



Étangs piscicoles et services écosystémiques : Relations entre pratiques de gestion, maintien de la biodiversité et stockage de carbone

Léo Girard

► To cite this version:

Léo Girard. Étangs piscicoles et services écosystémiques : Relations entre pratiques de gestion, maintien de la biodiversité et stockage de carbone. Sciences agricoles. AgroParisTech, 2024. Français. NNT : 2024AGPT0008 . tel-04807484

HAL Id: tel-04807484

<https://pastel.hal.science/tel-04807484v1>

Submitted on 27 Nov 2024

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.

THESE DE DOCTORAT

pour obtenir le grade de

Docteur d'AgroParisTech

Spécialité : Agro-écologie

École doctorale n° 581

Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé (ABIES)

par

Léo GIRARD

Étangs piscicoles et services écosystémiques :

**Relations entre pratiques de gestion, maintien de la
biodiversité et stockage de carbone**

Directeur de thèse : Joël ROBIN

Co-directeur de thèse : Alexander WEZEL

Thèse présentée et soutenue à Lyon, le 13 novembre 2024

Membres du jury avec voix délibérative

Sara PUIJALON, Directrice de recherche, CNRS (Université Lyon 1)
Marielle THOMAS, Maîtresse de conférences (HDR), Université de Lorraine
Pauline BUYASSE, Ingénieure de recherche, INRAE (centre Bretagne-Normandie)
Pascal BARTOUT, Professeur des universités, Université d'Orléans

Présidente & Rapporteur
Rapporteur & Examinatrice
Examinatrice
Examineur

*« ‘agroecology’ [...] a scientific discipline, agricultural practice, or political or social movement
[...] to solve actual challenges of agricultural production »*

in Agroecology as a science, a movement and a practice, Wezel et al., 2019.

*« l’activité de pisciculture sera développée dans le respect des milieux aquatiques [...].
Des travaux seront menés pour améliorer le développement de la filière d’élevage extensif d’étangs
en valorisant les bénéfices de cette activité pour le maintien des milieux humides. [...] revaloriser des territoires [...] grâce à des productions locales de haute qualité »*

4^e Plan National Milieux Humides (2022-2026), Ministère de la Transition Écologique.

***Pour la Recherche,
À la Dombes,***

Avant-propos

Ce projet de thèse a été mené à l'ISARA dans l'unité de recherche Agroécologie et Environnement (AGE) entre novembre 2021 et octobre 2024, sous la direction de Joël ROBIN et d'Alexander WEZEL. Il a été financé par le projet européen H2020 PONDERFUL.

De ce travail sont issues plusieurs valorisations :

Communications orales en colloques nationaux et internationaux

Girard L., et al., (2023). *Biodiversity conservation and fish production in ponds: a contradiction?* In: Symposium for European Freshwater Sciences (SEFS 13), 18-22th June 2023, Newcastle, UK.

Girard L., et al., (2024). *Les étangs piscicoles : puits ou sources de carbone ? Rôle des producteurs primaires et des pratiques de gestion.* Journées de la Recherche Filière Piscicole (JRFP), 02 et 03 juillet 2024, Rennes, France.

Girard L., et al., (2024). *Drying-out fish ponds as a key agro-ecological practice to promote ecosystem services?* In: AQUA 2024 (World Aquaculture Society – European Aquaculture Society), 26-30th August 2024, Copenhagen, Denmark.

Girard L., et al., (2024). *Drying-out as a key management practice for fish ponds, to promote primary producers and macrophytes species richness?* In: International Pond Conference (PONDERFUL and EPCN), 12-13th November 2024, Online.

Communications écrites sous forme de poster

Martín L., et al., (2024). *Litter decomposition in ponds across a large latitudinal gradient.* In: XXII Congreso de la Asociacion Iberica de Limnologica (AIL), 23-28th June 2024, Vigo, Spain.

Girard L., et al., (2024). *Diversity and structure of macrophyte communities in two different fish pond systems: Dombes (France) and Midden-Limburg (Belgium).* In: International Congress in Ecology and Evolution (SFE²), 21-25th October 2024, Lyon, France.

Publications scientifiques dans des revues internationales à comité de lecture

Girard L, et al., (2024). Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation. Open Research Europe. <https://doi.org/10.12688/openreseurope.16363.2>

Girard L, et al., (2024). Land sharing versus land sparing approaches in fish pond systems: fish stock management as a driver of a nested community structure of macrophytes. Submitted to Freshwater Biology.

Girard L, et al., (2024). The balance of carbon emissions versus burial in fish ponds: the role of primary producers and management practices. Aquaculture Reports. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.102456>

Remerciements

Ce manuscrit de thèse tente de présenter les résultats, les discussions et les conclusions tirées de ces trois années de doctorat. Bien que portant ma signature, ce travail est néanmoins le fruit d'une recherche qui se veut collective. Ce document marque la fin d'un parcours de formation académique individuel mais derrière chaque mot, chaque analyse, se cachent des contributions, soutiens et collaborations essentiels. Chaque discussion, chaque échange d'idées, chaque encouragement a contribué à façonner cette recherche. Les quelques lignes qui suivent sont là pour essayer de remercier à leur juste valeur ces personnes qui ont œuvré à la réussite de ce parcours et de ce travail.

À Joël ROBIN et Alexander WEZEL tout d'abord, qui m'ont fait confiance en me proposant cette aventure de thèse. Pour leur encadrement sans faille, le partage de leur savoir et de leurs connaissances mais également pour tous les précieux conseils.

À tous les membres de l'équipe « Aqua ». Mathieu, Dominique, qui au même titre que Joël, ont eu un impact positif fort et significatif sur la construction de mon parcours depuis mes premiers pas à l'ISARA en 2016. Soraya, dans un premier temps pour ton encadrement au cours de mon stage de fin d'études Ingénieur, puis pour tous tes conseils, ton aide et ta rigueur (on ne l'est jamais trop) dans le cadre de la thèse. Sylvie, pour toutes ces heures passées ensemble au laboratoire, pour ton partage sur toutes ces méthodes d'analyses indispensables à l'acquisition de données précieuses. Vincent, pour ton aide inestimable sur de nombreuses méthodes statistiques, qui nous font parfois perdre quelques cheveux...Thomas, pour les terrains réalisés ensemble, et notamment les tous premiers en 2021 où j'ai découvert les méthodes d'échantillonnage et de mesure *in-situ*, pour les anecdotes sur de nombreux étangs dombistes, (foréziens et isérois), pour les repères visuels à chaque intersection histoire de ne pas se perdre, mais surtout pour ton humour légendaire !

À Benoit, Anthony (souvenir d'un bateau qui dérive avec le vent...), Jacques-Aristide, Adeline, Marie, Cyprien, Charles, Pauline, Justin, Solène, Juliette et Erwann pour les heures sur le terrain, les conseils et pour toutes les discussions et échanges passionnants que nous avons pu avoir.

D'une manière générale, à tous les collègues que j'ai côtoyés à l'ISARA et qui ont fortement contribué à faire de ces années des moments plaisants. Et une mention spéciale pour Mathieu, qui a eu le courage (sans vraiment le choix) de me supporter pendant trois ans comme colocataire du bureau C316.

À mon comité de thèse : Joël AUBIN, Beat OERTLI, Bjoern WISSEL et Sébastien SAINT-JEAN d'ABIES, pour tous vos précieux conseils, remarques et accompagnement, notamment pendant les différents comités de suivi.

Aux membres de mon jury de thèse qui ont accepté d'évaluer ce travail : Marielle THOMAS, Sara PUIJALON, Pauline BUYSSE et Pascal BARTOUT.

Aux partenaires du projet européen PONDERFUL. À toutes les personnes que j'ai rencontrées dans le cadre de différents projets, colloques, déplacements, réunions...

À tous les pisciculteurs, agriculteurs, gestionnaires et acteurs divers de la Dombes (sans oublier le Forez et l'Isère), sans qui nos travaux de recherche seraient impossibles. Pour le partage de toutes vos connaissances sur la pisciculture extensive en étangs, et pour ces pêches partagées ensemble. Je ne suis pas devenu pisciculteur en trois ans et je ne serai certainement jamais aussi bon que vous techniquement mais je fais au moins au mieux pour savoir de quoi je parle.

À mes amis. À Thibaut : à toutes ces heures passées au bord de l'eau, à la pêche ou encore autour des carpes koïs. Histoire de varier...

—

Et les dernières lignes vont pour les personnes qui me sont chères :

Camille, pour ton soutien sans faille au quotidien. Pour me rappeler, souvent, qu'il n'y a pas que la thèse, la recherche et la Dombes dans la vie et qu'il est essentiel de savoir déconnecter. Pour l'équilibre que tu me permets d'avoir.

Enfin à ma famille, à mes grands-mères, à ma sœur. À mes parents, pour l'éducation que vous m'avez donnée, ce goût pour la nature et pour le vivant, cette curiosité, cette rigueur, cette ouverture d'esprit, et cette gentillesse. Mais aussi pour m'avoir emmené au bord de l'eau depuis mes premières années. Pour votre présence à mes côtés chaque jour de ma vie.

Merci infiniment ! Sans vous ce travail n'aurait certainement jamais vu le jour.

Table des matières

Chapitre 1. Contexte, paysages d'étangs et systèmes piscicoles, problématique	1
1. Les paysages d'étangs en Europe	2
Description et origines	2
Évolution récente dans un contexte de changement climatique	5
Services écosystémiques	6
2. Les étangs piscicoles	9
3. Réseau trophique et fonctionnement écologique	12
Sédiments et nutriments	12
Producteurs primaires	17
Zooplancton	27
Macro-invertébrés	29
Poissons	30
4. Cycle du carbone dans les étangs	33
5. Pratiques de gestion piscicole	37
Empoisonnage	37
Fertilisation	39
Chaulage	40
Alimentation	41
L'assec	43
6. Agroécologie en pisciculture extensive en étang	46
7. Problématiques et structure des chapitres	50
Chapitre 2. Matériels et Méthodes	53
1. Sites d'études	54
Les étangs piscicoles de la Dombes (France)	54
Les étangs piscicoles du Midden-Limburg (Belgique)	57
2. Les paramètres physico-chimiques	58
L'échantillonnage des sédiments	58
L'échantillonnage de l'eau	59
3. Diversité et abondance	61
Macrophytes	61
Phytoplancton	62
Macro-invertébrés	62
4. Sédimentation	64

5. Émissions de gaz à effet de serre	65
Pendant l'évolage	65
Pendant l'assec	68
6. Registres des données de gestion piscicole	71
Chapitre 3. Concilier les services d'approvisionnement et de support	73
1. Préambule général	74
2. Questions de Recherche et hypothèses	75
3. Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation	77
Abstract	77
Introduction	78
Methods	80
Results	85
Discussion	93
Conclusions	99
Data availability	100
Acknowledgments	100
References	100
4. Land sharing versus land sparing approaches in fish pond systems: fish stock management as a driver of a nested community structure of macrophytes	105
Abstract	105
Graphical abstract	107
Introduction	108
Material and methods	111
Results	116
Discussion	123
Acknowledgments	129
Author Contributions	129
References	129
5. Réponses aux hypothèses formulées	137
Chapitre 4. Étangs piscicoles, pratiques de gestion et services de régulation	139
1. Préambule général	140
2. Questions de Recherche et hypothèses	141
3. The balance of carbon emissions versus burial in fish ponds: the role of primary producers and management practices	143
Abstract	143
Introduction	145
Material and methods	148
Results	156

Discussion	165
Acknowledgment.....	171
References	171
4. Réponses aux hypothèses formulées.....	179
Chapitre 5. Discussion générale et perspectives	181
1. Acquis, limites et perspectives de gestion	182
Stockage de carbone par les étangs piscicoles.....	182
L'assec comme pratique agroécologique majeure ?.....	191
Production piscicole et biodiversité	200
2. Fronts de Recherche et perspectives scientifiques.....	208
Suivis sur le temps long et suivis fins à haute fréquence	208
Trajectoires saisonnières des étangs piscicoles	210
Empoisonnage et polyculture	212
Perspectives sur les bilans carbone.....	214
D'autres services rendus par les étangs piscicoles ?	216
Chapitre 6. Conclusion	217
Bibliographie.....	221
Annexes	245
1. Registre d'étang piscicole en Dombes.....	246
2. Exemples de trajectoires/évolutions saisonnières d'étangs piscicoles (2020/2022).....	248

Toutes les photographies illustrant ce travail sont, sauf mention contraire, d'origine personnelle.

