

# A giant predator in a warming, fragmented riverscape: gigantism, trophic ecology and conservation threats in the Japanese giant salamander

Clément Duret



Laboratory of Ecology and Conservation of Amphibians (LECA)  
Freshwater and Oceanic science Unit of reSearch (FOCUS)  
Faculty of Sciences, University of Liège

Thesis submitted for the degree of Doctor in Sciences  
March 2026

Thèse soutenue le 27 mars 2026, à l'Université de Liège.

Photos de couverture : Clément Duret

© Clément Duret 2026 : Toute reproduction partielle ou complète de ce document ne peut être autorisée qu'avec l'accord écrit de l'auteur.



Laboratory of Ecology and Conservation of Amphibians (LECA)

Freshwater and Oceanic science Unit of research (FOCUS)

Faculty of Sciences, University of Liège

# A giant predator in a warming, fragmented riverscape: gigantism, trophic ecology and conservation threats in the Japanese giant salamander

Clément Duret

Thesis submitted for the degree of Doctor in Sciences

March 2026

## **Jury composition**

**Prof Nicolas Magain**, President, University of Liège, Belgium

**Prof Loïc N. Michel**, Secretary, University of Liège, Belgium

**Prof Raoul Manenti**, University of Milan, Italy

**Prof Bruno Frederich**, University of Liège, Belgium

**Prof Dan Cogălniceanu**, University Ovidius Constanta, Romania

**Prof Mathieu Denoël**, Supervisor, F.R.S.-FNRS Research Director, University of Liège, Belgium

**Prof Osamu Kishida**, Co-supervisor, University of Hokkaido, Japan



## Remerciements – Acknowledgments

On pourrait résumer cette thèse à un long voyage, rempli de découvertes, d'expériences incroyables et de rencontres inoubliables. Je souhaite remercier toutes les personnes qui m'ont accompagnées tout au long de ce projet.

Tout d'abord, je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à mon promoteur, Mathieu Denoël. Le chemin vers cette thèse n'a pas été sans embûches, et je souhaite te remercier pour la confiance que tu m'as accordée dès le début du projet. Merci pour ton grand professionnalisme, ta passion, ta disponibilité et tes très nombreuses relectures. Tout cela fait de toi un super promoteur. Merci également d'avoir rendu possible cette belle collaboration au Japon, qui nous a permis de développer le projet. Je te remercie également de m'avoir transmis ta passion pour les amphibiens, et aussi pour la recherche en général, moi qui initialement ne voulais pas faire de thèse, voilà où j'en suis aujourd'hui, et tu y es pour beaucoup.

I would also like to thank my co-supervisor, Osamu Kishida. Thank you for your help throughout this project. It was a pleasure to meet you in Japan and to do fieldwork together. Thank you also for your support in finding solutions to the problems we faced with samples in Japan. I truly hope we will have the opportunity to work together again in the future. And thank you as well for showing me around Wakayama Prefecture, and for the nice restaurants and delicious beers.

Beaucoup de personnes pensent qu'un projet de doctorat se fait principalement seul, mais c'est avant tout un travail d'équipe. Merci à Gilles Lepoint et Benjamin Lejeune, mes collaborateurs de la « team isotopes ». Merci, Gilles, de m'avoir appris tous les secrets des isotopes stables, et comment ne pas faire exploser une machine à plusieurs centaines de milliers d'euros. Merci Benjamin pour ton aide dans les analyses isotopiques, ainsi que pour tes précieux conseils et tes suggestions d'idées lors des rédactions. I also thank Dr. Keitaro Fukushima for welcoming me in his lab at Fukushima University to carry out stable isotope analyses in Japan. It was essential for our project, and I am deeply grateful for it. Merci également à Alain pour son aide précieuse dans le développement des modèles de distribution d'espèces, ainsi que pour ton soutien et ta gentillesse.

Je souhaite également remercier les stagiaires qui ont participé à ce projet. Tout d'abord un grand merci à Tiphany Bartet. Tu m'as accompagné sur le terrain pendant trois mois au Japon et tu as réalisé un super travail, je t'en suis très reconnaissant. On a mené une vraie vie de « chasseurs de salamandres », avec nos petits moments détente au onsen, les petits apéros et nos visites culturelles, c'était

vraiment top. Sans ton aide, je n'aurais pas pu réaliser tout ce travail, alors merci pour tout. Je remercie également Olivia Schulz Kumar pour son aide précieuse lors de son stage, notamment pour la cartographie des barrages. Sans toi, ce chapitre n'aurait probablement pas vu le jour, et je te remercie sincèrement pour ton travail. Je remercie également Juliette Vallin pour la réalisation de superbes illustrations ayant enrichi mes présentations lors de congrès ainsi que les différents chapitres de cette thèse.

