (Reeder et Binion 2001; Åhlén *et al.* 2023). Filstrup et Downing (2017), using an agricultural lake database, showed that Chl-a responded weakly to variations in total nitrogen (TN) when TP concentrations were below 100 µg/L, suggesting a limiting effect of phosphorus. Belle Rivière and Ticouapé were the only sites with TP levels above threshold. Filstrup et Downing (2017) also reported a TN threshold

of 3 mg/L, above which TP concentrations exceeding 100 µg/L were not associated with increased Chl-a but rather with a decrease. This zone, referred to as “high nutrient, low Chl-a,” corresponds to observations at the Ticouapé site and is thought to result from nitrate photolysis, which produces reactive oxygen species that damage dissolved organic matter (DOM) and phytoplankton. Besides Ticouapé, sites with higher nitrate levels include Pacaud and Grandmont, where a possible phosphorus limitation may explain the lack of association with primary production. Åhlén *et al.* (2023) confirm this observation, noting that Chl-a concentrations decrease as the N:P ratio increases.

1.5.4 Trophic dynamics in riparian wetlands

Stable isotope analysis of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) in the studied forage fish did not reveal any effect of watershed-associated anthropogenic pressure on the contribution of different energy sources. In contrast, nitrate concentration emerged as the most explanatory factor for the dynamics of these contributions. Wetlands appear to respond in a more localized manner to environmental pressures, suggesting increased sensitivity to specific factors such as riparian zone characteristics, hydrological connectivity, substrate composition, and surrounding vegetation structure. These fine-scale parameters, often linked to local environmental conditions, may better explain the observed variations than broader-scale environmental gradients.

These results are also consistent with the literature reporting dominant autochthonous primary production in wetlands, which can explain the observed dilution of terrestrial sources in such ecosystems (Hamilton *et al.* 1992; Reynolds 2008). The very low contribution of allochthonous sources to the stable isotope signatures of forage fish can also be explained by the strong dependence of these species on littoral macrophyte beds for spawning and feeding (Hamilton *et al.* 1992). The primary diet of 0+ and 1+ forage fish species found in the wetlands studied includes zooplankton, insect larvae and adult aquatic or flying insects, crustaceans, mollusks, and others (Scott et Crossman 1974; Bernatchez et Giroux 2012; Johnson 2015; Plourde-Lavoie et Sirois 2016). These different preys may exhibit considerably different isotopic signatures. However, the present study was not

intended to identify the prey consumed by forage fish, as the methodology employed was not designed to address this objective.

Analysis of energy source contributions along the nitrate gradient indicates that increasing nitrate concentrations are associated with a greater reliance of forage fish on littoral autochthonous sources, at the expense of both pelagic and allochthonous inputs. Allochthonous contributions become negligible from 3 ppm onwards, indicating a decoupling between forage fish and terrestrial production with regard to their diet. The observed decline in Yellow Perch productivity associated with a reduced allochthonous input highlights that, although this energy source constitutes only a minor fraction of forage fish isotopic signatures, it remains ecologically important. Because allochthonous inputs are generally higher in wetlands surrounded by dense forest cover (Baumgartner *et al.* 2017; Keva *et al.* 2022), this pattern points to a potential link between elevated nitrate levels and increased agricultural disturbance. Such landscape alterations likely limit terrestrial inputs to aquatic food webs, thereby explaining the decoupling observed in forage fish isotopic signatures, as these fish no longer exhibit measurable allochthonous contributions in wetlands characterized by elevated nitrate levels.

Changes in the composition and availability of macroinvertebrates could also explain variation in energy sources for forage fish. Numerous studies have observed a decline in the taxonomic and functional diversity of macroinvertebrates in impacted aquatic environments, favoring taxa that are more tolerant of environmental alterations (Carew *et al.* 2007; Loughheed *et al.* 2008; Becerra Jurado *et al.* 2009; Gerth *et al.* 2017; Wang *et al.* 2019; Fierro *et al.* 2021; Michel *et al.* 2025). Increased macroinvertebrate species richness is observed in wetlands associated with lower urbanization of surrounding areas (Thornhill *et al.* 2017). More complex community composition is favored by more heterogeneous aquatic vegetation and lower nutrient and pollutant concentrations (Lake 2000; Thornhill *et al.* 2017). Deposit-feeding species, such as oligochaetes, nematodes, ostracods, and hirudinae (Bendell-Young *et al.* 2000; Gerth *et al.* 2017; Horak *et al.* 2020; Fierro *et al.* 2021), are favored in more disturbed environments, where fine sediments accumulate and homogenize the

benthic habitat. According to Firmiano *et al.* (2021), aquatic macroinvertebrates colonizing more disturbed environments are characterized by exclusively aquatic adult stages. Loss of connectivity between aquatic and terrestrial habitats caused by intensified land use and loss of vegetated riparian zones limits colonization via aerial dispersal. In contrast, taxa present in less impacted environments are recognized as more sensitive to environmental quality, such as mayflies, stoneflies, dragonflies, and caddisflies (Gerth *et al.* 2017; Horak *et al.* 2020; Piña et Loughheed 2022; Vilenica *et al.* 2022). Spottail Shiner and Fallfish are two forage fish species whose diets include caddisflies and mayflies (Johnson 2015). Their productivity in this study was found to decline in wetlands experiencing increased nitrate concentrations. In contrast, Yellow Perch, which consumes more dipterans (Parke *et al.* 2009), did not show a significant relationship between its productivity and elevated nitrate concentrations.

1.6 Concluding remarks

Some aspects of the study design should be considered when interpreting the results. First, ten wetlands were sampled, which may limit the statistical power of some analyses. In addition, all sampling was conducted during a single period, in July 2023. Seasonal and interannual variations in fish communities, environmental conditions, and trophic dynamics could therefore not be assessed. Some limitations are also associated with the isotopic analyses, particularly with the establishment of the isotopic values used to characterize the baseline. The absence of reference values for some sites required certain isotopic values to be estimated or imputed, introducing a source of uncertainty. In lentic systems, previous work has identified latitude, longitude, and lake area as important factors contributing to variation in $\delta^{13}\text{C}$ baseline values (Perga *et al.* 2026). Although some spatial variability in baseline values may occur as a result of differences in local environmental conditions and trophic status (de Kluijver *et al.* 2014; Heuvel *et al.* 2023), the close geographic proximity of the wetlands studied and their connectivity with Lake Saint-Jean are expected to limit such variability. Therefore, the estimated $\delta^{13}\text{C}$ values should be considered approximations of local isotopic conditions rather

than exact site-specific measurements, while remaining reasonably representative of the isotopic baseline across the study area. The uncertainty associated with establishing the baseline should therefore be acknowledged, without necessarily undermining the general trends identified in this study.

Within an integrated approach to biodiversity management, this study highlights the correlation between anthropogenic disturbances in watersheds and forage fish productivity, while accounting for the inherent complexity of riparian wetlands. The results show that sites subject to the lowest levels of anthropogenic pressure exhibit the highest forage fish productivity, providing concrete evidence of the negative effects of these disturbances. Such habitats have also proven particularly important for the productivity of certain species, including Yellow Perch, Spottail Shiner and Fallfish. Several studies highlight the crucial role of forest cover and the preservation of vegetated riparian zones, which promote both bacterial activity in the aquatic environment and connectivity between terrestrial and aquatic habitats. These conditions, indirectly associated with the minimal anthropogenic pressure observed in the studied watersheds, help support the biomass of higher trophic levels while maintaining the heterogeneity of aquatic habitats.

This study also emphasizes the complexity of biogeochemical processes inherent to wetlands, whose local specificity must be systematically considered for an accurate understanding of trophic interactions. Among the environmental variables examined, the abundance and productivity of forage fish appear to be influenced by factors affecting water clarity, particularly in relation to primary production in the ecosystem. According to the literature, these parameters can reduce feeding efficiency, limit prey availability, and decrease the functional diversity of fish. Stable isotope analyses of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), however, indicate that the contribution of energy sources supporting forage fish in riparian wetlands is correlated with nitrate levels, which appear to be the most explanatory factor. An increase in nitrates up to 3 ppm was associated with a decoupling from terrestrial allochthonous sources and an increase in the contribution of littoral autochthonous

production for most forage fish species. Yellow Perch stands out from other species with an increasing pelagic autochthonous contribution as nitrate levels rise. Nonetheless, the decrease in allochthonous contribution with increasing nitrates results in a reduction of Yellow Perch productivity. Since nitrates are themselves linked to anthropogenic activities, this association supports previous findings indicating that forage fish productivity is higher in less impacted wetlands. While not directly corresponding to the watershed-associated pressure in this study, the results suggest a link between low pressure on wetlands and a modest yet significant allochthonous contribution for forage fish specifically. In light of these findings, biodiversity protection, considered through the dynamics of trophic networks in riparian wetlands, requires maintaining the integrity and ecological balance of these habitats.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les préoccupations environnementales ont pris une ampleur considérable au cours des dernières décennies, témoignant d'une prise de conscience collective face aux impacts de plus en plus évidents des activités humaines sur les écosystèmes. La préservation de la biodiversité et la compréhension des processus écologiques s'imposent comme des enjeux majeurs pour assurer la durabilité des ressources et la résilience des milieux face aux pressions anthropiques. Les écosystèmes d'eau douce sont particulièrement sensibles à ces perturbations en raison de leur forte exposition liée à leur connectivité avec le milieu terrestre. La dégradation de ces habitats mène à une perte importante de biodiversité dont les poissons d'eau douce ne font pas exception. Parmi les vertébrés d'eau douce, les poissons ont connu durant le XX^e siècle le taux d'extinction le plus élevé au monde (Guy *et al.* 2021). Les poissons fourrages constituent un maillon essentiel des réseaux trophiques, car ils assurent la connexion entre les ressources des niveaux inférieurs et les espèces prédatrices dont ils sont la proie. En milieu d'eau douce, ces espèces restent cependant peu étudiées et leur écologie demeure largement méconnue. Les milieux humides riverains constituent des habitats essentiels pour la reproduction et l'alimentation des poissons fourrages d'eau douce. Cependant, ces écosystèmes sont fortement menacés par les activités humaines, qui entraînent leur dégradation et leur destruction. Dans une perspective de gestion intégrée des ressources naturelles, cette étude visait à contribuer à l'effort visant à mieux comprendre les principes écologiques qui régissent les populations de poissons fourrages des milieux humides riverains.

Les milieux humides riverains du lac Saint-Jean ont constitué des habitats propices, leur importance pour les espèces ciblées dans cette étude ayant été démontrée par Plourde-Lavoie et Sirois (2016). L'impact de la pression anthropique a été étudié selon deux volets : d'une part, par l'attribution d'un degré de pression à l'échelle des bassins versants en fonction de l'occupation du territoire, et d'autre part, par la mesure de variables environnementales caractérisant les habitats. Les communautés de poissons fourrages ont été analysées à travers ces deux volets, en évaluant la

productivité des sites étudiés ainsi que la composition des communautés lors des pêches à la seine. Enfin, l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) a permis d'évaluer la dynamique des sources énergétiques soutenant les populations de poissons fourrages selon les conditions des habitats.

Le degré de pression anthropique attribué aux milieux humides en fonction de l'utilisation du sol dans les bassins versants a permis de mettre en évidence un lien perceptible avec la productivité des poissons fourrages. Les milieux humides les moins affectés par ces impacts anthropiques présentent une productivité globale plus élevée des poissons fourrages, notamment pour le méné à tache noire (*Hudsonius hudsonius*). Ces sites se distinguent par des bassins versants présentant un couvert forestier plus étendu et une moindre proportion de zones urbaines ou agricoles. L'analyse des milieux humides en fonction des variables environnementales indique toutefois que leurs conditions sont davantage influencées par des caractéristiques locales, qui modulent notamment la production primaire autochtone. Des concentrations élevées de DOC, de nitrates et de turbidité tendent à réduire la productivité des poissons fourrages. De même, la richesse spécifique de leur communauté est négativement influencée par une augmentation du DOC, des nitrates et de la Chl-a. Bien que les variables environnementales (autres que la turbidité) n'aient pas montré de corrélation directe avec le niveau de pression anthropique utilisé dans cette étude, il est généralement admis que les activités humaines perturbatrices (comme l'augmentation du ruissellement de nutriments/polluants, la dégradation des zones riveraines végétalisées, et l'accroissement des surfaces imperméables) peuvent contribuer à l'augmentation de ces mêmes variables.