Figures

Figure 1 : Paysage d'étangs, utilisés pour la pisciculture, les activités récréatives et la préservation de la biodiversité, dans le Midden-Limburg en Belgique.	4
Figure 2 : Zones d'étangs piscicoles principales en Europe (d'après Aubin et al., 2017).	10
Figure 3 : Cycle et processus du phosphore dans un étang (adapté d'après Scheffer et al., 2004 et Oertli et Frossard, 2013).	13
Figure 4 : Cycle et processus de l'azote dans un étang (adapté d'après Scheffer et al., 2004 et Oertli et Frossard, 2013).	16
Figure 5 : Fort développement du phytoplancton avec une efflorescence de cyanobactéries (bloom) en période estivale à la surface d'un étang piscicole.	20
Figure 6 : Bordure de macrophytes composée de renouées amphibies (<i>Persicaria amphibia</i>) dans un étang piscicole.	23
Figure 7 : Boucles de rétroaction et interactions entre les producteurs primaires et d'autres éléments du milieu aquatique (adapté d'après Scheffer and Carpenter, 2003).	26
Figure 8 : Illustration de différentes espèces de poissons pouvant vivre en étang. Dans le sens de la lecture : perche commune, gardons, rotengles, pseudorasboras (photographie 1), carpe miroir (2), brochet (3), et carassins (4).	32
Figure 9 : Processus de sédimentation et d'émissions de gaz à effet de serre dans les étangs.	35
Figure 10 : Diversité d'espèces piscicoles (perches communes et soleils, gardons, rotengles, pseudorasboras).	38
Figure 11 : Système flottant et autonome (alimentation photovoltaïque) pour la distribution d'aliments en étang.	42
Figure 12 : Cycle de production en pisciculture extensive et positionnement des pratiques (adapté d'après Banas et al., 2001).	45
Figure 13 : Évolution du niveau d'eau d'un étang piscicole en fonction des années (A) et des phases du cycle de production (adapté d'après une présentation de Joël Robin).	45
Figure 14 : Les cinq principes d'un système piscicole agroécologique, leurs relations et les concepts à leurs interfaces (selon Aubin et al., 2017).	47
Figure 15 : Liens entre les principes et les pratiques agroécologiques appliquées en pisciculture extensive en étang. Les lignes pleines représentent des liens directs et les lignes en pointillés des liens indirects. Les pratiques majeures sont en gras (selon Aubin et al., 2017).	48
Figure 16 : Exemple des liens existants entre la pratique de l'assec et les principes agroécologiques définis par Aubin et al. (2017).	49
Figure 17 : Exemples d'étangs piscicoles dombistes et de leur système de vidange (le thou).	55
Figure 18 : Schéma du protocole d'échantillonnage des macrophytes (selon Arthaud et al., 2013). Chaque carré représente un cadrat, positionnement des trois transects centraux et sens de circulation de l'eau dans l'étang (flèches noires).	61
Figure 19 : Piège à sédiments (mesure de la sédimentation) au moment du prélèvement après trois mois dans l'étang.	64
Figure 20 : Dispositif de chambre flottante utilisé sur les étangs pour capter les bulles de méthane remontant depuis les sédiments (ébullition).	67

Figure 21 : Schéma de synthèse de la méthodologie utilisée pour suivre la sédimentation et les émissions de gaz à effet de serre (diffusion et ébullition) dans les étangs piscicoles de la Dombes. ..	68
Figure 22 : Dispositif utilisé pour mesurer les émissions de CO ₂ et de CH ₄ durant la phase d’assec des étangs.	70
Figure 23: Variation of different parameters monitored in fish ponds of the Dombes area, France, according to the years after being drying out for one year.	89
Figure 24: Correlation between macrophyte richness and cover. The solid line represents the linear regression between the two variables ($R^2 = 0.732$, $p < 0.0001$) and the dashed line represents a smoothed non-parametric regression. The band around the curves represent the confident interval with a level of 0.95.	90
Figure 25: Percentage of cyanobacteria in phytoplankton as a function of years after drying out. .	90
Figure 26: Correlation between the percentage of cyanobacteria and CHL concentration. The solid line represents the linear regression between the two variables ($R^2 = 0.47$, $p < 0.0001$) and the dashed line represents a smoothed non-parametric regression. The band around the curves represent the confident interval with a level of 0.95.	91
Figure 27: Positioning of classes and variables on the factorial map. The points correspond to the individuals, i.e. the fish ponds, the arrows and their length to the correlation of the variables with the first two dimensions of the PCA, the ellipses represent a graphical summary of the scatterplots corresponding to each pond class. The center of the ellipse is the center of gravity.	92
Figure 28: Conceptual model of the three stages identified in the temporal changes of a fish pond in Dombes area, France. The x-axis represents primary productivity (algae and macrophytes) and the y-axis represents fish productivity. Year 2 (Y2) is the one with the best balance in a fish production objective. The percentage of mineral nitrogen is in water.	96
Figure 29: Local macrophyte taxon richness for the different fish stock management types in both regions. NF = No Fish, JF = Juvenile Fish Farming, EF1 = Extensive Fish Farming 1, EF2 = Extensive Fish Farming 2, IF = Intensive Fish Farming. The lower and upper limits of the boxes correspond to the 1st and 3rd quartiles. Values outside the lines are considered as outliers. Fish stock management types that do not share characters are significantly different from each other (Dunn post-hoc test, $p < 0.05$). Management types from Dombes and Midden-Limburg are shown in blue and red boxes respectively. Values next to the boxplots, corresponding to the full line are medians for each fish stock management type.....	117
Figure 30: PCoA ordination plot of overall beta diversity (A) and its components of turnover (B) and nestedness (C) with the individual ponds depicted in different symbols and colours based on the region where they are located (red points for Midden-Limburg and blue triangles for Dombes). Each fish stock management type is represented by a different colour. The polygon limits of each type are defined by taking the extreme ponds. Percentages correspond to the part of variation explained by axes 1 and 2.	120
Figure 31: Incidence plot and comparison of rank scores for ponds (A and B) from the Midden-Limburg and (C and D) from the Dombes region. The nestedness metric is based on overlap and decreasing fill (Almeida-Neto et al., 2008). Each row represents a pond and each column a macrophyte taxon. The grey bars thus indicate that a given macrophytes taxa was sampled in a given pond, whilst a blank bar indicates that the taxa was not found in a pond. The boxplots in plots B and D allow comparison of the rank score of each pond according to fish stock management types. Fish stock management types that do not share characters within panels B and D are significantly different from each other (Dunn post-hoc test, $p < 0.05$).	122
Figure 32: Map of fishponds monitored for sedimentation and greenhouse gas emissions in 2022 and 2023, Dombes region, France.	149

Figure 33: Synthesis of sedimentation (green), emissions (diffusion and ebullition in red) and carbon balance (grey) for each pond monitored. Sedimentation, emissions and carbon balance are expressed in ton of CO ₂ equivalent per hectare over 6 months. Ponds are classified according to their carbon balance: on the left are sources, emitting carbon into the atmosphere, and on the right are sinks, storing carbon. For emissions the indicated values correspond to the sum of the two types of fluxes (diffusion and ebullition).	157
Figure 34: Different types of emissions (CO₂, CH₄ and N₂O diffusion and CH₄ ebullition) measured on each pond over three seasons (spring, summer and autumn). Values are expressed in mg of C or N per m ² per day. Groups not sharing a letter have a significantly different mean (pairwise comparisons).	158
Figure 35: PCAiv results on the first two dimensions. Each circle represents a fish pond, the size is proportional to the absolute value of the carbon balance, in red the sources ponds and in green the sinks ponds. The balance and its components are shown in black. Explanatory variables are shown in blue: macrophytes cover (%), chlorophyll a and cyanobacteria concentration (µg.l ⁻¹), as well as time since last dry-up and type of fertilization applied.....	162
Figure 36: Presentation of the Structural Equation Model selected by BIC scores. The main components of the carbon balance (sedimentation, CO ₂ diffusion and CH ₄ ebullition) are explained by the two primary producers (macrophytes and phytoplankton, with a direct link or via cyanobacteria), themselves driven by fish farming management practices (fertilisation and years since last dry-out). A red arrow indicates a negative effect of one variable on the other, a green arrow a positive effect. The thickness of the arrow reflects the level of the effect (coefficient).....	164
Figure 37 : Synthèse des valeurs moyennes estimées pour les émissions (diffusion et ébullition), pour la sédimentation et les balances carbone de 20 étangs piscicoles de la Dombes suivis en 2022.	186
Figure 38 : Variabilité du pH mesuré dans les sédiments sur 20 étangs piscicoles de la Dombes en 2022.	209
Figure 39 : Illustration de la notion de trajectoire saisonnière d'un étang piscicole, basée sur une analyse multivariée.	211
Figure 40 : Schéma général et synthétique reprenant les acquis principaux de cette thèse. Étangs piscicoles et services écosystémiques : relations entre pratiques de gestion, biodiversité et stockage de carbone.....	220

Tableaux

Tableau 1 : Pluviométrie (exprimée en mm) annuelle et sur la période de remplissage des étangs (de décembre à mars), mesurée entre 2020 et 2024 sur une station météorologique située à Condeissiat (Dombes, Ain)..... 198

Table 1: **An overview of the number of fish ponds for each year class** (Y1 correspond to the first year after drying) **and the different parameters that have been assessed.** 81

Table 2: **The median, minimum and maximum values for the parameters studied.** 85

Table 3: **Description of the studied ponds as categorized in five different fish stock management types** with the number of ponds sampled within each category, the average surface area (ha) and the fish biomass harvested (kg/ha/year) at the end of the growth season (NF (ML) = No Fish, JF (ML) = Juvenile Fish Farming, EF1 (D) = Extensive Fish Farming 1, EF2 (D) = Extensive Fish Farming 2, IF (ML) = Intensive Fish Farming). 112