All this work would not have been possible without the help of our Japanese collaborators. First, I would like to deeply thank Dr. Sumio Okada. You are an outstanding specialist of the Japanese giant salamander, and I had the opportunity to discover and learn a lot about this species by your side. Thank you very much for your time throughout this project. More broadly, I would like to thank all the staff of the Hanzaki Research Institute of Japan for their support during our field surveys. I also wish to thank Tetsuro and Masumi for their kindness and help during this period. Thank you, Tetsuro, for taking care of our field truck, it was great to drive it in Japan. Thank you as well for the evenings at your lodge, the barbecues, and all the activities we did together, it was truly a wonderful time. Many thanks to the staff of Kurokawa Onsen for their kindness throughout our stay in Kurokawa. Special thanks to all the Japanese people I had the opportunity to meet during my stay in Japan; thank you for your kindness. Many thanks to Mizuki K. Takahashi for your help in preparing the fieldwork, and also for your good advice, suggestions, and our interesting discussions. I also want to warmly thank all the staff of the Wakayama Experimental Forest (Hokkaido University) for their kindness and help during our short stay.

Je remercie également les membres de mon comité de thèse, Gilles Lepoint et Michaël Ovidio, pour leur aide précieuse et leurs conseils tout au long de cette thèse.

Cette thèse a aussi été une grande opportunité pour tisser de belles amitiés. Merci à Fabien tout d'abord, camarade de terrain au Larzac alors que je n'étais pas encore en thèse, et avec beaucoup moins de cheveux. Petite pensée pour toutes ces superbes soirées jeux en ta compagnie, et avec Laurie, Luca, Pablo et Pauline. Ensuite un grand merci à Laurie, voisine de bureau, pour toutes ces discussions, pour ton soutien. Merci également, Luca pour tous ces bons moments et nos échanges. Merci Eva pour ton soutien, ton écoute, et pour la Ginette, création vraiment incroyable. Vous êtes mon petit cercle, celui qui a fait que cette thèse a aussi été une expérience extraordinaire, et je suis très heureux que vous ayez fait partie de tout cela.

Je souhaite également remercier toutes les personnes de l'institut de zoologie pour tous les bons moments passés avec vous : merci à Laurane, Séverine, Oli, Justine, Chloé, Émilie, Élixa, Jean-Phi, Arnaud, Léa, Alain, Johann, pour votre bonne humeur et tous ces moments partagés.

Je remercie également tous les organismes de financement qui ont permis la réalisation de ce projet de doctorat. Je remercie en premier lieu le Fonds de la Recherche Scientifique (F.R.S. – FNRS) pour l’octroi de la bourse FRIA, qui m’a permis de réaliser ce doctorat. Je remercie également l’Administration Recherche et Développement pour le soutien financier lors des missions de terrain et des déplacements pour la participation à des congrès. Je remercie également notre unité de recherche Freshwater and Oceanic Science Unit of Research (FOCUS), au travers des projets TOPSALAMANDER et FRESHWAT-PREDATOR (Fonds Spéciaux de la Recherche), ainsi que le Ministry of Education, Culture, Sports, Science and Technology et la Japan Society for the Promotion of Science, pour leur soutien dans le financement du matériel de terrain et des analyses. Enfin, je remercie l’Asago City Board of Education et la Japan’s Agency of Cultural Affairs pour la délivrance des permis nécessaires à la capture et à la manipulation des salamandres géantes, ainsi que le comité d’éthique de l’Université de Liège pour l’approbation de nos études.

Je remercie les membres du jury qui ont accepté notre invitation, Bruno Frédéric, Raoul Manenti, Loïc Michel, Dan Cogălniceanu, ainsi que le président du jury, Nicolas Magain.

J’ai également une pensée pour tous mes amis, anciens comme nouveaux : Maxime, Cindy, toute la team TS1, Sandra, Alexia, Thomas, Noam, Mathieu, Louis, Jean, Elie, Étienne. Vous m’avez probablement pris pour un fou quand j’ai commencé à vous parler de salamandres géantes, mais vous avez toujours été présents pour me soutenir. Merci également à mes potes de Liège, Manon, Lucie et Margaux, pour votre soutien. Je tiens aussi à te remercier Théo pour nos échanges incroyables de mêmes tout au long de cette période.

Et enfin, le plus important : je souhaite remercier ma famille, en particulier mes parents et ma petite sœur, pour leur soutien indéfectible. Je vous remercie du fond du cœur d’avoir toujours été présents à mes côtés, même quand j’étais à 10 000 km de vous. Je n’aurais jamais pu réaliser un tel projet sans vous.