L'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) a démontré une faible contribution allochtone dans le régime alimentaire des poissons fourrages. Parmi les modèles de mélange, le facteur le plus explicatif de la dynamique de ces sources énergétiques pour les poissons fourrages est le taux de nitrates. L'association de cette variable aux perturbations anthropiques permet d'avancer l'hypothèse d'un découplage entre les sources terrestres et le régime alimentaire des

poissons fourrages. D'après l'analyse du cas particulier de la perchaude (*Perca flavescens*), la perte d'allochtonie dans les signaux isotopiques est également corrélée à une diminution de la productivité de cette espèce.

L'ensemble des résultats de cette étude vient renforcer les connaissances existantes des impacts négatifs des perturbations anthropiques sur les processus écologiques des milieux humides et la biodiversité qu'ils hébergent, en mettant en évidence la vulnérabilité des communautés de poissons fourrages. Ce maillon clé des réseaux trophiques aquatiques soutient non seulement les espèces prédatrices, mais contribue également à l'équilibre global de l'écosystème. Étant donné que le nombre de sites échantillonnés pour ce projet s'est limité à dix, un échantillonnage plus étendu permettrait de raffiner les diagnostics et les tendances observées, ainsi que de formuler des conclusions plus spécifiques par espèce. Les variables environnementales d'intérêt ont mis en évidence une diminution de la productivité et de la richesse à certaines concentrations. Un plus grand nombre de sites situés aux extrêmes des gradients environnementaux permettrait également de mieux caractériser les variations de la contribution des différentes sources énergétiques au régime alimentaire des poissons fourrages. Cela favoriserait une compréhension approfondie des mécanismes écologiques mis en œuvre par ces poissons lorsque les conditions d'habitat deviennent moins favorables.

Pour de futures recherches, il serait également pertinent d'examiner plus en détail le découplage observé entre la contribution allochtone et l'alimentation des poissons fourrages. Une analyse des niveaux trophiques inférieurs permettrait de déterminer si les différences observées résultent d'un changement dans la composition de la communauté de proies ou d'une modification de l'alimentation des proies elles-mêmes, notamment en lien avec l'augmentation des concentrations de nitrates et la diminution corrélative de la contribution terrestre. Une telle démarche favoriserait une compréhension plus approfondie des dynamiques du réseau trophique et des mécanismes sous-jacents à la baisse de productivité et de richesse des poissons fourrages dans les milieux humides riverains soumis à des pressions anthropiques.

LISTE DE RÉFÉRENCES

Åhlén D, Peacock M, Brodin Y et Hambäck PA. 2023. Wetland productivity determines trade-off between biodiversity support and greenhouse gas production. *Ecology and Evolution*, 13.

Albert JS, Destouni G, Duke-Sylvester SM, Magurran AE, Oberdorff T, Reis RE, Winemiller KO et Ripple WJ. 2021. Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50 : 85-94.

Allen DC, Larson J, Murphy CA, Garcia EA, Anderson KE, Busch MH, Argerich A, Belskis AM, Higgins KT, Penaluna BE, Saenz V, Jones J et Whiles MR. 2024. Global patterns of allochthony in stream-riparian meta-ecosystems. *Ecology letters*, 27 : e14401.

Almeida LZ, Guffey SC, Sepúlveda MS et Höök TO. 2017. Behavioral and physiological responses of Yellow Perch (*Perca flavescens*) to moderate hypoxia. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 209 : 47-55.

Alp M et Cucherousset J. 2022. Food webs speak of human impact: Using stable isotope-based tools to measure ecological consequences of environmental change. *Food Webs*, 30.

Arthington AH. 2021. Grand challenges to support the freshwater biodiversity emergency recovery plan. *Frontiers in Environmental Science*, 9.

Barouillet C, González-Trujillo JD, Geist J, Gíslason GM, Grossart H-P, Irvine K, Jähnig SC et Boon PJ. 2024. Freshwater conservation: Lost in limnology? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 34.

Barrus NT, Maitland BM et Rahel FJ. 2024. Assessing a standardized method to identify optimal baselines for trophic position estimation in stable isotope studies of stream ecosystems. *Hydrobiologia*, 851 : 4673-4691.

Baumgartner SD et Robinson CT. 2017. Changes in macroinvertebrate trophic structure along a land-use gradient within a lowland stream network. *Aquatic Sciences*, 79 : 407-418.

Becerra Jurado G, Callanan M, Gioria M, Baars JR, Harrington R et Kelly-Quinn M. 2009. Comparison of macroinvertebrate community structure and driving environmental factors in natural and wastewater treatment ponds. *Hydrobiologia : The International Journal of Aquatic Sciences*, 634 : 153-165.

Beerens JM, Trexler JC et Catano CP. 2017. Predicting wading bird and aquatic faunal responses to ecosystem restoration scenarios. *Restoration Ecology*, 25 : S86-S98.

Bendell-Young LI, Bennett KE, Crowe A, Kennedy CJ, Kermode AR, Moore MM, Plant AL et Wood A. 2000. Ecological characteristics of wetlands receiving an industrial effluent. *Ecological Applications*, 10 : 310-322.

Bergfur J, Johnson RK, Sandin L et Goedkoop W. 2009. Effects of nutrient enrichment on C and N stable isotope ratios of invertebrates, fish and their food resources in boreal streams. *Hydrobiologia*, 628 : 67-79.

- Bernatchez L et Giroux M. 2012. Les poissons d'eau douce du Québec et leur répartition dans l'Est du Canada. Broquet, Saint-Constant, PQ.
- Boldt JL, Murphy HM, Chamberland J-M, Debertin A, Gauthier S, Hackett B, Hagel PS, Majewski AR, McDermid JL, Mérette D, Robinson CLK, Rooper CN, Sherbo B, Van Beveren E et Walkusz W. 2022. Canada's forage fish: an important but poorly understood component of marine ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 79 : 1911-1933. doi : 10.1139/cjfas-2022-0060.
- Brouillet-Gauthier G. 2012. Analyse en isotopes stables de la macrofaune benthique et de ses sources de nourriture dans les environnements littoraux lacustres boréaux. Mémoire, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, 103 p.
- Brunet MJ, Monteith KL, Huggler KS, Thompson DJ, Burke PW, Zornes M, Lionberger P, Valdez M et Holbrook JD. 2023. Spatiotemporal predictions of the alternative prey hypothesis: Predator habitat use during decreasing prey abundance. *Ecosphere*, 14 : e4370.
- Bunn SE. 2016. Grand challenge for the future of freshwater ecosystems. *Frontiers in Environmental Science*, 4.
- Bureau d'audiences publiques sur l'environnement. 1985. Programme de stabilisation des berges du Lac Saint-Jean, rapport d'enquête et d'audience publique. Gouvernement du Québec, Québec, 216 p.
- Burkhead NM. 2012. Extinction rates in north american freshwater fishes, 1900–2010. *BioScience*, 62 : 798-808.
- Bylund J, Bastviken D, Mörth C-M, Laudon H, Giesler R et Buffam I. 2007. Where does boreal stream DOC come from? - Quantifying the contribution from different landscape compartments using stable C isotope ratios. AGU Fall Meeting Abstracts.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS et Naeem S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486 : 59-67.
- Carew ME, Pettigrove V, Cox RL et Hoffmann AA. 2007. The response of Chironomidae to sediment pollution and other environmental characteristics in urban wetlands. *Freshwater Biology*, 52 : 2444-2462.
- Carroll R, Reynolds J et Wright I. 2019. Geochemical impact of urban development on fragile freshwater wetlands. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 344 : 012004.
- Chambers PA, Guy M, Grove G, Kent R, Roberts E et Gagnon C. 2002. Nutrient losses from agriculture: Effects on canadian surface and ground waters. *IAHS-AISH Publication* : 379-384.
- Choy E, Hodson P, Campbell L, Fowlie A et Ridal J. 2008. Spatial and temporal trends of mercury concentrations in young-of-the-Year Spottail Shiners (*Notropis hudsonius*) in the St. Lawrence River at Cornwall, ON. *Archives of environmental contamination and toxicology*, 54 : 473-481.
- Clancy NG, Rahel FJ, Peoples BK, Walters AW, Lyons J, Mandrak NE, Budy PE, Frimpong EA et Cross WF. 2025. On the importance and practical conservation of nongame fishes. *Fisheries*, 50 : 460-472.

- Cloern JE, Safran SM, Smith Vaughn L, Robinson A, Whipple AA, Boyer KE, Drexler JZ, Naiman RJ, Pinckney JL, Howe ER, Canuel EA et Grenier JL. 2021. On the human appropriation of wetland primary production. *Science of the Total Environment*, 785.
- Cole JJ, Carpenter SR, Pace ML, Van de Bogert MC, Kitchell JL et Hodgson JR. 2006. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology letters*, 9 : 558 - 568.
- Collen B, Whitton F, Dyer EE, Baillie JEM, Cumberlidge N, Darwall WRT, Pollock C, Richman NI, Soulsby A-M et Böhm M. 2014. Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 23 : 40-51.
- Cooke SJ, Piczak ML, Nyboer EA, Michalski F, Bennett A, Koning AA, Hughes KA, Chen Y, Wu J, Cowx IG, Koehnken L, Raghavan R, Pompeu PS, Phang S, Valbo-Jørgensen J, Bendixen M, Torres A, Getahun A, Kondolf GM, Acreman MC, Song AM et Taylor WW. 2023. Managing exploitation of freshwater species and aggregates to protect and restore freshwater biodiversity. *Environmental Reviews*, 32 : 414-437. doi : 10.1139/er-2022-0118.
- Cooper MJ, Lamberti GA, Moerke AH, Ruetz CR, Wilcox DA, Brady VJ, Brown TN, Ciborowski JJH, Gathman JP, Grabas GP, Johnson LB et Uzarski DG. 2018. An expanded fish-based index of biotic integrity for Great Lakes coastal wetlands. *Environmental Monitoring and Assessment*, 190 : 580.
- Darwall W, Bremerich V, De Wever A, Dell AI, Freyhof Jr, Gessner MO, Grossart H-P, Harrison I, Irvine K, Jähnig SC, Jeschke JM, Lee JJ, Lu C, Lewandowska AM, Monaghan MT, Nejstgaard JC, Patricio H, Schmidt-Kloiber A, Stuart SN, Thieme M, Tockner K, Turak E et Weyl O. 2018. The Alliance for Freshwater Life: A global call to unite efforts for freshwater biodiversity science and conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28 : 1015-1022.
- Davidson N. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65 : 936-941.
- de Kluijver A, Schoon PL, Downing JA, Schouten S et Middelburg JJ. 2014. Stable carbon isotope biogeochemistry of lakes along a trophic gradient. *Biogeosciences*, 11 : 6265-6276.
- Diller SN, Harrison AM, Kowalski KP, Brady VJ, Ciborowski JJH, Cooper MJ, Dumke JD, Gathman JP, Ruetz CR, Uzarski DG, Wilcox DA et Schaeffer JS. 2022. Influences of seasonality and habitat quality on Great Lakes coastal wetland fish community composition and diets. *Wetlands Ecology and Management*, 30 : 439-460.
- Djerf H. 2025. Wetlands as a solution to water browning: A 3-year efficiency assessment of outdoor mesocosms. *Water environment research : a research publication of the Water Environment Federation*, 97 : e70008.
- Donohue I et Garcia Molinos J. 2009. Impacts of increased sediment loads on the ecology of lakes. *Biological Reviews*, 84 : 517-531.
- Dormann C, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Diekötter T, García Márquez J, Gruber B, Lafourcade B, Leitão P, Münkemüller T, McClean C, Osborne P, Reineking B, Schröder B, Skidmore A, Zurell D et Lautenbach S. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36 : 27-46.

- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata Z-I, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard A-Hln, Soto D, Stiassny MLJ et Sullivan CA. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81 : 163-182.
- Dworrak TV, Sauer FG et Kiel E. 2022. Wetland conservation and its effects on mosquito populations. *Wetlands*, 42 : 96.
- Elliott JM et Hurley MA. 2000. Daily energy intake and growth of piscivorous Brown Trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology*, 44 : 237-245.
- Engel S. 1974. Effects of formalin and freezing on length, weight, and conditions factor of Cisco and Yellow Perch . *Transactions of the American Fisheries Society*, 104 : 136-138.
- Fierro P, Valdovinos C, Lara C et Saldías GS. 2021. Influence of intensive agriculture on benthic macroinvertebrate assemblages and water quality in the Aconcagua River Basin (Central Chile). *Water*, 13 : 492.
- Filstrup CT et Downing JA. 2017. Relationship of chlorophyll to phosphorus and nitrogen in nutrient-rich lakes. *Inland Waters*, 7 : 385-400.
- Finlay J et Kendall C. 2008. Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems. Dans : *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, Second Edition. p. 283-333.
- Firmiano KR, Castro DMP, Linares MS et Callisto M. 2021. Functional responses of aquatic invertebrates to anthropogenic stressors in riparian zones of Neotropical savanna streams. *Science of the Total Environment*, 753 : 141865.
- Fry B. 2006. *Stable isotope ecology*. Springer, New York.
- Gaeta JW, Ahrenstorff TD, Diana JS, Fetzer WW, Jones TS, Lawson ZJ, McNerny MC, Santucci VJ et Vander Zanden MJ. 2018. Go big or ... don't? A field-based diet evaluation of freshwater piscivore and prey fish size relationships. *PLoS ONE*, 13 : e0194092.
- Gagnon R, Lévesque S et Sirois P. 2024. Diversité et abondance des poissons fourrages littoraux du lac Saint-Jean. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, produit pour le Conseil de gestion durable du lac Saint-Jean (CGDLSJ). Université du Québec à Chicoutimi.
- Gentine JA, Conard WM, O'Reilly KE, Cooper MJ, Fiorino GE, Harrison AM, Hein M, Moerke AH, Ruetz CR, Uzarski DG et Lamberti GA. 2022. Environmental predictors of phytoplankton chlorophyll-a in Great Lakes coastal wetlands. *Journal of Great Lakes Research*, 48 : 927-934.
- Gerth WJ, Li J et Giannico GR. 2017. Agricultural land use and macroinvertebrate assemblages in lowland temporary streams of the Willamette Valley, Oregon, USA. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 236 : 154-165.
- Gladyshev I. 2009. Stable Isotope Analyses in Aquatic Ecology (a review). *Journal of Siberian Federal University Biology*, 2 : 381-402.

- Glaz P, Sirois P et Nozais C. 2012. Determination of food sources for benthic invertebrates and Brook Trout *Salvelinus fontinalis* in Canadian Boreal Shield lakes using stable isotope analysis. *Aquatic Biology*, 17 : 107-117.
- Graeb BDS, Mangan MT, Jolley JC, Wahl DH et Dettmers JM. 2006. Ontogenetic Changes in Prey Preference and Foraging Ability of Yellow Perch: Insights Based on Relative Energetic Return of Prey. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135 : 1493-1498.
- GRIL-UQAM analytical laboratory. 2022. TP-DP-SRP protocol. Université du Québec à Montréal (UQAM).
- Guareschi S, Laini A, Viaroli P et Bolpagni R. 2019. Integrating habitat- and species-based perspectives for wetland conservation in lowland agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 29 : 153-171.
- Guy CS, Cox TL, Williams JR, Brown CD, Eckelbecker RW, Glassic HC, Lewis MC, Maskill PAC, McGarvey LM et Siemiantkowski MJ. 2021. A paradoxical knowledge gap in science for critically endangered fishes and game fishes during the sixth mass extinction. *Scientific Reports*, 11 : 8447.
- Hamilton SK, Lewis WM et Sippel SJ. 1992. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia*, 89 : 324-330.
- Hammock BG, Hartman R, Dahlgren RA, Johnston C, Kurobe T, Lehman PW, Lewis LS, Van Nieuwenhuyse E, Ramírez-Duarte WF, Schultz AA et Teh SJ. 2021. Patterns and predictors of condition indices in a critically endangered fish. *Hydrobiologia : The International Journal of Aquatic Sciences*, 849 : 675-695.
- Harrington RR, Kennedy BP, Chamberlain CP, Blum JD et Folt CL. 1998. ^{15}N enrichment in agricultural catchments: field patterns and applications to tracking Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Chemical Geology*, 147 : 281-294.
- Harrison AM, Reisinger AJ, Cooper MJ, Brady VJ, Ciborowski JJH, O'Reilly KE, Ruetz CR, Wilcox DA et Uzarski DG. 2020. A basin-wide survey of coastal wetlands of the laurentian great lakes: Development and comparison of water quality indices. *Wetlands*, 40 : 465-477.
- Heuvel CE, Zhao Y et Fisk AT. 2023. Influence of spatial and temporal variation on establishing stable isotope baselines of $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{34}\text{S}$ in a large freshwater lake. *Freshwater Biology*, 68 : 806-820.
- Hong J et Gu B. 2020. Responses of nitrogen stable isotopes in fish to phosphorus limitation in freshwater wetlands. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*.
- Horak CN, Assef YA, Grech MG et Miserendino ML. 2020. Agricultural practices alter function and structure of macroinvertebrate communities in Patagonian piedmont streams. *Hydrobiologia*, 847 : 3659-3676.
- IAEA. 2024. Manual for the use of stable isotopes in wetland science. International atomic energy agency, Vienna.

- Jabbar FK et Grote K. 2019. Statistical assessment of nonpoint source pollution in agricultural watersheds in the Lower Grand River watershed, MO, USA. *Environmental Science and Pollution Research*, 26 : 1487-1506.
- Jardine T, McGeachy S, Paton C et Cunjak RA. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2656, 2656.
- Jessen EK. 2025. Assessing the intraspecific osteological variation in the Spottail Shiner (*Hudsonius hudsonius*) (Cypriniformes: Leuciscidae). *Journal of Fish Biology*.
- Johnson JH. 2015. Summer diel diet and feeding periodicity of four species of cyprinids in the salmon river, New York. *The American Midland Naturalist*, 173 : 326-334, 329.
- Kaggwa RC, van Dam AA, Balirwa JS, Kansiime F et Denny P. 2009. Increasing fish production from wetlands at Lake Victoria, Uganda using organically manured seasonal wetland fish ponds. *Wetlands Ecology and Management*, 17 : 257-277.
- Karube Zi, Okada N et Tayasu I. 2012. Sulfur stable isotope signature identifies the source of reduced sulfur in benthic communities in macrophyte zones of Lake Biwa, Japan. *Limnology : The Japanese Society of Limnology*, 13 : 269-280.
- Keva O, Kiljunen M, Hämäläinen H, Jones RI, Kahilainen KK, Kankaala P, Laine MB, Schilder J, Strandberg U, Vesterinen J et Taipale SJ. 2022. Allochthony, fatty acid and mercury trends in muscle of Eurasian Perch (*Perca fluviatilis*) along boreal environmental gradients. *Science of the Total Environment*, 838.
- Kiljunen M, Grey J, Sinisalo T, Harrod C, Immonen H et Jones RI. 2006. A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}\text{C}$ values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models. *Journal of Applied Ecology*, 43 : 1213-1222.
- König U et Borcherdig J. 2012. Preserving young-of-the-year *Perca fluviatilis* in ethanol, formalin, or in a frozen state and the consequences for measuring morphometrics. *Journal of Applied Ichthyology*, 28 : 740-744.
- Kraemer LD, Evans D et Dillon PJ. 2012. The impacts of ontogenetic dietary shifts in Yellow Perch (*Perca flavescens*) on Zn and Hg accumulation. *Ecotoxicol Environ Saf*, 78 : 246-252.
- Kraus RT et Jones RC. 2012. Fish abundances in shoreline habitats and submerged aquatic vegetation in a tidal freshwater embayment of the Potomac River. *Environmental Monitoring and Assessment*, 184 : 3341-3357.
- La Violette N, Fournier, D., Dumont, P., Mailhot, Y. 2003. Caractérisation des communautés de poissons et développement d'un indice d'intégrité biotique pour le fleuve Saint-Laurent, 1995-1997. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, 237 p.
- Lackmann AR, Watkinson DA, David SR, Scarnecchia DL et Docker MF. 2024. From neglect toward enlightenment: the conservation of native fishes in the twenty-first century. *Environmental Biology of Fishes*, 107 : 1305-1326.

- Lake J, McKinney R, Osterman F, Pruell R, Kiddon J, Ryba S et Libby A. 2011. Stable nitrogen isotopes as indicators of anthropogenic activities in small freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58 : 870-878.
- Lake P. 2000. Disturbance, Patchiness, and Diversity in Streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 19.
- Lamb KJ, Midway SR, Brasso RL, López-Duarte PC, Kimball ME et Polito MJ. 2022. Mercury biomagnification in a coastal Louisiana food web following the 2010 Deepwater Horizon oil spill. *Frontiers in Environmental Science*, 10.
- Lemay J, Lévesque S et Sirois P. 2025. Six ans de suivi des poissons fourrages littoraux du lac Saint-Jean. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, produit pour le Conseil de gestion durable du lac Saint-Jean (CGDLSJ). Université du Québec à Chicoutimi.
- Lévesque S et Sirois P. 2020. Abondance des poissons fourrages littoraux du lac Saint-Jean en 2019. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, produit pour le Conseil de gestion durable du lac Saint-Jean (CGDLSJ). Université du Québec à Chicoutimi.
- Lévesque S, Fortin W et Sirois P. 2023. Abondance des poissons fourrages littoraux du lac Saint-Jean en 2022. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, produit pour le Conseil de gestion durable du lac Saint-Jean (CGDLSJ). Université du Québec à Chicoutimi.
- Li X, Yang W, Sun T et Gaedke U. 2021. Quantitative food web structure and ecosystem functions in a warm-temperate seagrass bed. *Marine Biology : International Journal on Life in Oceans and Coastal Waters*, 168.
- Liang Z, Soranno PA et Wagner T. 2020. The role of phosphorus and nitrogen on chlorophyll a: Evidence from hundreds of lakes. *Water Research*, 185 : 116236.
- Liu FS, Lockett BR, Sorichetti RJ, Watmough SA et Eimers MC. 2022. Agricultural intensification leads to higher nitrate levels in Lake Ontario tributaries. *Science of the Total Environment*, 830.
- Lougheed VL, McIntosh MD, Parker CA et Stevenson RJ. 2008. Wetland degradation leads to homogenization of the biota at local and landscape scales. *Freshwater Biology*, 53 : 2402-2413.
- MacLeod HA, Shuter BJ, Minns CK et Rennie MD. 2022. Productivity of fish populations: environmental and ecological drivers. *Encyclopedia of Inland Waters*, 2 : 207-224.
- Macura B, Byström P, Airoidi L, Eriksson BK, Rudstam L et Støttrup JG. 2019. Impact of structural habitat modifications in coastal temperate systems on fish recruitment: a systematic review. *Environmental Evidence*, 8 : 14.
- Mao R, Zhang X-H et Song C-C. 2020. Chronic nitrogen addition promotes dissolved organic carbon accumulation in a temperate freshwater wetland. *Environmental Pollution*, 260.
- Mao Z, Gu X, Cao Y, Luo J, Zeng Q, Chen H et Jeppesen E. 2021. How does fish functional diversity respond to environmental changes in two large shallow lakes? *Science of the Total Environment*, 753.
- Maskell LC, Botham M, Henrys P, Jarvis S, Maxwell D, Robinson DA, Rowland CS, Siriwardena G, Smart S, Skates J, Tebbs EJ, Tordoff GM et Emmett BA. 2019. Exploring relationships between land

use intensity, habitat heterogeneity and biodiversity to identify and monitor areas of High Nature Value farming. *Biological Conservation*, 231 : 30-38.

