



HAL
open science

Les points de basculement dans les étangs piscicoles : Relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité

Marie Vanacker

► **To cite this version:**

Marie Vanacker. Les points de basculement dans les étangs piscicoles : Relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité. Biodiversité et Ecologie. AgroParisTech, 2016. Français. NNT : . tel-02529350

HAL Id: tel-02529350

<https://hal.science/tel-02529350v1>

Submitted on 2 Apr 2020

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

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

N°: 2016 AGPT 0033

Doctorat AgroParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement**

(AgroParisTech)

Spécialité : Ecologie

présentée et soutenue publiquement par

Marie VANACKER

le 30 juin 2016

Les points de basculement dans les étangs piscicoles :

Relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité

Directeur de thèse : **Alexander WEZEL**

Co-encadrement de la thèse : **Joël Robin**

Jury

M. Joël AUBIN, Ingénieur de Recherche, INRA Rennes

M. Philippe USSEGLIO-POLATERA, Professeur, Université de Lorraine, Metz

M. Pascal FONTAINE, Professeur, Université de Lorraine, Nancy

Mme. Sara PUIJALON, Chargée de Recherche CNRS, Université Lyon 1

M. Joël ROBIN, Enseignant-Chercheur, ISARA-Lyon

M. Alexander WEZEL, Enseignant-Chercheur, ISARA-Lyon

Rapporteur

Rapporteur

Président du jury

Examineur

Co-directeur de thèse

Directeur de thèse

Title : Tipping points in fish pond systems : relationships between water quality and biodiversity

Keywords : Aquatic plants; Diversity index; Dragonflies; Eutrophication; Fishpond management; Indicator species; Macro-invertebrates; Phytoplankton; Regime shift; Shallow lakes.

Abstract:

Fish ponds are often enriched in nutrients in order to optimize the global productivity of ponds and increase fish biomass. High levels of nutrients in fish ponds due to fish farming may cause significant eutrophication leading to a loss in pond biodiversity and to phytoplankton dominance. This shift may be characterized by a critical threshold, a tipping point, where a significant change of species richness and/or abundance occurs for some taxonomic groups. Tipping points were studied in fish ponds in the Dombes and in the Forez areas, France. (1) Firstly, tipping points were analyzed in different taxonomic groups with three different statistical methods using five different diversity indices in order to evaluate best choices in the determination of tipping points. (2) Secondly, the multi-annual changes of tipping points in relation to nutrient loads, aquatic plants, and yearly variations in weather conditions were evaluated. (3) Then, tipping points of dragonfly richness were evaluated in relation to eutrophication gradients, aquatic plant richness and coverage, and fish production. (4) Finally, the effects of the different fish pond management practices such as fertilization, supplementary feeding, liming, and a dry year without water was evaluated on fish production, species richness of aquatic plants, and eutrophication.

Our results showed that there is an important variation in tipping points following the statistical methods and the diversity indices used. In all taxonomic groups, aquatic plants were the most impacted by the eutrophication in fish ponds systems. The tipping points showed a significant decrease of aquatic plant species richness and cover, linked to nutrient concentrations which drive the competition between phytoplankton and aquatic plants. Therefore, the main valuable tipping points are linked to the switch from aquatic plant dominance to phytoplankton dominance. However, tipping points could vary significantly between years, mainly due to weather conditions in spring. In addition, dragonfly species richness and abundance showed to be negatively influenced by higher degrees of eutrophication.

Tipping points were shown to be very important for the fish pond managers in order to keep an equilibrium state and thus provide fewer inputs as possible. A dry disturbance the most efficient practice to obtain a high performance of the fish production system: high fish production, high aquatic plant richness and low phytoplankton biomass. To reach a good ecological state, a good option seems to drain the fish ponds for once every four to five years.

Consequently, it is therefore possible to predict with tipping points, when the equilibrium state of the pond will switch to phytoplankton dominance. Tipping points were thereby determined in order to maintain high aquatic plants richness and cover to preserve high biodiversity in fish ponds and high fish production.

Titre : Les points de basculement dans les étangs piscicoles : relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité

Mots clés : Changement de régime ; Espèce indicatrice ; Eutrophisation ; Indices de diversité ; Gestion des étangs ; Lac peu profond ; Macro-invertébrés ; Odonates ; Phytoplancton ; Plantes aquatiques.

Résumé :

Les étangs piscicoles sont des milieux souvent enrichis en nutriments dans le but d'accroître la productivité globale du système afin d'augmenter la biomasse de poisson. De fortes concentrations en nutriments peuvent entraîner une eutrophisation de l'étang conduisant à une perte de la biodiversité de l'étang et à une dominance du phytoplancton. Ce changement peut être caractérisé par un seuil critique, appelé point de basculement, où un changement significatif de la richesse en espèces et/ou de l'abondance survient dans plusieurs groupes taxonomiques. Les points de basculement ont été déterminés dans les étangs de la Dombes et du Forez. (1) Dans un premier temps, les points de basculement ont été déterminés dans différents groupes taxonomiques grâce à trois méthodes statistiques différentes en utilisant cinq indices de diversité, ceci afin d'évaluer les meilleures méthodes d'analyses. (2) Dans un deuxième temps, les changements pluriannuels des points de basculement ont été évalués en relation avec les concentrations en nutriments, les plantes aquatiques et les conditions météorologiques. (3). Par la suite, les points de basculements chez les Odonates ont été déterminés en relation avec des gradients d'eutrophisation du système, la richesse des plantes aquatiques et le recouvrement végétal, et la production piscicole. (4) Pour finir, le rôle des différentes pratiques piscicoles dans les étangs comme la fertilisation, l'addition de nourriture artificielle, le chaulage, et la mise en assec des étangs, a été étudié en relation avec la production piscicole, la diversité en espèces des plantes aquatiques, et l'eutrophisation du système.

Nos résultats ont montré une importante variation des points de basculement suivant les différentes méthodes statistiques et les indices de diversité utilisés. Pour tous les groupes taxonomiques, les plantes aquatiques se sont révélées être les plus influencées par l'eutrophisation dans les étangs piscicoles. Les points de basculement ont montré une importante diminution de la diversité en espèces des plantes aquatiques et du recouvrement végétal, liés aux concentrations en nutriments qui dirige la compétition entre les producteurs primaires, à savoir le phytoplancton et les plantes aquatiques. Les points de basculement sont donc liés directement aux deux équilibres stables de dominance des plantes aquatiques ou du phytoplancton. Toutefois, les points de basculements peuvent varier significativement suivant les années, principalement due aux conditions météorologiques qui surviennent au printemps. De plus, la diversité en espèces et l'abondance des Odonates ont montré être négativement influencés par une trop forte eutrophisation du système.

Les points de basculement sont très importants pour les gestionnaires des étangs qui pourront ainsi gérer leurs étangs de manière à garder un milieu équilibré et ainsi apporter le moins d'intrants possibles. Nos résultats ont ainsi montré qu'une mise en assec est la pratique permettant d'optimiser au mieux le système : productivité piscicole élevée, richesse des plantes aquatiques élevée et faible concentration de chlorophylle α . Ainsi, pour atteindre un bon état écologique de l'étang, une mise en assec des étangs doit s'effectuer toutes les quatre à cinq ans.

Par conséquent, il est ainsi possible de prédire grâce aux points de basculement, le moment où l'état d'équilibre de l'étang va basculer vers une dominance phytoplanctonique. Des points de basculement ont ainsi été déterminés dans le but de maintenir une forte diversité de plantes aquatiques et un fort recouvrement végétal, pour préserver une forte biodiversité des étangs et une bonne productivité piscicole.

Remerciements

Me voici à l'étape ultime des remerciements qui sonne l'aboutissement de trois années de travail, avec ses moments d'euphories, mais aussi de doutes et de remises en question constantes. On dit souvent qu'une thèse est comme un enfant que l'on fait seul. Mais une thèse ne peut être réalisée sans de nombreuses collaborations, à la fois scientifiques et sociales. Ce travail n'aurait ainsi jamais eu lieu sans le soutien d'un grand nombre de personnes dont la générosité et l'intérêt manifestés à l'égard de mes recherches m'ont permis de progresser et d'atteindre enfin le grade tant attendu de « docteur».

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de thèse Alexander Wezel et mon co-directeur de thèse Joël Robin, pour leurs conseils, et pour les nombreuses heures qu'ils ont passées à diriger cette thèse tout au long de ces trois années. Un grand merci d'avoir cru en moi et de m'avoir donné cette chance d'accomplir ce travail. Je tenais également à leur dire à quel point j'ai apprécié leur grande disponibilité et leur respect sans faille des délais serrés de relecture des documents que je leur ai adressés.

Un grand merci à Joël Aubin et Philippe Usseglio-Polatera pour avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse. Leurs remarques furent très judicieuses et ont permis d'améliorer ce manuscrit. Merci également à Sara Puijalon et Pascal Fontaine pour être examinateur lors de ma soutenance.

Merci également à l'ensemble des membres de mon comité de pilotage qui ont su diriger et avancer mes recherches: Simon Devin, Nathalie Frascaria-Lacoste, Beat Oertli et Vincent Payet pour leurs conseils judicieux.

Je tenais à remercier les membres de l'équipe du projet TIPPINGPOND. J'ai pu notamment présenter les principaux résultats de cette thèse à Uppsala (Suède), à Wilhelmshaven (Allemagne) ou à Leuven (Belgique). Un merci tout particulier à Luc de Meester et à Pieter Lemmens, pour leurs divers conseils sur mes recherches.

Merci à tous mes collègues de l'ISARA. A cette merveilleuse équipe des « Ecosystèmes Aquatiques » : Mathieu, Thomas et Julie, nos sorties de terrain resteront mémorables ! Merci

aussi à mes collègues de train Benoit et Valérie, avec qui j'ai pu longuement discuter. Et bien sûr je n'oublie pas la belle équipe des doctorants : Laetitia avec qui j'ai partagé mon bureau pendant plus de 2 ans et qui m'a fait partager son stress du dépôt de mémoire et de soutenance. A Manon, Annabelle, Agathe et Sylvain : à toutes nos poses cafés et nos brain storming. Je tiens également à remercier tous les stagiaires que je ne pourrais pas tous citer, mais je n'oublie pas Margaux, pour sa collaboration pour les sorties de terrain, et mon « deuxième-moi », Adeline, qui, malgré ces trois années passés à analyser des données sur R, m'a fait découvrir d'autres petites astuces.

Enfin cette thèse n'aurait jamais vue le jour sans les personnes qui comptent le plus dans ma vie. A ma famille qui m'a toujours soutenu. A ces très nombreuses et merveilleuses journées de pêches passées au bord des lacs, étangs, et rivières, sans lesquelles je n'aurais sans doute jamais eu l'envie de diriger mes recherches vers les domaines aquatiques. A ma sœur jumelle, Audrey, et à ma mère, qui ont toujours été là à mes côtés.

Pour finir, je dédicace cette thèse à Jeff, qui m'a toujours soutenu dans les moments de doutes comme les moments de joies. Je sais maintenant que cette thèse n'aurait jamais eu lieu sans lui.

Table des matières

Chapitre 1 . Synthèse bibliographique et problématique	1
1.1. Introduction générale	2
1.2. Les étangs piscicoles - définition.....	5
1.3. Dynamique des nutriments dans les étangs	6
1.3.1. Le phosphore	7
1.3.2. L'azote.....	9
1.4. La production primaire	12
1.4.1. Le phytoplancton.....	12
1.4.2. Les plantes aquatiques.....	15
1.5. La faune aquatique.....	17
1.5.1. Le zooplancton	17
1.5.2. Les macro-invertébrés	19
1.5.3. Les poissons	20
1.6. Interactions trophiques et dynamique des nutriments au sein de l'étang	22
1.6.1. Conséquences de l'augmentation des concentrations en nutriments.....	22
1.6.2. Effet bottom-up	25
1.6.3. Effet top-down.....	26
1.7. La gestion des étangs piscicoles	27
1.7.1. La fertilisation	27
1.7.2. Le chaulage.....	30
1.7.3. Le nourrissage	32
1.7.4. La mise en assec	32
1.8. Les points de basculement	35
1.8.1. Les points de basculement : définition.....	35
1.8.2. Les états d'équilibre alternatifs	36
1.8.3. La variation temporelle des états alternatifs.....	40
1.9. Problématique de la thèse	43
Chapitre 2 . Matériels et Méthodes.....	47
2.1. Sites d'études.....	48
2.1.1. Les étangs de la Dombes	49
2.1.2. Les étangs de la plaine du Forez	53
2.2. Les paramètres physico-chimiques.....	55
2.2.1. L'échantillonnage de l'eau	55

2.2.2.	La chlorophylle α	56
2.2.3.	La transparence.....	57
2.2.4.	Autres paramètres physico-chimiques et analyses de données	57
2.3.	L'échantillonnage de la biodiversité.....	59
2.3.1.	Le phytoplancton.....	59
2.3.2.	Le zooplancton	60
2.3.3.	Les plantes aquatiques.....	60
2.3.4.	Les Odonates	61
2.3.5.	Les macro-invertébrés	62
Chapitre 3 .	Les indices de diversité	63
3.1.	Préambule	64
3.2.	Les indices paramétriques : l'indice alpha de Fisher.....	65
3.3.	Les indices non-paramétriques d'hétérogénéité : les indices de Shannon et de Simpson.....	67
3.4.	Les indices non-paramétriques de richesse spécifique : les indices de Chao, Jackknife et de Bootstrap	69
3.5.	Application du calcul des indices et interprétations sur un site étudié en 2008	71
3.6.	La performance des indices de diversité.....	75
3.6.1.	La courbe de Michaelis-Menten.....	75
3.6.2.	Le biais, la précision et l'efficacité des estimateurs.....	77
3.6.3.	Résultats des estimateurs de performance des indices non-paramétriques de richesse	79
3.6.4.	La performance des autres indices de diversité.....	83
3.7.	Choix des indices de diversité pour les analyses des points de basculement	87
Chapitre 4 .	Détermination statistique des points de basculement	88
4.1.	Préambule	89
4.2.	Abstract.....	91
4.3.	Introduction	93
4.4.	Material and Methods.....	97
4.4.1.	Study sites	97
4.4.2.	Chlorophyll α	98
4.4.3.	Biodiversity sampling	99
4.4.4.	Diversity indices.....	100
4.4.5.	Tipping point analysis	101
4.4.6.	Statistical analysis	103
4.5.	Results	104
4.5.1.	Diversity indices and Chlorophyll α	104

4.5.2.	Statistical test for determination of tipping points	105
4.5.3.	Tipping points and species diversity	108
4.6.	Discussion.....	111
4.6.1.	Determination and evaluation of tipping points.....	111
4.6.2.	Tipping points and diversity indices	114
4.6.3.	Tipping points and ecological status	117
4.7.	Conclusion.....	118
4.8.	Réponses aux hypothèses posées.....	119
Chapitre 5 . Variations annuelles dans la détermination des points de basculement : influence des conditions environnementales		122
5.1.	Préambule	123
5.2.	Abstract.....	125
5.3.	Introduction	127
5.4.	Materials and Methods	129
5.4.1.	Study area and site selection	129
5.4.2.	Aquatic plants.....	130
5.4.3.	Water samples	131
5.4.4.	Chlorophyll α	131
5.4.5.	Water transparency.....	132
5.4.6.	Nutrient concentrations	132
5.4.7.	Weather parameters.....	132
5.4.8.	Data analysis	133
5.5.	Results	134
5.5.1.	Aquatic plant diversity and water quality parameters throughout the years	134
5.5.2.	Aggregate tipping points and variations from year to year	136
5.5.3.	Weather conditions.....	141
5.6.	Discussion.....	144
5.6.1.	Eutrophication gradient and tipping points for plant richness and cover	144
5.6.2.	Competition between aquatic plants and phytoplankton.....	147
5.6.3.	Using different statistical methods in temporal analyses of tipping points.....	150
5.7.	Conclusion.....	151
5.8.	Réponses aux hypothèses posées.....	153
Chapitre 6 . Détermination des points de basculement pour la communauté d'Odonates		155
6.1.	Préambule	156
6.2.	Abstract.....	158
6.3.	Introduction	159

6.4.	Materials and Methods	162
6.4.1.	Study sites	162
6.4.2.	Water quality	163
6.4.3.	Dragonfly and aquatic plant surveys	164
6.4.4.	Data analysis	165
6.5.	Results	166
6.5.1.	Characteristics of fish ponds in Dombes and Forez areas	166
6.5.2.	Dragonfly species	167
6.5.3.	Tipping points in dragonfly richness	168
6.5.4.	Distribution of dragonfly species according to tipping points	171
6.6.	Discussion.....	175
6.6.1.	Tipping points in dragonfly species richness in relation to water quality parameters	175
6.6.2.	Relationships between aquatic plants and dragonflies	176
6.6.3.	Relations between fish harvest and dragonflies	178
6.6.4.	Dragonfly richness in fish ponds in Dombes and Forez areas	179
6.7.	Conclusion.....	180
6.8.	Réponses aux hypothèses posées.....	182
Chapitre 7 .	Effet des pratiques de gestion sur la performance piscicole et la biodiversité des étangs	184
7.1.	Préambule	185
7.2.	Abstract.....	187
7.3.	Introduction	188
7.4.	Materials and Methods	191
7.4.1.	Study sites	191
7.4.2.	Management practices in fish ponds	192
7.4.3.	Chlorophyll α	192
7.4.4.	Aquatic plants richness and cover	193
7.4.5.	Performance indicator of fish pond systems	193
7.4.6.	Aquatic plants used as indicator species	195
7.5.	Results	196
7.5.1.	Effects of management practices.....	196
7.5.2.	Indicator of performance and management.....	198
7.5.3.	Occurrence of aquatic plant species	200
7.5.4.	Indicator aquatic plant species	204
7.6.	Discussion.....	208

7.6.1. Management practices during the water phase and their impact on fish pond systems	208
7.6.2. Impact of the dry phase management practices on fish pond systems	210
7.6.3. Aquatic plant species as an indicator of effects of management practices	212
7.7. Conclusion	214
7.8. Réponses aux hypothèses posées	216
Chapitre 8 . Discussion générale	218
8.1. . Les étangs piscicoles : milieux à forte diversité	219
8.2. Compétition entre plantes aquatiques et biomasse phytoplanctonique : clé du système	222
8.3. Détermination statistique des points de basculement	225
8.4. Les points de basculement dans les milieux piscicoles	227
8.5. Effet de la gestion sur l'état d'équilibre des étangs	232
Chapitre 9 . Conclusion générale et perspectives	235
Bibliographie.....	1
Annexes	258
Annexe A. Informations diverses concernant ce travail de thèse.....	259
Annex B. Tipping point analyses between aquatic plant richness (left side) and aquatic plant cover (right side) for water transparency (cm) in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to different study years and the two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED).....	260
Annex C. Tipping point analyses between aquatic plant richness (left side) and aquatic plant cover (right side) for total nitrogen (mg/L) in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to different study years and the two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED).....	261
Annex D. Tipping point analyses between aquatic plant richness (left side) and aquatic plant cover (right side) for total phosphorous (mg/L) in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to different study years and the two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED).....	262

Liste des figures

Figure 1.1. Représentation schématique des principaux procédés impliqués dans le cycle du phosphore d'après Scheffer et al. (2004).....	8
Figure 1.2. Représentation schématique des principaux procédés impliqués dans le cycle de l'azote d'après Scheffer et al. (2004).	11
Figure 1.3 Modèle des interactions entre compartiment biotique et abiotique dans les étangs d'après Janse et al. (2010).	23
Figure 1.4. Photographie d'un étang mis en assec (à gauche) et d'un autre étang en première année en eau après assec (à droite) où l'on peut apercevoir un reliquat de culture de maïs. ...	34
Figure 1.5. Evolution théorique de la richesse spécifique et de la biomasse des plantes aquatiques suivant le nombre d'années après assec d'après Oertli et al. (2013a).....	35
Figure 1.6. Réponses d'un système dynamique suivant des facteurs environnementaux (a-c) ou suivant le temps (d-f) si le changement d'état évolue de manière rapide (courbe noire) ou de manière lente (courbe rouge). Les changements peuvent s'effectuer de manière régulière (a et d), prononcé par un seuil (b et e) ou peuvent être une transition entre deux états stables (c et d). Figure issue de la publication de Hughes et al. (2013).	38
Figure 1.7. Modèle graphique représentant un état stable d'un étang avec ou sans végétation en fonction de la turbidité de l'eau et de la concentration en nutriment d'après Scheffer et al. (2001)..	40
Figure 2.1. Localisation des étangs piscicoles de la Dombes et du Forez.....	49
Figure 2.2 Photographie de l'exutoire (thou) d'un étang piscicole situé dans la région de Dombes.....	51
Figure 2.3 Relation entre la transparence (cm) et la chlorophylle a ($\mu\text{g/L}$) dans les étangs de la Dombes $n=1157$ (A) et dans les étangs du Forez $n=223$ (B) pour toutes les dates échantillonnées entre le mois d'avril et le mois de juin.	58
Figure 3.1. Evaluation du nombre d'espèces d'odonates observées dans l'étang de Sathonay en 2008 grâce à la courbe de Michaelis-Menten.....	76
Figure 3.2. Evolution du nombre d'espèces d'odonates dans l'étang de Sathonay échantillonné en 2008 suivant les différents indices non-paramétriques et la valeur asymptotique évaluée par Michaelis-Menten.....	77
Figure 3.3. Evolution des indices non-paramétriques de richesse pour 2 sites échantillonnés en 2008, Aubergères et Bataillard pour les 4 groupes taxonomiques lorsqu'on cumule le nombre de réplicats échantillonnés.....	80
Figure 3.4. Evolution des indices non-paramétriques de richesse pour les 4 groupes taxonomiques lorsqu'on cumule les réplicats. Evolution sur 10 étangs en 2008.....	81
Figure 3.5. Evolution des indices de diversité paramétriques (indice alpha de Fisher), des indices d'hétérogénéité (Simpson et Shannon) et des indices d'équitabilité (équitabilité de Simpson et équitabilité de Shannon) pour les 4 groupes taxonomiques lorsqu'on cumule les	

réplicats. Evolution des indices sur l'étang d'Aubergères et de Bataillard échantillonnés en 2008.....	85
Figure 3.6. Evolution des indices de diversité paramétriques (indice alpha de Fisher), des indices d'hétérogénéité (Simpson et Shannon) et des indices d'équitabilité (équitabilité de Simpson et équitabilité de Shannon) pour les 4 groupes taxonomiques lorsqu'on cumule les répliquats. Evolution sur 10 étangs en 2008.....	86
Figure 4.1. Determined tipping points for aquatic plants in the fish ponds of the Dombes study area, France. Three statistical methods TMEAN, FSTAT, SEGMENTED and five different diversity indices are used to calculate the tipping points in relation to the median of chlorophyll α in spring.	110
Figure 4.2 Determined tipping points for macro-invertebrates in the fish ponds of the Dombes study area, France with the statistical method FSTAT.	113
Figure 4.3. Relevant tipping points for dragonflies in the fish ponds of the Dombes study area, France with the statistical method TMEAN.	114
Figure 5.1. Boxplots of aquatic plant richness and cover, and median of spring water quality parameters in fish ponds of the Dombes study area, France.	135
Figure 5.2. Tipping point analyses between aquatic plant richness (left side) and aquatic plant cover (right side) for chlorophyll α in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to different study years and two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED)..	138
Figure 5.3. Boxplots of mean daily weather parameters during spring in each sampling year for the Dombes study area, France.	142
Figure 6.1. Distribution of tipping points observed in the Dombes and Forez study areas in dragonfly richness regarding gradients in chlorophyll α ($\mu\text{g/L}$), water transparency (cm), Total N (mg/L), Total P (mg/L), aquatic plant cover (%), aquatic plant richness, and fish harvest (kg/ha).....	173
Figure 7.1. Principal component analysis of the three parameters CHL, aquatic plant richness and fish yield, used to evaluate the performance indicator.....	194
Figure 7.2. Fish pond management practices influencing fish yield, plant richness and cover, and chlorophyll α concentration during the water period, during the one-year dry period, and with the number of the years since last dry phase.	197
Figure 7.3. Changes of the performance indicator in the studied fish pond systems in southeastern France in relation to different pond management practices in the water phase, in the dry phase and with years since last pond drying.....	199
Figure 7.4. Proportion of fish ponds in each performance group (High, Intermediate, Low) in relation to different management practices in the water phase, the dry phase and with years after pond drying.	201
Figure 7.5. Comparison of the performance indicator between the different management practices applied during the water phase and no management in relation to the years since the last one-year dry phase.	202
Figure 7.6. Comparison of the performance indicator between the different management practices applied during the one year dry phase and no management in relation to the years since the last dry phase.	203

Figure 8.1. Influence du nombre d'espèces en plantes aquatiques sur la richesse en macro-invertébrés et en Odonates dans les étangs de la Dombes.....	220
Figure 8.2. Schéma représentant les points de basculement déterminés au niveau du recouvrement végétal en précisant les interactions entre les différents paramètres dans les étangs piscicoles de la Dombes.....	229
Figure 8.3 Schéma représentant les points de basculement déterminés au niveau de la richesse en plantes aquatiques en précisant les interactions entre les différents paramètres dans les étangs piscicoles de la Dombes.	230
Figure 8.4. Schéma représentant les points de basculement déterminés au niveau de la richesse et l'abondance des Odonates en précisant les interactions entre les différents paramètres dans les étangs piscicoles de la Dombes et du Forez.....	232

Liste des tableaux

Tableau 1.1 Présentation des différents niveaux trophiques d'un étang en relation avec les concentrations en phosphore total ($\mu\text{g/L}$), en chlorophylle α ($\mu\text{g/L}$) et le niveau de transparence (cm) mesuré avec un disque Secchi, d'après Vecsernyès et al. (2013).....	9
Tableau 2.1 Caractéristiques des étangs de la Dombes (n=180) suivant les différentes années échantillonnées.....	51
Tableau 2.2. Caractéristiques des étangs de la plaine du Forez (n=43) suivant les différentes années échantillonnées.	55
Tableau 3.1. Résultats des différents indices de diversité pour les quatre différents groupes taxonomiques évalués dans le site de Sathonay échantillonné en 2008.....	72
Tableau 3.2. Fréquence d'observation (%) des espèces/genres/familles de plantes aquatiques, d'odonates, de macro-invertébrés et de phytoplancton présents dans le site de Sathonay en 2008.....	73
Tableau 3.3. Moyenne et écart-type des résultats de 2008 et 2009 des estimateurs de performantes SME (« Scaled Mean Error » ou Erreur Moyenne Réduite), CV (coefficient de variation) et SMSE (« Scaled Mean Square Error » ou Erreur Moyenne Carré Réduite) sur les différents indices de biodiversité à travers les quatre groupes taxonomiques plantes aquatiques, odonates, macro-invertébrés et phytoplancton.....	83
Tableau 4.1. Characteristics of the fish ponds sampled in the Dombes study area, France (n=35).....	98
Tableau 4.2. Mean and standard deviation of diversity indices for taxonomic groups sampled in the fish ponds of the Dombes study area, France.	105

Tableau 4.3. Totality of aquatic plant species (n= 79), phytoplankton genera (n = 63), dragonfly species (n = 27) and macro-invertebrate families (n = 34) observed in all fish ponds sampled in the Dombes region.	106
Tableau 4.4. Spearman’s rank correlation coefficients between median of chlorophyll α in spring and the diversity indices for each group in the fish ponds of the Dombes study area, France.	107
Tableau 4.5. Relevant tipping points in $\mu\text{g/L}$ of chlorophyll α found with the three statistical methods (TMEAN, FSTAT and SEGMENTED) for different diversity indices in fish ponds of the Dombes study area, France.	111
Tableau 5.1. Spearman’s rank correlations between aquatic plant richness, plant cover and water quality parameters in fish ponds of the Dombes study area, France (n=100).....	136
Tableau 5.2. Tipping point analyses in water quality parameters for aquatic plant richness and cover in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to sampling years and two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED).....	140
Tableau 5.3. Water quality parameters and their tipping points recorded with TMEAN in aquatic plant richness and cover, and weather parameters in the five years of sampling of the Dombes fish ponds, France.....	143
Tableau 5.4. Spearman’s rank correlation in the sampling dates between weather parameters and water quality parameters in fish ponds in the Dombes area, France.	144
Tableau 6.1. Mean values (and standard deviation) of water quality parameters, aquatic plant cover and species richness, dragonfly species richness and the total fish harvest found in Dombes and Forez fish ponds.....	169
Tableau 6.2. Occurrence of dragonfly species and total of individuals observed in the fish ponds from both study areas which are on the Red list in France (data from Dommangeat et al. (2009), and in the Habitats Directive in Europe (data from Kalkman et al. (2010).....	170
Tableau 6.3. Tipping points observed in dragonfly richness in relation to water parameters, aquatic plant cover and richness, and total fish harvest in the Dombes and Forez study areas, France.....	172
Tableau 6.4. Influence of tipping points of different parameters in relation to the abundance (number of species/ha) of dragonfly species along parameter gradients.....	174
Tableau 7.1 Occurrence of aquatic plants species in the fish ponds in Dombes area, France and in performance groups of fish ponds.....	205
Tableau 7.2. Aquatic plant indicator species in fish pond systems in Dombes, France, for the group of performance and management practices.....	207

Liste des équations

Équation 2.1 Evaluation de la chlorophylle α suivant la formule décrite par Parsons et Strickland (1963).....	56
Équation 3.1. Formule de la distribution du nombre d'espèces présentes suivant Fisher et al. (1943)..	66
Équation 3.2 Estimation de l'indice alpha de Fisher (Fisher et al., 1943).....	66
Équation 3.3. Indice de Simpson D.....	68
Équation 3.4. Indice de Shannon H.....	68
Équation 3.5. Equitabilité de Shannon d.....	68
Équation 3.6. Equitabilité de Simpson.....	68
Équation 3.7. Indice de Chao (S_{Chao}).....	69
Équation 3.8. Indice de Jackknife de premier ordre (S_{Jackk1}) .	69
Équation 3.9. Indice de Jackknife de second ordre (S_{Jackk2}).....	69
Équation 3.10. Indice de Bootstrap (S_{Boot}).....	69
Équation 3.11. Calcul de l'indicateur SME ("Scaled Mean Error" ou Erreur Moyenne Réduite) évaluant le biais de l'estimateur	78
Équation 3.12. Calcul du coefficient de variation (CV) évaluant la précision d'un estimateur.....	78
Équation 3.13. Calcul de l'indicateur SMSE (« Scaled Mean Square Error » ou Erreur Moyenne Carré Réduite) évaluant l'efficacité d'un estimateur.....	78
Equation 4.1. Equation model obtained with the TMEAN method	103
Equation 4.2. Indicator F.....	103
Equation 4.3. Equation model obtained with the FSTAT method.....	103
Equation 4.4. Equation model obtained with the SEGMENTED method if $x_i < \psi$	103
Equation 4.5. Equation model obtained with the SEGMENTED method if $x_i > \psi$	103
Equation 7.1. Performance indicator (PI) of each pond evaluated with the normalized indicator (NI) of plant richness, of fish yield and of chlorophyll α	194
Equation 7.2. Normalized indicator of aquatic plant richness.....	194
Equation 7.3. Normalized indicator of fish yield	194
Equation 7.4. Normalized indicator of chlorophyll α	195

**Chapitre 1 . Synthèse
bibliographique et
problématique**

1.1. Introduction générale

Les milieux lentiques tels que les lacs et étangs, sont très nombreux et couvrent plus de 3 % de la surface de la terre (Downing et al., 2006). Du fait qu'ils possèdent de petits bassins versants qui leur sont propres, les caractéristiques physico-chimiques varient d'un étang à un autre (Williams et al., 2003). Cette diversité d'état physico-chimique engendre une forte hétérogénéité des habitats et d'importantes différences au niveau de la biodiversité, entraînant une très forte richesse au niveau régional (Davies et al., 2008; Oertli et al., 2002; Rosset et al., 2014; Wezel et al., 2014; Williams et al., 2003). Ainsi, de par leur grand nombre, leur diversité d'état et leur petite taille, les étangs et les lacs peu profonds sont des modèles originaux pour les études écologiques (Céréghino et al., 2008; De Meester et al., 2005).

Avec l'augmentation de la production piscicole dans le monde (FAO, 2014), les productions aquacoles se sont caractérisées durant ces dernières décennies par une intensification des systèmes (Aubin et al., 2014). En France et plus largement en Europe, la production piscicole continentale principalement menée en étang, est longtemps restée marginale jusqu'au début du XX^e siècle (FAO, 2014). Dans les années 1920-1930, les pisciculteurs apportaient chaque année, une quantité significative de phosphore dans les étangs moins productifs, engendrant progressivement, dans la plupart des cas, une forte eutrophisation du système. L'intensification de la pisciculture continentale s'est donc faite au détriment de la qualité de l'environnement (Aubin et al., 2014). A partir des années 1950, les pisciculteurs se sont tournés vers une pisciculture plus raisonnée en diminuant les apports de fertilisants externes, et ainsi favoriser les interactions biotiques et abiotiques au sein même de l'étang (Korinek et al., 1987).

En Europe, la majorité des étangs piscicoles sont exploités de manière extensive où la carpe commune est la principale espèce, souvent associée à d'autres cyprinidés (tanche, gardon, rotengle ou gougeon) et des poissons piscivores tels que le brochet ou le sandre (Horvath et al., 2002; Kestemont, 1995; Korinek et al., 1987). Les principaux intrants liés à la gestion piscicole sont destinés à stimuler la production de phytoplancton (Biro, 1995; Horvath et al., 2002; Schlumberger, 2002). En effet, la biomasse phytoplanctonique est une source importante de productivité car elle peut être directement consommée par les poissons phytophages, par le zooplancton ou d'autres invertébrés, qui sont eux-mêmes prédatés par les poissons situés plus haut dans la chaîne trophique (Biro, 1995). Cette biomasse phytoplanctonique est donc fortement corrélée avec la production piscicole. Cependant, un apport trop important de nutriments peut entraîner une forte eutrophisation du milieu et engendrer la mort de nombreuses espèces de poisson, du fait de proliférations phytoplanctoniques qui s'organisent fréquemment autour d'une mono-dominance de cyanobactéries (Adrian et al., 1995; Jensen et al., 1994). Les proliférations de cyanobactéries peuvent engendrer une forte mortalité des organismes vivants du fait de la capacité de nombreuses espèces à produire des toxines (Angélibert et al., 2013; Sheath et Wehr, 2003).

Une eutrophisation trop élevée du milieu est ainsi la conséquence directe d'une augmentation trop importante des teneurs en nutriments. Cette hyper-eutrophisation est la principale cause de la disparition de la majorité du couvert végétal aquatique (Scheffer, 2009; Scheffer et al., 2001, 1993). La transparence de l'eau est fortement impactée par la production phytoplanctonique jusqu'à un point critique, appelé point de basculement, à partir duquel, l'eau de l'étang atteint un état excessivement turbide (Scheffer et al., 2001). A partir de ce point de basculement, les plantes aquatiques submergées ne peuvent se développer et dégènèrent rapidement (Scheffer et al., 2001). En tant que producteurs primaires, les plantes

aquatiques fournissent de la nourriture à de nombreuses espèces animales herbivores (invertébrés, poissons, oiseaux). Elles offrent également des mosaïques d'habitats et de micro-habitats servant de refuge, de support de ponte au zooplancton, macro-invertébrés, poissons et amphibiens (Jeppesen et al., 1997; Oertli et al., 2013a). Comme les plantes aquatiques sont essentielles pour de nombreux organismes du milieu, une absence de support végétal induit clairement une perte de la diversité animale de l'étang (Scheffer, 2004)

La restauration d'une eau claire est généralement obtenue en abaissant la concentration en nutriments en-dessous du point de basculement, pour que la végétation aquatique puisse de nouveau s'installer (Scheffer et al., 2001). Toutefois, les points de basculement n'ont été généralement étudiés que par des modèles théoriques applicables pour de nombreux écosystèmes (système corallien, forêts, lacs, etc.) ou par des expérimentations en laboratoire (Andersen et al., 2009; Folke et al., 2004.; Kéfi et al., 2013; Lenton, 2013; Rietkerk, 1998; Rietkerk et van de Koppel, 1997; Scheffer, 2010a, 2009; Scheffer et al., 2001; Veraart et al., 2012; Wall, 2007). Les données non théoriques concernant une évaluation statistique des points de basculement sont relativement pauvres dans la littérature scientifique (Andersen et al., 2009).

Le but de cette thèse est de déterminer des points de basculement dans les milieux piscicoles en étudiant l'influence des paramètres physico-chimiques de l'eau sur la biodiversité. Pour cela, plusieurs groupes taxonomiques ont été étudiés : le phytoplancton, les plantes aquatiques, les macro-invertébrés et les odonates adultes. L'étude des points de basculement nous permettra ainsi de prédire la dégradation de ces systèmes. La finalité de ce travail est de proposer aux gestionnaires des étangs des pratiques visant à conserver une forte biodiversité tout en maintenant une production de poisson stable.

1.2. Les étangs piscicoles - définition

Les étangs piscicoles peuvent être désignés en anglais par le terme « shallow lake » ou « fish ponds ». Toutefois, le terme « pond » désigne à la fois des étangs, mais aussi de petites étendues d'eau peu profondes telles que les mares. Pour différencier les termes mares et étangs, Oertli (2013) a défini un étang comme « une surface d'eau stagnante, d'origine naturelle ou artificielle, avec une profondeur inférieure à 8 m offrant la possibilité aux plantes aquatiques supérieures de se développer sur toute la surface des fonds, et avec une présence d'eau temporaire (quelques mois) ou permanente ». Il ajoute que la superficie des étangs est généralement comprise entre 5000 m² et 5 ha mais que certains étangs peuvent facilement atteindre plusieurs dizaines d'hectares. Les mares quant à elles, sont désignées comme des masses d'eau dont la superficie est inférieure à 5000 m². A la différence des mares et étangs, les lacs se définissent comme des étendues où il existe des zones aphotiques qui empêchent le développement de la végétation aquatique (Oertli, 2013). Dans cette thèse, un étang piscicole sera défini d'après Korinek et al. (1987) comme une étendue artificielle drainable et utilisée principalement pour le stockage des poissons, en particulier pour la carpe commune.

En France, les eaux stagnantes, encore appelé milieux lenticues, ne sont pas aussi réglementées que les cours d'eau et les mesures de protection et de gestion sont différentes (Bartout et Touchart, 2013). C'est pourquoi il est difficile de dénombrer de manière exhaustive le nombre réel d'étangs piscicoles qui existent. La plupart date du XVI^{ème} siècle voire même du Moyen-Age, c'est notamment le cas des étangs de la Dombes (Billard, 1979) et de la plaine du Forez (Degorce, 1995). Le premier rapport général sur les étangs en France a été écrit en 1819 par le Baron Rougier de la Bergerie. Il a ainsi dénombré 14 275 étangs correspondant à 177 168 ha en eau (Bartout et Touchart, 2013). De nombreux étangs ont

disparu depuis le Moyen-Âge dû à l'abandon des pratiques piscicoles, mais d'autres ont été créés dans le but de développer une autre activité lucrative, la chasse aux gibiers d'eau (Degorce, 1995). Dans la Dombes, un important nombre d'étangs ont été asséchés au cours des XVIII^e – XIX^e siècles à cause de polémiques sanitaires, les étangs étant supposés être à l'origine de certaines maladies sévissant à l'époque. Couplés aux problèmes sanitaires, une loi mise en vigueur en avril 1863 pour la création de réseaux de communication, a entraîné l'assèchement de plus de 10 000 ha d'eau en Dombes (Brunet, 2014). En 1999, les étangs piscicoles en France représentaient approximativement 112 000 ha soit près de 37 % des eaux cadastrées (Bartout et Touchart, 2013), la Dombes, représentant à elle seule, 18% de la surface en étang en France (Brunet, 2014).

1.3. Dynamique des nutriments dans les étangs

La qualité physico-chimique de l'eau de l'étang dépend des substances qui se trouvent dans la colonne d'eau et dans les sédiments (Macan, 1981). De nombreuses substances sont présentes en plus ou moins grande quantité dans le milieu pouvant être favorables aux organismes (comme par exemple l'oxygène ou les nutriments disponibles pour les plantes) ou défavorables (comme les ions ammonium qui sont toxiques pour les organismes à partir d'une certaine concentration). Les nutriments (azote et phosphore, principalement) sont essentiels pour la production primaire (phytoplancton et plantes) et servent également à évaluer le niveau trophique de l'étang.

1.3.1. Le phosphore

Le phosphore est probablement le nutriment le plus étudié en limnologie avec l'azote. C'est en effet le premier facteur limitant le développement de la végétation (Korinek et al., 1987; Scheffer, 2004; Vecsernyés et al., 2013). La plupart du phosphore total (environ 80 %) fait partie du phosphore organique contenu dans les organismes (Brönmark et Hansson, 2007).

Le phosphore se rencontre aussi dans la colonne d'eau sous différentes formes minérales, qu'on appelle le phosphore réactif dissous (Figure 1.1), les plus courantes étant les orthophosphates (PO_4^{3-}). Il existe également de nombreuses autres formes dans la colonne d'eau (polyphosphates et phosphore organique dissous) qui vont se dégrader rapidement en orthophosphates sous l'effet de diverses réactions (Vecsernyés et al., 2013). Le principal problème qui en découle est qu'il est très difficile de réellement quantifier la concentration disponible pour la végétation. Ainsi, du fait de la rapidité des transformations des différentes formes du phosphore, la plupart des scientifiques analyse plutôt la quantité de phosphore total présente dans la colonne d'eau dans les études liées à l'eutrophisation plutôt que les orthophosphates (Brönmark et Hansson, 2007; Scheffer, 2004; Vecsernyés et al., 2013).

Le phosphore va s'accumuler dans le sédiment grâce à la minéralisation de la matière organique et aux interactions entre la colonne d'eau et le sédiment (Figure 1.1). La concentration en phosphore dans la colonne d'eau n'est que très faiblement corrélée à la concentration en phosphore dans les sédiments (Scheffer, 2004). Malgré cela, il s'avère que la concentration en phosphore dans la colonne d'eau est corrélée au ratio entre concentration en phosphore et concentration en fer (P/Fe) dans les sédiments. Ceci est due au fait que le fer est l'agent le plus important qui lie le phosphore dans les couches supérieures aérobiques du sédiment dans la plupart des lacs (Scheffer, 2004).

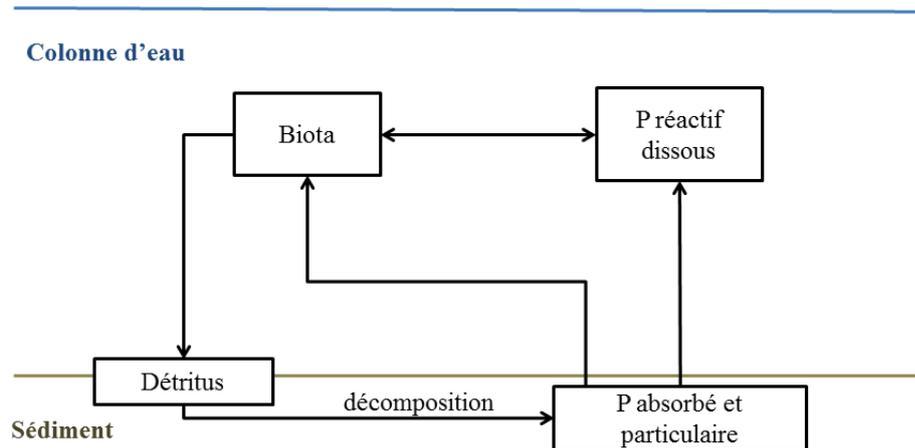


Figure 1.1. Représentation schématique des principaux procédés impliqués dans le cycle du phosphore d’après Scheffer et al. (2004).

Avec les concentrations en chlorophylle α et les mesures de la transparence de l’eau, les concentrations en phosphore servent également à quantifier le niveau trophique des plans d’eau. Les plans d’eau dit « oligotrophes » ont une concentration en phosphore total inférieure à $10 \mu\text{g/L}$ (Tableau 1.1). Les plans d’eau ayant une concentration comprise entre 10 et $30 \mu\text{g/L}$ de phosphore sont qualifiés de « mésotrophe », et ceux dont la concentration est supérieure à $30 \mu\text{g/L}$ et inférieur à $100 \mu\text{g/L}$ « d’eutrophe ». Quand la quantité excède $100 \mu\text{g/L}$ de phosphore, on parle même de milieux « hypereutrophes » (Brönmark et Hansson, 2007; Vecsernyés et al., 2013). La concentration en phosphore total dans la colonne d’eau des étangs piscicoles varie de 30 à $300 \mu\text{g/L}$, mais peut atteindre quelque fois 1 mg/L (Korinek et al., 1987). Les niveaux de concentration correspondent donc à des plans d’eau eutrophes, voire hyper-eutrophes.

Dans les étangs où l’eau stagne depuis plusieurs années, la quantité de phosphore dans la colonne d’eau est généralement plus faible que dans les étangs soumis à des flux d’eau entrants (Scheffer, 2004). Les plus faibles concentrations d’orthophosphates dans la colonne d’eau, proche de zéro ($1 \mu\text{g/L PO}_4\text{-P}$), sont observées durant les développements printaniers

Tableau 1.1 Présentation des différents niveaux trophiques d'un étang en relation avec les concentrations en phosphore total ($\mu\text{g/L}$), en chlorophylle α ($\mu\text{g/L}$) et le niveau de transparence (cm) mesuré avec un disque Secchi, d'après Vecsernyés et al. (2013).

	Phosphore total ($\mu\text{g/L}$)	Chlorophylle α ($\mu\text{g/L}$)	Transparence (cm)
Oligotrophe	<10	<2,5	>300
Mesotrophe	10-35	2,5-8	150-300
Eutrophe	35-100	25-75	70-150
Hypereutrophe	>100	>75	<70

de phytoplancton. Les plus fortes concentrations supérieures à 0,7 mg/L $\text{PO}_4\text{-P}$ sont observées dans les étangs durant les phases « d'eau claire », lorsque la flore benthique n'est pas développée grâce à la forte activité zooplanctonique (Korinek et al., 1987). Les concentrations en phosphore peuvent également influencer la diversité d'autres communautés comme le zooplancton et les macro-invertébrés (Declerck et al., 2005). En effet, c'est un élément essentiel pour tous les organismes puisqu'il joue un rôle fondamental dans le stockage et le transfert de l'information génétique (ADN et ARN), ainsi que pour certaines enzymes.

1.3.2.L'azote

L'azote est souvent considéré comme un nutriment plus limitant que le phosphore dans les milieux lenticques. Le processus qui dirige le cycle de l'azote diffère largement de ceux impliqués dans le cycle du phosphore (Figure 1.2). Ainsi, à la différence du phosphore, l'azote ne s'accumule pas fortement dans le sédiment. A l'inverse, sous certaines conditions, il peut s'évaporer des milieux sous forme de gaz dans l'atmosphère (Korinek et al., 1987; Scheffer, 2004; Vecsernyés et al., 2013).

La décomposition de la matière organique va transformer l'azote contenu dans les détritiques en ammonium (NH_4^+). Ce processus, appelé ammonification, permet à l'ammonium de se diffuser dans toute la colonne d'eau où il peut rapidement être utilisé comme source d'azote par les algues (Scheffer, 2004). Les ions ammonium, présents en trop grandes concentrations dans le milieu, engendrent trois problèmes majeurs (Camargo et Alonso, 2006) :

- 1/ La concentration en ammonium peut augmenter de façon significative la concentration en ions hydrogène, engendrant une acidification dans les milieux où la capacité de neutralisation des acides est faible ;
- 2/ La concentration en ions ammonium stimule le développement du phytoplancton pouvant ainsi engendrer une eutrophisation du milieu ;
- 3/ La concentration en ammonium peut atteindre des niveaux toxiques pour les animaux aquatiques engendrant des problèmes au niveau de la croissance des individus, de la reproduction ou pour la survie. Chez les poissons, par exemple, une concentration trop forte en ammonium entraîne une réduction du transport de l'oxygène dans le sang, des dommages importants au niveau des branchies, du foie et des reins, et diminue la capacité du système immunitaire à se défendre contre les maladies et les parasites.

Dans la couche supérieure aérobie du sédiment, l'ammonium peut être transformé par l'activité microbienne en nitrites (NO_2^-) puis en nitrate (NO_3^-), processus appelé nitrification. Les nitrates sont alors utilisés comme source d'azote pour la production primaire (phytoplancton et plantes aquatiques). L'ammonium et le nitrate peuvent être également adsorbés par les particules des sédiments. En condition anaérobie, les nitrates peuvent être transformés par l'activité microbienne des sédiments en N_2 qui ne peut pas être utilisé comme

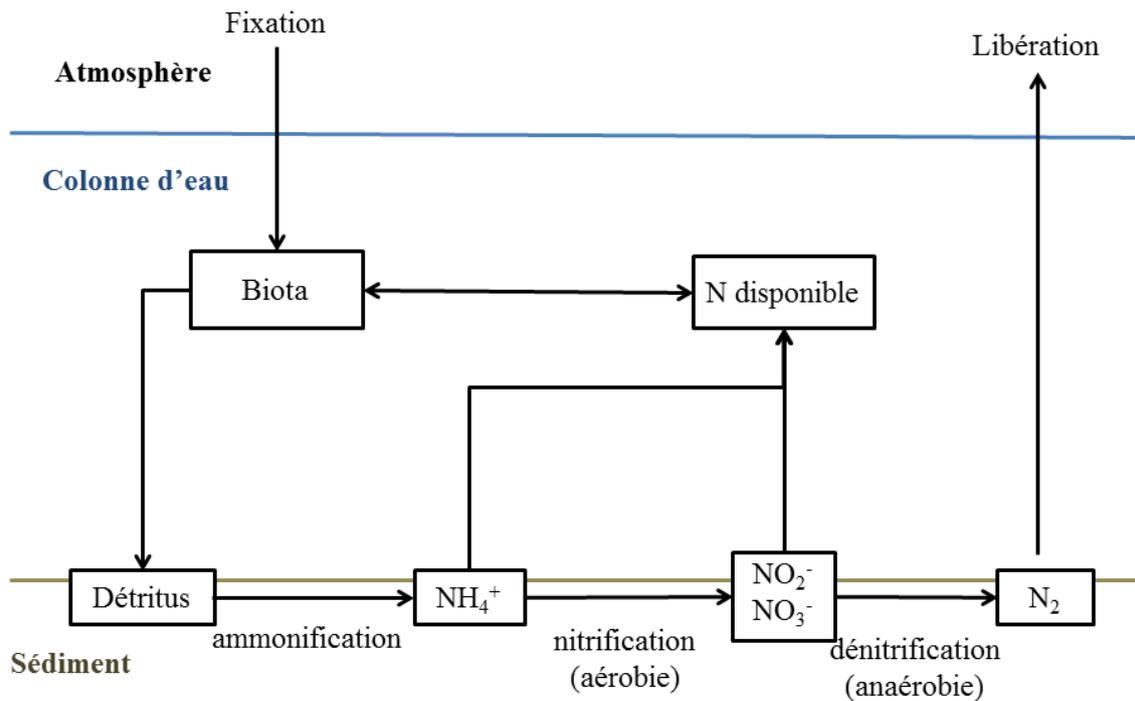


Figure 1.2. Représentation schématique des principaux procédés impliqués dans le cycle de l'azote d'après Scheffer et al. (2004).

source nutritive par les algues et disparaît sous forme de gaz dans l'atmosphère. Ce processus, appelé dénitrification, constitue la plus grosse perte d'azote dans les milieux lenticques. La dénitrification requiert des conditions anaérobies et survient principalement lorsque les deux conditions (aérobie et anaérobie) apparaissent alternativement dans le temps. Cependant, les taux de dénitrification sont difficiles à évaluer sur le terrain. Il a toutefois été démontré que la perte d'azote est plus forte dans les systèmes peu profonds (Korinek et al., 1987; Scheffer, 2004; Vecsernyés et al., 2013). La perte d'azote est aussi plus forte dans les étangs où l'eau est retenue pendant une durée assez longue : plus l'eau stagne, plus forte sera l'abatement d'azote par dénitrification et enfouissement dans le sédiment. Toutefois, certaines cyanobactéries sont capables d'utiliser N_2 comme source d'azote, ce qui représente un apport nutritif supplémentaire d'azote dans le système. L'azote ainsi fixé durant des blooms de cyanobactéries peut représenter environ 20% de l'azote total présent dans la masse d'eau, et

peut être équivalent à la perte estimée par la dénitrification dans les lacs (Korinek et al., 1987; Scheffer, 2004; Vecsernyés et al., 2013).

L'azote total au sein d'un étang varie de 0,5 mg/L à plusieurs mg/L. Durant les phases « d'eau claire » où le phytoplancton est peu présent, il est très difficile de mesurer la différence entre l'azote total et l'azote dissous (NH_3 , NH_4^+ , NO_3^- et NO_2^-). Au contraire, dans les phases où le phytoplancton est très abondant, l'azote total est largement supérieur à la fraction dissoute (Korinek et al., 1987).

1.4. La production primaire

1.4.1. Le phytoplancton

Le phytoplancton se situe à la base de la chaîne trophique, servant de nourriture aux espèces herbivores du zooplancton qui sont elles-mêmes essentielles pour la croissance de nombreux organismes tels que les poissons (Angélibert et al., 2013). Les espèces de phytoplancton sont autotrophes, absorbant des sels minéraux (nitrates, phosphates et parfois de l'ammonium), du CO_2 , et rejetant de l'oxygène grâce à la photosynthèse. La classification des espèces phytoplanctoniques se base essentiellement sur la taille des cellules, leurs formes (unicellulaires, coloniales, pseudo-filamenteuses, filamenteuses..) mais aussi sur la composition de leurs pigments (chlorophylles, carotènes, xanthophylles, phycocyanine, phycoérythrine) qui donnent aux cellules une couleur particulière (Angélibert et al., 2013; Sheath and Wehr, 2003). Sept grandes classes sont présentes dans les étangs :

- Les chlorophytes ou algues vertes sont répandues dans tous les milieux aquatiques.

Toutefois, les colonies cocciformes et unicellulaires sont surtout présentes dans les

milieux où les concentrations en nutriments, la lumière et la température sont relativement élevés (Sheath and Wehr, 2003).

- Les diatomées sont des algues unicellulaires, parfois coloniales, possédant un squelette siliceux et des pigments comme les xanthophylles, qui vont donner une couleur brunâtre à l'eau (Angélibert et al., 2013). Les diatomées sont retrouvées dans de nombreux milieux, mais beaucoup d'espèces sont spécifiques à certains habitats. C'est pour cela que ce groupe est beaucoup utilisé en tant que bio-indicateur pour évaluer la qualité des milieux (Sheath and Wehr, 2003).
- Les chrysophytes sont assez similaires aux diatomées et se développent surtout dans des milieux où les concentrations en nutriments et la conductivité sont faibles ou modérés, et où le pH est acide à neutre (Sheath and Wehr, 2003).
- Les euglénophytes peuvent être hétérotrophes se nourrissant alors par phagocytose de substances organiques dissoutes (Angélibert et al., 2013). Les euglénophytes sont abondants dans les milieux riches en nutriments et en matière organique (Sheath and Wehr, 2003).
- Les dinophycées sont des organismes dont certaines espèces, d'origine marine, peuvent produire des toxines s'attaquant aux huîtres et aux moules, les rendant inconsommables (Angélibert et al., 2013). Les dinophycées sont relativement peu abondantes dans les étangs, mais peuvent former des blooms lors de fortes concentrations de nitrate et de phosphate (Sheath and Wehr, 2003).
- Les cryptophytes sont des organismes qui colonisent tout type de milieu dans les régions tempérées (Sheath and Wehr, 2003).
- Le groupe des cyanobactéries est composé d'organismes procaryotes possédant des pigments permettant de réaliser la photosynthèse. La majorité des espèces forment des

colonies, sous forme d'agglomérats, mais également sous la forme de filaments. Certains genres de cyanobactérie peuvent à la différence des autres groupes, fixer l'azote atmosphérique et peuvent également produire des toxines (Angélibert et al., 2013).

Au niveau de l'influence du phytoplancton sur les concentrations en nutriments, le phytoplancton permet la libération du phosphore stocké dans les sédiments par la rapide minéralisation des algues à la surface des sédiments suivant les conditions du milieu (Scheffer, 2004). D'autre part, il permet d'augmenter la concentration en nutriments dans la colonne d'eau, grâce notamment aux cyanobactéries qui fixent l'azote atmosphérique (N_2) et qui contribuent significativement à l'élévation de la concentration en azote total dans le milieu (Angélibert et al., 2013).

Les conditions du milieu tels que la température de l'eau, la photopériode, mais aussi la quantité de nutriments disponible dans la colonne d'eau, vont influencer la structuration de la communauté phytoplanctonique. La dynamique du phytoplancton est donc soumise fortement à la saisonnalité. Les euglénophytes vont apparaître plutôt en automne lorsque la matière organique est élevée, du fait de la décomposition des macrophytes (Angélibert et al., 2013). En hiver, l'activité phytoplanctonique est très faible et peu d'espèces sont présentes. C'est au cours du printemps, avec l'augmentation de la température de l'eau, de l'ensoleillement et des nutriments que les premières espèces vont apparaître, appartenant généralement aux groupes des diatomées, des dinophycées, des chrysophytes ou des cryptophytes. Le développement des cyanobactéries sera particulièrement important dans les milieux riches en nutriments en été lorsque la température de l'eau est supérieure à 20°C, engendrant une forte compétition avec d'autres espèces de phytoplancton, comme les chlorophytes (Angélibert et al., 2013). La prolifération de ces espèces peut être très rapide, pouvant engendrer de profonds changements

dans l'écosystème. En effet, les cyanobactéries, à la différence des autres espèces de phytoplancton, peuvent produire des toxines et être fatales aux espèces de zooplancton, de poisson, mais aussi aux animaux qui consomment l'eau (Angélibert et al., 2013; Sheath et Wehr, 2003). Différentes espèces du genre *Anabaena*, par exemple, produisent des neurotoxines qui bloquent la transmission nerveuse au niveau de la jonction neuromusculaire et peuvent engendrer une mortalité rapide (de quelques minutes à quelques heures) des organismes vivant dans le milieu (Angélibert et al., 2013). Outre cet exemple, d'autres espèces peuvent être hépatotoxiques ou dermatotoxiques avec donc d'autres conséquences négatives sur les organismes animaux.

La chlorophylle α est un pigment photosynthétique présent dans la grande majorité du phytoplancton et est pour cela un bon indice permettant de connaître sa biomasse. Des valeurs très faibles de concentration en chlorophylle α (de l'ordre de quelques $\mu\text{g/L}$) signifient que la biomasse en phytoplancton est faible, et que l'eau de l'étang est dans une phase dite « claire ». L'eau est ainsi plus ou moins transparente, la transparence de l'eau à ce moment-là dépendra de la concentration en matière organique (eau turbide et de couleur brunâtre). Au contraire, une valeur en concentration de chlorophylle α élevée démontre une forte concentration en phytoplancton, l'eau étant généralement de couleur verte (Korinek et al., 1987). De plus, la concentration chlorophylle α est fortement corrélée avec les concentrations des nutriments présentes dans l'eau (Jeppesen et al., 1997; Robin et al., 2013; Scheffer, 2004; Scheffer et al., 1993). Ainsi le dosage de la chlorophylle α est un bon indicateur de l'eutrophisation du milieu et de ses conséquences.

1.4.2. Les plantes aquatiques

Les plantes aquatiques sont importantes pour le développement de nombreux organismes du milieu. En effet, les plantes aquatiques en tant que producteur primaire,

fournissent de la nourriture à de nombreuses espèces animales herbivores (invertébrés, poissons, oiseaux). Elles offrent également des mosaïques d'habitats et de micro-habitats servant de refuge ou de support de ponte au zooplancton, macro-invertébrés, poissons et amphibiens (Jeppesen et al., 1997; Oertli et al., 2013a; Scheffer, 2004). Comme le phytoplancton, la végétation aquatique influence les concentrations en nutriments en produisant des déchets qui sont minéralisés à la surface des sédiments. Toutefois, à la différence du phytoplancton, la majorité des plantes aquatiques vont absorber les nutriments (et principalement le phosphore) dans les sédiments plutôt que dans la colonne d'eau. A la différence du phosphore, les ressources en azote (NO_3^-) nécessaires à la croissance des végétaux vont être plutôt puisées au niveau de la colonne d'eau (Scheffer, 2004). Les plantes aquatiques vont également avoir une influence sur le pH de l'eau. La forte activité photosynthétique des algues et des plantes aquatiques utilise le CO_2 présent dans la colonne d'eau, ce qui va avoir pour effet d'augmenter le pH. En parallèle, la respiration cellulaire des organismes (bactéries, champignons, animaux et végétaux) produit du CO_2 , qui va se transformer en acide carbonique (H_2CO_3) et être dissocié par la suite en ions hydrogène (H^+) et en ions carbonates (HCO_3^-). Ce processus a pour effet de diminuer le pH de l'eau. Ainsi, des variations de pH peuvent survenir durant la journée. Durant la nuit, seule la respiration cellulaire est active, le pH diminuant significativement (Vecsernyés et al., 2013).

D'autre part, les plantes aquatiques vont nettement influencer la dynamique des nutriments. L'augmentation du pH due à la photosynthèse entraîne une augmentation de la libération du phosphore total du sédiment vers la colonne d'eau. De plus, une fois en décomposition, les plantes aquatiques entraînent une augmentation de la concentration des nutriments dans les sédiments. La matière organique se retrouvant à la surface des sédiments, par minéralisation, libère l'azote et le phosphore qu'elle contient. Ainsi, les quantités de phosphore et d'azote

contenues dans les déchets végétaux vont de-nouveau être stockées dans les sédiments lorsqu'ils seront transformés en détritits (Scheffer, 2004).

Les plantes aquatiques entraînent un effet saisonnier sur le cycle des nutriments dans les milieux tempérés. C'est à la fin de l'hiver ou au début du printemps, avec l'augmentation de la température de l'eau et de la photopériode que les plantes aquatiques vont commencer à se développer. La croissance des plantes aquatiques est maximale au début de l'été, et est corrélée avec un pic de la concentration en phosphore et en azote dans la colonne d'eau durant cette période. En automne, les plantes aquatiques deviennent sénescentes et une nette augmentation de la concentration en nutriments peut apparaître grâce à la minéralisation de la matière organique à la surface des sédiments. En hiver, les plantes aquatiques disparaissent totalement et les concentrations en nutriments sont très faibles durant cette saison (Scheffer, 2004).

1.5. La faune aquatique

1.5.1. Le zooplancton

Le zooplancton regroupe des organismes de petite taille se nourrissant de phytoplancton. Ces organismes sont essentiels pour l'écosystème de l'étang : ils sont indispensables pour le recyclage de la matière organique et servent de nourriture à de nombreux invertébrés et poissons. Le zooplancton est le premier consommateur de phytoplancton, et permet de transmettre l'énergie produite par les algues photosynthétiques aux niveaux trophiques supérieures. La consommation de zooplancton par les poissons va être adaptée à la taille de la bouche de ces derniers : les petites formes vont être fortement

consommées par les alevins, et les grosses formes par les adultes planctonophages. Le zooplancton est composé de trois grands groupes : les rotifères, les cladocères et les copépodes, tous ayant des spécificités différentes (Angélibert et al., 2013).

Le zooplancton, comme le phytoplancton, va être fortement influencé par des facteurs externes (température, lumière, etc.) et des facteurs internes à l'étang (ressources nutritives, prédation, etc.). Ainsi, le zooplancton va être fortement influencé par les saisons. Au début du printemps, les espèces zooplanctoniques de petite taille, à cycle court, composées en grande partie de rotifères, vont se développer et consommer les premières espèces phytoplanctoniques. Les espèces de zooplancton carnivores vont par la suite apparaître, composées de formes plus grandes et à développement plus lent. A la fin du printemps, le fort développement zooplanctonique réduit considérablement la biomasse du phytoplancton. A cette période, l'eau de l'étang est souvent dite en « phase claire », l'eau étant fortement transparente. Début de l'été, la biomasse du zooplancton chute, mais un deuxième développement zooplanctonique va apparaître en milieu d'été. Durant cette période, la masse zooplanctonique reste relativement faible, due à la présence des cyanobactéries qui ne sont que très faiblement consommées par le zooplancton. Fin d'été – début d'automne, suite à la disparition progressive des espèces phytoplanctoniques de cyanobactéries, la biomasse du zooplancton va de nouveau augmenter. Cette augmentation est également due au fait, que le régime alimentaire d'une grande majorité de poissons omnivores évolue à cette période vers d'autres types de proies comme les macro-invertébrés. En automne et en hiver, la biomasse du zooplancton va de nouveau chuter suite à la diminution de la photopériode et de la biomasse phytoplanctonique (Oertli et al., 2013b).

1.5.2. Les macro-invertébrés

Les insectes (hexapodes) regroupent la majorité des espèces de macro-invertébrés présentes dans les étangs. Les insectes constituent une source alimentaire très importante pour les vertébrés aquatiques (Angélibert et al., 2013; Tachet et al., 2010). La majorité des insectes aquatiques présentes des stades immatures aquatiques (œufs et larves) et une phase adulte terrestre. Les populations d'insecte ont de faibles densités en hiver tandis qu'au printemps, leurs nombres augmentent très nettement (Boix et al., 2008). Le peuplement des insectes dans les étangs est majoritairement dominé par les diptères, les coléoptères, les odonates et les hétéroptères. Les odonates adultes sont très souvent étudiés pour la conservation de la biodiversité des étangs, car ils constituent des groupes emblématiques et facilement identifiables (Oertli, 2008; Silva et al., 2010).