## Résumé

Les grands prédateurs peuvent façonner le fonctionnement des écosystèmes en structurant les réseaux trophiques et en augmentant leur complexité verticale, mais ils comptent aussi parmi les taxons les plus vulnérables face aux changements environnementaux rapides. Dans de nombreux écosystèmes, cette influence est étroitement liée à la taille corporelle : les grands prédateurs tendent à occuper les plus hauts niveaux trophiques, à présenter des changements ontogéniques marqués de régime alimentaire au cours de leur croissance, et peuvent générer des effets descendants forts qui se propagent à travers les réseaux trophiques. Malgré cela, la plupart des travaux sur les grands prédateurs et la structure des réseaux trophiques se sont concentrés sur les oiseaux, les mammifères et les poissons, tandis que les amphibiens ont reçu relativement peu d'attention, bien que quelques lignées incluent des espèces exceptionnellement grandes et entièrement aquatiques susceptibles de jouer des rôles analogues. Dans les écosystèmes de rivière en particulier, la vulnérabilité est accentuée par la structure dendritique des réseaux d'habitats, qui contraint la dispersion, amplifie les effets de la fragmentation longitudinale et peut rendre les populations particulièrement sensibles à la fois aux changements climatiques et aux barrières physiques.

La salamandre géante du Japon (*Andrias japonicus*), amphibien entièrement aquatique, menacé et l'un des plus grands amphibiens au monde, offre une occasion rare de rassembler ces aspects au sein d'un même modèle d'étude : (i) identifier et quantifier les principales menaces agissant à de larges échelles spatiales, et (ii) tester comment une variation extrême de taille corporelle, associée au gigantisme, façonne l'écologie trophique et la structure des communautés. Dans cette thèse, nous avons ainsi cherché (1) à améliorer la compréhension des principales menaces pesant sur la salamandre géante du Japon, en mettant l'accent sur le changement climatique et la fragmentation de l'habitat par les barrages, et (2) à caractériser son écologie trophique du niveau individuel au niveau de la communauté, en évaluant explicitement le gigantisme comme un avantage écologique potentiel influençant la position trophique, les relations de niche et l'organisation des réseaux trophiques.

Pour aborder la vulnérabilité liée au climat à l'échelle de l'aire de répartition, nous avons évalué l'habitabilité actuelle et projeté les déplacements de la distribution sous changement climatique à l'aide de modèles de distribution d'espèce (SDMs). Nous avons modélisé l'habitabilité pour la salamandre géante du Japon et projeté la distribution potentielle future pour 2050, 2070 et 2090. En parallèle, afin d'évaluer la fragmentation de l'habitat dans les réseaux de rivières à l'échelle des bassins versants, nous avons quantifié la déconnexion longitudinale induite par les barrages dans l'aire de répartition de l'espèce. Pour cela, nous avons compilé un inventaire détaillé des

obstacles dans huit bassins versants et adapté un indice de fragmentation par les barrages (Dam Fragmentation Index, DFI), tout en caractérisant la densité et les classes de hauteur des barrières, ainsi que la distance séparant les localisations de salamandres des barrages. Pour caractériser l'écologie trophique et sa dépendance à la taille, nous avons quantifié les changements ontogéniques de régime alimentaire (ODSs) et les variations de position trophique en fonction de la taille en combinant analyses de contenus stomacaux et isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ). Nous avons ensuite changé d'échelle vers le niveau du réseau trophique en échantillonnant d'autres grands consommateurs de la communauté, en modélisant les positions trophiques et les métriques de niche isotopique, et en identifiant les principales sources d'énergie basales. Enfin, nous avons testé si la toxicité, associée à des traits aposématiques, peut conférer des avantages trophiques comparables au gigantisme en analysant la coexistence trophique entre la salamandre géante du Japon et le triton à ventre de feu (*Cynops pyrrhogaster*) à l'aide d'isotopes stables et de modèles de mélange bayésiens.