McConnaughey T et McRoy CP. 1979. Food-Web structure and the fractionation of Carbon isotopes in the bering sea. *Marine Biology*, 53 : 257-262.

McCune BP et Grace J. 2002. Analysis of ecological communities. 289.

McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C et McGrath CC. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102 : 378-390.

McQueen K, Mion M, Hilvarsson A, Casini M, Olesen HJ, Hüsey K, Radtke K et Krumme U. 2019. Effects of freezing on length and mass measurements of Atlantic cod *Gadus morhua* in the Baltic Sea. *J Fish Biol*, 95 : 1486-1495.

Ménard L, Escarné R, Marcogliese D, Cyr D, Fournier M et Gagné F. 2010. The impacts of urban pollution on the immune system of Spottail Shiners (*Notropis hudsonius*) in the St. Lawrence River. *Fresenius Environmental Bulletin*, 19 : 1369-1374.

Michel A, Lebrun JD, Chaumont C, Girondin M, Tournebize J, Archaimbault V et Jeliaskov A. 2025. Benthic macroinvertebrate diversity and function in an agricultural constructed wetland affected by agrochemical pressure (Seine-et-Marne, France). *Environmental Science and Pollution Research*, 32 : 3679-3697.

Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP). 2018a (mis à jour le 17 novembre 2023). Bassins hydrographiques multiéchelles du Québec, [Jeu de données]. Consulté le 12 décembre 2025, <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/bassins-hydrographiques-multi-echelles-du-quebec>

Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP). 2018b (mis à jour le 02 juin 2025). Utilisation du territoire, [Jeu de données] Consulté le 12 décembre 2025, <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/utilisation-du-territoire>

Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (MELCC). 2021. Les milieux humides et hydriques – L'analyse environnementale - décembre 2021. Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques, Québec, 21 p.

Moomaw WR, Chmura GL, Davies GT, Finlayson CM, Middleton BA, Natali SM, Perry JE, Roulet N et Sutton-Grier AE. 2018. Wetlands in a changing climate: Science, policy and management. *Wetlands*, 38 : 183-205.

Moore JW et Semmens BX. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology letters*, 11 : 470-480.

Multisanti CR, Merola C, Perugini M, Aliko V et Faggio C. 2022. Sentinel species selection for monitoring microplastic pollution: A review on one health approach. *Ecological Indicators*, 145 : 109587.

- Murchie KJ et Power M. 2004. Growth- and feeding-related isotopic dilution and enrichment patterns in young-of-the-year Yellow Perch (*Perca flavescens*). *Freshwater Biology*, 49 : 41-54.
- Namsaraev Z, Melnikova A, Komova A, Ivanov V, Rudenko A et Ivanov E. 2020. Algal bloom occurrence and effects in russia. *Water*, 12 : 285.
- Nieman CL, Oppliger AL, McElwain CC et Gray SM. 2018. Visual detection thresholds in two trophically distinct fishes are compromised in algal compared to sedimentary turbidity. *Conservation Physiology*, 6 : coy044.
- Nilsen M, Pedersen T, Nilssen EM et Fredriksen S. 2008. Trophic studies in a high-latitude fjord ecosystem - a comparison of stable isotope analyses ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and trophic-level estimates from a mass-balance model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65 : 2791-2806. doi : 10.1139/F08-180.
- Norambuena JA, Poblete-Grant P, Beltrán JF, De Los Ríos-Escalante P et Farías JG. 2022. Evidence of the anthropic impact on a crustacean zooplankton community in two north patagonian lakes. *Sustainability (Switzerland)*, 14.
- Nutz A, Schuster M, Ghienne J, Roquin C, Hay M, Rétif F, Certain R, Robin N, Raynal O, Cousineau P, Team S et Bouchette F. 2015. Wind-driven bottom currents and related sedimentary bodies in Lake Saint-Jean (Québec, Canada). *Geological Society of America Bulletin*, 127 : 1194–1208.
- Parke AD, Uzarski DG, Ruetz Iii CR et Burton TM. 2009. Diets of Yellow Perch (*Perca flavescens*) in wetland habitats of Saginaw bay, lake Huron. *Journal of Freshwater Ecology*, 24 : 347-355.
- Parker A, Cooper M, Ruetz C, III, Coulter D et Uzarski D. 2012. Chemical and physical factors associated with Yellow Perch abundance in Great Lakes coastal wetlands: patterns within and among wetland types. *Wetlands Ecology and Management*, 20 : 137–150.
- Peer DL. 1966. Relationship between size and maturity in the Spottail Shiner, *Notropis hudsonius*. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 23 : 455-457. doi : 10.1139/f66-035.
- Pellerin S et Poulin M. 2013. Analyse de la situation des milieux humides au Québec et recommandations à des fins de conservation et de gestion durable. *Centre de la Science de la Biodiversité du Québec (CSBQ)*, 104 p.
- Perga M-E, Bouletreau S, Cucherousset J, Harrod C, McIntosh A, Olden JD, Vagnon C et Jardine T. 2026. A global estimator of C and N isotope baselines for fresh waters. *Methods in Ecology and Evolution*, 17 : 992-1006.
- Phillips DL, Inger R, Bearhop S, Jackson AL, Moore JW, Parnell AC, Semmens BX et Ward EJ. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92 : 823-835.
- Piña AE et Loughheed VL. 2022. Macroinvertebrate community composition in wetlands of the desert southwest is driven by wastewater-associated nutrient loading despite differences in salinity. *Wetlands : Official Scholarly Journal of the Society of Wetland Scientists*, 42.

Plourde-Lavoie P et Sirois P. 2016. Revue et synthèse de la littérature scientifique sur la reproduction et les habitats des poissons fourrages de la zone littorale du lac Saint-Jean : Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées (CREAE). Université du Québec à Chicoutimi, Québec, 124 p.

Plourde-Lavoie P et Sirois P. 2017. Portrait du potentiel des milieux humides riverains du lac Saint-Jean pour la fraie des poissons. Université du Québec à Chicoutimi, Québec, 71 p.

Plourde-Lavoie P, Archer M, Gagnon K et Sirois P. 2018. Les variations de niveau du lac Saint-Jean : effets sur la reproduction des poissons dans les habitats en milieux humides riverains. *Le Naturaliste canadien*, 142 : 66-77. doi : 10.7202/1042015ar.

Post DM. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83 : 703-718.

Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J et Montaña CG. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152 : 179-189.

Post JR et Prankevicius AB. 1987. Size-selective mortality in young-of-the-year Yellow Perch (*Perca flavescens*): Evidence from otolith microstructure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44 : 1840-1847.

Quezada-Romegialli C, Jackson AL, Hayden B, Kahilainen KK, Lopes C et Harrod C. 2018. tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution*, 9 : 1592-1599.

Radke RJ et Gaupisch A. 2005. Effects of phytoplankton-induced turbidity on predation success of piscivorous Eurasian Perch (*Perca fluviatilis*): possible implications for fish community structure in lakes. *Naturwissenschaften*, 92 : 91-94.

Randall R et Minns C. 2000. Use of fish production per unit biomass ratios for measuring the productive capacity of fish habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57 : 1657-1667.

Rasoamihango LA, Razafindrajao F, Andriambelo H, Rene de Roland LA et Bamford AJ. 2023. Effects of turbidity and introduced tilapia (*Oreochromis* spp) on macrophytes and invertebrates in a shallow tropical lake. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 424.

Reeder BC et Binion BM. 2001. Comparison of methods to assess water column primary production in wetlands. *Ecological Engineering*, 17 : 445-449.

Reynolds CS. 2008. A changing paradigm of pelagic food webs. *International Review of Hydrobiology*, 93 : 517-531.

Rio Tinto Énergie Électrique. 2025. Niveaux du lac Saint-Jean. Consulté le 18 novembre 2025, <https://energie.riotinto.com/gestion-hydrique/niveau-du-lac-et-donnees-historiques/>

Romanelli A, Soto DX, Matiatos I, Martínez DE et Esquius S. 2020. A biological and nitrate isotopic assessment framework to understand eutrophication in aquatic ecosystems. *The Science of the total environment*, 715 : 136909.

Roscoe B et Halliday RG. 1969. The effects of icing and freezing on the length and weight of groundfish species. Internal commission for the Northwest Atlantic fisheries, No. 2151 : 8.

Rypel AL, Saffarinia P, Vaughn CC, Nesper L, O'Reilly K, Parisek CA, Miller ML, Moyle PB, Fangue NA, Bell-Tilcock M, Ayers D et David SR. 2021. Goodbye to “rough fish”: Paradigm shift in the conservation of native fishes. *Fisheries*, 46 : 605-616.

Sayer CA, Fernando E, Jimenez RR, Macfarlane NBW, Rapacciuolo G, Böhm M, Brooks TM, Contreras-MacBeath T, Cox NA, Harrison I, Hoffmann M, Jenkins R, Smith KG, Vié J-C, Abbott JC, Allen DJ, Allen GR, Barrios V, Boudot J-P, Carrizo SF, Charvet P, Clausnitzer V, Congiu L, Crandall KA, Cumberlidge N, Cuttelod A, Dalton J, Daniels AG, De Grave S, De Knijf G, Dijkstra K-DB, Dow RA, Freyhof J, García N, Gessner J, Getahun A, Gibson C, Gollock MJ, Grant MI, Groom AER, Hammer MP, Hammerson GA, Hilton-Taylor C, Hodgkinson L, Holland RA, Jabado RW, Juffe Bignoli D, Kalkman VJ, Karimov BK, Kipping J, Kottelat M, Lalèye PA, Larson HK, Lintermans M, Lozano F, Ludwig A, Lyons TJ, Máiz-Tomé L, Molur S, Ng HH, Numa C, Palmer-Newton AF, Pike C, Pippard HE, Polaz CNM, Pollock CM, Raghavan R, Rand PS, Ravelomanana T, Reis RE, Rigby CL, Scott JA, Skelton PH, Sloat MR, Snoeks J, Stiassny MLJ, Tan HH, Taniguchi Y, Thorstad EB, Tognelli MF, Torres AG, Torres Y, Tweddle D, Watanabe K, Westrip JRS, Wright EGE, Zhang E et Darwall WRT. 2025. One-quarter of freshwater fauna threatened with extinction. *Nature*, 638 : 138-145.

Scott WB et Crossman EJ. 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Service des pêches et des sciences de la mer, Ottawa.

Sierszen ME, Peterson GS, Trebitz AS, Brazner JC et West CW. 2006. Hydrology and nutrient effects on food-web structure in ten lake superior coastal wetlands. *Wetlands*, 26 : 951-964.

Skinner MM, Martin AA et Moore BC. 2016. Is lipid correction necessary in the stable isotope analysis of fish tissues? *Rapid Commun Mass Spectrom*, 30 : 881-889.

Smith ADM, Brown CJ, Bulman CM, Fulton EA, Johnson P, Kaplan IC, Lozano-Montes H, Mackinson S, Marzloff M, Shannon LJ, Shin Y-J et Tam J. 2011. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science (New York, NY)*, 333 : 1147-1150.