D'autres groupes de macro-invertébrés sont également présentes appartement aux mollusques, aux oligochètes ou aux hirudinées (Angélibert et al., 2013). Toutefois, la présence de certaines espèces de macro-invertébrés va dépendre de la quantité de nourriture et de la qualité physico-chimique de la colonne d'eau et des sédiments (Macan, 1981). La sensibilité de ces groupes est telle que plusieurs indices ont été développés pour évaluer la qualité de l'eau avec la présence de telles espèces de macro-invertébrés (Menetrey et al., 2011, 2005; Solimini et al., 2008). Les oligochètes, par exemple, sont très présents dans les étangs où la quantité de matière organique est importante. Les oligochètes servent à brasser les couches superficielles des sédiments favorisant la libération des substances minérales et organiques (Angélibert et al., 2013). Un indicateur basé sur les oligochètes, l'IOBL (Indice Oligochètes de Bioindication Lacustre) a été développé pour évaluer l'état des sédiments dans les plans d'eau (Lafont, 2007). Les hirudinées, ou sangsues, sont résistantes à des faibles

concentrations en oxygène. Il n'est pas impossible, que lors de forte pollution organique, ce soit les seules espèces prédatrices présentes (Tachet et al., 2010).

1.5.3. Les poissons

De nombreuses espèces de poisson (environ une trentaine d'espèces) peuvent être présentes dans les étangs qui offrent une grande diversité de sources alimentaires (détritus, plancton, invertébrés, amphibiens, etc.). Cependant, les espèces les plus rhéophiles (qui aime évoluer dans les zones de courant) ou les espèces oxyphiles (qui nécessite une forte concentration en oxygène dissous) ne peuvent survivre au sein des étangs (Angélibert et al., 2013).

Une grande majorité des étangs piscicoles en Europe sont utilisés pour l'élevage de la carpe commune (*Cyprinus carpio*) (Korinek et al. 1987). La carpe commune est une espèce omnivore consommant majoritairement des larves d'insectes, du zooplancton, et des vers (Horvath et al., 2000), en adaptant son régime alimentaire au rythme des saisons. Durant l'hiver, la carpe est benthophage, et devient zooplanctonophage au printemps, puis omnivore en été (Angélibert et al., 2013). Dans les étangs de la Dombes et du Forez, la carpe commune est produite avec d'autres espèces à tendance herbivores telles que des rotengles (*Scardinius erythrophthalmus*), des tanches (*Tinca tinca*), des gardons (*Rutilus rutilus*) et d'autres poissons blancs, mais également avec des poissons piscivores comme le brochet (*Esox lucius*), le sandre (*Sander lucioperca*) et la perche commune (*Perca fluviatilis*). La carpe commune représente environ 62 % de la production piscicole des étangs de la Dombes, suivie par les gardons et rotengles (23%), et par les poissons piscivores et les tanches (Wezel et al., 2013b).

Cependant, il est également possible lors des pêches de retrouver des espèces non désirables comme la perche soleil (*Lepomis gibbosus*) ou le poisson chat (*Ameiurus melas*), qui proviennent essentiellement des eaux de remplissage de l'étang. Ces deux espèces sont classées en France comme « espèce susceptible d'engendrer des déséquilibres écologiques » (Pascal et al., 2006). Ces espèces sont en effet connues comme étant des espèces omnivores et opportunistes, s'attaquant également aux œufs d'autres poissons. La perche soleil est notamment plus résistante à certains parasites que la perche commune, qui peut être très lourdement infectée, comme c'est notamment le cas du cestode *Triaenophorous nodulosus*, parasite qui se développe au niveau du foie du poisson (Masson et al., 2015). Dans les étangs piscicoles, il est très difficile de quantifier le tonnage que ces espèces indésirables, puisque peu de pisciculteurs pèsent ces espèces.

L'élevage de la carpe avec d'autres espèces de poissons va permettre ainsi d'exploiter au maximum la diversité des ressources alimentaires (végétale et animale). Les espèces se nourrissant de proies de plus en grosses à mesure qu'ils grandissent (Angélibert et al. 2013). A l'inverse dans le cas d'une monoculture où la carpe commune est la seule espèce présente, seuls le zooplancton, les vers et les larves d'insectes seront consommés, ce qui peut entraîner une forte augmentation du phytoplancton. Dans des conditions extrêmes, l'étang devient très riche en phytoplancton à cause d'une surproduction algale et d'une limitation de son broutage, entraînant une nette diminution de l'oxygène dans l'eau et par la suite un risque de forte mortalité piscicole. Cette perte piscicole peut éventuellement être évitée, en ajoutant des poissons à tendance herbivore qui vont consommer le phytoplancton, et ainsi contrôler la dynamique algale (Horvath et al., 2002).

1.6. Interactions trophiques et dynamique des nutriments au sein de l'étang

Depuis plus de 50 ans, les scientifiques s'interrogent sur le rôle des nutriments et leurs interactions sur les organismes vivants dans le milieu. Schindler fût l'un des précurseurs de l'analyse de l'eutrophisation du milieu, en étudiant le phosphore comme facteur limitant du développement algal (Schindler, 1977, 1974). Par la suite, Vollenweider (1975) a développé un modèle prenant en compte le bilan massique des concentrations en azote et en phosphore dans les lacs, lié à l'eutrophisation du milieu. D'autres modèles basés sur le modèle décrit par Vollenweider, mettent en relation les concentrations moyennes en nutriments, en chlorophylle α , la transparence de l'eau, en prenant des caractéristiques physiques des lacs comme la profondeur moyenne ou le temps de rétention des éléments (Canfield Jr et Bachmann, 1981; Jones et Bachmann, 1976; Larsen et Mercier, 1976; Reckhow et Chapra, 1983). Le modèle présenté ci-dessous (Figure 1.3) est le modèle PCLake développé dans les lacs peu profonds par Janse et al. (1997), et adapté par la suite dans de nombreuses publications (Hu et al., 2016; Janse et al., 2010; Mooij et al., 2007). Le principe de ce modèle est de créer un modèle dynamique entre les différents cycles des nutriments, le phytoplancton, les plantes aquatiques et le réseau trophique. Les principaux objectifs du modèle PCLake est d'estimer des valeurs critiques de concentrations en nutriments et déterminer les processus clés qui déterminent des changements du système.

1.6.1. Conséquences de l'augmentation des concentrations en nutriments

Les variations des concentrations en nutriments vont entraîner des changements à travers les groupes taxonomiques à chaque niveau trophique (Janse, 1997; Janse et al., 2010; Jeppesen et al., 2000b, 1997). Jeppesen et al. (2000b) ont étudié la composition de différents

groupes taxonomiques par rapport aux concentrations en nutriments dans 71 lacs danois. Dans cette étude, les concentrations en phosphore total dans la colonne d'eau sont fortement corrélées aux concentrations en azote total et variaient de 0,05 mg/L P à des concentrations supérieures à 0,4 mg/L P, correspondant donc à des milieux faiblement eutrophes à hyper-eutrophes (Brönmark et Hansson, 2007).

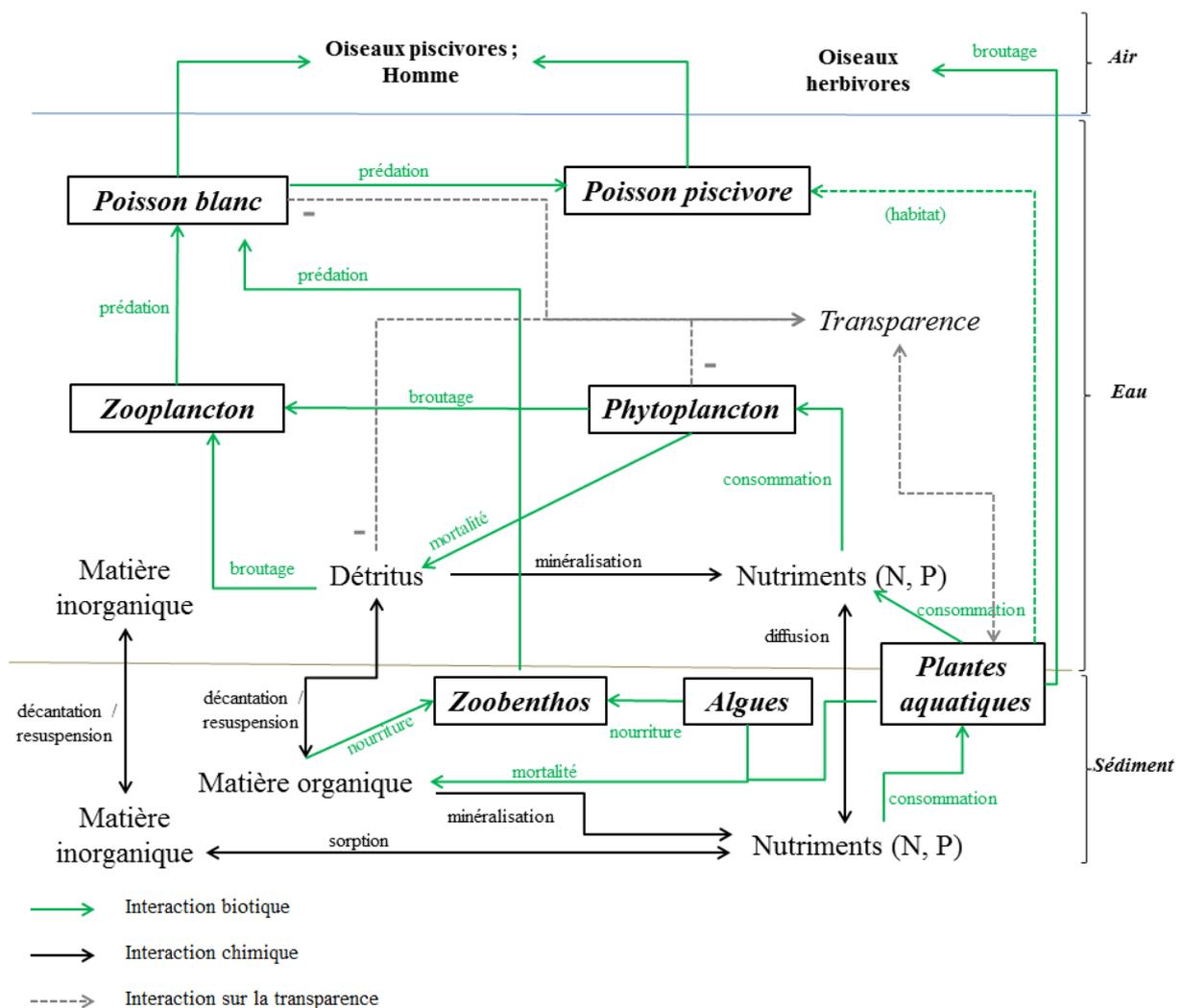


Figure 1.3 Modèle des interactions entre compartiment biotique et abiotique dans les étangs d'après Janse et al. (2010).

Dans les milieux eutrophes à faibles concentrations en phosphore total, les poissons piscivores, comme la perche, prédominent, et la densité de cyprinidés est assez faible (Jeppesen et al., 2000b). Dans ces milieux, le zooplancton est largement dominé par des individus de grande taille entraînant une pression de broutage importante sur le phytoplancton. L'abondance des plantes aquatiques submergées est forte et la biomasse phytoplanctonique est faible.

L'augmentation de la concentration en phosphore total entraîne une importante diminution de la richesse des plantes aquatiques submergées, engendrant également un effet important sur le peuplement piscicole (Jeppesen et al., 2000b). La croissance des perches diminue très nettement avec l'augmentation de la concentration en nutriments. La diminution du poids des perches est notamment corrélée avec la disparition des plantes aquatiques submergées qui leur servent de refuge, augmentant ainsi la compétition intra-spécifique entre les perches (Persson et al., 1988). A l'inverse, la croissance des brochets est positivement corrélée avec l'augmentation de la concentration en phosphore : la plupart des poissons, ne trouvant plus de refuges, servent de proies idéales aux brochets. Toutefois, la proportion de poissons piscivores reste assez faible dans ces milieux et les cyprinidés vont être prédominants (Jeppesen et al., 1997; Persson, 1983; Persson et al., 1988). Les espèces de cyprinidés telles que les gardons, sont favorisées par le fait qu'elles consomment les plus petites formes de zooplancton (Lessmark, 1983) qui sont prédominants dans les milieux eutrophes (Jeppesen et al., 2000b).

En relation avec la modification du peuplement piscicole, la structure du zooplancton va également être impactée par l'enrichissement en nutriments du milieu. A des concentrations élevées en phosphore, l'augmentation de la prédation par les cyprinidés contribue au déclin de la diversité en espèces du zooplancton. Les espèces de daphnies et les copépodes calanoïdes qui contribuent à plus de 70 % de la biomasse totale du zooplancton dans les milieux

faiblement eutrophes, ne représentent plus que 30% de cette biomasse dans les milieux hyper-eutrophes. A l'inverse, la biomasse des cyclopoïdes augmente pour atteindre plus de 77% de la biomasse totale de zooplancton dans les milieux hyper-eutrophes (Jeppesen et al., 2000b).

D'autre part, la biomasse de phytoplancton augmente significativement avec l'augmentation des concentrations en nutriments. Le changement de la composition du peuplement zooplanctonique entraîne également une modification dans la structure du phytoplancton (Jeppesen et al., 2000b). On retiendra la dominance :

- des dinophycées, des chlorophycées, des diatomées et des chrysophycées dans les milieux faiblement eutrophes,
- des cyanobactéries, des chlorophycées et des diatomées dans les milieux eutrophes,
- des chlorophycées et des cyanobactéries dans les milieux hyper-eutrophes.

1.6.2.Effet bottom-up

La production primaire va avoir un impact important sur la quantité de nutriments dans les sédiments et la colonne d'eau, et va impacter toute la chaîne trophique (Figure 1.3). C'est ce qu'on appelle l'effet « bottom-up ». La biomasse de phytoplancton est corrélée négativement à la transparence de l'eau, qui est essentielle pour le développement des plantes aquatiques dans le milieu (Janse, 1997; Janse et al., 2010). Une trop forte augmentation de la biomasse phytoplanctonique engendre une forte diminution des plantes aquatiques par compétition pour la lumière et les nutriments (Sand-Jensen et Borum, 1991; Scheffer et al., 2001; Scheffer et van Nes, 2007), pouvant ainsi entraîner une diminution de l'ensemble de la biodiversité de l'étang (Scheffer, 2004). Le peuplement piscicole et les invertébrés aquatiques vont être ainsi fortement impactés par la disparition des plantes aquatiques (Jeppesen et al., 2000b, 1997; Persson, 1983; Persson et al., 1988). Comme vu précédemment, une

prolifération des cyanobactéries peut engendrer une forte mortalité des organismes présents dans le milieu par désoxygénation de la masse d'eau ou par production et libération de toxines.

1.6.3. Effet top-down

Le peuplement piscicole va également jouer un rôle important dans l'écosystème, contrôlant les niveaux trophiques inférieurs (Figure 1.3), c'est ce qu'on appelle l'effet « top-down ». Un changement de la densité des poissons piscivores augmente ou diminue la production primaire, qui est liée de manière unimodale à la biomasse du zooplancton (Carpenter et al., 1985). Lors d'une diminution de la densité des poissons piscivores, les populations de poissons planctonophages vont s'accroître, augmentant leur prédation sur le zooplancton. L'augmentation de la prédation sur le zooplancton aura pour effet une prédominance des petites formes de zooplancton qui ne sont pas consommées par les poissons, comme les petites formes de cladocères qui se reproduisent rapidement. S'en suit une diminution de l'effet de broutage du zooplancton sur le phytoplancton et une augmentation de la concentration en chlorophylle α .

Carpenter et al. (1985) ont décrit la chlorophylle α comme ayant une relation parabolique avec la productivité du système, la productivité étant au maximum à une concentration intermédiaire de chlorophylle, diminuant lorsque la concentration en chlorophylle α augmente. Ainsi, la concentration en chlorophylle α est également plus élevée lorsque la biomasse des organismes herbivores est faible, et décroît au fur et à mesure que la biomasse de ces derniers augmente avec le broutage (Carpenter et al., 1985).

1.7. La gestion des étangs piscicoles

Les pratiques liées à la pisciculture en étang vont varier d'un système extensif (faible densité de poissons stockée sans apport de fertilisant ni de nourriture) à une activité hautement intensifiée (forte densité piscicole stockée, nourrissage, fertilisation, aération) (Kestemont, 1995). Les principaux apports en matière de gestion piscicole sont destinés à stimuler la production primaire (Biro, 1995; Horvath et al., 2002; Schlumberger, 2002). En effet, la biomasse de phytoplancton est fortement corrélée avec la production piscicole car le phytoplancton peut être directement consommé par les poissons phytophages, par le zooplancton ou d'autres invertébrés, qui sont eux-mêmes prédatés par les poissons situés plus haut dans la chaîne trophique (Biro, 1995). Ainsi, une addition de fertilisants augmente significativement le rendement piscicole (Wezel et al., 2013b; Zhu et al., 1990). Quatre modes de gestion sont ainsi principalement utilisés au sein des étangs étudiés : la fertilisation, le chaulage, l'apport de nourriture et la mise en assec des étangs. Cependant, l'application de ces pratiques est très variable d'un gestionnaire à l'autre. Il n'est donc pas rare d'étudier des étangs où il n'y a aucun ajout de fertilisant, de chaux ou de nourriture.

1.7.1. La fertilisation

L'apport de nutriments au sein des étangs permet de stimuler plus rapidement la production primaire afin de produire plus de poissons, et avoir plus rapidement de la nourriture disponible pour les jeunes alevins (Horvath et al., 2002; Korinek et al., 1987). Mis à part l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique, l'addition de fertilisants permet également de produire un nombre important de petits invertébrés qui sont régulièrement consommés par les poissons. Pour assurer une productivité optimale du système, les gestionnaires peuvent fertiliser régulièrement, environ toutes les deux semaines. Cette

fertilisation régulière permet ainsi d'avoir une concentration optimale en nutriments disponible pour la production primaire, fournissant ainsi une source constante de nourriture pour le poisson durant sa période de croissance (Horvath et al., 2002). Cet apport de nutriments dans l'eau est effectué par l'addition de fertilisants organiques et inorganiques (minéraux). S'il est préconisé un fractionnement des apports au cours de l'année, certains gestionnaires n'ajoutent qu'une seule fois par an une dose parfois importante de fertilisant, comme dans le cas d'apport de fumier organique.

Les fumiers de bovins, de porc et de volaille sont les fertilisants organiques les plus utilisés et de 1 à 3 t/ha de fumiers sont déposés sur le sol des étangs juste avant le remplissage de l'étang (Horvath et al., 2002; Schlumberger, 2002; Wohlfarth et Schroeder, 1979). Les fumiers sont composés à la fois d'éléments minéraux (carbone, azote, phosphore...) ainsi que de matière organique et de bactéries (Schlumberger, 2002; Wohlfarth et Schroeder, 1979). La composition des fumiers va varier suivant les espèces qui les ont produits et le type d'aménagement au sein de la ferme. A titre d'exemple, les fumiers de porcs et de bovins peuvent avoir un rapport C/N de 18 à 30, les fumiers de volaille un rapport de 10 à 15 (Bodet et al., 2001). Ces pratiques ont un effet très important sur la productivité de l'écosystème, puisque les bactéries et la matière organique sont consommées directement par le zooplancton et les larves d'insectes (Horvath et al., 2002; Schlumberger, 2002). Les fumiers liquides, comme les lisiers peuvent être également utilisés. L'avantage des lisiers est qu'ils se dissolvent très rapidement dans l'eau et ont donc une action plus rapide et plus efficace (Horvath et al., 2002). Toutefois, les lisiers ont une teneur en matière organique beaucoup plus faible que les fumiers (Bodet et al., 2001).

Au niveau des apports inorganiques, l'azote et le phosphore vont être principalement apportés sous forme d'engrais de synthèse, ammonitrate ou superphosphate, mais peuvent être

également combinés avec du potassium. Ces apports peuvent s'effectuer directement sous forme liquide, et vont ainsi être dissous plus rapidement dans l'eau et donc ne seront pas retenus ou adsorbés dans le sédiment. L'apport simultané d'azote et de phosphore permet un meilleur rendement. L'idéal est l'apport fractionné, à petites doses, de nutriments à la fin du printemps, période où les besoins en nutriments sont plus importants (Schlumberger, 2002). A titre d'exemple, un apport idéal de produit 20-20-5, comprenant 20% d'azote, 20% de phosphore et 5% de potassium, est de l'ordre de 45 kg/ha dans les étangs, et peut être effectué plusieurs fois dans l'année. Cependant, les doses à apporter à l'étang vont dépendre de la concentration en nutriments dans les engrais (Boyd, 1990). D'autre part, le ratio N/P total détermine le développement d'un bloom de phytoplancton, et en particulier des cyanobactéries. Un ratio N/P supérieur à 5 favorise le développement des chlorophycées et limite celui des cyanobactéries (Biro, 1995). Ainsi, l'ajout de fertilisant (phosphore ou azote) peut éventuellement corriger des rapports N/P trop bas et donc contrôler le développement de cyanobactéries (Biro, 1995; Seymour, 1980).

Il a été démontré qu'un apport à la fois de fertilisant organique et minéral permet un meilleur rendement piscicole (Dimitrov, 1974; Schroeder, 1978). Cependant, en l'absence d'espèces brouteuses, de très fortes doses de fertilisants ne doivent jamais être ajoutées à l'étang, ce qui peut engendrer des problèmes sanitaires et environnementaux (Biro, 1995). Dans le cas d'une monoculture où la carpe commune est la seule espèce présente, seuls le zooplancton, les vers et les larves d'insectes seront consommés. Dans des conditions extrêmes, l'étang devient très riche en phytoplancton à cause d'une limitation de son broutage, entraînant une nette diminution de l'oxygène dans l'eau et par la suite un risque de forte mortalité piscicole. Cette perte piscicole peut éventuellement être évitée, en ajoutant des poissons à tendance herbivore qui vont consommer le phytoplancton, et ainsi contrôler la dynamique algale (Horvath et al.,

2002). Une polyculture, comme pratiquée dans les étangs de la Dombes et du Forez, va ainsi permettre d'exploiter au maximum la diversité des ressources alimentaires. Dans le cas où la carpe commune est produite avec d'autres poissons herbivores, comme c'est le cas dans les étangs étudiés dans cette thèse, les étangs requièrent 20 à 40% de moins de fertilisants pour maintenir la production primaire, que dans les étangs où seule la carpe commune est présente grâce notamment au recyclage des nutriments (Biro, 1995)

1.7.2. Le chaulage

Le chaulage permet d'améliorer la qualité de l'eau, mais va également avoir des conséquences sur de nombreux compartiments et communautés de l'étang (Horvath et al., 2002). Premièrement, l'addition de chaux permet d'augmenter le pH à la surface des sédiments. Le pH va contrôler les échanges de nutriments entre la colonne d'eau et le sédiment. A fortes valeurs de pH, les formes phosphorées sont plus fortement libérées du sédiment vers la colonne d'eau, et vont augmenter ainsi la production primaire (Biro, 1995; Boyd, 1990). Le chaulage, avec l'augmentation du pH, va également augmenter l'activité microbienne dans le sédiment. S'en suit une augmentation de la dégradation de la matière organique à la surface du sédiment et du recyclage des nutriments (Boyd, 1990). De plus, le chaulage va augmenter l'alcalinité de l'eau, ainsi que la concentration en CO₂ disponible pour la photosynthèse. Une plus forte alcalinité de l'eau va avoir pour effet de tamponner les variations de pH qui surviennent quotidiennement dans les milieux eutrophes à cause de la photosynthèse (Boyd, 1990). En effet, les valeurs de pH à la levée du jour, vont être plus élevées dans les étangs chaulés que dans les étangs non-chaulés. Plus tard dans la journée, les valeurs de pH qui initialement augmentent de façon significative dans les étangs non-chaulés, restent plus stables dans les étangs chaulés.

Deuxièmement, le pH va influencer les communautés végétales et animales présentes dans le milieu (Boyd, 1990; Brönmark et Hansson, 2007; Oertli et al., 2013a; Tachet et al., 2010). La richesse en plantes aquatiques est très faible dans les milieux acides. Les gastéropodes (Tachet et al., 2010) et les groupes d'invertébrés comme les malacostracés et les éphéméroptères y sont également fortement diminués (Oertli et al., 2013a). Un chaulage va donc influencer positivement la biodiversité de l'étang en fournissant du calcium pour les invertébrés, en augmentant la disponibilité des nutriments dans la colonne d'eau et dans le sédiment.

La plupart du temps, le chaulage a lieu durant la phase d'assec, appliqué directement sur le sédiment. Toutefois, il peut également être appliqué durant la phase d'eau, supposant de disposer d'équipements adaptés. Plusieurs formes de chaux existent tels que la chaux vive (CaO), la chaux hydratée (Ca(OH)_2), le calcaire (CaCO_3), etc., et peuvent être apportées en différentes quantités selon la réactivité du produit et son pouvoir neutralisant. Entre 500 à 750 kg/ha de chaux vive peuvent être répandus lorsque les sédiments sont denses, ou de 200 à 300 kg/ha, lorsque la couche de sédiment est fine. Le calcaire, à la différence de la chaux pure, doit être répandu en plus grande quantité, entre 750 à 1000 kg/ha (Horvath et al., 2002).

Le chaulage a souvent lieu avant la fertilisation. En effet, pour que la minéralisation puisse s'effectuer, et que la fertilisation ait l'effet escompté, le pH de l'eau doit être suffisamment élevé (pH 7-8) (Horvath et al., 2002). Toutefois, il est important de surveiller le pH de l'eau. Un pH trop élevé (à proximité de 9) couplé avec une addition d'azote, peut entraîner une augmentation de la concentration en ammonium, jusqu'à des niveaux toxiques pour les organismes, pouvant provoquer une perte de la production piscicole (Biro, 1995). La chaux peut également être utilisée comme désinfectant lorsque les poissons sont atteints de maladies

(Boyd, 1990; Brönmark et Hansson, 2007). Dans ces conditions, de 1000 à 1500 kg/ha de chaux vive vont être répandus sur le fond de l'étang.

1.7.3. Le nourrissage

Réaliser un apport de nourriture artificielle pour les poissons est une pratique courante au sein des étangs piscicoles (Korinek et al., 1987), dû au fait que les densités de poissons y sont plus fortes que dans un environnement naturel. Un ajout de nourriture peut ainsi être régulièrement donné pour compenser le manque de ressources alimentaires pour le peuplement piscicole. Dans le cas des étangs piscicoles où la carpe prédomine, comme c'est le cas dans cette thèse, plusieurs variétés de céréales concassées peuvent être données, selon la taille et l'âge des poissons. L'addition de nourriture commence généralement à partir du printemps par de faibles quantités, ces apports étant augmentés en août, à cause de la diminution des ressources naturelles (les densités de zooplancton étant plus faible en été, (Horvath et al., 2002). Il est ainsi possible d'étudier le moment auquel les poissons ont épuisé les ressources naturelles en quantifiant le zooplancton (Korinek et al., 1987). Il a été démontré que couplé avec une addition de fumier, le nourrissage permet un fort rendement piscicole dans les étangs où initialement le rendement était faible (Wohlfarth et Schroeder, 1979).

1.7.4. La mise en assec

Par définition, un assec est la mise « à sec » sur une période prolongée (environ un an) de l'étang (Figure 1.4.) et peut être pratiqué régulièrement sur les étangs (Horvath et al., 2002; Lierdeman, 2013). La mise en assec permet d'une part, la minéralisation du sol, et d'autre part, permet de tuer toutes espèces pathogènes, bactéries et parasites, ainsi que les espèces végétales et animales aquatiques indésirables (Horvath et al., 2002). L'effet d'un drainage et d'une mise en assec entraînent la disparition de certaines maladies comme l'hydropisie,

notamment causée par une concentration excessive d'ammonium (Fijan et Mawdesley-Thomas, 1972). Il a notamment été prouvé que la production biologique diminue significativement en fonction de la durée d'évolage (nombre d'années de mises en eau) et les maladies affectant les poissons deviennent de plus en plus fréquentes. Ainsi, pour assurer une bonne production piscicole, il est primordial d'effectuer un assec régulièrement (Horvath et al., 2002). D'autre part, une mise assec a plusieurs avantages (Lierdeman, 2013) :

- elle limite la vitesse d'envasement et d'atterrissement de l'étang ;
- elle permet de stopper la fermentation anaérobie dans la vase souvent associée à une forte concentration d'acide sulfhydrique (H_2S) ;
- elle permet une minéralisation aérobie du sédiment au contact de l'atmosphère tout en maintenant une grande partie des nutriments dans le sol. Les concentrations en nutriments peuvent être également stimulées par une mise en culture de l'étang.

Lorsque l'assec est effectué de manière répétée, des cortèges végétaux et animaux adaptés à cette forme de perturbation, vont se développer. L'assec permet notamment le maintien de rares végétaux amphibies, moins compétitifs que les autres espèces, qui ont besoin d'une alternance entre une phase inondée et une phase à sec. C'est le cas notamment de la fougère aquatique *Marsilea quadrifolia* (Lierdeman, 2013). Toutefois, la mise en assec a un impact très important sur le développement des plantes aquatiques, et va entraîner l'élimination physique de pratiquement toutes les plantes (parties racinaires comprises). Le rythme des assecs et le nombre d'années d'évolage vont déterminer la composition et la biomasse des végétaux (Figure 1.5). Pour les étangs suivant une fréquence d'assec d'environ 4-5 ans comme en Dombes, la première année d'eau sera composée essentiellement d'espèces rudérales, à croissance rapide, à fertilité élevée, mais à de faibles biomasses. On retrouve essentiellement des espèces présentant des tailles intermédiaires du genre *Elatine*, *Oenanthe*,

Callitriche, *Chara*, *Sagittaria*, *Alisma* ou *Ranunculus*. Le niveau trophique qui augmente avec les années va entraîner la disparition des espèces rudérales au profit d'espèces plus compétitives présentant une plus grande taille et une croissance clonale telles que *Myriophyllum sp.*, *Najas sp.* ou *Potamogeton gramineus*. A la fin du cycle de l'étang, vers la 5^{ème} année en eau, le recouvrement et la richesse en plantes aquatiques diminuent très nettement, et seules des espèces très compétitives telles que *Polygonum amphibium*, *Potamogeton nodosus*, *Trapa natans*, *Lemnaceae* ou *Azolla fuliculoides* seront présentes (Oertli et al., 2013a).



Figure 1.4. Photographie d'un étang mis en assec (à gauche) et d'un autre étang en première année en eau après assec (à droite) où l'on peut apercevoir un reliquat de culture de maïs.

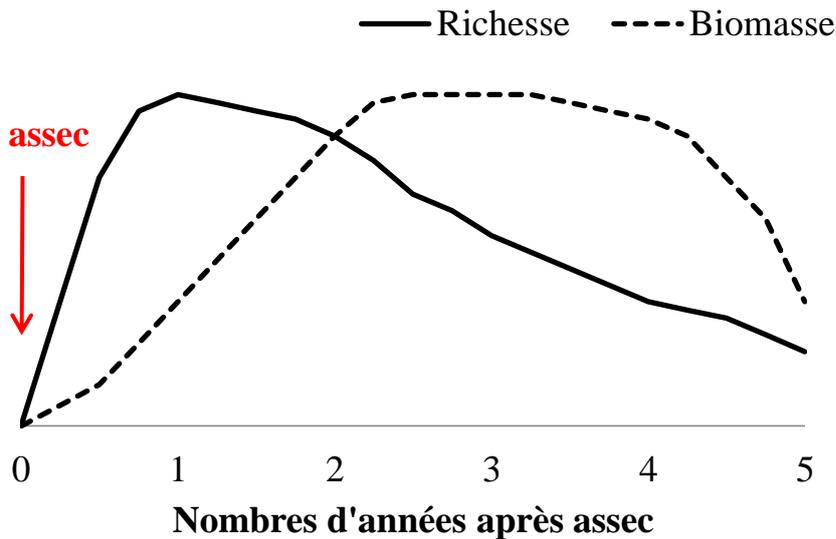


Figure 1.5. Evolution théorique de la richesse spécifique et de la biomasse des plantes aquatiques suivant le nombre d'années après assec d'après Oertli et al. (2013a).

1.8. Les points de basculement

1.8.1. Les points de basculement : définition

La majorité des systèmes dynamiques complexes, qu'ils soient étudiés en médecine, en écologie, en sociologie ou en économie, ont des seuils critiques aussi appelés points de basculement (« tipping points » en anglais), à partir desquels le système change significativement d'un état vers un autre (Lenton, 2013; Scheffer et al., 2009). Ce changement d'état est qualifié de changement de régime (« regime shift » en anglais). Différents scientifiques se sont intéressés à ces points de basculement dans les systèmes aquatiques (Andersen et al., 2009; Biggs et al., 2009; Hughes et al., 2013; Scheffer, 2010b, 2009; Scheffer et al., 2009, 2001, 1993; Scheffer et van Nes, 2007). Les points de basculement d'un système vont permettre de définir les changements de régime. La notion de point de

basculement fut introduite par Grodzins (1957) dans une étude américaine pour décrire le changement entre un quartier initialement habité par un faible pourcentage d'habitants « non blancs » à un quartier totalement occupé par ces derniers. Il faudra attendre la fin des années 1960 et le début des années 1970 pour voir apparaître cette notion en écologie (Lenton, 2013). D'après Lenton et al. (2008), un point de basculement se définit comme un seuil critique à partir duquel des perturbations mineures peuvent altérer l'état ou le développement d'un écosystème. Toutefois, cette définition ne permet pas de quantifier réellement les points de basculement. Il est donc nécessaire de comprendre via des données ce qu'est un état altéré et ce qui perturbe ce système (Carstensen et Weydmann, 2012). Cependant, les publications concernant les études statistiques d'évaluation des points de basculement sont peu nombreuses (Andersen et al., 2009). En écologie, la notion de changement de régime peut être définie comme des changements brusques survenant à tout niveau trophique et induisant une rapide reconfiguration de l'écosystème. Ces changements sont la conséquence de perturbations d'origine externe (changement climatique, surexploitation, eutrophisation, prolifération d'espèces invasives...) ou de dynamiques internes du système (effet de la saisonnalité sur les nutriments...) (Andersen et al., 2009). Toutefois, dans certains cas il n'est pas possible d'évaluer de façon très précise un seuil à partir duquel le système va basculer d'un état vers un autre. Le basculement peut s'opérer de manière plus chaotique et le seuil critique est alors imprécis.

1.8.2. Les états d'équilibre alternatifs

La Figure 1.4 reprend les aspects théoriques de la transition entre deux états d'équilibre alternatifs lors d'un changement de régime. L'état d'équilibre d'un système peut se dégrader de façon régulière (Figure 1.6a). Cet état est réversible si l'intensité du facteur environnemental responsable diminue. L'état d'un système peut également être altéré par un

seuil critique (Figure 1.6b), mais peut être également facilement réversible si le paramètre environnemental est abaissé sous ce seuil. Une troisième altération peut avoir lieu de façon hystérique (Figure 1.6c). Dans ce cas, le changement est plus difficilement réversible à cause de rétroactions qui stabilisent les deux états et qui génèrent deux seuils. Ces trois différents changements d'état sont souvent décrits de façon erronée dans les publications scientifiques, comme des changements graduels, soudains et catastrophiques, respectivement (Hughes et al., 2013). En réalité, ces changements peuvent également survenir de manière plus ou moins lente (Figure 1.6d-e). Lorsque le changement de régime s'effectue rapidement et que l'intensité du facteur environnemental augmente de façon importante, la transition entre les deux états est régulière (Figure 1.6d). Le changement est abrupt lorsque la réponse à l'équilibre présente un seuil (Figure 1.6e-f). Inversement, lorsque le changement de régime s'effectue de manière lente, les réponses du système vont se faire de manière graduelle dans les trois cas (Figure 1.6d-e) (Hughes et al., 2013).

Les changements d'un état stable vers un état dégradé surviennent souvent dans les lacs et étangs (Scheffer et al., 2001). Dans les étangs piscicoles, l'eau est renouvelée chaque année pour la récolte du poisson. Les changements de régime impactant les plantes aquatiques vont s'effectuer plutôt de manière rapide, avec notamment l'addition d'intrants. Lorsque l'étang n'est pas géré, la dégradation de l'écosystème peut s'effectuer de manière lente et le système se retrouvera appauvri en plantes aquatiques au bout de plusieurs années (Oertli et al., 2013a).

Le changement d'état le plus dramatique et le mieux étudié est la disparition de la végétation aquatique et la perte de la transparence dues à l'eutrophisation du milieu. La transparence de l'eau est en effet fortement impactée par la concentration en nutriments jusqu'à un point de basculement. A partir de ce seuil, l'eau de l'étang change d'un état clair à un état turbide avec un fort développement phytoplanctonique et les plantes aquatiques régressent fortement

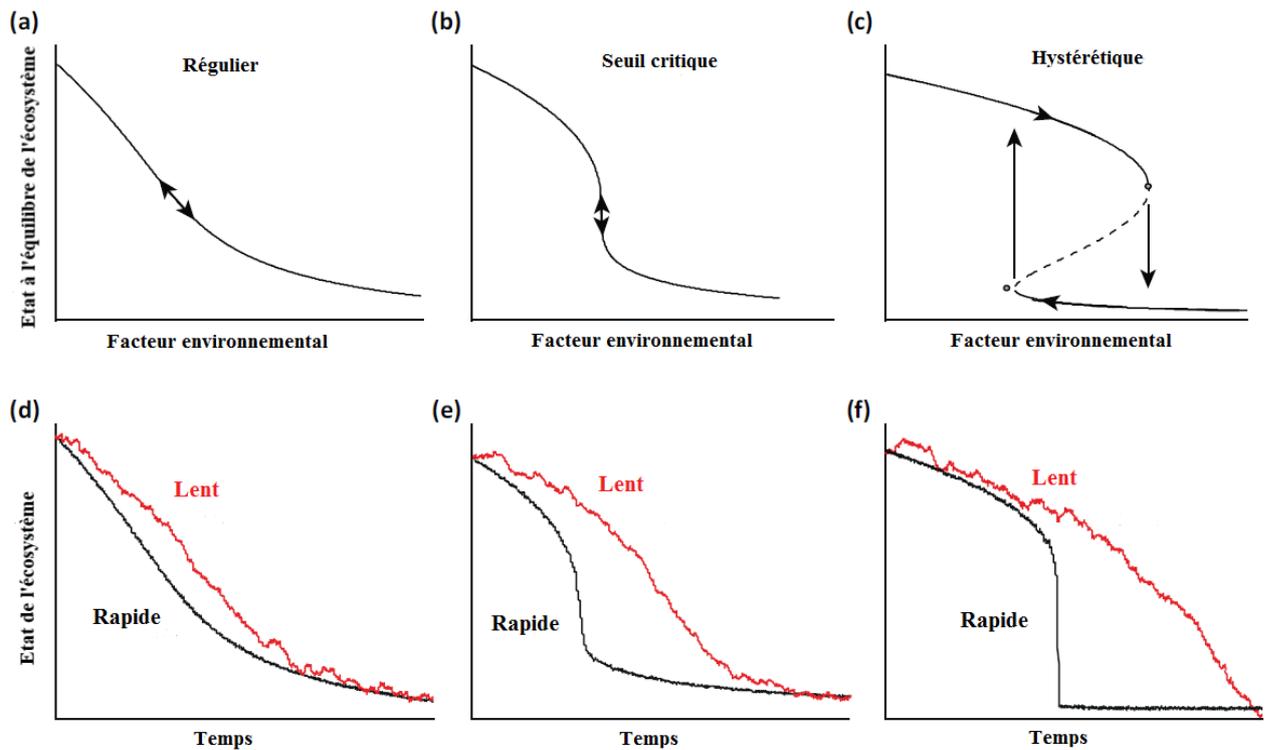


Figure 1.6. Réponses d'un système dynamique suivant des facteurs environnementaux (a-c) ou suivant le temps (d-f) si le changement d'état évolue de manière rapide (courbe noire) ou de manière lente (courbe rouge). Les changements peuvent s'effectuer de manière régulière (a et d), prononcé par un seuil (b et e) ou peuvent être une transition entre deux états stables (c et d). Figure issue de la publication de Hughes et al. (2013).

(Figure 1.7), associée de plus à une perte de la diversité animale de l'étang (Jeppesen et al., 1997). La restauration d'une eau claire et le développement de la végétation aquatique surviennent généralement en abaissant la concentration en nutriments en-dessous du point de basculement. Le modèle décrit par Scheffer et al. (2001) (Figure 1.7) s'appuie sur trois hypothèses :

- La turbidité de l'eau, et ainsi la biomasse de phytoplancton, augmente avec la concentration en nutriments ;
- La végétation submergée diminue la turbidité. En effet, la végétation sert de refuge au zooplancton qui consomme le phytoplancton. Les matières en suspension sont également réduites en présence de plantes aquatiques qui permettent un maintien des

sédiments contre les turbulences dû au vent. Par compétition pour les nutriments, les plantes aquatiques vont également limiter la croissance phytoplanctonique (Scheffer, 1990) ;

- La végétation disparaît quand un seuil critique (point de basculement) de turbidité est dépassé.

Pour de très faibles concentrations en nutriments, le système va être majoritairement dominé par la végétation, alors qu'avec de fortes concentrations, un système sans végétation prédomine. A un niveau intermédiaire de nutriments, deux états alternatifs existent avec ou sans végétation, séparés par un équilibre instable (Scheffer et al., 2001; Scheffer et van Nes, 2007).

Les étangs piscicoles sont des milieux où les concentrations en nutriments peuvent être importantes et où la biodiversité et le rendement piscicole peuvent chuter dramatiquement du fait d'une eutrophisation trop importante. D'après les deux modèles présentés (Figure 1.6 et Figure 1.7), il est ainsi fort possible de quantifier des points de basculement dans ces systèmes.

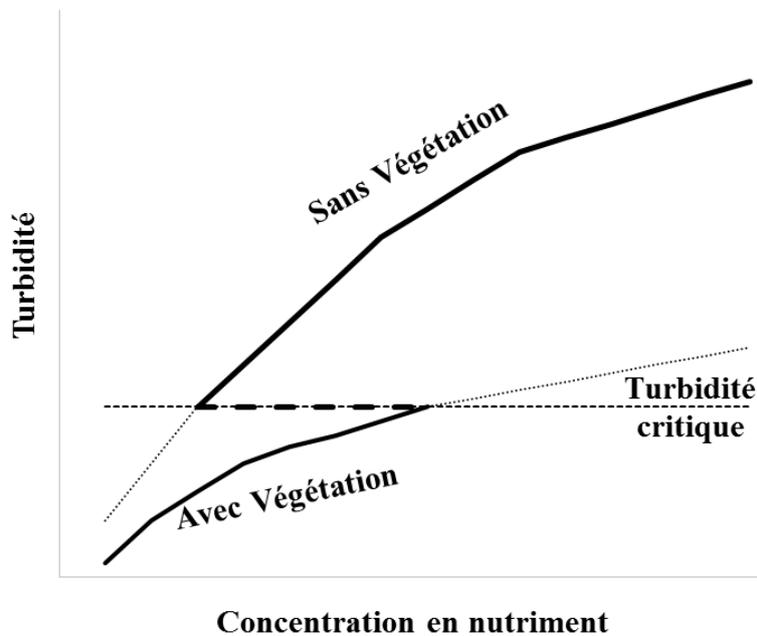


Figure 1.7. Modèle graphique représentant un état stable d'un étang avec ou sans végétation en fonction de la turbidité de l'eau et de la concentration en nutriment d'après Scheffer et al. (2001). La disparition de la végétation s'effectue après un seuil critique de turbidité.

1.8.3. La variation temporelle des états alternatifs

La biodisponibilité des nutriments, et plus particulièrement du phosphore, peut conduire à des alternances au cours du temps entre un état dominé par la végétation et un état dominé par le phytoplancton. Dans un milieu peu turbide où les plantes aquatiques prédominent, la végétation va entraîner une diminution de la concentration en nutriments dans la colonne d'eau en favorisant le piégeage des nutriments dans le sédiment et en limitant les processus de remise en suspension. La diminution de la concentration en nutriments disponible dans la colonne d'eau va entraîner une diminution du phytoplancton. L'accumulation de la matière organique à la surface des sédiments due à la décomposition des plantes aquatiques va favoriser le relargage du phosphore dans la colonne d'eau. Ce processus peut provoquer une eutrophisation progressive du milieu pouvant conduire à la disparition de

la végétation et par la suite, à une dominance du phytoplancton (van Nes et al., 2007). A l'inverse, dans les milieux turbides où le phytoplancton prédomine, la matière organique va également s'accumuler à la surface des sédiments. La décomposition de la matière organique, entraînant un relargage de phosphore, va s'effectuer lentement, ce qui va aboutir à long terme à un déficit de phosphore disponible pour le phytoplancton dans la colonne d'eau. Ce processus va ainsi entraîner la disparition du phytoplancton et l'apparition des plantes aquatiques (Scheffer et al., 1993; van Nes et al., 2007). De tels basculements temporels entre la végétation et le phytoplancton peuvent survenir quand les concentrations en nutriments sont situées au seuil critique de turbidité (Figure 1.7). Ces processus sont longs, et le basculement entre les deux états d'équilibre peut s'effectuer sur plusieurs années (Perrow et al., 1994).

D'autre part, les développements du phytoplancton et des plantes aquatiques, sont soumis à la saisonnalité et sont liés au niveau trophique du système. En hiver, l'activité phytoplanctonique est très faible et peu d'espèces sont présentes (Sheath et Wehr, 2003). La biomasse végétale est également très faible, voire inexistante, la majorité des plantes aquatiques se trouvant en état de dormance (Pourriot et Meybeck, 1995). C'est au cours du printemps, avec l'augmentation de la température de l'eau, de la photopériode et des nutriments que les premières espèces phytoplanctoniques vont apparaître, appartenant généralement aux groupes des diatomées, des dinophycées (relativement peu abondantes dans les étangs), des chrysophycées ou des cryptophycées (Angélibert et al., 2013). En parallèle, les herbiers aquatiques vont également se développer de façon progressive (Sayer et al., 2010). La saison du printemps est cruciale pour le développement des plantes aquatiques. Durant cette saison, la biomasse du phytoplancton va être contrôlée par le broutage du zooplancton, et plus spécifiquement par les daphnies (Scheffer et al., 1997). Une forte eutrophisation du milieu associée à une forte biomasse phytoplanctonique va empêcher le

développement des plantes aquatiques durant toute l'année (Declerck et al., 2005; Scheffer et al., 1993). De rares espèces végétales peuvent toutefois dominer dans les milieux où la biomasse phytoplanctonique printanière est élevée comme *Potamogeton pusillus*, *P. pectinatus* et *Zannichelia palustris* (Sayer et al., 2010). D'autre part, le printemps dans les milieux tempérés, est une saison également importante pour de nombreux poissons qui se reproduisent qu'au cours de cette période. Les alevins vont se nourrir de petites proies de zooplancton, permettant aux grosses formes zooplanctoniques de se développer et de maintenir une pression importante sur le phytoplancton et donc une phase d'eau dite « claire » (Scheffer et van Nes, 2007).

En été, la hausse de la température et le déclin du zooplancton par prédation, vont favoriser le développement phytoplanctonique entraînant progressivement la disparition de la végétation (Sayer et al., 2010). Lorsque la température de l'eau augmente et atteint les 20°C, deux groupes d'espèces phytoplanctoniques vont prédominer : les chlorophycées et les cyanobactéries qui vont rentrer en compétition les unes avec les autres. La disparition progressive des plantes aquatiques, et leur décomposition va engendrer en automne une augmentation de la matière organique, et la prédominance d'espèces phytoplanctoniques appartenant aux euglénophytes, abondantes dans les milieux riches en nutriments et en matière organique (Angélibert et al., 2013; Sheath et Wehr, 2003).

1.9. Problématique de la thèse

Cette thèse est financée par le projet européen TIPPINGPOND (projet du programme Erant Biodiversa) basé sur un partenariat scientifique entre plusieurs équipes de recherche européennes (Allemagne, Suède, Belgique et France). Le projet TIPPINGPOND a pour principal objectif d'identifier les changements de régime et les points de basculement dans les mares (Belgique), étangs piscicoles (France et Belgique) et lacs peu profonds (Suède) et d'étudier la cinétique des changements de régime sous expérimentation contrôlée (Allemagne). La détermination de points de basculement est une information cruciale pour la conservation de la biodiversité et le maintien des services écosystémiques et usages liés à ces systèmes.

En France, au sein de l'Unité de Recherche « Agroécologie et Environnement » d'ISARA-Lyon, nous nous sommes focalisés sur la détermination des points de basculement dans les étangs piscicoles. Dans ces milieux, tous les organismes de la chaîne trophique sont influencés par les concentrations en nutriments (Declerck et al., 2005), qui sont eux-mêmes fortement impactés par les pratiques piscicoles comme la fertilisation, le chaulage ou le nourrissage (Broyer et Curtet, 2012; Horvath et al., 2002; Lemmens et al., 2013). Ainsi cette thèse va permettre de déterminer des points de basculement définis par certains paramètres. Ces points de basculement feront référence à des valeurs à partir desquelles des modifications des paramètres physico-chimiques sont observées entraînant une perte de la biodiversité et une limitation de la production piscicole. Ce travail statistique de détermination de ces seuils a pour objectif finalisé de prévenir la dégradation de ces systèmes, afin d'aider les gestionnaires des étangs à conserver une certaine biodiversité et une production de poisson

significative. Pour aboutir à des éléments finalisés, cette thèse est structurée en plusieurs chapitres, chacun répondant à un objectif précis :

- **Le premier objectif de cette thèse consiste à évaluer l'indice de diversité le plus performant au sein de tous les groupes d'espèces étudiés.**

Pour la conservation de la biodiversité et pour une bonne pratique de la gestion piscicole, il est essentiel de connaître la richesse des espèces dans les étangs. L'indice le plus souvent utilisé pour évaluer la richesse en espèces d'un milieu est la richesse observée qui correspond à l'ensemble des espèces observées dans l'étang, mais cette valeur sous-estime fréquemment le nombre total d'espèces présentes dans les milieux (Indermuehle et al., 2004; Lande, 1996; Magurran et McGill, 2011). Pour parer à cette sous-estimation, de nombreux indices tels que l'indice de Simpson, de Shannon, l'indice non-paramétrique de Chao, etc., ont été ainsi développés par les scientifiques (Chao et al., 2008; Krebs, 2014; Magurran, 2004). Il est donc essentiel de répondre à la question : comment évalue-t-on la biodiversité au sein des étangs piscicoles ? Plusieurs indices de diversité sont connus, mais quels sont les plus pertinents ?

- **Le deuxième objectif est la détermination des points de basculement dans les étangs.**

Ce chapitre permettra de définir la méthode statistique et le groupe d'espèces le plus pertinent pour prédire la dégradation significative du système. Nous répondrons donc à trois questions principales. Quelles sont les méthodes statistiques qui permettent de déterminer les points de basculement ? Ces points de basculement varient-ils selon les indices de diversité évalués précédemment, selon les groupes d'espèces étudiés ? Quels groupes d'espèces sont les plus impactés par l'atteinte de ces seuils ?

- **Le troisième objectif de cette thèse est l'évolution des points de basculement en fonction des années.**

L'objectif précédent visera à déterminer des points de basculement pour une année donnée, en gardant des conditions environnementales similaires pour tous les sites étudiés au cours de la saison. Ce troisième objectif sera consacré à l'évolution des points de basculement en fonction des années et permettra de répondre à plusieurs questions : les points de basculement varient-ils selon les années ? Si oui, est-ce dû à un effet des conditions environnementales sur le milieu ou est-ce le fait d'autres paramètres ?

- **Le quatrième objectif est la détermination des points de basculement sur un groupe taxonomique spécifique, à savoir les Odonates.**

Les Odonates sont considérés comme un groupe d'espèces emblématiques des étangs. Après un développement larvaire dans la masse d'eau, les Odonates restent souvent inféodés à l'étang duquel ils sont natifs, vivant à l'état adulte à l'interface entre milieu terrestre et milieu aquatique. Les points de basculement seront donc déterminés pour ce groupe d'espèces et permettront d'étudier l'influence des conditions trophiques sur la distribution des espèces d'Odonates. Les points de basculement seront évalués dans deux sites d'études différents, la Dombes et le Forez, où les étangs piscicoles sont nombreux et où la gestion est assez semblable. Ce chapitre nous permettra de répondre à plusieurs questions : les points de basculement varient-ils entre les deux régions ? Si oui, pourquoi ? Et est-il possible d'identifier des espèces d'odonates indicatrices de la qualité du milieu ?

- **Pour finir, le dernier objectif de cette thèse consiste à caractériser la performance piscicole et la biodiversité via les différentes gestions appliquées dans l'étang.**

En tenant compte des résultats des points de basculement déterminés plus tôt, il sera possible de déterminer la performance d'un étang au point de vue de la biodiversité, de la qualité de l'eau et de la production piscicole. Comme le système étang est un système complexe comprenant une gestion pour la production piscicole, il faut aussi intégrer cet aspect dans l'analyse des points de basculement. Cet objectif essaiera de répondre à la question suivante : quel(s) rôle(s) les différents modes de gestion jouent-ils sur les conditions du milieu et comment faut-il les appliquer afin d'optimiser le fonctionnement d'un étang piscicole ?

Chapitre 2 . Matériels et Méthodes

2.1. Sites d'études

Deux régions d'études ont été choisies par ISARA-Lyon depuis deux décennies pour étudier le fonctionnement écologique des étangs piscicoles : le Forez et la Dombes. Ces zones sont situées à l'Ouest et au Nord-Est de Lyon (Figure 2.1). Les étangs ont été choisis après délibération avec les gestionnaires, de façon à analyser des étangs qui sont en « pêche réglée » à savoir vidangés chaque année pour la récolte du poisson. D'autre part, un pool d'étangs a été choisi chaque année de façon à multiplier la diversité des types de gestion, par exemple des étangs où aucune gestion n'est appliquée, ou des étangs qui ont été fertilisés, chaulés et pour lesquels la production piscicole est basée sur l'apport régulier d'aliment artificiel. Au total, 108 étangs différents ont été suivis dans la région de la Dombes entre 2007 et 2014, et 35 étangs différents dans la plaine du Forez entre 2011 et 2014.

Une des particularités des étangs piscicoles est qu'un même étang peut être considéré comme un écosystème fonctionnant différemment d'une année à une autre, puisque chaque année les étangs sont vidés pour la récolte du poisson, et que la qualité de l'eau de remplissage peut fortement varier d'une année à l'autre. Sur la totalité des étangs échantillonnés, 37 étangs en Dombes et 7 étangs en Forez ont été suivis sur plusieurs années. D'autre part, la gestion sur un même étang peut également varier d'une année à l'autre, certaines pratiques n'étant pas forcément appliquées chaque année. Par conséquent, après validation statistique (cf paragraphe 2.2.4), un étang qui a été suivi sur plusieurs années, a été considéré dans cette thèse comme un étang différent pour chaque année de suivi. Ainsi une base de données conséquente de 223 étangs, 180 en Dombes et 43 en Forez, a été analysée.

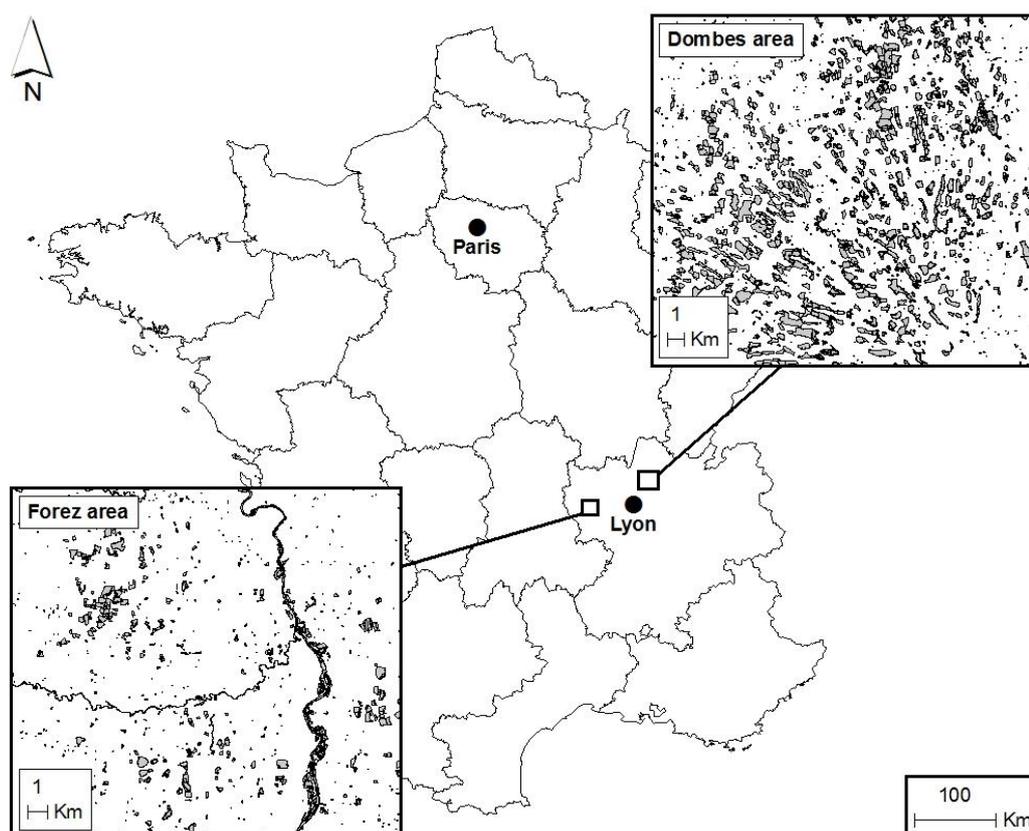


Figure 2.1. Localisation des étangs piscicoles de la Dombes et du Forez.

2.1.1. Les étangs de la Dombes

La région de la Dombes est un plateau situé au nord-est de Lyon (Figure 2.1) dont l'altitude moyenne est de 280 mètres, reposant sur trois activités principales : l'agriculture, la pisciculture et la chasse. Ces trois activités peuvent se retrouver pratiquées au sein d'une même exploitation agricole (Sceau, 1980). La Dombes compte environ 1 100 étangs répertoriés sur plus de 12 000 hectares, soit entre 10 à 12 % de l'occupation du sol (Avocat, 1975; Sceau, 1980), dont la création de la plupart des étangs, remonte au Moyen-Age (Billard, 1979). Au total, 180 étangs ont été étudiés dans la région de la Dombes depuis 2007. La surface moyenne de l'ensemble des étangs étudiés est de 14,6 ha, variant pour le plus petit étang de 1,8 ha à une surface maximale de 79 ha pour le grand étang (Tableau 2.1). Seule une dizaine d'étangs d'une superficie supérieure à 50 ha a été dénombrée dans la Dombes (Sceau,

1980) dont trois étudiés dans cette thèse. Par ailleurs, la majorité des étangs créés lors des dernières décennies, sont de surface inférieure à 3 ha du fait d'un Arrêté du 27 Août 1999 qui oblige la création d'un étang d'une superficie supérieure à 3 ha à être soumise à autorisation. Ces étangs récemment créés, sont de plus en plus exclusivement réservés à la chasse. En effet, la quasi-totalité des étangs de la Dombes sont, depuis plusieurs décennies, chassés du fait que l'activité cynégétique est devenue une activité très lucrative pour les propriétaires des étangs (Sceau, 1980).

Les étangs de la Dombes possèdent un thou (Figure 2.2), qui désigne à la fois l'exutoire principal, et la vanne qui sert à réguler le niveau d'eau (Billard, 1979). Chaque année les étangs sont empoissonnés (février-avril), vidés, puis pêchés à l'automne suivant. Cependant, les étangs de la Dombes suivent un cycle particulier puisque tous les quatre ou cinq ans, ils sont pêchés en fin d'hiver puis laissés à sec pendant un cycle complet printemps-été (phase d'assec) (Bérard et Marchenay, 2006). Les pêches ont donc lieu de septembre à mars juste avant un nouveau remplissage ou une période de mise en assec (Bérard et Marchenay, 2008). La particularité de ce rythme d'assec (1 saison) – évolage (4-5 saisons), est l'alternance de cultures agronomiques traditionnelles comme la culture d'avoine, de maïs, de sorgho, ou d'une jachère d'un an, avec la pisciculture (Bérard et Marchenay, 2006; Sceau, 1980; Toussaint, 2005; Wezel et al., 2013b). L'alternance de périodes de mise en eau et des phases d'assec, cultivées ou non, entraînent un rajeunissement cyclique de l'écosystème (Sceau, 1980). En effet, ces périodes d'assec, en réalité, favorisent le recyclage de la matière organique accumulée. Il en ressort des gains nets au niveau de la diversité en invertébrés, en



Figure 2.2 Photographie de l'exutoire (thou) d'un étang piscicole situé dans la région de Dombes.

Tableau 2.1 Caractéristiques des étangs de la Dombes (n=180) suivant les différentes années échantillonnées

Années	n	Surface des étangs (ha)			Profondeur (cm)			Années après assec		
		n	moy.	min - max	n	moy.	min - max	N	moy.	min - max
2007	30	30	16.4	3.4 - 41.6	-	-	-	16	2.3	1 - 5
2008	35	35	15.0	2.2 - 79.0	34	76	47 - 114	29	2.7	1 - 6
2009	34	34	11.2	3.5 - 41.9	32	64	34 - 112	34	2.8	1 - 6
2011	15	14	10.6	4.1 - 24.9	-	-	-	15	2.2	1 - 4
2012	27	26	16.0	1.8 - 58.4	27	72	46 - 99	27	3.5	1 - 20
2013	24	23	14.7	1.8 - 58.4	21	79	35- 116	24	3.0	2 - 7
2014	15	13	16.2	1.8 - 58.4	15	61	44 - 105	15	3.5	1 - 9
Total	180	175	14.3	1.8 - 79.0	129	71.1	34 - 116	160	2.9	1 - 20

avifaune (Broyer et al., 2009), et au niveau de la régénération de la végétation aquatique (Arthaud et al., 2012a). Sur l'ensemble des sites échantillonnés, les années après assec varient

d'une année, à un étang échantillonné en 2012 qui n'a pas été mis en assec depuis plus de 20 années (Tableau 2.1). La pisciculture en Dombes est particulièrement connue pour l'élevage de la carpe (*Cyprinus carpio*), mais d'autres espèces y sont également élevées : tanches (*Tinca tinca*), rotengles (*Scardinius erythrophthalmus*), gardons (*Rutilus rutilus*), brochets (*Esox lucius*), sandres (*Sander lucioperca*), perches communes (*Perca fluviatilis*) (Sceau, 1980; Wezel et al., 2013b). Toutefois, la carpe est la seule espèce à faire l'objet d'un alevinage (pré-grossissement pendant la 1^{ère} année de vie) séparé de la phase de grossissement pendant les années 2 et 3. L'alevinage se réalise en effet dans de petits étangs ou bassins de taille souvent inférieure à 5000 m² prévus à cet effet. La production de carpes représente à elle seule plus de 60 % du tonnage (Bérard et Marchenay, 2006, 2003; Sceau, 1980). Les carpes et les autres espèces présentes sont majoritairement vendues vivantes pour le repeuplement des rivières et des plans d'eau, mais la carpe et le brochet peuvent aussi être vendus pour la transformation (quenelles, mousses, filets, soufflés, rillettes...) (Bérard et Marchenay, 2008). La production moyenne nette de poisson pour les années 2007 à 2014 est de l'ordre de 207 kg/ha et peut atteindre jusqu'à 700 kg/ha chez certains exploitants, alors qu'elle n'était que de 130 à 150 kg/ha dans les années 1950-1960 (Sceau, 1980).

Chaque étang possède un fossé de vidange qui communique généralement avec un ou plusieurs étangs en aval, formant ainsi un réseau hydrographique dense de fossés (Avocat, 1975; Billard, 1979; Wezel et al., 2013a). Une bonne proportion d'étangs possède également un fossé de contournement pour éviter que l'eau n'entre dans l'étang après la fin du remplissage. L'eau peut ainsi aller remplir les étangs en aval si besoin. Les étangs se remplissent par les eaux des vidanges ou des trop-pleins des étangs supérieurs situés en amont. Pour les étangs situés en tête de bassin versant, les eaux de ruissellement représentent

la seule alimentation possible, rendant le remplissage parfois plus aléatoire (Avocat, 1975; Billard, 1979).

La qualité physico-chimique de l'eau est très différente d'un étang à un autre et dépend principalement de l'eau d'origine. Les eaux de pluies étant riches en calcaire, elles apportent du calcium qui manque initialement à l'étang. Les eaux de ruissellement apportent des matières organiques et des résidus d'engrais ou fumier/lisier lorsque le bassin versant contient de nombreuses cultures ou des prairies (Avocat, 1975).

Au fond des étangs, une couche de boue, d'une épaisseur de 40 cm, assure leur imperméabilité essentiellement constituée d'argile (15 à 25 %), de limons (20 à 28 %), de sables fins (25 à 55 %) et de sables grossiers (0,5 à 1%) (Avocat, 1975; Billard, 1979). Du fait de leur faible profondeur (environ 70 cm de profondeur en moyenne, Tableau 2.1), l'eau des étangs de la Dombes présente des températures élevées de plus de 20°C pendant 6 mois et dépasse généralement les 25°C lors des mois les plus chauds en été (Avocat, 1975). Ces fortes températures sont favorables à la croissance des poissons.

2.1.2. Les étangs de la plaine du Forez

La plaine du Forez, située à l'Ouest de Lyon (Figure 2.1), couvre 70 000 ha dont l'altitude moyenne est de 335 m. Plus de 300 étangs sont répertoriés sur environ 1 500 ha, la totalité étant gérée de manière extensive pour la pisciculture et la chasse (Vallod et Sarrazin, 2010). Les étangs de la plaine du Forez sont organisés majoritairement en chaîne (série ou déviation), répartis majoritairement sur trois zones d'étangs qui correspondent à trois bassins d'affluents de la Loire : la zone de Feurs, le secteur de Mornant et la zone d'Arthun (Degorce, 1995; Robin, 1999).

Les étangs en amont des chaînes sont alimentés principalement par quatre cours d'eau (Degorce, 1995). Ceux situés plus en aval sont alimentés par l'eau de ruissellement des bassins versants ou par la vidange des étangs en amont (Vallod et Sarrazin, 2010). La vidange des étangs lors des pêches est effectuée par un exutoire appelée la bonde et est organisée d'aval en amont des bassins versants pour empêcher le débordement de certains étangs situés plus bas dans le bassin versant (Degorce, 1995). Toutefois, à la différence des étangs de la Dombes, certains étangs du Forez ne sont actuellement plus pêchés de façon régulière. En effet, la plupart des étangs appartiennent à des propriétaires pluriactifs, et seuls 2 à 3 professionnels arrivent encore à vivre de leur activité dans la région. Plus d'un tiers des étangs piscicoles sont en déprise, la plupart des exploitants maintenant l'équilibre économique des activités sur les étangs grâce à la chasse au gibier d'eau (Bobe et al., 2010). L'activité cynégétique des étangs du Forez est en effet très importante, puisque entre 70 et 80 % des propriétaires d'étangs pratiquent la chasse au gibier d'eau (Degorce, 1995).