Table 4: **Number of macrophyte taxa and TN/TP concentrations in the set of ponds from each fish stock management type** (NF (ML) = No Fish, JF (ML) = Juvenile Fish Farming, EF1 (D) = Extensive Fish Farming 1, EF2 (D) = Extensive Fish Farming 2, IF (ML) = Intensive Fish Farming). The percentage present the fraction of species present in this group out of the total number of species in the respective study region..... 116

Table 5: **Description of fish pond monitored** with their surface area (ha), the years after the last dry-out, net fish yields (kg/ha/year), fertilisation managements, macrophyte cover (%), median concentration of chlorophyll a ($\mu\text{g.l}^{-1}$) and median concentration of cyanobacteria ($\mu\text{g.l}^{-1}$)..... 149

Table 6: **Carbon balances according to the different years of production and the dry year.** Average 6-year production cycle: 5 years of water to produce fish, then one year of dry-out. Overall balances are based on average values for each year. Positive values correspond to carbon storage and negative ones to carbon emissions. 160

Table 7: **Comparison of Structural Equation Models (path analysis) according to AICc and BIC.** Models are ranked according to the BIC criterion. The principal components of the carbon balance (sedimentation, CO_2 diffusion and CH_4 ebullition) are explained according different causality cascades between management practices (year after drying-out, fertilization) and primary producers (macrophytes cover, chlorophyll a and cyanobacteria concentrations)..... 163

Chapitre 1. Contexte, paysages d'étangs et systèmes piscicoles, problématique



PECHE D'ETANG

1. Les paysages d'étangs en Europe

Description et origines

L'Europe, au même titre que la Terre dans son ensemble, est constituée de nombreux et divers milieux aquatiques. Cette eau douce continentale ne représente que 0,3% de l'eau présente sur notre planète (Oertli et Frossard, 2013). Ces milieux sont essentiels à la vie, et à ce titre également aux Hommes et à leurs activités. Il s'agit donc d'une ressource rare, qu'il est nécessaire de protéger.

Parmi cette diversité de milieux, les lacs et les étangs constituent seulement 3% de la surface terrestre (Downing *et al.*, 2006). Ils forment les milieux lentiques au contraire des milieux lotiques que sont les rivières et les fleuves. Ils sont caractérisés par leur absence de courant. Il s'agit donc d'eaux stagnantes. Les étangs vont quant à eux se différencier des lacs selon différents critères. Les lacs comprennent des zones aphotiques (où la lumière ne pénètre pas) et où aucune production primaire n'a lieu (Oertli et Frossard, 2013). Aucune plante aquatique ne peut se développer dans ces zones. Cette première différence est le critère le plus ancien pour caractériser un étang, avec des premières définitions apparues dès le XIX^{ème} siècle (Appendix 1 in Biggs *et al.*, 2005). Forel (1904) définissait un étang comme « une étendue d'eau à laquelle il manque la zone aphotique ». Le deuxième critère le plus utilisé est celui de la superficie de ces milieux. Pour Dugan (1992), les étangs font moins de 8 ha alors que pour Williams *et al.* (2004, 2010) ils font moins de 2 ha. Cette notion de taille est importante car 95% des milieux lentiques font moins de 10 ha (Downing, 2010 ; Verpoorter *et al.*, 2014). La profondeur est également utilisée. Oertli *et al.* (2000) définissait un étang comme une pièce d'eau dont la profondeur ne dépasse pas 8 mètres. Nous voyons déjà bien ici que de nombreuses définitions existent et qu'elles sont toutes basées sur des aspects arbitraires (Oertli et Frossard, 2013). Les critères utilisés sont généralement morphométriques ou fonctionnels (Oertli et Frossard, 2013). En anglais et dans la littérature c'est le terme « pond » qui est majoritairement utilisé. En français il regroupe à la fois les étangs et les mares. Oertli et Frossard (2013) définissent ces deux milieux 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. Sa superficie est généralement comprise entre 5 000 m² et 5 ha, mais peut parfois atteindre quelques dizaines d'hectares. » pour les étangs et les mares comme se distinguant « par sa superficie plus petite, comprise entre 1 m² et 5 000 m² ».

Plus récemment, de nombreux chercheurs ont travaillé sur toutes les définitions pouvant exister et sur différents paramètres qui permettent de distinguer les étangs des lacs et des zones humides (Richardson *et al.*, 2022). L'objectif était de donner une définition fonctionnelle de ces milieux qui pourrait servir à la fois à la science mais également aux gestionnaires et aux politiques (Richardson *et*

al., 2022). Ils ont défini les étangs comme : de petite taille (< 5ha), de faible profondeur (< 5m) et comme ayant moins de 30% de végétation émergée (Richardson *et al.*, 2022). Une définition unique et basée sur la science permet d'éviter les confusions et de mieux protéger ces milieux (Hill *et al.*, 2021 ; Richardson *et al.*, 2022). Le recensement de ces milieux donne des chiffres variables, allant de 547 millions de « ponds » à plus de 3 milliards sur Terre (Holgerson et Raymond, 2016).

Suite à la Directive Cadre sur l'Eau (2000), les étangs peuvent être considérés comme des petits plans d'eau, de moins de 50 hectares. Ces milieux sont souvent négligés dans les politiques (Hill *et al.*, 2018 ; Stankovic *et al.*, 2023) et la recherche, malgré un intérêt grandissant sur les dernières décennies (Biggs *et al.*, 2017). Pourtant, ils représentent entre 30 à 50% des eaux stagnantes sur Terre. Ils hébergent une grande diversité d'espèces (70% des espèces d'eau douce d'Europe sont présentes dans ces écosystèmes par exemple, dont des espèces rares, endémiques ou menacées ; Céréghino *et al.*, 2007) et jouent donc un rôle important dans la conservation de la biodiversité (Biggs *et al.*, 1994 ; Williams *et al.*, 2004 ; Oertli *et al.*, 2005; Céréghino *et al.*, 2007 ; Oertli et Frossard, 2013). Cette biodiversité hébergée dans les étangs peut être plus importante que dans d'autres milieux aquatiques (Williams *et al.*, 2004). A ce titre, les étangs et les mares forment des modèles originaux et intéressants pour l'écologie (De Meester *et al.*, 2005 ; Céréghino *et al.*, 2007). Ils composent une diversité d'habitats essentielle au sein des paysages, agissant comme des refuges de biodiversité (Davies *et al.*, 2008). Chaque étang possède son bassin versant propre et unique, engendrant d'un étang à l'autre de fortes variations dans les caractéristiques physico-chimiques (Williams *et al.*, 2004) et donc sur la biodiversité présente.

De plus, ils jouent un rôle essentiel dans la dynamique des éléments chimiques (Oertli et Frossard, 2013) et dans l'atténuation et l'adaptation au changement climatique (Lundy and Wade, 2011 ; Coutts *et al.*, 2012 ; Stewart *et al.*, 2017 ; Pereira Souza *et al.*, 2019 ; Vico *et al.*, 2020). Ces dernières passent à la fois par la capacité des étangs à stocker du carbone (Sun *et al.*, 2020) mais également par les microclimats qu'ils peuvent produire (Manteghi *et al.*, 2015). De la même manière, ils rendent de nombreux services écosystémiques (provision d'eau, gestion des inondations, récréation, production ; Hill *et al.*, 2021).

Les origines des étangs sont naturelles ou humaines (Oertli et Frossard, 2013) :

- **Origines naturelles.** Nous pouvons citer ici le retrait des glaciers, la dynamique des cours d'eau, les glissements de terrains, l'érosion ou encore le volcanisme. Tous ces éléments peuvent être à l'origine d'étangs ou de mares naturelles.

- **Origines anthropiques.** De nombreux étangs ou mares ont été créés par l'Homme en lien avec ses besoins et les usages. Les étangs peuvent être des réserves d'eau (protection contre les incendies, abreuvement des animaux d'élevage, irrigation), issus d'activités minières et d'extractions, d'activités militaires, pour la production de poissons ou pour les loisirs (pêche, chasse et baignade) ou encore pour l'aménagement du paysage et la création de réserves de biodiversité (Higgins *et al.*, 2019).

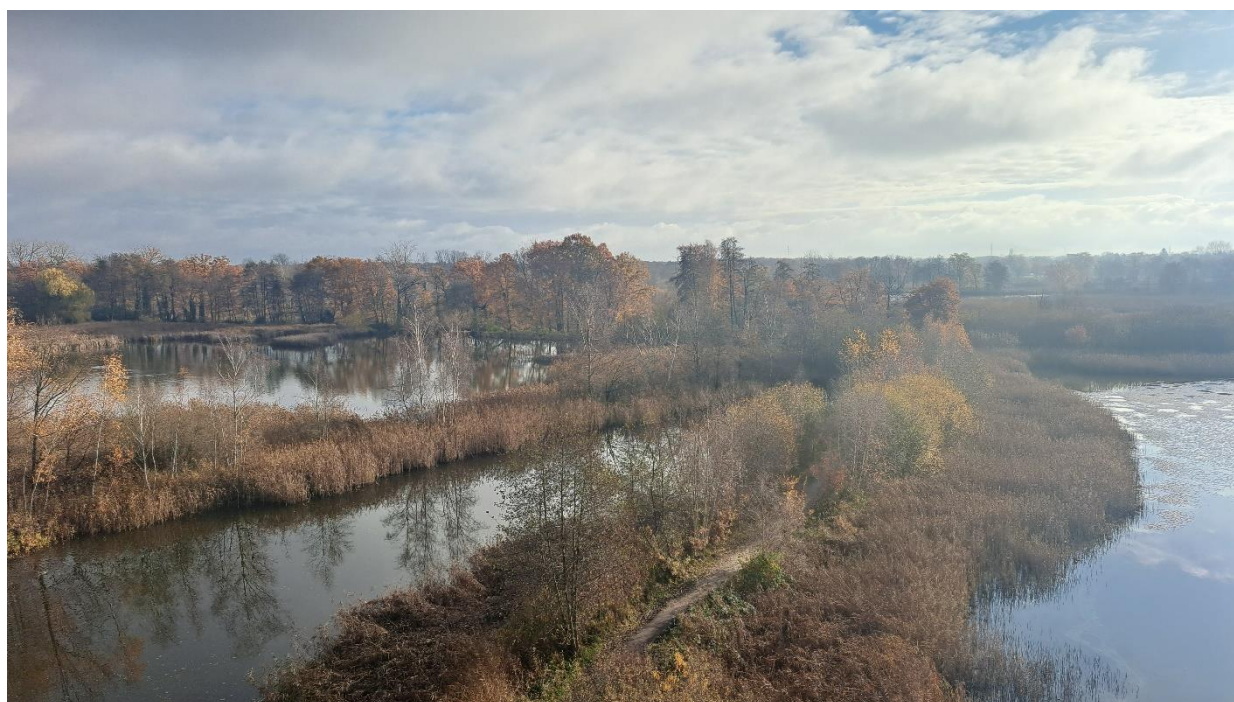


Figure 1 : Paysage d'étangs, utilisés pour la pisciculture, les activités récréatives et la préservation de la biodiversité, dans le Midden-Limburg en Belgique.