Solomon CT, Carpenter SR, Clayton MK, Cole JJ, Coloso JJ, Pace ML, Vander Zanden MJ et Weidel BC. 2011. Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope Bayesian mixing model. *Ecology*, 92 : 1115-1125.

Stendera S, Adrian R, Bonada N, Cañedo-Argüelles M, Hugueny B, Januschke K, Pletterbauer F et Hering D. 2012. Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia : The International Journal of Aquatic Sciences*, 696 : 1-28.

Stewart BD et Jones GP. 2001. Associations between the abundance of piscivorous fishes and their prey on coral reefs: implications for prey-fish mortality. *Marine Biology*, 138 : 383-397.

Stock BC, Jackson AL, Ward EJ, Parnell AC, Phillips DL et Semmens BX. 2018. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 6 : e5096.

Strayer DL et Dudgeon D. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29 : 344-358.

Tanentzap AJ, Szkokan-Emilson EJ, Kielstra BW, Arts MT, Yan ND et Gunn JM. 2014. Forests fuel fish growth in freshwater deltas. *Nature Communications*, 5 : 4077.

The Nature Conservancy, Conservation International, IUCN World Commission on Protected Areas and WWF. 2022. A Pathway for Inland Waters in the 30 x 30 Target: Discussion document. Washington DC and Gland, Switzerland.

Thornhill I, Batty L, Death RG, Friberg NR et Ledger ME. 2017. Local and landscape scale determinants of macroinvertebrate assemblages and their conservation value in ponds across an urban land-use gradient. *Biodiversity and Conservation*, 26 : 1065-1086.

Tickner D, Opperman JJ, Abell R, Acreman M, Arthington AH, Bunn SE, Cooke SJ, Dalton J, Darwall W, Edwards G, Harrison I, Hughes K, Jones T, Leclère D, Lynch AJ, Leonard P, McClain ME, Muruven D, Olden JD, Ormerod SJ, Robinson J, Tharme RE, Thieme M, Tockner K, Wright M et Young L. 2020. Bending the curve of global freshwater biodiversity loss: An emergency recovery plan. *BioScience*, 70 : 330-342.

Tonn WM, Paszkowski CA et Holopainen IJ. 1992. Piscivory and recruitment: Mechanisms structuring prey populations in small lakes. *Ecology*, 73 : 951-958.

Treasurer JW. 1990. Length and weight changes in Perch, *Perca fluviatilis* L., and Pike, *Esox lucius* L., following freeang. *Journal of Fish Biology*, 37 : 499-500.

Trebitz AS et Herlihy AT. 2023. Wetland water quality patterns and anthropogenic pressure associations across the continental USA. *Wetlands : Official Scholarly Journal of the Society of Wetland Scientists*, 43.

Tremblay S. 2023 (mis à jour le 03 mai 2023). Le lac Saint-Jean libéré de ses glaces. Consulté le 18 novembre 2025, <https://www.jlelacstjean.com/actualites/593358/le-lac-saint-jean-libere-de-ses-glaces>

Uzarski DG, Brady VJ, Cooper MJ, Wilcox DA, Albert DA, Axler RP, Bostwick P, Brown TN, Ciborowski JJH, Danz NP, Gathman JP, Gehring TM, Grabas GP, Garwood A, Howe RW, Johnson LB, Lamberti GA, Moerke AH, Murry BA, Niemi GJ, Norment CJ, Ruetz CR, Steinman AD, Tozer DC, Wheeler R, O'Donnell TK et Schneider JP. 2017. Standardized measures of coastal wetland condition: Implementation at a laurentian great lakes basin-wide scale. *Wetlands*, 37 : 15-32.

Vera-Herrera L, Romo S et Soria J. 2022. How agriculture, connectivity and water management can affect water quality of a mediterranean coastal wetland. *Agronomy*, 12 : 486.

Vilenica M, Vuataz L et Yanai Z. 2022. Introduction to the special issue “Aquatic insects: biodiversity, ecology, and conservation challenges”. *Diversity*, 14 : 573.

Vimos-Lojano D, Hampel H, Vázquez RF et Martínez-Capel F. 2020. Community structure and functional feeding groups of macroinvertebrates in pristine Andean streams under different vegetation cover. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 20 : 357-368.

Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn SE, Sullivan CA, Liermann CR et Davies PM. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467 : 555-561.

- Wang L, Gao Y, Han BP, Fan H et Yang H. 2019. The impacts of agriculture on macroinvertebrate communities: From structural changes to functional changes in Asia's cold region streams. *Sci Total Environ*, 676 : 155-164.
- Ward FJ et McCulloch BR. 1991. Relationship between mouth gape of juvenile walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and prey size. *SIL Proceedings*, 1922-2010, 24 : 2362-2364.
- Wattana N, Pisit P, Achara J et Tuantong J. 2022. Spatio-temporal variation in fish diversity and assemblage patterns in the Lower Tapee River, Southern Thailand. *Songklanakarin Journal of Science and Technology (SJST)*, 44 : 861-868. doi : 10.14456/sjst-psu.2022.115.
- Wei J, Ji X et Hu W. 2024. Characteristics of phytoplankton productivity in three typical lake zones of Taihu, China. *Sustainability*, 16 : 2376.
- Wellington CG, Mayer CM, Bossenbroek JM et Stroh NA. 2010. Effects of turbidity and prey density on the foraging success of age 0 year Yellow Perch *Perca flavescens*. *Journal of Fish Biology*, 76 : 1729-1741.
- Wetzel RG et Likens G. 2000. *Limnological analyses*. Springer Science & Business Media.
- White JL et Johnson CJ. 2012. *Freshwater fish and mussel bioindicators of North America*. Nova/Nova Science Publishers, Inc., New York.
- Wilkens J, DeBates T et Willis D. 2002. Food habits of yellow perch, *Perca flavescens*, in West Long Lake, Nebraska. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, 28.
- Wilson M, Barbier E et Mingelbier M. 2025. Bioeconomic impact of nutrient pollution in freshwater fisheries: The case of yellow perch in the st. Lawrence river, Quebec, Canada. *Eastern Economic Journal*.
- Wissel B, Boeing WJ et Ramcharan CW. 2003. Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography*, 48 : 1965-1976.
- Xenopoulos MA, Lodge DM, Alcamo J, Märker M, Schulze K et Van V. DP. 2005. Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology*, 11 : 1557-1564.
- Yurek S, DeAngelis DL, Trexler JC, Jopp F et Donalson DD. 2013. Simulating mechanisms for dispersal, production and stranding of small forage fish in temporary wetland habitats. *Ecological Modelling*, 250 : 391-401.
- Zarkami R, Abedini A et Sadeghi Pasvisheh R. 2022. Analysis of the eutrophication in a wetland using a data-driven model. *Environmental Monitoring and Assessment*, 194 : 882.

Annexes

ANNEXE A. Sites additional data

Table A1. Summary description of sites

Full name sites	Short name	Type of wetland	Latitude	Longitude	Associated anthropogenic level
Canal du cheval	Cheval	River mouth / shallow water	48°43'38.4"N	72°20'46.2"W	Minimal
Embouchure de la Métabetchouan	Métabetchouan	River mouth / shallow water	48°24'44.7"N	71°57'48.8"W	Minimal
Ruisseau Grandmont	Grandmont	Marsh	48°30'38.6"N	71°46'29.7"W	High
Marais de la Belle Rivière	Belle Rivière	Marsh	48°27'29.2"N	71°47'54.2"W	Low
Marais Petite Péribonka	Péribonka	Marsh	48°46'07.3"N	72°05'50.2"W	Low
Ruisseau Pacaud	Pacaud	Marsh	48°27'06.7"N	72°04'31.8"W	High
Baie de la Pipe	Pipe	Shallow water	48°39'06.2"N	71°49'43.1"W	Moderate
Racine-sur-le-lac	Racine	Shallow water	48°44'30.8"N	72°12'14.6"W	High
Rivière Taillon	Taillon	River mouth / shallow water	48°40'37.7"N	71°52'07.5"W	Moderate
Marais Ticouapé	Ticouapé	Marsh	48°42'50.1"N	72°23'38.9"W	Moderate

Table A2. Physicochemical sites data

Sites	Water temperature (°C)	Dissolved oxygen (mg/L)	Turbidity (FNU)	Conductivity (µS/cm)	Nitrates (ppm NO ₃ -N)	pH	Alkalinity (ppm)	Chl-a (µg/L)	cDOM _{a440} (m ⁻¹)	DOC (mg/L)	TP (µg/L)
Cheval	22.82	69.0	2.5	34	0.35	6.98	46	2.26	4.67	6.0	64.30
Métabetchouan	22.23	54.0	8.2	27	0.14	7.76	26	3.72	7.37	12.0	19.35
Grandmont	23.89	70.7	3.9	302	3.80	8.57	142	4.83	5.18	8.5	19.50
Belle Rivière	25.55	55.1	37.3	225	0.73	7.49	118	15.15	3.35	8.7	115.65
Péribonka	22.71	74.8	16.9	43	0.38	7.38	30	6.16	4.54	5.5	20.00
Pacaud	16.60	60.6	19.3	404	3.00	7.55	82	2.14	4.33	7.5	13.05
Pipe	22.70	68.6	36.3	30	0.30	7.31	36	3.29	5.55	8.0	37.50
Racine	17.65	65.0	19.1	75	0.53	7.35	40	4.44	7.03	6.8	8.50
Taillon	23.38	34.2	43.3	91	1.00	7.54	48	12.95	31.20	35.9	79.80
Ticouapé	22.34	78.8	42.7	211	4.30	7.29	74	3.65	15.89	14.5	147.30

ANNEXE B. Scientific, common and French names of captured species

Abbreviation	Scientific name	Common name	French name
AMNE	<i>Ameiurus nebulosus</i>	Brown Bullhead	Barbotte brune
CACO*	<i>Catostomus commersonii</i>	White Sucker	Meunier noir
CACA*	<i>Catostomus catostomus</i>	Longnose Sucker	Meunier rouge
COSP*	Cottidae sp.	-	-
ESLU	<i>Esox lucius</i>	Northern Pike	Grand brochet
LUCO*	<i>Luxilus cornutus</i>	Common Shiner	Méné à nageoires rouges
NOAT*	<i>Notropis atherinoides</i>	Emerald Shiner	Méné émeraude
NOCR*	<i>Notemigonus crysoleucas</i>	Golden Shiner	Méné jaune
HUHU*	<i>Hudsonius hudsonius</i>	Spottail Shiner	Méné à tache noire
PECA*	<i>Percina caprodes</i>	Common Logperch	Fouille-roche zébré
PEFL*	<i>Perca flavescens</i>	Yellow Perch	Perchaude
PEOM*	<i>Percopsis omiscomaycus</i>	Trout-perch	Omisco
SAVI	<i>Sander vitreus</i>	Walleye	Doré jaune
SECO*	<i>Semotilus corporalis</i>	Fallfish	Ouitouche

* Species considered as forage fish (Plourde-Lavoie et Sirois 2016; Plourde-Lavoie et Sirois 2017; Lévesque *et al.* 2023).