Les étangs de la plaine du Forez ne subissent normalement pas une phase d'assec cyclique (Degorce, 1995; Vallod et Sarrazin, 2010; Wezel et al., 2013a). Des assecs peuvent toutefois être occasionnellement pratiqués après de nombreuses années en eau. Par ailleurs quelques propriétaires ont choisi de l'appliquer régulièrement sur les étangs. Ainsi, pour les étangs de la plaine du Forez, la durée de l'évolage (entre deux phases d'assec) avoisine les 10 années (Tableau 2.2), et est ainsi nettement plus élevée que dans la Dombes. De nombreux étangs n'ont pas été mis en assec depuis plus de 20 ans. Toutefois, on rencontre sur les quatre années d'échantillonnage, plusieurs étangs qui ont été mis en assec et qui viennent d'être remis en eau.

La surface moyenne des étangs étudiés dans la plaine du Forez est de l'ordre de 9,9 ha, les surfaces variant de 3 ha à 30 ha (Tableau 2.2). Avec une profondeur moyenne de 75 cm, les

étangs de la plaine du Forez sont généralement un peu plus profonds que les étangs de la Dombes.

Comme pour les étangs de la Dombes, la production piscicole des étangs de la plaine du Forez est dominée par la carpe. La production moyenne nette est de l'ordre de 136 kg/ha, et est plus faible que dans la Dombes (207 kg/ha, Tableau 2.2). Les étangs situés dans les milieux boisés sont réputés comme ayant des eaux de mauvaise qualité et de rendements faibles comparés à ceux qui sont situés dans des milieux dits « ouverts » et dont les eaux sont naturellement enrichies en nutriments avec des rendements plus importants (Degorce, 1995).

Tableau 2.2. Caractéristiques des étangs de la plaine du Forez (n=43) suivant les différentes années échantillonnées.

Années	n	Surface des étangs (ha)			Profondeur (cm)			Années après dernier assec		
		n	moy.	min - max	n	moy.	min - max	n	moy.	min - max
2011	10	9	13.1	5 - 30	-	-	-	10	10.8	1 - 20
2012	11	11	9.6	3 - 22	11	87	56 - 137	11	8.3	1 - 20
2013	10	4	12.0	3 - 22	10	65	36 - 103	10	10.2	1 - 20
2014	12	12	7.2	2 - 22	12	82	45 - 126	12	11	1 - 22
Total	43	22	9.9	3 - 30	21	78.6	36- 137	43	10.1	1 - 22

2.2. Les paramètres physico-chimiques

2.2.1.L'échantillonnage de l'eau

Tous les paramètres chimiques ont été évalués durant plusieurs mois sur chaque étang dans le but de diminuer la forte variation temporelle des paramètres chimiques survenant dans des étangs principalement eutrophes. En effet, les paramètres chimiques vont varier suivant

les dates échantillonnées, d'importants pics de concentrations en nutriments survenant en été, et de plus basses concentrations en hiver (Jeppesen et al., 1997). Ainsi, pour les années de 2007 à 2009, l'échantillonnage de l'eau des étangs a eu lieu toutes les 2 semaines en avril, septembre et octobre et toutes les semaines entre les mois de mai et d'août. Puis à partir de 2011, les étangs ont été échantillonnés toutes les 2 semaines entre fin mars - début avril et les mois de septembre - octobre.

L'échantillonnage des étangs s'effectue à proximité de la bonde ou du thou, où la profondeur de l'eau est maximale. L'eau est ainsi collectée avec une colonne d'eau Van Dorn (Uwitech, Autriche), répartie dans deux bidons de 1 L, et est analysée ensuite au laboratoire.

2.2.2. La chlorophylle α

L'eau de chaque étang est ensuite filtrée au laboratoire, dans un délai maximal de 24 heures, avec un filtre de 45 μm jusqu'à ce que l'eau ne puisse plus s'écouler. Ce filtre est ensuite placé dans un tube à 90 % d'acétone et mis ensuite à l'obscurité dans une chambre froide pendant 24 h. La concentration en chlorophylle α est ensuite mesurée à différentes longueurs d'onde (630, 645, 663 et 750 nm) en 2007 et 2008 avec un spectrophotomètre UV-VIS UV2101 (Schimadzu, Japon), puis pour les années suivantes, avec un spectrophotomètre JASCO UV/VIS V-530 (JASCO, Japon). Par la suite, la concentration en chlorophylle α est calculée suivant la formule de Parsons et Strickland (1963):

$$\text{CHL} = \frac{11.64 (\text{DO}_{663} - \text{DO}_{750}) - 1.31 (\text{DO}_{645} - \text{DO}_{750}) - 0.14 (\text{DO}_{630} - \text{DO}_{750})}{\text{Volume filtré}}$$

Équation 2.1 Evaluation de la chlorophylle α suivant la formule décrite par Parsons et Strickland (1963).

2.2.3. La transparence

La transparence des étangs a été mesurée dans le but d'observer l'atténuation de la lumière dans l'eau en relation avec la biomasse algale. La transparence des étangs a été évaluée depuis l'année 2009, avec un disque de Secchi à chaque date d'échantillonnage.

Aucune donnée de transparence n'a été enregistrée en 2007 et 2008 dans les étangs de la Dombes. Toutefois, ces données peuvent être modélisées suivant la relation qui relie la concentration en chlorophylle α avec celle-ci. Cette relation ne peut être modélisée qu'au printemps du fait qu'en été et en automne, les poissons remuent les sédiments et mettent en suspension des argiles entraînant une forte diminution de la transparence de l'eau, impactant ainsi la corrélation entre la concentration en chlorophylle α et la transparence (Bachasson, 1991). Ainsi, les données de la transparence ont été modélisées par une fonction puissance (Figure 2.3. A et B) qu'au printemps dans les étangs de la Dombes pour les années 2007 et 2008.

2.2.4. Autres paramètres physico-chimiques et analyses de données

Pour plus de facilité de lecture et afin d'éviter des répétitions, les méthodes d'analyses des autres paramètres chimiques (concentration en azote total et en phosphore total) ont été décrites dans chaque début de chapitre (section Materials and Methods).

Comme précédemment expliqué, 37 étangs en Dombes et 7 étangs en Forez ont été suivis sur plusieurs années. La variabilité intra- et interannuelle de ces étangs ont été étudiés via un test de Levene qui permet de mesurer l'homogénéité de la variance. Les résultats ont montré que la variance des concentrations en nutriments et la transparence sont homogènes. Toutefois, la variance interannuelle des sites est très importante (p -value $< 0.01^{**}$) pour la concentration en chlorophylle α , alors que la variance intra-annuelle est tout juste significative (p -value de

0.049*). La chlorophylle α étant un paramètre important de l'eutrophisation du milieu et interagissant fortement sur la biodiversité de l'étang (Robin et al., 2013), un étang a été

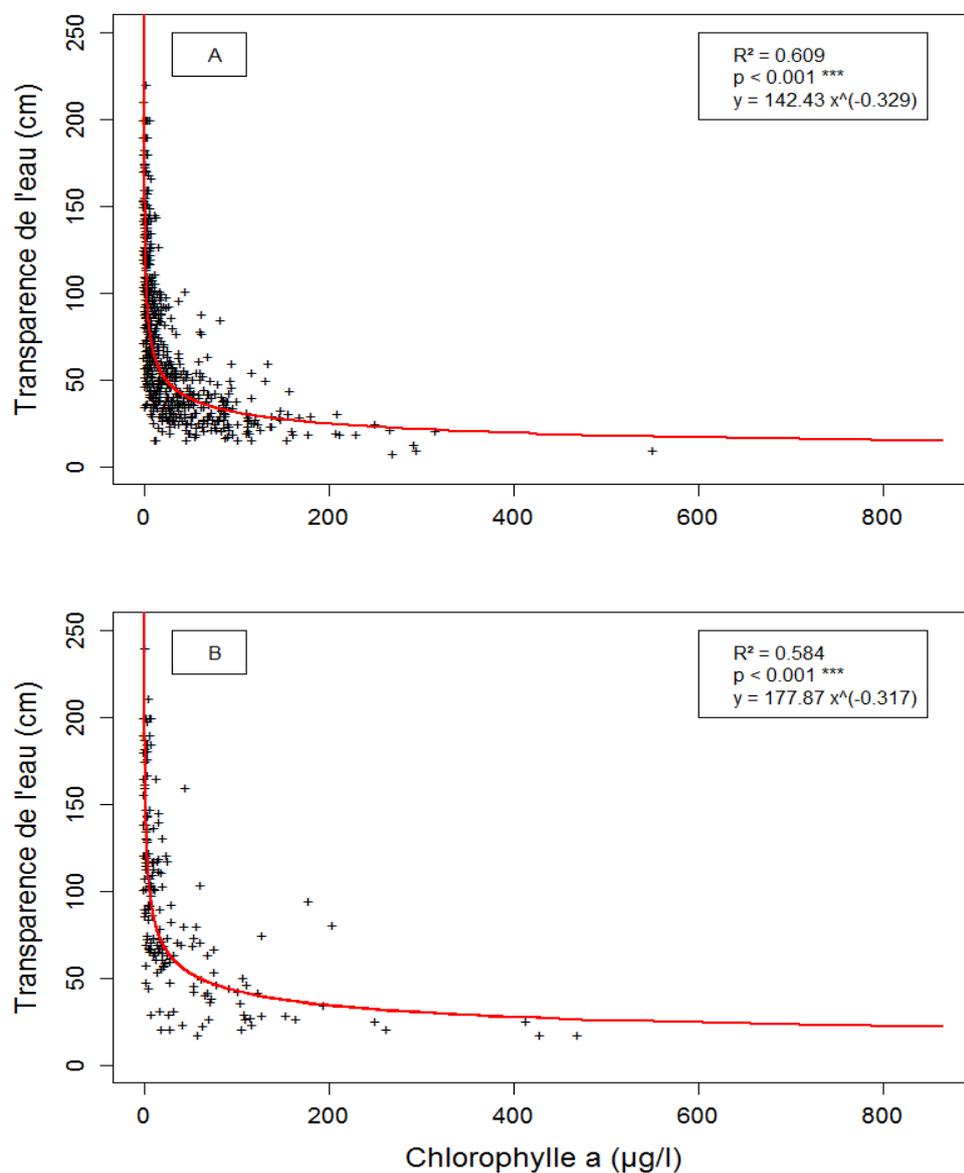


Figure 2.3 Relation entre la transparence (cm) et la chlorophylle a ($\mu\text{g/L}$) dans les étangs de la Dombes n=1157 (A) et dans les étangs du Forez n=223 (B) pour toutes les dates échantillonnées entre le mois d'avril et le mois de juin.

considéré dans cette thèse comme un étang différent pour chaque année de suivi. Ainsi, 223 étangs ont été comptabilisés dans cette thèse, 180 en Dombes et 43 en Forez.

Pour tous les paramètres, les médianes annuelles et les médianes saisonnières au printemps (fin mars à mi-juin) ont été calculées pour chaque étang. Les médianes ont été sélectionnées par rapport aux moyennes, car elles sont moins influencées par les valeurs extrêmes qui peuvent survenir dans les étangs (Scheffer, 2004). Ainsi, les médianes permettent d'avoir une meilleure représentation des différents paramètres dans la colonne d'eau et dans le sédiment des étangs.

Seules les médianes au printemps ont été par la suite analysées dans cette thèse. En effet, l'échantillonnage des différents groupes taxonomiques ont eu lieu principalement fin du printemps – début été, évitant ainsi une mauvaise interprétation des résultats. D'autre part, le printemps est une saison cruciale pour la biodiversité. Par exemple, une compétition trop forte entre le phytoplancton et les plantes aquatiques au cours du printemps, empêche le développement de ces dernières durant toute l'année (Declerck et al. 2005 ; Scheffer et al., 1993).

2.3. L'échantillonnage de la biodiversité

2.3.1. Le phytoplancton

Le phytoplancton est échantillonné au même moment que les prélèvements de l'eau des étangs, c'est-à-dire toutes les deux semaines, voire toutes les semaines pour certaines années (cf partie 2.2.1. L'échantillonnage de l'eau). Le phytoplancton a été prélevé à l'aide d'une colonne d'eau Van Dorn (Uwitech, Autriche) à proximité de la bonde ou du thou de

l'étang. L'eau est ensuite collectée dans un bidon de 1 L et fixée avec une solution de Lugol. Les organismes sont ensuite déterminés au laboratoire et identifiés jusqu'au genre en utilisant la méthode Utermöhl (AFNOR, 2006). Les cellules sont comptées en utilisant une cellule de Nageotte sous un microscope Nikon Eclipse 50 i équipé d'une caméra Nikon DS-Fi1. Un nombre de 400 cellules est compté pour déterminer l'abondance de chaque genre, et ainsi obtenir une concentration en cellules/mL.

2.3.2. Le zooplancton

Le zooplancton a été prélevé suivant un protocole bien défini dans certains étangs de la Dombes à partir de 2011, suite à un programme de recherche RESOTROPHIC, en parallèle du projet TIPPINGPOND. Aucun prélèvement de zooplancton n'a été effectué dans les étangs du Forez. Plus de 30 prélèvements d'eau ont été effectués à proximité du thou de chaque étang à l'aide de la colonne d'eau Van Dorn (Uwitech, Autriche). Ces 30 prélèvements sont filtrés grâce à un filtre de 50 μm d'épaisseur. Les organismes retenus par le filtre sont par la suite fixés dans de l'alcool puis comptabilisés au laboratoire. A la différence des autres groupes taxonomiques, les espèces de zooplancton ne sont pas déterminées. La densité totale du nombre d'individus supérieurs à 50 μm par litre, ainsi que la densité des grosses formes supérieures à 500 μm par litre ont été comptabilisées.

Toutefois, le zooplancton n'est pas présenté dans cette thèse, car la richesse en zooplancton ne peut être évaluée et peu de données ont été disponibles pour une analyse poussée.

2.3.3. Les plantes aquatiques

La végétation aquatique a été observée dans les étangs de la Dombes et de la Plaine du Forez toutes les années d'échantillonnage exceptées en 2007 et 2011. Les plantes aquatiques sont déterminées dans chaque étang au début de l'été (seconde moitié de Juin - début juillet)

et suivant un protocole décrit par Arthaud et al. (2013). Chaque étang est découpé en 5 tronçons parallèles au courant de l'eau : un tronçon le long de la berge droite et gauche, un tronçon au centre de l'étang, et deux tronçons situés entre le tronçon central et ceux des berges. Sur chaque tronçon, les espèces sont identifiées sur des relevés de 4 m x 4 m tous les 50 m. Ainsi, le nombre de relevés est proportionnel à la surface de l'étang. Dans chaque relevé, la profondeur de l'eau a également été notifiée, ce qui nous a permis par la suite de pouvoir calculer la profondeur moyenne de chaque étang. Toutes les plantes aquatiques, qu'elles soient immergées, submergées ou flottantes, ont été identifiées jusqu'à l'espèce dans chaque relevé. Toutefois, les hélophytes se trouvant sur les berges n'ont pas été comptabilisés dans cette thèse, car ils ne sont pas contraints au même titre que les autres plantes aquatiques aux perturbations liées à la qualité physico-chimique de l'étang. L'abondance de chaque espèce est estimée suivant la méthode de Braun-Blanquet (1932) (1= 0-5%; 2 = 5-25 %; 3 = 25-50%; 4 = 50-75%; 5 = 75-100%). Lors de l'analyse des données la moyenne en % de chaque estimation a été prise compte. Le pourcentage de recouvrement a également été calculé en prenant en compte le pourcentage moyen par étang, c'est-à-dire en moyennant la somme du recouvrement pour chaque espèce.

2.3.4. Les Odonates

L'identification des Odonates est effectuée sur le terrain à partir du comptage des individus adultes et suivant le protocole standardisé PLOCH-IBEM (Oertli et al., 2005a). Deux campagnes de terrain ont été réalisées dans chaque étang, une au mois de mai et l'autre au mois de juin. Les Odonates adultes sont observés durant leur période d'activité optimale entre 11h30 et 16h30 lors de journées chaudes et ensoleillées et sans aucun nuage. Les étangs sont découpés en plusieurs rectangles de 10 m par 30 m suivant la diversité des habitats (roseaux, joncs, Carex, etc.) et la surface totale de l'étang. Seules les espèces lenticules et

autochtones (où plus de 3 adultes sont observés) ont été étudiées par la suite dans la base de données. Les Odonates ont été observés dans les étangs de la Dombes de 2007 à 2009, puis dans les étangs de la plaine du Forez à partir de 2011. Les individus ont été déterminés à l'espèce.

2.3.5. Les macro-invertébrés

L'échantillonnage des macro-invertébrés a eu lieu uniquement entre 2007 et 2009, une seule fois par année dans les étangs de la Dombes au printemps. Les individus ont été échantillonnés le long de la berge dans une eau profonde entre 30 et 50 cm suivant le protocole standardisé décrit par Oertli et al. (2005a). Plusieurs quadrats ont été sélectionnés en choisissant les méso-habitats dominants qui sont composés de résidus de plantes (fines et grosses particules de matières organiques) suivant les recommandations de White et Irvine (2003). Comme pour les groupes précédents, le nombre de réplicats augmente avec la surface de l'étang. Un filet rectangulaire de 14 par 10 cm et de maille de 0,5 mm a été utilisé pour faciliter le mouvement à travers la végétation aquatique dense. L'échantillonnage consiste en un intensif balayage du filet à travers les différents habitats (végétation, débris et surface du sédiment) pendant 30 secondes. Par la suite, les organismes sont collectés et préservés dans 70 % d'alcool et identifiés au laboratoire après tamisage et séparation entre les débris de végétaux et le sédiment. Les macro-invertébrés ont été identifiés jusqu'au niveau de la famille.

Chapitre 3 . Les indices de diversité

3.1. Préambule

Pour la conservation de la biodiversité et pour une bonne pratique de la gestion piscicole, il est essentiel de connaître la richesse des habitats et des espèces dans les étangs. L'indice le plus souvent utilisé pour évaluer la richesse en espèce d'un milieu est la richesse observée qui correspond à l'ensemble des espèces effectivement échantillonnées dans l'étang. Toutefois, la richesse observée est bien connue des scientifiques pour sous-estimer le nombre total d'espèces présentes dans les milieux (Indermuehle et al., 2004; Lande, 1996; Magurran et McGill, 2011). Cette sous-estimation est notamment due à l'effort d'échantillonnage qui sous-estime la présence d'espèces rares. De plus, la richesse peut également être sous-échantillonnée suivant les conditions météorologiques comme chez les Odonates adultes, qui ont une activité plus intense lorsque les journées sont ensoleillées et chaudes (Oertli et al., 2005a).

Pour parer à cette sous-estimation, de nombreux indices ont été ainsi développés, basés sur la présence/absence des espèces, sur l'abondance des espèces, ou encore sur l'abondance des individus (Chao et al., 2008; Krebs, 2014; Magurran, 2004). Ces indices évaluant la richesse en espèce ont pour but de comparer différents sites d'études ou d'étudier la richesse des espèces à travers différentes configurations spatiales. Il existe ainsi deux catégories d'indices pour estimer la richesse en espèces d'un milieu : les indices paramétriques et les indices non-paramétriques. Les méthodes paramétriques utilisent la distribution en espèces, tandis que les méthodes non-paramétriques se focalisent sur les espèces manquantes (non-observées) ou sur les espèces rares (observées qu'une seule fois) (Magurran, 2004; Pavoine, 2005). Toutefois, bien qu'il existe de nombreuses méthodes pour estimer la richesse complète en espèces d'un système, la fiabilité de chaque estimateur n'est pas optimale pour tous les systèmes, et pour

l'ensemble des méthodes d'échantillonnage (Chiarucci, 2012; Krebs, 2014). Il est ainsi important d'estimer la performance de chaque indice avant de sélectionner les plus pertinents pour nos analyses statistiques.

La biodiversité d'un site peut également être évaluée par la mesure de la diversité fonctionnelle qui est définie comme le degré auquel on observe une variation des traits fonctionnels des espèces observées dans le milieu (Magurran et al., 2011). La diversité fonctionnelle est évaluée à partir des traits spécifiques de chaque espèce et ne peut être évaluée que lorsque les espèces sont connues. La diversité fonctionnelle peut comme l'estimation de la richesse être évaluée par diverses indices (Magurran et al. 2011) comme par exemple l'indice de Rao, aussi nommé entropie quadratique (Rao, 1982), qui permet d'évaluer la dissimilarité moyenne des traits entre chaque espèce pris au hasard (Marcon, 2010, Magurran et al., 2011). Cependant, dans cette thèse, seuls les groupes taxonomiques des plantes aquatiques et des Odonates ont été identifiés à l'espèce. Bien qu'évaluée dans le groupe des Odonates, la diversité fonctionnelle n'a cependant pas été présentée dans ce manuscrit de thèse.

3.2. Les indices paramétriques : l'indice alpha de Fisher

Les méthodes paramétriques sont basées sur les distributions log-séries et log-normales des modèles d'abondance des espèces (Colwell et Coddington, 1994). Comparées aux distributions log-normales, les distributions en log-séries sont les plus faciles à modéliser et les plus simples à appliquer (Magurran, 2004). Dans cette thèse, un seul indice paramétrique, l'indice alpha de Fisher, a été évalué. L'indice alpha de Fisher a été développé

par Fisher et al. (1943) et permet mathématiquement de décrire la relation entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus présents au sein de ces espèces (Magurran, 2004). Ainsi, la distribution en log-série implique qu'un nombre faible d'espèces a une forte abondance d'individus et que le nombre d'espèces représentées par un ou quelques individus, est toujours maximal (Krebs, 2014). D'autre part, l'indice alpha de Fisher est une mesure appropriée pour comparer la diversité des échantillons de taille différente (Hansen et Coleman, 1998) et peut être utilisé éventuellement dans les cas où les données ne se conforment pas à une distribution en log-série (Magurran, 2004). Deux paramètres, α et n résument la distribution du nombre d'espèces (S_0) présentes dans les étangs (Equation 3.1). L'indice de diversité α est calculé suivant l'équation 3.2 avec n , le nombre total d'individus et x , un paramètre d'erreur estimé entre 0 et 1. Quand x s'approche de 0, α représente le nombre d'espèces rares où seul un individu est observé (Magurran, 2004). α est alors utilisé pour déduire le nombre d'espèces qu'on pourrait observer quand n est large. D'autre part, α peut être interprété comme le nombre de nouvelles espèces découvertes lorsque l'on augmente l'effort d'échantillonnage et donc le nombre de prélèvements effectués (Marcon, 2010).

$$S_0 = \alpha \ln \left(1 + \frac{n}{\alpha} \right)$$

Équation 3.1. Formule de la distribution du nombre d'espèces présentes suivant Fisher et al. (1943). S_0 : nombre d'espèces observées, α : indice alpha de Fisher, n : nombre total d'individus.

$$\alpha = \frac{n (1 - x)}{x}$$

Équation 3.2 Estimation de l'indice alpha de Fisher (Fisher et al., 1943) avec n : nombre total d'individus, et x : paramètre d'erreur estimé entre 0 et 1.

3.3. Les indices non-paramétriques d'hétérogénéité : les indices de Shannon et de Simpson

Pour simplifier la complexité des approches statistiques au niveau des méthodes paramétriques, les écologues ont développé des estimateurs non-paramétriques ne se basant pas sur des courbes d'abondance des espèces (Krebs, 2014). De nouveaux indices ont été développés à la fin des années 1940 pour estimer l'hétérogénéité des milieux en combinant à la fois la richesse spécifique et l'équitabilité des espèces (Krebs, 2014; Magurran, 2004; Schindler, 2002). L'indice de Shannon (Shannon, 1948) et l'indice de Simpson (Simpson, 1949) sont les plus fréquemment employés pour étudier la biodiversité des milieux.

L'indice de Simpson (D), aussi appelé indice de Simpson-Gini, permet d'évaluer la probabilité de sélectionner aléatoirement deux individus appartenant à la même espèce (Magurran, 2004). Cet indice n'est pas trop sensible à la présence des espèces rares dans les quadrats ou échantillons et son interprétation (valeur entre 0 et 1) est plus claire en comparaison à l'indice de Shannon (Hunziker et Kienast, 1999). Lorsque la valeur se rapproche de 1, cela signifie que l'équitabilité de la distribution entre les espèces est forte, ou que la richesse spécifique à travers l'échantillon est forte, ou les deux (Schindler, 2002). L'indice de Simpson est ainsi calculé suivant l'équation 3.3.

A la différence de l'indice de Simpson, l'indice de Shannon (H) contient une fonction log et est donc plus sensible à la présence d'espèces rares (Equation 3.4) (Schindler, 2002). La valeur de l'indice de Shannon est très souvent comprise entre 1,5 et 3,5 et ne dépasse 4 que si un nombre important d'espèces dans les réplicats ont de fortes abondances (Magurran, 2004).

D'après les indices de Simpson (D) et de Shannon (H), il est alors possible d'évaluer des indices d'équitabilité pour ainsi observer la dominance des espèces dans chaque site

(Magurran, 2004). Ces indices variant entre 0 et 1, permettent de savoir si les espèces sont réparties de façon équitable dans les échantillons. Plus la valeur est proche de 1, plus les espèces sont équitablement réparties. L'indice d'équitabilité de Shannon est l'indice le plus utilisé pour évaluer la distribution des espèces dans un milieu et est calculé à partir de l'indice H de Shannon où b est la base logarithmique (b=2, équation 3.5) (Magurran, 2004). L'indice d'équitabilité de Simpson (Equation 3.6) est calculé par l'inverse de la valeur de Simpson (D) divisé par le nombre d'espèces présentes dans l'échantillon (S_0). Toutefois, comparé à l'indice d'équitabilité de Shannon, l'indice d'équitabilité de Simpson est moins influencé par la présence des espèces rares dans les réplicats (Krebs, 2014).

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S_0} p_i^2$$

Équation 3.3. Indice de Simpson D déterminé à partir de la proportion de chaque espèce (p_i) avec $\sum_{i=1}^{S_0} p_i = 1$ et le nombre d'espèces observées (S_0).

$$H = - \sum_{i=1}^{S_0} p_i \log_b(p_i)$$

Équation 3.4. Indice de Shannon H déterminé à partir de la proportion de chaque espèce (p_i) et le nombre d'espèces observées (S_0).

$$E_{Sh} = \frac{H}{\ln(S_0)}$$

Équation 3.5. Equitabilité de Shannon déterminé à partir de l'indice de Shannon (H) et le nombre d'espèces observées (S_0).

$$E_{Si} = \frac{1/(1-D)}{S_0}$$

Équation 3.6. Equitabilité de Simpson déterminé à partir de l'indice de Simpson (D) et le nombre d'espèces observées (S_0).

3.4. Les indices non-paramétriques de richesse spécifique : les indices de Chao, Jackknife et de Bootstrap

D'autres indices de diversité non-paramétriques ont été développés à la fin des années 1970 - début 1980, dans le but d'estimer le nombre total d'espèces présentes dans les sites d'étude (richesse spécifique) et de réduire le biais lié à l'échantillonnage. Pour cela, ces estimateurs se basent sur le nombre d'espèces observées une fois ou deux fois dans les échantillons, et sur le nombre d'espèces observées au total dans les étangs. Plusieurs indices non-paramétriques de richesse spécifique ont été étudiés dans cette thèse. C'est le cas de l'indice de Chao (Equation 3.7), des indices de Jackknife de premier (Equation 3.8) et second ordre (Equation 3.9), et de l'indice de Bootstrap (Equation 3.10).

$$S_{\text{Chao}} = S_0 + \frac{f_1^2}{2 f_2}$$

Équation 3.7. Indice de Chao (S_{Chao}) déterminé à partir du nombre total d'espèces observées (S_0), du nombre d'espèces observées une seule fois (f_1), et du nombre d'espèces observées deux fois (f_2).

$$S_{\text{Jackk1}} = S_0 + f_1 \frac{N - 1}{N}$$

Équation 3.8. Indice de Jackknife de premier ordre (S_{Jackk1}) déterminé à partir du nombre total d'espèces observées (S_0), du nombre d'espèces observées une seule fois (f_1), et du nombre de répliqués (N).

$$S_{\text{Jackk2}} = S_0 + f_1 \frac{2N - 3}{N} + f_2 \frac{(N - 2)^2}{N(N-1)}$$

Équation 3.9. Indice de Jackknife de second ordre (S_{Jackk2}) déterminé à partir du nombre total d'espèces observées (S_0), du nombre d'espèces observées une seule fois (f_1), du nombre d'espèces observées deux fois (f_2), et du nombre de répliqués (N).

$$S_{\text{Boot}} = S_0 + \sum_{i=1}^{S_0} (1 - p_i)^N$$

Équation 3.10. Indice de Bootstrap (S_{Boot}) déterminé à partir du nombre total d'espèces observées (S_0), de la proportion de chaque (p_i) et du nombre de répliqués (N).

S_{indice} représente le nombre total d'espèces estimées pour chaque indice dans l'étang, f_1 le nombre d'espèces observées une fois dans les échantillons, f_2 le nombre d'espèces observées deux fois, S_0 le nombre d'espèces observées au total dans les étangs, N le nombre de répliqués dans l'étang et p_i la fréquence des espèces au sein de l'étang.

L'indice de Chao a été développé par Chao (Chao, 1984) et est basé essentiellement sur la présence des espèces rares (Magurran, 2004) (Equation 3.7). Toutefois, l'inconvénient de l'indice de Chao est qu'il faut qu'il y ait une certaine homogénéité au sein des échantillons. En effet, il est inapproprié de calculer l'indice de Chao pour un lot de sites où les compositions en espèces sont très différentes, par exemple le long de gradients écologiques ou de mosaïques (Magurran, 2004).

Burnham et Overton (1978) ont également développé deux indices de Jackknife (du premier et du second ordre) pour estimer la taille de la population notamment pendant des opérations de capture-marquage-recapture. Ces estimateurs utilisent la méthode de jackknife développée par Miller (1974), établie pour réduire les biais d'une estimation. L'indice Jackknife du premier ordre emploie le nombre d'espèces qui ne sont observées qu'une seule fois au sein de l'échantillonnage (f_1) (Equation 3.8), alors que l'indice Jackknife du second ordre se base sur le nombre d'espèces observées une seule fois (f_1) ou deux fois (f_2) (Equation 3.9) (Colwell et Coddington, 1994).

Assez semblable aux indices de Jackknife, l'indice de Bootstrap est le dernier indice de diversité non-paramétrique étudié dans cette thèse, se basant sur la technique du bootstrap développée par Efron (1979). L'indice de Bootstrap évalue la richesse à partir de la proportion des espèces (p_i) présente dans les répliqués (Equation 3.10). Toutefois, il est recommandé d'utiliser l'indice de Bootstrap quand les échantillonnages sont nombreux, et les indices de

Jackknife dans le cas où le nombre de réplicats est plus restreint (Smith et van Belle, 1984). D'autre part, les deux méthodes de Jackknife et de Bootstrap sont limitées dans leurs valeurs maximales par deux fois le nombre d'espèces initialement observées, et ne peuvent donc pas être utilisées dans les cas où les sites d'étude sont très peu échantillonnés et où les compositions en espèces sont très différentes d'un réplicat à un autre (Smith et van Belle, 1984).

3.5. Application du calcul des indices et interprétations sur un site étudié en 2008

Un site pris aléatoirement dans le jeu de données a été utilisé pour ainsi illustrer et mieux comprendre la différence entre chaque indice. Les résultats sont montrés dans le Tableau 3.1. Au total dans ce site, 6 espèces de plantes aquatiques, 9 espèces d'odonates, 5 familles de macro-invertébrés et 28 genres de phytoplancton ont été observés avec plusieurs dates (22 pour les campagnes d'échantillonnage du phytoplancton, ou 2 pour les campagnes « odonate ») ou pour plusieurs réplicats pour une date (plante aquatique, macro-invertébrés). Chez les macro-invertébrés dans ce site, 6 quadrats ont été échantillonnés au total, mais seuls 3 quadrats ont révélés une présence d'individus et ont été pris en compte dans les analyses.

Sur l'ensemble des indices non-paramétriques, l'indice de Jackknife du second ordre estime les plus fortes valeurs d'espèces avec 11 espèces de plantes aquatiques, 11 espèces d'odonates, 8 familles de macro-invertébrés, et 35 genres de phytoplancton. A l'inverse, les valeurs les plus faibles sont observées avec l'indice de Bootstrap.

Concernant les indices d'hétérogénéité, on peut s'apercevoir que la richesse en plantes aquatiques est faible pour ce site. En effet, l'indice de Shannon étant 1,06 est assez faible, comparé aux autres groupes. De plus, l'indice de Simpson, s'il se rapproche de 1, nous indique une forte richesse ou une forte équitabilité entre les espèces ou les deux (Schindler, 2002). Hors, pour les plantes aquatiques, l'indice de Simpson (D) est de 0,49, et les deux indices d'équitabilité E_{sh} et E_{si} indiquent également que l'hétérogénéité est faible dans ce groupe, et qu'une ou plusieurs espèces prédominent. En effet, si on observe la fréquence d'apparition des espèces dans le site (Tableau 3.2), *Phalaris arundinacea* a été observée plus de 69% de fois au cours des échantillonnages, tandis que la fréquence d'observation des cinq autres espèces est inférieure ou égale à 10% des observations. Pour les odonates,

Tableau 3.1. Résultats des différents indices de diversité pour les quatre différents groupes taxonomiques évalués dans le site de Sathonay échantillonné en 2008.

	Plantes aquatiques	Odonates	Macro- invertébrés	Phytoplancton
Nombre de dates échantillonnées	1	2	1	22
Nombre de répliquats par date	35	8	6	1
N	35	16	(3)	22
S₀	6	9	5	28
f₁	3	1	3	5
f₂	1	0	2	3
S_{chao}	10	9	7	32
S_{Jack1}	9	10	7	33
S_{Jack2}	11	11	8	35
S_{Boot}	7	9	6	30
H	1.06	1.36	1.43	2.52
E_{sh}	0.59	0.62	0.89	0.75
D	0.49	0.67	0.72	0.86
E_{si}	0.33	0.34	0.70	0.25
α Fisher	1.23	1.43	4.63	4.52

l'hétérogénéité des espèces est moyenne, et seule une espèce a été observée qu'une seule fois au cours de la campagne d'observation.

Toutefois, il y a une importante différence entre l'indice d'équitabilité de Shannon E_{sh} et celui de Simpson E_{si} . En effet, ce dernier est très proche de 0 pour les Odonates et pour le

Tableau 3.2. Fréquence d'observation (%) des espèces/genres/familles de plantes aquatiques, d'odonates, de macro-invertébrés et de phytoplancton présents dans le site de Sathonay en 2008. Les espèces, genres ou familles sont classés par ordre décroissante, du taxon le plus fréquent au taxon le moins fréquent.

Plante aquatiques		Odonates		Macro-invertébrés		Phytoplancton	
<i>Phalaris arundinacea</i>	69.5	<i>Ishnura elegans</i>	42.3	<i>Corixidae</i>	44.4	<i>Anabaena</i>	29.1
<i>Lemna minor</i>	10.2	<i>Orthetrum albistylum</i>	37	<i>Caenidae</i>	22.2	<i>Aphanizomenon</i>	20.0
<i>Spirodela polyrhiza</i>	10.2	<i>Coenagrion puella</i>	9.8	<i>Chironomidae</i>	11.1	<i>Pediastrum</i>	6.6
<i>Lycopus europaeus</i>	5.0	<i>Libellula depressa</i>	5.0	<i>Coenagrionidae</i>	11.1	<i>Strombomonas</i>	6.4
<i>Polygonum amphibium</i>	3.4	<i>Orthetrum cancellatum</i>	2.3	<i>Physidae</i>	11.1	<i>Scenedesmus</i>	5.2
<i>Ranunculus sceleratus</i>	1.7	<i>Sympecma fusca</i>	1.3			<i>Euglena</i>	5.0
		<i>Sympetrum sanguineum</i>	1.3			<i>Trachelomonas</i>	4.1
		<i>Anax imperator</i>	0.5			<i>Staurastrum</i>	3.4
		<i>Anax parthenope</i>	0.5			<i>Cryptomonas</i>	3.2
						<i>Actinastrum</i>	2.5
						<i>Closterium</i>	1.8
						<i>Pseudanabaena</i>	1.6
						<i>Phacus</i>	1.4
						<i>Microcystis</i>	1.4
						<i>Ankistrodesmus</i>	1.1
						<i>Selenastrum</i>	1.1
						<i>Cyclotella</i>	0.9
						<i>Gomphonema</i>	0.9
						<i>Chlorococcum</i>	0.9
						<i>Eudorina</i>	0.9
						<i>Nitzschia</i>	0.5
						<i>Coelastrum</i>	0.5
						<i>Tetraedron</i>	0.5
						<i>Peridinium</i>	0.2
						<i>Fragilaria</i>	0.2
						<i>Synedra</i>	0.2
						<i>Gonium</i>	0.2
						<i>Phormidium</i>	0.2

phytoplancton, 0,34 et 0,25 respectivement, indiquant qu'il y a une espèce, ou quelques-unes, qui prédominent nettement. En effet, deux espèces d'odonates, *Ishnura elegans* et *Orthetrum albistylum*, ont été observées très régulièrement dans les surfaces observées avec une fréquence de plus de 42% et 37 % sur la totalité des observations. De même, deux genres phytoplanctoniques ont été observés fréquemment à différentes dates d'échantillonnage, *Anabaena* et *Aphanizomenon* avec une fréquence d'observation de plus de 20 %. A la différence de l'indice d'équitabilité de Simpson, l'indice d'équitabilité de Shannon est assez proche de 1 pour ces groupes, 0,62 pour les odonates et 0,75 pour le phytoplancton. Pour cet indice, bien qu'il y ait deux espèces fortement présentes au sein de ces deux groupes, la répartition des espèces est assez homogène.

L'indice α de Fisher permet de décrire la relation entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus présents au sein de ces espèces (Magurran, 2004), et stipule qu'un nombre faible d'espèces a une forte abondance d'individus (Krebs, 2014). Cet indice nous permet également d'estimer le nombre potentiel de nouvelles espèces que l'on pourrait observer si on augmente le nombre de répliquats (Marcon, 2010). Pour cet indice, les groupes des macro-invertébrés et du phytoplancton obtiennent une très forte valeur, supérieure à 4, comparé aux deux autres groupes, où la valeur de α est proche de 1. Ainsi, cet indice nous informe que si l'on augmente le nombre de répliquats, il est possible de découvrir 1 à 2 nouvelles espèces de plantes aquatiques ou d'odonates, et 4 à 5 nouvelles espèces pour les macro-invertébrés et le phytoplancton. Pour les macro-invertébrés, en effet, seuls trois répliquats ont été réalisés dans ce site. La possibilité de découvrir de nouvelles espèces est donc très importante pour ce groupe.

3.6. La performance des indices de diversité

3.6.1. La courbe de Michaelis-Menten

Le nombre d'indices de diversité est ainsi important et le choix d'un indice plutôt qu'un autre est quelquefois difficile, reposant souvent sur l'intuition du scientifique. Il est toutefois possible de calculer la performance des indices de diversité en les comparant à une valeur asymptotique calculée suivant l'équation de Michaelis-Menten (Raaijmakers, 1987). L'équation de Michaelis-Menten permet de prédire la richesse totale d'un milieu en se basant sur l'évolution du nombre d'espèces en cumulant le nombre de répliquats. Ainsi, dans les milieux bien échantillonnés, le nombre d'espèces évoluera vers une asymptote, et la courbe de Michaelis-Menten permet ainsi de prédire cette valeur.

En reprenant l'exemple du site de Sathonay décrit précédemment, la valeur asymptotique de Michaelis-Menten indique que 10 espèces d'odonates pourraient être présentes dans cet étang, alors que 9 espèces ont été observées (Figure 3.1).

D'après la Figure 3.2, on observe dans ce même site l'évolution des différents indices non-paramétriques par rapport à la valeur asymptotique précédemment évaluée. Plus les estimations sont proches de l'asymptote, plus le biais de l'estimateur est faible. On remarque ainsi que la richesse observée sous-évalue la richesse potentielle maximale que comporterait cet étang. A l'inverse sur cet exemple, des indices tels que l'indice de Chao, surévaluent la richesse potentielle. Toutefois, il est aussi important que l'ensemble du site soit correctement échantillonné, du fait que plus on ajoute de répliquats, plus la valeur asymptotique de la courbe de Michaelis-Menten augmentera (Longino et al., 2002; Magurran et McGill, 2011). D'autre part, les estimations d'une richesse asymptotique peuvent être imprécises dû fait qu'elles ont une grande variance et de grands intervalles de confiance, plus particulièrement pour des jeux

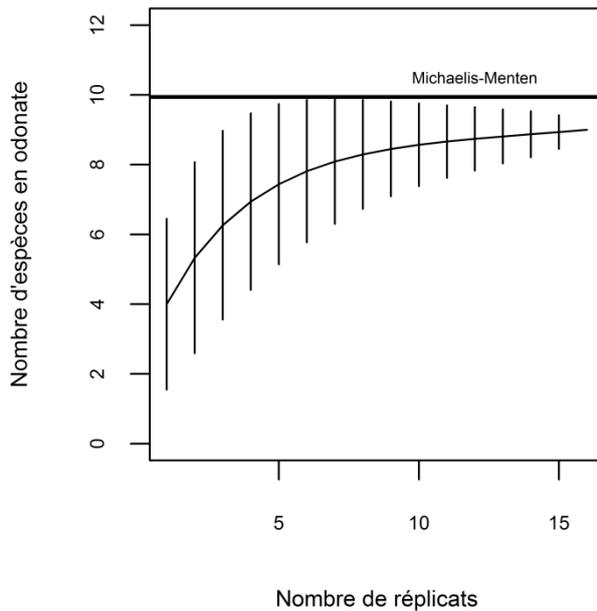


Figure 3.1. Evaluation du nombre d'espèces d'odonates observées dans l'étang de Sathonay en 2008 grâce à la courbe de Michaelis-Menten. Les barres d'erreur représentent l'écart-type évalué à partir de la moyenne. Courbe réalisée grâce au package «vegan» (Oksanen et al. 2013). La valeur asymptotique de Michaelis-Menten indique que 10 espèces pourraient être présentes dans ce site, contre 9 espèces initialement observées.

de données où très peu de réplicats ont été réalisés (Magurran et McGill, 2011). Chaque valeur asymptotique évaluée par la courbe de Michaelis-Menten pour chaque groupe d'espèces pour chaque site a été évaluée avec le package «vegan» (Oksanen et al., 2013) pour le programme statistique R (R Development Core Team, 2013).

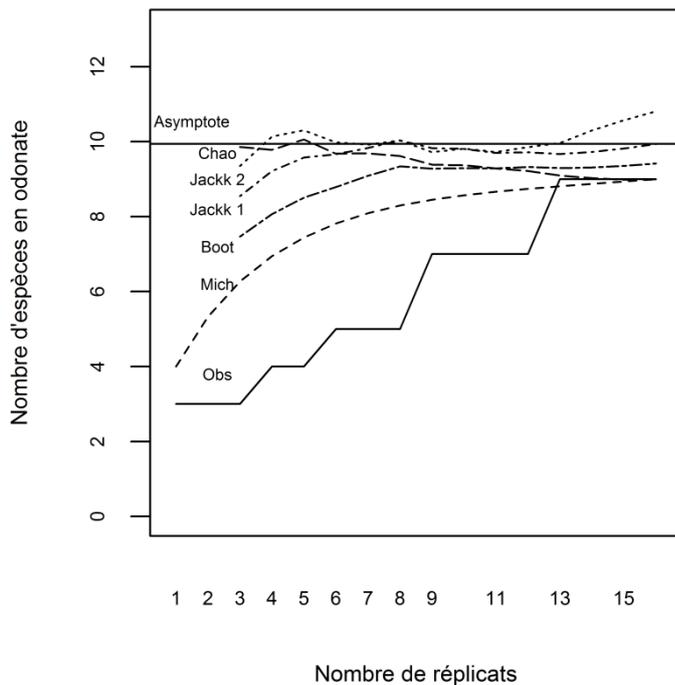


Figure 3.2. Evolution du nombre d'espèces d'odonates dans l'étang de Sathonay échantillonné en 2008 suivant les différents indices non-paramétriques et la valeur asymptotique évaluée par Michaelis-Menten. Obs : Richesse observée ; Boot : Indice de Bootstrap ; Chao : Indice de Chao ; Jackk 1 : Indice de Jackknife de premier ordre ; Jackk 2 : Indice de Jackknife de second ordre ; Mich : courbe de Michaelis Menten.

3.6.2. Le biais, la précision et l'efficacité des estimateurs

Après avoir évalué une valeur asymptotique, il est alors possible d'évaluer plusieurs critères pour estimer la performance des estimateurs non-paramétriques (Magurran et McGill, 2011; Walther et Moore, 2005; Walther et Morand, 1998) :

- **Le biais** : un bon estimateur doit minimiser un biais. Lors de l'évaluation de la richesse en espèces, l'estimateur doit se rapprocher de l'asymptote, prouvant ainsi qu'on se rapproche très fortement du nombre exact d'espèces dans l'étang.
- **La précision** : si on prend plusieurs répliquations aléatoirement, on obtient les mêmes résultats. La précision est souvent estimée par la variance. Un bon estimateur doit être précis, et donc avoir une valeur faible de la variance.

- **L'efficacité** : avec un petit nombre d'échantillons, on peut se rapprocher le plus possible de l'indice de diversité optimal.

Malheureusement aucun indice de diversité ne réunit à ce jour ces trois critères (Magurran et McGill, 2011), mais plusieurs façons existent pour calculer la performance d'un estimateur (Walther et Moore, 2005; Walther et Morand, 1998). Pour estimer le biais, la précision et l'efficacité, l'indicateur SME (« Scaled Mean Error » ou Erreur Moyenne Réduite, Equation 3.11), le coefficient de variation CV (Equation 3.12) et l'indicateur SMSE (« Scaled Mean Square Error » ou Erreur Moyenne Carré Réduite, Equation 3.13) ont été calculés respectivement suivant les formules décrites par Walther et Moore (2005) :

$$SME = \frac{1}{AN} \sum_{j=1}^N (E_j - A)$$

Équation 3.11. Calcul de l'indicateur SME (« Scaled Mean Error » ou Erreur Moyenne Réduite) évaluant le biais de l'estimateur et déterminé à partir de la valeur de l'estimateur (E_j), de la valeur asymptotique (A) évaluée par la courbe de Michaelis-Menten et du nombre de réplicats (N).

$$CV = \frac{100 SD}{\bar{E}}$$

Équation 3.12. Calcul du coefficient de variation (CV) évaluant la précision d'un estimateur, et déterminé à partir de la valeur moyenne de l'estimateur (\bar{E}) et de l'écart-type de l'estimateur (SD).

$$SMSE = \frac{1}{A^2N} \sum_{j=1}^N (E_j - A)^2$$

Équation 3.13. Calcul de l'indicateur SMSE (« Scaled Mean Square Error » ou Erreur Moyenne Carré Réduite) évaluant l'efficacité d'un estimateur déterminé à partir de la valeur de l'estimateur (E_j), de la valeur asymptotique (A) évaluée par la courbe de Michaelis-Menten et du nombre de réplicats (N).

A étant la valeur asymptotique évaluée par la courbe de Michaelis-Menten dans l'étang, N le nombre de réplicats au sein d'un site, E_j la valeur de l'estimateur dans l'échantillon j , SD l'écart-type de l'estimateur, et \bar{E} la valeur moyenne de l'estimateur dans l'étang. Ces trois

critères ont été évalués sur les estimations des différents indices lorsque l'on cumule les échantillons.

3.6.3. Résultats des estimateurs de performance des indices non-paramétriques de richesse

Seules deux années (2008 et 2009) ont été prises en compte dans les analyses car ce sont ces deux années où les quatre groupes d'espèces (plantes aquatiques, odonates, macro-invertébrés, et phytoplancton) ont été échantillonnés sur la totalité des étangs (n=70). D'après la Figure 3.3, l'indice de Jackknife de second ordre n'évolue pas vers une asymptote pour les plantes aquatiques dans le site de Bataillard, et pour les macro-invertébrés dans le site d'Aubergères. De plus, l'indice Jackknife de second ordre, ainsi que l'indice de Chao peuvent montrer de très fortes variations quand on cumule les échantillons pour chaque étang, variations dues sans doute à la présence des espèces rares dans les échantillons (Figure 3.4). Cela est notamment vrai lorsque l'on regarde le groupe des Odonates et du phytoplancton.

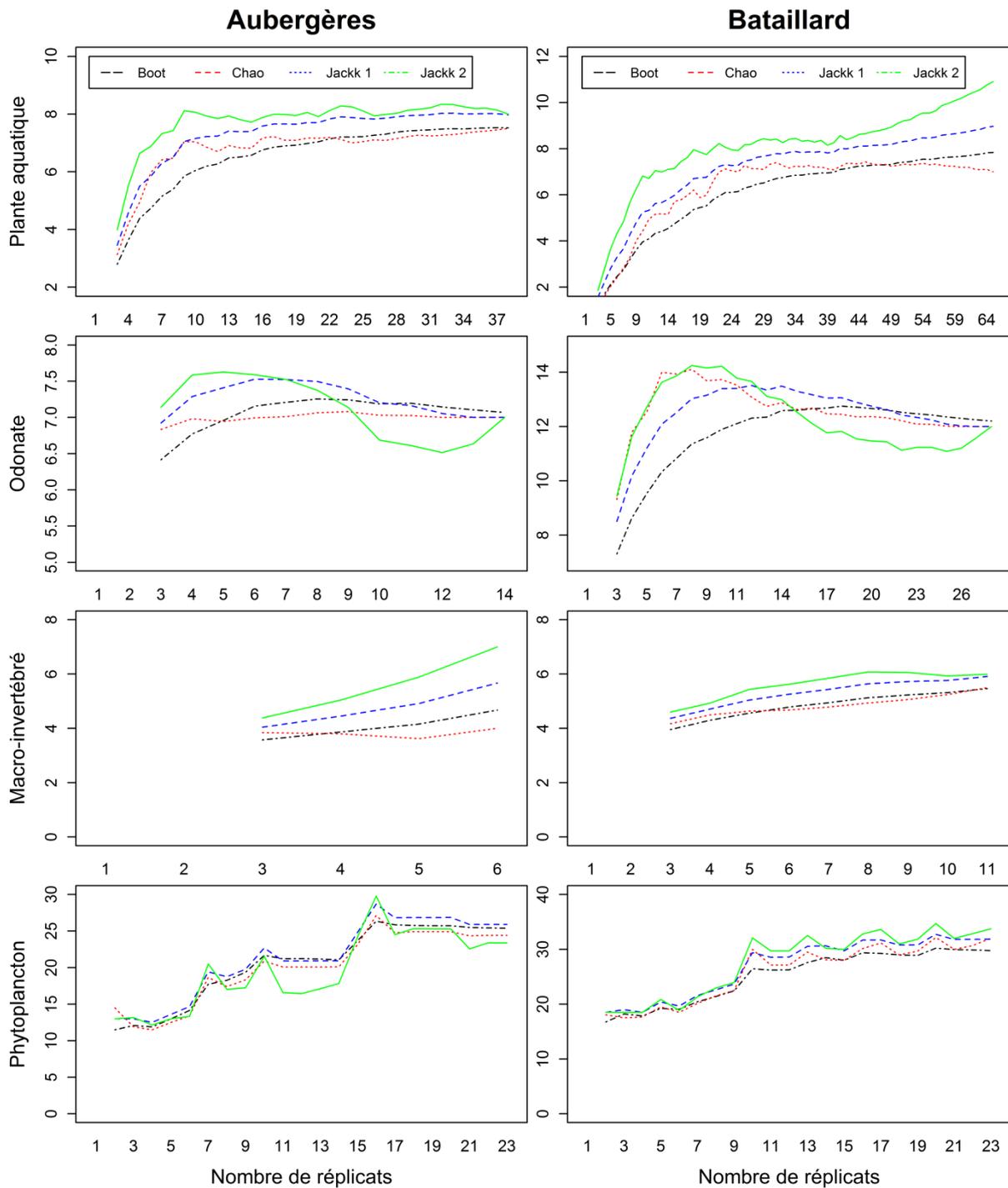


Figure 3.3. Evolution des indices non-paramétriques de richesse pour 2 sites échantillonnés en 2008, Aubergères et Bataillard pour les 4 groupes taxonomiques lorsqu'on cumule le nombre de répliquats échantillonnés. Chao : indice de Chao en rouge, Jackk 1 : indice de Jackknife du premier ordre en bleu, Jackk 2 : indice de Jackknife du second ordre en vert et Boot : indice de Bootstrap en noir.

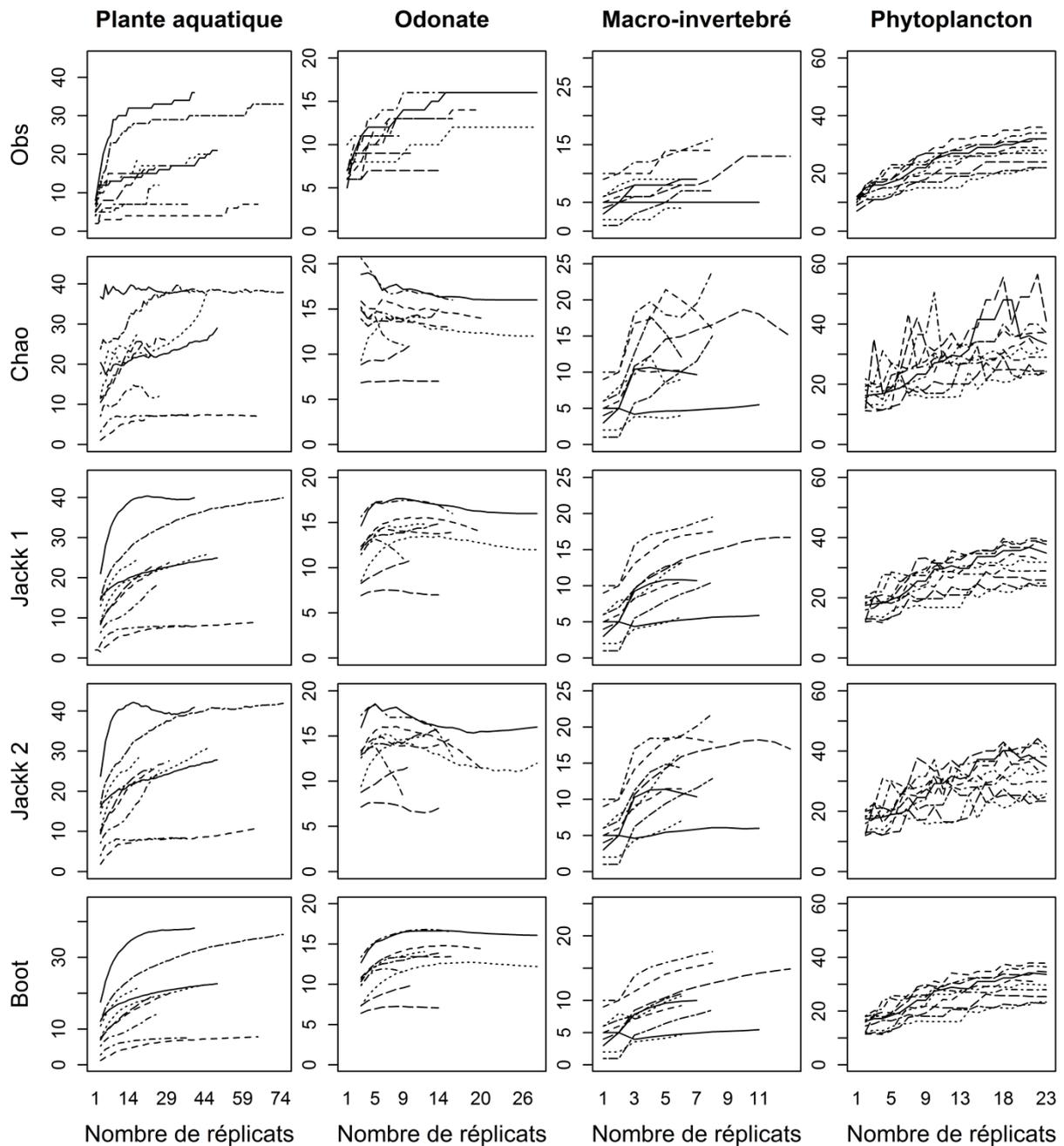


Figure 3.4. Evolution des indices non-paramétriques de richesse pour les 4 groupes taxonomiques lorsqu'on cumule les répliquats. Evolution sur 10 étangs en 2008. Obs : richesse observée ; Chao : indice de Chao ; Jackk 1 : indice de Jackknife du premier ordre ; Jackk 2 : indice de Jackknife du second ordre et Boot : indice de Bootstrap

Cela démontre que l'indice de Jackknife de second ordre et l'indice de Chao ne sont pas optimaux pour estimer la richesse spécifique de nos étangs. A la différence, l'indice du premier ordre de Jackknife et l'indice de Bootstrap montrent, dans plus de la majorité des cas, une asymptote, signifiant qu'on se rapproche donc de la mesure optimale du nombre d'espèces présentes dans l'étang. On peut aussi supposer que ces deux estimateurs sont quant à eux moins sensibles à la présence d'espèces rares dans les réplicats.

D'après les indicateurs de performance (Tableau 3.3), la richesse observée est l'indice le moins performant de tous les indices non-paramétriques du fait que cet indice est très biaisé (fort SME), pas de bonne efficacité (fort SMSE) et imprécis (fort CV). Pour les plantes aquatiques par exemple, la richesse observée a une valeur moyenne de SME de -0,38, de SMSE de 0,19 et de CV de 24,39. Les valeurs pour l'indice de Bootstrap (SME de -0,28, SMSE de 0,13 et CV de 22,3 pour les plantes aquatiques) sont aussi très élevées, comparées aux autres estimateurs. Toutefois, bien que les valeurs de SME, SMSE et CV de l'indice de Chao soient relativement faibles (-0,14, 0,10 et 21,05 respectivement), on remarque que les écart-types sont élevés pour cet indice à cause de la variation quand on cumule les échantillons (Figure 3.4). Ainsi notre choix se porte donc entre les deux indices restant, l'indice de Jackknife d'ordre 1 et l'indice Jackknife d'ordre 2. Chao (1984) et Chiarucci et al. (2003) ont également montré que les indices de Jackknife étaient plus performants que les autres indices de richesse. Dans l'ensemble, ces deux estimateurs s'équivalent, à une exception près. Au sein des plantes aquatiques, l'indice de Jackknife d'ordre 2 est moins biaisé que l'indice de Jackknife d'ordre 1. Toutefois, comme on l'a précédemment observé, l'indice de Jackknife de second ordre varie fortement suivant la présence d'espèces rares dans les échantillons (Figure 3.4). Notre choix se portera ainsi sur l'indice de Jackknife du premier ordre.

Tableau 3.3. Moyenne et écart-type des résultats de 2008 et 2009 des estimateurs de performances SME (« Scaled Mean Error » ou Erreur Moyenne Réduite), CV (coefficient de variation) et SMSE (« Scaled Mean Square Error » ou Erreur Moyenne Carré Réduite) sur les différents indices de biodiversité à travers les quatre groupes taxonomiques plantes aquatiques, odonates, macro-invertébrés et phytoplancton.

		Plantes aquatiques	Odonates	Macro- invertébrés	Phytoplancton
SME	Richesse Observée	-0.38 ± 0.19	-0.22 ± 0.08	-0.41 ± 0.18	-0.27 ± 0.06
	Chao	-0.14 ± 0.22	-0.05 ± 0.02	-0.04 ± 0.12	-0.05 ± 0.11
	Jackknife 1	-0.17 ± 0.18	-0.05 ± 0.02	-0.03 ± 0.09	-0.07 ± 0.06
	Jackknife 2	-0.07 ± 0.18	-0.05 ± 0.04	-0.09 ± 0.09	-0.04 ± 0.09
	Bootstrap	-0.28 ± 0.17	-0.09 ± 0.03	-0.16 ± 0.10	-0.13 ± 0.06
SMSE	Richesse Observée	0.19 ± 0.16	0.07 ± 0.05	0.22 ± 0.18	0.11 ± 0.05
	Chao	0.10 ± 0.14	0.006 ± 0.004	0.04 ± 0.06	0.05 ± 0.07
	Jackknife 1	0.09 ± 0.11	0.005 ± 0.004	0.03 ± 0.04	0.03 ± 0.03
	Jackknife 2	0.08 ± 0.12	0.009 ± 0.007	0.03 ± 0.05	0.03 ± 0.03
	Bootstrap	0.13 ± 0.12	0.013 ± 0.007	0.06 ± 0.07	0.04 ± 0.03
CV	Richesse Observée	24.39 ± 11.30	16.17 ± 9.11	29.13 ± 15.27	25.87 ± 7.42
	Chao	21.05 ± 11.14	5.39 ± 3.20	26.67 ± 19.37	15.53 ± 10.25
	Jackknife 1	21.09 ± 7.97	5.50 ± 3.37	23.67 ± 18.47	13.97 ± 7.23
	Jackknife 2	21.67 ± 8.17	6.45 ± 3.41	26.51 ± 19.20	14.41 ± 7.95
	Bootstrap	22.33 ± 9.11	5.47 ± 2.79	21.50 ± 16.17	15.00 ± 6.73

3.6.4. La performance des autres indices de diversité

La performance des autres indices de biodiversité ne peut être estimée, car il est impossible de les comparer à une valeur asymptotique. Toutefois, nous avons regardé l'évolution de ces indices lorsque l'on cumule les réplicats dans les deux étangs observés précédemment, Aurbergères et Bataillard (Figure 3.5). L'indice alpha de Fisher varie

fortement dans ces deux sites. Il semble être toutefois un bon indicateur, sauf dans le cas où très peu de réplicats ont été échantillonnés, et plus particulièrement dans le groupe des invertébrés où les variations peuvent être très importantes (Figure 3.6).

Concernant les indices de Simpson et de Shannon, les résultats sont assez similaires et montrent les mêmes variations suivant les sites. Toutefois, au niveau des indices d'équitabilité, l'indice de Simpson semble plus performant et varie moins suivant l'accumulation d'espèces dans les réplicats (Figure 3.5).

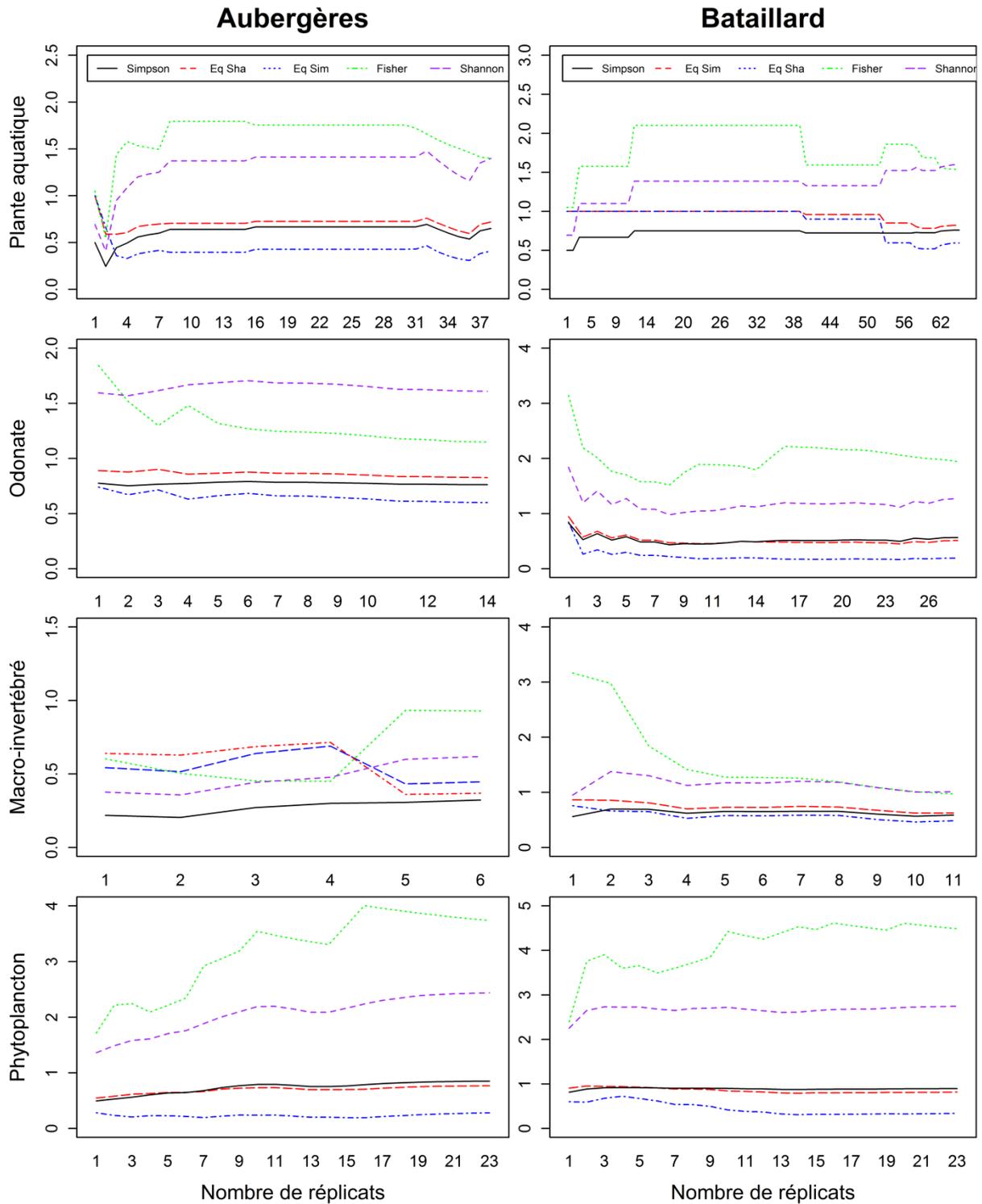


Figure 3.5. Evolution des indices de diversité paramétriques (indice alpha de Fisher en vert), des indices d'hétérogénéité (Simpson en noir et Shannon en violet) et des indices d'équitabilité (équitabilité de Simpson en bleu et équitabilité de Shannon en rouge) pour les 4 groupes taxonomiques lorsqu'on cumule les répliqués. Evolution des indices sur l'étang d'Aubergères et de Bataillard échantillonnés en 2008.