L'Europe présente toute cette diversité d'étangs. Les paysages d'étangs qui ont servi de cas d'étude dans le projet PONDERFUL reflètent cette diversité. Nous retrouvons des étangs naturels ou d'origine humaine, dans différentes zones bio-climatiques, dans des plaines alluviales de fleuves comme par exemple au Royaume Uni (Pinkhill Meadows complex, Oxford) ou encore en Suisse (Rhône genevois, Geneva), au sein de paysages agricoles (Fyn Islands au Danemark ; Schöneiche, proche de Berlin en Allemagne), proches des côtes méditerranéennes (La Pletera, Torroella de Montgrí en Espagne), en milieu urbain (paysage d'étangs du lac Mogan, à proximité d'Ankara en Turquie) ou encore des étangs piscicoles (la Dombes en France et le Midden-Limburg en Belgique ; Figure 1 ; voir également Les étangs piscicoles).

Même si les origines nous ont permis d'évoquer les différents usages pouvant être liés à ces milieux, il est néanmoins important de souligner que les usages actuels peuvent être différents de ceux à l'origine (Oertli et Frossard, 2013).

Évolution récente dans un contexte de changement climatique

De nombreuses menaces pèsent sur les étangs, leur biodiversité (Jantz *et al.*, 2015), leur résilience (Ryan *et al.*, 2014) et les services écosystémiques qu'ils rendent, accentuées par le contexte de changement climatique (Oertli et Frossard, 2013). Le constat est simple, sans équivoque et le même partout sur le globe, les étangs disparaissent. Au cours du siècle dernier, environ 50 à 90% de ces milieux ont disparu (European Pond Conservation Network, 2010 ; Indermuehle *et al.*, 2008). Les petits plans d'eau sont plus fortement touchés que les lacs (Oertli et Frossard, 2013). Les causes sont multiples : activités anthropiques (intensification de l'agriculture, urbanisation, fragmentation des habitats, pollutions) et effets du changement climatique (Hill *et al.*, 2021). Leur petite taille les rend encore plus sensibles aux effets des changements environnementaux.

Au cours du XX^{ème} siècle, de nombreuses zones humides et paysages d'étangs ont été drainés puis remplacés par des zones artificialisées (habitations, industries, infrastructures routières ou encore terres agricoles ; Oertli et Frossard, 2013 ; VanAcker *et al.*, 2019). L'atterrissement des étangs (processus naturel consistant en la transformation d'un milieu aquatique en un milieu terrestre par comblement progressif) a été accéléré par les activités humaines mais également par les effets du changement climatique (Oertli et Frossard, 2013). L'eutrophisation plus importante de nombreux plans d'eau mais également les sécheresses et le manque d'eau associé sont des causes de cette accélération. L'usage d'engrais minéraux sur les bassins versant pour l'intensification de l'agriculture contribue également à ces processus (Oertli et Frossard, 2013). Dans certains étangs d'origine humaine, l'arrêt des activités, des pratiques et des usages initiaux entraînent également leur disparition.

Pour les étangs qui subsistent malgré ces pressions croissantes, leur qualité baisse en lien avec de nombreuses sources de pollutions (Oertli et Frossard, 2013). Les engrais (Rosset *et al.*, 2014) et les pesticides sont une des causes principales mais nous pouvons également évoquer la perte de connectivité entre les milieux (Homan *et al.*, 2004 ; Holgerson *et al.*, 2018 ; Van Acker *et al.*, 2019) ou encore la présence d'espèces envahissantes (Oertli et Frossard, 2013 ; Patoka *et al.*, 2017).

Parallèlement à ces disparitions, les créations de nouveaux étangs et mares ont fortement diminué (Oertli et Frossard, 2013).

Services écosystémiques

Tous les écosystèmes présents sur Terre, et dont font partie les étangs, fournissent à l'Humanité des biens et des services essentiels pour son développement et son bien-être (Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Pascual *et al.*, 2017). C'est cette valeur, qu'elle soit monétaire ou non, des écosystèmes qui est derrière la notion de services écosystémiques. La nature fournit des contributions positives ou négatives, des avantages, ou encore des pertes et préjudices (dysservices) aux humains.

Ces observations sont déjà faites dès l'Antiquité grecque. Platon (dans *Critias*) évoquait déjà les problèmes qu'avaient les champs cultivés à retenir l'eau lors des saisons pluvieuses lorsqu'ils remplaçaient les forêts, créant ainsi plus d'inondations. La nature apparaissait déjà comme étant utile pour les Hommes. Ces aspects sont observés à plusieurs reprises au cours de l'Histoire, majoritairement en lien avec les forêts et leur gestion (Serpantié *et al.*, 2012).

Cependant, la notion de services écosystémiques n'émerge réellement que dans la seconde partie du XX^{ème} siècle. Elle est apparue dans les années 1980 sous l'impulsion de chercheurs engagés dans la conservation de la biodiversité et des écosystèmes. Leur objectif derrière le développement de cette notion était de mettre en évidence que les Hommes ne sont rien sans des écosystèmes fonctionnels, durables et sains et ainsi d'insister sur la nécessité de les préserver. Les services écosystémiques se sont considérablement développés à la fin du XX^{ème} siècle, notamment par les travaux d'économistes et d'environnementalistes (Costanza, 1997 ; Daily, 1997). Ils ont réellement pris de l'ampleur avec la publication du Rapport sur l'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire (2005). Ces travaux conduits entre 2001 et 2005 ont tenté de déterminer les conséquences des évolutions des écosystèmes sur le bien-être humain. Ce rapport forme un cadre conceptuel pour les services écosystémiques et propose une typologie (*Common International Classification of Ecosystem Services*, CICES). Plus récemment, l'*Inter-governmental Science-Policy on Biodiversity and Ecosystem Services* (IPBES) a remplacé cette notion par des « Contributions de la Nature aux Populations » avec un cadre conceptuel établi en 2015 (Díaz *et al.*, 2015). Néanmoins, pour préserver les écosystèmes, reconnaître la valeur (économique) des services écosystémiques ne suffit pas obligatoirement (Sukhdev *et al.*, 2010). Cette préservation doit passer également par d'autres aspects complémentaires.

Ces services sont répartis dans quatre catégories principales, basées sur la classification établie par le « Common International Classification of Ecosystem Services » (Haines-Young et Potschin, 2012) : les services d'approvisionnement, de support, de régulation et culturels/patrimoniaux. Dans les paragraphes à suivre, nous allons développer les trois premiers. Le quatrième ne sera pas traité dans ce travail de thèse.

Il est reconnu que les milieux aquatiques et notamment les zones humides fournissent de nombreux services mais ils ont encore peu été étudiés sur les systèmes d'élevage (Beudou et al., 2017), comme les étangs piscicoles (Willot, 2019). D'après la Convention Ramsar (1971), les paysages d'étangs (piscicoles) peuvent être classés comme des zones humides, les services rendus sont donc proches de ceux identifiés sur les milieux naturels (Nyman, 2011). Cependant, les pratiques de gestion permettent d'influencer le fonctionnement de l'écosystème (voir Pratiques de gestion piscicole) et donc les services écosystémiques rendus (Willot et al., 2019).

Services d'approvisionnement

Le premier type de services, généralement celui qui vient instinctivement à l'esprit, regroupe les approvisionnements. Une fonction première des écosystèmes est en effet de produire des ressources (alimentaires, matérielles) pour les Hommes. Il peut ici s'agir de nourriture, d'eau, de fibres et de carburants mais également d'éléments biochimiques ou de matériaux génétiques (MEA, 2005).

Dans le cadre des étangs piscicoles, leur fonction première est en effet de produire du poisson ou d'autres ressources aquatiques (Turkowski et Dubrowski, 2023). Ils forment également des réservoirs d'eau (pour l'irrigation, l'abreuvement des animaux d'élevage ; MEA, 2005). D'après Costanza *et al.* (1997), cette production de poisson n'a pas la plus haute valeur économique (estimée à 347 dollars par hectare et par an) parmi tous les services écosystémiques fournis par les zones humides. L'attractivité du paysage a par exemple été estimée à plus de 880 dollars (Costanza *et al.*, 1997). Mais dans le cadre d'étangs créés avec cette vocation, la valeur peut être différente. Ils peuvent de plus être des sources de fertilisants à travers les sédiments, riches en matières organiques, qui sont produits (voir Sédiments et nutriments). L'utilisation de ces sédiments sur les parcelles agricoles peut permettre de réduire l'utilisation de fertilisants (Rahman *et al.*, 2004).

Ces services écosystémiques d'approvisionnement apparaissent comme étant les principaux services rendus par l'aquaculture (Willot *et al.*, 2019). 10 services ont été identifiés.

Services de support

Les services de support comprennent par exemple la formation des sols, les cycles de nutriments mais aussi le maintien de la biodiversité. Ils n'ont cependant pas été traités dans le travail de Willot *et al.* (2019). Ces services peuvent être regroupés avec ceux de régulation dans certaines typologies (CICES, Haines-Young et Potschin-Young, 2018)

Les étangs et les étangs piscicoles renferment une biodiversité importante (Biggs *et al.*, 1994 ; Williams *et al.*, 2004 ; Oertli *et al.*, 2005 ; Céréghino *et al.*, 2007 ; Oertli et Frossard, 2013). La conservation de ces écosystèmes permet donc de la préserver (Turkowski et Dubrowski, 2023). Nous retrouvons dans

cette catégorie également la productivité primaire des étangs ou encore les zones refuges et d'habitats pour de nombreux organismes (Turkowski et Dubrowski, 2023).

Services de régulation

Les écosystèmes jouent enfin un rôle dans la régulation des grands cycles biogéochimiques sur Terre. Ils permettent de réguler le climat, les flux d'eau et sa qualité ou encore la pollinisation (MEA, 2005). Willot *et al.* (2019) ont identifié 20 services écosystémiques de régulation associés à l'aquaculture.

Les étangs peuvent être des puits ou des sources de carbone et de gaz à effet de serre (voir Cycle du carbone dans les étangs, page 33). A l'échelle des paysages, ils peuvent avoir une influence locale sur la température ou encore les précipitations (MEA, 2005 ; Turkowski et Dubrowski, 2023). Ils permettent de réguler et d'atténuer les inondations en stockant des excédents d'eau. Les écosystèmes aquatiques permettent de filtrer des nutriments et de retenir des matières azotées (Banas *et al.*, 2008) et certains polluants et produits phytosanitaires (MEA, 2005 ; Lazartigues *et al.*, 2012, 2013 ; Gaillard, *et al.*, 2016).

Au cours de ce travail de thèse, nous nous intéresserons à trois services principaux pouvant être rendus par les étangs piscicoles et représentant les trois catégories que nous venons de présenter. Nous nous concentrerons sur la capacité qu'ils ont à produire des ressources alimentaires (poissons) mais également à être des refuges pour la biodiversité ou encore des puits de carbone.