ANNEXE C. Forage fish productivity of study sites

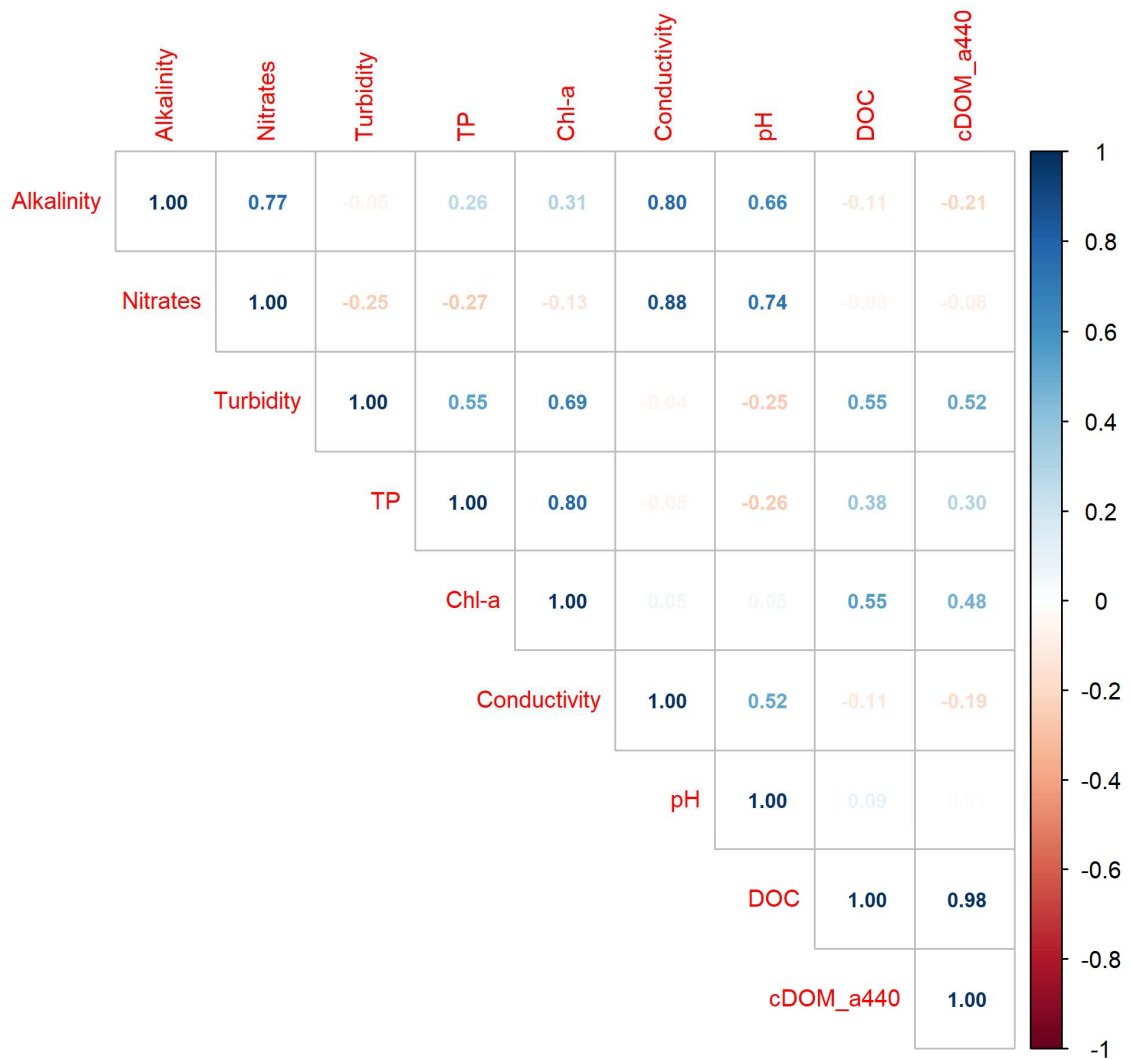
Sites	Productivity (kg/ha/year)										
	CASP	COSP	LUCO	NOAT	NOCR	NOHU	PECA	PEFL	PEOM	SECO	TOTAL
P/B ratio¹	0.38 ²	1.58 ³	1.28	2.76	1.59	1.89	1.03	0.53	1.37	0.47	N/A
Canal du cheval	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.14	0.00	7.91	0.00	0.00	11.05
Marais de la Belle Rivière	1.13	0.00	0.00	1.59	0.00	3.77	2.12	5.01	0.00	20.53	34.15
Ruisseau Grandmont	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.03	2.52	0.00	0.00	2.59
Grand marais de Métabetchouan	0.00	0.00	0.00	0.48	0.00	1.08	0.00	4.25	0.00	0.00	5.80
Marais Petite Péribonka	0.00	0.00	0.26	0.00	2.28	0.33	0.00	0.28	0.00	0.80	3.95
Ruisseau Pacaud	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.47	0.00	0.00	0.48
Baie de la Pipe	0.05	0.00	0.00	0.00	0.62	0.67	0.04	0.57	1.64	0.20	3.79
Racine-sur-le-lac	0.02	0.00	0.00	0.18	0.59	0.02	0.03	3.21	0.00	31.72	35.77
Rivière Taillon	0.00	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	2.52	1.82	0.00	4.67
Marais Ticouapé	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ND

¹ (Randall et Minns 2000)

² Average P/B ratios of the white sucker (*Catostomus commersonii*) and the longnose sucker (*Catostomus catostomus*).

³ P/B ratio of the mottled sculpin (*Cottus bairdii*), commonly observed in Lake Saint-Jean

ANNEXE D. Collinearity graph of environmental variables



ANNEXE E. Statistics results

Table E1. Anova analysis of anthropogenic pressure and environmental variables

Dependent variable	df	F-value	R²	p-value
Turbidity	3	8.979	0.818	0.0123
cDOM_{a440}	3	2.291	0.534	0.1780
Nitrates	3	1.063	0.347	0.4320
Conductivity	3	1.549	0.436	0.2963
TP	3	1.535	0.434	0.2993
Chl-a	3	1.457	0.422	0.3170
DOC	3	1.273	0.389	0.3650
Alkalinity	3	0.770	0.278	0.5520
pH	3	0.654	0.247	0.6090

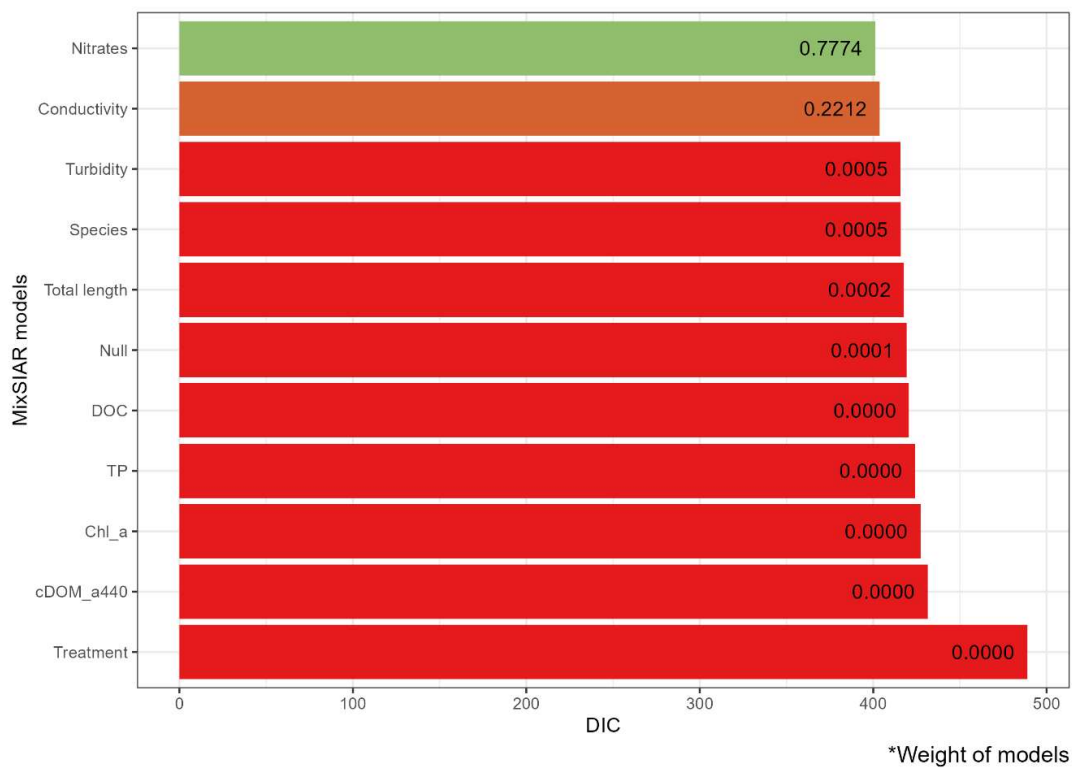
Table E2. Anova analysis of anthropogenic pressure and forage fish community

Dependent variable	Parameters	Df (NumDF)	Df (DenDF)	F ratio	Pr(>F)	Variance
Total productivity of forage fish	Treatment	3	25	4.4835	0.0119	-
	Sites (Random)	-	-	-	-	0.000
	Residuals	-	-	-	-	56.460
Fish forage richness	Treatment	3	4.8727	0.4153	0.7500	-
	Sites (Random)	-	-	-	-	2.137
	Residuals	-	-	-	-	1.531
NOHU productivity	Treatment	3	25	9.7886	0.0002	-
	Sites (Random)	-	-	-	-	0.000
	Residuals	-	-	-	-	1.640
PEFL productivity	Treatment	3	5.2519	2.5385	0.1654	-
	Sites (Random)	-	-	-	-	1.079
	Residuals	-	-	-	-	8.955
SECO productivity	Treatment	3	4.7818	0.9969	0.4686	-
	Sites (Random)	-	-	-	-	5.732
	Residuals	-	-	-	-	8.640

Table E3. GAMs analysis of forage fish community and environmental variables, REML method

Dependant variable	Approximate significance of smooth terms	s(DOC)	s(Nitrates)	s(Turbidité)	s(Chl-a)	Random effect = s(Sites)	R ² adj.	Deviance explained (%)
Fish forage productivity	Edf	1.908	1.000	1.000	1.000	< 0.001	0.34	45.7
	F-value	3.878	8.283	4.799	0.083	0.000		
	p-value	0.0311	0.0085	0.0389*	0.7756	0.9365		
Fish forage richness	Edf	2.012	1.000	1.000	1.837	< 0.001	0.47	58.3
	F-value	5.670	5.515	2.191	5.461	0.000		
	p-value	0.0103	0.0282	0.1530	0.0112	0.3382		
NOHU productivity	Edf	1.735	1.000	1.002	1.887	< 0.001	0.41	53.1
	F-value	2.163	10.077	8.036	2.173	0.000		
	p-value	0.1779	0.0044	0.0095	0.1566	0.3746		
PEFL productivity	Edf	1.000	1.000	1.000	2.067	< 0.001	0.27	39.9
	F-value	0.939	3.321	9.252	3.793	0.000		
	p-value	0.3427	0.0814	0.0058	0.0360	0.4595		
SECO productivity	Edf	1.995	1.000	1.714	1.000	< 0.001	0.42	53.6
	F-value	6.267	4.972	1.752	0.035	0.000		
	p-value	0.0048	0.0363	0.1742	0.8541	0.8056		

ANNEXE F. DIC comparison results of MixSIAR models for all forage species



ANNEXE G. Complément d'informations – Poissons fourrages du lac Saint-Jean

Mise en contexte

L'étude de Plourde-Lavoie et Sirois (2017) a suggéré l'importance des milieux humides riverains du lac Saint-Jean pour la faune ichthyenne dont les poissons fourrages. Des inquiétudes quant à l'abondance de ces espèces et la qualité des habitats littoraux du lac Saint-Jean ont toutefois été rapporté par des citoyens et certaines organisations. La mise en fonction en 1926 des barrages de contrôles de l'Alcan à l'embouchure du lac a eu d'importantes répercussions sur le milieu environnant dont une grande détérioration des berges par érosion, dégradant la qualité des habitats pour la fraie et l'alevinage (Bureau d'audiences publiques sur l'environnement 1985; Plourde-Lavoie et Sirois 2016). La gestion du régime hydrologique du lac Saint-Jean pour répondre à sa fonctionnalité de réservoir engendre diverses perturbations également perceptibles dans les milieux humides environnants. Parmi celles-ci, l'accessibilité de ces herbiers pour la fraie de la perchaude et du grand brochet sont particulièrement affectés par les faibles niveaux d'eau au printemps. Ces espèces phytophiles fraient sur la végétation inondée dont la superficie disponible est dépendante de la remonté printanière des eaux (Plourde-Lavoie *et al.* 2018).