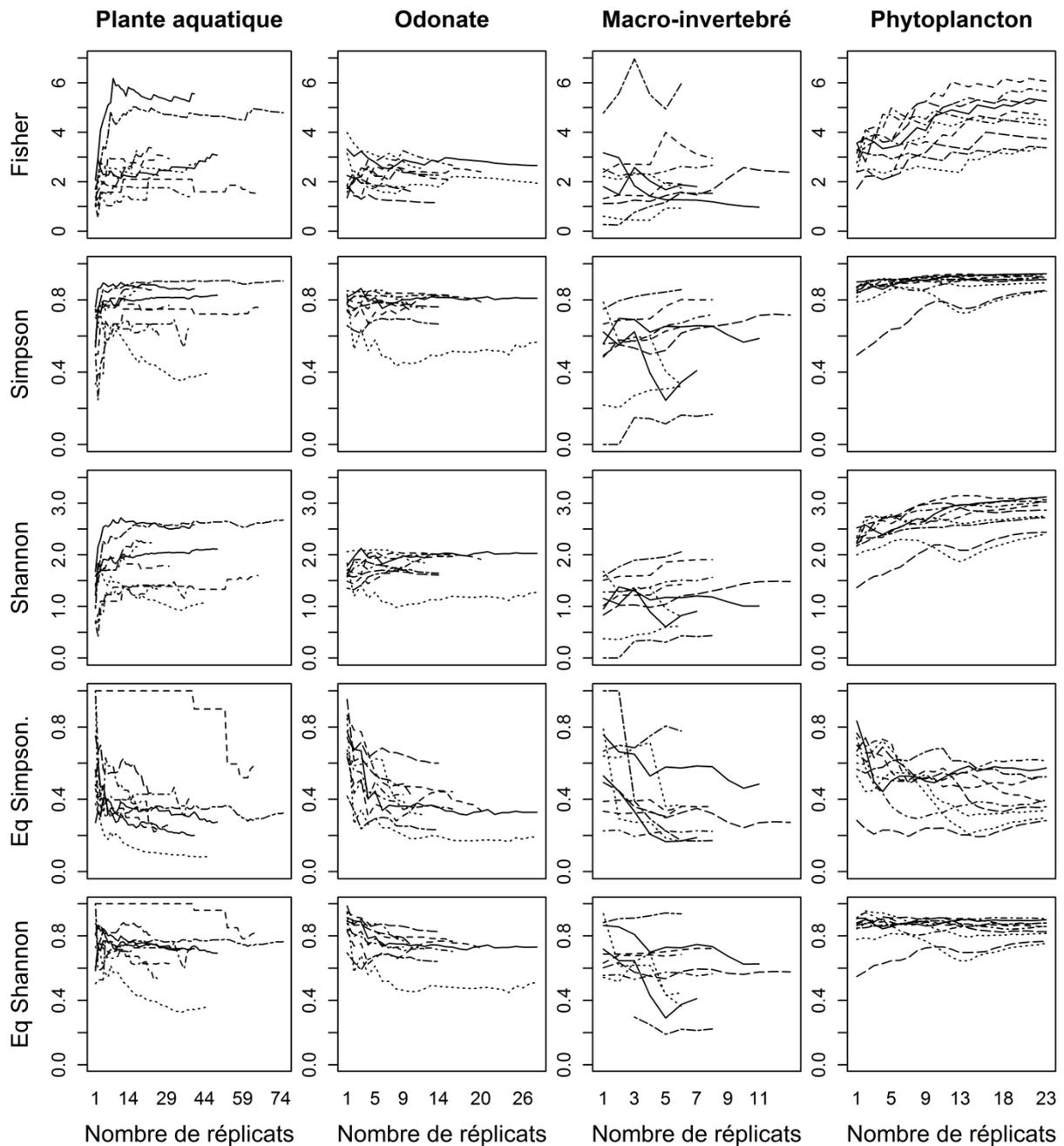


Figure 3.6. Evolution des indices de diversité paramétriques (indice alpha de Fisher), des indices d'hétérogénéité (Simpson et Shannon) et des indices d'équitabilité (équitabilité de Simpson et équitabilité de Shannon) pour les 4 groupes taxonomiques lorsqu'on cumule les répliqués. Evolution sur 10 étangs en 2008.

3.7. Choix des indices de diversité pour les analyses des points de basculement

L'indice de Jackknife a été défini comme étant l'indice le plus performant c'est à dire le plus précis, le plus efficace et le moins biaisé des indices non paramétriques pour estimer la richesse spécifique. Par ailleurs, l'indice de Simpson a été choisi au dépend de celui de Shannon du fait qu'il est plus facile de comparer différents sites avec cet indice car les valeurs sont comprises entre 0 et 1 (Hunziker et Kienast, 1999). Pour la suite de la thèse, cinq indices sur l'ensemble des indices de diversité ont été choisis pour évaluer les points de basculement dans les étangs piscicoles : la richesse observée, l'indice Jackknife de premier ordre, l'indice paramétrique alpha de Fisher, l'indice d'hétérogénéité de Simpson et l'indice d'équitabilité de Shannon. Ces cinq indices apportent chacun des informations différentes et complémentaires telles que la richesse observée, l'estimation de la richesse, l'abondance entre individus et espèces, l'hétérogénéité des espèces et l'équitabilité de la distribution des espèces. Ainsi dans le chapitre suivant, les points de basculement dans les étangs vont être analysés suivant ces cinq indices. Nous pouvons ainsi nous demander si les résultats seront similaires et quelles sera le meilleur indice de diversité pour évaluer un changement de régime dans les étangs.

**Chapitre 4 . Détermination
statistique des points de
basculement**

4.1. Préambule

Dans le chapitre précédent, portant sur la performance des indices de diversité, il a été démontré que l'indice de Jackknife de premier ordre est l'indice de diversité non-paramétrique le plus précis, le moins biaisé, et le plus efficace pour exprimer l'estimation en richesse spécifique d'un site. Toutefois, il existe également des indices paramétriques de diversité et d'hétérogénéité qui expriment d'autres informations que la richesse spécifique. Sur l'ensemble des indices de diversité évoqués, cinq indices ont donc été choisis pour évaluer les points de basculement dans les étangs piscicoles : la richesse observée, l'indice Jackknife de premier ordre, l'indice paramétrique alpha de Fisher, l'indice d'hétérogénéité de Simpson et l'indice d'équitabilité de Shannon. Ces cinq indices apportent chacun des informations différentes les uns des autres telles que la richesse observée, l'estimation de la richesse, l'abondance entre individus et espèces, l'hétérogénéité des espèces et l'équitabilité entre la distribution des espèces.

Ce chapitre porte sur l'évaluation des méthodes statistiques et des indicateurs pour déterminer des points de basculement dans les étangs et répondra à la question suivante : quelle est la méthode la plus judicieuse pour évaluer les points de basculement entre les différents groupes taxonomiques et quel indicateur choisir ?

Ainsi, les analyses effectuées dans ce chapitre vont permettre de répondre à trois hypothèses :

H 4.1 : Les points de basculement varient suivant le groupe taxonomique considéré.

H 4.2 : Les points de basculement ne varient pas suivant les cinq indices de diversité au sein d'un même groupe taxonomique.

H 4.3 : les points de basculement ne varient pas suivant les différentes méthodes statistiques appliquées.

Ce chapitre permettra également de déterminer le groupe taxonomique le plus pertinent pour prédire un changement de régime. Il se base sur un article accepté en décembre 2014 : Vanacker et al. 2015. **Determining tipping points in aquatic ecosystems: the case of biodiversity and chlorophyll α relations in fish pond systems.** *Ecological Indicators* 52, 184-193. Les analyses ont été effectuées uniquement sur une seule année (2008) pour diminuer un potentiel effet « année », et ainsi évaluer la performance des trois méthodes statistiques et les effets sur les cinq indices de diversité.

Determining tipping points in aquatic ecosystems: the case of biodiversity and chlorophyll α relations in fish pond systems

Marie Vanacker¹, Alexander Wezel¹, Vincent Payet¹, and Joël Robin¹

Ecological Indicators 52 (2015) 184-193

¹Department of Agroecology and Environment, ISARA Lyon (member of the University of Lyon), 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon, France.

4.2. Abstract

The management of biodiversity in aquatic ecosystems requires knowing the state of water quality linked to regime shifts in various taxonomic groups. We examine this question by studying the fish ponds in the Dombes region, France. These waterbodies are characterized by a high diversity of species. High levels of nutrients due to certain fish farming practices may cause significant eutrophication leading to loss in biodiversity and a shift from high coverage of aquatic vegetation to phytoplankton dominance may also be observed. The aim of this study is to assess tipping points, thresholds for effect, along a gradient of chlorophyll α in different taxonomic groups: aquatic plants, phytoplankton, dragonflies and aquatic macro-invertebrates. Tipping points are analyzed with three different statistical methods: a method which evaluates tipping points with a difference in the mean (TMEAN), a second method

which evaluates tipping point by comparing the mean and linear regressions before and after the tipping point (FSTAT) and third a method which evaluates linear regressions with a pivotal tipping point (SEGMENTED). We also compare tipping points for the different taxonomic groups using five different diversity indices: Observed richness, Jackknife first order, Fisher's alpha, Simpson index and Evenness.

Our results show that there is an important variation in tipping points following the three statistical methods, but the SEGMENTED is the best method for evaluating tipping points. We observe a high difference of tipping point values for the different taxonomic groups depending on the diversity indices used. Jackknife first order has a better performance to evaluate a eutrophic change according to the diversity than the other indices.

In all taxonomic groups, aquatic plants are the most impacted by the chlorophyll α and almost all their tipping points are observed around 60 $\mu\text{g/L}$ chlorophyll α concentrations. No significant relationship is found between chlorophyll α and phytoplankton diversity, while the two other groups, dragonflies and macro-invertebrates, are both impacted by the chlorophyll α but their relevant tipping point are situated in higher values than aquatic plants.

Highlights

- We compare three statistical methods to determine tipping points along a chlorophyll α gradient in fish pond systems in different taxonomic groups.
- We compare different diversity indices and we evaluate their usefulness for defining tipping points.

- Aquatic plants are the most impacted by chlorophyll α and thus, the best taxonomic group to respond to eutrophic changes.
- The tipping points should be evaluated with the SEGMENTED method and the first order of Jackknife which is the most adequate diversity index.

Keywords

Diversity index, dragonflies; fishpond; macrophytes; macro-invertebrates; phytoplankton.

Abbreviations

CHL, chlorophyll α ; FSTAT, F test statistic method; TMEAN, threshold by mean method; SEGMENTED, segmented method; WFD, The European Water Framework Directive.

4.3. Introduction

Lakes and ponds cover about 4.2 million km², covering more than 3 % of the earth's surface (Downing et al., 2006). However, the majority of lakes and ponds with a surface of less than 50 ha are often neglected and are not sufficiently studied (Céréghino et al., 2008; Scheffer et al., 2006). In most cases fish ponds are artificial water bodies and are described as water bodies with a maximal depth of 8 m, offering the opportunity for aquatic plants to colonize the entire area (Oertli et al., 2000). In comparison, shallow lakes are natural waterbodies and present an aphotic area which prevents the development of aquatic plants in the deep water (Oertli et al., 2013b). Most of the fish ponds in Europe are created during the

Middle Ages for fish farming and are still used today in different intensities for fish production. The highest densities of fish ponds in the landscape can be found in France, Poland, the Czech Republic, Germany and Austria (Wezel et al. 2013a, 2013b).

The European Water Framework Directive (WFD) was adopted to protect and improve the water quality of all type of waterbodies so as to achieve a ‘good ecological status’ by 2015. The WFD recommends to assess a wide array of biotic variables, including phytoplankton, aquatic plants and macro-invertebrates and the concentrations of nutrient loads for the evaluation of water quality (European Union, 2000; Moss et al., 2003; Søndergaard et al., 2005b). The estimation of phytoplankton biomass through the parameter chlorophyll α (CHL), is recognized as a better parameter than nutrient levels in the study of the impacts of eutrophication (Honkanen and Helminen, 2000; Robin et al., 2013; Solimini et al., 2008). CHL corresponds strongly to the fluctuations of the food web (Carpenter et al., 2011; Robin et al., 2013) and can be easily measured. Furthermore, CHL is an ecological driver which is strongly correlated with different taxonomic groups (Robin et al., 2013).

Practices like liming and fertilization are commonly used by fish farmers to optimize the trophic capacity and consequently to increase fish biomass (Broyer and Curtet, 2012). The increase of nutrient concentrations influences the pond system and can cause a regime shift from high coverage of aquatic plants (clear water state) to phytoplankton dominance (turbid water state), often with a degradation in the composition of animal species (Jeppesen et al., 1997; Pálffy et al., 2013; Scheffer et al., 2009, 2001, 1993). This regime shift can be defined by a critical threshold, also called tipping point (Scheffer et al., 2009, 2001). A tipping point is characterized by a point at which a perturbation can cause a significant change, in this case a new organization of species, in the state of the system (Lenton et al., 2008; May, 1977; Wall, 2007). Over the last two decades, ecologists have increased their interest in the study of

regime shifts in different ecosystems (Andersen et al., 2009; Carstensen and Weydmann, 2012; Jordan et al., 2006; Lenton et al., 2008; Scheffer et al., 2001; Wall, 2007). The existence of ecological tipping points has mostly been investigated by means of theoretical modeling studies and experiments. Methods and software developed recently are efficient for analyzing step change responses. However, data reporting of statistical evidence for such nonlinear responses are remarkably poor (Andersen et al., 2009).

All aquatic organisms in the food web are influenced by external (e.g. weather) and internal (e.g. nutrient levels) conditions in fish ponds (Declerck et al., 2005; Moss et al., 2003; Søndergaard et al., 2005a) and are strongly influenced by fish farming practices (Lemmens et al., 2013). Phytoplankton, aquatic plant and aquatic invertebrates are essential for the dynamic of fish ponds (Korinek et al., 1987; Pálffy et al., 2013; Scheffer, 2004). Phytoplankton is the main source of primary production, functioning as a precursor for community-level processes and responses to changes in the environment (Korinek et al., 1987; Pálffy et al., 2013). As regards aquatic plants, they affect nutrient levels and reduce the turbidity of the water column (Scheffer, 2004). They are the main contributor to the species diversity at the ecosystem level, especially for the diversity of invertebrates (Declerck et al., 2005). Macro-invertebrates and dragonflies are also good indicators of environmental conditions in freshwater ecosystems (Patrick and Palavage, 1994; Silva et al., 2010) and especially in the case of eutrophication of pond systems (Menetrey et al., 2011, 2005). Therefore, the richness of habitat and species is crucial to the fish pond dynamic and conservation of biodiversity. At local scale, small waterbodies, such as small ponds, may vary considerably in observed richness. However, this variability of the species richness in these waterbodies allow high diversity at the regional scale (Davies et al., 2008; Oertli et al., 2002; Williams et al., 2003). This high diversity is explained by the fact that ponds have small catchment areas, individual physical-chemical

characteristics and are physically heterogeneous habitats, making them highly different one from another (Williams et al., 2003).

Diversity indices are useful tools for managing natural resource, monitoring the environment and planning land use (Magurran, 2004). However, often the only indicator of observed species used (species richness) is down-biased for the estimation of the complete species richness in a local assemblage (Lande, 1996; Magurran and McGill, 2011). There are also many similarity indices based on presence/absence data, species abundance and individual abundance for comparing assemblages or studying spatial patterns of species diversity (Krebs, 2014; Magurran, 2004). However, no reliable method has yet been developed to predict the complete species richness in a terrestrial or an aquatic area (Chiarucci, 2012; Krebs, 2014). Fisher et al. (1943) were the first to propose a diversity measure based on a log series distribution. However, due to the complexity of logarithmic series and the lack of a theoretical justification for the use of a parametric method, ecologists have turned to a variety of non-parametric measures that do not take into account species abundance curves. Today, the number of diversity indices is quite large and the choice of one indicator rather than another is sometimes difficult (Krebs, 2014). However, the ideal indicator would be unbiased (near to an asymptotic species richness), precise (similar estimates with replicate samples) and efficient (needing only a small number of samples) (Magurran and McGill, 2011; Walther and Moore, 2005).

The aim of this study is the determination and evaluation of tipping points along a CHL gradient in fish pond systems. The tipping points are needed that may help to anticipate regime shifts, e.g. from clear to turbid water states due to strong proliferation of algae and that can provide helpful indications for the management to these systems. We therefore first compare different statistical methods to determine tipping points along a CHL gradient. For

this we use aquatic plant, phytoplankton, dragonfly and macro-invertebrate data of 35 nutrient-rich fish ponds of the Dombes region, France. Second, we test different diversity indices in relation to CHL and third we evaluate their usefulness for defining tipping points for indicating regime shifts in fish pond systems.

4.4. Material and Methods

4.4.1. Study sites

The study is carried out in the Dombes region in southeastern France which is characterized by about 1100 man-made fish ponds and 11,500 ha of water surface organized in connected networks. Fish are stocked in spring and are harvested during autumn or winter when ponds are emptied. After a dry period, the ponds are refilled with water from either upstream fish ponds or from rainfall in the pond catchment. Fish species introduced in fish ponds in the Dombes area are similar and dominated by common carp (Wezel et al., 2013b). For this study we use data of 35 fish ponds sampled in 2008. Phytoplankton, aquatic plants, dragonflies and macro-invertebrates were analyzed as well as CHL and fish production. Characteristics of the fish ponds are shown in Table 4.1. The surface area of fish ponds can vary significantly as well as chlorophyll α (CHL). Net fish production is relatively low, with an average of 211 kg.ha⁻¹. The pond surface area varies considerably from 2 ha to more than 79 ha for the largest pond and the average depth is 0.73 m.

Table 4.1. Characteristics of the fish ponds sampled in the Dombes study area, France (n=35). *The median of CHL is evaluated during all the sampling period meaning between April and October.

	Mean	Standard deviation	Minimum value	Maximum value
Fish pond surface (ha)	15.0	14.6	2.2	79.0
Fish pond depth (m)	0.7	0.2	0.5	1.1
Fish production (kg/ha)	211.0	119.2	8.0	443.6
CHL median in spring (µg/L)	59.3	65.8	2.4	211.6
CHL median (µg/L)*	104.5	101.2	2.8	474.5

4.4.2. Chlorophyll α

In order to decrease the effect of strong temporal heterogeneity that occurs in eutrophic waterbodies (Jeppesen et al., 1997), CHL was sampled every two weeks in April, September and October, and every week from May to August. Water samples were collected with a Van Dorn sampler (Uwitech, Austria) in one point near the outlet of each pond, the deepest part of the pond. CHL was extracted for 24h in a 90% acetone solution and was then measured with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 (Schimadzu Corporation, Kyoto, Japan) at 630, 645, 663 and 750 nm. The CHL concentration per unit volume was then calculated using the Parsons and Strickland formula (Parsons and Strickland, 1963). Furthermore, CHL varies strongly between the seasons with a peak in summer and lower values in winter. Robin et al. (2013) showed on the same dataset that median of CHL in spring was the parameter the most strongly correlated (negative correlation) with biodiversity in fish pond systems. The median of CHL was selected rather than the mean of CHL to have a better representation of CHL in pond systems, because the mean value is more driven by extreme values. Therefore, we selected the median of CHL in spring based on samples collected between April and mid-June (8 samples).

4.4.3. Biodiversity sampling

Phytoplankton, aquatic plants, dragonflies and macro-invertebrates were sampled in each fish pond. Phytoplankton was collected with the same sampling effort as the CHL samples. Organisms were identified at the genus level.

Aquatic plants were determined during the second half of June following the protocol described in the study of Arthaud et al. (2013). For the observation of aquatic plants, quadrats of 4 m² separated by 50 m were sampled along five transects parallel to the flow direction, located along right and left sides of the fish pond, in the center of the pond and between the central transect and the side transects. Therefore, the number of quadrats increased with the surface area of the fish pond and varied from 18 to 140 for the largest pond. For each quadrat, submerged and floating aquatic plants were identified to species level and their abundance was recorded using cover-abundance estimates of Braun-Blanquet (1932).

Aquatic macro-invertebrates were sampled at the same date in spring in all fish ponds. Quadrats of 140 cm² were chosen along the shoreline of the pond, when the water depth fluctuates between 30 and 50 cm. A mean of 7 quadrats were selected following the recommendations by White and Irvine (2003) by choosing the dominant mesohabitat composed of plant residues (coarse and fine particulate organic matter). Then we used a hand net (mesh size 0.5 mm) with a small rectangular frame (14 x 10 cm) to facilitate movement within dense aquatic vegetation according to the PLOCH/IBEM protocol (Oertli et al., 2005a). The sample of macro-invertebrate consists of intensive sweeping of the net through the habitat (i.e. vegetation, debris and surface sediment) for 30 s. The identification of the macro-invertebrates at the family level was carried out in laboratory after sieving and separation.

Adult dragonflies were observed during two sampling periods in May and July on warm, sunny and windless days according to the PLOCH/IBEM protocol (Oertli et al., 2005a). Observations were conducted between 11:30 am and 4:30 pm, when dragonfly activity is optimal (Oertli et al., 2005a). Dragonflies were identified at the species level and only autochthonous (more than 2 adult dragonflies notified) and lentic species were accounted.

4.4.4. Diversity indices

We selected five different parametric, non-parametric and heterogeneity diversity indices: observed species richness, first order of Jackknife, Fisher's alpha, Simpson index and the Evenness of Shannon.

Observed richness corresponds to the total number of the different species observed and is calculated by our field study in each fish pond. It is well-known that the richness of species is underestimated due to the absence of rare species even in large sampling or exhaustive surveys (Lande, 1996). Therefore, we evaluated other indices of diversity with the 'vegan' package (Oksanen et al., 2013) in the statistical program R (R Development Core Team, 2013).

We evaluated the performance of different non-parametric estimators of richness (Chao, Bootstrap, first order of Jackknife, second order of Jackknife) according to Walther and Moore (2005) and we observed that the first order of Jackknife was the best indices for our data (unpublished data). The first order of Jackknife was developed by Burnham and Overton (1979) and reduces the underestimation of the number of species in an assemblage based on the number represented in the sample.

Fisher's alpha is an index of the log series distribution which implies that the greatest number of species has minimal abundance (Fisher et al., 1943). Fisher's alpha can also be used as an

informative and robust measure of diversity, even if the data do not conform to a log series distribution (Magurran, 2004).

Heterogeneity indices, such as Simpson index (Simpson, 1949) also called the Simpson-Gini index, combines evaluations of richness and evenness. This index provides the probability to select two individuals drawn at random from an infinitely large community being the same species (Magurran, 2004).

The last index, Evenness, makes it possible to observe the dominance of species in each site and is calculated from the index of Shannon (Shannon, 1948). Evenness makes it possible to observe the dominance of species in each fish pond. This index is evaluated between 0 and 1 and a site with a evenness near 1 means that most species are equally abundant (Magurran, 2004).

4.4.5. Tipping point analysis

We selected three statistical methods based on a linear regression, which made it possible to evaluate tipping points in different ways. The three methods are listed from the least to the most complex. They were applied in the R system for statistical computing (R Development Core Team, 2013). The first method, called “TMEAN” (threshold by mean), was developed by these paper authors and evaluates tipping points as a threshold with a statistical significant difference in the mean. TMEAN splits the data into two groups by each 1 $\mu\text{g/L}$ of CHL and models each group by its mean using an ANOVA model. The equation model obtained with this method is described in (4.1) where y is the diversity index, μ the mean effect and α_i the group effect (Robin et al., 2013). Tipping point is determined as the value with the minimum residual mean square (RMS). In cases of an interval of minimum RMS, we kept the lowest value of CHL.

The second method, called “FSTAT” is implemented in the R package “strucchange” (Zeileis et al., 2002) and makes it possible to evaluate tipping point as a threshold by comparing the mean and linear regressions before and after the threshold. This method uses F test statistics to evaluate if a tipping point exists or not. The indicator F is calculated according to the equation (4.2) by taking into account the residual sum of squares (RSS), the error sum of squares (ESS) and the degree of freedom $n-2k$ where n is the number of observations and k the number of regressors in the model. To check for structural changes in linear regression relationships in the data, FSTAT uses a Chow test (Chow, 1960) for all potential change points in a specified data interval (Zeileis et al., 2002). FSTAT evaluates one or more tipping points following the model equation (4.3) for all points situated in the i group (before or after the tipping point), b_i is the slope of the linear regression, a_i the intercept and x the observation of CHL.

The third statistical method applied is named “SEGMENTED” and is the most complex of the three methods. It makes it possible to evaluate tipping points by integrating linear regression and a constraint of one pivotal point. SEGMENTED uses a linear predictor, represented by two or more straight lines connected between them by unknown tipping points. The SEGMENTED method was developed in the ‘Segmented’ R package (Muggeo, 2008). The broken linear predictor may be defined by two equation models described as follows, where (4.4) is the linear predictor before the tipping point (ψ) and (4.5) the linear predictor after the tipping point (Küchenhoff, 1996). In these models, β_0 represents the left side intercept, β_1 the slope parameter of the linear regression situated on the left side of tipping point, β_2 the difference in slope between the two linear regressions around the tipping point, ψ is the tipping point and x the CHL concentration. In comparison to the other two methods, SEGMENTED needs a starting value ψ for the tipping which makes it possible to estimate

tipping points by assessing a relevant gap and a ‘difference-in-slope’ coefficient in the linear predictor. If there is no tipping point in the model, the difference-in-slopes parameter has to be zero (Muggeo, 2008). As ψ can be situated along the range of CHL, we tested iteratively each potential tipping point between 5 and 200 $\mu\text{g/L}$ of CHL. The final tipping point chosen by SEGMENTED is the mean of each tipping point found in the range of CHL. We also evaluated the standard error of tipping points.

$y = \mu + \alpha_i$ **Equation 4.1. Equation model obtained with the TMEAN method.**

$F = (\text{RSS}-\text{ESS}) / (\text{ESS}/n-2k)$ **Equation 4.2. Indicator F**

$y = b_i x + a_i$ **Equation 4.3. Equation model obtained with the FSTAT method.**

$y = \beta_0 + \beta_1 x$ **Equation 4.4. Equation model obtained with the SEGMENTED method if $x_i < \psi$.**

$y = (\beta_0 - \beta_2 \psi) + (\beta_1 + \beta_2) x$ **Equation 4.5. Equation model obtained with the SEGMENTED method if $x_i > \psi$.**

4.4.6. Statistical analysis

All statistical tests were carried out with the statistical program R (R Development Core Team, 2013). Non-linear correlations between biodiversity indices and CHL were studied by Spearman correlations.

To test if our tipping points are relevant we applied a statistical test for each of the three methods according to the characteristics of the tipping point such as tipping points in mean values or tipping points in mean values with linear regression. With the z test we analyzed the differences in mean and standard deviation between the total group and groups before and

after tipping point found by TMEAN. To show if tipping points found by FSTAT are relevant we performed an expF statistical test (Andrews and Ploberger, 1994) which makes it possible to reject a tipping point if expF becomes too large (Zeileis et al., 2002). For the SEGMENTED method we applied a Davies test (Davies, 1977) which checks whether there is a change of slope.

4.5. Results

4.5.1. Diversity indices and Chlorophyll α

In the Dombes region, we observe an average of 15 aquatic plant species per pond (Table 4.2) for a total of 79 different species recorded in all fish ponds (Table 4.3), the most numerous species being of *Najas* sp., *Potamogeton* sp. and *Myriophyllum* sp. The Jackknife estimation of species richness is 19 aquatic plant species per pond (Table 4.2). Species are more or less equitably distributed in ponds (Simpson and Evenness indices of 0.7).

A total of 62 genera of phytoplankton are recorded in fish ponds (Table 4.3), for an average of 29 different genera per pond (Table 4.2). High values of Evenness, Simpson index and Fisher's alpha in phytoplankton are observed, meaning that species are close to being evenly distributed. In dragonfly group, a total of 27 different species are observed with an average of 12 dragonfly species in Dombes fish ponds. An average of 9 different aquatic macro-invertebrate families is recorded per pond, while we observed a total of 34 different macro-invertebrate families. Furthermore, in macro-invertebrates, dragonflies and aquatic plants, Fisher's alpha show that some species have huge abundances compared to other species.

Although CHL is an estimation of phytoplankton biomass, all diversity indices calculated for phytoplankton are not significantly correlated with CHL (Table 4.4). Highest correlations of -0.8 are found for aquatic plants, indicating a clear diversity decrease with increasing CHL. Dragonflies and macro-invertebrates are also negatively correlated by CHL, but to a lower degree. Furthermore, all diversity indices are not significantly correlated by CHL in the same taxonomic groups. For instance, for macro-invertebrates only non-parametric indices (observed richness and Jackknife) are more negatively correlated by CHL, while the other indices are not correlated. Evenness is not significantly correlated with CHL in all groups.

Table 4.2. Mean and standard deviation of diversity indices for taxonomic groups sampled in the fish ponds of the Dombes study area, France. Phytoplankton was determined at the genus level, aquatic plants and dragonflies at the species level and macro-invertebrates at the family level.

	Observed richness	Jackknife 1st order	Fisher's alpha	Simpson	Evenness
Aquatic plants	15.0 ± 9.3	19.1 ± 10.5	2.6 ± 1.3	0.7 ± 0.2	0.7 ± 0.1
Phytoplankton	28.7 ± 3.4	32.1 ± 4.3	4.6 ± 0.6	0.9 ± 0.04	0.8 ± 0.06
Dragonflies	11.9 ± 3.2	12.7 ± 3.4	2.0 ± 0.5	0.7 ± 0.1	0.7 ± 0.1
Macro-invertebrates	9.3 ± 4.6	12.5 ± 6.1	2.3 ± 1.4	0.5 ± 0.3	0.5 ± 0.3

4.5.2. Statistical test for determination of tipping points

Davies, expF and z statistical tests show the significance of tipping points. Except for macro-invertebrates, relevant tipping points (Table 4.5) are found when diversity indices are significantly and negatively correlated to CHL (Table 4.4), in particular for aquatic plants. Hence, the significance of tipping point is in a strong relationship with the results of the Spearman correlations. On the contrary, we do not find relevant tipping points for all cases of significant correlations because the relationship is linear, such as in case of macro-invertebrate richness. Moreover, in two cases of Evenness, we obtain relevant tipping points

Table 4.3. Totality of aquatic plant species (n= 79), phytoplankton genera (n = 62), dragonfly species (n = 27) and macro-invertebrate families (n = 34) observed in all fish ponds sampled in the Dombes region. Species are recorded from the most numerous to the rarest (second column of aquatic plants and phytoplankton follows the first one).

Aquatic plant species	Phytoplankton genera	Dragonfly species	Macro-invertebrate families		
<i>Najas marina</i>	<i>Sparganium angustifolium</i>	<i>Anabaena</i>	<i>Fragilaria</i>	<i>Ischnura elegans</i>	<i>Corixidae</i>
<i>Potamogeton trichoides</i>	<i>Potamogeton x zizii</i>	<i>Scenedesmus</i>	<i>Cymbella</i>	<i>Coenagrion puella</i>	<i>Hydrac</i>
<i>Myriophyllum spicatum</i>	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Aphanizomenon</i>	<i>Micractinium</i>	<i>Orthetrum albistylum</i>	<i>Chironomidae</i>
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	<i>Glyceria sp.</i>	<i>Ceratium</i>	<i>Gomphonema</i>	<i>Erythromma viridulum</i>	<i>Caenidae</i>
<i>Najas minor</i>	<i>Scirpus lacustris</i>	<i>Pediastrum</i>	<i>Micrasterias</i>	<i>Erythromma najas</i>	<i>Baetidae</i>
<i>Phalaris arundinacea</i>	<i>Utricularia ochroleuca</i>	<i>Trachelomonas</i>	<i>Pinnularia</i>	<i>Sympetrum sanguineum</i>	<i>Ceratopogonidae</i>
<i>Potamogeton crispus</i>	<i>Nitella tenuissima</i>	<i>Chlorococcum</i>	<i>Meridion</i>	<i>Chalcolestes viridis</i>	<i>Planorbidae</i>
<i>Potamogeton nodosus</i>	<i>Sparganium erectum</i>	<i>Staurastrum</i>	<i>Merismopedia</i>	<i>Libellula depressa</i>	<i>Coenagrionidae</i>
<i>Lemna gibba</i>	<i>Luronium natans</i>	<i>Cryptomonas</i>	<i>Kirchneriella</i>	<i>Lestes sponsa</i>	<i>Chaoboridae</i>
<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>Mentha aquatica</i>	<i>Nitzschia</i>	<i>Phormidium</i>	<i>Orthetrum cancellatum</i>	<i>Physidae</i>
<i>Utricularia australis</i>	<i>Juncus conglomeratus</i>	<i>Crucigenia</i>	<i>Spirulina</i>	<i>Libellula quadrimaculata</i>	<i>Pleidae</i>
<i>Oenanthe aquatica</i>	<i>Marsilea quadrifolia</i>	<i>Euglena</i>	<i>Cosmarium</i>	<i>Crocothemis erythraea</i>	<i>Limnephilidae</i>
<i>Lemna minor</i>	<i>Zannichellia palustris</i>	<i>Coelastrum</i>	<i>Mougeotia</i>	<i>Anax imperator</i>	<i>Sphaeriidae</i>
<i>Elatine alsinastrum</i>	<i>Juncus effusus</i>	<i>Phacus</i>	<i>Uroglena</i>	<i>Sympetrum sp.</i>	<i>Glossiphoniidae</i>
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	<i>Potamogeton acutifolius</i>	<i>Melosira</i>	<i>Amphora</i>	<i>Anax parthenope</i>	<i>Lymnaeidae</i>
<i>Potamogeton lucens</i>	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	<i>Ankistrodesmus</i>	<i>Chodatella</i>	<i>Lestes virens</i>	<i>Dytiscidae</i>
<i>Polygonum amphibium</i>	<i>Eleocharis acicularis</i>	<i>Cyclotella</i>	<i>Chroococcus</i>	<i>Anaciaeshna isosceles</i>	<i>Haliplidae</i>
<i>Eleocharis palustris</i>	<i>Callitriche sp.</i>	<i>Microcystis</i>	<i>Synura</i>	<i>Sympecma meridionale</i>	<i>Leptoceridae</i>
<i>Trapa natans</i>	<i>Riccia fluitans</i>	<i>Closterium</i>	<i>Nostoc</i>	<i>Sympetrum fonscolombii</i>	<i>Dixidae</i>
<i>Rorripa amphibia</i>	<i>Polygonum lapathifolium</i>	<i>Strombomonas</i>	<i>Gonium</i>	<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	<i>Culicidae</i>
<i>Potamogeton gramineus</i>	<i>Elatine sp.</i>	<i>Botryococcus</i>	<i>Closteriopsis</i>	<i>Sympecma fusca</i>	<i>Noteridae</i>
<i>Ranunculus peltatus</i>	<i>Iris pseudacorus</i>	<i>Spirogyra</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Brachytron pratense</i>	<i>Crambidae</i>
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	<i>Lycopus europaeus</i>	<i>Synedra</i>		<i>Enallagma cyathigerum</i>	<i>Naucoridae</i>
<i>Nitella flexilis</i>	<i>Gallium palustris</i>	<i>Chlamydomonas</i>		<i>Platycnemis pennipes</i>	<i>Argulidae</i>
<i>Chara globularis</i>	<i>Scirpus maritimus</i>	<i>Dinobryon</i>		<i>Aeshna affinis</i>	<i>Hydrophilidae</i>
<i>Chara braunii</i>	<i>Potamogeton berchtoldii</i>	<i>Actinastrum</i>		<i>Coenagrion pulchellum</i>	<i>Limoniidae</i>
<i>Callitriche hamulata</i>	<i>Rumex conglomeratus</i>	<i>Eudorina</i>		<i>Sympetrum striolatum</i>	<i>Erpobdellidae</i>
<i>Elatine hexandra</i>	<i>Juncus articulatus</i>	<i>Peridinium</i>			<i>Ephydridae</i>
<i>Phragmites australis</i>	<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>Navicula</i>			<i>Libellulidae</i>
<i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Potamogeton sp.</i>	<i>Planktothrix</i>			<i>Ecnomidae</i>
<i>Nitella sp.</i>	<i>Typha angustifolia</i>	<i>Dictyosphaerium</i>			<i>Polycentropodidae</i>
<i>Nymphoides peltata</i>	<i>Utricularia intermedia</i>	<i>Selenastrum</i>			<i>Rhagionidae</i>
<i>Spirodela polyrhiza</i>	<i>Cyperaceae</i>	<i>Tetraedron</i>			<i>Sialidae</i>
<i>Potamogeton pusillus</i>	<i>Glyceria maxima</i>	<i>Diatoma</i>			<i>Tabanidae</i>
<i>Ranunculus flammula</i>	<i>Polygonum minus</i>	<i>Gyrosigma</i>			
<i>Elatine hydropiper</i>	<i>Potamogeton natans</i>	<i>Chloromonas</i>			
<i>Chara sp.</i>	<i>Ranunculus sceleratus</i>	<i>Pandorina</i>			
<i>Cyperus sp.</i>	<i>Sparganium emersum</i>	<i>Zygnema</i>			
<i>Gramineous sp.</i>	<i>Stachys palustris</i>	<i>Rhodomonas</i>			
<i>Ludwigia palustris</i>		<i>Pseudanabaena</i>			

even if there is no significant correlation. With SEGMENTED, significant tipping points evaluated by the Davies test are observed for low standard errors (Table 4.5). The main differences between the three statistical methods for the determination of tipping points are shown in Figure 4.1. The method TMEAN shows big steps in the mean and a variation of the confidence interval around the tipping point. For instance, in the case of observed richness, a tipping point at 38 µg/L of CHL is observed with a difference in the mean from 21 aquatic plant species in the group before tipping point to 8 species in the group after. FSTAT shows some similar results to TMEAN and shows two linear regressions separated in tipping point by a step for all diversity indices. The coefficients of the linear regressions are significantly different before and after tipping point. FSTAT differs from the other two statistical methods in sometimes having two observed tipping points (e.g. at 9 µg/L and at 61 µg/L of CHL for observed species richness and Jackknife index). FSTAT showed that the diversity of aquatic plants was relatively high for low values of CHL inferior to 9 µg/L of CHL. For a range between 9 and 61 µg/L of CHL the diversity decreases significantly, and above to 61 µg/L a second slower decrease of aquatic plant diversity with increasing CHL is observed.

Table 4.4. Spearman’s rank correlation coefficients between median of chlorophyll α in spring and the diversity indices for each group in the fish ponds of the Dombes study area, France; p-value < 0.05 *, p-value < 0.01 ** and p-value < 0.001 *.**

	Observed richness	Jackknife	Fisher's alpha	Simpson	Evenness
Aquatic plants	-0.863***	-0.837***	-0.819***	-0.580**	0.238
Phytoplankton	-0.311	-0.246	-0.293	-0.186	-0.183
Dragonflies	-0.471**	-0.437**	-0.447**	-0.425**	-0.064
Macro-invertebrates	-0.556***	-0.503**	-0.139	-0.115	0.225

In contrast to the two previous methods, SEGMENTED shows two linear regressions joined around the tipping point and with no step. The main difference of this method when compared to the others relates to the fact that a tipping point is not fixed but estimated and provides a range where a tipping point could be situated (shown by the solid horizontal lines in Figure 4.1). Similarly to FSTAT in observed species, SEGMENTED find a tipping point near 60 µg/L with a standard error of around 17 µg/L of CHL. A significant decrease is observed from 26 to 8 species before the tipping point and is lower, from 8 to 4 species, after it.

All tipping points are listed in Table 4.5 for the three different statistical tests for each diversity index and for each taxonomic group. As observed in the Figure 4.1 and depending of the method used, one or two tipping points are found. Only one tipping point is observed for each taxonomic group with SEGMENTED and TMEAN, while FSTAT find two tipping points in observed richness and Jackknife for aquatic plants. The variation between tipping points is very high between the three statistical methods. For instance, TMEAN determine a tipping point at 80 µg/L of CHL with Evenness, while SEGMENTED and FSTAT find no tipping point (Figure 4.1).

4.5.3. Tipping points and species diversity

For aquatic plants, tipping points are observed between 9 and 80 µg/L of CHL (Figure 4.1, Table 4.5) with all indicators and statistical tests and all tipping points being significant, except for three (e.g. SEGMENTED method in Simpson index, FSTAT and SEGMENTED methods in Evenness). With the SEGMENTED method tipping points are very close to 60 µg/L of CHL for all indices for aquatic plants. However, the results in Evenness and Simpson indices in the SEGMENTED method show no relevant tipping points due to higher standard errors of tipping points.

No significant tipping points are determined in phytoplankton group. In macro-invertebrates group only two tipping points evaluated with FSTAT are observed at 145 and 154 $\mu\text{g/L}$ in reciprocally Fisher's alpha and Evenness indices (Figure 4.2). In dragonflies, only one relevant tipping point is observed at 79 $\mu\text{g/L}$ of CHL in the case of Fisher's alpha which is evaluated with TMEAN method (Figure 4.3).

Furthermore, the variation is high in comparing tipping points in the different diversity indices within each taxonomic group. Observed richness and Jackknife show the same results between all groups, while different tipping points are observed in the other indices. For instance, tipping point values for macro-invertebrates are observed at 154 $\mu\text{g/L}$ of CHL in Fisher's alpha and 145 $\mu\text{g/L}$ in Evenness, while no relevant tipping points are observed for the other indices.

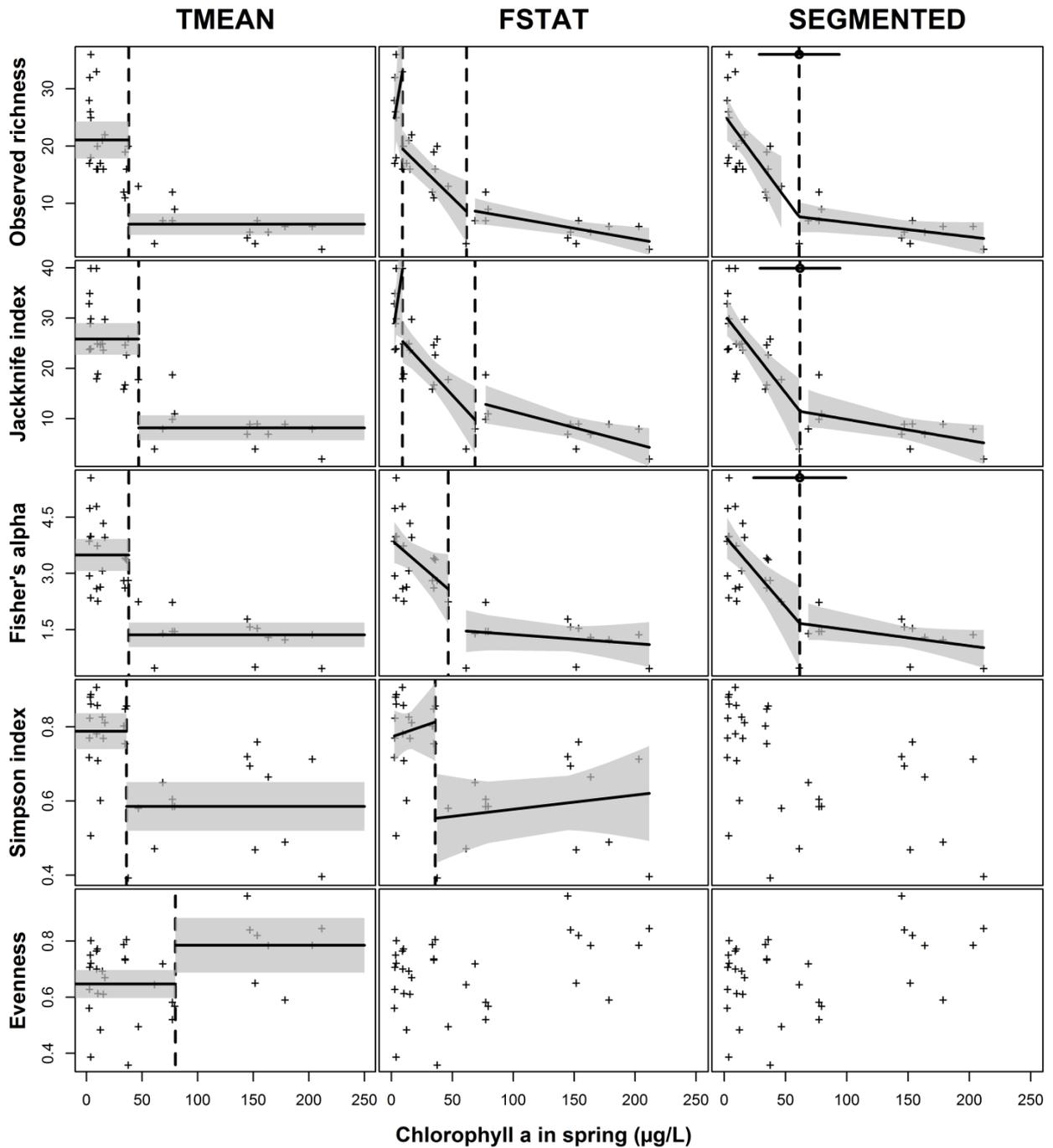


Fig. 4.1. Determined tipping points for aquatic plants in the fish ponds of the Dombes study area, France. Three statistical methods TMEAN, FSTAT, SEGMENTED and five different diversity indices are used to calculate the tipping points in relation to the median of chlorophyll *a* in spring. The solid line represents the linear model with its confidence interval at 95% (grey area). The vertical dashed line represents a tipping point and the horizontal solid line for the SEGMENTED method represents the standard error of tipping point.

Table 4.5. Relevant tipping points in $\mu\text{g/L}$ of chlorophyll α found with the three statistical methods (TMEAN, FSTAT and SEGMENTED) for different diversity indices in fish ponds of the Dombes study area, France. Relevant tipping points are observed in different taxonomic groups, except in phytoplankton. The sing “/” indicates cases where no significant tipping points are found. Significance tests were applied to evaluate the relevance of tipping points: p-value < 0.05 *, p-value < 0.01 ** and p-value < 0.001 *. With the SEGMENTED method, tipping points are determined with their standard errors indicated in parenthesis. \searrow indices decreases after the tipping point ; \nearrow indices increase after the tipping point; \rightarrow indices are stable after the tipping point.**

		Observed richness	Jackknife	Fisher's alpha	Simpson	Evenness
Aquatic plants	TMEAN	38** \searrow	47*** \searrow	38*** \searrow	36*** \searrow	80* \nearrow
	FSTAT	9* \searrow	9* \searrow	47* \searrow	36* \rightarrow	/
		61** \searrow	69** \searrow			
	SEGMENTED	61 (\pm 16)*** \searrow	61 (\pm 17)** \searrow	61 (\pm 18)** \searrow	/	/
Macro- invertebrates	TMEAN	/	/	/	/	/
	FSTAT	/	/	154*** \searrow	/	145* \nearrow
	SEGMENTED	/	/		/	/
Dragonflies	TMEAN	/	/	79* \searrow	/	/
	FSTAT	/	/	/	/	/
	SEGMENTED	/	/	/	/	/

4.6. Discussion

4.6.1. Determination and evaluation of tipping points

Transitions in an ecosystem may have negative impacts by gradually changing the environment or by discrete perturbations when a critical threshold is passed (Bestelmeyer et al., 2011). In our study, tipping points represent a significant change in different diversity

indices along a gradient of CHL. Although the three methods are based on a linear model, results show an important variation of tipping points between the three methods. TMEAN shows a big step for the regression line at the tipping points and the differences before and after the tipping point are specified in the mean of the diversity index and a variation in the confidence interval. The advantage of this method lies in the evaluation of a threshold by modeling the groups by their means. However, TMEAN is a simplistic method and does not show the dose effect of CHL concentrations before and after the tipping point. Results between FSTAT and TMEAN are quite similar and tipping points are estimated at a certain point of the dataset. FSTAT shows two linear regressions separated in a tipping point by a step and a variation of linear coefficients close to tipping point. In contrast to TMEAN, FSTAT shows the dose effect of CHL with linear regressions before and after the tipping point.

On the contrary, the SEGMENTED method does not show a threshold effect with a particular point along the CHL gradient, but shows two linear regressions articulated around the tipping point. The strength of this method lies in the fact that a tipping point may be evaluated with a standard error and hence shows a range where the tipping point can be situated.

Although SEGMENTED is a more complex method to determine tipping point than TMEAN or FSTAT, SEGMENTED is more adapted to evaluating ecological shifts in ecosystems due to the fact that there is no interruption (no step) in the model evaluated by SEGMENTED and consequently the biological meaning of the tipping point is easier to determine.

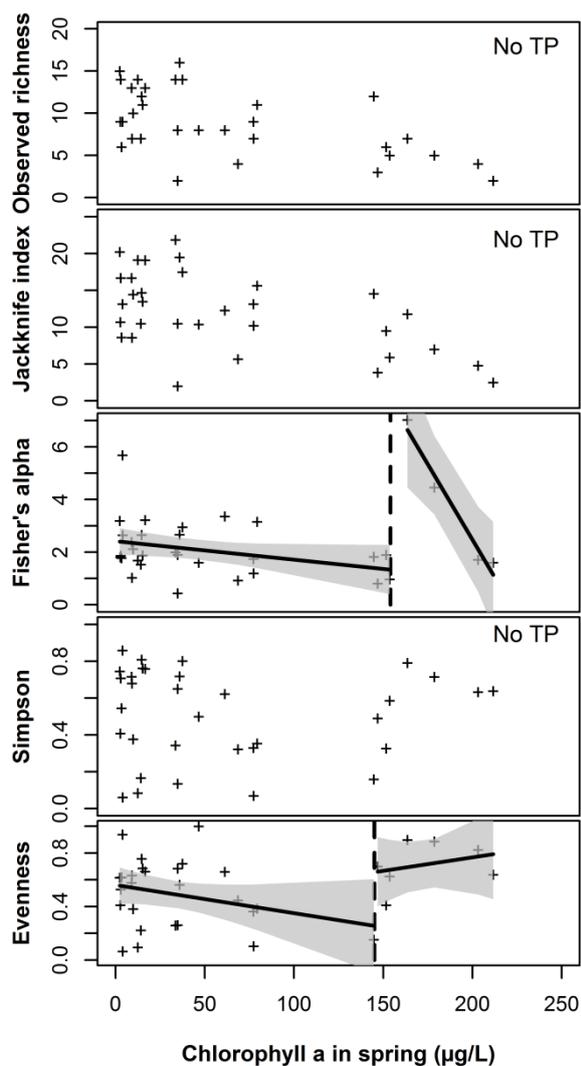


Fig. 4.2 Determined tipping points for macro-invertebrates in the fish ponds of the Dombes study area, France with the statistical method FSTAT. Five different diversity indices are used to calculate the tipping points in relation to the median of chlorophyll α in spring. No TP means that no tipping point is observed.

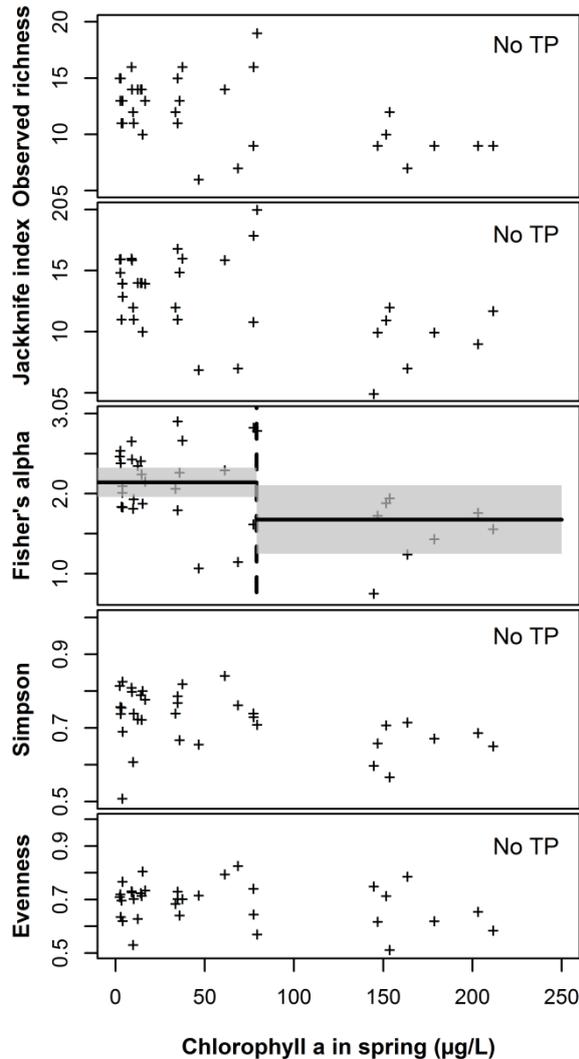


Fig. 4.3. Relevant tipping points for dragonflies in the fish ponds of the Dombes study area, France with the statistical method TMEAN. Five different diversity indices are used to calculate the tipping points in relation to the median of chlorophyll α in spring. No TP means that no tipping point is observed.

4.6.2. Tipping points and diversity indices

Nutrient enrichment in eutrophic waterbodies leads to transitions from stable dynamics in phytoplankton to dynamics dominated by Cyanobacteria which may cause massive mortality of fish or benthic animals by oxygen depletion (Batt et al., 2013; Smith et al., 2006). Although CHL remains the best parameter for the evaluation for phytoplankton biomass

(Huot et al., 2007), phytoplankton diversity indices are not significantly influenced by CHL. Our results show that the diversity of phytoplankton is not a good indicator of the impact of eutrophication and no relevant tipping points are observed. Similar to our results, Pálffy et al. (2013) also state that eutrophication does not necessarily impact the diversity and the evenness of phytoplankton. However, Jacobsen and Simonsen (1993) show a significant decrease in phytoplankton diversity and evenness for high phytoplankton biomass. Phytoplankton dynamics are very complex in ponds and are influenced by a large number of interacting factors and not only on a specific driver (Dodson et al., 2000). Furthermore, Pálffy et al. (2013) show that the use of diversity indices based on species number and abundance are inappropriate in some phytoplankton communities and recommend to study functional traits of species.

The average richness of 15 aquatic plants per fish pond in our study area is relatively high compared to ponds in England where a mean of 10 aquatic plants is observed (Williams et al., 2003). The aquatic plants community is the taxonomic group the most impacted by CHL in our study. Although the competition between phytoplankton biomass and aquatic plants has already been studied (Declerck et al., 2005; Scheffer, 2004; Scheffer et al., 1993), few studies have defined a threshold where aquatic plants community significantly decrease due to high biomass of phytoplankton. All tipping points for aquatic plants with all tests and all indicators are observed between 9 and 80 $\mu\text{g/L}$, with the most around 60 $\mu\text{g/L}$. High diversity of aquatic plants is observed with lower concentrations of CHL and significant low values of aquatic plant diversity are observed around 60 $\mu\text{g/L}$. Our results enhance the study of Robin et al. (2013) which show a significant decrease of biodiversity after 50 – 60 $\mu\text{g/L}$ in the median of the year of CHL (spring and summer) in fish ponds in the Dombes area from 2007 to 2009. The evenness of aquatic plants seems to be the least impacted by CHL. These results also

supplement the study of Arthaud et al. (2012a) who found that the evenness of plant species does not differ when the nutrient concentrations increase in fish ponds.

Although pond areas make a high contribution to the local biodiversity to aquatic plants, they also promote the diversity of macro-invertebrate (Davies et al., 2008). The diversity of macro-invertebrates in the Dombes area is similar to some ponds in the central Apennines where a range of from 3 to 17 macro-invertebrate families has been recorded (Solimini et al., 2008). The Dombes area is also characterized by a high diversity in dragonflies and a high species conservation due to the presence of rare species, *Leucorrhinia pectoralis*, *Lestes barbarus* and *Lestes virens* (Leclerc et al., 2011). In dragonflies and macro-invertebrates, relevant tipping points are observed in few cases and the evaluation of tipping points is relatively high depending on the diversity indices. Only one relevant tipping point with the TMEAN method is observed near 79 $\mu\text{g/L}$ of CHL for dragonflies. Observed richness and Jackknife for macro-invertebrates are negatively correlated to CHL while the other diversity indices are in most cases less correlated to CHL, especially for Evenness and Simpson indices. However, no tipping points are observed in observed richness and Jackknife, while two tipping points superior to 140 $\mu\text{g/L}$ are observed in Fisher's alpha and Evenness assuming that CHL influence the distribution of macro-invertebrate families. The impact of CHL on the richness of macro-invertebrates is also supported by results of Solimini et al. (2008) who observe significant negative correlations between richness-based metrics along a CHL gradient.

Finally, through all diversity indices in the different taxonomic groups, observed richness and Jackknife show the same results, while different tipping points are observed in the other indices. However, observed richness is down-biased for the estimation of the complete species richness in a local assemblage (Lande, 1996; Magurran and McGill, 2011). Thereby the Jackknife index is the most adequate indices to evaluate a change in species diversity.

4.6.3. Tipping points and ecological status

Fish ponds, especially carp ponds, are usually characterized by very high concentrations of nutrients and CHL as well as by a low water transparency and low diversity of aquatic plants (Lemmens et al., 2013). This is often due to subsequent enrichment in nutrients and organic matter for fish farming (Arthaud et al., 2013). While the average of aquatic plant species is relatively high in the Dombes region, eutrophic fish ponds exceeding 60 µg/L of CHL in our study had very low aquatic plant diversity. This low levels of aquatic plant species is due firstly to the reduction of light availability related to high phytoplankton biomass (Declerck et al., 2005; Scheffer et al., 1993) and secondly to the competition for nutrients (Declerck et al., 2005) which can ultimately lead to exclusion of aquatic plants.

According to the WFD (Moss et al., 2003) and Søndergaard et al. (2005b), tipping points close to 60 µg/L correspond to the change from a “poor” to a “bad” ecological state. Thus, the tipping points observed for the aquatic plant group with 9 µg/L of CHL correspond to a change in ecological state from “high” to “good”. However, our results suggest that our species diversity within the 10 to 60 µg l⁻¹ range can be classified as a “good” ecological status rather than “poor” as in the WFD (Moss et al., 2003), or moderate or poor by Søndergaard et al. (2005b). Due to the fact that the most critical values are observed around 60 µg/L with the SEGMENTED method, we can recommend not exceeding a concentration of 60 µg/L of CHL to preserve higher plant diversity and a “good” ecological status in fish ponds. Furthermore, the diversity of fish ponds tends to increase at intermediate productivity levels (e.g. meso-eutrophic and eutrophic systems) when abundance and richness of aquatic plants is higher. (Declerck et al., 2005). Consequently the competition between aquatic plants and phytoplankton biomass may impact all other taxonomic groups of the ponds.

4.7. Conclusion

In the Dombes region, fish ponds are characterized by a high diversity of aquatic plants, phytoplankton, dragonflies and aquatic macro-invertebrates. However, very high levels of CHL due to fish farming practices can be related to significant loss of biodiversity in aquatic plants, dragonflies and macro-invertebrates. The diversity of phytoplankton is not impacted by CHL and no relevant tipping points are observed in this group.

Aquatic plants are the most impacted by CHL, where almost all tipping points are observed at around 60 µg/L of CHL. Relevant tipping points in dragonflies and macro-invertebrates are observed at higher concentrations. Our results show that the estimation of tipping points vary strongly depending on the statistical methods used due to the fact the biological meaning of the tipping point is easier to determine.

Our findings also show a high variation in tipping points between diversity indices. CHL does not have the same impact according to the diversity indices used and this difference lead to a significant variation between tipping points. Here, the Jackknife index is the most adequate diversity index.

The estimation of the tipping point in this study occurs at special times. However, each observation is evaluated at different moments of temporal states of ponds. Thus, the next point of this study is the evaluation of tipping point along a time gradient, i.e. the age of ponds.

4.8. Réponses aux hypothèses posées.

Ce chapitre nous a permis de répondre aux trois hypothèses initialement émises. Nous allons ici détailler les réponses apportées.

H 4.1 : Les points de basculement varient suivant le groupe taxonomique considéré.

Cette hypothèse est validée. Nous avons pu en effet constater que les groupes taxonomiques diffèrent des uns des autres au niveau des points de basculement. Le groupe taxonomique le plus impacté par la concentration de la chlorophylle α est le groupe des plantes aquatiques et la majorité des points de basculement pour ce groupe d'espèces a pu être observée aux alentours de 60 $\mu\text{g/L}$ de chlorophylle α . A l'inverse, le groupe du phytoplancton n'est pas influencé par l'augmentation de la concentration en chlorophylle α dans les étangs piscicoles, et aucun point de basculement n'a pu être déterminé pour ce groupe. Des points de basculement pour les macro-invertébrés et les Odonates ont pu être également observés, mais seulement dans des cas précis :

- avec l'indice alpha de Fisher pour les Odonates et avec la méthode statistique TMEAN
- avec l'indice alpha de Fisher et l'indice d'équitabilité de Shannon avec la méthode statistique FSTAT pour le groupe des macro-invertébrés.

Les valeurs observées dans ces deux groupes étaient supérieures à celles observées pour le groupe taxonomique des plantes aquatiques.

H 4.2 : Les points de basculement ne varient pas suivant les cinq indices de diversité au sein d'un même groupe taxonomique.

Cette hypothèse est réfutée. En effet, les points de basculement varient suivant les indices de diversité observés (richesse, hétérogénéité, abondance des individus ou équitabilité). Pour le groupe taxonomique des Odonates, par exemple, seul un point de basculement a été observé à une concentration de 79 $\mu\text{g/L}$ de chlorophylle α avec l'indice alpha de Fisher, mais pas avec d'autres indicateurs. Il en est de même pour les macro-invertébrés, où les points de basculement ont été observés avec l'indice alpha de Fisher et l'indice d'équitabilité de Shannon, pour des valeurs supérieures à 140 $\mu\text{g/L}$ de chlorophylle α . Pour les plantes aquatiques, les points de basculement ont été observés pour l'ensemble des cinq indices de diversité, et variaient entre 9 $\mu\text{g/L}$ et 80 $\mu\text{g/L}$ suivant l'indice observé.

H 4.3 : les points de basculement ne varient pas suivant les différentes méthodes statistiques appliquées.

Cette hypothèse est réfutée. Bien que les trois méthodes statistiques soient basées sur des régressions linéaires, les points de basculement diffèrent suivant la méthode statistique utilisée. La méthode FSTAT permet de montrer deux régressions linéaires disjointes séparées au niveau du point de basculement. Cependant, cette méthode d'analyse est à écarter car dans certains cas, il est très difficile de déterminer un sens écologique aux points de basculement observés avec FSTAT. Les deux autres méthodes TMEAN et SEGMENTED sont complémentaires. TMEAN utilise une ANOVA et permet de déterminer des points de basculement par rapport à la moyenne des groupes situés avant et après le seuil. La méthode SEGMENTED permet, quant à elle, de déterminer un point de basculement par rapport à deux

régressions linéaires liées entre elles. Ces deux méthodes montrent donc deux points de basculement différents. Dans certains cas des points de basculement peuvent être déterminés avec la méthode TMEAN, mais aucun avec la méthode SEGMENTED. C'est notamment le cas pour le groupe des plantes aquatiques où l'on observe un point de basculement à une concentration de 36 µg/L pour l'indice de Simpson et 80 µg/L de chlorophylle α pour l'équitabilité de Shannon avec la méthode TMEAN, mais aucun avec la méthode SEGMENTED.

**Chapitre 5 . Variations
annuelles dans la
détermination des points de
basculement : influence des
conditions environnementales**

5.1. Préambule

D'après le chapitre précédent, la communauté des plantes aquatiques est le groupe taxonomique le plus impacté par la chlorophylle α en relation avec la détermination des points de basculement. La plupart des points de basculement pour les plantes aquatiques a été observée à des valeurs proches de 60 $\mu\text{g/L}$ de chlorophylle α sur l'année 2008. Une étude plus poussée sur ce groupe taxonomique a donc été réalisée.

Les analyses ont également révélé une forte variation des points de basculement entre les cinq indices de diversité. La richesse spécifique a été démontrée comme répondant le mieux au changement de régime en comparaison avec l'abondance des individus (indice alpha de Fisher), l'hétérogénéité entre individu (indice de Simpson), ou l'équitabilité des espèces (indice d'équitabilité de Shannon). Ainsi, l'indice de Jackknife de premier ordre a été démontré comme étant le plus adéquat pour analyser les points de basculement dans les étangs.

D'autre part, suivant les trois méthodes statistiques analysées pour évaluer les points de basculement, la méthode TMEAN (évaluation par la moyenne) et la méthode SEGMENTED (évaluation par deux régression linéaires) se sont révélées être des méthodes plus judicieuses que la méthode FSTAT. En effet, il a été parfois difficile de trouver un sens écologique aux points de basculement déterminés avec la méthode FSTAT, alors que les deux autres méthodes montrent des résultats plus cohérents.

Dans le chapitre précédent, les points de basculement ont été analysés à un temps donné (année 2008). Ce quatrième chapitre sera consacré à l'évolution des points de basculement pour la communauté des plantes aquatiques, le groupe taxonomique où la plus grande majorité des points de basculement a pu être observé, suivant plusieurs années

d'échantillonnage. L'indice de Jackknife du premier ordre, ainsi que les méthodes TMEAN et SEGMENTED ont été choisis pour évaluer statistiquement les points de basculement et des changements du système.

Nous allons donc répondre à plusieurs hypothèses :

H 5.1 : les points de basculement varient suivant les années.

H 5.2 : les conditions météorologiques ont un effet sur le milieu entraînant une variation des points de basculement

Ce chapitre se base sur l'article : Vanacker et al. 2016. **Determination of tipping points for aquatic plants and water quality parameters in fish pond systems. A multi-year approach.** *Ecological Indicators* 64, 39-48.