2. Les étangs piscicoles

Parmi la diversité d'étangs évoquée en introduction, de nombreux ont une vocation particulière, produire du poisson. Nous parlerons alors d'étangs piscicoles. Dans la littérature, ils sont généralement évoqués sous le terme anglais « fish ponds ». Nous retrouvons parfois également le terme « shallow lake » qui fait référence à leurs caractéristiques principales : une faible profondeur et une taille variable, pouvant aller jusqu'à plusieurs dizaines d'hectares. Comme nous l'avons vu, les étangs, contrairement aux lacs, ne présentent pas de stratification thermique et une profondeur ne dépassant que rarement les 3 m (Aubin *et al.*, 2017). Les étangs piscicoles ont une surface pouvant varier de quelques hectares à plus de cent (Korinek *et al.*, 1987 ; Céréghino *et al.*, 2007). Ils sont communément définis comme « une étendue artificielle drainable et utilisée principalement pour le stockage des poissons » (Korinek *et al.*, 1987). Dans ce travail de thèse, c'est cette définition qui sera utilisée. Elle permet de synthétiser les éléments caractéristiques principaux : l'origine anthropique, le cycle de vidange et l'objectif principal de production de poissons.

Les étangs piscicoles sont majoritairement d'origine humaine. A travers l'Europe, de nombreuses zones humides ont été drainées pendant le Moyen-âge par les communautés monastiques (Aubin *et al.*, 2017) et les étangs ont ainsi vu le jour (Bachasson, 2012). La structure de ces étangs a été pensée pour faciliter la production de poissons (Aubin *et al.*, 2017). La digue forme un barrage qui permet de retenir l'eau. Dans le cadre d'un étang implanté sur un cours d'eau, la digue est perpendiculaire à ce dernier. Afin de collecter le poisson produit, la digue est équipée dans un système de vidange gravitaire (Aubin *et al.*, 2017 ; Schlumberger et Girard, 2020). Ce système peut prendre différentes formes ou différents noms (« thou », « moine ») selon les régions. La pêche peut se faire en amont dans une « pêcherie » (la zone la plus profonde de l'étang où se concentre le poisson suite à la vidange) ou en aval avec une pêcherie extérieure (Schlumberger et Girard, 2020). Cette deuxième option permet de récupérer les poissons sans avoir besoin de tirer des filets.

Nous pouvons retrouver quatre grands types d'étangs piscicoles (Aubin *et al.*, 2017 ; Schlumberger et Girard, 2020) :

- **En barrage d'un cours d'eau.** La digue vient barrer le cours d'eau afin de former un étang. Le remplissage est donc majoritairement assuré par celui-ci.
- **En dérivation d'un cours d'eau.** Les étangs sont disposés parallèlement au cours d'eau. Une déviation permet de les alimenter.
- **En chaîne.** Ce type d'étang est rempli uniquement par les eaux pluviales et par le ruissellement sur le bassin versant. L'eau circule d'un étang à l'autre par un système de canaux et de fossés.

- « **Spring fish pond** » : des étangs isolés du réseau hydrographique, dont l'existence dépend uniquement de la pluie et des eaux souterraines.

Les étangs piscicoles sont des agroécosystèmes qui contribuent fortement à l'identité de régions rurales et agricoles (Aubin et al., 2017 ; Schlumberger et Girard, 2020). Ils sont caractérisés à la fois par les espèces et les quantités produites. Ces étangs sont utilisés en pisciculture extensive avec des rendements allant de 100 à 1 000 kg/ha (Szumiec, 1996). La production de poissons se fait en utilisant la complémentarité trophique et le fonctionnement de l'écosystème (voir Réseau trophique et fonctionnement écologique) et peut être associée à différentes pratiques (voir Pratiques de gestion piscicole ; Aubin et al., 2017).

Les étangs piscicoles sont des systèmes complexes, organisés en différents compartiments. Ils peuvent accueillir une diversité d'espèces importante (Wezel et al., 2014) au même titre que d'autres types d'étangs. Ils jouent un rôle important pour la biodiversité dans les paysages ruraux (Schlumberger et Girard, 2020).

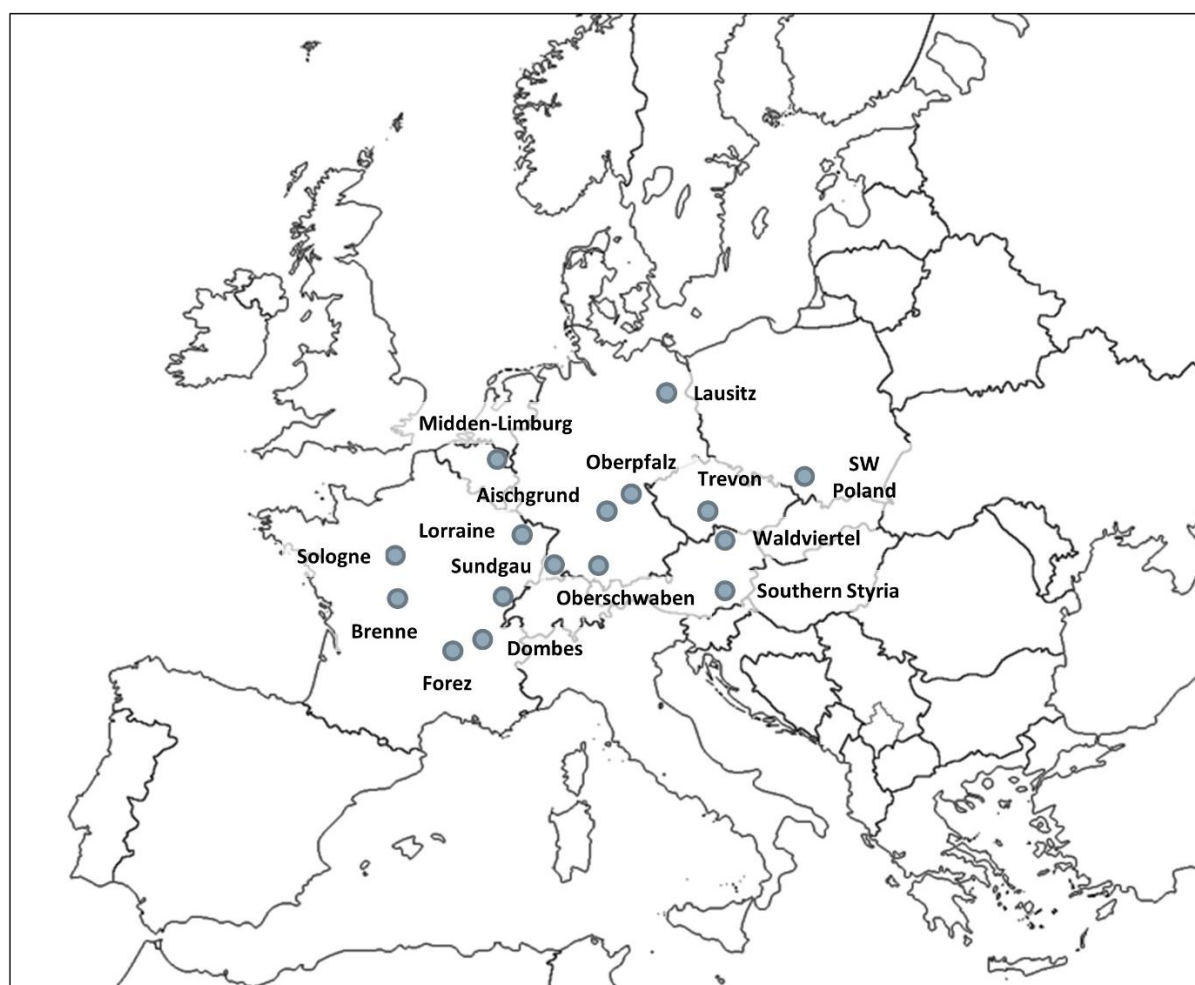


Figure 2 : Zones d'étangs piscicoles principales en Europe (d'après Aubin et al., 2017).

En Europe, la production est principalement centrée sur celle de la carpe commune (*Cyprinus carpio*). Ce cyprinidé est associé avec des poissons piscivores comme le brochet (*Esox lucius*) ou le sandre (*Sander lucioperca*) mais également avec des poissons blancs (gardon, *Rutilus rutilus* et rotengle, *Scardinius erythrophthalmus*) et des tanches (*Tinca tinca*) (voir Empoisonnage, page 37 ; Aubin et al., 2017). La production se fait sur des cycles pouvant aller d'un à trois ans (Aubin et al., 2017) avec des pratiques d'intensité variable (voir Pratiques de gestion piscicole, page 37 ; Horvath et al., 2002).

Les paysages d'étangs principaux en Europe sont situés en France, en Belgique, en Allemagne, en République Tchèque ou encore en Autriche (Figure 2 ; Aubin et al., 2017). Pour la France, nous pouvons évoquer les régions de la Dombes, de la Lorraine, de la Brenne, du Forez ou encore de la Bresse-Jura (Aubin et al., 2017). Le premier rapport sur les étangs piscicoles français a été rédigé par le Baron Rougier de la Bergerie en 1819. Il dénombrait alors 14 275 étangs pour plus de 177 000 ha d'eau (Bartout et Touchart, 2013). Depuis de nombreux ont disparu suite à l'abandon des activités piscicoles ou de l'assèchement volontaire (Brunet, 2014). À la fin du XXème siècle, ils ne représentaient plus que 112 000 ha dont seulement 60 000 ha sont exploités régulièrement aujourd'hui (Schlumberger et Girard, 2020). La Dombes représente à elle seule 18% de ces surfaces en France (Bartout et Touchart, 2013), ce qui en fait la première région piscicole au niveau national (Levrat, 1965). La France dispose du plus grand patrimoine aquacole de ce type à travers l'Europe (Schlumberger et Girard, 2020). Cependant, les poissons d'étang ne représentent qu'une faible partie de la production piscicole française. En 2022, un peu moins de 3 000 tonnes ont été vendues, sur plus de 41 000 tonnes en intégrant la truite, le saumon et les autres espèces marines (FranceAgriMer, 2023). Un tiers de cette production en étang provient de la Dombes.

En Belgique, c'est le Midden-Limburg qui forme une région piscicole majeure avec environ 1 000 étangs représentant 700 ha (Voir Les étangs piscicoles du Midden-Limburg (Belgique) ; Lemmens *et al.*, 2013). La République Tchèque est quant à elle composée de plus de 40 000 ha d'étangs piscicoles (Pokorný et Hauser, 2002). L'Allemagne comporte plusieurs régions d'étangs piscicoles : l'Oberschwaben dans le sud du pays, la région de Lausitz mais aussi l'Aischgrund (Bätzing, 2013) et l'Oberpfalz (Figure 2). D'autres étangs pour la production de carpes sont également présents en Europe de l'est : Bulgarie, Hongrie mais également en ex Yougoslavie et dans la partie ouest de l'ex Union Soviétique (Korinek *et al.*, 1987). Dans ces régions, la carpe fait historiquement partie des régimes alimentaires et des cultures locales.

En Recherche, les étangs piscicoles sont généralement les « orphelins » et délaissés par rapport aux autres productions agricoles et aux autres milieux aquatiques (Schlumberger et Girard, 2020).