Considérant ce contexte et les préoccupations soulevées, un projet d'acquisition de connaissances sur les espèces de poissons fourrages littoraux a été élaboré afin de documenter les préoccupations publiques sur neuf années de suivi (2019-2028) (Lévesque *et al.* 2023). La chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées (CREAE) de l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) a ainsi été mandaté par le conseil de gestion durable du lac Saint-Jean (CGDLSJ) en partenariat avec le MELCCFP pour la mise en œuvre du suivi (Lévesque *et al.* 2023). Un inventaire annuel à la seine est ainsi fait en juillet sur les zones littorales du lac, afin de suivre l'abondance de poissons fourrages (Lévesque *et al.* 2023).

Le dernier rapport datant de 2025 indique des valeurs d'abondance relative des poissons fourrages littoraux $\geq 1+$ relativement stables depuis 2019, mais largement sous les valeurs de 1989 à

1991 (Lemay *et al.* 2025). Les moyennes par coup de seine se situe entre 1.7 et 5.8 individus d'un an et plus depuis 2019, comparativement à 10.3 et 20.48 individus pour la période de 1989 à 1991 (Lemay *et al.* 2025). Les indices d'abondance des poissons fourrages littoraux 0+ et $\geq 1+$ du lac Saint-Jean appuient l'hypothèse d'un faible recrutement pour plusieurs espèces, notamment le mené émeraude et le mené à tache noire (Gagnon *et al.* 2024; Lemay *et al.* 2025).

Cette annexe vient enrichir le mémoire en permettant de contextualiser régionalement le potentiel de productivité des milieux humides pour les poissons fourrages en plus d'apporter de la documentation supplémentaire pour une gestion intégrée de ces espèces dans le lac Saint-Jean. Il est important de noter que les milieux humides riverains ciblés dans cette présente étude ont démontré des conditions environnementales distinctes permettant d'évaluer l'impact des perturbations anthropiques sur la productivité des poissons fourrages. Cette méthodologie a toutefois atténué l'estimation du potentiel réel de ce type d'habitat en comparaison avec les zones littorales du lac Saint-Jean.

Méthodologie

Les espèces ciblées dans le cadre de cette comparaison sont celles définies comme espèces indicatrices dans le rapport de Lévesque et Sirois (2020), basé sur une abondance et une occurrence élevées dans les échantillonnages du lac Saint-Jean. L'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*) et le naseux des rapides (*Rhinichthys cataractae*) ne sont toutefois pas présentés dans les comparatifs, n'étant pas présents dans les échantillonnages des milieux humides du présent projet. Les données utilisées proviennent des échantillonnages du lac Saint-Jean pour l'année 2023 (Gagnon *et al.* 2024, base de données non publiée).

La présente comparaison entre l'abondance de poissons fourrages des zones littorales du lac Saint-Jean et l'abondance des milieux humides riverains en périphérie est basée sur le calcul d'indices d'abondance relative en utilisant la moyenne géométrique des abondances par coup de seine (CPUE).

Il est ainsi possible de comparer la fréquence de capture de différentes espèces entre différents types d'habitats sans connaître la mesure absolue et en réduisant l'influence des valeurs extrêmes (Lévesque et Sirois 2020).

Les données de poissons fourrages du lac Saint-Jean sont rapportées par coup de seine ($CPUE_{PFLSJ}$) selon une surface standard échantillonnée de 187.5 m² et calculé à partir de l'équation suivante (Lévesque et Sirois 2020) :

$$CPUE_{PFLSJ} = \frac{n \cdot 187.5 \text{ m}^2}{\text{superficie}}$$

où n correspond au nombre de poissons capturés lors d'un coup de seine et *superficie* à la superficie réelle échantillonnée.

Les données d'abondance des poissons fourrages des milieux humides ($CPUE_{MH}$) de ce projet ont été préalablement standardisé pour le déploiement de la seine à 12,5 m de la rive donc pour une superficie de 75 m², tel qu'expliqué dans la section méthodologie du présent mémoire. Ces valeurs d'abondance ont donc été standardisées pour une surface de 187.5m² afin de permettre la comparaison avec les données pour le lac Saint-Jean.

L'indice d'abondance relative est calculé à partir de la moyenne géométrique des CPUE ($CPUE_{PFLSJ}$ et $CPUE_{MH}$) selon l'équation suivante (Lévesque et Sirois 2020) :

$$\text{Indice d'abondance} = e^{(\ln(CPUE+1))} - 1$$

où $\ln(CPUE+1)$ représente la moyenne des CPUE de poissons fourrages transformés en logarithme naturel.

Pour les milieux humides riverains, chaque coup de seine quantitatif a été pris en compte pour calculer la moyenne par espèce, les résultats étant ensuite exprimés par site en tenant compte de la réalisation de plusieurs coups de seine. À l'inverse, les données du lac Saint-Jean sont exprimées pour un seul coup de seine par site. La différence entre les indices d'abondance relative des deux types

d'habitats, le lac Saint-Jean et les milieux humides riverains, ont été comparés par un test ANOVA pour chaque espèce.

Basé sur les travaux de Plourde-Lavoie *et al.* (2018), les données d'accessibilité des milieux humides pour la fraie printanière ont été mises à jour pour la perchaude pour les années 2022 et 2023, soit les années concernées par le présent projet. La période de fraie correspond à un intervalle thermique de 8 à 14 °C dans les habitats potentiels, estimée à partir de l'équation de Plourde-Lavoie *et al.* (2018) :

$$T_{mh} = 0.687 \cdot T_{LSJ} + 6.512$$

où la température estimée des milieux humides (T_{MH}) dépend de la température du lac Saint-Jean (T_{LSJ}), pour laquelle les données proviennent de la prise d'eau municipale de Roberval. Les dates annuelles de départ des glaces proviennent de survols aériens (Tremblay 2023) et les hauteurs quotidiennes du lac Saint-Jean sont rendues publiques par RioTinto (Rio Tinto Énergie Électrique 2025).

Résultats et discussion

Les indices d'abondance relative pour les catostomidés et la perchaude ne sont significativement pas différents entre les deux types d'habitats pour les poissons 0+ (Figure 7). L'abondance de la perchaude est toutefois plus variable dans les milieux humides riverains et près d'un résultat significativement plus élevé ($\text{ANOVA}_{\text{PEFL0+}} : F_{1,169} = 3.599, p = 0.0595$).

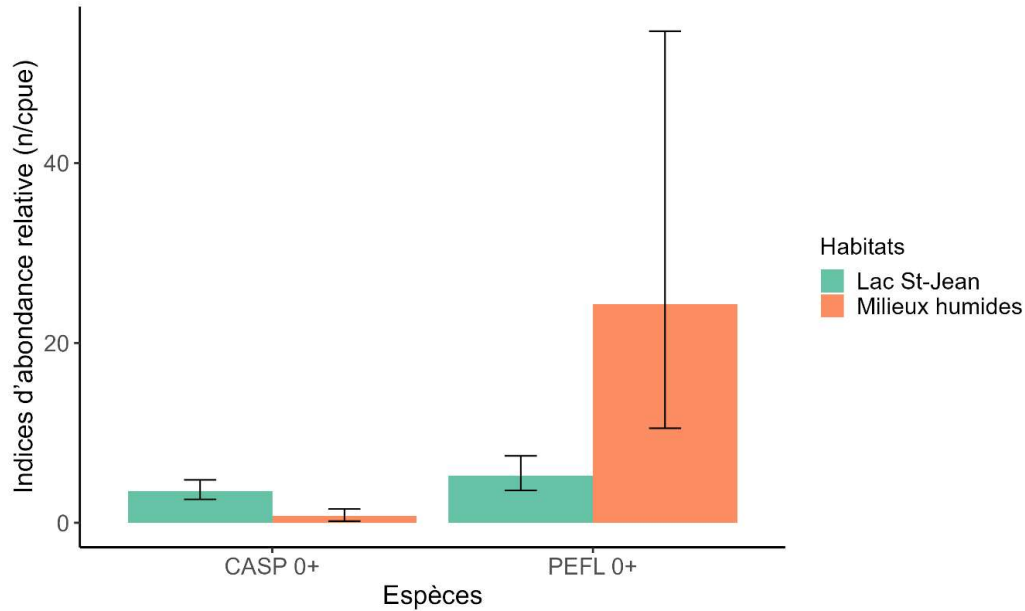


Figure 7. Indices d'abondance relative $\pm$ IC 95% des espèces indicatrices de poissons fourrages littoraux 0+ du lac Saint-Jean et de ses milieux humides riverains pour l'année 2023. Les catostomidés et la perchaude sont indiqués respectivement par CASP et PEFL (Voir Annexe B pour les abréviations).

Les indices d'abondance relative de la perchaude ($\text{ANOVA}_{\text{PEFL} \geq 1+} : F_{1,169} = 15.920, p < 0.0001$) et de l'omisco ($\text{ANOVA}_{\text{PEOM} \geq 1+} : F_{1,169} = 11.710, p = 0.0008$) sont significativement plus élevés dans les milieux humides riverains pour les poissons $\geq 1+$ comparativement aux données du lac Saint-Jean (Figure 8). Pour le méné à tache noire, le méné émeraude, le fouille-roche zébré (*Percina caprodes*) et la ouitouche, les indices d'abondances relatives ne varient pas entre les deux types d'habitats. Il convient toutefois de souligner que la présente étude a mis en évidence une productivité plus élevée du méné à tache noire dans les milieux humides associés aux bassins versants les moins soumis aux pressions anthropiques. De ce fait, l'absence de différence entre l'abondance de cette espèce dans les deux types d'habitats pourrait être biaisé par la méthodologie à la base des valeurs dans les milieux humides découlant du présent projet dont le but était d'établir un lien de causalité entre les perturbations anthropiques et la productivité des milieux humides.

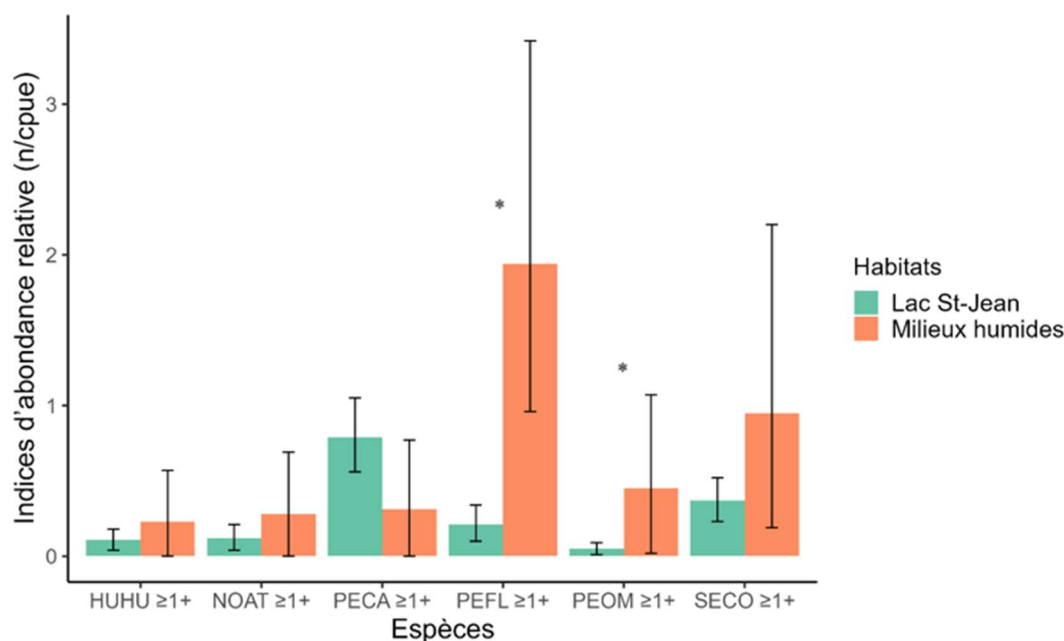


Figure 8. Indices d'abondance relative $\pm$ IC95 % des espèces indicatrices de poissons fourrages littoraux $\geq 1+$ du lac Saint-Jean et de ses milieux humides riverains pour l'année 2023. Le méné à tache noire, le méné émeraude, le fouille-roche zébré, la perchaude, l'omisco et la ouitouche sont indiqués respectivement par HUHU, NOAT, PECA, PEFL, PEOM et SECO (Voir Annexe B pour les abréviations). Les astérisques indiquent une différence significative entre les deux types d'habitat pour cette espèce.