**Determination of tipping points for aquatic plants and water quality
parameters in fish pond systems: a multi-year approach**

Marie Vanacker¹, Alexander Wezel¹, Florent Arthaud², Mathieu Guérin¹ and Joël Robin¹

Ecological Indicators 64 (2016) 39-48

¹Department of Agroecology and Environment, ISARA Lyon (member of the University of Lyon), 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon, France.

²University Savoie Mont-Blanc, CARRTEL, 73000 Chambéry, France.

5.2. Abstract

High levels of nutrients in fish ponds by fish farming may cause significant eutrophication leading to a loss in species richness and a decrease of cover of aquatic plants to phytoplankton dominance. This shift can be represented by a tipping point where a significant change in the state of the ecosystem is observed such as a change from high to low aquatic plants species richness and cover. A total of 100 fish ponds were studied during five years in the Dombes region, France, to determine tipping points in aquatic plant richness and cover using chlorophyll α (CHL), water transparency, Total N (TN) and Total P (TP) gradients with two statistical methods. The relationships between tipping points, nutrient loads and yearly variations in weather conditions were also evaluated. Looking at the five years data, tipping points were observed in aquatic plant richness at 6 and 60 $\mu\text{g/L}$ for CHL, and at 3.90 mg/L for

TN concentration; as well as at 70 cm for water transparency, but no tipping point was found with TP. For aquatic plant cover, tipping points were observed at 11 µg/L for CHL, 2.42 mg/L for TN, 0.05 mg/L for TP, and at 62 cm for water transparency. These tipping points showed a significant decrease of aquatic plant species richness and cover, linked to the nutrient concentrations which drive the competition between the primary producers phytoplankton and aquatic plants. However, tipping points could vary significantly between years. The inter-annual variability may be due to an early occurrence of phytoplankton blooms in some ponds in a year preventing the establishment of aquatic plants, and thus influencing the value of tipping points. Weather conditions influence the competition between primary producers by impacting chlorophyll α and nutrients concentrations. When weather conditions supported increased nutrient concentrations, the development of phytoplankton and aquatic plants was facilitated and tipping points in aquatic plant richness and cover occurred with relatively high values. Thus, a significant decrease of plant cover and richness occurred at higher level of nutrients compared to the other years. In these cases, aquatic plants dominated over phytoplankton for the spring period, and also often during summer. In conclusion, tipping points observed are mainly linked to the competition between aquatic plants and phytoplankton. In shallow and eutrophic systems like fish ponds where nutrients are not a limiting resource, weather conditions act temporarily during spring as the main regulator of this competition.

Highlights

- Using a dataset of 100 fish ponds, we determined tipping points for aquatic plant richness and cover in fish ponds along a gradient of chlorophyll α , water transparency, Total N or Total P and over different years.

- We evaluated the relationship between tipping points, nutrient loads and weather conditions.
- The major tipping points ranged between 5 and 15 µg/L chlorophyll α concentrations.
- Tipping points can vary from year to year due to the influence of weather conditions on the competition between phytoplankton and aquatic plants.

Keywords

Macrophytes; phytoplankton; fishpond biodiversity; regime shifts; shallow lake; Dombes area.

Abbreviations

CHL, chlorophyll α ; TP, total phosphorus; TN, total nitrogen; TMEAN, threshold by mean method; SEGMENTED, segmented method;

5.3. Introduction

Freshwater waterbodies such as lakes and ponds are very numerous covering more than 3 % of the earth's surface (Downing et al., 2006). Most of ponds have small catchment areas, have their own physical-chemical characteristics and are physically heterogeneous habitats (Williams et al., 2003), making them highly different from one to another. Thus, ponds may vary considerably in species richness of the different communities, allowing a

high diversity at the regional scale (Davies et al., 2008; Oertli et al., 2002; Rosset et al., 2014; Wezel et al., 2014; Williams et al., 2003).

In fish ponds, all aquatic organisms in the food web are influenced by nutrient levels (Declerck et al., 2005; Moss et al., 2003; Søndergaard et al., 2005a) and by fish farming practices (Broyer and Curtet, 2011; Horvath et al., 2002; Lemmens et al., 2013; Oertli et al., 2013). Weather conditions can also influence the state of fish ponds (Scheffer and van Nes, 2007) by particularly promoting phytoplankton biomass with high temperatures (Jacobsen and Simonsen, 1993; Li et al., 2015; Yang et al., 2013). Primary producers such as phytoplankton and aquatic plants, are crucial for the structuration of the food web in fish ponds (Korinek et al., 1987; Pálffy et al., 2013; Scheffer, 2004; van Donk and van de Bund, 2002). Phytoplankton is the main source of primary production and works as a precursor for community-level processes (Korinek et al., 1987; Pálffy et al., 2013). Aquatic plants can promote species diversity at the ecosystem level, especially invertebrate diversity (Declerck et al., 2005; Oertli et al., 2002), decrease nutrient levels and reduce the turbidity of the water column (Scheffer et al., 1993; van Donk and van de Bund, 2002). These two groups respond greatly to changes in the environment and are useful to predict ecosystem change (Beck et al., 2014; Korinek et al., 1987; Pálffy et al., 2013).

Fish farmers commonly use several practices like supplementary feeding and water fertilization to optimize the global productivity of the aquatic ecosystem and specifically to increase fish biomass (Broyer and Curtet, 2012; Horvath et al., 2002; Korinek et al., 1987; Wezel et al., 2013b). However, the excessive input of nutrients can cause a regime shift from high coverage of aquatic plants (clear water state) to phytoplankton dominance (turbid water state or algae blooms) (Jeppesen et al., 1997; Pálffy et al., 2013; Rinke et al., 2009; Scheffer et al., 2009, 2001, 1993). This regime shift may be based on three processes: (1) the turbidity

increases with increased nutrient levels causing phytoplankton growth, (2) aquatic plants decrease turbidity by storing nutrients and competing for light with phytoplankton, and (3) aquatic plants disappear when the turbidity exceed a critical tipping point (Scheffer and van Nes, 2007).

A tipping point may be defined by the threshold where a significant change in the state of an ecosystem is observed (Lenton et al., 2008; May, 1977; Wall, 2007). In this study, a tipping point is defined as a significant change from high to low species diversity and cover in aquatic plants. In fact, a decrease of aquatic plant richness can lead to a decrease of the global productivity of the fish pond system (Scheffer, 2004) due to the fact that aquatic plants promote the diversity of other species such as macro-invertebrates (Declerck et al., 2005).

The aim of this study is first to determine tipping points where significant changes occur in aquatic plant richness and cover using chlorophyll α (CHL), water transparency, Total N (TN) and Total P (TP) gradients, and to evaluate variations over different years with the fish ponds analyzed. Secondly, we evaluate the relationship between tipping points, nutrient loads and yearly variations in weather conditions.

5.4. Materials and Methods

5.4.1. Study area and site selection

The study was carried out in the Dombes region in south eastern France which is characterized by about 1100 man-made fish ponds and 11,500 ha of water surface organized in connected networks. Fish are stocked in spring and are harvested during autumn or winter when ponds are emptied. After a few days or weeks, the ponds are refilled with water from

either upstream fish ponds or from rainfall in the pond catchment. The dominating fish species raised in fish ponds is the common carp with more than 60% on the total fish yield, followed by roach and rudd, and a lower quantity of tench, pike or pikeperch (Wezel et al., 2013b).

The pond surface area varies considerably from 1.8 ha to more than 79 ha and the surface of fish ponds in our data averaged 14.8 ± 13.3 ha. The average of depth of ponds is 0.7 ± 0.2 m with a minimum of 0.3 and maximum of 1.2 m. The average net fish production in the studied fish ponds is 209 ± 142 kg ha⁻¹, ranging from a negative production of -1.4 (less fish harvested at the end than fish placed in the pond at the beginning of the breeding) to a maximum of 720 kg ha⁻¹.

In this study, a total of 100 fish ponds were studied during five years in the Dombes region, France, including 26 ponds which were monitored several years (two or three years). A multiannual study scale was chosen in order to analyze the variability of tipping points over years and to study the seasonal effect due to variations of weather conditions. As fish ponds are emptied every year for fish harvest, the inter-annual variability of the 26 multiannual ponds is significantly different in term of CHL and plant cover (p-value of Levene test <0.001). Thus, a multiannual sampled pond is considered as different form one year to another and the statistical analyses will consider these different years as independent data. The number of ponds sampled per year was: n=24 (2008), n=25 (2009), n=17 (2012), n=21 (2013) and n=13 (2014).

5.4.2. Aquatic plants

Aquatic plants were determined at the beginning of summer, following the protocol described in Arthaud et al. (2013) and Vanacker et al. (2015). The number of sampled

quadrats increased with the surface area of the fish pond and varied from 18 to 140. For each quadrat, submerged and floating aquatic plants were identified to species level and their abundance was recorded using cover-abundance estimates of Braun-Blanquet (1932). The richness of aquatic plants was determined by the Jackknife first order which is the best diversity index to determine tipping points in this taxonomic group (Vanacker et al., 2015). Jackknife first order was developed by Burnham and Overton (1979) and reduces the underestimation of the number of species in an assemblage based on the number represented in the sample. Plant cover of each fish pond was determined by averaging the cover values of each species in each quadrat. A total of 87 aquatic plant species were recorded in the Dombes area during the five years of sampling.

5.4.3. Water samples

In order to decrease the effect of strong temporal variability that occurs in eutrophic waterbodies (Jeppesen et al., 1997), we collected between 6 and 8 samples in spring depending of the year. For each sample, CHL and nutrient concentrations were determined and the water transparency measured. The water quality was evaluated in spring during all the aquatic plant development until the maturity of plants. Water samples were collected with a Van Dorn sampler (Uwitech, Austria) in one point near the outlet of each pond, the deepest part of the pond.

5.4.4. Chlorophyll α

CHL was extracted for 24 h in a 90% acetone solution and was then measured with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 (Schimadzu Corporation, Kyoto, Japan) in 2008 and for the following years with a spectrophotometer JASCO UV/VIS spectrophotometer V-530 (JASCO, Japan) at 630, 645, 663 and 750 nm. The CHL

concentration per unit volume was then calculated using the Parsons and Strickland formula (Parsons and Strickland, 1963).

5.4.5. Water transparency

The transparency of the water was evaluated since 2009 with a Secchi disc in each sampling date. No transparency data was recorded in 2008. However, these missing values were determinate by modelling the transparency from CHL values. In each sampling date in spring 2008, we determinate the transparency by the relationship of the other years $y=142.43 x^{-0.329}$ ($R^2=0.609$, $n=610$) where y is the transparency (cm) and x the CHL.

5.4.6. Nutrient concentrations

TN was measured using nitrogen persulfate reagent powder for digestion method and measured at 410 nm wavelength (HACH method 10072). TP was analyzed by method of PhosVer® 3 with acid persulfate digestion (HACH method 8190).

5.4.7. Weather parameters

Weather parameters such as solar radiation, rainfall and air temperature are commonly used in several fields and are determinant in the evapotranspiration of an ecosystem (Valipour, 2015, 2014; Valipour and Eslamian, 2014). We used daily means of rainfall and air temperature from the Marlieux weather station in central Dombes area. For solar radiation, we used data from two weather stations equidistantly located from Marlieux (Lyon and Macon weather stations) as this data was not available for the Marlieux weather station. Daily mean of weather parameters during spring, from the 21st of March to the 21st of June, was used for comparison between years. Mean daily temperature was calculated by taking into account daily values of temperature. Weather conditions affect the equilibrium of ponds under

extremes conditions leading to a shift in which the system subsequently remains for a long time (Scheffer et al., 2001; Scheffer and van Nes, 2007). A long-term period value of four weeks before the respective sampling date was chosen in order to analyze the effects of weather conditions on water quality parameters and tipping point values, and to evaluate the response of the pond system to general weather condition, and not to extreme situations such as storms. Thus, in order to have the totality of solar radiation, degree days and rainfall which influenced the pond before the sampling date, daily rainfall, daily solar radiation and daily temperature were summed up during the four weeks before the sampling date.

5.4.8.Data analysis

The spring median of nutrients, CHL and transparency were calculated for each fish pond and for each year. As extreme values can often occur in shallow ponds (Scheffer, 2004), the median was selected rather than the mean to have a better representation of these parameters in pond systems.

A Kruskal-Wallis one way analysis and a Wilcoxon post hoc for non-normal distribution, or an ANOVA one-way analysis with a Tukey HSD test for normal distribution were performed to show significant differences between water quality, aquatic plant cover and richness, or weather parameters between sampling date.

Correlations between aquatic plant biodiversity and water quality parameters, as well as between weather parameters and water quality parameters, were studied by Spearman correlations. All statistical tests were carried out with the statistical program R (R Development Core Team, 2013).

Tipping points were determined using two statistical methods according to the study of Vanacker et al. (2015). TMEAN (Threshold by Mean) determines tipping points as a

threshold with a statistical significant difference in the mean. A tipping point is determined by an ANOVA model as the value with the minimum residual mean square. To test if tipping points are relevant with the TMEAN model we applied a z test which analyzed the differences in mean and standard deviation between the total group and groups before and after a tipping point. The second method, SEGMENTED, determines tipping points by integrating linear regression with one pivotal point. The tipping point found by SEGMENTED is the mean with its standard error of potential tipping points observed in a range of the parameters. The SEGMENTED method was developed in the ‘Segmented’ R package (Muggeo, 2008). To evaluate if the tipping point is relevant, we applied a Davies test (Davies, 1977) to check a change of the linear regression slope.

5.5. Results

5.5.1. Aquatic plant diversity and water quality parameters throughout the years

The aquatic plant cover and the plant richness were not significantly different between the years (p-value of 0.329 and 0.121 respectively) (Fig.5.1). According to the whole 5-year dataset, the average was 14 species per pond, and the plant cover reached 37 %. Although the highest values of CHL were recorded in 2008 (65 µg/L) and the lowest for 2013 (16 µg/L), no significant differences were observed for CHL between the years (p-value of 0.181). However, we observed important differences between years for the other water quality parameters. The annual values of water transparency were significantly different (p-value of 0.001) with the lowest values in 2008 (56 cm) and 2009 (59 cm), and the highest values in 2013 (99 cm). TN and TP also varied strongly between the years (p-values <0.001). The

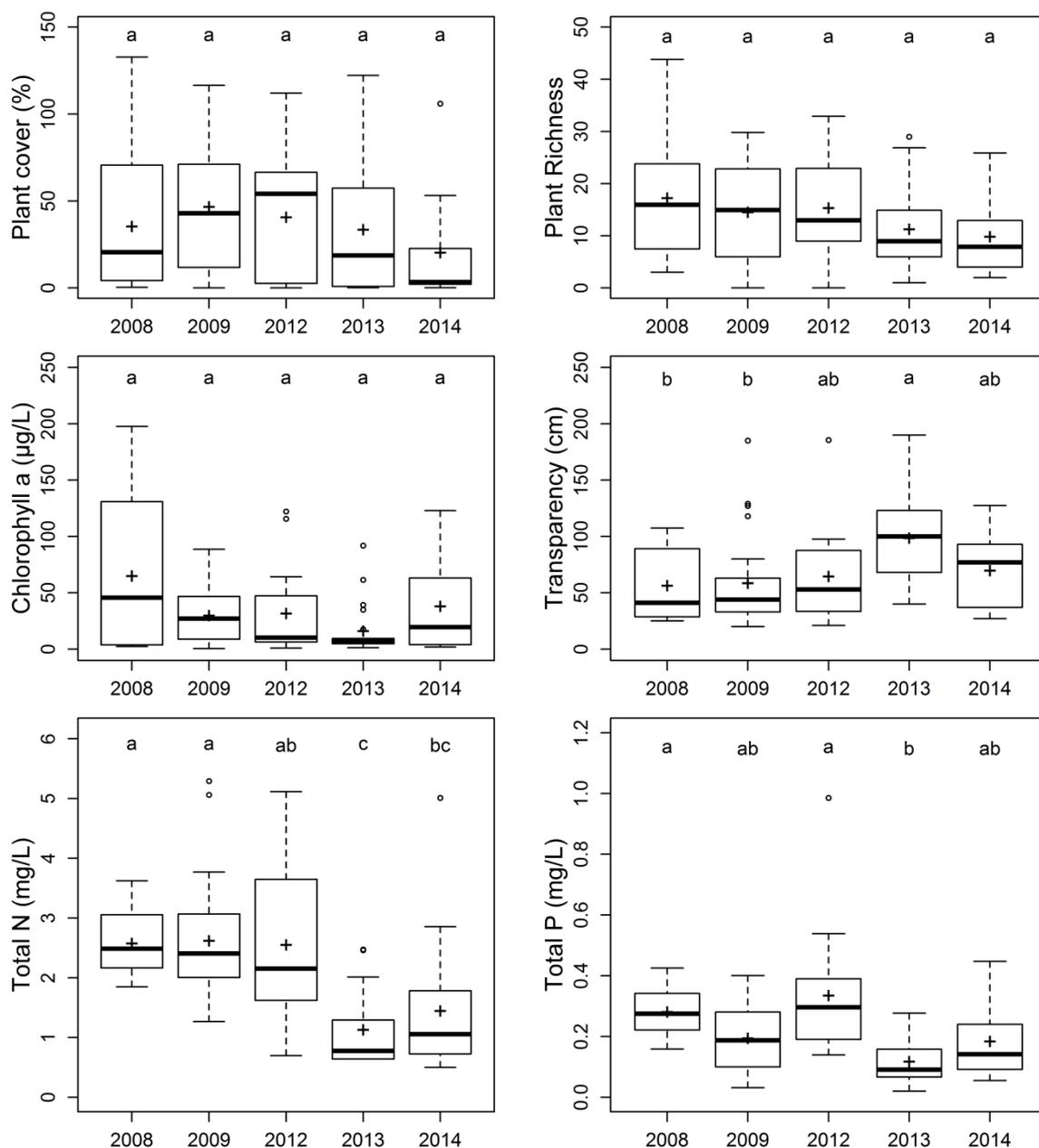


Fig. 5.1. Boxplots of aquatic plant richness and cover, and median of spring water quality parameters in fish ponds of the Dombes study area, France. Different letters above the bars denote significantly different values between years for the respective parameters ($p < 0.05$). + corresponds to the mean of the different years. Whereas plant species richness, plant cover and chlorophyll a were not significantly different between the years, this was found for the other water quality parameters for certain years.

lowest concentrations of TN were observed in 2013 (1.13 mg/L) and 2014 (1.44 mg/L) while the values for the other three sampled years were not significantly different from each other. For the TP concentrations, significantly higher values were found for 2008 and 2012 (0.28 ± 0.08 mg/L and 0.33 ± 0.20 mg/L respectively) and the lowest values in 2013 at 0.12 mg/L. Aquatic plant richness and plant cover were highly correlated (Table 5.1). Both were negatively correlated with the CHL and positively correlated with water transparency. In term of nutrients, only one negative relationship was observed between aquatic plant cover and the concentration of TP. As expected, CHL was positively correlated with nutrients and negatively with water transparency.

Table 5.1. Spearman's rank correlations between aquatic plant richness, plant cover and water quality parameters in fish ponds of the Dombes study area, France (n=100). Significance levels are: *p<0.05, **p<0.01, *p<0.001, NS: no significant relationship. High correlations were found between plant cover and plant richness, CHL and transparency, as well as for TP and TN.**

	Plant Richness	Plant cover	CHL	Transp.	TN	TP
Plant Richness	1					
Plant cover	0.735***	1				
CHL	-0.466***	-0.510***	1			
Transparency	0.317**	0.361***	-0.885***	1		
TN	NS	NS	0.507***	-0.561***	1	
TP	NS	-0.277**	0.601***	-0.687***	0.734***	1

5.5.2. Aggregate tipping points and variations from year to year

Using the whole dataset of five years two tipping points were observed at 6 µg/L and 60 µg/L of CHL for aquatic plant richness and with TMEAN method (Fig. 5.2, Table 5.2). Below 6 µg/L the average of aquatic plant richness was above 20 species, decreased to 12

species when CHL was between 6 and 60 $\mu\text{g/L}$, and diminished to 9 species when CHL was above 60 $\mu\text{g/L}$. With the SEGMENTED method, tipping points were observed at 12 ± 4 $\mu\text{g/L}$ of CHL in aquatic plant richness. However, tipping points obtained with CHL for plant richness varied through the five years. No tipping points were observed in certain years: 2009 for SEGMENTED, 2012 and 2013 for both statistical methods. With TMEAN, all tipping points observed for plant richness in the different years were below 10 $\mu\text{g/L}$ of CHL, except the second tipping point. Two tipping points were recorded in 2008 where a significant decrease of plant richness from a mean of 30 to 20 aquatic plant species was recorded above 5 $\mu\text{g/L}$, and a second step from a mean of 20 to 9 species was observed above 39 $\mu\text{g/L}$ of CHL. Another low value of a tipping point at 5 $\mu\text{g/L}$ of CHL was also found for 2014. With SEGMENTED, tipping points were observed in 2008 and in 2014. A significant decrease was also observed above 71 ± 27 $\mu\text{g/L}$ in 2008 when the aquatic plant richness diminished to 10 species in average, but with a slow decrease of plant richness. In 2014, a tipping point found with SEMENTED was at 16 ± 8 $\mu\text{g/L}$ of CHL.

In relation to the nutrient concentrations and water transparency, tipping points were found in some cases strongly dependent on years (Table 5.2 and Annexes). No tipping point was observed with the SEGMENTED method in water transparency. Looking at the whole 5-year dataset, aquatic plant richness significantly increased from a mean of 10 species to 20 species with a water transparency deeper than 70 cm, with the TMEAN method. In 2008, two tipping points were also observed at 39 cm and 75 cm for aquatic plant richness with TMEAN.

For TN, tipping points were observed at 3.9 mg/L for aquatic plant richness with the TMEAN method looking at the whole dataset of five years. However, tipping points for specific years were only observed with TMEAN in 2008 at 2.43 mg/L and 2012 at 3.91 mg/L, and for 2008 with SEGMENTED at 3.18 mg/L. For TP, tipping points were observed below 0.10 mg/L in

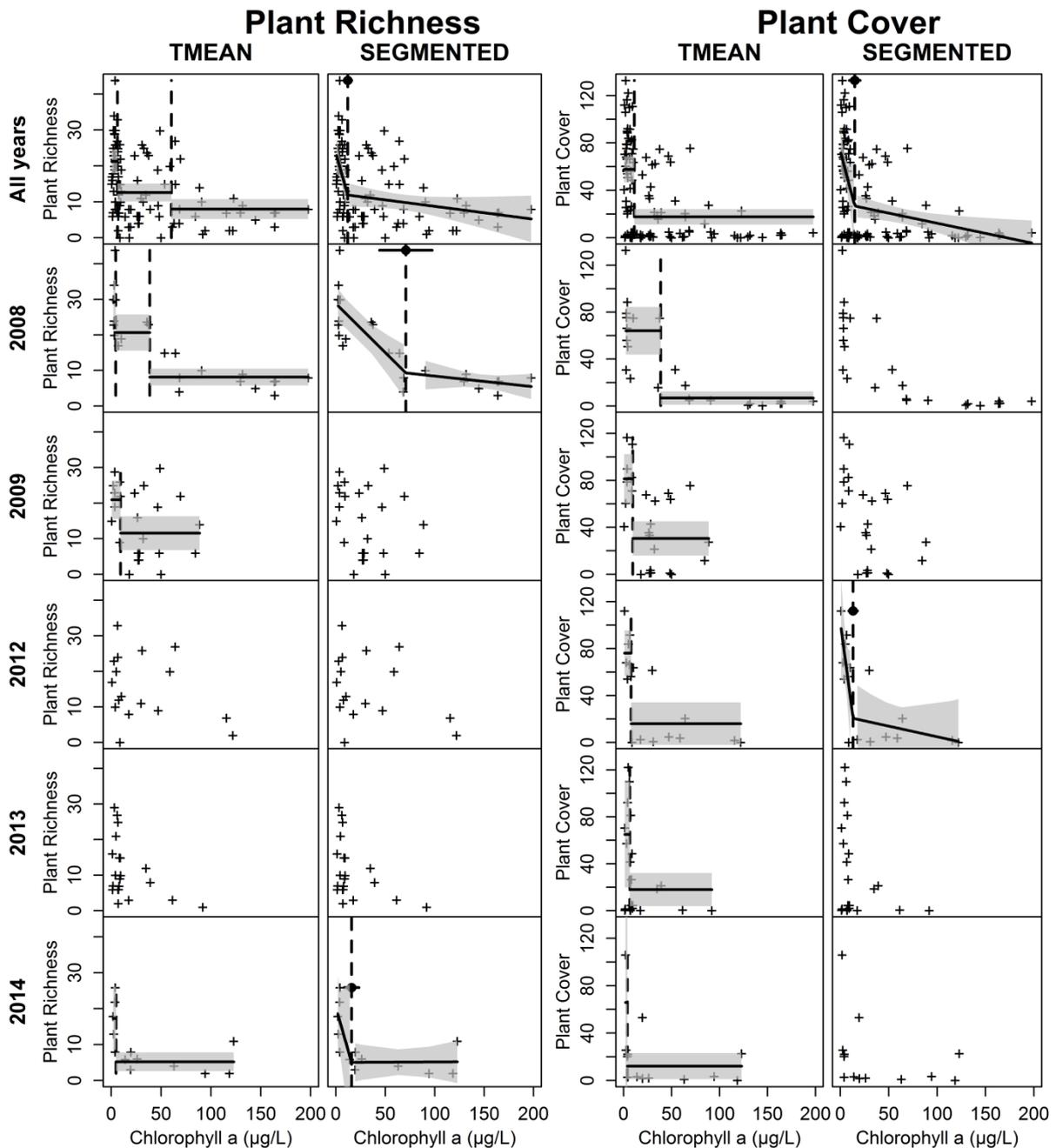


Fig. 5.2. Tipping point analyses between aquatic plant richness (left side) and aquatic plant cover (right side) for chlorophyll α in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to different study years and two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED). Tipping points varied between certain years and for both methods. High values of tipping points were recorded in 2008, while in the other years near to 10 $\mu\text{g/L}$ of chlorophyll α . For some years no tipping points were detected.

2013 and 2014 with TMEAN and for SEGMENTED only in 2014. In 2012, tipping point was observed for a value of 0.38 mg/L.

In plant cover, one tipping point was observed for the five-year dataset at 11 $\mu\text{g/L}$ with the TMEAN method where we observed a plant cover mean near to 60 % for a concentration of CHL below 11 $\mu\text{g/L}$, and which decreased to 20 % above this threshold. With SEGMENTED the tipping point was at $15 \pm 6 \mu\text{g/L}$ of CHL. Tipping points were observed with TMEAN for all years with a highest value in 2008, where a decrease from 60 % to less than 10 % of plant cover was recorded at 39 $\mu\text{g/L}$ of CHL, but globally, the tipping points for other years varied slightly between 4 to 10 $\mu\text{g/L}$ of CHL. As in plant richness, the lowest value of tipping points was found for 2014 at 4 $\mu\text{g/L}$ of CHL. In relation to nutrient concentrations and water transparency, tipping points in plant cover were found in some cases strongly dependent on years, similar to plant richness Aquatic plant cover increased from a mean of 20 % to 55 % of aquatic plant cover above a tipping point at 62 cm of water transparency with the TMEAN method and the 5-year dataset. No tipping point was observed with SEGMENTED.

For TN, two tipping points were observed at 2.4 and 3.9 mg/L for plant cover looking at the whole dataset of five years. As in plant richness, tipping point was observed with TMEAN only in 2008 at the same value at 2.43 mg/L and in 2012 at 2.49 mg/L of TN. No tipping point was observed with SEGMENTED. Furthermore, in TP, two tipping points were observed at 0.05 mg/L and 0.24 mg/L with TMEAN method looking at the whole dataset of five years. Except in 2014, where no tipping point was observed, tipping points for TP were found in most cases in different years between 0.05 mg/L and 0.35 mg/L, and up to 0.44 mg/L of TN with SEGMENTED in 2012.

Table 5.2. Tipping point analyses in water quality parameters for aquatic plant richness and cover in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to sampling years and two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED). Tipping points differed between years for plant richness and plant cover, and depending on the water quality parameters. The TMEAN method detected more tipping points than SEGMENTED.

		Aquatic plant richness		Aquatic plant cover	
		TMEAN	SEGMENTED	TMEAN	SEGMENTED
CHL (µg/L)	All years	6 / 60	12 ± 4	11	15 ± 6
	2008	5 / 39	71 ± 27	39	-
	2009	9	-	10	-
	2012	-	-	8	13 ± 5
	2013	-	-	6	-
	2014	5	16 ± 8	4	-
Water Transparency (cm)	All years	70	-	62	-
	2008	39 / 75	-	43	-
	2009	-	-	54	-
	2012	-	-	70	-
	2013	-	-	-	-
	2014	79	-	-	-
TN (mg/L)	All years	3.90	-	2.42	-
	2008	2.43	3.18 ± 0.12	2.43	-
	2009	-	-	-	-
	2012	3.91	-	2.49	-
	2013	-	-	-	-
	2014	-	-	-	-
TP (mg/L)	All years	-	-	0.05	-
	2008	-	-	0.24	-
	2009	-	-	0.09	-
	2012	0.38	-	0.35	0.44 ± 0.10
	2013	0.06	-	0.05	0.07 ± 0.01
	2014	0.08	0.09 ± 0.01	-	-

5.5.3. Weather conditions

All characteristics of each sampled year and their tipping points in aquatic plant richness and cover were recorded in the Table 5.3. Spring rainfall and spring solar radiation were significantly different between years (p-value of 0.001 in rainfall and <0.001 in solar radiation, Fig. 5.3). In 2014 the maximum mean value of solar radiation was recorded with 1956 W/m² (Table 5.3). Maximum values for rainfall occurred in 2008 and 2013 (3.1 mm and 3.2 mm, respectively), and the lowest in 2014 with 1.8 mm. Although temperature was not significantly different between years, the maximum value of daily temperature was recorded in 2009 with 14.5 °C while the lowest value was observed in 2013 at 11.9 °C.

CHL, water transparency, and TN were strongly influenced by weather conditions during the four weeks before the sampling dates (Table 5.4). Significant positive correlations were observed between CHL and TN with temperature and solar radiation. In contrast, water transparency was significantly negatively correlated with temperature and solar radiation. Furthermore, TP was only significantly correlated with the solar radiation.

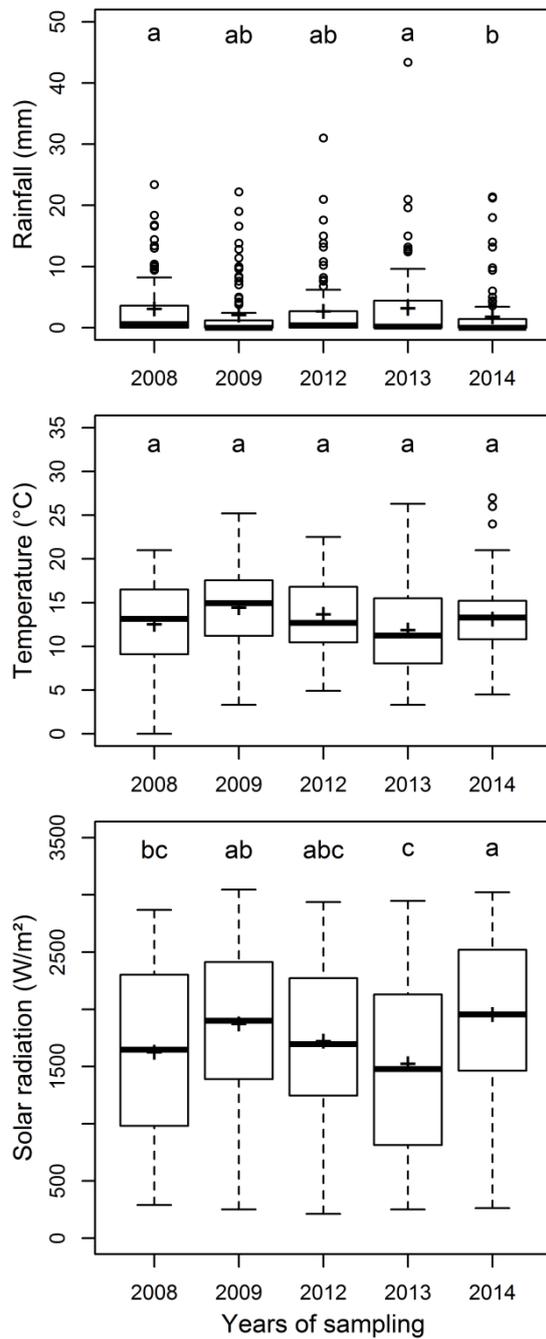


Fig. 5.3. Boxplots of mean daily weather parameters during spring in each sampling year for the Dombes study area, France. Different letters above the bars denote significantly different values between years for the respective parameters ($p < 0.05$). + corresponds to the mean of the different years. Significant differences were observed between certain years for the rainfall and the solar radiation.

Table 5.3. Water quality parameters and their tipping points recorded with TMEAN in aquatic plant richness and cover, and weather parameters in the five years of sampling of the Dombes fish ponds, France.

	2008	2009	2012	2013	2014
<i>Water quality parameters</i>					
CHL ($\mu\text{g/L}$)	55 \pm 61	24 \pm 24	26 \pm 31	20 \pm 27	31 \pm 38
Transparency (cm)	56 \pm 27	69 \pm 45	73 \pm 41	95 \pm 38	72 \pm 32
TN (mg/L)	2.43 \pm 0.50	2.49 \pm 0.96	2.11 \pm 1.17	1.53 \pm 1.40	1.67 \pm 1.34
TP (mg/L)	0.281 \pm 0.103	0.177 \pm 0.102	0.349 \pm 0.190	0.156 \pm 0.110	0.258 \pm 0.173
Aquatic plant cover (%)	35 \pm 37	47 \pm 36	41 \pm 38	34 \pm 40	20 \pm 30
Aquatic plant richness	17 \pm 11	15 \pm 9	15 \pm 9	11 \pm 8	10 \pm 8
<i>Tipping points in aquatic plant richness</i>					
CHL ($\mu\text{g/L}$)	5 / 39	9			5
Transparency (cm)	39 / 75		31		79
TN (mg/L)	2.43		3.91		
TP (mg/L)			0.38	0.06	0.09
<i>Tipping points in aquatic plant cover</i>					
CHL ($\mu\text{g/L}$)	39	10	8	6	4
Transparency (cm)	43	54	70		
TN (mg/L)	2.43		2.49		
TP (mg/L)	0.24	0.09	0.35	0.05	
<i>Daily weather condition during the spring period</i>					
Rainfall (mm)	3.1 \pm 5.0	2.1 \pm 4.5	2.7 \pm 5.1	3.2 \pm 6.2	1.8 \pm 4.4
Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	12.6 \pm 4.7	14.5 \pm 4.6	13.7 \pm 4.4	11.9 \pm 5.0	13.1 \pm 4.1
Solar radiation (W/m^2)	1627 \pm 727	1874 \pm 658	1724 \pm 695	1526 \pm 775	1956 \pm 687
<i>Weather characteristics 4 weeks before the sampling date</i>					
Sum of rainfall (mm)	83 \pm 30	53 \pm 20	85 \pm 28	99 \pm 49	50 \pm 15
Sum of temperature ($^{\circ}\text{C}$)	414 \pm 106	462 \pm 104	397 \pm 100	311 \pm 86	366 \pm 49
Sum of solar radiation	51223 \pm 7384	58559 \pm 9916	51632 \pm 7245	42242 \pm 6983	57909 \pm 9700

Table 5.4. Spearman’s rank correlation in the sampling dates between weather parameters and water quality parameters in fish ponds in the Dombes area, France. The total of sampling dates in the five years study is 32. Significance levels are: *p<0.05, **p<0.01, *p<0.001, NS= no significant relationship. Values of weather parameters are accumulated values from four weeks before the respective sampling date. Significant relationships were observed for both CHL, water transparency and TN with temperature and solar radiation, as well as for TP and solar radiation.**

	Temperature	Rainfall	Solar radiation
Chlorophyll α (CHL)	0.475**	NS	0.366*
Water transparency	-0.693***	NS	-0.544***
Total nitrogen (TN)	0.519**	NS	0.511**
Total phosphorous (TP)	NS	NS	0.388*

5.6. Discussion

5.6.1. Eutrophication gradient and tipping points for plant richness and cover

In general, the diversity of aquatic plants in fish ponds in the Dombes area is very high for eutrophic shallow water bodies (Robin et al., 2013; Wezel et al., 2014) and no significant difference was observed between years in fish ponds sampled. As often stated in literature (Arthaud et al., 2012b; Declerck et al., 2006, 2005; Robin et al., 2013; Scheffer et al., 2001, 1993; Søndergaard and Moss, 1998), we expected that plant cover and also richness would be negatively correlated with increased nutrient concentrations in fish ponds. Often, aquatic plants disappeared in shallow lakes when nutrients were too abundant leading to a high phytoplankton biomass (Søndergaard and Moss, 1998). This finding was confirmed by our tipping points which were found in all tested parameters of water quality, except for aquatic plant richness and TP. But with the tipping points we could show that this is not a typical linear decrease along a certain gradient as often stated in literature. For example, a significant

drop of richness or cover was observed at specific concentrations of nutrients. Transitions in an ecosystem may have negative impacts by gradually changing the environment or by discrete perturbations when a critical threshold is passed (Bestelmeyer et al., 2011). Such tipping points should not be understood as thresholds above or below which we will have a certain number of species or cover, but as a point from which a regime significantly shifts.

A significant higher aquatic plant diversity above 20 species was observed in fish ponds where the concentration of TN was below 3.90 mg/L with the TMEAN method and below 2.42 mg/L of TN and 0.05 mg/L of TP for a high aquatic cover above 60 %. These tipping points were observed while no direct negative correlation with TN and both aquatic plant richness and cover was found. In contrast to our results, a negative correlation was observed between the aquatic plant cover and TN in Dutch shallow lakes (Scheffer, 2004). However, aquatic plants were more susceptible to be impacted by TP than by TN in many studies (Arthaud et al., 2012b; Declerck et al., 2006; Scheffer et al., 2001, 1993) where aquatic plants were negatively correlated with increasing TP. Similarly to these results, a significant negative correlation was observed in our data between plant cover and TP. However, for TP, no direct correlation or tipping point for plant richness were observed looking at the whole five year dataset, suggesting that the diversity of aquatic plants in all years was not significantly influenced by TP. Though, Arthaud et al (2012b) showed a significant decrease of functional richness and functional dispersion of aquatic plants in fish ponds along the TP gradient.

Tipping points found in our study for nutrient concentrations could vary between years, which might be explained by variation of nutrients in some years, but also by weather conditions. The latter can play an important role in the state of water bodies and also for a regime shift from clear to turbid water states (Scheffer and van Nes, 2007). The years 2008 and 2012

showed high nutrient concentrations and higher tipping points were observed in TN and TP. These high tipping points found for 2008 and 2012 indicate a change from “Poor” to “Bad” status according to the classification of Moss et al. (2003) and Søndergaard et al.(2005b). Thus, a higher diversity and cover of aquatic plants might be even observed in a “Poor” state of water in our fish ponds in certain years before a significant drop of diversity or cover appeared thereafter with increased nutrient concentrations. Although 2008 and 2012 presented not extreme weather conditions during spring, our data showed that high values of temperature and solar radiation were positively correlated with increased TN, and solar radiation positively correlated to TP. Rainfall did not have any direct effect on the water quality of the fish ponds in our study, although Wezel et al (2013a) found a significant transfer of nutrients from water catchments to the fish pond in certain years with higher and irregular rainfall in spring. Also, Kato et al. (2009) found that the concentrations of TP were higher during rainy days, while the concentrations of TN were lower. Furthermore, in 2013 and 2014 where extremer weather conditions occurred, tipping points in nutrients were found at lower concentrations, below 0.09 mg/L of TP, and no tipping point in TN was observed. According to Søndergaard et al. (2005b), a concentration below 0.10 mg/L of TP corresponds to a “Good” ecological status. Soranno et al. (2008) also evaluated tipping points in TP for the aquatic plant cover in US lakes, but they observed significant thresholds between 0.008 and 0.028 mg/L of TP that were much lower than the tipping points found in our study. However, the majority of fish ponds were eutrophic, and even if nutrient levels in 2013 and 2014 were low for fish pond systems, aquatic plant richness and plant cover were similar to other years. Indeed, 2014 was the year where the highest value of the solar radiation was recorded, leading to a high penetration of light in the system promoting the photosynthesis of vegetation (Sand-Jensen and Borum, 1991). As for nutrients, tipping points in water transparency varied from 39 cm to 79 cm for aquatic plant richness and cover depending on the year, but were below

the thresholds of Søndergaard et al. (2005b) and Moss et al. (2003) with 80 or 90 cm in shallow lakes indicating a change from “Poor” to “Bad” status. However, the mean depth of our fish ponds samples was only 71 cm indicating that aquatic plants could probably develop in some ponds on the whole surface of the respective ponds because of a sufficient penetration of light into the water (Robin et al., 2013). Thus, in some pond studied here, the values of tipping points for transparency do not necessarily indicate a regime shift.

5.6.2. Competition between aquatic plants and phytoplankton

The competition of light is one of the most important factor between phytoplankton and aquatic plants as the lack of penetration of light into the water limits the development of phytoplankton and aquatic plants (Sand-Jensen and Borum, 1991). If phytoplankton strongly develops, the turbidity of the water increases leading to a drop of the light penetration available for aquatic plants. With high turbidity levels, phytoplankton was able to dominate over aquatic plants. Thus, to have potentially high aquatic plant diversity above 20 species and a plant cover above 60 %, according to the five years of sampling in fish ponds, the concentration of CHL generally should to be below 6 µg/L and 11 µg/L, respectively. In addition to the 6 µg/L CHL tipping point for aquatic plant richness, a second one was also observed at 60 µg /L CHL with the TMEAN statistical method. These both tipping points may indicate the disappearance of different aquatic species at different CHL levels. As found in Arthaud et al. (2012b), small caulescent aquatic plant species disappeared at already low level of CHL in fish ponds, e.g. 6 µg/L. They also observed the disappearance of tall caulescent aquatic plant species which might be related to the tipping point found at 60 µg/L, and only tall or free floating plant species may survive at higher levels of CHL in fish ponds. Furthermore, Robin et al. (2013) also found tipping points of 50 to 60 µg/L of CHL indicating a significant decrease of aquatic plant species, macro-invertebrate families and dragonfly

species in fish ponds with higher concentrations of CHL. In addition, tipping points were observed at 70 and 62 cm of water transparency in aquatic plant richness and cover, respectively, indicating a low value of water transparency. This was mainly due to phytoplankton biomass development facilitated by increased nutrient concentrations and the turbidity of the water (Buiteveld, 1995; Mazumder and Havens, 1998) allowing only the presence of floating species to develop in this environment (Arthaud et al., 2012a). Indeed, the high phytoplankton biomass causes a breakdown in aquatic plant species richness to become very species-poor fish ponds with only occurrence of *Polygonum amphibium* Linnaeus 1753, *Spirodela polyrhiza* (L.) Scheid. 1839, *Lemna minor* Linnaeus 1753, and *Utricularia australis* R.Br. 1810 (Arthaud et al., 2012a). These floating species are very good indicators of eutrophication.

As for nutrients, tipping points in CHL varied between years and the majority of tipping points were found for a range from 4 to 16 µg/L for plant richness or plant cover corresponding to a change in ecological state from “High” to “Good” ecological status (Moss et al., 2003; Søndergaard et al., 2005b). In our fish ponds, the highest value of tipping points in CHL was recorded in 2008 which corresponds to a year where nutrient concentrations were very high. Similarly to 2008, the year 2012 also showed high nutrient concentrations, but only a tipping point between CHL and aquatic plant cover was found, but not for richness. For these both years also, higher tipping points were observed in TN and TP leading to a decrease from about 20 to 10 aquatic plant species. As the drop of aquatic plant richness and cover will be found in higher value of CHL, TN and TP, this indicated that the development of aquatic plants was possible in spite of higher nutrient concentrations, suggesting that in these years, aquatic plants were able to better withstand the competition with phytoplankton than in other years. Consequently, in spring when nutrient concentrations were very high, tipping points in

aquatic plant richness occurred with relatively high values, and were observed in all parameters of water quality tested at 39 µg/L for CHL, at 3.9 for TN, 0.20 mg/L for TP, and at 70 cm for water transparency.

During the five years of the study, high values of temperature and solar radiation were positively correlated with increased CHL. Although we studied only air temperature, we looked at the accumulation of degree days during four weeks before sampling date, which therefore impacts water temperature. Thus, our results seem to be consistent with other studies (Jacobsen and Simonsen, 1993; Li et al., 2015; Yang et al., 2013) which showed positive relationship between the water temperature and phytoplankton biomass. Indeed, the temperature is one of the most important variables which influence primary productivity, and so the development of phytoplankton communities (Jacoby et al., 2000; Li et al., 2015). If temperatures were significantly high during spring, CHL affects the water transparency and limits aquatic plant cover and richness leading to a phytoplankton dominated pond during all the year. According to model predictions of climate change and taking into account the impact of the temperature on competition between primary producers, the probability that lakes switches from a clear to turbid state will be higher in the coming years (Mooij et al., 2007). The increase of temperature promotes the development of nutrient-tolerant species and especially the development of cyanobacteria (Chen et al., 2013; Elliott, 2012; Li et al., 2015; Schabhüttl et al., 2013). Furthermore, the light availability is essential for the growth of all phototrophic organisms (Sand-Jensen and Borum, 1991), and the solar radiation is very important for the development of vegetation in aquatic ecosystem. As the lack of penetration of light into the water limits the development of phytoplankton and aquatic plants, in particular for rooted aquatic plants that do not reach the water surface and that are greatly dependent on light availability, but less often limited in nutrient (Sand-Jensen and Borum,

1991). In 2013, the lowest values of temperature and solar radiation and the highest rainfall values were recorded correlating to fish ponds with low concentrations of nutrients which limited the usual development of phytoplankton and aquatic plants. Conversely, in 2014, the highest value of solar radiation combined with the lowest value of rainfall, also led to low concentration of nutrients. With extreme weather conditions and low nutrient concentrations, tipping points were recorded below 10 µg/L for CHL, below 0.10 mg/L for TP, and no tipping point was recorded for TN and in certain years for water transparency. Thus, tipping points were linked to the nutrient concentrations and turbidity which drive the competition between both primary producers, phytoplankton and aquatic plants. However, these switches mainly depend on short term weather conditions and nutrient concentrations available in the system and vary from year to year.

5.6.3. Using different statistical methods in temporal analyses of tipping points

Both statistical methods used to calculate tipping points in this study were based on linear regression: an ANOVA model for TMEAN and a model based on a ‘difference-in-slope’ coefficient in two linear predictors for SEGMENTED (Vanacker et al., 2015). With TMEAN, more tipping points could be found than with SEGMENTED, although we initially favored SEGMENTED in a methodological study including a sub-data of the fish ponds studied here (Vanacker et al., 2015). In fact, TMEAN is a simplistic method but the advantage of this method lies in the evaluation of a threshold by modeling the distinguished groups by their means. TMEAN showed a big step for the regression line at the tipping points and the differences before and after the tipping point are specified in the mean in the aquatic plant richness and a variation in the confidence interval (Vanacker et al., 2015). In this case, species richness or cover can be expected to reach a certain average number of species above and

below the tipping point. Furthermore, TMEAN revealed in some cases two tipping points unlike SEGMENTED as in the case of CHL. Contrary to TMEAN, SEGMENTED indicated small decrease or a stabilization of aquatic plant richness or plant cover before and after the tipping point, and seems to be a more appropriate method to show a gradual change of water quality parameters (Vanacker et al., 2015). Although it was also important to take into account other properties such as a gradual change of concentrations (Carstensen and Weydmann, 2012), changes in the mean seemed to be more pertinent to determine tipping points in this study in looking at a multiple year dataset. Aquatic plant richness and cover revealed clearer differences in the mean of different groups, than showing gradual changes along different gradients.

5.7. Conclusion

The analyses of tipping points for a multiple year dataset showed high aquatic plant diversity above 20 species in fish ponds with concentrations of CHL generally below 6 µg/L, TN below 3.90 mg/L and the water transparency higher than 70 cm. Similarly to aquatic plant richness, a high aquatic plant cover above 60 % was observed in fish ponds when the concentration of CHL was below 11 µg/L, the water transparency higher than 62 cm, and TN and TP below 2.42 and 0.05 mg/L, respectively. Nevertheless, tipping points should not be understood as thresholds above or below which we will have a certain number of species or cover, but as points from which a regime significantly shifts. Based on our results, generally it could be recommended managing fish ponds in a way that CHL, TN and TP concentrations are below the found tipping points, and for transparency above to favor conditions allowing significant higher aquatic plant species richness and cover in fish ponds. If some shallow

lakes, the removal of planktivorous fish and reintroduction of piscivorous fish is also a method to achieve to a better recolonization of aquatic plants and a decrease of phytoplankton levels after the conservation of a certain quantity of nutrients (Sand-Jensen and Borum, 1991).

However, tipping points were not stable over years and could vary significantly between years. This may be explained by weather conditions which influence the water quality. In particular, temperature and solar radiation directly influenced tipping points in CHL, TN and water transparency, and by rainfall which influenced indirectly. This means that fish management need to adapt to this variation in weather condition to optimize management of phytoplankton and aquatic plants. During years with extreme weather conditions, where nutrients can be relatively low for fish ponds, a significant decrease of plant species richness and cover can already occur at very low tipping point values.

The variation of tipping point may be well explained by difference in weather conditions over years and a long-term study of several decades should be an option to confirm the trend of these results. It should not be forgotten that fish pond management such as fertilization, may also strongly influence the eutrophication of the pond systems. Thus, this would be needed to be taken into account in further studies.

5.8. Réponses aux hypothèses posées

Ce chapitre nous a permis de répondre aux deux hypothèses initialement émises. Nous allons ici détailler les réponses apportées.

H 5.1 : Les points de basculement varient suivant les années.

Cette hypothèse est validée. Suivant les années et pour chaque méthode statistique utilisée, on observe une variation des points de basculement au niveau de la richesse et du recouvrement des plantes aquatiques. Par exemple, des points de basculement variant de 4 µg/L à 39 µg/L de chlorophylle α ont été observés pour la couverture végétale suivant les années d'échantillonnage avec la méthode TMEAN. Pour la richesse des plantes aquatiques, des points de basculement à 5 µg/L, à 9 µg/L et à 39 µg/L avec la méthode statistique TMEAN pour les années 2008, 2009 et 2014, et aucun point de basculement n'a pu être déterminé en 2012 et 2013. Des variations des points de basculement pour les autres paramètres physico-chimiques ont également été observées suivant les années.

H 5.2 : Les conditions météorologiques ont un effet sur le milieu entraînant une variation des points de basculement

Cette hypothèse est validée. Les points de basculement varient suivant les années et les paramètres météorologiques semblent influencer ces changements de régime qui surviennent au niveau de la communauté des plantes aquatiques. Les points de basculement sont liés aux concentrations en nutriments et à la turbidité de l'eau, qui dirigent la compétition entre le phytoplancton et les plantes aquatiques. Les changements d'états entre dominance

phytoplanctonique et dominance de la végétation dépendent principalement des conditions météorologiques et des concentrations en nutriments disponible dans le système, et peuvent ainsi varier selon les années. Durant les années où les conditions printanières sont extrêmes (forte pluviométrie vs radiation solaire faible ou faible pluviométrie vs radiation solaire forte), les concentrations en nutriments se retrouvent faibles dans les étangs. La compétition entre les plantes aquatiques et le phytoplancton va donc s'effectuer à de plus faibles concentrations et les points de basculement vont également être observés dans ce cas à de plus faibles concentrations.

**Chapitre 6 . Détermination des
points de basculement pour la
communauté d'Odonates**

6.1. Préambule

Les points de basculement dans le chapitre précédent ont été déterminés dans le groupe taxonomique où la majorité des points de basculement a pu être observé, à savoir la communauté des plantes aquatiques. Toutefois, un autre groupe taxonomique, emblématique des étangs, les Odonates, peut être également influencé par la qualité du milieu. Bien que dans le chapitre 3, aucun point de basculement n'ait été observé entre la richesse en espèce d'Odonates et la concentration en chlorophylle α sur une année de données (2008), une analyse plus poussée va être effectuée dans ce chapitre en prenant en compte plusieurs années d'échantillonnage et deux sites d'études, la région du Forez et la région de la Dombes.

Le but de ce chapitre est d'identifier les paramètres de la qualité de l'eau, de la biodiversité et la production piscicole des étangs qui influencent la richesse en espèces et l'abondance des Odonates. Les points de basculement vont être analysés suivant plusieurs paramètres influençant la dynamique des communautés d'Odonates :

- Nous avons sélectionné quatre paramètres de la qualité de l'eau : la concentration en chlorophylle α , la transparence de l'eau, la concentration d'azote total et la concentration de phosphore total ;
- Les Odonates sont également connus pour être fortement influencés par la disparition des plantes aquatiques dans les milieux aquatiques. Par conséquent, la richesse des plantes aquatiques et le pourcentage de la couverture végétale vont être également pris en compte dans l'évaluation des points de basculement ;
- Un dernier paramètre, la production totale de poisson, peut potentiellement influencer la diversité des odonates puisque certaines espèces de poisson se nourrissent de larves d'odonates.

- En parallèle, les communautés d'Odonates ont été étudiées en relation avec les points de basculement observés, dans le but de déterminer des espèces indicatrices de la qualité du milieu.

Ce chapitre va donc nous permettre de répondre à plusieurs hypothèses :

H 6.1 : La diversité et l'abondance des Odonates sont directement influencées par les paramètres environnementaux et biologiques des étangs piscicoles.

H 6.2 : A partir des points de basculement, il est possible de déterminer des espèces d'Odonates indicatrices des milieux eutrophes.

H 6.3 : Les résultats ne montrent pas de différence au niveau des points de basculement entre les étangs du Forez et les étangs de la Dombes.

Ce chapitre se base sur l'article soumis en mars 2016 dans la revue *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*: Vanacker et al. 2016. **The use of tipping points for assessing the driving parameters of dragonfly diversity in fish pond systems**

**The use of tipping points for assessing the driving parameters of dragonfly diversity in
fish pond systems**

Marie Vanacker¹, Alexander Wezel¹, Beat Oertli², and Joël Robin¹

Submitted in Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems

¹Department of Agroecology and Environment, ISARA Lyon (member of the University of Lyon), 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon, France.

²University of Applied Sciences Western Switzerland, Hepia Geneva Technology, Architecture and Landscape, 1254 Jussy, Geneva, Switzerland.

6.2. Abstract

Fish ponds are often enriched in nutrients in order to increase phytoplankton and zooplankton populations supporting fish production. This often led to a global decrease of biodiversity. This shift may be characterized by a threshold, a tipping point, where a significant change of species richness and abundance occurs for some taxonomic groups. A total of 110 eutrophic to highly eutrophic fish ponds were studied in two areas in France to investigate factors governing dragonfly diversity and abundance and to determine tipping points in dragonfly richness. Parameters investigated were chlorophyll α (CHL), water transparency, Total N (TN), Total P (TP), aquatic plant richness and coverage, adult dragonfly richness and abundance, and fish harvest. A large diversity of dragonfly species was found in fish ponds, with a total of 34 species, including six species of conservation

concern. Dragonfly richness and abundance showed to be negatively influenced by higher degrees of eutrophication. A high diversity of dragonflies occurred in the fish ponds with lowest CHL concentrations, high water transparency, lowest TN concentrations, and a fish harvest smaller than 253 kg/ha. A minimum of 5 % of aquatic plant cover and a presence of a minimum 9 aquatic plant species seem to promote the richness and abundance of dragonflies. According to tipping points, 19 species could be determined as indicator species for water quality. To optimize dragonfly conservation in fish ponds, management should target CHL concentration lower than 123 µg/L, TN concentration lower than 2.30 mg/L, water transparency higher to 67 cm, and fish production harvest lower than 253 kg/ha.

Keywords:

Eutrophication; indicator species; macrophytes; Odonata; regime shift; shallow lake.

6.3. Introduction

In Europe, many fish ponds were created during the Middle Age and are still used today in fish production with different production levels. Highest densities of fish ponds in different landscapes can be found in France, Poland, Germany, Czech Republic, Belgium, and in Austria (Wezel et al., 2013a, 2013b). Small standing water bodies such as ponds play an important role for biodiversity conservation (Céréghino et al., 2008; Oertli et al., 2005b; Williams et al., 2003), and this is particularly relevant for fish ponds (Broyer and Curtet, 2012; Lemmens et al., 2013; Robin et al., 2013; Rosset et al., 2014; Vanacker et al., 2015; Wezel et al., 2014). Ponds support high diversity in aquatic plants and macro-invertebrates at a regional scale, generally exceeding the diversity of other freshwater bodies such as rivers

and lakes (Angélibert et al., 2006; Biggs et al., 2005). This high diversity at a regional scale is explained by the fact that ponds have small catchment areas leading to individual physical-chemical characteristics and heterogeneous habitats (Williams et al., 2003).

Aquatic insects and other invertebrates are often used for the monitoring of water quality and the biological assessment of such ponds (Angélibert et al., 2010, 2006; Bonada et al., 2006; Catling, 2005; Donohue et al., 2009; Oertli, 2008). The use of macroinvertebrates as bioindicators for standing waters has increased the last decade due to the recommendation of the European Water Framework Directive (European Union, 2000). Dragonflies are now frequently used to determine the ecological status of European water bodies (Oertli, 2008), also because they are good indicators of water quality in freshwater ecosystems (Catling, 2005; D'Amico et al., 2004; Oertli, 2008; Silva et al., 2010), and are often recommended in nature management and conservation (Kalkman et al., 2008). Furthermore, adult dragonflies are now used as indicator species of environmental quality and specialists of certain habitat (Dutra and De Marco, 2015; Renner et al., 2015).

Dragonflies have two life stages: their larval instars are all aquatic, while they use terrestrial habitats as adults. Dragonfly larvae play an important role in the food web in fish ponds. They are important intermediate predators, feeding on small invertebrates including other dragonflies, and are also important as prey for fish (Stoks and Córdoba-Aguilar, 2012). They can also be predators of other species such as crawfish (Witzig et al., 1986) or tadpoles (Caldwell et al., 1980). Dragonflies are often used as a flagship group as they are well representative for a wide range in freshwater habitats. They have already been well studied and the knowledge of ecological and biological traits of many species is well documented (D'Amico et al., 2004; Kalkman et al., 2008; Oertli, 2008). The joined assessment of the three developments of their life-cycle (larvae, exuviae, adults) is very expected assess with

confidence dragonfly richness (D'Amico et al., 2004; Oertli, 2008). However, the evaluation of these three developments is time consuming and thus expensive, referring to high expertise to determine larvae and exuviae. As the sampling of adult stages is easier to perform and cost-effective (Oertli, 2008), many studies focused on adult dragonflies to evaluate the richness and the quality of habitat (Chovanec et al., 2004; Hornung and Rice, 2003; Kadoya et al., 2004; Monteiro-Júnior et al., 2014; Oertli, 2010; Pryke et al., 2015; Samways and Steytler, 1996; Schindler et al., 2003; Silva et al., 2010).

Fish ponds are often rich in nutrients. Eutrophication is needed to support the development of phyto- and zooplankton allowing significant fish production. The artificial eutrophication driven by fish farmers through fertilizations can lead to excessive nutrient concentrations. This can cause a regime shift from high coverage of aquatic vascular plants (clear water state) to phytoplankton dominance (turbid water state), often followed by a decrease of the whole biodiversity of the fish pond (Jeppesen et al., 1997; Pálffy et al., 2013; Scheffer et al., 2009, 2001, 1993; Vanacker et al., 2015). Generally, an increase of nutrients leads to an increase of chlorophyll α , a decrease of water transparency, and, consequently to a decrease of aquatic plant richness (Korinek et al., 1987; Rosset et al., 2014; Scheffer, 2004; Vanacker et al., 2015).

Eutrophication (Bernard et al., 2002) and dystrophy (Pollard and Berrill, 1992) are important threats which influence dragonfly species abundance and lead to a continuous stress for the whole aquatic ecosystem (Ott and Samways, 2010). However, the increase of nutrients influences rarely dragonflies directly. Eutrophication affects them through the decrease of water transparency and aquatic plant richness and cover, resulting in a decrease of dragonfly richness (Bernard et al., 2002). Aquatic plants are very important for female dragonflies which need plants as oviposition site (Corbet, 1999, 1980; Stoks and Córdoba-Aguilar, 2012).

During larval stage, dragonflies also use aquatic plants for foraging and sheltering against predators (Corbet, 1999). It was shown that adult dragonflies are sensitive to the water quality of ponds, and that species richness increases with improved water quality (Bernard et al., 2002; Catling, 2005).

The goal of this study is to identify the factors of fish pond systems driving the dragonfly richness and abundance. For that, tipping points in adult dragonfly richness and abundance were studied along the gradients of different environmental parameters. A tipping point is characterized by a threshold at which a significant change occurs (Lenton et al., 2008; May, 1977), in our case a significant change of dragonfly species richness or abundance. The environmental parameters include four indicators (indirect or direct) of nutrients concentrations: chlorophyll a (CHL), water transparency, total nitrogen (TN), and total phosphorous (TP). In addition to water quality parameters, tipping points of dragonfly richness were evaluated in relation to aquatic plant richness and coverage, and fish production. Dragonfly communities were also analyzed in relation to the observed tipping points in order to determine the species indicator of water quality. The investigation was conducted in 110 fish ponds from two regions in France (Dombes and Forez) where the management of fish ponds is similar.

6.4. Materials and Methods

6.4.1. Study sites

The study was carried out in two fish ponds areas, Dombes and Forez, located in southeastern France (Fig. 2.1). The Dombes area is characterized by about 1,100 man-made

fish ponds and 11,500 ha of water surface. In the Forez area about 300 fish ponds can be found with 1,500 ha of water surface. Fish ponds of the both areas are connected by small streams and ditches. Fish are stocked in spring and are harvested during autumn or winter when ponds are emptied. After a short dry period, the ponds are refilled with water from either upstream fish ponds or from rainfall in the pond catchment. A complete dry period of one year is used in average every 4-5 years in fish ponds in the Dombes area. During this period, the pond is left to dry up to be cultivated with oats, maize or sorghum, or left fallow, for mineralization of sediment (Wezel et al., 2013b). The age of fish ponds in our study averaged 3 years since the last one-year dry period in the Dombes area. In the Forez area, this management practice has not been applied since 10 or 20 years for most of the ponds (Vallod and Sarrazin, 2010). In this region, the age of fish ponds averaged 10 years since the last dry period. Fish species introduced every spring in fish ponds in both study areas are similar and are mainly dominated by common carp, followed by white fish, tench, and some piscivorous species such as pike, pikeperch or perch (Vallod and Sarrazin, 2010; Wezel et al., 2013b). In total, 83 ponds were sampled in the Dombes area between 2007 and 2009, and 35 ponds in the Forez area between 2011 and 2014. The mean surface area in fish ponds in the Dombes area was 14 ± 12 ha and 10 ± 8 ha in Forez area. The average water depth was similar in both areas with 72 ± 19 cm in the Dombes area, and 77 ± 24 cm in the Forez area.

6.4.2. Water quality

Water samples were collected with a Van Dorn sampler (Uwitech, Austria) in one point near the outlet of each pond, the deepest part of the pond. Depending of the sampling year, between 6 and 8 water samples were collected in each fish pond region during spring (from March to June). CHL was extracted for 24 h in a 90% acetone solution and was then measured with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 (Schimadzu Corporation,

Kyoto, Japan) in 2008 and for the following years with a spectrophotometer JASCO UV/VIS spectrophotometer V-530 (JASCO, Japan) at 630, 645, 663 and 750 nm. The CHL concentration per unit volume was then calculated using the Parsons and Strickland formula (Parsons and Strickland, 1963).

The water transparency was evaluated since 2009 with a Secchi disc in each sampling date. No transparency data was recorded in 2007 and in 2008 in the Dombes region. However, these missing values were determinate by modelling the transparency from CHL values. In each sampling date in spring 2008, we determinate the transparency by the relationship of the other years (Vanacker et al., 2016) $Y = 142.43 X^{-0.329}$ ($R^2=0.609$, $n=610$) where Y is the transparency (cm) and X the CHL.

TN was measured using nitrogen persulfate reagent powder for digestion method and measured at 410 nm wavelength (HACH method 10072). TP was analyzed with the method of PhosVer® 3 by using an acid persulfate digestion (HACH method 8190).

The spring median of CHL, water transparency, TN and TP were calculated for each fish pond. The median was selected rather than the mean to have a better representation of these parameters in fish pond systems as extreme values often occur in shallow water bodies (Scheffer, 2004).

6.4.3. Dragonfly and aquatic plant surveys

In this study, the term dragonfly refers to any member of the order *Odonata* (Arthropoda: Insecta) which includes the sub-order *Anisoptera*, called true dragonflies, and the sub-order *Zygoptera*, called damselflies. Adult dragonflies were observed during two sampling periods mid-May and end of July on warm, sunny and windless days according to the PLOCH/IBEM protocol (Indermuehle et al., 2010; Oertli et al., 2005a). Different survey

areas of 30m x 10m were selected and their number increased with the surface area of the fish pond. Observations were conducted between 11:30 and 16:30, when dragonfly activity is optimal. Dragonflies were identified at the species level. Only lentic species were accounted and only autochthonous (with more than 2 adult odonates, or reproductive behavior or presence of exuviae) were notified. To evaluate the distribution of species according to tipping points and to compare all ponds with a different surface area, the mean number of individuals per area was calculated for each species. The occurrence was calculated for each species in the both study areas by the proportion of fish ponds where the species was observed.

Furthermore, aquatic plants were surveyed during the second half of June following the protocol described in Arthaud et al. (2013). For each quadrat (4m x 4m), submerged and floating aquatic plants were identified at the species level and their abundance was recorded using cover-abundance estimates of Braun-Blanquet (1932).

6.4.4.Data analysis

All statistical tests were performed with the statistical R program (R Development Core Team, 2013). The true richness of dragonflies and aquatic plants were evaluated with Jackknife first order (Burnham and Overton, 1979). This index was calculated with the Vegan package (Oksanen et al., 2013). Depending on the normality, non-parametric tests (Wilcoxon and Kruskal-Wallis), or parametric tests (T-test or ANOVA one-way analysis) were used. Non-linear Spearman correlations were performed between dragonfly richness and the other parameters.