3. Réseau trophique et fonctionnement écologique

Sédiments et nutriments

Tout le fonctionnement de l'écosystème et de la chaîne trophique est dépendant de la qualité physico-chimique de l'eau d'un étang mais aussi de celle de ses sédiments (Macan, 1981). De nombreux échanges ont lieu entre les sédiments et l'eau. C'est une interface importante pour des processus physiques, chimiques et biologiques (Oertli et Frossard, 2013). C'est dans les sédiments, et principalement dans la couche superficielle qu'a lieu la quasi-totalité de la décomposition de la matière organique qui s'accumule. Cette matière provient des pertes d'énergie au sein des différents compartiments de la chaîne trophique, à travers les phénomènes d'excrétion, de sécrétion ou encore de mortalité des organismes (Oertli et Frossard, 2013). De par la faible profondeur des étangs et donc d'un parcours de sédimentation rapide, une infime partie de la matière est décomposée puis minéralisée dans la colonne d'eau (Oertli et Frossard, 2013). La minéralisation se fait sous l'action de divers acteurs comme les protozoaires, les bactéries ou encore les champignons. Son intensité est dépendante des concentrations en oxygène disponibles à la surface des sédiments (Oertli et Frossard, 2013). La cinétique d'envasement d'un étang sera donc très variable, selon de nombreux paramètres (occupation du bassin versant, niveaux de productivité, disponibilité en oxygène pour la minéralisation et le recyclage des matières). Les nutriments présents dans l'eau seront donc essentiellement issus de ces échanges avec les sédiments. De plus, le brassage éolien, en lien avec la faible profondeur des étangs, entraîne une remise en suspension régulière de la couche superficielle des sédiments.

Les substances retrouvées dans l'eau peuvent être favorables aux organismes (oxygène et nutriments) mais peuvent aussi à l'inverse être défavorables. Certains ions comme l'ammonium peuvent devenir toxiques à partir d'une certaine concentration. L'azote et le phosphore sont essentiels pour la production primaire et peuvent aussi permettre d'évaluer le niveau trophique d'un étang. Nous allons présenter plus en détails ces deux éléments.

Phosphore

Nous commencerons par le phosphore, qui est à la fois un des éléments les plus étudiés en limnologie mais aussi généralement le premier facteur limitant dans l'écosystème, principalement pour la croissance des macrophytes (Korinek *et al.*, 1987 ; Scheffer, 2004 ; Vecsernyés *et al.*, 2013 dans Oertli et Frossard, 2013). Les étangs enrichis en phosphore voient leur productivité primaire augmenter (Oertli et Frossard, 2013 ; Schlumberger et Girard, 2020). Une majorité du phosphore (80% environ) présent dans les étangs est contenu par les organismes sous forme organique (Brönmark et Hansson, 2007).

Concernant les formes minérales, la plus simple est l'orthophosphate (PO_4^{3-}). Ce composé constitue le point de départ de la majorité des processus impliqués dans le cycle (Oertli et Frossard, 2013). Il provient de l'ionisation de l'acide phosphorique (H_3PO_4), de la dégradation du phosphore organique par l'activité bactérienne ou encore de l'hydrolyse des polyphosphates apportés par les effluents et les eaux de ruissellement du bassin versant (Vecsernyés *et al.*, 2013 dans Oertli et Frossard, 2013). La transformation de toutes ces formes de phosphates est assez rapide (Oertli et Frossard, 2013), rendant difficile l'interprétation des concentrations en orthophosphates disponibles pour les producteurs primaires. C'est généralement le phosphore total qui est dosé (Scheffer, 2004 ; Brönmark et Hansson, 2007 ; Vecsernyés *et al.*, 2013).

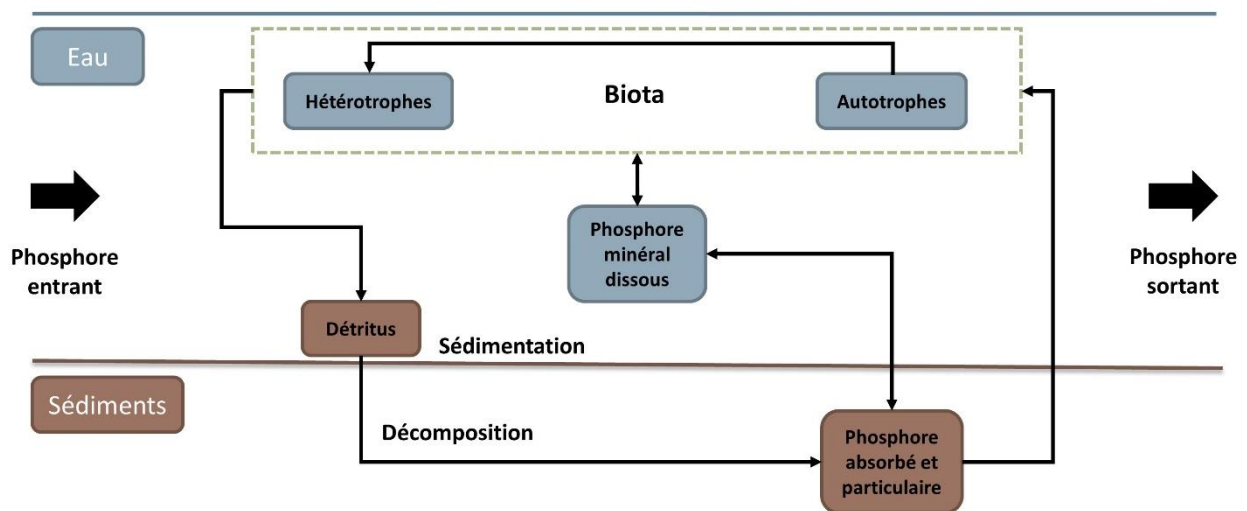


Figure 3 : Cycle et processus du phosphore dans un étang (adapté d'après Scheffer *et al.*, 2004 et Oertli et Frossard, 2013).

Une grande quantité de phosphore est absorbée puis stockée dans les sédiments (Oertli et Frossard, 2013). Il peut rester échangeable et se rediffuser dans l'eau sous certaines conditions ou alors être piégé de manière plus durable (Oertli et Frossard, 2013). Ce piégeage long va dépendre de la présence

d'autres composés tels que le calcium (voir Chaulage, page 40), le fer ou encore l'aluminium (Oertli et Frossard, 2013). En conditions anoxiques à la surface des sédiments, une partie de ce phosphore peut être libéré de manière rapide dans la colonne d'eau (Oertli et Frossard, 2013 ; Schlumberger et Girard, 2020). Ces relargages rapides et importants peuvent avoir des conséquences significatives sur le fonctionnement biologique de l'étang. Ils peuvent généralement être la cause de blooms du phytoplancton et de cyanobactéries. En lien avec ces pics de diffusion, la concentration en phosphore dans les sédiments est peu corrélée avec la concentration dans l'eau (Scheffer, 2004). Cette corrélation s'établit préférentiellement avec le ration P/Fe dans les sédiments (Scheffer, 2004).

Le phosphore total sert également à définir le niveau de trophie d'un étang. Pour une concentration inférieure à 10 µg/L, l'étang sera qualifié d'oligotrophe, entre 10 et 30 µg/L de mésotrophe et entre 30 et 100 µg/L d'eutrophe. Au-delà de 100 µg/L ils pourront même être qualifiés d'hyper-eutrophes (Vecsernyés *et al.*, 2013). Les étangs piscicoles se situent généralement entre 30 et 300 µg/L (Korinek *et al.*, 1987).

Azote

Le deuxième élément indispensable au fonctionnement de l'écosystème est l'azote. Au même titre que le phosphore, il peut être limitant dans les étangs et encore plus dans les étangs piscicoles. Les processus liés à l'azote et son cycle diffèrent de celui du phosphore (Figure 4). La grosse différence réside dans le fait que l'azote est très peu stocké dans les sédiments. De plus, dans des conditions anaérobies, il peut être relâché dans l'atmosphère sous forme de gaz (Figure 4 ; Oertli et Frossard, 2013). Il peut s'agir d'oxyde nitrique (NO) ou encore d'oxyde nitreux, le N_2O (Oertli et Frossard, 2013), un gaz à effet de serre puissant (voir Cycle du carbone dans les étangs). La dénitrification constitue la plus grande perte d'azote pour les étangs. Elle est difficilement évaluable mais il a été démontré que ce processus est plus conséquent dans les étangs peu profonds (Korinek *et al.*, 1987 ; Scheffer, 2004; Vecsernyés *et al.*, 2013).

Dans un étang, l'azote va exister sous trois formes (Oertli et Frossard, 2013) :

- À un **état moléculaire** (N_2), exclusivement dans l'eau et utilisé par les micro-organismes capables de le fixer (Figure 4). Il s'agit d'une source d'azote non négligeable pour l'écosystème (Oertli et Frossard, 2013). Ce processus peut être réalisé par certaines bactéries (*Azotobacter*) et certaines espèces de cyanobactéries (voir Phytoplancton, page 17) à l'aide d'une enzyme spécifique, la nitrogénase. Il a lieu dans les milieux réducteurs. La fixation peut être libre ou rhizosphérique si elle est réalisée par des microorganismes vivant à proximité de racines.
- À l'**état minéral**, dans l'eau ou dans les sédiments, soit sous une forme d'azote ammoniacal (NH_3 et NH_4^+) soit sous forme de nitrites (NO_2^-) ou de nitrates (NO_3^-).

L'ammonium est issu de la décomposition de la matière organique (Figure 4). L'ammonification permet une diffusion de cet ion dans la colonne d'eau où il peut être consommé par le phytoplancton (Scheffer, 2004). Il est ensuite transformé en nitrites puis en nitrates par des microorganismes qualifiés de « nitrifiants » (genre *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*), dans la couche superficielle et aérobie des sédiments (Figure 4 ; Oertli et Frossard, 2013). Les nitrates produits sont la source d'azote principale pour les producteurs primaires (Schlumberger et Girard, 2020), qui l'intègrent dans leur biomasse sous forme d'azote organique (Oertli et Frossard, 2013). Une petite partie de l'ammonium et des nitrates peut également être stockés dans les particules de sédiments.

Les ions ammonium, s'ils sont présents dans le milieu en trop forte concentrations, peuvent entraîner divers problèmes (Camargo et Alonso, 2006). Cela peut, par exemple, provoquer une augmentation de la concentration en ions hydrogène et ainsi acidifier le milieu. Comme nous

l'avons évoqué, elle peut aussi stimuler le développement du phytoplancton et entraîner de ce fait une eutrophisation de l'étang. Enfin, de trop fortes concentrations vont être toxiques pour les animaux aquatiques. Elles entraînent à la fois des problèmes de croissance, de reproduction ou même de survie. Chez les poissons, une forte concentration en ammonium diminue le transport de l'oxygène dans le sang. Cela implique aussi des dommages importants aux niveaux des branchies mais également des reins et du foie (Schlumberger et Girard, 2020). La transformation de cet ion à travers l'ammonification est donc essentielle. Les nitrites présentent également une toxicité pour les poissons (Schlumberger et Girard, 2020).

- À l'**état organique**, intégré à la biomasse des algues et des plantes aquatiques mais également des organismes des échelons supérieurs de la chaîne trophique sous formes d'acides aminés et de protéines (Oertli et Frossard, 2013). Cette forme de l'azote peut aussi se retrouver dans la matière organique dite inerte présente dans l'eau et dans les sédiments.