À grande échelle, les variables climatiques dominaient les SDMs, indiquant que la distribution de la salamandre géante du Japon est fortement contrainte par le climat. Les zones favorables étaient associées à des précipitations modérées pendant les saisons froides et humides, à des températures estivales modérées, et à des environnements environnants modérément pentus, tandis que les variables d'occupation du sol contribuaient relativement peu. Pour l'ensemble des scénarios et horizons temporels futurs (2050–2090), les projections indiquaient systématiquement une forte contraction des habitats favorables, signalant une perte substantielle d'habitabilité future liée au climat au sein de l'aire de répartition actuelle. Les analyses de fragmentation des rivières ont révélé une pression de barrières omniprésente dans les bassins versants. Nous avons identifié plus de 2 000 obstacles en rivière, dont seulement ~5 % étaient équipés de dispositifs de franchissement potentiellement utilisables par les salamandres géantes. Les niveaux de fragmentation étaient globalement élevés, et les populations de salamandres se trouvaient fréquemment à proximité de structures susceptibles de freiner leurs déplacements. Pris ensemble, ces résultats suggèrent que la fragmentation par les barrages représente une contrainte majeure sur la connectivité longitudinale et peut réduire la capacité de déplacement nécessaire à la reproduction et au flux génétique.

Les analyses trophiques ont montré que le gigantisme est étroitement lié à une forte réorganisation du régime alimentaire et du rôle trophique au cours de l'ontogenèse. La position trophique augmentait de manière non linéaire avec la taille corporelle, d'environ 3,0 à 5,1, avec un point d'inflexion marqué à 39 cm de longueur museau-cloaque, qui coïncidait avec une transition nette du régime, passant d'une dominance d'insectes aquatiques à une consommation accrue de proies plus grandes

telles que les poissons, les anoues et les crabes d'eau douce. Cela indique qu'une croissance extrême permet d'accéder à des niveaux trophiques supérieurs et à des types de proies largement inaccessibles aux congénères plus petits. À l'échelle de la communauté, les analyses isotopiques ont révélé des interactions fortement structurées par la taille et un effet marqué des grandes salamandres sur l'architecture du réseau trophique. Les salamandres de petite taille se chevauchaient trophiquement avec les mésoprédateurs (par exemple, poissons, crevettes, tortues), suggérant une compétition potentielle aux petites classes de taille, tandis que les grandes salamandres occupaient des positions trophiques plus élevées que tous les autres consommateurs et échappaient au recouvrement de niche avec le reste de la communauté. Les grands individus élargissaient l'amplitude de  $\delta^{15}\text{N}$  de la communauté et contribuaient fortement à l'équitabilité trophique ainsi qu'à la taille totale de l'espace de niche isotopique, indiquant que les plus grandes salamandres augmentent de manière disproportionnée la complexité verticale et la diversité trophique du réseau. Les analyses des sources basales ont montré que des voies énergétiques à la fois aquatiques et terrestres alimentaient le réseau trophique, soulignant l'importance conjointe des apports en rivière et des apports ripariens pour la structure trophique de la communauté. Dans le système comparatif de prédateurs, les tritons atteignaient des niveaux trophiques élevés malgré leur petite taille corporelle et ne présentaient aucun recouvrement de niche isotopique avec les salamandres. Au contraire, les deux prédateurs étaient soutenus par deux voies trophiques largement distinctes mais interconnectées au sein d'un même réseau alimentaire, s'appuyant toutes deux sur des sources de carbone aquatiques (périphyton) et terrestres (litière de feuilles). Ces résultats soutiennent l'idée que la toxicité et l'aposématisme peuvent faciliter l'accès à des niveaux trophiques élevés, possiblement en permettant des opportunités de recherche de nourriture « sans prédateurs », et représentent ainsi une voie alternative vers la dominance trophique, indépendante de la grande taille corporelle.

En intégrant des modèles à l'échelle de l'aire de répartition, une évaluation de la fragmentation des réseaux hydrographiques et une approche multi-échelle de l'écologie trophique, cette thèse montre que la salamandre géante du Japon est soumise à des pressions convergentes, combinant réduction de l'habitabilité liée au climat et fragmentation diffuse par les barrières dans les réseaux de rivières. Parallèlement, le gigantisme apparaît comme le moteur central reliant l'écologie individuelle à l'organisation de la communauté : il génère une rupture nette de la position trophique et de la composition du régime au cours de l'ontogenèse et, chez les plus grands individus, confère un statut de top prédateur, réduit le recouvrement de niche avec les autres consommateurs et entraîne une contribution disproportionnée à la structure trophique de l'ensemble de la communauté. Ces résultats impliquent

que la conservation de la salamandre géante du Japon ne constitue pas seulement une priorité au niveau spécifique, mais représente également un moyen de maintenir l'architecture trophique et la complexité verticale des écosystèmes de rivière, notamment en préservant la présence des plus grands individus. En pratique, une conservation efficace devrait combiner une planification tenant compte du climat (identification et protection des zones favorables futures et des refuges potentiels) avec une gestion des rivières centrée sur la connectivité (atténuation, adaptation ou suppression des barrières, et mise en place de dispositifs de franchissement compatibles avec la biologie de la salamandre), car la capacité des populations à persister dans un climat changeant sera probablement limitée par la fragmentation au sein des réseaux fluviaux dendritiques.