Tipping points were determined using the statistical method TMEAN method (Threshold by Mean) (Vanacker et al., 2015). This method determines the tipping point as a threshold with a

significant difference in the mean with the minimum residual mean square by using an ANOVA model. To test if tipping points are relevant, a z test was applied to analyze the differences in mean and standard deviation between the total group and the groups before and after the potential tipping point.

6.5. Results

6.5.1. Characteristics of fish ponds in Dombes and Forez areas

The characteristics of fish pond systems in the study areas are shown in Table 6.1. With a mean of TP similar between Dombes and Forez areas and near to 0.30 mg/L, fish ponds were classified as hypereutrophic waterbodies (Brönmark and Hansson, 2007). Except for TP, the water quality parameters monitored during spring period were significantly different between the two study areas. Mean CHL was significantly higher in fish ponds of the Dombes area (48 µg/L) than in the Forez area (21 µg/L). Consequently, fish ponds in the Forez area were significantly clearer with a water transparency mean of 95 cm, compared to Dombes area with 59 cm. Furthermore, fish ponds in the Dombes area had significantly higher TN in the water than in the Forez ponds (2.47 mg/L and 1.84 mg/L respectively). Aquatic plant cover was similar in the both areas with a mean of 41 %. Furthermore, aquatic plant richness was not significantly different between the both areas with a mean of 17 species in the Dombes area, and 12 species in the Forez area. The total amount of fish harvested per pond in the Dombes area was significantly higher with a mean of 303 kg/ha than in the Forez area with 179 kg/ha.

6.5.2. Dragonfly species

Taking into consideration only lentic species, a total of 34 dragonfly species, 18 anisopterans and 16 zygopterans, were identified in fish ponds in both study areas including six species of conservation concern (Table 6.2). In the Dombes area, 31 dragonfly species were found and 32 species in the Forez area. *Leucorrhinia pectoralis* was the only Anisopteran species of conservation concern, listed in the Annex II and IV of the Habitat Directive of the European Union, and as Vulnerable in the Red List of France. *L. pectoralis* was observed in 19% of fish ponds sampled in Dombes area and in 6 % of fish ponds in the Forez area. Other species of conservation concern, *Coenagrion scitulum* and *Ischnura pumilio*, are classified as Near Threatened in the red List of France, and were only observed in fish ponds of the Forez study area in 34% and 17% of fish ponds, respectively. *Lestes barbarus* and *Lestes virens* were also classified as Near Threatened in France. *L. barbarus* was present in 16% of Dombes fish ponds and in 11% in Forez fish ponds. For *L. virens* it was 25% and 29%, respectively. *Coenagrion pulchellum*, was very rare and was only observed in 1% of fish ponds in the Dombes area. Dragonfly species richness per ponds was significantly higher in the Forez area with a mean of 18 species compared to the Dombes area with 14 species (Table 6.1). Several species were only observed in fish ponds in the Forez area. This is the case of *Aeshna mixta*, *Libellula fulva* and *Ischnura pumilio*. Similarly, *Sympetrum meridionale* and *Cercion lindenii* were only observed in the Dombes area. *Libellula depressa*, *Coenagrion puella*, *Orthetrum albistylum* and *Ischnura elegans* were the most frequent species in both study areas with an occurrence close to 90% and 100% of the surveyed ponds.

6.5.3. Tipping points in dragonfly richness

When analyzing the patterns of dragonfly richness in relation with the environmental variables, different tipping points were found when both study areas were taken together, but in lower number when the study areas were analyzed separately. Two tipping points in the all data set were found at 10 µg/L and 123 µg/L in CHL. One tipping point was observed in CHL for the Dombes area at 123 µg/L, while no tipping point was found for the Forez area (Table 6.3 and Fig. 6.1). Below 10 µg/L of CHL, the dragonfly richness was higher in the both areas, in average 16 species and never less than 10 species (Fig. 6.1). Above 10 µg/L and below 123 µg/L, only a slight difference in the mean was observed with a richness of 15 dragonfly species. However, some fish ponds had a very low richness below 10 species. Above the tipping point of 123 µg/L found in both areas and only in the Dombes area, the mean of dragonfly richness dropped to 10 species and never reached more than 15 species per pond.

For water transparency, looking at the whole dataset, two tipping points were observed at 67 and 130 cm. Only one tipping point was observed in Dombes area at 28 cm, and two tipping points in Forez area at 68 and 130 cm. For a water transparency below 67 cm, the average richness of dragonflies in the both areas was near to 13 species, with a range between 7 and 20 species per pond respectively (Fig. 6.1). Above 67 cm of water transparency, dragonfly richness of fish ponds in the both areas was higher with a mean of 16 species. However, no fish pond was observed with a dragonfly richness below 10 species in this case. The tipping points observed of 130 cm transparency showed an average of 19 dragonfly species for both areas, and also in the Forez area. In term of nutrients, looking at the whole dataset, two tipping points were observed for TN at 1.06 and 2.30 mg/L, while no tipping points were observed in Dombes area in TN. One tipping point was determined in the Forez area for TN at 2.00 mg/L. Below 1.06 mg/L of TN, the average of dragonfly richness for both areas was high

with 19 species, and then decreased to 16 species between 1.06 and 2.30 mg/L. For a concentration above 2.30 mg/L of TN, dragonfly richness decreased to average 13 species with some ponds having below 10 species. Furthermore, for TP only one tipping point was observed at 0.318 mg/L in the Forez area and the richness decreased from 19 dragonfly species to 17 species. One tipping point for dragonfly species richness was also observed in relation to aquatic plant cover at 5 % and in plant richness at 9 plant species in the fish ponds in the whole dataset and for the Dombes area. Below these values, the mean dragonfly richness was 12 species, and above 15 species. One tipping point was also found with fish yield at harvest with 253 kg /ha looking at the whole dataset and in the Dombes area, with a significant decrease of dragonfly richness from 16 species to 13 species when this value was exceeded.

Table 6.1. Mean values (and standard deviation) of water quality parameters, aquatic plant cover and species richness, dragonfly species richness and the total fish harvest found in Dombes and Forez fish ponds. Statistical analysis were performed with the Wilcoxon–Mann-Whitney test (a) for non-parametric parameters and the T-test (b) for parametric parameters: *p<0.05, **p<0.01, *p<0.001, NS: non-significant differences.**

	Dombes (n=83)	Forez (n=35)	P-value
Dragonfly species richness	14 ± 4	18 ± 4	<0.001*** ^b
Chlorophyll a (µg/L)	48 ± 56	21 ± 25	0.019* ^a
Water transparency (cm)	59 ± 35	95 ± 52	<0.001*** ^a
Total N (mg/L)	2.47 ± 0.72	1.84 ± 1.55	<0.001*** ^a
Total P (mg/L)	0.28 ± 0.16	0.29 ± 0.17	NS ^a
Aquatic plant cover (%)	41 ± 35	41 ± 38	NS ^a
Aquatic plant species richness	17 ± 10	12 ± 7	NS ^a
Fish harvest (kg/ha)	306 ± 154	187 ± 114	0.005*** ^a

Table 6.2. Occurrence of dragonfly species and total individuals observed in the fish ponds from both study areas which are on the Red list in France (data from Dommange et al. (2009) and in the Habitats Directive in Europe (data from Kalkman et al. (2010)). The six categories in the Red List are: Critical Endangered (CR), Endangered (EN), Vulnerable (VU), Near Threatened (NT), Least Concerned (LC), Data Deficient (DD).

Species	Dombes area		Forez area		Red list in France	EU Habitats Directive
	Occurrence in surveyed fish ponds (%)	Total of individuals	Occurrence in surveyed fish ponds (%)	Total of individuals		
Anisoptera						
<i>Aeshna affinis</i>	5	14	3	1	LC	
<i>Anaciaeschna isosceles</i>	27	306	63	139	LC	
<i>Aeshna mixta</i>	0	0	3	3	LC	
<i>Anax imperator</i>	78	574	80	192	LC	
<i>Anax parthenope</i>	57	380	37	46	LC	
<i>Brachytron pratense</i>	12	63	17	18	LC	
<i>Cordulia aenea</i>	3	23	40	77	LC	
<i>Crocothemis erythraea</i>	52	690	80	1324	LC	
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	19	177	6	9	VU	Annex II and IV
<i>Libellula depressa</i>	86	1782	91	560	LC	
<i>Libellula fulva</i>	0	0	6	17	LC	
<i>Libellula quadrimaculata</i>	48	700	60	718	LC	
<i>Orthetrum albistylum</i>	100	7799	94	1216	LC	
<i>Orthetrum cancellatum</i>	89	1982	97	1773	LC	
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	36	875	57	882	LC	
<i>Sympetrum meridionale</i>	22	165	0	0	LC	
<i>Sympetrum sanguineum</i>	95	3006	86	770	LC	
<i>Sympetrum striolatum</i>	9	184	23	203	LC	
Zygoptera						
<i>Calopteryx virgo</i>	0	0	20	13	LC	
<i>Cercion lindenii</i>	3	17	0	0	LC	
<i>Chalcolestes viridis</i>	56	1302	89	1154	LC	
<i>Coenagrion puella</i>	93	8941	89	4507	LC	
<i>Coenagrion pulchellum</i>	1	4	0	0	NT	
<i>Coenagrion scitulum</i>	0	0	34	802	NT	
<i>Enallagma cyathigerum</i>	4	34	83	2024	LC	
<i>Erythromma najas</i>	67	5532	54	1682	LC	
<i>Erythromma viridulum</i>	75	6326	86	1610	LC	
<i>Ischnura elegans</i>	100	25946	100	6608	LC	

<i>Ischnura pumilio</i>	0	0	17	33	NT
<i>Lestes barbarus</i>	16	954	11	18	NT
<i>Lestes sponsa</i>	63	2681	49	218	LC
<i>Lestes virens</i>	25	462	29	320	NT
<i>Platycnemis pennipes</i>	5	108	43	142	LC
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	1	13	9	8	LC
<i>Sympecma fusca</i>	25	1275	63	1904	LC

6.5.4. Distribution of dragonfly species according to tipping points

From the 34 dragonfly species observed in the both areas, the abundance of 19 species were significantly influenced by the tipping points observed in the whole dataset (Table 6.4). The most important parameter which influenced the distribution of species was TN. The abundance of 12 species significantly decreased when the concentration of TN increased above the tipping point. Contrarily to the other species, *Sympetrum meridionale* significantly increased for a TN concentration higher than 2.30 mg/L. CHL negatively influenced the abundance of 10 species, and water transparency positively influenced the abundance of 11 species. These both parameters were the other main parameter influencing the abundance of selected dragonfly species. Aquatic plant richness also influenced the abundance of 8 dragonfly species and 6 species were significantly influenced by aquatic plant cover. Only one species (*A. isosceles*) significantly decreased above the tipping point for fish yield. The main species significantly influenced by five of the six different parameters and their tipping points was *C. erythraea*, followed by *A. imperator* with four of the six parameters. All species which were significantly influenced by tipping points, significantly decreased with CHL and TN, and increased with water transparency, aquatic plant cover, and aquatic plant richness. Furthermore, one other protected species *C. scitulum*, was significantly influenced by tipping points. The abundance of *C. scitulum* significantly decreased with a TN concentration

superior to 1.06 mg/L. The vulnerable species *L. pectoralis* was not observed to be impacted by water quality.

Table 6.3. Tipping points observed in dragonfly richness in relation to water parameters, aquatic plant cover and richness, and total fish harvest in the Dombes and Forez study areas, France.

	Dombes (n=83)	Forez (n=35)	Both areas (n=118)
Chlorophyll a (µg/L)	123		10 / 123
Water transparency (cm)	28	68 / 129	67 / 130
Total N (mg/L)		2.00	1.06/ 2.30
Total P (mg/L)		0.314	
Aquatic plant cover (%)	3		5
Aquatic plant richness	9		9
Fish harvest (kg/ha)	250		253

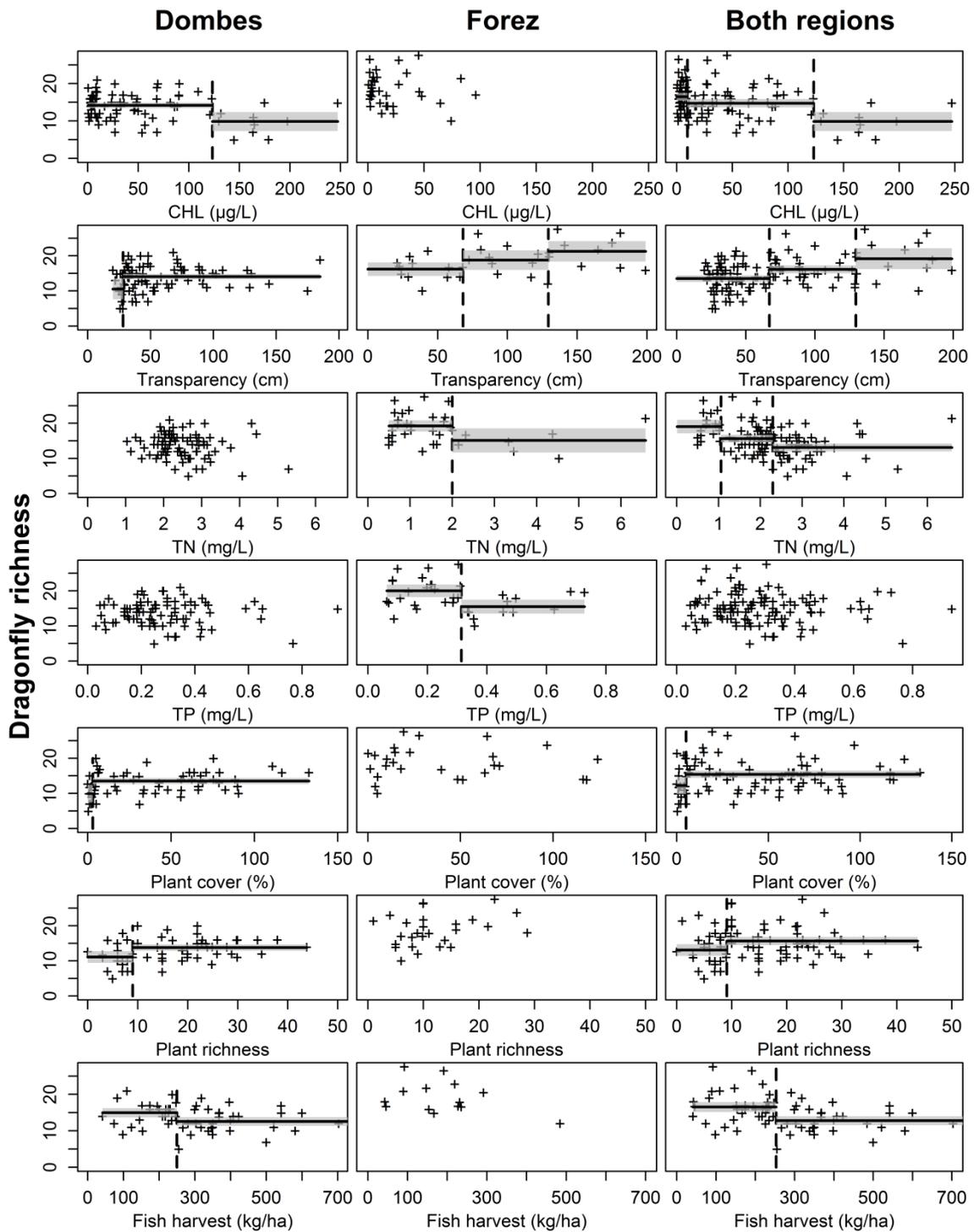


Fig. 6.1. Distribution of tipping points observed in the Dombes and Forez study areas in dragonfly richness regarding gradients in chlorophyll α ($\mu\text{g/L}$), water transparency (cm), Total N (mg/L), Total P (mg/L), aquatic plant cover (%), aquatic plant richness, and fish harvest (kg/ha).

Table 6.4. Influence of tipping points of different parameters in relation to the abundance (number of species/ha) of dragonfly species along parameter gradients. Wilcoxon-Mann-Whitney tests were used to determine species with significant difference in abundance below or above the observed tipping points in the whole dataset, except for TP where no tipping point was observed. Values below the parameter headings are the tipping points. P-value < 0.05*, p-value < 0.01 and p-value < 0.001***. ↗ the abundance of the observed species increased after the tipping point. ↘ the abundance of the observed species decreased after the tipping point.**

	CHL		Water transparency		Total N		Plant cover	Plant richness	Fish harvest
	10 µg/L	123 µg/L	67 cm	130 cm	1.06 mg/L	2.30 mg/L	5%	9 species	253 kg/ha
Anisoptera									
<i>Anaciaeschna isosceles</i>		*↘							**↘
<i>Anax imperator</i>		**↘	***↗			***↘	***↗	**↗	
<i>Anax parthenope</i>							*↗	*↗	
<i>Cordulia aenea</i>					*↘				
<i>Crocothemis erythraea</i>	***↘		***↗	*↗	**↘	***↘	***↗	*↗	
<i>Libellula depressa</i>				**↗					
<i>Libellula quadrimaculata</i>		*↘	*↗	*↗		**↘		*↗	
<i>Orthetrum albistylum</i>			*↗	**↘					
<i>Orthetrum cancellatum</i>		**↘	*↗		**↘				
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	*↘						*↗		
<i>Sympetrum meridionale</i>						*↗			
Zygoptera									
<i>Chalcolestes viridis</i>			*↗			***↘			
<i>Coenagrion puella</i>		**↘		*↗				***↗	
<i>Coenagrion scitulum</i>					**↘				
<i>Enallagma cyathigerum</i>			**↗	*↗	***↘	*↘			
<i>Erythromma najas</i>		**↘				**↘	*↗	**↗	
<i>Erythromma viridulum</i>		***↘	*↗			*↘	***↗	**↗	
<i>Ischnura elegans</i>								**↗	
<i>Platycnemis pennipes</i>			*↗		*↘				

6.6. Discussion

6.6.1. Tipping points in dragonfly species richness in relation to water quality parameters

Tipping points could be determined for dragonfly species richness in relation to different eutrophication parameters, underlining the sensitivity of this metric to water quality. A high dragonfly richness (above 15 species) was observed in fish ponds for a concentration below 10 µg/L of CHL, below 1.06 mg/L of TN, and for a water transparency above 130 cm. Inversely, a clearly lower diversity (inferior to 10 species) was observed in fish ponds with concentrations of CHL above 123 µg/L, above 1.06 mg/L of TN, and a water transparency below 67 cm.

In earlier works, it was already observed that CHL negatively impact the majority of the biodiversity of fish ponds in Dombes area, including dragonflies (Robin et al., 2013; Vanacker et al., 2015), but the present work goes further than solely analyzing richness in identifying also the species that are involved in the changes. Two tipping points were observed at 10 µg/L and 123 µg/L of CHL in the whole dataset leading to a decrease of species richness. As CHL is negatively correlated with the water transparency in fish ponds (Bachasson, 1991; Robin et al., 2013; Vanacker et al., 2016), we found, as expected, also tipping points for water transparency (67 and 130 cm). In terms of nutrient concentration, no tipping point was observed in TP looking at the whole dataset. Bernard et al. (2002) showed that the decrease of dragonfly richness was directly linked to the decrease of aquatic plants in fish ponds but not directly to nutrient concentrations. Although Robin et al. (2013) showed that dragonfly richness was not directly correlated with nutrient concentrations in fish ponds

in the Dombes area, TN was the main parameter which influenced dragonfly species abundance in our study. The abundance of 12 species out of 34 were negatively impacted by TN tipping points and could be determined as indicator species for TN in fish ponds. The increase of CHL led also to a decrease of species abundance for species such as *Anaciaeshna isosceles*, *Libellula quadrimaculata*, *Erythromma najas*, and *Erythromma viridulum*. These five species could be also determined as indicator species for fish ponds which did not exceed 123 µg/L of CHL. Contrarily to the other species, the abundance of *Crocothemis erythraea* and *Sympetrum fonscolombii* significantly decreased when CHL was higher than 10 µg/L.

The abundance of 11 dragonfly species out of the 34 species observed was positively influenced by an increase in the water transparency. Two species, *Libellula depressa* and *C. puella* could be used as an indicator of high water transparency (superior to 130 cm). *C. erythraea*, *A. imperator* or *P. pennipes*, for example, were less demanding to a high water transparency and could be specific to fish ponds with a water transparency only superior to 67 cm. Catling (2005) and D'Amico et al. (2004) also showed that some adult dragonfly species tended to occur only in clearer ponds such as *Chalcolestes viridis* and *Lestes virens*, while the latter was not influenced by the water quality in our study. In contrast, *C. viridis* was influenced in our study by water transparency, but also by TN.

To summarize, to optimize dragonfly conservation in fish ponds, the management of ponds should promote CHL concentration lower than 123 µg/L, TN concentration lower to 2.30 mg/L and water transparency higher to 67 cm.

6.6.2. Relationships between aquatic plants and dragonflies

Tipping points for the whole dataset were only observed in fish ponds at 5% of plant cover and 9 species for aquatic plant richness. Above these tipping points values, the

dragonfly richness averaged 15 species, and below 12 species. A significant positive relationship between plant cover and dragonfly richness was also observed in shallow lakes (D'Amico et al., 2004) in ponds (Goertzen and Suhling, 2012; Kadoya et al., 2004; Schindler et al., 2003) or in streams (Samways and Steytler, 1996), and especially with floating macrophytes (Schindler et al., 2003). One reason for this relationship is the aquatic plant use for the oviposition of several species and the fact that the plant cover could positively influence the reproduction success. In contrast, Ruggiero et al. (2008) could not show a correlation between dragonfly richness and the aquatic plant cover in man-made ponds in southwestern of France.

In our fish ponds, 5 dragonfly species abundance significantly increased when the values of tipping points of aquatic plant richness (9 species) and cover (5%) were exceeded. This is the case of *Anax imperator*, *Anax parthenope*, *C. erythrea*, *E. najas* and *E. viridulum*, while *Sympetrum fonscolombii* increased only with the aquatic plant cover. The abundance of *L. quadrimaculata*, *Coenagrion puella* and *Ischnura elegans* increased with the richness of aquatic plants, indicating that the heterogeneity of the vegetation was potentially more important than the coverage. As in our fish ponds, Bernard et al. (2002) showed that *E. najas* and *E. viridulum* were greatly influenced by the presence of some aquatic plant species such as *Ceratophyllum* and *Myriophyllum* species. Remsburg and Turner (2009) showed that Aeshnidae were more influenced by the aquatic vegetation than other dragonflies, but in our study, only *A. imperator* and *A. parthenope* were impacted.

Overall, a minimum value of 5 % of aquatic plant cover and a presence of a minimum 9 aquatic plant species seem to promote the abundance and species richness of dragonflies.

6.6.3. Relations between fish harvest and dragonflies

One tipping point was observed with fish yield at harvest with 253 kg/ha looking at the whole dataset and with 250 kg/ha in the Dombes area, with a decrease of dragonfly richness from 16 to 13 species when this value was exceeded. No tipping point was observed in the Forez area which might be due to the fact that Forez fish ponds contained a significant higher dragonfly richness and a significant lower fish production with a mean of 187 kg/ha compared to the Dombes area with a mean of 306 kg/ha. In general, a negative relationship between dragonfly richness and fish harvest was observed in many studies (Johnson, 1991; Ott and Samways, 2010; Wittwer et al., 2010) and was mainly related to the predation of fish on dragonfly larvae. However, the predator-prey relationship varied following the fish community present in fish ponds (Wittwer et al., 2010). For example, *Sympetrum striolatum*, also found in our fish ponds, may be positively correlated with the presence of tench (*Tinca tinca*) in the study of Wittwer et al. (2010), while in fish ponds in our study, they did not (unpublished data). Furthermore, the predation of the piscivorous species *Perca fluviatilis* in some water bodies tends to decrease the richness of dragonflies (Macagno et al., 2012; Wittwer et al., 2010).

The presence of carnivorous fish may influence the dragonfly predation pressure on the underlying trophic levels (Lombardo, 1997), but some species have developed antipredator behaviors that reduce the vulnerability to fish predation (Convey, 1988; Heads, 1986; Henrikson, 1988; Johnson, 1991; Wohlfahrt et al., 2006). *I. elegans* and *C. puella*, which were the main species presents in our study, are known to develop antipredator such as reduced swimming activity (*C. puella*) and reduced feeding to seek cover (*I. elegans*) (Convey, 1988; Heads, 1986; Wohlfahrt et al., 2006).

In this study, few species from the Aeshnidae family were observed in fish ponds in both study areas. Indeed, the larvae of Aeshnidae are very large and are easily available for fish predation (Johnson, 1991). This can explain that only few adults were observed in our fish ponds, while they are mainly present in fish-free habitats (Johnson, 1991). In the Aeshnidae, *Anaciaeschna isosceles* was the only species where the abundance significantly decreased when fish ponds exceeded the tipping point of 253 kg/ha of fish harvest and be used as an indicator species for the fish harvest.

Allover, fish production should not be too intensive, inferior to 253 kg/ha, to allow preserving a high diversity of dragonfly species and the presence of *A. isosceles* could be used as indicator of the fish pond productivity.

6.6.4. Dragonfly richness in fish ponds in Dombes and Forez areas

With a total 34 species, including 18 true dragonflies and 16 damselflies, the dragonfly species richness in fish ponds for both areas was relatively high. Indeed, the two areas harbor more than 25% on the 138 species of dragonflies recorded in Europe (Kalkman et al., 2010) and 45% of the regional pool of 76 species (Deliry et al., 2013). Consequently, fish ponds support overall high dragonfly diversity. But also the mean dragonfly richness per pond seems to be important with 14 species in the Dombes area and 18 species in the Forez area. This was higher than mean values observed in farm ponds in France (Ruggiero et al., 2008) in which authors observed a mean dragonfly richness of 4.5 species. Dragonfly richness in fish ponds was also higher than in other waterbodies such as subalpine ponds (Oertli, 2010) or in man-made ponds (Kadoya et al., 2004). The presence of one threatened species, *L. pectoralis*, classified on the list of European Habitat Directive was regularly observed in fish pond in Dombes areas in 19% of the fish ponds sampled. This species prefers fish ponds where aquatic plants are very dense and surrounded by flooded rush bed (Grand, 2010; Leclerc et al.,

2011). *L. pectoralis* was not significantly influenced by aquatic plant richness or cover, but rush bed coverage was here not investigated. Furthermore, one other red-list species *C. scitulum* was significantly influenced by different water quality parameters. *C. scitulum* is rarely observed in fish ponds (Grand, 2010), and was also greatly influenced by TN and was recognized as an indicator species of fish ponds with a concentration lower than 1.06 mg/L of TN.

Although it is known that adult dragonflies are significantly influenced by the water quality of freshwater bodies, and select habitats that provide better conditions for larvae (D'Amico et al., 2004), we found relatively high numbers in the studied fish pond systems which are all nutrient rich. Eutrophication has been described as a major stress for freshwater biodiversity in shallow lakes (Brönmark and Hansson, 2002). However, we can show that fish ponds support high diversity of dragonflies, and Rosset et al., (2014) show that they contribute greatly to dragonfly diversity at local and regional scales (Rosset et al., 2014). In this study, the eutrophication of the water in the Dombes fish ponds was more important with significantly higher concentrations of CHL, TN and TP than those in the Forez area. This was reflected in a significantly lower mean number of species per pond in the Dombes area. Moreover, *C. aenea*, *C. erythraea*, *Ischnura pumilio* or *Sympetrum striolatum*, for example, were specific to the fish ponds of the Forez area, whereas *Sympetrum meridionale* was only observed in the Dombes area.

6.7. Conclusion

A large diversity of dragonfly species was found in the studied fish ponds, not only common species, but also six species with conservation concern in France, including *L.*

pectoralis, protected in Europe. In the fish pond systems, adult dragonflies showed to be directly influenced by eutrophication above certain tipping points. But, depending on species, they responded often differently to a change of water quality, aquatic plant cover and richness, and fish harvest. A very high diversity of adult dragonflies occurred in fish ponds with low concentrations of CHL, TN and high water transparency, and low fish harvest. A minimum value of aquatic plant cover and aquatic plant species also seems to be important for the occurrence of dragonflies. In relation to tipping points, dragonfly species also can be used as an indicator to specific water quality such as *C. erythraea* which occurred in fish ponds that did not exceed tipping point values. To optimize dragonfly conservation in fish ponds, management should promote TN concentration lower to 2.30 mg/L, CHL concentration lower to 123 µg/L, or a water transparency higher than 67 cm. Also a minimum cover of 5% and richness of 9 species of aquatic plants would favor dragonfly richness and abundance, and fish production should be not too intensive and inferior to 253 kg/ha.

6.8. Réponses aux hypothèses posées

H 6.1 : La diversité et l'abondance des Odonates sont directement influencés par les paramètres environnementaux et biologiques des étangs piscicoles.

Cette hypothèse est validée. L'étude a permis de montrer à travers la détermination des points de basculement, que la richesse spécifique et l'abondance des odonates sont directement influencées par la qualité du milieu. Une forte richesse spécifique a été observée pour une concentration en chlorophylle α inférieure à 10 $\mu\text{g/L}$ et une concentration en azote total inférieure à 1,06 mg/L , une transparence de l'eau supérieure à 130 cm, ainsi qu'une production piscicole inférieure à 253 kg/ha . Un recouvrement végétal minimal de 5 % et un nombre de 9 espèces de plantes aquatiques semblent être importants pour atteindre une forte richesse et une forte abondance en Odonates.

H 6.2 : A partir des points de basculement, il est possible de déterminer des espèces d'Odonates indicatrices des milieux eutrophes.

Cette hypothèse est validée. A partir des points de basculement, 19 espèces d'odonates sur les 34 espèces observées dans les étangs de la Dombes et du Forez, ont été déterminées comme espèces indicatrices de la qualité du milieu. La concentration en azote total et la transparence de l'eau sont les deux paramètres influençant la répartition d'un grand nombre d'espèces d'Odonates (12 et 11 espèces respectivement). S'en suit la concentration en chlorophylle α (9 espèces), la richesse des plantes aquatiques (8 espèces) et le recouvrement végétal (6 espèces). Seule une espèce d'Odonate, *Anaciaeshna isosceles* est influencée par le niveau de production piscicole.

H 6.3 : Les résultats ne montrent pas de différence au niveau des points de basculement entre les étangs du Forez et les étangs de la Dombes.

Cette hypothèse est réfutée. Dans cette étude, l'eutrophisation de l'eau dans les étangs de la Dombes est plus importante avec des concentrations significativement plus élevées de chlorophylle α , d'azote total, et de phosphore total, que dans les étangs du Forez. Ces différences entraînent une richesse moyenne d'espèces d'Odonate significativement plus faible dans les étangs de la Dombes (14 espèces observées en moyenne par étang), par rapport aux étangs de la plaine du Forez où 18 espèces sont observées en moyenne par étang. Des espèces n'ont d'ailleurs été observées que dans les étangs du Forez ou ceux de la Dombes. Cette diversité de milieu et la différence de richesse en Odonates entraînent une variation des points de basculement entre les deux régions.

**Chapitre 7 . Effet des pratiques
de gestion sur la performance
piscicole et la biodiversité des
étangs**

7.1. Préambule

Les étangs piscicoles dans la région de la Dombes sont gérés dans le cadre d'une production extensive, où la carpe (*Cyprinus carpio*) est la principale espèce produite, accompagnée généralement par d'autres espèces de cyprinidés, et de poissons piscivores tels que brochets (*Esox lucius*), perches (*Perca fluviatilis*) ou sandres (*Sander lucioperca*). Les principaux apports en matière de gestion piscicole sont destinés à stimuler la production primaire dans le but d'augmenter la production piscicole. En augmentant significativement la biomasse phytoplanctonique, le système peut basculer vers un état exclusivement dominé par le phytoplancton, engendrant une diminution de la communauté des plantes aquatiques. Le but de ce chapitre est de déterminer l'importance de la gestion sur l'ensemble du système de l'étang. Pour cela, un indicateur de performance de l'étang a été évalué en fonction des points de basculement précédemment déterminés et en prenant en compte la diversité des plantes aquatiques de l'étang, la production piscicole et le développement de la biomasse phytoplanctonique. Cet indicateur de performance a été mis en relation avec les quatre pratiques de gestion principalement utilisées au sein des étangs dombistes : la fertilisation, le chaulage, l'apport de nourriture et la mise en assec.

Deux hypothèses peuvent être posées :

H 7.1. Les différentes pratiques ont un effet négatif sur la diversité des plantes aquatiques de l'étang.

H 7.2. Les différentes pratiques ont un effet positif sur la production piscicole.

H 7.3. Les différentes pratiques ont un impact positif sur l'indicateur de performance.

Ca chapitre est basé sur un article en préparation: **Management of fish pond systems impacting performance of fish production, aquatic plant diversity, and eutrophication.**

Management of fish pond systems impacting performance of fish production, aquatic plant diversity, and eutrophication

In preparation

7.2. Abstract

Fish ponds in Europe are mainly extensive systems with common carp as the main species bred, associated to other cyprinids and carnivorous fish. Fish farmers commonly use different management practices in order to optimize the global productivity of ponds and increase fish biomass. However, intensive management of fish ponds with excessive inputs can cause an eutrophication leading to phytoplankton dominance and a strong decrease of aquatic plants. In total, 135 fish ponds in the Dombes area, France, were studied in order to determine the impact of different practices during the water and dry phase of ponds: fertilization, supplementary feeding, liming, and a dry year without water. The effects of the different management practices on fish yield, aquatic plant species richness, and chlorophyll α concentrations were evaluated. In addition, an indicator of performance of fish pond system was developed and applied to the studied ponds as well as tried to determine aquatic plant indicator in relation to specific management practices.

Fish yield significantly increased with management practices during the water phase, while aquatic plant cover significantly decreased. Chlorophyll α concentration was not significantly influenced by management practices applied during the water and dry phases. The main parameter which influenced the indicator of performance for fish ponds was the use of a one

year dry phase, and more precisely the number of years of fish production since the last dry phase. 70% of fish ponds with high indicator of performance were recorded during the first year of fish production, mainly due to high aquatic plant richness and cover in these ponds, and low concentration of chlorophyll α . Indicator species of high aquatic plant richness and cover were mainly found for fish ponds in the first year after a dry year. It can be concluded that to have good fish yield and high plant species richness and cover, fish ponds should be drained for one year every four to five years.

Keywords:

Aquaculture; fishpond biodiversity; indicator species; macrophytes; regime shift; shallow lake.

7.3. Introduction

With the increase of fish farming in the world (FAO, 2014), the last decades were characterized by an intensification of fish pond systems often to the detriment of the environmental quality (Aubin et al., 2014). However, fish pond production in Europe remained marginal for a long time and most systems are still mainly extensive systems with common carp as the main species harvested, associated to cyprinids and piscivorous fish (Horvath et al., 2002). Fish farmers commonly use different practices in order to optimize the global productivity of ponds and increase fish biomass (Horvath et al., 2002; Korinek et al., 1987; Wezel et al., 2013b).

Different types of fertilization practices stimulate primary production, in particular phytoplankton, which may be directly consumed by herbivorous fishes or by zooplankton and macroinvertebrates which are then consumed by fish (Biro, 1995; Horvath et al., 2002; Schlumberger, 2002)(Biro, 1995; Horvath et al., 2002; Schlumberger, 2002). Cattle manure is most commonly used for fertilization in fish ponds in Europe (Schlumberger, 2002; Wohlfarth and Schroeder, 1979). Manure may be spread at the bottom of the ponds before water filling (Horvath et al., 2002), importing organic matter, phosphorous, nitrogen, as well as bacteria which is essential for the dynamic of the ecosystem (Schlumberger, 2002; Wohlfarth and Schroeder, 1979). Inorganic fertilizer, containing a certain proportion of nitrogen – phosphorous – potassium, may also be used to increase or rebalance the concentration of nutrients in fish ponds (Green, 2015; Schlumberger, 2002).

An addition of artificial feed in order to increase fish growth, is another common practice in fish ponds to increase fish production (Korinek et al., 1987). Often, this management practice is applied in combinations, e.g. fertilization and an addition of supplementary feeding, which can significantly increase fish production (Wezel et al., 2013a; Zhu et al., 1990).

Liming is also commonly used to improve sediment and water quality for an increased in fish production (Brönmark and Hansson, 2002; Horvath et al., 2002). The addition of lime leads to an increase of alkalinity and total hardness promoting good conditions for productivity of food organisms (Boyd et al., 2002; Green, 2015). The sediment of limed ponds generally reach a final pH of 6.5-7.0 (Green, 2015). These pH values improve the exchange of nutrients between the pond sediments and the water column, e.g. phosphorous is more likely released from the sediment to the water column. Consequently, available phosphorous permits to increase the primary production (Biro, 1995; Boyd, 1990).

Another management practice occurring in fish pond system is the complete draining and drying out of the pond during one year (Horvath et al., 2002; Lierdeman, 2013; Wezel et al., 2013b). The main purpose of drying out a pond is to enhance aerobic decomposition of organic matter in the sediment in order to re-mineralize the soil (Boyd et al., 2002). During this dry period, ponds may be cultivated with oats, maize, sorghum, or left fallow (Wezel et al., 2013b). Fish famers may also add fertilizers or lime during the dry phase in order to stimulate nutrient dynamics and enrich the pond bottom with nutrients (Boyd et al., 2002).

Years after years, the accumulation of nutrients due to management practices can cause a strong eutrophication of fish pond systems (Biro, 1995). In most cases in freshwater waterbodies, an eutrophication lead to a regime shift from high coverage of aquatic plants (clear water state) to phytoplankton dominance (turbid water state) (Jeppesen et al., 1997; Pálffy et al., 2013; Rinke et al., 2009; Scheffer et al., 2001, 1993; Scheffer and van Nes, 2007). Above a critical threshold of turbidity, aquatic plants may disappear due to the competition with phytoplankton for nutrients and light (Sand-Jensen and Borum, 1991; Scheffer et al., 2001; Scheffer and van Nes, 2007). Such a crucial tipping point may be observed in fish ponds systems for aquatic plants at a concentration of 60 µg/L of chlorophyll α (Vanacker et al., 2016). Over this threshold, the richness of aquatic plants strongly decreases. However, aquatic plants are crucial for fish ponds systems. They play an important role in the dynamics of nutrients (Korinek et al., 1987; Scheffer, 2004; Scheffer et al., 1993) and serve as feed, and breeding support and protection for many aquatic organisms (Jeppesen et al., 1997; Oertli et al., 2013a). Fish population and macro-invertebrates are seriously impacted by the collapse of aquatic plants (Jeppesen et al., 2000b, 1997; Persson, 1983; Persson et al., 1988). Also, above certain levels of eutrophication a significant decline of the

richness of adult dragonflies, macro-invertebrates, and aquatic plants was found (Robin et al., 2013; Vanacker et al., 2015).

Consequently, the aim of this study is to determine the role of the different management practices in fish ponds such as fertilization (FT), supplementary feeding (FD), and liming (LI) on fish production, diversity of aquatic plants, and eutrophication. Management practices were grouped into two types of periods where they are applied: the water phase and the one year dry phase. The role of the number of years since the last dry phase was also studied. To evaluate the effect of the different management practices on fish yield, aquatic plant species richness, and chlorophyll α (CHL) concentrations, an indicator of performance of fish pond systems was developed and applied to the ponds studied. Aquatic plant species were also evaluated in order to observe species for specific management practices.

7.4. Materials and Methods

7.4.1. Study sites

The study was carried out in the Dombes area, localized in southeastern France. The Dombes region is characterized by about 1,100 man-made fish ponds and 11,500 ha of water surface. Fish ponds are connected by intensive networks of ditches. In most of the ponds, fish are stocked in spring and are harvested during autumn or winter when ponds are emptied. Fish ponds are refilled with water from either upstream fish ponds and/or from rainfall on the pond catchment. Fish species raised in the fish ponds are dominated by common carp, followed by white fish, tench, and some piscivorous species as pike, pikeperch or perch (Sceau, 1980; Wezel et al., 2013b). A complete dry period of one year is applied every 4-5 years to the fish

ponds. During this period, most of ponds are left to dry up for one year to be cultivated with oats, maize or sorghum, or left fallow, for mineralization of sediment (Wezel et al., 2013b). In total, 135 fish ponds in the Dombes area were sampled from 2008 to 2014.

7.4.2. Management practices in fish ponds

Fish pond farmers have been interviewed about their management practices and fish yields in the respective sample years. Fish yield was evaluated in kg/ha taking in account the difference between the final fish harvest and the initial amount of fish inserted into the ponds each year. The management practices applied during the water phase and the one-year dry phase were recorded. Consequently, we notified for each pond the use of supplementary feeding (FD) during the wet phase, and fertilization (FT) and liming (LI) which may occur during the water phase or during the one-year dry phase. For these practices only qualitatively data (yes, no) was used as quantitative data was not always sufficiently available or reliable as recording of inputs by farmers was not sufficiently well documented. Furthermore, the number of years since the last one-year dry phase was also notified during the interviews in order to determine the number of successive years with water. In our study, the age since the last one-year dry period averaged 3 years.

7.4.3. Chlorophyll α

Water samples were collected during spring (from March to June) with a Van Dorn sampler (Uwitech, Austria) in one point near the outlet of each pond, the deepest part of the pond. CHL was extracted for 24 h in a 90% acetone solution and was then measured with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 (Schimadzu Corporation, Kyoto, Japan) in 2008 and for the following years with a spectrophotometer JASCO UV/VIS spectrophotometer V-530 (JASCO, Japan) at 630, 645, 663 and 750 nm. The CHL

concentration per unit volume was then calculated using the Parsons and Strickland formula (Parsons and Strickland, 1963). The spring median of CHL was calculated for each fish pond. The median was selected rather than the mean to have a better representation of these parameters in fish pond systems as extreme values often occur in shallow water bodies (Scheffer, 2004).

7.4.4. Aquatic plants richness and cover

Aquatic plants were determined the second half of June following the protocol described in the study of Arthaud et al. (2013). Aquatic plants was observed in quadrats of 4 m² separated by 50 m, sampled along five transects parallel to the flow direction and located along right and left sides of the fish pond, in the center of the pond and between the central transect and the side transects. Therefore, the number of sampled quadrats increased with the surface area of the fish pond. For each quadrat, submerged and floating aquatic plants were identified to species level and their abundance was recorded using cover-abundance estimates of Braun-Blanquet (1932). The richness of aquatic plants was evaluated with Jackknife first order (Burnham and Overton, 1979). This index was calculated with the Vegan package (Oksanen et al., 2013) in the statistical R program (R Development Core Team, 2013).

7.4.5. Performance indicator of fish pond systems

We estimated that a fish pond with a good system is a fish pond with a relatively high diversity of aquatic plant richness, a relatively high fish yield, and a relatively low concentration of CHL. For each pond a performance indicator PI (Equation 7.1) was evaluated with a normalized indicator (NI) of aquatic plant richness (Equation 7.2), fish yield (Equation 7.3), and CHL (Equation 7.4), with S being the value for each parameter in each

fish pond and SD the standard deviation for each parameter in the whole dataset. All the three parameters are independent as we can see in the principal component analysis (Fig. 7.1).

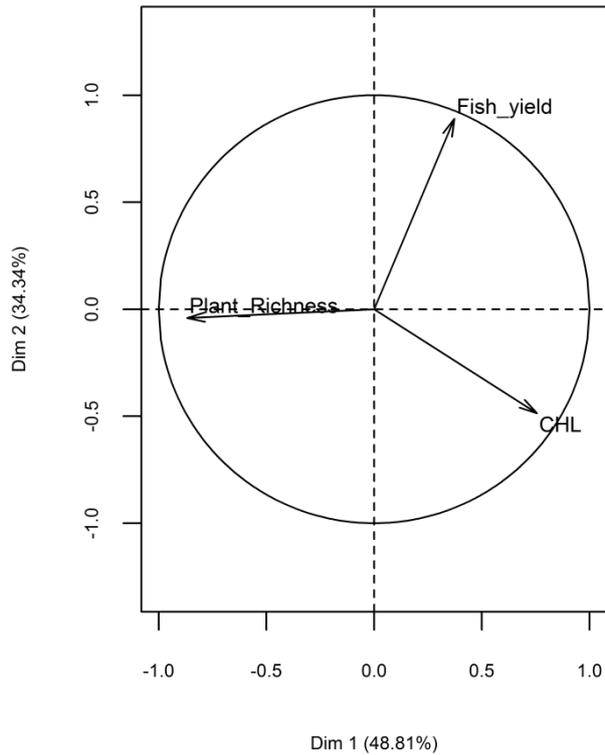


Fig. 7.1. Principal component analysis of the three parameters CHL, aquatic plant richness and fish yield used to calculate the performance indicator.

$$PI = NI_{\text{Plant richness}} + NI_{\text{Fish yield}} - NI_{\text{CHL}}$$

Equation 7.1. Performance indicator (PI) of each pond evaluated with the normalized indicator (NI) of plant richness, of fish yield and of chlorophyll α .

$$NI_{\text{Plant richness}} = \frac{S_{\text{Jackknife}} - \hat{S}_{\text{Jackknife}}}{SD_{\text{Jackknife}}}$$

Equation 7.2. Normalized indicator of aquatic plant richness evaluated with the value of the estimated richness in the pond ($S_{\text{Jackknife}}$), the mean ($\hat{S}_{\text{Jackknife}}$) of the aquatic plant richness in the Dombes area (15 species) and the standard deviation of the estimated plant richness ($SD_{\text{Jackknife}}$).

$$NI_{\text{Fish yield}} = \frac{S_{\text{Fish}} - \hat{S}_{\text{Fish}}}{SD_{\text{Fish}}}$$

Equation 7.3. Normalized indicator of fish yield evaluated with the value of fish yield in the pond (S_{Fish}), the mean of the fish yield (\hat{S}_{Fish}) in the Dombes area (213 kg/ha) and the standard deviation of the fish yield (SD_{Fish}).

$$NI_{\text{CHL}} = \frac{S_{\text{CHL}} - 60}{SD_{\text{CHL}}}$$

Equation 7.4. Normalized indicator of chlorophyll α evaluated with the value of CHL in the pond (S_{CHL}), a crucial tipping point of 60 $\mu\text{g/L}$ and the standard deviation of CHL in the Dombes area (SD_{CHL})

We estimated in the equation 7.2 that high aquatic plant species richness was superior to 15 species which is the average of the aquatic plant richness in the fish ponds studied. Similarly, a high net fish harvest was estimated to be superior to 213 kg/ha which is the average of the fish ponds studied (Equation 7.3). Concerning eutrophication level, we considered a good fish pond system having a CHL concentration inferior to 60 $\mu\text{g/L}$. This corresponds to a tipping point above which a dominance of phytoplankton on the detriment of the development of aquatic plant species richness was found (Vanacker et al. 2016).

After calculation of the values of the performance indicator for all ponds studied, we distinguished three groups of fish ponds: 1) fish ponds with a high performance indicator value corresponding to 30 % of fish ponds with the highest value of the indicator, 2) fish ponds with a low performance corresponding to 30 % of fish ponds with the lowest value of the indicator, and 3) the other 40% of fish ponds having intermediate values for the indicator.

7.4.6. Aquatic plants used as indicator species

Potential indicators of aquatic plant species were evaluated with the ‘indicspecies’ package of R program (De Caceres and Jansen, 2015). This package allows analyzing the relationships between the species occurrence and the classification into groups of the performance indicator and management practices. The determination of the list of species associated to particular groups of performance and management practices are based of the Indicator Value index described by Dufrene and Legendre (1997). The statistical package also uses a permutation test to evaluate the significance of this association.

7.5. Results

7.5.1. Effects of management practices

The mean value of the fish yield in the whole dataset was 213 kg/ha. During the water phase, fish yield significantly increased with the different practices fertilization, liming, and supplementary feeding (Fig. 7.2). The lowest average of fish yield was found at 155 kg/ha in fish ponds with no management. The highest average value was observed at 349 kg/ha in fish ponds when the three management practices were applied together, but it was not significantly different to only supplementary feeding or the combination with fertilization because of a high standard deviation. With FT and FD, mean fish yield was at 283 kg/ha.

The highest mean value of aquatic plant cover was observed at 49% in fish ponds with no management practice, and the lowest mean with 5% cover when the three management practices FT, FD, and LI were applied (Fig.7.2). Similarly, the mean of aquatic plant richness in ponds decreased with the management practices during the water phase. A mean of 19 aquatic plant species was observed in no management practice, while the lowest record was observed in ponds with the three management practices at 8 species. However, CHL was not significantly impacted by the different management practices.

No significant difference was observed in fish yield with increased number of years after the dry phase, although the first two years after that phase show generally better yields. While CHL was not significantly affected by years after the dry phase (p-value: 0.064), CHL was very low in Y1 fish ponds with a mean value of 10 µg/L. Furthermore, aquatic plants were also impacted by years after the dry phase. Y1 was significantly different from the other years for species richness with a mean of 23 species and the lowest values with 11 species for the both Y4 and Y>5. Similarly, in Y4 and Y>5, the aquatic plant cover was significantly lower

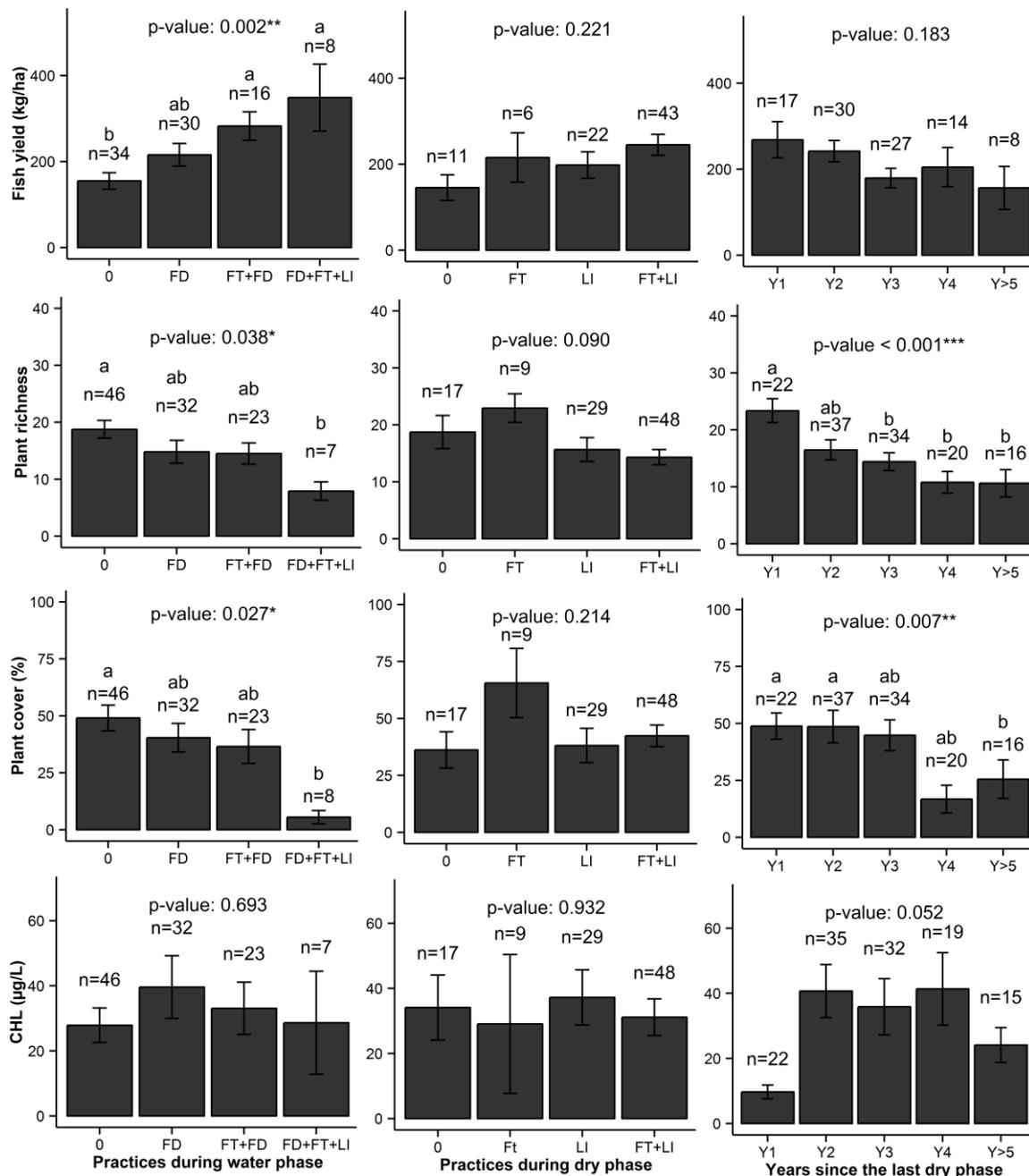


Fig. 7.2. Fish pond management practices influencing fish yield, plant richness and cover, and chlorophyll *a* concentration during the water period, during the one-year dry period, and with the number of the years since last dry phase. FD: Supplementary feeding, FT: Fertilization, LI: Liming. Y1 to Y5 corresponds to the number of the years since the last one-year dry period. n is the number of fish ponds studied for each management. Different letters above the bars denote significantly different values between management for the respective parameters (p -value <0.05). Fish yield and aquatic plant cover were significantly different with management practices applied during the water phase. Aquatic plant richness and plant cover were also significantly different with the years since the last dry phase. No significant difference was observed between all parameters and management practices during the dry phase and with CHL and all management practices.

with 17% and 24% recorded in contrast to the first three years which had similar percentages around 45-49% cover.

7.5.2. Indicator of performance and management

The performance indicator was not significantly impacted by the different management practices during the water and dry phases (Fig. 7.3) and no difference was also observed on the proportion of performance groups in these both phases (Fig. 7.4). The proportion of ponds with high performance varied from 33% to 28% depending on the practices during the water phase, and from 16% to 47% during the dry phase. However; a significant decrease was observed with the performance indicator and the number of the year since the last one-year dry phase. The highest mean value of the performance indicator of fish ponds was observed in Y1 at 2.4, followed by an important decrease through consecutive years. The lowest mean value of the performance indicator, with a negative value of -0.4 recorded, was recorded in Y>5 fish ponds.

The proportion of fish ponds with a high performance was high (76 %) in Y1 fish ponds and then decreased from 36% in Y2 to 0% in Y>5 (Fig. 7.4). Only one fish pond of the low performance group was observed in Y1. On the contrary, the proportion of fish ponds with a low performance increased with the years from 6% in Y1 to 71% in Y>5. The proportion of intermediate performance group was relatively low in Y1 and Y>5 and from Y2 to Y4 the proportion did not vary a lot. The performance indicator was not significantly different in Y1 fish ponds with the different practices applied compared to ponds with no management (Fig. 7.5). For fish ponds in Y2 and Y3, the performance indicator was significantly higher when no practice was applied, and especially when no fertilization or supplementary feeding were applied. However, in Y>4, all management practices had a benefic effect on the indicator of

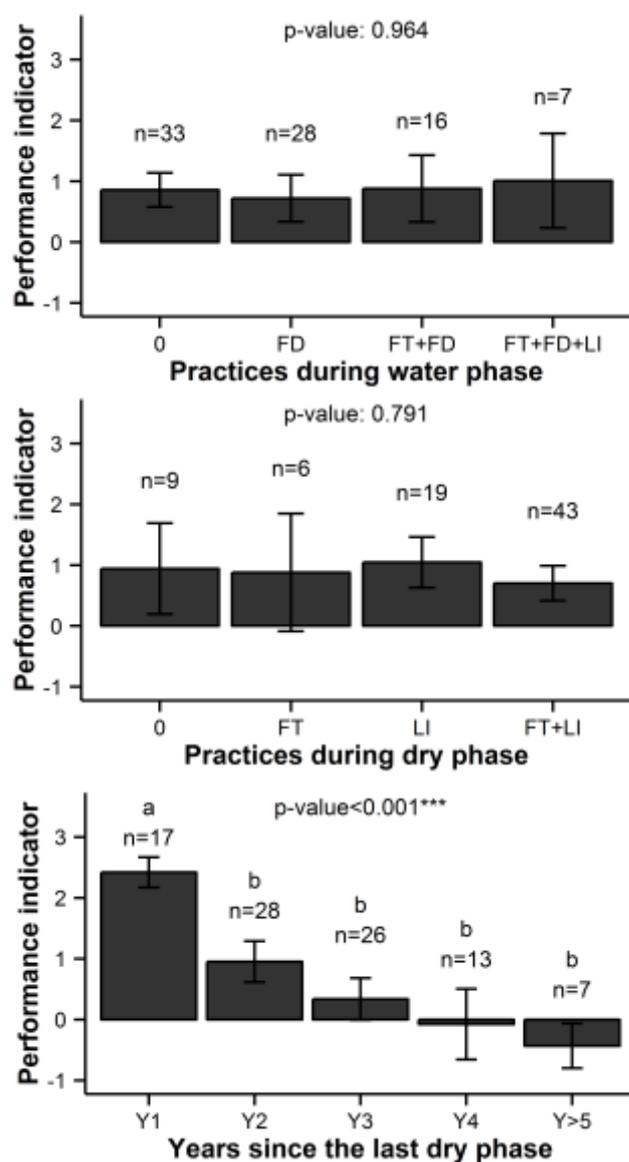


Fig. 7.3. Changes of the performance indicator in the studied fish pond systems in southeastern France in relation to different pond management practices in the water phase, in the dry phase and with years since last pond drying. FD: Supplementary feeding, FT: Fertilization, LI: Liming. Y1 to Y5 corresponds to the number of the years since the last one-year dry period. n is the number of fish ponds observed for each management. Different letters above the bars denote significantly different values between management for the respective parameters ($p\text{-value} < 0.05$). Kruskal-Wallis tests were performed to test differences in the three cases. No significant difference was observed with the practices in water and in dry management. A significant difference was observed between performance indicator and the year of the pond after the last dry phase.

performance. In Y>4 fish ponds, the mean value of the indicator of performance was even negative when no management was applied. This can be related to a significant difference in the fish yield between no-managed Y>4 ponds (mean value of 111 kg/ha) and managed ponds (mean value of 240 kg/ha).

The different practices applied in the dry phase had no significant effect in the respective years (Fig. 7.6). The performance indicator of Y1 fish ponds was no significantly different when FT or LI were applied during the dry phase and the means of indicator in Y1 were superior to 2 in all cases. No beneficial effect emerged in the other years with the management practices applied in the dry phase and performance indicators were negative in Y>4 with all management.

7.5.3. Occurrence of aquatic plant species

A total of 77 aquatic plant species was recorded in fish ponds in the Dombes area, France. *Najas marina* was recorded in 70% of the surveyed fish ponds and was the most frequently species recorded (Table 7.1). *Polygonum amphibium* was also observed in most of fish ponds (67%) as well as *Najas minor* (57%), *Phalaris arundinacea* (57%), and *Potamogeton crispus* (54%). All these species had a lower occurrence in the low performance group of fish ponds. Several species such as *Mentha aquatica*, *Lysimachia vulgaris* or *Nitella flexilis* were only observed in the high performance group of fish ponds. 10 species were observed only in one pond, e.g. *Ranunculus sceleratus* and *Utricularia ochroleuca*.

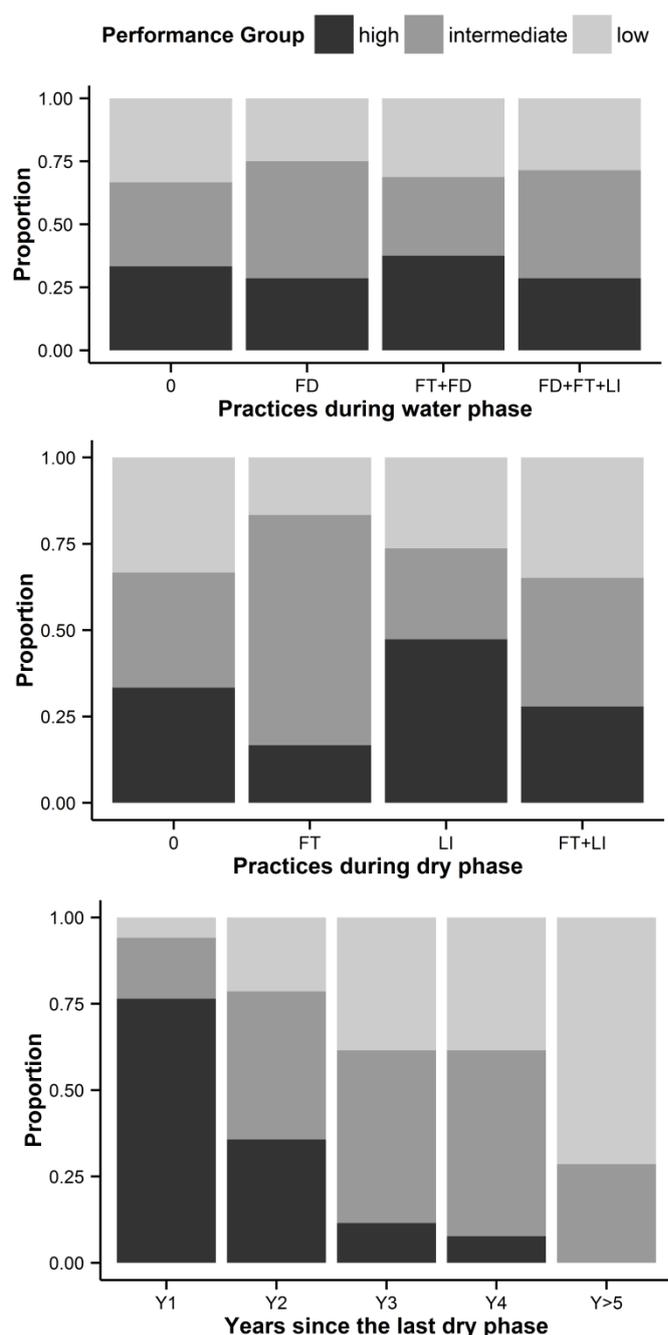


Fig. 7.4. Proportion of fish ponds in each performance group (High, Intermediate, Low) in relation to different management practices in the water phase, the dry phase and with years after pond drying. FD: Supplementary feeding, FT: Fertilization, LI: Liming. Y1 to Y5 corresponds to the number of the years since the last one-year dry period. n is the number of fish ponds observed for each management. High: 30% of fish ponds with the highest value of the performance indicator; Low: 30 % of fish ponds with the lowest value of the performance indicator; Intermediate: the other 40% of fish ponds. Chi-square tests were performed to test differences in the three cases. No significant difference was observed between performance groups and the practices management during water and dry phases. A significant difference was observed between performance groups and the years after last pond drying.

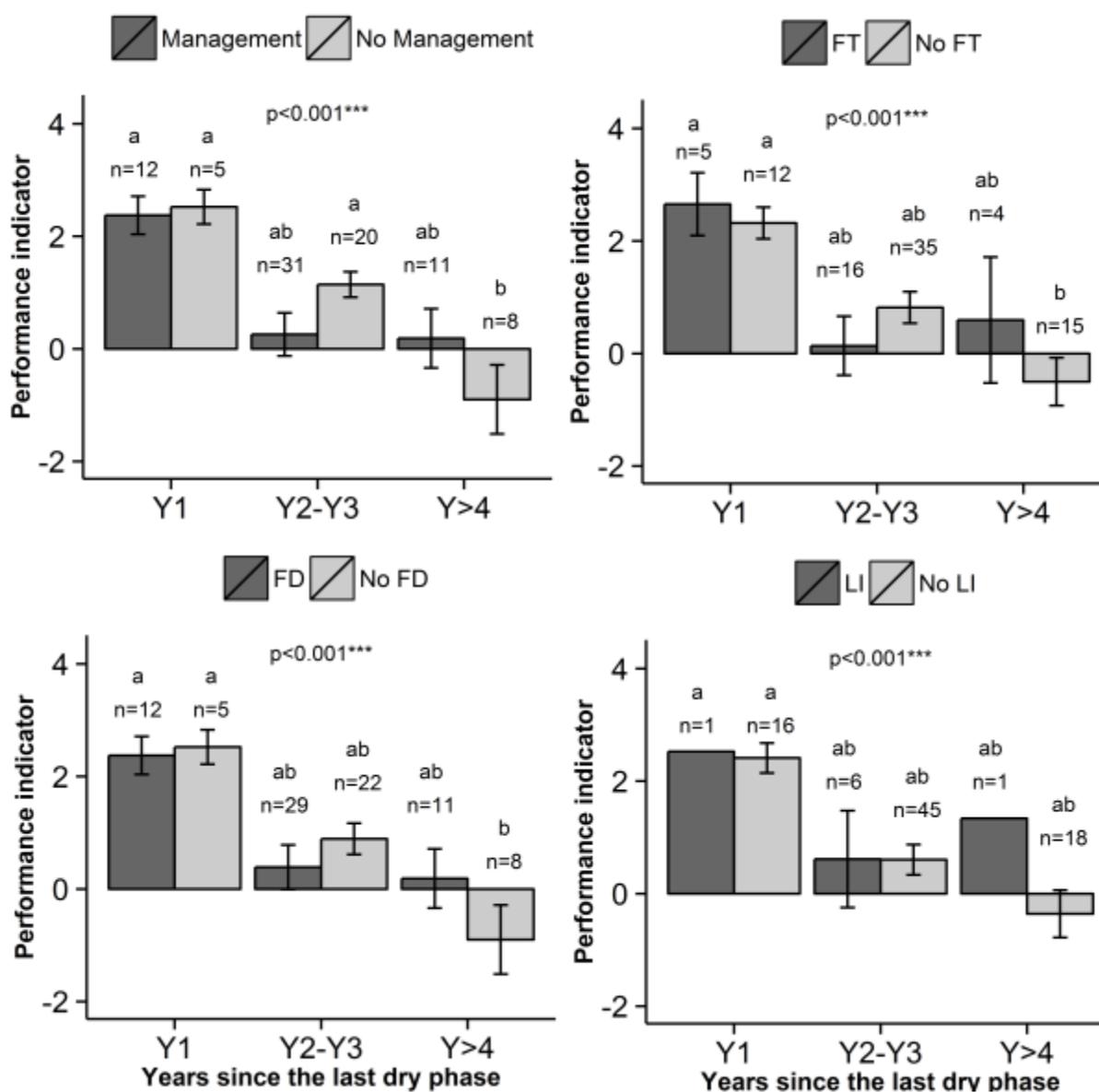


Fig. 7.5. Comparison of the performance indicator between the different management practices applied during the water phase and no management in relation to the years since the last one-year dry phase. Y1 to Y>4 are the number of the years since the last one-year dry phase. FD: Supplementary feeding, FT: Fertilization, LI: Liming. n is the number of fish ponds observed for each management. Different letters above the bars denote significantly different values between management for the respective parameters (p -value<0.05). Vertical lines bar indicate standard deviation.