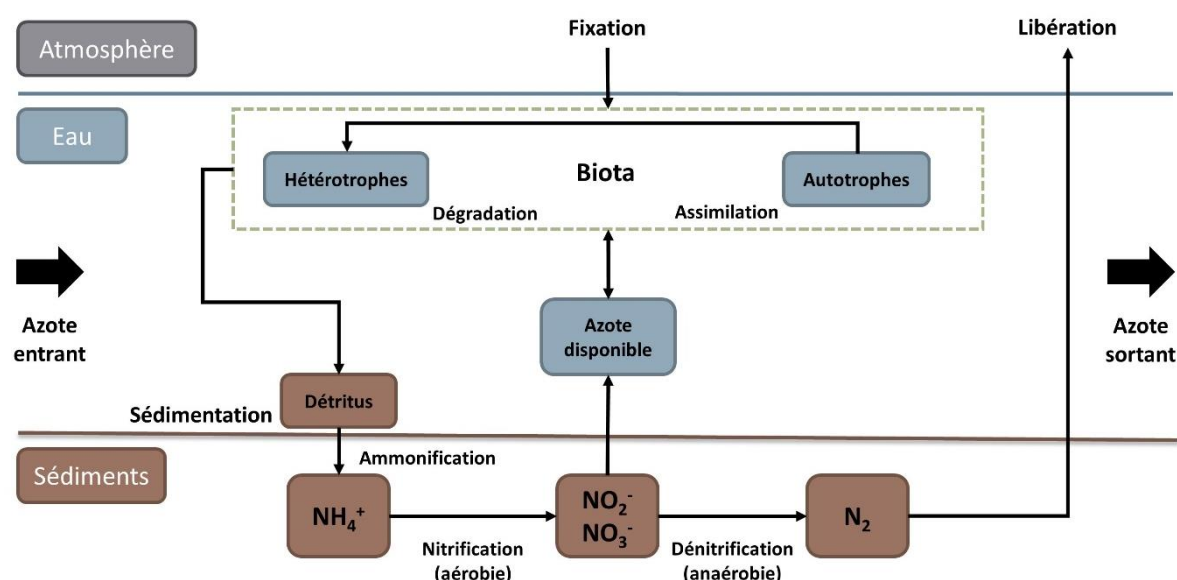


Figure 4 : Cycle et processus de l'azote dans un étang (adapté d'après Scheffer et al., 2004 et Oertli et Frossard, 2013).

Lorsque le phytoplancton est bien développé, l'azote total (comprenant l'azote organique des organismes) est largement supérieur à la partie minérale (NH_3 , NH_4^+ , NO_3^- et NO_2^-). A l'inverse pendant les phases « claires », pendant la période hivernale où la production primaire est faible, peu de différence est observable entre l'azote total et l'azote minéral (Korinek et al., 1987). Dans les étangs, il varie entre 0,5 mg/L et plusieurs mg/L. Dans les étangs piscicoles, la fraction minérale et notamment les nitrates sont souvent retrouvés en faibles, voire très faibles concentrations car consommés directement par les producteurs primaires.

Producteurs primaires

A la base de la chaîne trophique d'un étang se trouvent deux producteurs primaires : les algues (phytoplancton) et les plantes aquatiques (macrophytes) (Carpenter et Lodge, 1986 ; Oertli et Frossard, 2013). Ces deux types d'organismes vont être en concurrence pour la lumière et les nutriments (azote, phosphore, et oligo-éléments minéraux). En réalisant la photosynthèse, grâce à la lumière du soleil et au CO₂, ils sont la source de l'énergie qui transfère dans les autres niveaux de la chaîne trophique. Ils sont donc à la base de la productivité d'un étang. La photosynthèse produit de plus de l'oxygène, vital à toutes les formes de vie peuplant les étangs (Oertli et Frossard, 2013).

Ils sont peu présents pendant la période hivernale et font généralement leur apparition au printemps, avec l'augmentation des températures et de la photopériode.

Dans les parties suivantes nous allons présenter plus en détails ces deux types de producteurs primaires avant d'évoquer les interactions qu'ils peuvent avoir.

Phytoplancton

Les algues peuvent être définies comme « des organismes uni- ou pluricellulaires généralement aquatiques et autotrophes » (Oertli et Frossard, 2013). Dans les étangs, elles se divisent en trois groupes principaux : le phytoplancton, les algues du biofilm et les macro-algues (Oertli et Frossard, 2013). Dans cette partie nous traiterons uniquement du phytoplancton, groupe d'algues majoritaire dans les étangs étudiés.

Le phytoplancton constitue le plancton végétal et regroupe tous les organismes aquatiques microscopiques et photosynthétiques non fixés (Oertli et Frossard, 2013 ; Schlumberger et Girard, 2020). Il forme la base de la chaîne trophique et sert de nourriture aux formes herbivores du zooplancton (Angélibert *et al.*, 2013). En assurant la transformation pour moitié du CO₂ atmosphérique en carbone organique, il joue un rôle majeur dans les cycles biogéochimiques sur Terre (Oertli et Frossard, 2013). Pour autant, il ne représente qu'un pourcent de la biomasse totale des organismes autotrophes.

La classification des différentes espèces se base sur différents critères : la taille et la forme des cellules (unicellulaires, coloniales, pseudo-filamenteuses, filamenteuses), sur la composition des pigments les composant (chlorophylles, carotènes, xanthophylles, phycocyanine, phycoérythrine) ou encore sur la nature des produits de stockage issus de la photosynthèse (amidon et cellulose par exemple) (Oertli et Frossard, 2013). Ce sont ces pigments qui donnent une couleur particulière aux cellules (Angélibert *et al.*, 2013 ; Wehr *et al.*, 2015) mais également à l'eau de certains étangs lorsque le phytoplancton est bien développé (Figure 5, Schlumberger et Girard, 2020).

De cette classification sont définies sept classes principales présentes dans les étangs (Oertli et Frossard, 2013) :

- Les **chlorophytes**, plus communément appelées « algues vertes », regroupant environ 8000 espèces (Oertli et Frossard, 2013). Comme leur nom générique l'indique, elles sont composées des pigments de chlorophylles a et b. Elles stockent le carbone sous forme d'amidon. Ces algues sont répandues dans tous les types de milieux aquatiques mais plus particulièrement dans ceux riches en nutriments et avec une température élevée (Wehr *et al.*, 2015). Elles se retrouvent donc fréquemment dans les étangs piscicoles.
- Les **diatomées** ou bacillariophycées, caractérisées par la présence des xanthophylles comme pigments, donnent une couleur plus brunâtre à l'eau (Angélibert *et al.*, 2013 ; Oertli et Frossard, 2013). Ces algues unicellulaires pour la majorité des espèces comportent un squelette siliceux externe constitué de deux valves lui conférant un aspect extérieur très esthétique (Oertli et Frossard, 2013). Cette coque en silice les rend difficilement consommables. Dans un milieu dominé par les Diatomées, le zooplancton sera faiblement présent (Schlumberger et Girard, 2020). De nombreuses espèces sont spécifiques à certains types de milieux. De ce fait, elles sont régulièrement utilisées comme bioindicatrices (Wehr *et al.*, 2003). Elles sont majoritairement présentes dans les milieux oligotrophes (Schlumberger et Girard, 2020).
- Les **chrysophycées** sont une classe assez proche des diatomées. Comme elles, elles comportent des chlorophylles a et c mais surtout des xanthophylles et caroténoïdes (Oertli et Frossard, 2013). Elles possèdent la capacité à se développer dans des milieux assez pauvres en nutriments et avec une conductivité faible et un pH à tendance acide (Wehr *et al.*, 2015).
- Les **euglénophytes** ont la particularité de regrouper des algues unicellulaires mais surtout mobiles grâce à la présence de deux flagelles (Oertli et Frossard, 2013). Une autre particularité est la présence d'espèces apigmentées et hétérotrophes. Elles ont donc la capacité à ingérer par phagocytose des matières organiques dissoutes dans l'eau (Angélibert *et al.*, 2013). A l'inverse des chrysophycées, elles sont abondantes dans les milieux riches en matières organiques (Wehr *et al.*, 2015). En présence de fertilisation organique importante dans le cadre d'étangs piscicoles, cette classe prédomine dans le phytoplancton (Schlumberger et Girard, 2020).

- Les **dinophycées** possèdent des pigments chlorophylliens et xanthophylliens, ce qui leur confère une couleur brunâtre au même titre que les diatomées. Elles sont composées de deux valves complétées à leur extrémité par un flagelle. Cette configuration leur permet des déplacements par rotation (Oertli et Frossard, 2013). Certaines espèces peuvent produire des toxines mais essentiellement en milieu marin (Angélibert *et al.*, 2013). Les étangs sont donc peu concernés. Elles sont d'ailleurs peu abondantes dans ces écosystèmes. Des blooms de ces algues peuvent intervenir dans le cas de fortes concentrations en nutriments (phosphore et azote) (Wehr *et al.*, 2015).
- Les **cryptophycées** forment une plus petite classe qui compte environ 200 espèces (Oertli et Frossard, 2013). Toutes sont unicellulaires et possèdent deux flagelles en position latérale (Oertli et Frossard, 2013). Elles sont présentes dans tous les milieux aquatiques des régions tempérées (Wehr *et al.*, 2015).
- Et les **cyanobactéries** sont des organismes à part, parfois dénommées à tort « algues bleues ». Leur particularité consiste à cumuler à la fois le statut de cellule autotrophe (bactéries en capacité à réaliser la photosynthèse) mais également celui de procaryote (Oertli et Frossard, 2013). Elles sont apparues au tout début de la vie sur Terre et sont considérées comme des contributrices majeures pour l'apparition d'une atmosphère aérobie (Rasmussen *et al.*, 2008; William Schopf, 2011). Au cours de l'évolution, elles ont développé de nombreuses aptitudes écophysiologiques. Les cyanobactéries sont en effet capables de fixer l'azote atmosphérique (hétérocystes) (Angélibert *et al.*, 2013 ; Oertli et Frossard, 2013), ce qui leur confère un avantage concurrentiel non négligeable lorsque cet élément devient limitant dans l'eau (Robin, 1999 ; Schlumberger et Girard, 2020). Certaines espèces peuvent également être productrices de toxines : les cyanotoxines (Angélibert *et al.*, 2013 ; Oertli et Frossard, 2013). Ces toxines peuvent être mortelles pour de nombreux autres organismes comme le zooplancton, les poissons ou encore les animaux consommant l'eau des milieux colonisés (Angélibert *et al.*, 2013; Wehr *et al.*, 2015). Le genre *Anabaena* produit par exemple une neurotoxine bloquant les communications nerveuses. Cela a pour conséquence une paralysie des muscles et donc une mortalité rapide.

Elles possèdent comme pigments généralement de la chlorophylle a mais également de la phycocyanine ou encore des phycoérythrines (Oertli et Frossard, 2013). Tous ces pigments confèrent aux cyanobactéries des teintes pouvant aller du vert, au rouge en passant même par le bleu et le violet (Oertli et Frossard, 2013). Elles constituent généralement des colonies sous forme d'agglomérats ou de filaments (Figure 5).