## Abstract

Large predators can shape ecosystem functioning by structuring food webs and amplifying vertical trophic complexity, yet they are often among the most vulnerable taxa under rapid environmental change. In many ecosystems, this influence is closely tied to body size: large predators tend to occupy the highest trophic positions, undergo pronounced ontogenetic shifts in diet as they grow, and can create strong top-down effects that propagate through food webs. Despite this, most work on large predators and food web structure has focused on birds, mammals and fishes, whereas amphibians have received comparatively little attention, even though a few lineages include exceptionally large, fully aquatic species that may play analogous roles. In river ecosystems in particular, vulnerability is intensified by the dendritic structure of habitat networks, which constrains dispersal, amplifies the impacts of longitudinal fragmentation, and can make populations especially sensitive to both climatic shifts and physical barriers.

The Japanese giant salamander (*Andrias japonicus*), a fully aquatic, endangered amphibian and one of the world's largest amphibians, offers a rare opportunity to bring these aspects together in a single model system: (i) identifying and quantifying key threats acting at broad spatial scales, and (ii) testing how extreme body size variation associated with gigantism shapes trophic ecology and community structure. In this thesis, we aimed to (1) improve understanding of the main threats faced by the Japanese giant salamander, focusing on climate change and habitat fragmentation by dams, and (2) characterise its trophic ecology from the individual to the community level, explicitly evaluating gigantism as a potential ecological advantage shaping trophic position, niche relationships and food web organisation.

To address climate-related vulnerability across the species' range, we aimed to assess current habitat suitability and forecast distribution shifts under climate change using species distribution models (SDMs). We modelled habitat suitability for the Japanese giant salamander and projected future suitability for 2050, 2070 and 2090. In addition, to evaluate habitat fragmentation in river networks at the watersheds levels, we aimed to quantify dam-driven longitudinal disconnection within the distribution range of the Japanese giant salamander. We compiled a detailed barrier inventory for eight watersheds and adapted a Dam Fragmentation Index (DFI), while also characterising barrier density and height classes and measuring the proximity of salamander locations to barriers. To characterise trophic ecology and its size dependence, we aimed to quantify ontogenetic dietary shifts (ODSs) and size-related variation in trophic position by combining stomach contents with stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ). We then scaled up to the food web level by sampling individuals from other major consumers, modelling trophic positions and isotopic

niche metrics, and identifying dominant basal energy sources. Finally, we aimed to test whether toxicity, coupled with aposematic traits, can provide trophic advantages comparable to gigantism by analysing trophic coexistence between the Japanese giant salamander and the fire-bellied newt (*Cynops pyrrhogaster*) using stable isotopes and Bayesian mixing models.

At the broad scale, climatic variables dominated the SDMs, indicating that the distribution of the Japanese giant salamander is strongly constrained by climate. Suitable areas were associated with moderate precipitation during cold and wet seasons and mild summer temperatures, with moderately steep surrounding environments further favouring suitability, whereas land-use predictors contributed comparatively less. Across future scenarios and time horizons (2050–2090), projections consistently indicated a major contraction of suitable habitat, signalling substantial climate-driven loss of future suitability within the current distribution range. River fragmentation analyses revealed pervasive barrier pressure across watersheds. We identified more than 2,000 river barriers, of which only ~5% were equipped with fishways potentially usable by giant salamanders. We highlighted a high fragmentation, and salamander populations frequently occur in close proximity to structures likely to impede their movement. Together, these findings suggest that fragmentation by dams represents a major constraint on longitudinal connectivity and may reduce the capacity for movements required for breeding and gene flow. Trophic analyses showed that gigantism is tightly linked to a strong reorganisation of diet and trophic role along ontogeny. Trophic position increased nonlinearly with body size from ~3.0 to ~5.1, with a marked inflection point at 39 cm snout–vent length that coincided with a clear dietary transition from predominantly aquatic insects to larger prey such as fish, anurans and freshwater crabs. This indicates that extreme growth enables access to higher trophic levels and prey types largely inaccessible to smaller conspecifics. At the community scale, isotopic analyses revealed pronounced size-structured interactions and a strong effect of large salamanders on food web architecture. Smaller salamanders overlapped trophically with mesopredators (e.g., fish, prawns, turtles), suggesting potential competition at smaller size classes, whereas large salamanders occupied higher trophic positions than all other consumers and escaped niche overlap with the rest of the community. Large individuals expanded the community  $\delta^{15}\text{N}$  range and contributed substantially to trophic evenness and to the total community isotopic niche space, indicating that the largest salamanders disproportionately increase food web vertical complexity and trophic diversity. Basal source analyses further showed that both aquatic and terrestrial energy pathways supported the food web, highlighting coupled in-stream and riparian contributions to community trophic structure. In the comparative predator system, newts reached high trophic levels despite small body size and exhibited no isotopic