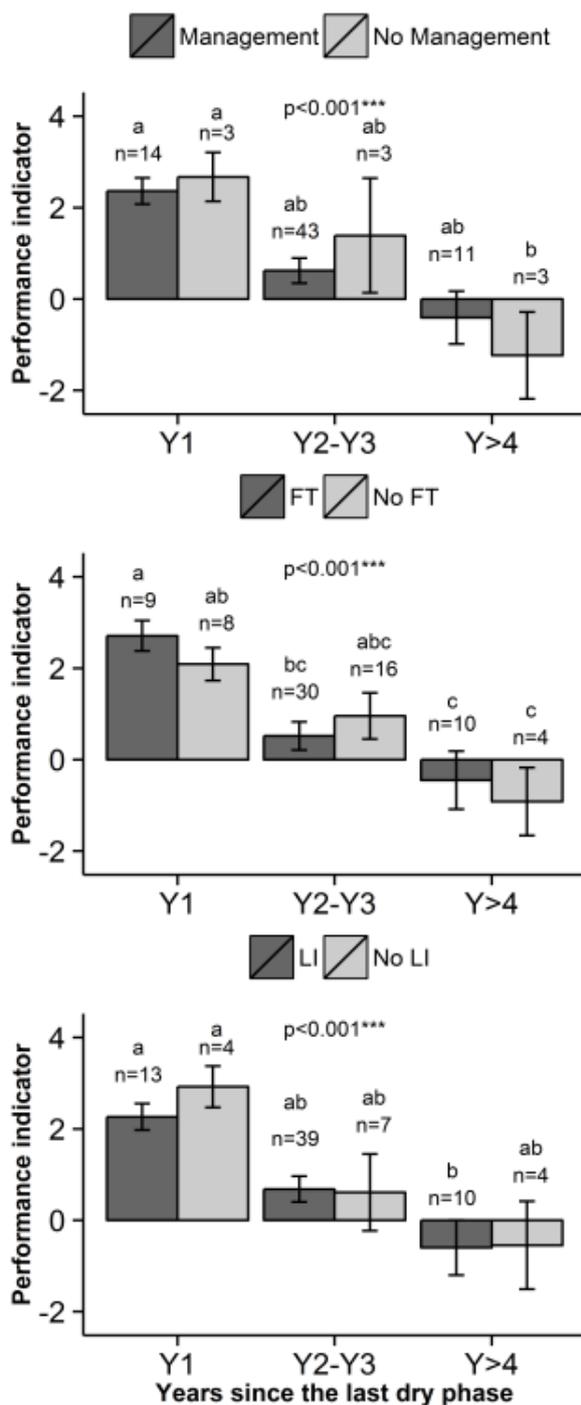


Fig. 7.6. Comparison of the performance indicator between the different management practices applied during the one year dry phase and no management in relation to the years since the last dry phase. Y1 to Y>4 are the number of the years since the last one-year dry period. FT: Fertilization, LI: Liming. n is the number of fish ponds observed for each management. Different letters above the bars denote significantly different values between management for the respective parameters (p -value<0.05). Vertical lines per bar indicate standard deviation.

7.5.4. Indicator aquatic plant species

Out of 77 aquatic plant species recorded in fish ponds, 36 species could be determined as an indicator of a specific group of performance or management (Table 7.2). However, none aquatic species were observed to be an indicator of specific management during the water phase.

16 species were observed to be an indicator of the high performance group. Among these 16 species, 8 were in most cases found in Y1 fish ponds. *Alisma plantago-aquatica*, *Lemna minor*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Mentha quatic*, *Oenanthe aquatic*, *Rorippa amphibia* and *Sparganium emersum*. Furthermore, *Ranunculus peltatus* found in 40% of surveyed fish ponds (Table 7.2) was specific to the first two years since the last one-year dry phase (Y1 and Y2). At the difference of the previous species, the other 7 species, specific to the high performance group, were found with all management practices, e.g. *Eleocharis palustris* or *Juncus conglomeratus*.

9 aquatic plant species were observed as indicator species of high and intermediate performance groups. Among these 9 species, 5 species were independent of management practices: *Ceratophyllum demersum*, *Elatine alsinastrum*, *Najas marina*, *Nymphoides peltata* and *Sagittaria sagittifolia*. *Chara braunii* was observed to be dependent to Y1, Y2, and Y>5 fish ponds. The other 3 species were observed to be dependent of the management practices during the dry phase. *Trapa natans* was observed to be specific to the intermediate group and.

Table 7.1 Occurrence of aquatic plants species in the fish ponds in Dombes area, France and in performance groups of fish ponds. Species are listed from the highest to lowest occurrence.

Species	Occurrence in all fish ponds (%)	Occurrence in performance groups (%)			Species	Occurrence total (%)	Occurrence in performance groups (%)		
		High	Intermediate	Low			High	Intermediate	Low
<i>Najas marina</i>	70	40	45	15	<i>Juncus conglomeratus</i>	10	78	22	0
<i>Polygonum amphibium</i>	67	27	45	27	<i>Potamogeton berchtoldii</i>	10	67	33	0
<i>Najas minor</i>	57	42	45	13	<i>Sparganium angustifolium</i>	10	78	22	0
<i>Phalaris arundinacea</i>	57	42	34	25	<i>Phragmites australis</i>	9	25	50	25
<i>Potamogeton crispus</i>	55	41	41	18	<i>Potamogeton</i>	9	75	13	13
<i>Lemna minor</i>	52	40	33	27	<i>Potamogeton natans</i>	9	50	38	13
<i>Potamogeton nodosus</i>	51	40	45	15	<i>Scirpus maritimus</i>	9	63	25	13
<i>Alisma plantago-</i>	43	50	43	8	<i>Sparganium emersum</i>	9	75	25	0
<i>Potamogeton</i>	42	36	51	13	<i>Elatine hexandra</i>	8	57	43	0
<i>Utricularia australis</i>	42	41	41	18	<i>Mentha aquatica</i>	8	100	0	0
<i>Ceratophyllum</i>	40	38	51	11	<i>Potamogeton pectinatus</i>	8	57	29	14
<i>Ranunculus peltatus</i>	40	51	41	8	<i>Gallium palustris</i>	6	67	33	0
<i>Myriophyllum spicatum</i>	35	39	52	9	<i>Hydrocharis morsus-</i>	6	50	50	0
<i>Potamogeton trichoides</i>	35	45	45	9	<i>Callitriche stagnalis</i>	5	40	60	0
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	30	39	54	7	<i>Juncus effusus</i>	5	40	20	40
<i>Eleocharis acicularis</i>	29	33	52	15	<i>Glyceria fluitans</i>	4	25	50	25
<i>Elatine alsinastrum</i>	28	46	50	4	<i>Persicaria hydropiper</i>	4	75	25	0
<i>Potamogeton</i>	26	46	46	8	<i>Lysimachia vulgaris</i>	3	100	0	0
<i>Chara braunii</i>	25	43	52	4	<i>Nitella flexilis</i>	3	100	0	0
<i>Ludwigia palustris</i>	24	54	36	9	<i>Rumex conglomeratus</i>	3	100	0	0
<i>Nymphoides peltata</i>	23	52	38	10	<i>Alisma gramineum</i>	2	100	0	0
<i>Oenanthe aquatica</i>	23	67	29	5	<i>Chara globularis</i>	2	100	0	0
<i>Eleocharis palustris</i>	22	55	35	10	<i>Damasonium alisma</i>	2	50	50	0

Chapitre 7. Effet des pratiques de gestion sur la performance piscicole et la biodiversité

<i>Potamogeton lucens</i>	22	50	35	15	<i>Glyceria maxima</i>	2	100	0	0
<i>Spirodela polyrhiza</i>	22	45	30	25	<i>Iris pseudacorus</i>	2	0	50	50
<i>Lythrum salicaria</i>	20	58	26	16	<i>Luronium natans</i>	2	50	50	0
<i>Riccia fluitans</i>	16	40	27	33	<i>Potamogeton pusillus</i>	2	100	0	0
<i>Lycopus europaeus</i>	15	71	14	14	<i>Scirpus lacustris</i>	2	0	50	50
<i>Rorippa amphibia</i>	15	64	21	14	<i>Elodea canadensis</i>	1	100	0	0
<i>Trapa natans</i>	15	21	71	7	<i>Equisetum palustre</i>	1	100	0	0
<i>Zannichellia palustris</i>	15	57	29	14	<i>Lemna gibba</i>	1	100	0	0
<i>Potamogeton</i>	13	58	33	8	<i>Polygonum lapathifolium</i>	1	100	0	0
<i>Ranunculus flammula</i>	13	50	42	8	<i>Polygonum minus</i>	1	100	0	0
<i>Sparganium erectum</i>	13	58	25	17	<i>Polygonum mite</i>	1	100	0	0
<i>Marsilea quadrifolia</i>	12	36	55	9	<i>Potamogeton x schreberi</i>	1	0	100	0
<i>Elatine hydropiper</i>	11	40	60	0	<i>Ranunculus sceleratus</i>	1	0	0	100
<i>Alopecurus geniculatus</i>	10	56	22	22	<i>Stachys palustris</i>	1	100	0	0
<i>Callitriche hamulata</i>	10	44	56	0	<i>Utricularia ochroleuca</i>	1	0	0	100
<i>Juncus articulatus</i>	10	56	44	0					

Table 7.2. Aquatic plant indicator species in fish pond systems in Dombes, France, for the group of performance and management practices. Yn is years after last one year dry phase. DryP are practices applied during the dry phase.

Indicator Species	Performance groups		Management practices		
	Groups	p-value	Management	Parameter	p-value
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	High	***	Yn	Y1	**
<i>Eleocharis palustris</i>	High	*			
<i>Juncus conglomeratus</i>	High	**			
<i>Lemna minor</i>	High	**	Yn	Y1	***
<i>Lycopus europaeus</i>	High	***	Yn	Y1	***
<i>Lythrum salicaria</i>	High	***	Yn	Y1	***
<i>Mentha aquatica</i>	High	**	Yn	Y1	**
<i>Oenanthe aquatica</i>	High	***	Yn	Y1	***
<i>Potamogeton acutifolius</i>	High	*			
<i>Potamogeton angustifolium</i>	High	**			
<i>Ranunculus peltatus</i>	High	**	Yn	Y1, Y2	**
<i>Rorippa amphibia</i>	High	**	Yn	Y1	**
<i>Rumex conglomeratus</i>	High	*			
<i>Sparganium angustifolium</i>	High	**			
<i>Sparganium emersum</i>	High	**			
<i>Sparganium erectum</i>	High	*	Yn	Y1	**
<i>Ceratophyllum demersum</i>	High, Intermediate	**			
<i>Chara braunii</i>	High, Intermediate	**	Yn	Y1, Y2, Y>5	*
<i>Elatine alsinastrum</i>	High, Intermediate	*			
<i>Najas marina</i>	High, Intermediate	**			
<i>Nymphoides peltata</i>	High, Intermediate	*			
<i>Potamogeton gramineus</i>	High, Intermediate	*	DryP	0, FT	*
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	High, Intermediate	***	DryP	FT	*
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	High, Intermediate	**			
<i>Utricularia australis</i>	High, Intermediate	*	DryP	FT	***
<i>Trapa natans</i>	Intermediate	*	DryP	FT	**
<i>Alopecurus geniculatus</i>			Yn	Y1	***
<i>Eleocharis acicularis</i>			DryP	FT+LI	*
<i>Juncus articulatus</i>			Yn	Y1	*
<i>Ludwigia palustris</i>			Yn	Y1	***
<i>Myriophyllum spicatum</i>			Yn	Y2, Y3	**
<i>Potamogeton nodosus</i>			Yn	Y2, Y3, Y>5	*
<i>Potamogeton trichoides</i>			DryP	FT	**
<i>Riccia fluitans</i>			Yn	Y1	**
<i>Rumex conglomeratus</i>			Yn	Y1	*
<i>Spirodela polyrrhiza</i>			DryP	LI	*
<i>Zannichellia palustris</i>			DryP	0	*

in fertilized fish ponds during the dry phase. 11 other species were observed to be independent of performance group, but were observed as indicator of the number of years after last dry phase and management practices in the dry phase

7.6. Discussion

7.6.1. Management practices during the water phase and their impact on fish pond systems

The fish ponds studied in the Dombes area are managed in different ways, from non-managed fish ponds to highly managed ones (with FD, FT and LI). In the Dombes area, the mean value of the fish yield was recorded at 213 kg/ha, and was higher than the yield recorded in the same region in the 1930s (120-140kg/ha) (Sornay, 1932), or in the 1950s and 1960s (130-150 kg/ha) (Levrat, 1965), but lower than the yield recorded in 1970s averaging 230-250 kg/ha (Sceau, 1980). In the 1980s and 1990s the yields averaged 200 kg/ha with highest yields of 400–500 kg/ha in some rare cases (ADAPRA, personal communication in Wezel et al. (2013b)). The record of fish yield superior to 200 kg/ha since the 1970s may be explained by the evolution of the quality of the fish stocking and by the increase of inputs in fish ponds (Sceau, 1980).

The lowest average value of fish yield in the present study was found at 155 kg/ha in fish ponds with no management. In these extensive fish ponds, fish production is only based on the natural production of ponds. Huet (1970) also found a low productivity from 150 to 300 kg/ha in non- managed fish ponds. In contrast, the highest average fish yield was recorded at 349 kg/ha for fish ponds where the three management practices FD, FT and LI are applied together and at 283 kg/ha with FD and FT. It was already shown before that the addition of

FD has a better efficiency on the fish production when coupled with FT (Wohlfarth and Schroeder, 1979). FT initially drives the natural productivity of the pond, but at a certain level the natural productivity will be not sufficient to the further increase fish yield. Thus, the addition of FD becomes essential (Green, 2015). The association of LI and FT also permits to increase fish production in extensive fish ponds in Europe countries, to reach high production between 500 and 800 kg/ha (Kestemont, 1995). However, from pond to pond there can be large variation. For example, fish yield in the Dombes fish ponds varied from negative value to 713kg/ha, in other extensive fish ponds systems in Europe 20-1200 kg/ha were recorded (Biro, 1995; Horvath et al., 2002).

Although the main reason to add some inputs in fish pond systems is to stimulate primary production in order to increase fish production (Biro, 1995; Green, 2015; Horvath et al., 2002; Schlumberger, 2002), no difference was observed in CHL in this study with the management practices during the water phase. Other studies also did not find relationships between CHL and additional input ponds (Yu et al., 2015; Zhu et al., 1990). The non-effect observed in CHL may be related to the fact that the biomass of fish increased with pond management. By increasing fish biomass, phytoplankton is directly consumed by fish. In fish ponds in the Dombes area, carp were stocked with other planktivorous fish e.g. roach, rudd and tench, and the increase of fish production may control the development of phytoplankton biomass by increasing the grazing.

The cover and the richness of aquatic plants were negatively impacted by the management practices in the water phase. The highest mean values were observed at 49% of plant cover and at 19 aquatic plant species in no-managed fish ponds, while the lowest mean values were observed at 5% and at 8 species when the three managements (FT, FD, and LI) were applied simultaneously. Declerck et al. (2011) also showed that the addition of nutrients in ponds

leads to a decrease of aquatic plant biomass, and especially of *Chara* and *Elodea* species. This is in contrast to the review of Brandrud (2002) who observed that aquatic plant richness, especially acidification-sensitive species, responded positively to LI in many lakes and rivers in Sweden and Norway. The establishment of these species with LI was mainly a response to the change of water quality and not directly to a change of sediment quality (Brandrud, 2002).

While fish yield significantly increased with management practices during the water phase, and aquatic plant cover significantly decreased, the diversity of aquatic plants and CHL were both not impacted by these practices. Thus, the proportion of high performance ponds was not impacted by these practices, and they varied only from 33% to 28% depending of the practices.

7.6.2. Impact of the dry phase management practices on fish pond systems

In the Dombes area, most of fish ponds are drained, let dry and cultivated for one year with oats, maize or sorghum, or left fallow, in order to re-mineralize the soil (Avocat, 1975; Billard, 1979; Wezel et al., 2013b). Although no significant effect from the dry phase management practices was found, the number of years since the last dry period was the main parameter controlling different parameters of fish ponds. The highest mean value of the performance indicator of fish ponds was observed in Y1, and the proportion of ponds belonging to the high performance group was also high (76 %) for Y1. In these fish ponds, the different management practices applied in the dry or water phases had no significant effect on the indicator of performance. The high value of the indicator of performance in the Y1 fish ponds was related to the high values of aquatic plant cover and richness observed in these fish ponds with a mean cover of 49% and a mean richness of 23 species. Moreover, CHL was very low in Y1 fish ponds with a mean value of 10 µg/L. The CHL mean value in Y1 was

significantly inferior to the crucial tipping point recorded at 60 µg/L in fish ponds leading to a too high competition with phytoplankton for nutrients and light, and an important decrease of aquatic plant richness (Vanacker et al., 2016). Generally the dry year disturbance is a strong perturbation for the whole fish pond system and especially for aquatic plants as vegetation is completely removed (Arthaud et al., 2012b; Oertli et al., 2013a). Furthermore, the main purpose of the dry phase is to reduce the moisture in the pond bottom in order to improve the oxygen supply and to enhance aerobic decomposition of organic matter in the sediment (Boyd et al., 2002). Thus, the good conditions in Y1 promote an initial and fast development of aquatic plants with a limited competition with phytoplankton. Another reason for the high aquatic plant richness in Y1 fish ponds, is that the dry phase reactivates the seed bank and promotes the development of aquatic plant species and especially plants with high seed production (Arthaud et al., 2012a, 2012b).

Then, an important decrease of the indicator of performance through the years was observed. Y>5 fish ponds were recorded with the lowest mean value (-0.4) for this indicator. The proportion of ponds belonging to the low performance group reached 71% in this year, and no fish ponds in the high performance group was observed. This significant difference in the indicator of performance between years was related to low aquatic plant richness and cover which were mainly impacted. Aquatic plant richness decreased from a mean value of 23 species per pond in Y1 to a mean value of 11 species in Y>5. The same pattern was observed for the aquatic plant cover which decreased from 49% in Y1 to 17% and 24% in Y4 and Y>5 respectively. Year after year, sedimentation of the organic matter increases, especially due to the accumulation of dead plant material. This leads to a decrease of the fish pond depth, and a decrease of the oxygenation in the pond bottom (Oertli et al., 2013a). These conditions lead to a net decrease of aquatic plants. Furthermore, a stimulation of the primary production by

inputs in fish ponds increases the siltation speed (Oertli et al., 2013a). In the Dombes area, fish ponds are regularly dried every 3 to 4 years. Sfriso et al. (2014) showed in a shallow deltaic lagoon, an accumulation of nutrients year after year in surface sediments with eutrophic conditions, promoting bloom of phytoplankton and leading to a decline of aquatic plants, benthic organisms and fish. Diversity of invertebrates are positively correlated with aquatic plants in fish ponds as aquatic vegetation provides effective refuges for invertebrates against carp predation (Broyer and Curtet, 2011; Declerck et al., 2011; Jeppesen et al., 2000a, 1997). However, our results showed that the different management practices applied in Y>4 fish ponds during water phase had benefic effect on the performance indicator. In Y>4, plant aquatic cover and richness are very low and detritus formed from dead aquatic plants used by zooplankton and insects, are both predated by fish (Boyd, 1990). With the decrease of aquatic plants, fish production may seriously decrease in Y>4. A low aquatic plant cover leads to a decrease of fish population by natural food. Thus, management practices by stimulating primary production or by the addition of food when exceeding 4 years of water phase were crucial for the fish production. Without management fish yield decreased to 111 kg/ha while fish yield with cumulated management practices stays in a relative good proportion at 240 kg/ha.

7.6.3. Aquatic plant species as an indicator of effects of management practices

As mentioned before, a dry disturbance plays an important role in the development of aquatic plants. The establishment of specific species occurring in the high performance group of fish ponds was closely related to species present in Y1. Dry phase disturbance promoted species with high seed production (Arthaud et al., 2012a, 2012b). This is especially true as the most species observed as indicator of Y1 fish ponds are known as having high number of

reproductive organs seed and vegetative propagules in the study of Arthaud et al. (2012b). For example, this is the case of *Lemna minor*, *Juncus articulatus*, *Mentha aquatica*, and *Oenanthe aquatica*. Two other species, *Alisma plantago-aquatica* and *Ludwigia palustris*, are also known as having a high number of reproductive organs without vegetative propagules. Another observation made in indicator species of Y1 fish ponds, is the morphology of plants. Most of species are medium caulescent or medium rosette species (Arthaud et al., 2012b). This is the case of *A. plantago-aquatica*, *M. aquatica*, *O. aquatica*, *Rorippa amphibia*, and *Sparganium amphibium*, for example. Furthermore, most of them are perennial species. This is typical of Y1 fish ponds, where a better recruitment for perennial species without storage organs was recorded (Arthaud et al., 2012b) related to a higher light availability in these fish ponds leading to lower competition with phytoplankton. Moreover, two tall species, *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton nodosus*, were especially observed in Y2, and Y3 and also in Y>5 for *P. nodosus*. By increasing the productivity level, the competition between aquatic plants is very high leading to the presence of the most competitive species such as tall species with floating leaves, free-floating species or species with storage organs (Arthaud et al., 2012b).

The development of specific species was also related to the management practices during the dry phase, and especially with an addition of FT. The fertilization in fish ponds in the Dombes area is mainly made with an addition of cattle manure contributing to an important input of organic matter, nutrients and bacteria (Schlumberger, 2002; Wohlfarth and Schroeder, 1979). To prevent a too high accumulation of organic matter in sediment, the application of LI with FT during the dry phase may have beneficial effects on the soil by increasing organic matter decomposition. Several species are specific to the management practices during the dry phase as *Potamogeton gramineus* found as indicator species of FT fish ponds, *Eleocharis*

acicularis as indicator of FT and LI fish ponds, *Zannichellia palustris* as indicator of non-managed fish ponds during the dry phase.

Indicator species observed in the high performance group were mainly related to Y1 fish ponds. These species are mainly species with medium size, high number of reproductive organs and vegetative propagules, and are also perennial species. Years after years, the selection between aquatic plants and the competition with phytoplankton, due to the competition for nutrient and light, will be very high leading to the presence of the most competitive species. FT and LI during the dry phase also play an important role in the establishment of several species.

7.7. Conclusion

The aim of this study was to determine the role of the different management practices in fish ponds on fish production, diversity of aquatic plants, and eutrophication. Our hypothesis was that management practices have positive effects on fish production but negative ones on aquatic plant richness and cover. This was confirmed by our analyses. In our study, fish yield significantly increased with the addition of FT, LI and FD during water phase, and aquatic plant cover and richness significantly decreased, while CHL concentration was not impacted by these practices. However, FT and LI during the dry phase were important in the establishment of several species. Furthermore, the indicator of performance in fish ponds was not impacted by the addition of FT or LI during the water and dry phases.

The main parameter which influenced the indicator of performance of fish pond systems, was the number of years since the last dry phase. Y1 fish ponds was the group with the highest

proportion of high performance fish ponds, mainly due to high aquatic plant richness and cover in these ponds. Moreover, indicator species observed in the high performance group were mainly related to Y1 fish ponds and were recognized as less competitive species with phytoplankton. With the increase of the length after the dry year, the selection between aquatic plants was very high leading to the presence of the most competitive species also related to an increasing eutrophication. Aquatic plant richness and cover were very low in Y4 and Y>5 fish ponds leading to very low value of the indicator performance in fish ponds, and no high performance fish ponds were observed in Y>5. Consequently, to promote the one side high fish yield, but also conserve high aquatic plant richness and reaching low concentration of CHL, a good option seems to drain the fish ponds for one year every four to five years. However, in order to increase fish yield, management practices are crucial when fish ponds exceed the fourth year since the last dry period.

7.8. Réponses aux hypothèses posées

H 7.1. Les différentes pratiques ont un effet négatif sur la biodiversité de l'étang.

Selon le mode de gestion, cette hypothèse peut être validée ou réfutée. L'addition de fertilisants, de nourriture et de chaux dans un même étang durant la période d'évolage, entraîne une diminution significative de la couverture végétale et de la richesse des plantes aquatiques. Au contraire, la mise en assec a un effet très positif sur la diversité végétale. Lors de la première année en eau, la concentration en chlorophylle α est plus faible que les autres années permettant aux espèces moins compétitives avec le phytoplancton de se développer. Le recouvrement végétal et la richesse des plantes aquatiques vont par la suite fortement régresser avec l'augmentation de la biomasse en phytoplancton et la concentration des nutriments avec les années d'évolage. Bien qu'il n'y ait également pas d'effet notable des pratiques lors de l'assec sur la richesse spécifique moyenne, certaines espèces de plantes aquatiques sont influencées par les différentes pratiques appliquées durant l'assec.

H 7.2. Les différentes pratiques ont un effet positif sur la production piscicole.

Cette hypothèse est validée. Les différentes pratiques (fertilisation, addition de nourriture et chaulage) appliquées durant la phase d'évolage, ont un effet positif sur la production piscicole. La production piscicole augmente significativement avec les différentes gestions appliquées au sein de l'étang : la production est maximale lorsque toutes ces pratiques sont appliquées pouvant atteindre une production moyenne de 349 kg/ha et minimale lorsqu'aucune gestion n'est appliquée (moyenne de 155 kg/ha).

H 7.3. Les différentes pratiques ont un impact positif sur l'indicateur de performance.

Cette hypothèse peut être validée ou réfutée selon le mode de gestion. L'indicateur de performance n'est pas influencé par les différentes gestions appliquées durant la période d'évolage ou durant l'assec. Toutefois, l'hypothèse est validée si on observe l'indicateur de performance avec la mise en assec des étangs. En effet, la mise en assec permet une bonne performance du système : productivité piscicole élevée, richesse des plantes aquatiques élevée et faible concentration de chlorophylle α . Avec les années en eau, l'indice de performance décroît pour atteindre des valeurs les plus basses lorsque l'année d'évolage est supérieure à 5 ans. Cela est synonyme d'une productivité piscicole basse, d'une richesse faible en plantes aquatiques et d'une concentration forte en chlorophylle α . Pour atteindre un bon état écologique de l'étang, une mise en assec des étangs doit s'effectuer toutes les quatre à cinq ans.

Chapitre 8 . Discussion générale

8.1. . Les étangs piscicoles : milieux à forte diversité

Une importante diversité, tant animale que végétale, a été observée dans l'ensemble des étangs piscicoles étudiés en Dombes et en Forez. Une moyenne de 15 espèces de plantes aquatiques par étang a été observée sur l'ensemble des étangs. Biggs et al. (2005) ont observé une richesse spécifique moyenne de 12 espèces par étang en Grande-Bretagne, et Williams et al. (2003), une richesse moyenne de 10 espèces dans les étangs en Angleterre. Dans ces deux études, les étangs sont définis comme des masses d'eau inférieures à 2 ha, qui peuvent être permanents ou temporaires, naturels ou créés par l'Homme. En comparaison, aux sites étudiés dans cette thèse, les étangs étudiés par Biggs et al (2005) et Williams et al. (2003), correspondraient plus à des mares ou à de petits étangs, qui ne sont pas forcément à vocation piscicole. Ces études ont d'ailleurs montré que la richesse moyenne en plantes aquatiques dans les mares et étangs équivalait à celle observée dans les rivières, mais était nettement supérieure à la richesse moyenne observée dans les ruisseaux et les fossés (Biggs et al., 2005; Williams et al., 2003). Ainsi, la diversité végétale est très importante dans les mares et étangs et est essentielle pour la totalité de la biodiversité du milieu. En effet, les plantes aquatiques sont indispensables pour de nombreux organismes vivant dans le milieu (Jeppesen et al., 2000a, 1997; Oertli et al., 2013a; Persson, 1983; Persson et al., 1988; Scheffer, 2004). Une importante richesse végétale favorise ainsi le développement de nombreux organismes, et notamment celui des invertébrés. C'est notamment le cas des étangs de la Dombes, où la richesse en plantes aquatiques augmente significativement la richesse des macro-invertébrés et des Odonates (Figure 8.1). Une importante richesse des invertébrés (moyenne de 16 familles de macro-invertébrés et 14 espèces d'Odonates) est ainsi observée pour une richesse en plantes aquatiques supérieures à 15 espèces.

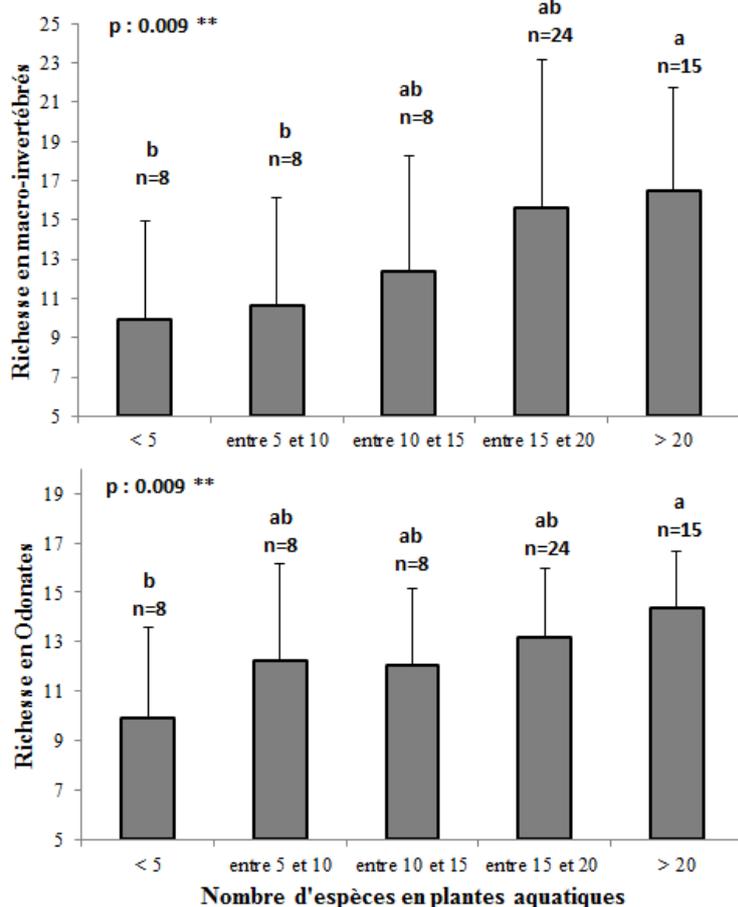


Figure 8.1. Influence du nombre d'espèces en plantes aquatiques sur la richesse en macro-invertébrés et en Odonates dans les étangs de la Dombes. Une forte richesse en macro-invertébrés et en Odonates a été observée dans les étangs pour un nombre d'espèces en plantes aquatiques supérieur à 20.

Au final, une moyenne par étang de 15 familles de macro-invertébrés et 15 espèces d'Odonates adultes ont été observées sur l'ensemble des étangs piscicoles étudiés dans cette thèse. La présence d'espèces rares comme *Leucorrhinia pectoralis*, classée vulnérable sur la Liste Rouge de France (Dommanget et al., 2009), est fréquemment observée sur les étangs de la Dombes et du Forez. Pour Biggs et al. (2005) et Williams et al. (2003), la richesse moyenne en invertébrés observée dans les mares et étangs est cependant moins importante que dans les rivières, mais est supérieure à celle des ruisseaux et fossés. Ainsi, les mares et étangs sont essentiels pour la conservation de l'ensemble de la biodiversité. De par le fait que les mares et

étangs ont des caractéristiques physico-chimiques qui leur sont propres (Williams et al., 2003), la diversité d'espèces observée dans ces milieux, tant animale que végétale, entraîne une importante biodiversité au niveau régional, nettement supérieure à celle des autres masses d'eau (rivières, lacs, ruisseaux, fossés) (Biggs et al., 2005; Davies, 1977; Williams et al., 2003).

Bien que les étangs piscicoles soient des milieux très eutrophes, ce sont ainsi des milieux riches en espèces végétales et animales. L'eutrophisation des milieux aquatiques est l'une des principales menaces de la perte de la biodiversité (Scheffer, 2004; Scheffer et al., 1993), toutefois, l'impact de l'eutrophisation diffère dans les milieux tels que les petits lacs et étangs, qui supportent naturellement des fortes concentrations en nutriments (Rosset et al., 2014). Dans cette thèse, la qualité physico-chimique des étangs étudiés est significativement différente entre les étangs de la région de Dombes et du Forez. Les concentrations en chlorophylle α et en azote total sont significativement plus élevées, ainsi qu'une transparence significativement plus faible, dans les étangs de la Dombes que dans ceux du Forez. Cette différence d'état n'aura toutefois pas d'impact significatif sur la moyenne par étang de la richesse en espèces en plantes aquatiques et sur le recouvrement végétal moyen. Ces résultats sont similaires à ceux observés par Rosset et al. (2014) qui ont observés que l'eutrophisation du système n'avait aucun impact sur les étangs piscicoles. Toutefois, Rosset et al. (2014) ont démontré que la diversité de la végétation aquatique est influencée par la différence du niveau d'eutrophisation du milieu dans les petits lacs et étangs qui ne sont pas enrichis par l'Homme. Plus précisément, ils ont démontré que la richesse moyenne en plantes aquatiques dans les étangs et petits lacs diminue significativement avec le niveau trophique des étangs, tout en gardant une richesse régionale importante (Rosset et al., 2014).

Bien qu'il n'y ait pas de différence significative au niveau de la richesse en espèces de plantes aquatiques et du recouvrement végétal entre les étangs de la Dombes et le Forez, la communauté des Odonates va être significativement impactée par l'eutrophisation du milieu entre les deux régions. La concentration en azote total et la transparence de l'eau sont les deux principaux facteurs influençant l'abondance de certaines espèces d'Odonates. Les étangs du Forez ayant des concentrations d'azote et de chlorophylle α significativement plus faibles, et une transparence de l'eau significativement plus élevée, la richesse moyenne par étang en Odonates et l'abondance de certaines espèces seront significativement plus élevées que dans les étangs de la Dombes. Il a été démontré dans cette thèse, que l'abondance de plus de 19 espèces d'Odonates va être influencée par la qualité de l'eau. Par conséquent, des espèces d'Odonates vont être plus fortement observées dans les étangs du Forez qui sont moins hyper-eutrophes, que dans ceux de la Dombes. Ces résultats sont toutefois contraires à ceux observés par Rosset al. (2014), qui ont démontré que l'eutrophisation du milieu dans les étangs piscicoles, et dans les lacs et étangs non enrichis, n'a aucun impact sur la richesse en Odonates.

8.2. Compétition entre plantes aquatiques et biomasse phytoplanktonique : clé du système

Une étude plus approfondie sur le groupe taxonomique des plantes aquatiques a été réalisée dans cette thèse. Comme vu précédemment, ce groupe taxonomique est en effet important pour l'ensemble de la biodiversité de l'étang. D'autre part, le recouvrement végétal et la richesse en plantes aquatiques sont les paramètres biotiques qui répondent le mieux à l'eutrophisation du système dans les étangs étudiés. De par la compétition pour les nutriments

et la lumière, les plantes aquatiques interagissent fortement avec le phytoplancton. Les études menées dans les étangs de la Dombes, ont permis de déterminer des points de basculement entre deux états relativement stables dominés soit par la végétation, soit par le phytoplancton, en relation avec les paramètres physico-chimiques de l'eau via la biomasse phytoplanctonique. Il a été démontré dans d'autres études, qu'une augmentation de la concentration en nutriments dans les milieux eutrophes entraînent une transition d'un équilibre stable où le phytoplancton domine avec une certaine diversité d'espèces, vers un équilibre où les cyanobactéries sont mono-dominantes, pouvant ainsi engendrer une forte mortalité des organismes présents dans le milieu (Batt et al., 2013; Smith et al., 2006). Cependant, nos résultats basés sur l'année 2008 ont montré que la richesse spécifique et l'abondance des espèces phytoplanctoniques dans l'ensemble des groupes ne sont pas influencées par l'eutrophisation du milieu (évaluée avec la chlorophylle α) dans les étangs piscicoles de la Dombes, et aucun point de basculement n'a pu être déterminé au sein du groupe taxonomique du phytoplancton. Toutefois, il a été démontré que les cyanobactéries sont corrélées positivement aux concentrations en chlorophylle α dans les étangs piscicoles de la Dombes (Robin et al., 2013). Aucun changement dans la diversité phytoplanctonique n'a ainsi été observé au sein des étangs étudiés sans doute du fait que les étangs piscicoles sont des milieux très eutrophes et que les chlorophytes et les cyanobactéries sont les deux principaux groupes d'espèces enregistrés tout au long de l'année (Robin et al., 2013). Toutefois, il est à noter que la détermination des points de basculement n'a été effectuée qu'au cours du printemps, et donc ne prend pas en compte l'évolution temporelle des espèces qui peut survenir dans les étangs pendant la période estivale (Robin, 1999). En effet, la saison du printemps est cruciale pour le développement des plantes aquatiques. Une forte biomasse phytoplanctonique printanière va empêcher le développement des plantes aquatiques durant toute l'année (Declerck et al., 2005; Scheffer et al., 1993). Cependant, la dynamique

saisonnaire du phytoplancton est très importante dans les étangs (Robin, 1999), puisqu'au cours des saisons, des espèces de phytoplancton vont apparaître et d'autres disparaître. En été, par exemple, l'augmentation de la température favorise le développement des espèces tolérantes quant aux variations de disponibilité en nutriments, et particulièrement les cyanobactéries (Chen et al., 2013; Elliott, 2012; Li et al., 2015; Schabhüttl et al., 2013). Des points de basculement auraient pu être ainsi observés au sein du phytoplancton si la détermination des points de basculement avait été effectuée de manière temporelle, plutôt qu'une analyse à un temps donné d'un certain état de l'étang. Ceci n'a pas été réalisé, par souci de logique d'analyse comparée avec les autres groupes taxonomiques (plantes aquatiques, odonates et macro-invertébrés), qui ont tous étaient déterminés à la fin de printemps-début été.

La concentration en chlorophylle α , qui permet de déterminer la biomasse phytoplanctonique, a été principalement étudiée au cours de cette thèse, car c'est un paramètre significatif de l'eutrophisation des milieux dans les étangs piscicoles. Les principaux apports en matière de gestion piscicole étant destinés à stimuler la production de phytoplancton (Biro, 1995; Horvath et al., 2002; Schlumberger, 2002), les concentrations en nutriments présentes dans l'eau sont fortement corrélées avec la concentration en chlorophylle α , engendrant une importante diminution de la transparence de l'eau (Tableau 5.1 ; Jeppesen et al., 1997; Robin et al., 2013; Scheffer, 2004; Scheffer et al., 1993). D'autre part, la chlorophylle α est corrélée négativement au recouvrement végétal dans les étangs étudiés, à la richesse en espèces et à l'abondance des plantes aquatiques, à la richesse en espèces et à l'abondance des Odonates, ainsi qu'à la richesse en familles de macro-invertébrés (Tableau 4.4.). L'abondance des cyanobactéries, très présentes dans les étangs piscicoles de la Dombes, est négativement corrélée avec le recouvrement végétal, la richesse des plantes aquatiques, des odonates et des

macro-invertébrés (Robin et al., 2013). Ainsi ces résultats ont permis de mettre en évidence l'influence de l'eutrophisation du système, et plus particulièrement de la biomasse phytoplanctonique, sur les différents groupes taxonomiques étudiés.

8.3. Détermination statistique des points de basculement

Les méthodes d'évaluation des points de basculement ont été très peu étudiées dans la littérature (Andersen et al., 2009). Dans cette thèse, les points de basculement ont été déterminés entre des paramètres environnementaux relatant l'état trophique des milieux, et des indices de diversité, à la différence d'autres études qui ont évalué les points de basculement grâce à des séries de distribution temporelle (Andersen et al., 2009; Boettiger et Hastings, 2013; Carstensen et Weydmann, 2012; Dakos et al., 2008; Drake et Griffen, 2010). Trois méthodes statistiques ont tout d'abord été testées pour déterminer les points de basculement :

- la méthode statistique TMEAN (« Threshold by Mean ») permet de déterminer les points de basculement en séparant deux groupes grâce à leur moyenne (Robin et al., 2013);
- la méthode FSTAT permet de déterminer les points de basculement en comparant la moyenne et les régressions linéaires de deux groupes (Zeileis et al., 2002) ;
- la méthode SEGMENTED évalue un point de basculement avec deux régressions linéaires reliées à un point pivot (Muggeo, 2008).

Bien que les trois méthodes statistiques soient basées sur des régressions linéaires, les points de basculement diffèrent suivant la méthode statistique utilisée. Grâce aux régressions

linéaires, l'avantage des deux méthodes FSTAT et SEGMENTED est le fait que l'on peut observer l'effet graduel du paramètre environnemental avant et après le point de basculement. Ainsi on peut observer une stabilisation, une diminution ou une augmentation plus ou moins forte des indices de diversité par rapport au point de basculement. Andersen et al. (2009) ont notamment utilisé la méthode FSTAT pour déterminer des points de basculement à travers des séries de distribution temporelle. Cependant, la méthode statistique FSTAT est à écarter car dans certains cas, il est très difficile de déterminer un sens écologique aux points de basculement observés.

Contrairement aux deux autres méthodes, TMEAN, également utilisée dans la revue de Robin et al. (2013), est une méthode simple, et son avantage réside dans l'évaluation des points de basculement par rapport à la moyenne des groupes situés avant et après le seuil. Les deux méthodes TMEAN et SEGMENTED sont, par conséquent, assez complémentaires et permettent de définir deux points de basculement différents. Carstensen et Weydmann (2012) préconisent aussi d'utiliser la méthode SEGMENTED pour évaluer les seuils de basculement pour l'analyse de l'effet du climat dans l'Arctique. Toutefois, dans certains cas, la méthode TMEAN permet de déterminer des points de basculement alors que la méthode SEGMENTED ne le permet pas. Bien qu'il soit important de prendre en compte des changements graduels des concentrations (Carstensen et Weydmann, 2012), les changements par la moyenne semblent être plus pertinents pour déterminer les points de basculement pour les différents paramètres environnementaux évalués.

Trois méthodes ont ainsi permis de déterminer des points de basculement au cours de cette thèse. Cependant, d'autres méthodes ont été développées, permettant également d'évaluer un changement de régime au niveau des espèces dans les écosystèmes. Dakos et Bascompte (2015) ont évalué des seuils critiques grâce à des analyses de coefficient de variation et d'autocorrélation. Le nombre de publication d'articles scientifiques relatant de méthodes

statistiques pour évaluer des changements de régime et des points de basculement s'est multiplié ces trois dernières années. Scheffer et al. (2015) ont proposé dans leur article une liste non exhaustive de publications se basant sur des modèles d'analyses statistiques de changements de régime et de seuils critiques. Un site internet (www.early-warning-signals.org/) a d'autre part été créé au cours des deux dernières années grâce à un programme de recherche SPARCS (« Synergy Program for Analyzing Resilience and Critical transitionS »). Ce site internet propose des méthodes pour estimer statistiquement des changements de régime dans des données de séries temporelles ou spatiales, et regroupent notamment une liste non exhaustive de publications scientifiques dans ce domaine.

8.4. Les points de basculement dans les milieux piscicoles

Les plantes aquatiques constituent l'un des compartiments biotiques le plus impacté par l'eutrophisation du milieu. Les concentrations en chlorophylle α , en phosphore total, et en azote total, vont influencer négativement le recouvrement végétal et la richesse des plantes aquatiques jusqu'à des points de basculement où la végétation diminue significativement. Les figures 8.2 et 8.3 reprennent les points de basculement observés pour l'ensemble des années étudiées pour le recouvrement végétal et la richesse des plantes aquatiques. D'après la théorie de Scheffer et al. (2001), la végétation atteint un état d'équilibre jusqu'à un point critique de turbidité influencé par les nutriments. Ce point critique a été observé grâce à la détermination des points de basculement par rapport à chaque paramètre physico-chimique (concentration en azote total, en phosphore total et à la transparence de l'eau), ainsi qu'à la biomasse phytoplanctonique. Dans les étangs de la Dombes, une diminution significative du

recouvrement végétal, toutes années confondues, a pu être observée pour une concentration de 11 $\mu\text{g/L}$ en chlorophylle α , de 0,05 mg/L pour le phosphore total, et de 2,42 mg/L pour l'azote total (Figure 8.2). Une diminution significative de la richesse végétale a également pu être observée à 6 et 60 $\mu\text{g/L}$ de chlorophylle α , à 3,90 mg/L (Figure 8.3). Dans certains cas, les points de basculement ont pu être observés alors qu'il n'y a pas de corrélation significative entre les deux paramètres. C'est notamment le cas avec les concentrations d'azote total, où aucune corrélation négative n'a été observée avec le recouvrement végétal ou la richesse des plantes aquatiques dans les étangs de la Dombes, contrairement aux lacs peu profonds néerlandais où cette relation a été constatée (Scheffer, 2004). Cependant, la richesse en plantes aquatiques ou le recouvrement végétal sont supposées être plus négativement corrélés aux concentrations en phosphore total qu'à celles de l'azote total dans plusieurs études (Arthaud et al., 2012b; Declerck et al., 2006; Scheffer et al., 2001, 1993). Dans les étangs de la Dombes, seul le recouvrement végétal est influencé par les concentrations en phosphore total, mais pas la richesse (Tableau 5.1), où notamment aucun point de basculement n'a été observé pour le phosphore total. La transparence de l'eau qui est corrélée négativement aux concentrations en nutriments et en chlorophylle α , va influencer positivement le recouvrement végétal et la richesse des plantes aquatiques, pour atteindre un état stable à forte dominance végétale et une forte richesse situé à une transparence supérieure à 62-70 cm.

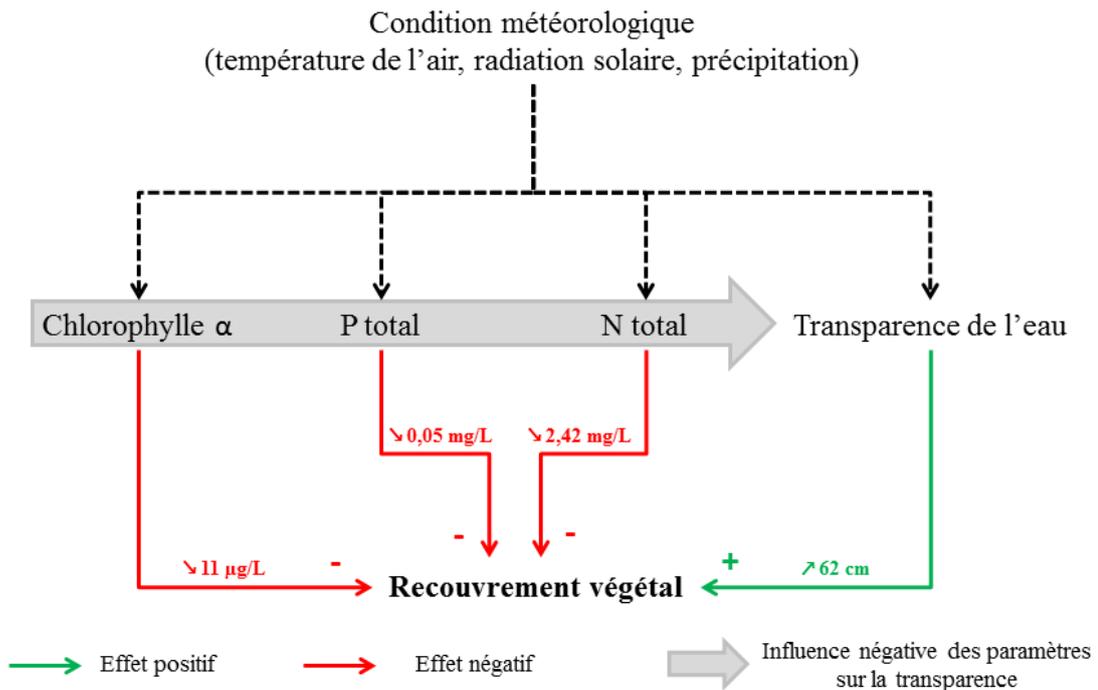


Figure 8.2. Schéma représentant les points de basculement déterminés au niveau du recouvrement végétal en précisant les interactions entre les différents paramètres dans les étangs piscicoles de la Dombes.

D'après Scheffer, il existe un état d'équilibre instable à un niveau intermédiaire de nutriments lorsque l'on est proche du seuil critique de turbidité entre les deux états d'équilibre dominés soit par la végétation, soit par le phytoplancton (Scheffer et al., 2001; Scheffer et van Nes, 2007). C'est pourquoi il est possible d'observer dans certains cas plusieurs points de basculement, notamment pour la richesse en plantes aquatiques et la chlorophylle α (Figure 8.3). En effet, un état d'équilibre stable avec une forte richesse spécifique en plantes aquatiques est situé à des concentrations inférieures 6 µg/L de chlorophylle α . Pour une concentration supérieure à 6 µg/L mais inférieure à 60 µg/L, un état d'équilibre instable va s'installer entre le phytoplancton et la végétation. Dans certains étangs, la végétation s'est bien développée et on note une richesse importante pouvant être supérieure à 20 espèces présentes. Dans d'autres cas, le nombre d'espèces est très faible dans ces étangs et l'on peut

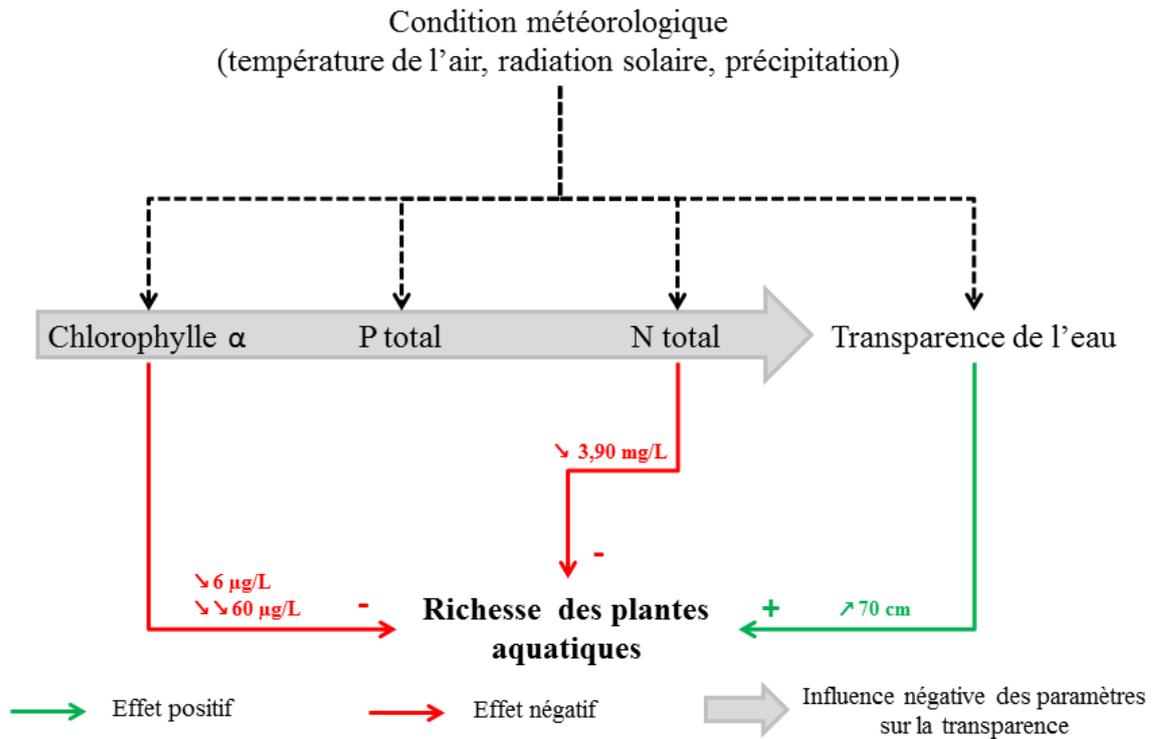


Figure 8.3 Schéma représentant les points de basculement déterminés au niveau de la richesse en plantes aquatiques en précisant les interactions entre les différents paramètres dans les étangs piscicoles de la Dombes.

supposer que le phytoplancton domine et la végétation ne peut se développer. Arthaud et al. (2012b) ont observé la disparition des petites espèces caulescentes à partir de 6 µg/L. Lorsque la concentration en chlorophylle est supérieure à 60 µg/L, la compétition entre le phytoplancton et la végétation est trop forte et quelques espèces de plantes aquatiques, les plus compétitives peuvent se développer telles que les espèces de grandes taille ou les espèces flottantes (Arthaud et al., 2012b). La moyenne du nombre d'espèces en plantes aquatiques est alors inférieure à 10 espèces dans l'ensemble des étangs. Cependant, les points de basculement vont être aussi conditionnés par les conditions météorologiques qui influencent le milieu. Une augmentation de la température et de la radiation solaire va influencer positivement les concentrations en chlorophylle α et en nutriments, et négativement la transparence de l'eau (Tableau 5.4). Une étude réalisée sur cinq années dans les étangs de la

Dombes, a démontré que les conditions météorologiques printanières extrêmes (forte pluviométrie vs radiation solaire faible ou faible pluviométrie vs radiation solaire forte), semblent influencer négativement les concentrations en nutriments dans les étangs de la Dombes, puisque seules de faibles concentrations en nutriments ont été observées dans les étangs durant ces années. Dans ces conditions, la compétition entre les plantes aquatiques et le phytoplancton pour la ressource en nutriments va être plus importante. Ainsi, les points de basculement entre deux états alternatifs d'équilibre vont être situés à des niveaux plus faibles de concentrations de nutriments (Tableau 5.3).

D'autre part, Bernard et al. (2002) ont démontré que la disparition des plantes aquatiques dans les étangs piscicoles était directement corrélée avec la diminution de la richesse des Odonates, mais que ces derniers ne sont pas directement influencés par l'augmentation de la concentration en nutriments. Une relation positive entre la couverture végétale et la richesse en espèces des Odonates a été observée dans de nombreux milieux aquatiques (lacs, rivières et étangs) (D'Amico et al., 2004; Goertzen et Suhling, 2012; Kadoya et al., 2004; Samways et Steytler, 1996; Schindler et al., 2003). Cependant, une étude approfondie dans les étangs du Forez et de la Dombes à travers la détermination des points de basculement, a permis d'observer que la richesse spécifique et l'abondance des Odonates peuvent être directement influencées par la qualité du milieu. Une forte richesse spécifique, supérieure à 15 espèces, a été observée pour une concentration en chlorophylle α inférieure à 10 $\mu\text{g/L}$, une concentration en azote total inférieure à 1,06 mg/L, une transparence de l'eau supérieure à 130 cm, ainsi qu'une production piscicole inférieure à 253 kg/ha (Figure 8.4). Inversement, une faible richesse en espèces, inférieure à 10 espèces, a été observée pour des concentrations supérieures à 123 $\mu\text{g/L}$ de chlorophylle α , supérieures à 1,06 mg/L d'azote total, et une transparence de l'eau inférieure à 67 cm. Un recouvrement végétal minimal de 5 % et une

diversité minimale de 9 espèces de plantes aquatiques semblent être également importants pour atteindre une forte richesse et une forte abondance en Odonates.

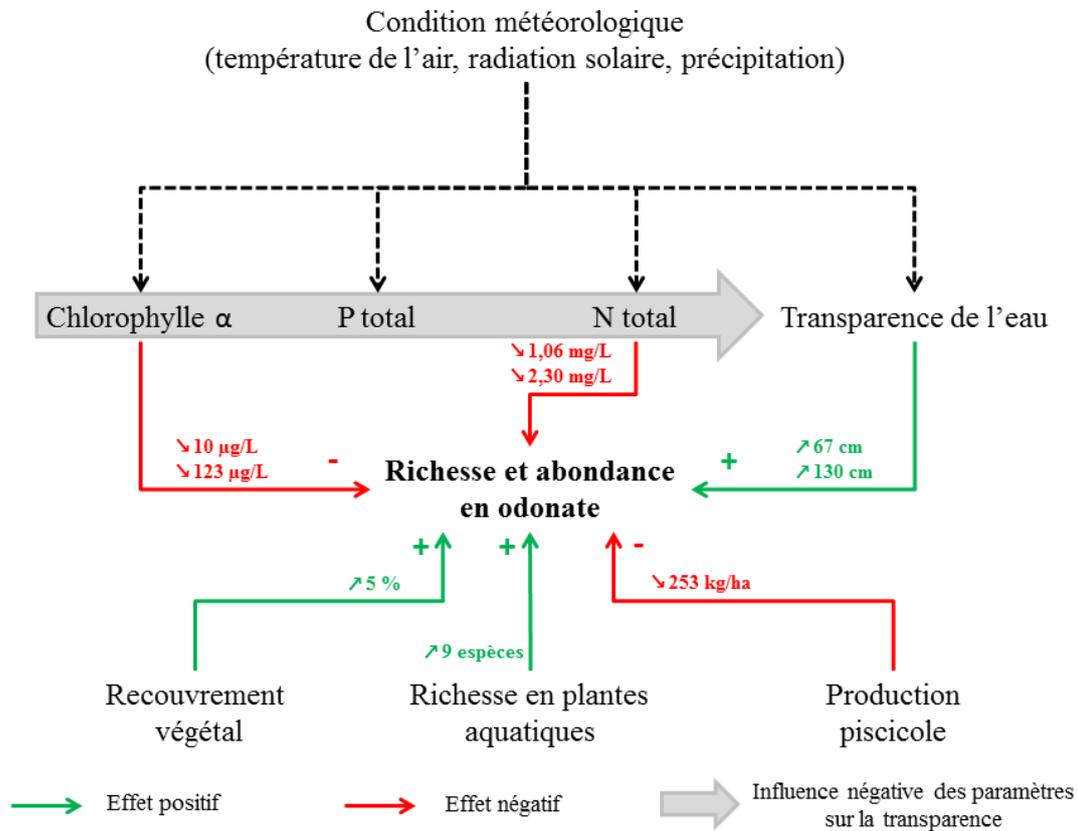


Figure 8.4. Schéma représentant les points de basculement déterminés au niveau de la richesse et l'abondance des Odonates en précisant les interactions entre les différents paramètres dans les étangs piscicoles de la Dombes et du Forez.

8.5. Effet de la gestion sur l'état d'équilibre des étangs

Les différentes pratiques de gestion piscicole ont un effet significatif sur la végétation aquatique, et plus spécifiquement sur le recouvrement végétal et la richesse en espèce, qui vont être négativement impactés par l'intensité de la gestion en période d'évolage. Les pratiques liées à la pisciculture vont varier d'une production extensive, où l'étang n'est pas

géré (sans apport de fertilisant, de chaux, ni de nourriture), à une production extensive, où le système est impacté régulièrement par des intrants (nourrissage, fertilisation, chaulage, et mise en assec régulière). Bien qu'un ajout trop important de fertilisants, couplé à une addition de nourriture, ait pour effet une augmentation de la production piscicole, le recouvrement végétal se trouvera fortement impacté. Ce mode de gestion n'est pas une solution durable puisque que le recouvrement végétal est très fortement corrélé avec l'ensemble de la biodiversité de l'étang (invertébrés, zooplancton) (Jeppesen et al., 1997; Oertli et al., 2013a; Scheffer, 2004). Ainsi les sources de nourriture naturelle seront peu nombreuses dans les étangs où la richesse et le recouvrement végétal sont faibles, et un arrêt de l'apport de nourriture artificielle pour les poissons dans ces étangs peut entraîner une très forte diminution de la production piscicole. Il est ainsi recommandé aux gestionnaires de rester en dessous des seuils de basculement déterminés, afin d'avoir un développement nécessaire de plantes aquatiques, et de ne pas ajouter d'intrants dans le cas où ces seuils sont dépassés. Dans le cas contraire, un état d'équilibre vers une dominance phytoplanctonique va s'installer, et les gestionnaires se verront contraints de gérer une situation où l'implantation durable des cyanobactéries entraîne des risques importants de perte de production.

D'autre part, la mise en assec des étangs s'est révélée être une gestion primordiale pour le développement des plantes aquatiques. Une très forte diversité d'espèces est présente lors de la première année en eau, caractérisée par une faible concentration en chlorophylle α inférieure à 10 $\mu\text{g/L}$. S'en suit une diminution significative du recouvrement et de la richesse en espèces des plantes aquatiques avec les années d'évolage, et plus particulièrement à partir de la quatrième année en eau. La matière organique s'accumulant trop fortement au fond des étangs due à l'accumulation de matière organique morte, peut provoquer une eutrophisation progressive du milieu conduisant à la disparition de la végétation et à une dominance

phytoplanctonique (van Nes et al., 2007). D'autre part, dans le cas où l'étang n'est pas géré, à partir de la quatrième année en eau, la production piscicole diminue significativement à 111 kg/ha. Il est ainsi recommandé d'effectuer un cycle régulier de mise en assec tous les quatre ans pour favoriser la biodiversité de l'étang, afin de maintenir une production piscicole constante.

Chapitre 9 . Conclusion générale et perspectives

Les étangs piscicoles sont des milieux eutrophes à hypereutrophes, gérés afin de stimuler la production primaire et d'accroître ainsi la production piscicole. On pourrait croire que dans ces milieux très riches en nutriments, la biodiversité végétale et animale est faible. Cela n'est majoritairement pas le cas dans les étangs de la Dombes et du Forez, où la richesse en espèces, tant animale que végétale, peut être importante au sein des étangs. Toutefois, la biodiversité peut nettement chuter si la dynamique de l'étang tend vers un état fortement eutrophe à dominance phytoplanctonique au cours du printemps. Ce changement d'état peut être évalué par un seuil critique, aussi appelé point de basculement. Les points de basculement sont caractérisés par un seuil, à partir duquel le système change significativement, et où une nouvelle organisation des espèces se produit.

Les points de basculement ont été déterminés statistiquement grâce à trois méthodes statistiques (TMEAN, FSTAT et SEGMENTED). Deux méthodes statistiques (TMEAN et SEGMENTED) se sont révélés être complémentaires : détermination des points de basculement par la moyenne pour TMEAN, ou par deux régressions linéaires permettant d'observer un effet graduel des concentrations pour SEGMENTED. A partir de ces méthodes statistiques, les points de basculement ont été déterminés dans 4 groupes taxonomiques (les plantes aquatiques, le phytoplancton, les odonates, et les macro-invertébrés). Comme dans la littérature, nos résultats ont confirmé que l'équilibre stable du système est régi par la dynamique entre la biomasse phytoplanctonique et les plantes aquatiques. La majorité des points de basculement ont été observés dans le groupe taxonomique des plantes aquatiques, et plus précisément au niveau du recouvrement végétal et de la richesse. Un état d'équilibre stable avec une forte richesse spécifique en plantes aquatiques et un fort recouvrement végétal est observé à des concentrations inférieures à 6-11 µg/L de chlorophylle α , inférieures à 0,05 mg/L pour le phosphore total, inférieures à 2,42 mg/L pour l'azote total (recouvrement

végétal) ou inférieures à 3,90 mg/L (richesse en plantes aquatiques), ou à des mesures supérieures à 62-70 cm de transparence de l'eau. Un deuxième point de basculement évalué à 60 µg/L de chlorophylle α a également été observé. Lorsque la concentration en chlorophylle est supérieure à 60 µg/L, la compétition entre le phytoplancton et la végétation est trop forte et seulement quelques espèces de plantes aquatiques, les plus compétitives, peuvent se développer.

Les plantes aquatiques sont très importantes pour la dynamique de l'étang, et vont influencer positivement l'ensemble de la biodiversité de l'étang. C'est notamment le cas du groupe taxonomique des Odonates où un recouvrement végétal minimal de 5 % et un nombre de 9 espèces de plantes aquatiques semblent être importants pour atteindre une forte richesse et une forte abondance en odonates. D'autre part, la richesse spécifique et l'abondance des odonates sont également directement influencées par la qualité du milieu. Une forte richesse spécifique en Odonates a été observée pour une concentration en chlorophylle α inférieure à 10 µg/L et une concentration en azote total inférieure à 1,06 mg/L, une transparence de l'eau supérieure à 130 cm, ainsi qu'une production piscicole inférieure à 253 kg/ha.

Des points de basculement ont ainsi été déterminés dans le but de maintenir un équilibre stable entre phytoplancton et plantes aquatiques, tout en maintenant une forte biodiversité des étangs et une forte productivité piscicole. Il est ainsi possible de prédire grâce aux points de basculement, le moment où l'état d'équilibre de l'étang va basculer vers une dominance phytoplanctonique. D'autre part, le recouvrement végétal et la richesse en plantes aquatiques sont fortement impactés par l'intensité des pratiques durant la période d'évolage, ainsi que par le nombre d'années après assec. Cependant, une mise en assec permet une bonne performance du système : productivité piscicole élevée, richesse des plantes aquatiques élevée et faible concentration de chlorophylle α . Ainsi, pour atteindre un bon état écologique de l'étang, une

mise en assec des étangs doit s'effectuer toutes les quatre à cinq ans, et la gestion en période d'évolage doit être minimisée. Ces résultats sont très importants pour les gestionnaires des étangs qui pourront ainsi gérer leurs étangs de manière à garder un milieu équilibré et ainsi apporter le moins d'intrants possibles. Un nouveau programme a également été développé par l'équipe de recherche de l'ISARA, ayant pour objectif de reconcevoir l'itinéraire de gestion d'un étang piscicole avec l'appui de focus-groups regroupant les pisciculteurs « experts ». Cette méthode de co-conception s'appuiera notamment sur les résultats de cette thèse. L'itinéraire de gestion des étangs piscicoles sur une période d'années d'évolage supérieure à quatre – cinq ans, sera rediscuté et sans doute réadapté, en tenant en compte de ces avancées. L'adaptation des pratiques à la cinétique de l'étang prend ici tout son sens pour le pisciculteur, actuellement volontaire pour rentrer dans un cercle vertueux d'application de méthodes agroécologiques faisant réagir le milieu pour qu'il produise plus et mieux. En lien avec cette mutation des pratiques, il en va de l'équilibre économique de la production extensive en étang, avec la volonté d'agir uniquement quand le fonctionnement du milieu dérive vers des états insatisfaisants. Ainsi ces études permettront aux pisciculteurs d'agir plus efficacement.