Pour les deux années pour lesquelles l'évaluation de l'accessibilité des milieux humides au lac Saint-Jean a été mise à jour (figure 9), le niveau du lac à 4 m a suivi à environ 1 jour près la fonte du couvert de glace et n'a donc pas été en cause d'un décalage entre le début possible de la fraie dans les milieux humides et l'accessibilité de ces habitats. L'année 2022, soit l'année précédant l'échantillonnage du projet, est susceptible d'influencer l'abondance observée des perchaudes $\geq 1+$ en 2023. L'accessibilité des milieux humides de basse élévation pour cette année, correspondant au niveau du lac à 4 m, laisse supposer que la fraie aurait pu y débiter environ neuf jours plus tôt mais la fonte du couvert de glace du lac n'a pas permis l'accessibilité de ces herbiers. Le niveau du lac a rapidement monté par la suite, de sorte que les milieux humides à plus forte élévation ont été

disponibles environ 5 jours suivant la fonte du couvert de glace. On observe donc pour l'année 2022 un décalage entre l'atteinte dans les milieux humides de la température minimale (8 °C) pour le début de la fraie de la perchaude et l'accessibilité de ces habitats. Cette même température a été atteinte dans le lac Saint-Jean le 12 mai 2022, ce qui pourrait potentiellement avoir engendré une compétition pour les sites de fraie de la perchaude.

Pour l'année 2023, les habitats en basses élévations étaient disponibles environ 2 jours avant la date estimée du début de la fraie pour l'espèce. Malgré que le lac n'ait pas atteint 5 m, hauteur correspondant à l'accessibilité des milieux à fortes élévations, une hauteur de 4.94 m a tout de même été atteinte dès le 11 mai 2023. De ce fait, l'année 2023 semble avoir été plus favorable, en ce qui a trait à l'accessibilité de ces habitats pour la fraie de la perchaude dans les milieux humides riverains en connexion avec le lac Saint-Jean.

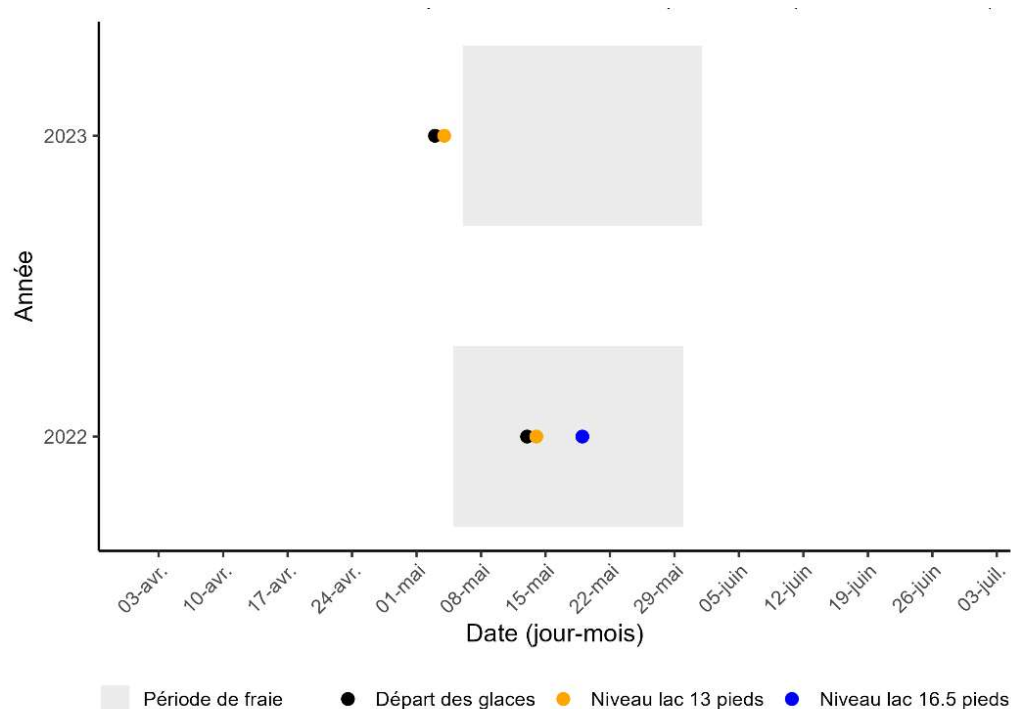


Figure 9. Dates estimées de la disponibilité des milieux humides selon la période de fraie de la perchaude en 2022 et 2023. Les bandes grises correspondent aux périodes auxquelles la température des milieux humides est de 8 à 14 °C, période estimée pour la reproduction de l'espèce.

Les abondances des perchaudes pour les classes d'âge 0+ et $\geq 1+$ dans le lac Saint-Jean ont été comparées pour les années 2022 et 2023 (figure 10). Les tests de normalité de Shapiro-Wilk ont montré que les données ne suivaient pas une distribution normale étant donné l'absence de perchaudes sur plusieurs sites, justifiant l'utilisation de tests non paramétriques. Une comparaison globale des abondances sur tous les sites à l'aide du test de Wilcoxon apparié n'a pas révélé de différence significative entre 2022 et 2023 pour les deux groupes d'âge (0+ $p = 0.169$, $\geq 1+$ $p = 0.636$). Cependant, étant donné la forte proportion de sites avec une abondance nulle, une analyse complémentaire a été réalisée en ne considérant que les sites où l'espèce était présente (abondance > 0). Sur ces sites occupés, le test de Wilcoxon non apparié a mis en évidence une différence significative pour l'âge 0+ ($p = 0.047$), les abondances étant plus élevées en 2023. L'année 2023 a été caractérisée par une accessibilité des milieux humides au moment où les conditions thermiques favorisaient la fraie de la perchaude. La cohorte de perchaudes du lac Saint-Jean de 2023 semble en avoir bénéficié, démontrant une abondance supérieure pour cette année dans le relevé d'abondance dans les zones littorales.

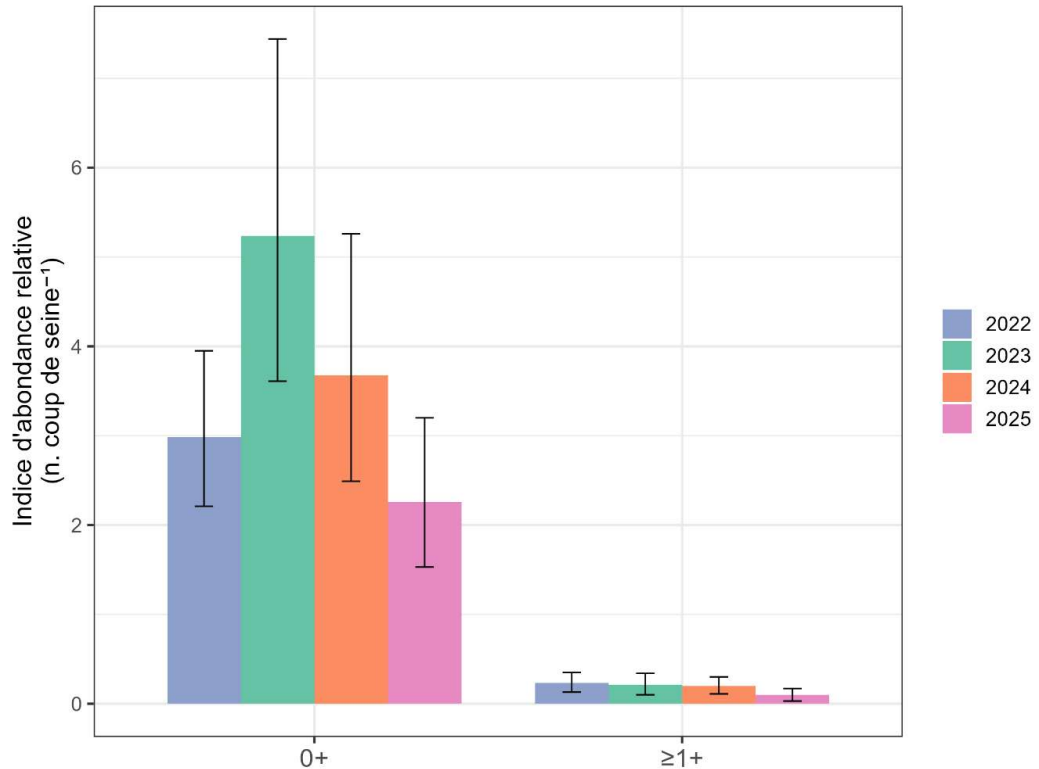


Figure 10. Comparaison de l'indice d'abondance relative de la perchaude dans le cadre de l'acquisition de connaissances sur les poissons fourrages littoraux dans le lac Saint-Jean pour les échantillons de 2022 à 2025. Le nombre moyen (moyenne géométrique) de poissons capturés par coup de seine uniformisé ($\pm$ intervalle de confiance à 95 %) est indiqué pour chaque année selon le stade : le total des jeunes de l'année (0+) et le total des poissons d'un an et plus ($\geq 1+$).

Conclusion

Les résultats d'indices d'abondance relative démontrent l'importance des milieux humides riverains notamment pour les espèces indicatrices puisqu'aucune différence significative n'a été observée entre ces habitats et les sites littoraux du lac Saint-Jean. La perchaude et l'omisco de plus d'un an présentent une plus grande abondance dans les milieux humides riverains. Ces observations mettent en évidence le rôle crucial de la connectivité entre ces milieux et le lac, nécessaire pour assurer le déplacement, la reproduction et la survie des poissons fourrages. Ainsi, la préservation et

la restauration de ces corridors aquatiques apparaissent essentielles pour maintenir la fonctionnalité écologique et le potentiel de production de ces habitats.

La gestion du niveau d'eau du lac Saint-Jean constitue un enjeu majeur, en raison des variations annuelles importantes qui restreignent l'accès et affectent la qualité des sites de reproduction des espèces phytophiles. Pour l'année 2022 et 2023, ce critère ne semble pas avoir été problématique mais c'est plutôt la fonte du couvert de glace du lac Saint-Jean qui a limité l'accès aux milieux humides en 2022. Les conditions d'accessibilité de ces habitats de fraie pour la perchaude ayant été plus optimales en 2023, correspondent d'ailleurs à une abondance supérieure de cette espèce dans le relevé en zones littorales du lac Saint-Jean.

À la lumière de ces données, il apparaît nécessaire de prendre en compte les milieux humides dans l'évaluation de la contribution aux cohortes de perchaudes du lac Saint-Jean, ainsi que l'accessibilité de ces habitats depuis le lac, afin d'assurer une gestion adéquate des populations de poissons fourrages. Il serait pertinent de mettre à jour ces données pour les années subséquentes au projet ainsi que d'évaluer l'impact des niveaux d'eau durant l'ensemble de la période estivale, pouvant influencer la qualité des herbiers dans les milieux humides (Plourde-Lavoie *et al.* 2018).