niche overlap with salamanders. Instead, the two predators were supported by two largely distinct yet interconnected trophic pathways within the same food web, both drawing on aquatic (periphyton) and terrestrial (leaf litter) sources. These results support the idea that toxicity and aposematism can facilitate access to high trophic positions, potentially by enabling “predator-free” foraging opportunities, and thus represent an alternative route to trophic dominance beyond body size.

By integrating range-wide modelling, network fragmentation assessment, and multi-scale trophic ecology, this thesis shows that the Japanese giant salamander faces converging pressures from climate-driven reductions in habitat suitability and pervasive barrier-driven fragmentation in river networks. At the same time, gigantism emerges as the central driver linking individual ecology to community organisation: it generates a step-change in trophic position and diet composition during ontogeny and, in the largest individuals, produces apex-predator status, reduced niche overlap with other consumers, and a disproportionate contribution to whole-community trophic structure. These findings imply that conservation of the Japanese giant salamander is not only a species-level priority but also a means of maintaining trophic architecture and vertical complexity in river ecosystems by specifically preserving the presence of the largest individuals. In practical terms, effective conservation should combine climate-aware planning (identifying and protecting future suitable areas and likely refugia) with connectivity-focused river management (mitigating, adapting or removing barriers, and implementing passage solutions compatible with salamander biology), because the capacity of populations to persist in a changing climate is likely to be constrained by fragmentation in dendritic river networks.



# Table of contents

<i>Remerciements – Acknowledgments</i> .....	<i>i</i>
<i>Résumé</i> .....	<i>v</i>
<i>Abstract</i> .....	<i>ix</i>
<b>CHAPTER 1 General introduction</b> .....	<b>1</b>
<b>1.1. Large predators in ecosystems</b> .....	<b>3</b>
1.1.1. <i>Ecological role of large predators</i> .....	3
1.1.2. <i>Conservation issues for large predators</i> .....	4
1.1.3. <i>Large predators as model species</i> .....	5
<b>1.2. Importance of body size and ontogeny in trophic ecology</b> .....	<b>5</b>
1.2.1. <i>Body size and predator-prey interactions</i> .....	5
1.2.2. <i>Body size, trophic position and ontogenetic dietary shifts</i> .....	6
1.2.3. <i>Evolutionary changes in body size</i> .....	7
1.2.4. <i>Gigantism and trophic implications</i> .....	7
1.2.4.1. <i>Definition and examples</i> .....	7
1.2.4.2. <i>Gigantism in amphibians</i> .....	9
<b>1.3. Riverine ecosystems: specificities and threats</b> .....	<b>12</b>
1.3.1. <i>Riverine ecosystems characteristics</i> .....	12
1.3.2. <i>Importance of connectivity in riverine ecosystems</i> .....	13
1.3.3. <i>Threats to rivers and their communities</i> .....	14
1.3.3.1. <i>Global threats</i> .....	14
1.3.3.2. <i>Climate change</i> .....	15
1.3.3.3. <i>Habitat fragmentation</i> .....	17
<b>1.4. Model species: the Japanese giant salamander</b> .....	<b>18</b>
<b>1.5. Objectives and structure of the thesis</b> .....	<b>21</b>
<b>CHAPTER 2 General materials and methods</b> .....	<b>23</b>
<b>2.1. Study sites</b> .....	<b>25</b>
2.1.1. <i>Entire distribution range of the Japanese giant salamander</i> .....	25
2.1.2. <i>Watershed regions</i> .....	25
2.1.3. <i>Ichi River</i> .....	26
<b>2.2. Sampling</b> .....	<b>29</b>
2.2.1. <i>Occurrence data of Japanese giant salamanders</i> .....	29
2.2.2. <i>River community sampling</i> .....	29
2.2.3. <i>Stomach contents of giant salamanders</i> .....	29
2.2.4. <i>Stable isotope sampling and processing</i> .....	30

**CHAPTER 3 *Loss of habitat suitability and distribution range of the endangered Japanese giant salamander under climate change* ..... 39**