Au niveau des perspectives recherches, il est aussi à noter que le zooplancton, groupe taxonomique qui influence également la dynamique algale dans les étangs, n'a pas été pris en compte dans les analyses de cette thèse. En effet, seules des données concernant la densité d'individus étaient disponibles. Une analyse concernant la richesse et la présence de certaines espèces zooplanctoniques, pourrait permettre une analyse plus poussée de la dynamique algale au sein des étangs.

D'autre part, les analyses de cette thèse ont été effectuées à l'aide des médianes au printemps pour étudier la biodiversité qui a été principalement observée fin de printemps – début été. La

dynamique saisonnière des nutriments et de la biodiversité est très importante dans les étangs. Pour compléter les résultats de cette thèse, une analyse intra-annuelle des points de basculement pourrait être envisagée dans certains étangs hyper-eutrophiés pour évaluer la compétition temporelle entre les plantes aquatiques et la biomasse phytoplanctonique.

Bibliographie

- Adrian, R., Deneke, R., Mischke, U., Stellmacher, R., Lederer, P., 1995. A long-term study of the Heiligensee (1975-1992). Evidence for effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems. *Archives für Hydrobiologie* 133, 315–337.
- AFNOR, 2006. Qualité de l'eau – Norme guide pour le dénombrement du phytoplancton par microscopie inversée (méthode Utermöhl). 39p.
- Andersen, T., Carstensen, J., Hernández-García, E., Duarte, C.M., 2009. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 49–57. doi:10.1016/j.tree.2008.07.014
- Andrews, D.W.K., Ploberger, W., 1994. Optimal tests when a nuisance parameter is present only under the alternative. *Econometrica* 62, 1383–1414. doi:10.2307/2951753
- Angélibert, S., Indermuehle, N., Luchier, D., Oertli, B., Perfetta, J., 2006. Where hides the aquatic biodiversity of macroinvertebrates in the Canton of Geneva (Switzerland)? *Archives des Sciences* 59, 225–234.
- Angélibert, S., Rosset, V., Indermuehle, N., Oertli, B., 2010. The pond biodiversity index “IBEM”: a new tool for the rapid assessment of biodiversity in ponds from Switzerland. Part 1. Index development. *Limnetica* 1, 93–104.
- Angélibert, S., Prunier, P., Fischer, C., Robin, J., Cattaneo, F., Vallod, D., Oertli, B., Wuillot, J., 2013. Faune, Flore, Biodiversité, in: *Mare et Étangs: Écologie, Gestion, Aménagement et Valorisation, Science et Ingénierie de L'environnement*. Oertli B. & Frossard P-A., Lausanne, pp. 67–161.
- Arthaud, F., Mousset, M., Vallod, D., Robin, J., Wezel, A., Bornette, G., 2012a. Effect of light stress from phytoplankton on the relationship between aquatic vegetation and the propagule bank in shallow lakes. *Freshwater Biology* 57, 666–675. doi:10.1111/j.1365-2427.2011.02730.x
- Arthaud, F., Vallod, D., Robin, J., Bornette, G., 2012b. Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of aquatic plants in shallow lakes. *Aquatic Sciences* 74, 471–481. doi:10.1007/s00027-011-0241-4
- Arthaud, F., Vallod, D., Robin, J., Wezel, A., Bornette, G., 2013. Short-term succession of aquatic plant species richness along ecosystem productivity and dispersal gradients in shallow lakes. *Journal of Vegetation Science* 24, 148–156. doi:10.1111/j.1654-1103.2012.01436.x
- Aubin, J., Rey-Valette, H., Mathé, S., Wilfart, A., Legendre, M., Slembrouck, J., Chia, E., Masson, G., Callier, M., Blancheton, J.P., Tocqueville, A., Caruso, D., Fontaine, P., 2014. Guide de mise en oeuvre de l'intensification écologique pour les systèmes aquacoles. 131p.
- Avocat, C., 1975. La Dombes, milieu naturel ou milieu en équilibre ? Introduction à une éco-géographie de l'espace dombiste. *Revue de géographie de Lyon* 50, 35–58.
- Bachasson, B., 1991. Mise en valeur des étangs, Agriculture d'Aujourd'hui. Sciences, Techniques, Applications. Lavoisier - Techniques et Documentation, Paris. 188p.

- Bartout, P., Touchart, L., 2013. L'inventaire des plans d'eau français : outil d'une meilleure gestion des eaux de surface. *Annales de géographie* 691, 266-292. doi:10.3917/ag.691.0266
- Batt, R.D., Brock, W.A., Carpenter, S.R., Cole, J.J., Pace, M.L., Seekell, D.A., 2013. Asymmetric response of early warning indicators of phytoplankton transition to and from cycles. *Theoretical Ecology* 6, 285–293. doi:10.1007/s12080-013-0190-8
- Bérard, L., Marchenay, P., 2003. Complexité sociale et fonctionnement du système agropiscicole des étangs de la Dombes, in: Actes Du Colloque "Zones Humides Continentales, Des Chercheurs Aux Gestionnaires." Monthieux, Fondation Pierre Vérots, pp. 181–185.
- Bérard, L., Marchenay, P., 2006. L'activité piscicole dans les étangs de la Dombes. Presented at the 2ème Séminaire de l'Ecodéveloppement - "Qualité, Environnement, Marché," Unité d'Ecodéveloppement, INRA SAD, Avignon, 24 mars 2003. 6p.
- Bérard, L., Marchenay, P., 2008. Les étangs de la Dombes (France), in: *Agricultures Singulières*. Mollard, E. and Walter, A., Paris, pp. 111–117.
- Bernard, R., Buczynski, P., Tonczyk, G., 2002. Present status threats and conservation of dragonflies (Odonata) in Poland. *Nature Conservation* 59, 53–71.
- Bestelmeyer, B.T., Ellison, A.M., Fraser, W.R., Gorman, K.B., Holbrook, S.J., Laney, C.M., Ohman, M.D., Peters, D.P.C., Pillsbury, F.C., Rassweiler, A., Schmitt, R.J., Sharma, S., 2011. Analysis of abrupt transitions in ecological systems. *Ecosphere* 2, 1–26. doi:10.1890/ES11-00216.1
- Biggs, J., Williams, P., Whitfield, M., Nicolet, P., Weatherby, A., 2005. 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15, 693–714. doi:10.1002/aqc.745
- Biggs, R., Carpenter, S.R., Brock, W.A., 2009. Turning back from the brink: detecting an impending regime shift in time to avert it. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 826–831.
- Billard, A., 1979. L'étang de Dombes. Insertion dans le paysage agricole. *Bulletin Français de Pisciculture* 71–93. doi:10.1051/kmae:1979013
- Biro, P., 1995. Management of pond ecosystems and trophic webs. *Aquaculture* 129, 373–386.
- Bobe, S., Grard, M., Szczeciner, F., Turpin, V., Tocqueville, A., 2010. Etude des impacts de la population de grands cormorans sur les activités piscicoles et les milieux qui en dépendent : Impacts cormorans et pisciculture en France. 95p.
- Bodet, J.-M., Hacala, S., Aubert, C., Texier, C., 2001. Fertiliser avec les engrais de ferme. Institut de l'élevage; ITAVI; ITCF; ITP. 104p.
- Boettiger, C., Hastings, A., 2013. Tipping points: From patterns to predictions. *Nature* 493, 157–158. doi:10.1038/493157a
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V.H., Statzner, B., 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring: A Comparative Analysis of Recent Approaches. *Annual Review of Entomology* 51, 495–523. doi:10.1146/annurev.ento.51.110104.151124

- Boyd, C.E., 1990. Water quality in ponds for aquaculture, Alabama Agricultural Experiment Station. ed. Auburn University, Alabama, USA. 482p.
- Boyd, C.E., Wood, C.W., Thunjai, T., 2002. Aquaculture pond bottom soil quality management. Pond Dynamics/Aquaculture Collaborative Research Support Program, Oregon State University. 41p.
- Brandrud, T.E., 2002. Effects of liming on aquatic macrophytes, with emphasis on Scandinavia. *Aquatic Botany* 73, 395–404.
- Braun-Blanquet, J., 1932. *Plant Sociology. The Study of Plant Communities*, first ed. ed. Hafner. London, England. 438p.
- Brönmark, C., Hansson, L.-A., 2002. Environmental issues in lakes and ponds: current state and perspectives. *Environmental Conservation* 29. 290-306. doi:10.1017/S0376892902000218
- Brönmark, C., Hansson, L.-A., 2007. *The biology of lakes and ponds*, Second Edition. ed. Biology of habitats. Oxford Univ. Press, Oxford. 285p.
- Broyer, J., Curtet, L., 2011. The influence of fish farming intensification on taxonomic richness and biomass density of macrophyte-dwelling invertebrates in French fishponds. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 400, 1–12. doi:10.1051/kmae/2011017
- Broyer, J., Curtet, L., 2012. Biodiversity and fish farming intensification in French fishpond systems. *Hydrobiologia* 694, 205–218. doi:10.1007/s10750-012-1162-5
- Broyer, J., Curtet, L., Benmergui, M., Chapuis, A., Belloc, A., Paligot, S., Florit, A., Guyot, V., 2009. Influence de la gestion piscicole sur la biodiversité des étangs continentaux en France. Contribution à la mise en oeuvre des mesures aqua-environnementales. ONCFS, Montfort. 71p.
- Brunet, G., 2014. Environnement, structures sociales et régime démographique: La Dombes du XVIIIème au début du XXème siècle. *Espace populations sociétés*. doi:10.4000/eps.5614
- Buiteveld, H., 1995. A model for calculation of diffuse light attenuation (PAR) and Secchi depth. *Netherland Journal of Aquatic Ecology*. 29, 55–65.
- Burnham, K.P., Overton, W.S., 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65, 625–633. doi:10.1093/biomet/65.3.625
- Burnham, K.P., Overton, W.S., 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60, 927–936. doi:10.2307/1936861
- Caldwell, J.P., Thorp, J.H., Jervey, T.O., 1980. Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders, and frogs. *Oecologia* 46, 285–289. doi:10.1007/BF00346253
- Camargo, J.A., Alonso, Á., 2006. Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment. *Environment International* 32, 831–849. doi:10.1016/j.envint.2006.05.002

- Canfield Jr, D.E., Bachmann, R.W., 1981. Prediction of total phosphorous concentrations, chlorophyll a, and secchi depths in natural and artificial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 414–423.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35, 634–639.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Pace, M.L., Batt, R., Brock, W.A., Cline, T., Coloso, J., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Seekell, D.A., Smith, L., Weidel, B., 2011. Early warnings of regime shifts: a whole-ecosystem experiment. *Science* 332, 1079–1082. doi:10.1126/science.1203672
- Carstensen, J., Weydmann, A., 2012. Tipping points in the Arctic: eyeballing or statistical significance? *Ambio* 41, 34–43. doi:10.1007/s13280-011-0223-8
- Catling, P.M., 2005. A potential for the use of dragonfly (Odonata) diversity as a bioindicator of the efficiency of sewage lagoons. *The Canadian Field-Naturalist* 119, 233–236.
- Céréghino, R., Biggs, J., Oertli, B., Declerck, S., 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia* 597, 1–6. doi:10.1007/s10750-007-9225-8
- Chao, A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11, 265–270.
- Chao, A., Jost, L., Chiang, S.C., Jiang, Y.-H., Chazdon, R.L., 2008. A two-stage probabilistic approach to multiple-community similarity indices. *Biometrics* 64, 1178–1186. doi:10.1111/j.1541-0420.2008.01010.x
- Chiarucci, A., 2012. Estimating species richness: still a long way off! *Journal of Vegetation Science* 23, 1003–1005. doi:10.1111/jvs.12003
- Chiarucci, A., Enright, N.J., Perry, G.L.W., Miller, B.P., Lamont, B.B., 2003. Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity and distributions* 9, 283–295.
- Chovanec, A., Waringer, J., Raab, R., Laister, G., 2004. Lateral connectivity of a fragmented large river system: assessment on a macroscale by dragonfly surveys (Insecta: Odonata). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14, 163–178. doi:10.1002/aqc.596
- Chow, G.C., 1960. Tests of equality between sets of coefficients in two linear regressions. *Econometrica* 28, 591–605. doi:10.2307/1910133
- Colwell, R.K., Coddington, J.A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B* 345, 101–118.
- Convey, P., 1988. Competition for perches between larval damselflies: the influence of perch use on feeding efficiency, growth rate and predator avoidance. *Freshwater Biology* 19, 15–28. doi:10.1111/j.1365-2427.1988.tb00323.x
- Corbet, P.S., 1980. Biology of odonata. *Annual review of entomology* 25, 189–217.
- Corbet, P.S., 1999. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester. 829p.

- Dakos, V., Bascompte, J., 2014. Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (49): 17546–17551. doi:10.1073/pnas.1406326111
- Dakos, V., Scheffer, M., van Nes, E.H., Brovkin, V., Petoukhov, V., Held, H., 2008. Slowing down as an early warning signal for abrupt climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (38), 14308–14312. doi:10.1073_pnas.0802430105
- D’Amico, F., Darblade, S., Avignon, S., Blanc-Manel, S., Ormerod, S.J., 2004. Odonates as Indicators of Shallow Lake Restoration by Liming: Comparing Adult and Larval Responses. *Restoration Ecology* 12, 439–446. doi:10.1111/j.1061-2971.2004.00319.x
- Davies, R.B., 1977. Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative. *Biometrika* 64, 247–254.
- Davies, B.R., Biggs, J., Williams, P.J., Lee, J.T., Thompson, S., 2008. A comparison of the catchment sizes of rivers, streams, ponds, ditches and lakes: implications for protecting aquatic biodiversity in an agricultural landscape. *Hydrobiologia* 597, 7–17. doi:10.1007/s10750-007-9227-6
- De Caceres, M., Jansen, F., 2015. Package “indicpecies.” R package version 1–31.
- De Meester, L., Declerck, S., Stoks, R., Louette, G., Van de Meutter, F., De Bie, T., 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15, 715–725. doi:10.1002/aqc.748
- Declerck, S., Vandekerckhove, J., Johansson, L., Muylaert, K., Conde-Porcuna, J.M., Van Der Gucht, K., Pérez-Martinez, C., Lauridsen, T., Schwenk, K., Zwart, G., Rommens, W., Lopez-Ramos, J., Jeppesen, E., Vyverman, W., Brendonck, L., De Meester, L., 2005. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86, 1905–1915.
- Declerck, S., De Bie, T., Ercken, D., Hampel, H., Schrijvers, S., Van Wichelen, J., Gillard, V., Mandiki, R., Losson, B., Bauwens, D., Keijers, S., Vyverman, W., Goddeeris, B., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., 2006. Ecological characteristics of small farmland ponds: associations with land use practices at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 131, 523–532. doi:10.1016/j.biocon.2006.02.024
- Declerck, S., Bakker, E.S., van Lith, B., Kersbergen, A., van Donk, E., 2011. Effects of nutrient additions and macrophyte composition on invertebrate community assembly and diversity in experimental ponds. *Basic and Applied Ecology* 12, 466–475. doi:10.1016/j.baae.2011.05.001
- Degorce, J.-N., 1995. Les milieux humides de la Loire, Publications de l’Université de Saint-Etienne. ed. Centre d’Etudes Foréziennes. 377p.
- Deliry, C., Boeglin, Y., David, G., Juliand, P., Krieg-Jacquier, R., Ladet, A., Souvignet, N., Sthème de Jubécourt, J., Ulmer, A., le groupe Sympetrum, 2013. Liste rouge des Odonates en Rhône-Alpes & Dauphiné 2013. *Histoires Naturelles, Concepts & Méthodes - Groupe Sympetrum* 1–55.
- Dimitrov, M., 1974. Mineral fertilization of carp ponds in polycultural rearing. *Aquaculture* 3, 273–285.

- Dodson, S.I., Arnott, S.E., Cottingham, K.L., 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81, 2662–2679.
- Dommanget, J.-L., Prioul, B., Gajdos, A., 2009. Document préparatoire à une Liste Rouge des Odonates de France métropolitaine, complétée par la listes des espèces à suivi prioritaire. - SFO. 47p.
- Donohue, I., Donohue, L.A., Ní Ainín, B., Irvine, K., 2009. Assessment of eutrophication pressure on lakes using littoral invertebrates. *Hydrobiologia* 633, 105–122. doi:10.1007/s10750-009-9868-8
- Downing, J.A., Prairie, Y.T., Cole, J.J., Duarte, C.M., tranvik, L.J., Striegl, R.G., McDowell, W.H., Kortelainen, P., Caraco, N.F., Melack, J.M., middelburg, J.J., 2006. The global abundance and size ditribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography* 51, 2388–2397.
- Drake, J.M., Griffen, B.D., 2010. Early warning signals of extinction in deteriorating environments. *Nature* 467, 456–459. doi:10.1038/nature09389
- Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345–366.
- Dutra, S., De Marco, P., 2015. Bionomic differences in odonates and their influence on the efficiency of indicator species of environmental quality. *Ecological Indicators* 49, 132–142. doi:10.1016/j.ecolind.2014.09.016
- Elliott, J.A., 2012. Is the future blue-green? A review of the current model predictions of how climate change could affect pelagic freshwater cyanobacteria. *Water Research* 46, 1364–1371, doi:10.1016/j.watres.2011.12.018.
- Efron, B., 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *The Annals of Statistics* 7, 1–26.
- European Union, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council Establishing a Framework for the Community Action in the Field of Water Policy. *Official Journal of the European Communities* L327, 1–73.
- FAO, 2014. The State of world fisheries and aquaculture: opportunities and challenges. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 243p.
- Fijan, N.N., Mawdesley-Thomas, L.E., 1972. Infectious dropsy in carp-a disease complex. *Diseases of fish* 39–51.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S., Williams, C.B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology* 12, 42–44.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35, 557–581.
- Goertzen, D., Suhling, F., 2012. Promoting dragonfly diversity in cities: major determinants and implications for urban pond design. *Journal of Insect Conservation* 17, 399–409. doi:10.1007/s10841-012-9522-z

- Grand, D., 2010. *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825) dans la Dombes (département de l'Ain) : éléments de biologie (Odonata, Anisoptera : Libellulidae). *Martinia. Revue scientifique de la Société française d'Odonatologie* 26, 151–166.
- Green, B.W., 2015. Fertilizers in aquaculture, in: *Feed and Feeding Practices in Aquaculture*. Elsevier, pp. 27–52.
- Grodzins, M., 1957. Metropolitan segregation. *Scientific American* 197, 33–41.
- Hansen, R.A., Coleman, D.C., 1998. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology* 9, 17–23.
- Heads, P.A., 1986. The costs of reduced feeding due to predator avoidance: potential effects on growth and fitness in *Ischnura elegans* larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology* 11, 369–377. doi:10.1111/j.1365-2311.1986.tb00315.x
- Henrikson, B.-I., 1988. The absence of antipredator behaviour in the larvae of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) and the consequences for their distribution. *Oikos* 51, 179–183. doi:10.2307/3565640
- Honkanen, T., Helminen, H., 2000. Impacts of fish farming on eutrophication: comparisons among different characteristics of ecosystem. *International Review of Hydrobiology* 85, 673–686.
- Hornung, J.P., Rice, C.L., 2003. Odonata and wetland quality in southern Alberta, Canada: a preliminary study. *Odonatologica* 32, 119–129.
- Horvath, L., Tamas, G., Seagrave, C., 2002. *Carp and Pond Fish Culture*, second ed. ed. Wiley-Blackwell, England. 170p.
- Hu, F., Bolding, K., Bruggeman, J., Jeppesen, E., Flindt, M.R., van Gerven, L., Janse, J.H., Janssen, A.B.G., Kuiper, J.J., Mooij, W.M., Trolle, D., 2016. FABM-PCLake - linking aquatic ecology with hydrodynamics. *Geoscientific Model Development Discussions* 1–15. doi:10.5194/gmd-2015-260
- Huet, M., 1970. *Traité de Pisciculture*. Editions Ch. de Wyngaert 1970, Bruxelles. 718p.
- Hughes, T.P., Linares, C., Dakos, V., van de Leemput, I.A., van Nes, E.H., 2013. Living dangerously on borrowed time during slow, unrecognized regime shifts. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 149–155. doi:10.1016/j.tree.2012.08.022
- Hunziker, M., Kienast, F., 1999. Potential impacts of changing agricultural activities on scenic beauty—a prototypical technique for automated rapid assessment. *Landscape Ecology* 14, 161–176.
- Huot, Y., Babin, M., Bruyant, F., Grob, C., Twardowski, M.S., Claustre, H., 2007. Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies? *Biogeosciences Discussions* 4, 707–745.
- Indermuehle, N., Oertli, B., Menetrey, N., Sager, L., 2004. An overview of methods potentially suitable for pond biodiversity assessment. *Archives des Sciences* 57, 131–140.
- Indermuehle, N., Angélibert, S., Rosset, V., Oertli, B., 2010. The pond biodiversity index “IBEM”: a new tool for the rapid assessment of biodiversity in ponds from

- Switzerland. Part 2. Method description and examples of application. *Limnetica* 29, 105–120.
- Jacobsen, B.A., Simonsen, P., 1993. Disturbance events affecting phytoplankton biomass, composition and species diversity in a shallow, eutrophic, temperate lake. *Hydrobiologia* 249, 9–14. doi:10.1007/BF00008838
- Jacoby, J.M., Collier, D.C., Welch, E.B., Hardy, F.J., Crayton, M., 2000. Environmental factors associated with a toxic bloom of *Microcystis aeruginosa*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57, 231–240, doi:10.1139/f99-234.
- Janse, J.H., 1997. A model of nutrient dynamics in shallow lakes in relation to multiple stable states. *Hydrobiologia* 342, 1–8.
- Janse, J.H., Scheffer, M., Lijklema, L., Van Liere, L., Sloot, J.S., Mooij, W.M., 2010. Estimating the critical phosphorus loading of shallow lakes with the ecosystem model PCLake: Sensitivity, calibration and uncertainty. *Ecological Modelling* 221, 654–665. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.07.023
- Jensen, J.P., Jeppesen, E., Olrik, K., Kristensen, P., 1994. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51, 1692–1699.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Pedersen, L.J., Jensen, L., 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342–343, 151–164.
- Jeppesen, E., Lauridsen T., Mitchell S.F., Christoffersen K., and Burns C.W, 2000a. Trophic structure in the pelagial of 25 shallow New Zealand lakes: changes along nutrient and fish gradients. *Journal of Plankton Research* 22, 951–968.
- Jeppesen, E., Peder Jensen, J., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Landkildehus, F., 2000b. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater biology* 45, 201–218.
- Johnson, D.M., 1991. Behavioral ecology of larval dragonflies and damselflies. *Trends in Ecology & Evolution* 6, 8–13.
- Jones, J.R., Bachmann, R.W., 1976. Prediction of phosphorus and chlorophyll levels in lakes. *Journal, Water Pollution Control Federation*, 2176–2182.
- Jordan, T.E., Lloyd, A.H., McClelland, J.W., Langdon, C., Mouat, D.A., Havstad, K.M., MacMahon, J.A., 2006. Ecological tipping points: subtle alterations may signal the approach to drastic transformations of ecosystems affected by global climate change, *The Association of Ecosystem Research Centers Symposium “Ecological Tipping Points.”* ed. Washington, DC. 39p
- Kadoya, T., Suda, S., Washitani, I., 2004. Dragonfly species richness on man-made ponds: effects of pond size and pond age on newly established assemblages. *Ecological Research* 19, 461–467.
- Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R., van Tol, J., 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 351–363. doi:10.1007/s10750-007-9029-x

- Kalkman, V.J., Boudot, J.-P., R., Conze, K.-J., De Knijf, G., Dyatlova, E., Ferreira, S., Jovic, M., Ott, J., Riservato, E., Sahlén, G., 2010. European red list of dragonflies. Publications Office of the European Union, Luxembourg. 38p.
- Kato, T., Hisao, K., Hideo, N., 2009. Runoff characteristics of nutrients from an agricultural watershed with intensive livestock production. *Journal of Hydrology* 368, 79–87, doi:10.1016/j.jhydrol.2009.01.028.
- Kéfi, S., Dakos, V., Scheffer, M., Van Nes, E.H., Rietkerk, M., 2013. Early warning signals also precede non-catastrophic transitions. *Oikos* 122, 641–648. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20838.x
- Kestemont, P., 1995. Different systems of carp production and their impacts on the environment. *Aquaculture* 129, 347–372.
- Korinek, V., Fott, J., Fuksa, J., Lellak, J., Prazakova, M., 1987. Carp ponds of central Europe, in: *Managed Aquatic Ecosystems, Ecosystems of the World*. Michael, R. G., New York, NY, pp. 29–62.
- Krebs, C.J., 2014. *Ecological Methodology*, third ed. (in prep). Harper & Row. ed. New York, NY.
- Küchenhoff, H., 1996. An exact algorithm for estimating breakpoints in segmented generalized linear models. *Institut für Statistik Sonderforschungsbereich 386*, 27–39.
- Lafont, M., 2007. Interprétation de l'indice lacustre oligochète IOBL et son intégration dans un système d'évaluation écologique. Cemagref/MEDAD, 2007. 18p.
- Lande, R., 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76, 5–13.
- Larsen, D.P., Mercier, H.T., 1976. Phosphorus retention capacity of lakes. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 33, 1742–1750.
- Leclerc, D., Angelibert, S., Rosset, V., Oertli, B., 2011. Les Libellules (Odonates) des étangs piscicoles de la Dombes. *Martinia* 26, 98–108.
- Lemmens, P., Mergeay, J., De Bie, T., Van Wichelen, J., De Meester, L., Declerck, S., 2013. How to maximally support local and regional biodiversity in applied conservation? Insights from pond management. *PLOS ONE* 8, 1–13. doi:10.1371/journal.pone.0072538
- Lenton, T.M., 2013. Environmental Tipping Points. *Annual Review of Environment and Resources* 38, 1–29. doi:10.1146/annurev-environ-102511-084654
- Lenton, T.M., Held, H., Kriegler, E., Hall, J.W., Lucht, W., Rahmstorf, S., Schellnhuber, H.J., 2008. Tipping elements in the Earth's climate system. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 1786–1793.
- Lessmark, O., 1983. Competition between perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) in south Swedish lakes. University of Lund, Sweden. 172p.
- Levrat, R., 1965. La pisciculture en Dombes. *Bulletin Français de Pisciculture* 11–36. doi:10.1051/kmae:1965004
- Li, R., Chen Q., Zhang X., and Recknagel F., 2014. Effects of temperature and macronutrients on phytoplankton communities across three largely different lakes identified by a

- time-space trade-off approach. *Ecological Informatics*, 29, 174-181. doi:10.1016/j.ecoinf.2014.09.004.
- Lierdeman, E., 2013. Principes de gestion et modalités d'entretien, in: *Mare et Étangs : Écologie, Gestion, Aménagement et Valorisation, Science & Ingénierie de L'environnement*. Oertli B. & Frossard P-A., Lausanne, pp. 259–304.
- Lombardo, P., 1997. Predation by *Enallagma* nymphs (Odonata, Zygoptera) under different conditions of spatial heterogeneity. *Hydrobiologia* 356, 1–9.
- Longino, J.T., Coddington, J., Colwell, R.K., 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83, 689–702.
- Macagno, A.L., Gobbi, M., Lencioni, V., 2012. The occurrence of *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825)(Odonata, Libellulidae) in Trentino (Eastern Italian Alps). *Studi trentini di Scienze naturali* 92, 33–36.
- Macan, T.T., 1981. Modifications of populations of aquatic invertebrates and the quality of the water, in: *IN: Dynamique de Populations et Qualité de L'eau*. Hoeslandt H., Dajet J., Institut d'Ecologie du Bassin de la Somme, Paris, pp. 161–187.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 215p.
- Magurran, A.E., McGill, B.J., 2011. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*, Oxford University Press. ed. Oxford, UK. 319p.
- Marcon, E., 2010. *Mesures de la Biodiversité. Ecologie des forêts de Guyane*. 58p.
- Masson, G., Vanacker M., Fox M. G., and Beisel J-N., 2015. Impact of the cestode *Triaenophorus nodulosus* on the exotic *Lepomis gibbosus* and the autochthonous *Perca fluviatilis*. *Parasitology* 142, 745-755. doi:10.1017/S0031182014001826
- May, R.M., 1977. Threshold and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269, 471–477.
- Mazumder, A., Havens, K.E., 1998. Nutrient-chlorophyll-Secchi relationships under contrasting grazer communities of temperate versus subtropical lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 1652–1662.
- Menetrey, N., Sager, L., Oertli, B., Lachavanne, J.B., 2005. Looking for metrics to assess the trophic state of ponds. Macroinvertebrates and amphibians. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15, 653–664. doi:10.1002/aqc.746
- Menetrey, N., Oertli, B., Lachavanne, J.-B., 2011. The CIEPT: a macroinvertebrate-based multimetric index for assessing the ecological quality of Swiss lowland ponds. *Ecological Indicators* 11, 590–600. doi:10.1016/j.ecolind.2010.08.005
- Miller, R.G., 1974. The Jackknife - A review. *Biometrika* 61, 1–15.
- Monteiro-Júnior, C.S., Juen, L., Hamada, N., 2014. Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and Urban Planning* 127, 28–40. doi:10.1016/j.landurbplan.2014.03.006

- Mooij, W.M., Janse, J.H., De Senerpont Domis, L.N., Hülsmann, S., Ibelings, B.W., 2007. Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PCLake. *Hydrobiologia* 584, 443–454. doi:10.1007/s10750-007-0600-2
- Moss, B., Stephen, D., Alvarez, C., Becares, E., Bund, W.V.D., Collings, S.E., Donk, E.V., Eyto, E.D., Feldmann, T., Fernandez-Alaez, C., Fernandez-Alaez, M., Franken, R.J.M., Garcia-Criado, F., Gross, E.M., Gyllström, M., Hansson, L.-A., Irvine, K., Jarvalt, A., Jensen, J.-P., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Kornijow, R., Krause, T., Künnap, H., Laas, A., Lill, E., Lorens, B., Luup, H., Rosa Miracle, M., Noges, P., Noges, T., Nykanen, M., Ott, I., Peczula, W., Peeters, E.T.H.M., Phillips, G., Romo, S., Russell, V., Salujoe, J., Scheffer, M., Siewertsen, K., Smal, H., Tesch, C., Timm, H., Tuvikene, L., Tonno, I., Virro, T., Vicente, E., Wilson, D., 2003. The determination of ecological status in shallow lakes? A tested system (ECOFRAME) for implementation of the European Water Framework Directive. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13, 507–549. doi:10.1002/aqc.592
- Muggeo, V.M., 2008. Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R News* 8, 20–25.
- Oertli, B., 2008. The use of dragonflies in the assessment and monitoring of aquatic habitats, in: *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, Oxford, New-York, pp. 79–95.
- Oertli, B., 2010. The local species richness of Dragonflies in mountain waterbodies: an indicator of climate warming? *BioRisk* 5, 243–251. doi:10.3897/biorisk.5.853
- Oertli, B., 2013. Des milieux répandus et diversifiés, mais en raréfaction, in: *Mare et Étangs : Écologie, Gestion, Aménagement et Valorisation, Science et Ingénierie de L'environnement*. Oertli B. & Frossard P-A., Lausanne, pp. 3–12.
- Oertli, B., Auderset Joye, D., Castella, E., Juge, R., Lachavanne, J.-B., 2000. Diversité biologique et typologie écologique des étangs et petits lacs de Suisse. OFEFP, University of Geneva, Geneva. 434p.
- Oertli, B., Auderset Joye, D., Castella, E., Juge, R., Cambin, D., Lachavanne, J.B., 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation* 104, 59–70.
- Oertli, B., Auderset Joye, D., Castella, E., Juge, R., Lehmann, A., Lachavanne, J.-B., 2005a. PLOCH: a standardized method for sampling and assessing the biodiversity in ponds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15, 665–679. doi:10.1002/aqc.744
- Oertli, B., Biggs, J., Céréghino, R., Grillas, P., Joly, P., Lachavanne, J.-B., 2005b. Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15, 535–540. doi:10.1002/aqc.752
- Oertli, B., Bornette, G., Arthaud, F., Angélibert, S., Vallod, D., 2013a. Fonctionnement Ecologique, in: *Mare et Étangs : Écologie, Gestion, Aménagement et Valorisation, Science & Ingénierie de L'environnement*. Oertli B. & Frossard P-A., Lausanne, pp. 163–217.
- Oertli, B., Frossard, P.-A., Lefevre, J.-C., 2013b. Mares et étangs : écologie, gestion, aménagement et valorisation., *Science & Ingénierie de l'environnement*. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne. 460p.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2–0.
- Ott, J., Samways, M.J., 2010. Effects of climatic changes on Odonata: are the impacts likely to be the same in the northern and southern hemispheres. *Atlas of Biodiversity Risk* 84–85.
- Pálffy, K., Présing, M., Vörös, L., 2013. Diversity patterns of trait-based phytoplankton functional groups in two basins of a large, shallow lake (Lake Balaton, Hungary) with different trophic state. *Aquatic Ecology* 47, 195–210. doi:10.1007/s10452-013-9434-3
- Parsons, T.R., Strickland, J.D.H., 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *Journal of Marine Research* 21, 155–163.
- Pascal, M., Lorvelec O., and Vigne, J-D., 2006. *Invasions biologiques et extinctions: 11000 ans d'histoire des vertébrés en France*. Paris. Versailles: Belin. Quae ed. 350p.
- Patrick, R., Palavage, D., 1994. The value of species as indicators of water quality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Philadelphia* 145, 55–92.
- Pavoine, S., 2005. *Méthodes Statistiques pour la Mesure de la Biodiversité*. Université Claude Bernard - Lyon 1. 239p.
- Perrow, M.R., Moss, B., Stansfield, J., 1994. Trophic interactions in a shallow lake following a reduction in nutrient loading: a long-term study. *Hydrobiologia* 275/276, 43-52.
- Persson, L., 1983. Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and a roach *Rutilus rutilus* population. *Oikos* 41, 126-132. doi:10.2307/3544354
- Persson, L., Andersson, G., Hamrin, S.F., Johansson, L., 1988. Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems, in: *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer, pp. 45–65.
- Pollard, J.B., Berrill, M., 1992. The distribution of dragonfly nymphs across a pH gradient in south-central Ontario lakes. *Canadian Journal of Zoology* 70, 878–885. doi:10.1139/z92-125
- Pourriot, R., Meybeck, M., 1995. *Limnologie générale*, Masson. ed. Paris, France. 956p.
- Pryke, J.S., Samways, M.J., De Saedeleer, K., 2015. An ecological network is as good as a major protected area for conserving dragonflies. *Biological Conservation* 191, 537–545. doi:10.1016/j.biocon.2015.07.036
- Raaijmakers, J.G.W., 1987. *Statistical Analysis of the Michaelis-Menten Equation*. *Biometrics* 43, 793–803.
- R Development Core Team, 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rao, C.R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21, 24-43.

- Reckhow, K.H., Chapra, S.C., 1983. Engineering approaches for lake management. Volume 1: Data analysis and empirical modeling. Butterworth Publishers, Boston, Massachusetts. 340p.
- Remsburg, A.J., Turner, M.G., 2009. Aquatic and terrestrial drivers of dragonfly (Odonata) assemblages within and among north-temperate lakes. *Journal of the North American Benthological Society* 28, 44–56. doi:10.1899/08-004.1
- Renner, S., Sahlén, G., Périco, E., 2015. Testing dragonflies as species richness indicators in a fragmented subtropical atlantic forest environment. *Neotropical Entomology*, 1-9. doi:10.1007/s13744-015-0355-9
- Rietkerk, M., 1998. Catastrophic vegetation dynamics and soil degradation in semi-arid grazing systems. *Tropical Resource Management Papers* 20, 1–155.
- Rietkerk, M., van de Koppel, J., 1997. Alternate Stable States and Threshold Effects in Semi-Arid Grazing Systems. *Oikos* 79, 69–76. doi:10.2307/3546091
- Rinke, K., Huber, A.M., Kempke, S., Eder, M., Wolf, T., Probst, W.N., Rothhaupt, K.-O., 2009. Lake-wide distributions of temperature, phytoplankton, zooplankton, and fish in the pelagic zone of a large lake. *Limnology and Oceanography* 54, 1306–1322.
- Robin, J.G., 1999. Dynamique saisonnière du phytoplancton en étang de pisciculture de la plaine du Forez (Loire). *Essais de contrôle des cyanobactéries*. Lyon 1. 214p.
- Robin, J., Wezel, A., Bornette, G., Arthaud, F., Angélibert, S., Rosset, V., Oertli, B., 2013. Biodiversity in eutrophicated shallow lakes: determination of tipping points and tools for monitoring. *Hydrobiologia* 723, 63–75. doi:10.1007/s10750-013-1678-3
- Rosset, V., Angélibert, S., Arthaud, F., Bornette, G., Robin, J., Wezel, A., Vallod, D., Oertli, B., 2014. Is eutrophication really a major impairment for small waterbody biodiversity? *Journal of Applied Ecology* 51, 415–425. doi:10.1111/1365-2664.12201
- Ruggiero, A., Cereghino, R., Figuerola, J., Marty, P., Angélibert, S., 2008. Farm ponds make a contribution to the biodiversity of aquatic insects in a French agricultural landscape. *C R Biol* 331, 298–308. doi:10.1016/j.crvi.2008.01.009
- Samways, M.J., Steytler, N.S., 1996. Dragonfly (Odonata) distribution patterns in urban and forest landscapes, and recommendations for riparian management. *Biological Conservation* 78, 279–288.
- Sand-Jensen, K., Borum, J., 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41, 137–175.
- Sayer, C.D., Davidson, T.A., Jones, J.I., 2010. Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton? *Freshwater Biology* 55, 500–513. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02365.x
- Sceau, R., 1980. Les étangs de la Dombes, fondements socio-économiques d'un système hydraulique. *Revue de géographie de Lyon* 55, 129–159.
- Schabhüttl, S., Hingsamer, P., Weigelhofer, G., Hein, T., Weigert, A., Striebel, M., 2013. Temperature and species richness effects in phytoplankton communities. *Oecologia* 171, 527–536. doi:10.1007/s00442-012-2419-4.
- Scheffer, M., 1990. Multiplicity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia* 200/201, 475–486.

- Scheffer, M., 2004. *Ecology of Shallow Lakes*. Springer, Dordrecht, Netherlands. 357p.
- Scheffer, M., 2009. *Critical transitions in nature and society*. Princeton University Press. 400p.
- Scheffer, M., 2010a. Foreseeing tipping points. *Nature* 467, 411–412.
- Scheffer, M., 2010b. Complex systems: Foreseeing tipping points. *Nature* 467, 411–412. doi:10.1038/467411a
- Scheffer, M., van Nes, E.H., 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584, 455–466. doi:10.1007/s10750-007-0616-7
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B., Jeppesen, E., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8, 275–279. doi:10.1016/0169-5347(93)90254-M
- Scheffer, M., Rinaldi, S., Kuznetsov, Y.A., van Nes, E.H., 1997. Seasonal dynamics of *Daphnia* and algae explained as a periodically forced predator-prey system. *Oikos* 80, 519. doi:10.2307/3546625
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596.
- Scheffer, M., Van Geest, G.J., Zimmer, K., Jeppesen, E., Sondergaard, M., Butler, M.G., Hanson, M.A., Declerck, S., De Meester, L., 2006. Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos* 112, 227–231.
- Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W.A., Brovkin, V., Carpenter, S.R., Dakos, V., Held, H., van Nes, E.H., Rietkerk, M., Sugihara, G., 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461, 53–9. doi:10.1038/nature08227
- Scheffer, M., Carpenter, S.R., Dakos, V., van Nes, E.H., 2015. Generic indicators of ecological resilience: inferring the chance of a critical transition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46 (1), 145–67. doi:10.1146/annurev-ecolsys-112414-054242.
- Schindler, D.W., 1974. Eutrophication and recovery in experimental lakes: implications for lake management. *Science* 897–899.
- Schindler, D.W., 1977. Evolution of phosphorous limitation in lakes. *Science* 195, 260–262.
- Schindler, M., 2002. Opposite trends in response for the Shannon and Simpson indices of landscape diversity. *Applied Geography* 22, 175–186.
- Schindler, M., Fesl, C., Chovanec, A., 2003. Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia* 497, 169–180.
- Schlumberger, O., 2002. *Mémento de pisciculture d'étang*, Edition Quae. ed. Cémagref. 238p
- Schroeder, G.L., 1978. Autotrophic and heterotrophic production of micro-organisms in intensively-manured fish ponds, and related fish yields. *Aquaculture* 14, 303–325.
- Seymour, E.A., 1980. The effects and control of algal blooms in fish ponds. *Aquaculture* 19, 55–74.

- Sfriso, A., Facca, C., Bon, D., Giovannone, F., Buosi, A., 2014. Using phytoplankton and macrophytes to assess the trophic and ecological status of some Italian transitional systems. *Continental Shelf Research* 81, 88–98.
- Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27, pp 379-423; pp 623-656.
- Sheath, R.G., Wehr, J.D., 2003. Introduction to freshwater algae, in: *Freshwater Algae of North America : Ecology and Classification*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 1–9.
- Silva, D.d.p, De Marco, P., Resende, D.C., 2010. Adult odonate abundance and community assemblage measures as indicators of stream ecological integrity: a case study. *Ecological Indicators* 10, 744–752. doi:10.1016/j.ecolind.2009.12.004
- Simpson, E., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688.
- Smith, E.P., van Belle, G., 1984. Nonparametric Estimation of Species Richness. *Biometrics* 40, 119. doi:10.2307/2530750
- Smith, V.H., Joye, S.B., Howarth, R.W., 2006. Eutrophication of freshwater and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 51, 351–355.
- Solimini, A.G., Bazzanti, M., Ruggiero, A., Carchini, G., 2008. Developing a multimetric index of ecological integrity based on macroinvertebrates of mountain ponds in central Italy. *Hydrobiologia* 597, 109–123. doi:10.1007/s10750-007-9226-7
- Søndergaard, M., Moss, B., 1998. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M., Christoffersen, K. (Eds.), *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Springer, New York, NY, pp. 115–132.
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Jensen, J.P., 2005a. Pond or lake: does it make any difference? *Archiv für Hydrobiologie* 162, 143–165. doi:10.1127/0003-9136/2005/0162-0143
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Peder Jensen, J., Lildal Amsinck, S., 2005b. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. *Journal of Applied Ecology* 42, 616–629. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01040.x
- Soranno, P.A., Cheruvilil, K.S., Stevenson, R.J., Rollins, S.L., Holden, S.W., Heaton, S., Torng, E., 2008. A framework for developing ecosystem-specific nutrient criteria: integrating biological thresholds with predictive modeling. *Limnology and Oceanography* 53, 773–787.
- Sornay, J., 1932. Lyon, marché de poisson d'eau douce. *Les Études rhodaniennes* 8, 91–101. doi:10.3406/geoca.1932.5575
- Stoks, R., Córdoba-Aguilar, A., 2012. Evolutionary ecology of Odonata: a complex life cycle perspective. *Annual Review of Entomology* 57, 249–265. doi:10.1146/annurev-ento-120710-100557
- Tachet, H., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P., 2010. *Invertébrés d'eau douce., systématique, biologie, écologie.*, CNRS Editions. ed. Paris. 607p.

- Toussaint, S.C., 2005. La multifonctionnalité de l'agriculture en pratique, relation entre exploitation agricoles et étang de la Dombes. *Cybergeo : Revue européenne de géographie* 319, 12p.
- Valipour, M., 2014. Importance of solar radiation, temperature, relative humidity, and wind speed for calculation of reference evapotranspiration. *Archives of Agronomy and Soil Sciences*, 1–17, doi:10.1080/03650340.2014.925107.
- Valipour, M., 2015. Evaluation of radiation methods to study potential evapotranspiration of 31 provinces. *Meteorology and Atmospheric Physics*. 127, 289–303, doi:10.1007/s00703-014-0351-3.
- Valipour, M., Eslamian, S., 2014. Analysis of potential evapotranspiration using 11 modified temperature-based models. *International Journal of Hydrology Science and Technology* 4, doi:10.1504/IJHST.2014.067733.
- Vallod, D., Sarrazin, B., 2010. Caractérisation de l'effluent de vidange d'un étang de pisciculture extensive. *Hydrological Sciences Journal* 55, 394–402. doi:10.1080/02626661003683272
- Vanacker, M., Wezel, A., Payet, V., Robin, J., 2015. Determining tipping points in aquatic ecosystems: The case of biodiversity and chlorophyll α relations in fish pond systems. *Ecological Indicators* 52, 184–193. doi:10.1016/j.ecolind.2014.12.011
- Vanacker, M., Wezel, A., Arthaud, F., Guerin, M., Robin, J., 2016. Determination of tipping points for aquatic plants and water quality parameters in fish pond systems: a multi-year approach. *Ecological Indicators* 64, 39–48. doi:10.1016/j.ecolind.2015.12.033
- van Donk, E., van de Bund, W.J., 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72, 261–274.
- van Nes, E.H., Rip, W.J., Scheffer, M., 2007. A Theory for Cyclic Shifts between Alternative States in Shallow Lakes. *Ecosystems* 10, 17–28. doi:10.1007/s10021-006-0176-0
- Vecsernyés, Z., Robin, J., Angélibert, S., 2013. Le milieu physique et sa variabilité, in: *Mare et Étangs : Écologie, Gestion, Aménagement et Valorisation, Science et Ingénierie de L'environnement*. Oertli B. & Frossard P-A., Lausanne, pp. 23–65.
- Veraart, A.J., Faassen, E.J., Dakos, V., van Nes, E.H., Lurling, M., Scheffer, M., 2012. Recovery rates reflect distance to a tipping point in a living system. *Nature* 481, 357–9. doi:10.1038/nature10723
- Vollenweider, R.A., 1975. Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 37, 53–84.
- Wall, D.H., 2007. Global change tipping points: above- and below-ground biotic interactions in a low diversity ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society London Ser. B.: Biological Sciences* 362, 2291–2306. doi:10.1098/rstb.2006.1950
- Walther, B.A., Morand, S., 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116, 395–405.

- Walther, B.A., Moore, J.L., 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28, 815–829.
- Wezel, A., Arthaud, F., Dufloux, C., Renoud, F., Vallod, D., Robin, J., Sarrazin, B., 2013a. Varied impact of land use on water and sediment parameters in fish ponds of the Dombes agro-ecosystem, France. *Hydrological Sciences Journal* 58, 1–18. doi:10.1080/02626667.2013.780656
- Wezel, A., Robin, J., Guerin, M., Arthaud, F., Vallod, D., 2013b. Management effects on water quality, sediments and fish production in extensive fish ponds in the Dombes region, France. *Limnologica* 43, 210–218. doi:10.1016/j.limno.2012.11.003
- Wezel, A., Oertli, B., Rosset, V., Arthaud, F., Leroy, B., Smith, R., Angélibert, S., Bornette, G., Vallod, D., Robin, J., 2014. Biodiversity patterns of nutrient-rich fish ponds and implications for conservation. *Limnology* 15, 213–223. doi:10.1007/s10201-013-0419-7
- White, J., Irvine, K., 2003. The use of littoral mesohabitats and their macroinvertebrate assemblages in the ecological assessment of lakes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13, 331–351. doi:10.1002/aqc.586
- Williams, P., Whitfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolat, P., Sear, D., 2003. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation* 115, 329–341. doi:10.1016/s0006-3207(03)00153-8
- Wittwer, T., Sahlén, G., Suhling, F., 2010. Does one community shape the other? Dragonflies and fish in Swedish lakes. *Insect Conservation and Diversity* 3, 124–133. doi:10.1111/j.1752-4598.2010.00083.x
- Witzig, J.F., Huner, J.V., Avault Jr., J.W., 1986. Predation by dragonfly Naiads *Anax junius* on young crawfish *Procambarus clarkii*. *Journal of the World Aquaculture Society* 17, 58–63.
- Wohlfahrt, B., Mikolajewski, D.J., Joop, G., Suhling, F., 2006. Are behavioural traits in prey sensitive to the risk imposed by predatory fish? *Freshwater Biology* 51, 76–84. doi:10.1111/j.1365-2427.2005.01475.x
- Wohlfarth, G.W., Schroeder, G.L., 1979. Use of manure in fish farming - A review. *Agricultural Wastes* 1, 279–299.
- Yang, L., Lei K., Meng W., Fu G., and Yan W., 2013. Temporal and spatial changes in nutrients and chlorophyll- α in a shallow lake, lake Chaohu, China: an 11-year investigation. *Journal of Environmental Sciences* 25, 1117–23. doi:10.1016/S1001-0742(12)60171-5.
- Yu, Q., Wang, H.-Z., Li, Y., Shao, J.-C., Liang, X.-M., Jeppesen, E., Wang, H.-J., 2015. Effects of high nitrogen concentrations on the growth of submersed macrophytes at moderate phosphorus concentrations. *Water Research* 83, 385–395. doi:10.1016/j.watres.2015.06.053
- Zeileis, A., Leisch, F., Hornik, K., Kleiber, C., 2002. Strucchange: an R package for testing for structural change in linear regression models. *Journal of Statistical Software* 7, 1–38.

Zhu, Y., Yang, Y., Wan, J., Hua, D., Mathias, J.A., 1990. The effect of manure application rate and frequency upon fish yield in integrated fish farm ponds. *Aquaculture* 91, 233–251.

Annexes

Annexe A. Informations diverses concernant ce travail de thèse.

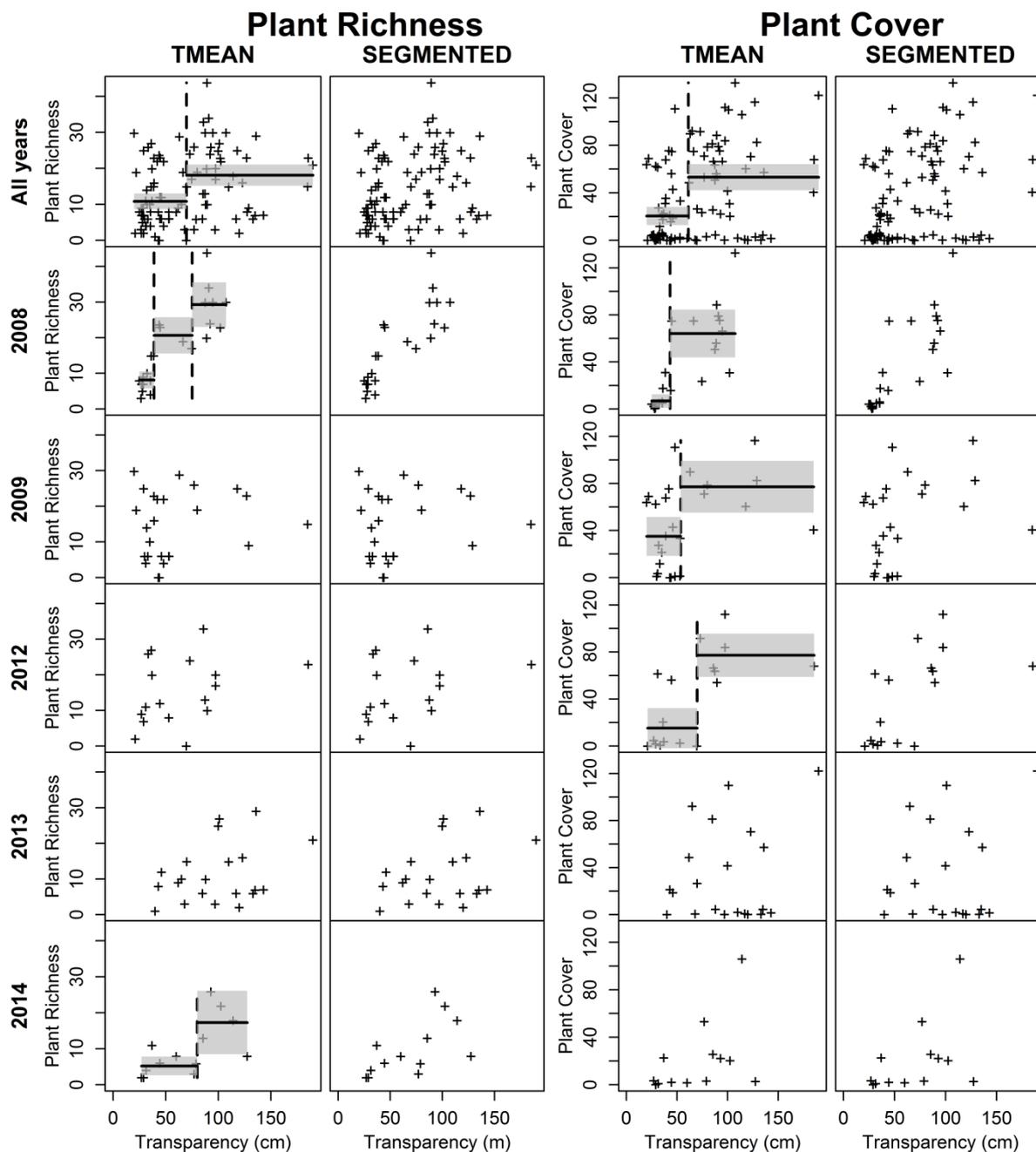
Travaux réalisés au sein de cette thèse

L'acquisition des données a été réalisée depuis 2007 dans les étangs de la Dombes, et depuis 2011 dans les étangs du Forez par l'ISARA-Lyon. Dès lors que j'ai commencé mon travail de thèse en avril 2013, j'ai participé aux deux campagnes d'échantillonnage chaque année, ainsi qu'aux analyses au laboratoire. Cependant, le plus gros du travail de cette thèse a été l'analyse de données. J'ai également pu donner des cours de statistique durant les deux premières années au sein de l'ISARA-Lyon pour un équivalent approximativement de 50 heures face aux élèves de troisième année.

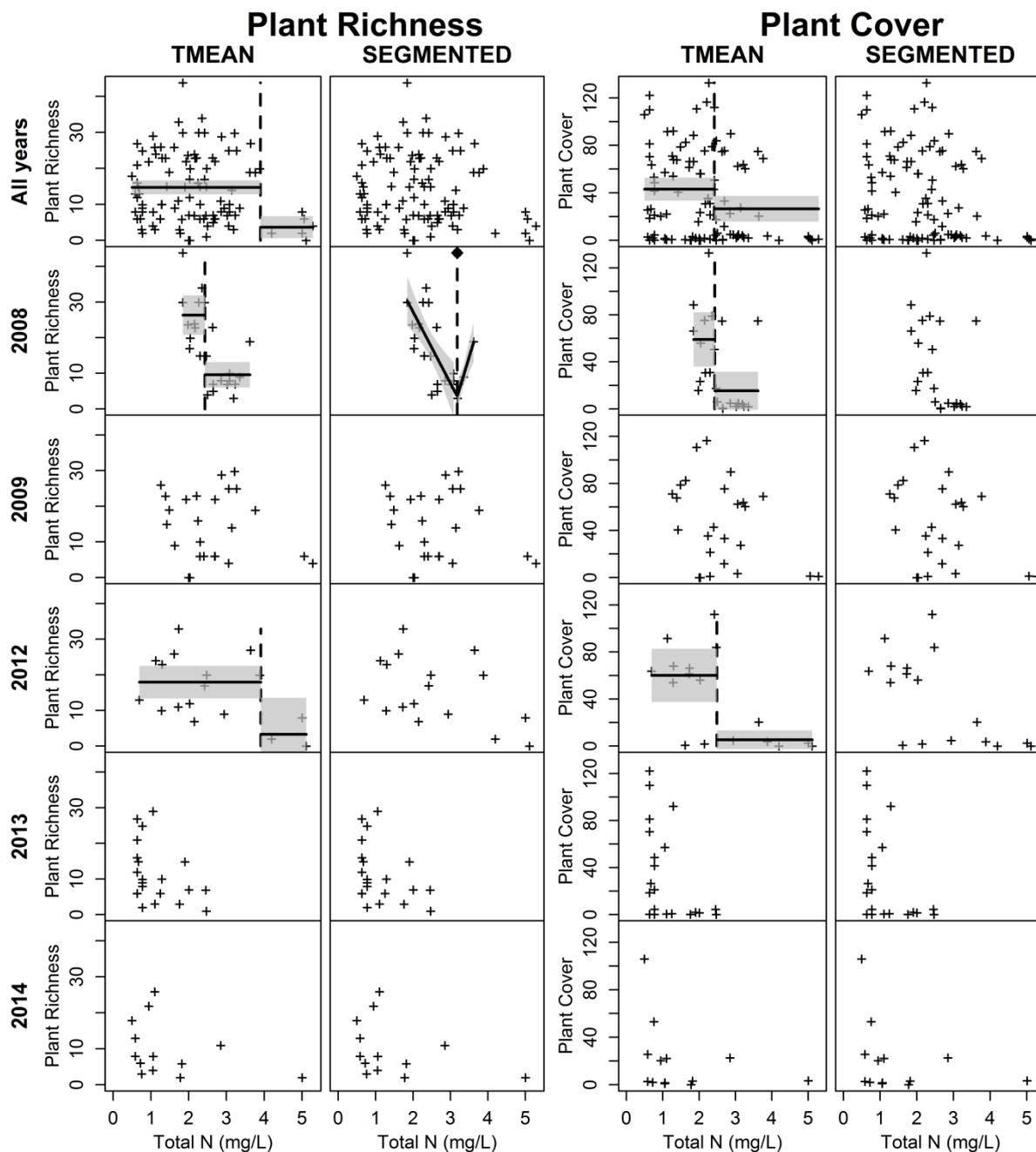
Présentations diverses

Cette thèse a été financée par le projet européen TIPPINGPOND. Durant ces trois années de thèse (de 2013 à 2016), j'ai eu l'occasion de présenter l'avancement de mes travaux aux collaborateurs de ce projet. J'ai en effet durant ces trois années, présenté mes travaux de thèse à Uppsala (Suède), à Wilhemshaven (Allemagne), à Berlin (Allemagne) et à Leuven (Belgique). D'autre part, j'ai également présenté mes travaux de thèse durant le 9^{ème} « Symposium for European Freshwater Sciences » de Genève, qui a eu lieu du 5 au 10 juillet 2015.

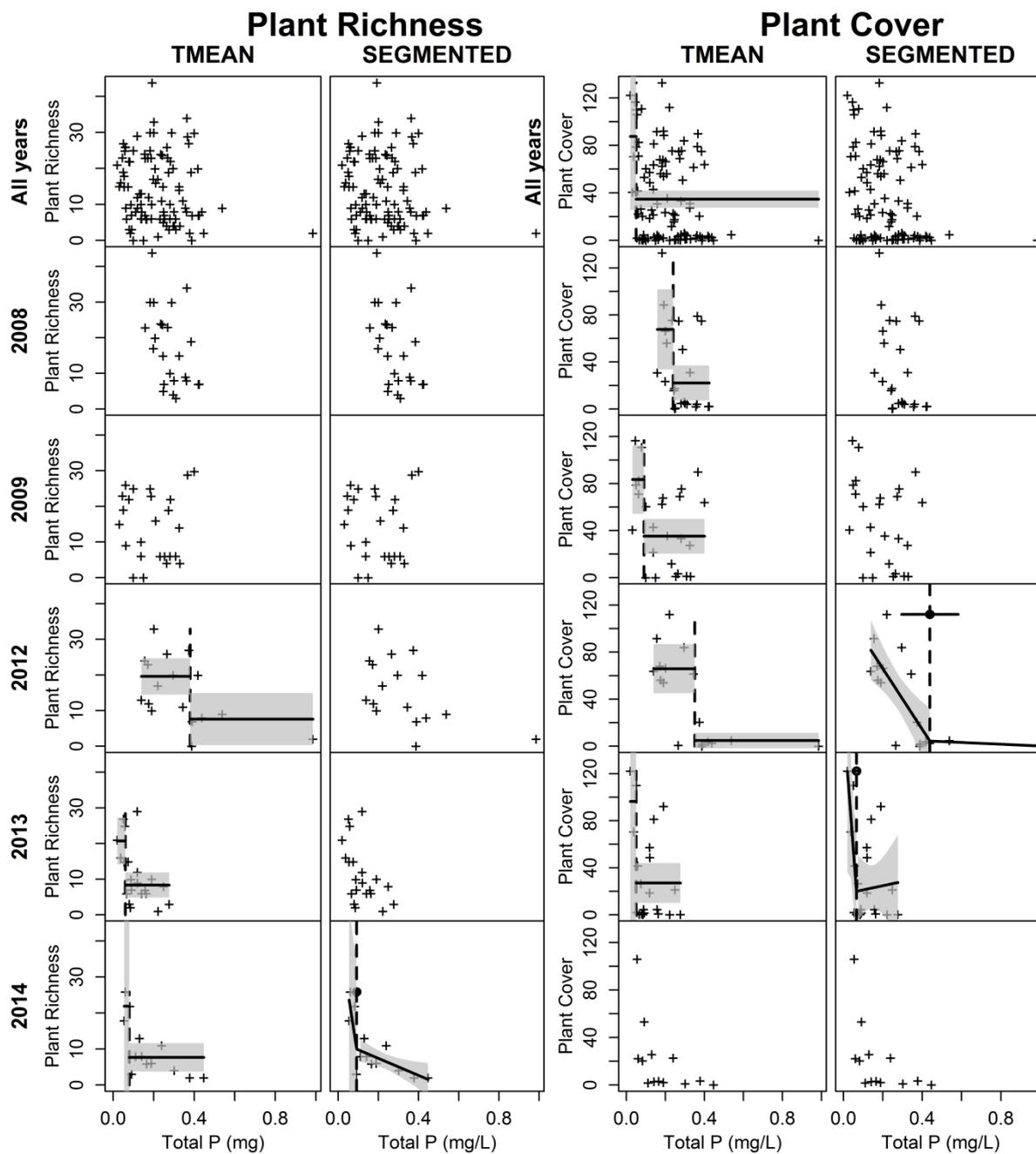
Annex B. Tipping point analyses between aquatic plant richness (left side) and aquatic plant cover (right side) for water transparency (cm) in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to different study years and the two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED).



Annex C. Tipping point analyses between aquatic plant richness (left side) and aquatic plant cover (right side) for total nitrogen (mg/L) in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to different study years and the two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED).



Annex D. Tipping point analyses between aquatic plant richness (left side) and aquatic plant cover (right side) for total phosphorous (mg/L) in fish ponds in the Dombes study area, France, in relation to different study years and the two statistical methods applied (TMEAN and SEGMENTED).



Titre : Les points de basculement dans les étangs piscicoles : relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité

Mots clés : Changement de régime ; Espèce indicatrice ; Eutrophisation ; Indices de diversité ; Gestion des étangs ; Lac peu profond ; Macro-invertébrés ; Odonates ; Phytoplancton ; Plantes aquatiques.

Résumé :

Les étangs piscicoles sont des milieux souvent enrichis en nutriments dans le but d'accroître la productivité globale du système afin d'augmenter la biomasse de poisson. De fortes concentrations en nutriments peuvent entraîner une eutrophisation de l'étang conduisant à une perte de la biodiversité de l'étang et à une dominance du phytoplancton. Ce changement peut être caractérisé par un seuil critique, appelé point de basculement, où un changement significatif de la richesse en espèces et/ou de l'abondance survient dans plusieurs groupes taxonomiques. Les points de basculement ont été déterminés dans les étangs de la Dombes et du Forez. (1) Dans un premier temps, les points de basculement ont été déterminés dans différents groupes taxonomiques grâce à trois méthodes statistiques différentes en utilisant cinq indices de diversité, ceci afin d'évaluer les meilleures méthodes d'analyses. (2) Dans un deuxième temps, les changements pluriannuels des points de basculement ont été évalués en relation avec les concentrations en nutriments, les plantes aquatiques et les conditions météorologiques. (3) Par la suite, les points de basculements chez les Odonates ont été déterminés en relation avec des gradients d'eutrophisation du système, la richesse des plantes aquatiques et le recouvrement végétal, et la production piscicole. (4) Pour finir, le rôle des différentes pratiques piscicoles dans les étangs comme la fertilisation, l'addition de nourriture artificielle, le chaulage, et la mise en assec des étangs, a été étudié en relation avec la production piscicole, la diversité en espèces des plantes aquatiques, et l'eutrophisation du système.

Nos résultats ont montré une importante variation des points de basculement suivant les différentes méthodes statistiques et les indices de diversité utilisés. Pour tous les groupes taxonomiques, les plantes aquatiques se sont révélées être les plus influencées par l'eutrophisation dans les étangs piscicoles. Les points de basculement ont montré une importante diminution de la diversité en espèces des plantes aquatiques et du recouvrement végétal, liés aux concentrations en nutriments qui dirige la compétition entre les producteurs primaires, à savoir le phytoplancton et les plantes aquatiques. Les points de basculement sont donc liés directement aux deux équilibres stables de dominance des plantes aquatiques ou du phytoplancton. Toutefois, les points de basculements peuvent varier significativement suivant les années, principalement due aux conditions météorologiques qui surviennent au printemps. De plus, la diversité en espèces et l'abondance des Odonates ont montré être négativement influencés par une trop forte eutrophisation du système.

Les points de basculement sont très importants pour les gestionnaires des étangs qui pourront ainsi gérer leurs étangs de manière à garder un milieu équilibré et ainsi apporter le moins d'intrants possibles. Nos résultats ont ainsi montré qu'une mise en assec est la pratique permettant d'optimiser au mieux le système : productivité piscicole élevée, richesse des plantes aquatiques élevée et faible concentration de chlorophylle α . Ainsi, pour atteindre un bon état écologique de l'étang, une mise en assec des étangs doit s'effectuer toutes les quatre à cinq ans.

Par conséquent, il est ainsi possible de prédire grâce aux points de basculement, le moment où l'état d'équilibre de l'étang va basculer vers une dominance phytoplanctonique. Des points de basculement ont ainsi été déterminés dans le but de maintenir une forte diversité de plantes aquatiques et un fort recouvrement végétal, pour préserver une forte biodiversité des étangs et une bonne productivité piscicole.