**Abstract.....33**

**3.1. Introduction .....34**

**3.2. Materials and Methods.....37**

    3.2.1. *Study area* ..... 37

    3.2.2. *Species occurrence data* ..... 37

    3.2.4. *Species distribution modelling* ..... 38

    3.2.5. *Data partition* ..... 39

    3.2.6. *Model calibration* ..... 39

    3.2.7. *Future habitat suitability projections*..... 40

**3.3. Results.....41**

    3.3.1. *Habitat suitability and environmental predictors importance* ..... 42

    3.3.2. *Future Japanese giant salamander range*..... 43

**3.4. Discussion.....46**

    3.4.1. *Environmental predictors and present potential distribution* ..... 46

    3.4.2. *Potential future distribution and influence of climate change* ..... 49

    3.4.3. *Potential habitat suitability in the north and dispersal limitations*..... 50

    3.4.4. *Conservation and management implications* ..... 50

**3.5. Conclusions .....51**

**3.6. References .....52**

**CHAPTER 3: *Supplementary Material: Loss of habitat suitability and distribution range of the endangered Japanese giant salamander under climate change*..... 61**

**CHAPTER 4 *Too many dams: habitat fragmentation threatens the future of the Japanese giant salamander*..... 67**

**Abstract.....69**

**4.1. Introduction .....70**

**4.2. Materials and methods .....73**

    4.2.1. *Study area and occurrence of Japanese giant salamanders* ..... 73

    4.2.2. *Spatial analysis, river prospections and dam identification*..... 75

    4.2.3. *Dam density and Dam Fragmentation Index (DFI)* ..... 76

    4.2.4. *Index calculation and scenarios* ..... 77

    4.2.5. *Distance from Japanese giant salamanders to dams and river flow alteration*  
    ..... 78

**4.3. Results.....80**

4.3.1. <i>Abundance and density of dams</i> .....	80
4.3.2. <i>Height of dams</i> .....	80
4.3.3. <i>Fishways</i> .....	81
4.3.4. <i>Japanese giant salamanders and dams proximity</i> .....	82
4.3.5. <i>River width downstream and upstream of dams</i> .....	82
4.3.6. <i>Dam fragmentation index (DFI)</i> .....	84
<b>4.4. Discussion</b> .....	<b>84</b>
4.4.1. <i>Vulnerability of Japanese giant salamanders to fragmentation by dams</i> .....	85
4.4.2. <i>Climate change and habitat fragmentation</i> .....	87
4.4.3. <i>Conservation perspectives</i> .....	89
<b>4.5. References</b> .....	<b>91</b>
<b><i>CHAPTER 4: Supplementary Material: Too many dams: habitat fragmentation threatens the future of the Japanese giant salamander...</i></b>	<b>101</b>
<b><i>CHAPTER 5 A giant's appetite: how body size drives the diet and trophic position of the Japanese giant salamander</i></b> .....	<b>103</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>105</b>
<b>5.1. Introduction</b> .....	<b>106</b>
<b>5.2. Material and methods</b> .....	<b>109</b>
5.2.1. <i>Study area</i> .....	109
5.2.2. <i>Sampling</i> .....	109
5.2.3. <i>Stable isotope data processing</i> .....	112
5.2.4. <i>Stable isotope mixing model analysis</i> .....	112
5.2.5. <i>Statistical analysis</i> .....	113
5.2.5.1. <i>Diet and habitat</i> .....	113
5.2.5.2. <i>Relationship between <math>\delta^{15}\text{N}</math>, trophic position, and body size</i> .....	113
5.2.5.3. <i>Ontogenetic variation of the diet</i> .....	114
<b>5.3. Results</b> .....	<b>115</b>
5.3.1. <i>Stomach content analysis</i> .....	115
5.3.2. <i>Habitat use</i> .....	115
5.3.3. <i>Stable isotopes</i> .....	117
5.3.3.1. <i>Food web structure and stable isotope analysis</i> .....	117
5.3.3.2. <i>Ontogenetic shift of <math>\delta^{15}\text{N}</math> values and trophic position of Japanese giant salamanders</i> .....	118
5.3.3.3. <i>Ontogenetic dietary shift</i> .....	118
5.3.3.4. <i>Ontogenetic shift in food source contribution through stable isotope mixing models</i> .....	119
<b>5.4. Discussion</b> .....	<b>121</b>
5.4.1. <i>Diet of Japanese giant salamanders</i> .....	121
5.4.2. <i>Trophic position</i> .....	122

5.4.3. <i>Discrepancy between prey consumption and assimilation</i> .....	122
5.4.4. <i>Morphological implications and link to gigantism</i> .....	123
<b>5.5. Conclusions</b> .....	<b>124</b>
<b>5.6. References</b> .....	<b>125</b>
<b><i>CHAPTER 5: Supplementary Material: A giant's appetite: how body size drives the diet and trophic position of the Japanese giant salamander...</i></b>	<b>133</b>
<b><i>CHAPTER 6 When giant amphibians rule the river: community trophic structure of Japanese giant salamander ecosystems</i></b> .....	<b>149</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>151</b>
<b>6.1. Introduction</b> .....	<b>152</b>
<b>6.2. Material and methods</b> .....	<b>154</b>
6.2.1. <i>Study area</i> .....	154
6.2.2. <i>Sampling</i> .....	155
6.2.2.1. Japanese giant salamanders .....	155
6.2.2.2. Other consumers: sampling and identification .....	155
6.2.2.3. Baselines.....	156
6.2.3. <i>Stable isotope samples processing</i> .....	156
6.2.4. <i>Modelling and statistical analysis</i> .....	157
6.2.4.1. Stable isotope Bayesian ellipses approach .....	157
6.2.4.2. Trophic position and carbon fluxes across the community .....	158
6.2.4.3. Contribution of Japanese giant salamanders to food web structure along ontogeny.....	158
<b>6.3. Results</b> .....	<b>159</b>
6.3.1. <i>Isotopic niche width and shape</i> .....	159
6.3.1.1. Niche comparison among size classes in Japanese giant salamanders ....	159
6.3.1.2. Interspecific niche width comparison .....	159
6.3.2. <i>Isotopic niche overlaps</i> .....	162
6.3.2.1. Among Japanese giant salamander size classes.....	162
6.3.2.2. Niche overlap between Japanese giant salamanders and other consumers .....	162
6.3.3. <i>Trophic similarities among individuals within each group</i> .....	162
6.3.4. <i>Contribution of the Japanese giant salamander to community-level food web characteristics</i> .....	163
6.3.5. <i>Trophic position and contribution of carbon sources</i> .....	165
6.3.5.1. Trophic position .....	165
6.3.5.2. Contribution of carbon sources to consumers in the food web.....	165
<b>6.4. Discussion</b> .....	<b>167</b>
6.4.1. <i>Ontogenetic shifts in trophic interactions in the Japanese giant salamander</i> .....	167

6.4.2. Interspecific competitive trophic interactions .....	168
6.4.3. Contribution of large Japanese giant salamanders to food web structure ...	169
6.4.4. Carbon source in the community .....	169
<b>6.6. References .....</b>	<b>171</b>
<b><i>CHAPTER 6: Supplementary Material: When giant amphibians rule the river: Community trophic structure of Japanese giant salamander ecosystems.....</i></b>	<b><i>175</i></b>
<b><i>CHAPTER 7 David vs goliath: contrasting strategies shape trophic pathways of two coexisting amphibian top predators in freshwater environments.....</i></b>	<b><i>197</i></b>
<b>Abstract.....</b>	<b>199</b>
<b>7.1. Introduction .....</b>	<b>200</b>
<b>7.2. Material and methods .....</b>	<b>202</b>
7.2.1. Study site and sampling.....	202
7.2.2. Isotope samples processing .....	204
7.2.3. Data analysis .....	204
<b>7.3. Results.....</b>	<b>205</b>
7.3.1. Isotopic niches .....	205
7.3.2. Trophic position and contribution of carbon sources in giant salamanders and newts .....	206
7.3.3. Trophic pathways and shared resource use in their respective food chains	206
<b>7.4. Discussion.....</b>	<b>209</b>
7.4.1. Contrasting strategies for trophic dominance .....	209
7.4.2. Trophic release in a chemically defended predator.....	210
7.4.3. Toward a trophic segregation? .....	210
<b>7.5. References.....</b>	<b>212</b>
<b><i>CHAPTER 7: Supplementary Material: David vs Goliath: contrasting strategies shape trophic pathways of two coexisting amphibian top predators in freshwater environments.....</i></b>	<b><i>217</i></b>
<b><i>CHAPTER 8 General discussion .....</i></b>	<b><i>223</i></b>
<b>8.1. Gigantism as an ecological opportunity for predators .....</b>	<b>225</b>
8.1.1. Trophic dominance .....	225
8.1.2. Contribution to trophic structure in aquatic communities .....	227
<b>8.2. Linking present-day patterns to future and past river ecosystems.....</b>	<b>230</b>
8.2.1. Climate change and distribution of species in the future .....	230
8.2.2. A study model to better understand aquatic ecosystems in the past.....	232

<b>8.3. Conservation of large predators in lotic ecosystems .....</b>	<b>234</b>
<b>8.4. Concluding remarks.....</b>	<b>236</b>
<b><i>Bibliography</i>.....</b>	<b>237</b>