Figure 5 : Fort développement du phytoplancton avec une efflorescence de cyanobactéries (bloom) en période estivale à la surface d'un étang piscicole.

Le développement de ces algues est généralement important lorsque la température de l'eau dépasse les 20°C (Angélibert *et al.*, 2013). Ses avantages concurrentiels évoqués précédemment font que les cyanobactéries tendent à prendre le dessus sur les autres classes du phytoplancton. Cela a pour conséquence un changement important dans le fonctionnement de l'écosystème, sa biodiversité ou encore la production piscicole. Un développement excessif va accélérer l'eutrophisation puis l'asphyxie du milieu. Une consommation massive de l'oxygène au cours de la respiration nocturne entraînant la désoxygénation totale est la cause de mortalités piscicoles (Robarts *et al.*, 2005). Cette mortalité peut également intervenir lorsque, par épuisement des ressources, les cyanobactéries meurent. La décomposition de cette biomasse entraîne également une désoxygénation importante du milieu. La disponibilité des nutriments dans l'eau (azote et phosphore) est également un facteur influençant sur leur développement (Oertli et Frossard, 2013). Dans les milieux eutrophes, le phytoplancton sera caractérisé par une concurrence entre les chlorophytes et les cyanobactéries durant la période estivale (Oertli et Frossard, 2013). Lorsque le rapport N/P est faible (< 8), le développement des cyanobactéries sera favorisé (Barica *et al.*, 1980 ; Leonardson et Ripl, 1980 ; Seymour, 1980). Néanmoins certains poissons peuvent se nourrir directement de cyanobactéries. Cela explique de bons rendements sur certains étangs dominés par cette classe à condition de ne pas avoir de mortalité importante (Schlumberger et Girard, 2020).

Toute la diversité phytoplanctonique que nous venons de présenter se retrouve dans les étangs. Mais la composition du peuplement évolue au cours des saisons et selon la richesse du milieu (Oertli et Frossard, 2013). Comme évoqué en introduction de cette partie, la densité en algues est très faible durant l'hiver. Leur prolifération démarre au printemps avec une augmentation des températures, de la photopériode et des nutriments présents. L'eau va progressivement devenir plus turbide et se colorer (Oertli et Frossard, 2013). Les premières espèces observées, des genres *Dinobryon*, *Ceratium* ou *Cryptomonas* appartiennent aux Diatomées, Chrysophycées, Dinophycées ou Cryptophycées. Ces groupes sont également caractéristiques de milieux pauvres en nutriments et carencés en phosphore (Oertli et Frossard, 2013). Du fait de la présence des diatomées, l'eau peut prendre une teinte marron. En sortie du printemps et au début de l'été, lorsque les températures dépassent les 20°C, ces espèces laissent place majoritairement aux chlorophycées (Oertli et Frossard, 2013). A cette période, les concentrations algales deviennent plus importantes.

L'été est marqué par la forte concurrence entre ces dernières et les cyanobactéries (Oertli et Frossard, 2013). De fortes concentrations en azote et en phosphore favorisent le développement de ces deux groupes. Les blooms peuvent être importants à ce moment-là. Les autres groupes peuvent également se développer mais ça ne sera jamais de manière durable (Oertli et Frossard, 2013). Lors de la décomposition de ces fortes biomasses, le milieu peut être colonisé par les euglénophytes, profitant de la matière organique en décomposition (Angélibert *et al.*, 2013). Ce groupe persiste généralement également pendant l'automne. La fin de l'été peut également voir le retour de la succession évoquée au printemps, associée à une diminution de la photopériode et des températures (Oertli et Frossard, 2013).

Les étangs, de par leur faible volume, sont des milieux instables et de fortes variations dans les peuplements peuvent intervenir (Oertli et Frossard, 2013). Les successions classiques et théoriques présentées précédemment peuvent donc posséder de nombreuses variantes en lien avec les caractéristiques intrinsèques de chaque étang.

Enfin, le phytoplancton joue un rôle dans le cycle des nutriments dans l'eau. Il permet par exemple la libération du phosphore stocké dans les sédiments par une minéralisation rapide des algues à sa surface (Scheffer, 2004). Comme nous l'avons vu, une présence de cyanobactéries va également venir enrichir le milieu en azote par leur capacité à le fixer depuis l'atmosphère (Angélibert *et al.*, 2013).

Toutes les algues évoquées ici présentent de la chlorophylle a. Le dosage de ce pigment est donc un bon indicateur pour estimer la biomasse algale dans le milieu (Barbe *et al.*, 1999 ; Robin *et al.*, 2014 ; Vanacker *et al.*, 2014, 2015 et 2018). Elle est, de plus, bien corrélée avec la concentration en

nutriments dans l'eau (Scheffer *et al.*, 1993 ; Jeppesen *et al.*, 1997 ; Scheffer, 2004 ; Robin *et al.*, 2014) et peut donc servir comme indicateur d'eutrophisation du milieu.

Macrophytes

Le phytoplancton que nous venons de présenter est en compétition avec un second producteur primaire présent dans les étangs : les plantes aquatiques aussi appelées macrophytes. Elles jouent au même titre que les algues, un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème. Depuis environ un siècle, les botanistes et les écologues ont proposé une classification que nous pouvons qualifier de « morphologique-écologique », dépassant l'approche systématique habituelle (Oertli et Frossard, 2013). Raunkiaer (1934) est le premier à distinguer les hydrophytes et les hélophytes. Cette séparation se fait selon les formes de croissance et d'hivernage des différentes plantes. Les hydrophytes regroupent des espèces à feuillage submergé ou flottant alors que les hélophytes sont caractérisés par des bourgeons de renouvellement situés dans la vase ou dans les sédiments (Oertli et Frossard, 2013). Depuis les travaux plus récents de Den Hartog et Segal (1964) et de Dierschke (1994), trois groupes de végétaux vasculaires aquatiques sont communément distingués, auxquels peuvent être ajoutés les hélophytes et les amphiphytes :

- Les végétaux non fixés, nageant ou flottants (**pleustophytes**). Les macrophytes de ce groupe se retrouvent à la surface des étangs ou nageant dans la colonne d'eau. Au cours de l'évolution, leurs racines ont fortement régressé voire ont disparu (Oertli et Frossard, 2013). Les espèces flottantes les plus courantes appartiennent aux genres *Lemna*, *Azolla* ou *Salvinia* (Oertli et Frossard, 2013). Les lentilles d'eau sont typiques des eaux stagnantes et eutrophes. Leur développement est généralement très rapide (Oertli et Frossard, 2013). Les cératophylles (*Ceratophyllaceae*) et les utriculaires (genre *Utricularia*) forment les pleustophytes nageant (Oertli et Frossard, 2013).
- Les **hydrophytes à feuilles submergées**, fixées dans le sédiment. Ces espèces se développent dans la partie la plus profonde des étangs. L'intégralité de leur appareil végétatif est submergée (Oertli et Frossard, 2013). Les communautés évoluent en fonction de ce paramètre. Elles peuvent être constituées de myriophylles (genre *Myriophyllum*), d'élodées (*Elodea*) ou encore de certaines espèces de renoncules (*Ranunculus*) ou de potamots (*Potamogeton*) (Oertli et Frossard, 2013). Les élodées sont originaires d'Amérique et ont colonisé l'Europe depuis le XIX^{ème} siècle. Elles possèdent la capacité de se développer dans des environnements assez turbides, ce qui en fait de bonnes compétitrices. Elles peuvent former des herbiers importants et denses que certains gestionnaires considèrent comme « néfastes » (Oertli et Frossard, 2013).

Au sein de ce groupe, nous pouvons également évoquer le cas de *Najas marina* qui est l'une des rares angiospermes à avoir une pollinisation aquatique (Oertli et Frossard, 2013).

- Les **hydrophytes à feuilles flottantes** (Figure 6), et également fixées dans le sédiment. Elles se développent dans des zones moins profondes que les hydrophytes à feuilles submergées, généralement dans moins d'un mètre (Oertli et Frossard, 2013). Elles forment le *Nymphaeion* (Oertli et Frossard, 2013) en référence aux célèbres nénuphars qui sont des espèces classiques et bien connues de ce groupe. Nous retrouvons également des espèces de potamots ou de renoncules comme *Persicaria amphibia* (Oertli et Frossard, 2013).



Figure 6 : Bordure de macrophytes composée de renouées amphibes (*Persicaria amphibia*) dans un étang piscicole.

- Les **hélophytes**, regroupant donc toutes les espèces non strictement aquatiques mais dont les bourgeons de renouvellement se trouvent dans les sédiments. La base est dans l'eau (de manière temporaire ou permanente) et le développement des parties végétatives nécessite un contact avec l'atmosphère (Schlumberger et Girard, 2020). Elles se retrouvent en bordure des étangs et peuvent se développer dans une fine couche d'eau (Oertli et Frossard, 2013). Les espèces les plus connues sont de grands graminéoïdes et forment la roselière des étangs (*Phragmites australis* ou *Typha latifolia*). Les espèces du genre *Carex* se développent dans des sols engorgés en permanence (Oertli et Frossard, 2013). Enfin, une troisième catégorie d'hélophytes peut être présente sur les sols régulièrement inondés et supportant des assèchements temporaires (Oertli et Frossard, 2013). Toutes ces espèces sont peu sensibles à

la qualité de l'eau et à la turbidité et sont présentes aussi bien dans des étangs oligotrophes qu'eutrophes. Elles forment une zone intermédiaire entre l'écosystème aquatique et l'écosystème adjacent, nommée écotone et essentiel pour la biodiversité.

- Les **amphiphytes**, pouvant présenter à la fois des formes aquatiques (considérées alors comme des hydrophytes) mais également se développer hors de l'eau (caractérisées dans ce cas-là comme des hélophytes). Au même titre que les hélophytes, elles peuvent coloniser la périphérie des étangs, les zones pouvant à la fois être submergées ou asséchées en fonction de la saison et des variations de niveau d'eau (Oertli et Frossard, 2013). Cette alternance de modes de vie donne lieu à des espèces dont les feuilles sont polymorphes comme celles des genres *Alisma* ou *Sagittaria* (Oertli et Frossard, 2013). Les feuilles de ces plantes auront une forme différente en fonction de si elles sont submergées ou aériennes. Les amphiphytes sont composées de macrophytes vivaces (*Eleocharis acicularis*) ou annuelles (comme *Eleocharis ovata*) (Oertli et Frossard, 2013).

Trois rôles majeurs sont attribués aux macrophytes (Schlumberger et Girard, 2020) :

Elles ont dans un premier temps un rôle physico-chimique. En effet, en tant que producteur primaire, elles vont consommer le CO₂ dissous et relâcher du dioxygène (O₂). Comme pour le phytoplancton, elles vont produire des déchets qui seront ensuite minéralisés à la surface des sédiments. Ce processus joue un rôle quant aux concentrations en nutriments disponibles dans l'eau. Pour les hydrophytes fixées, le phosphore est prélevé par les racines dans le sédiment à l'inverse de l'azote (majoritairement sous forme de nitrates) qui lui sera prélevé directement dans l'eau (Scheffer, 2004). L'ancrage de certaines macrophytes dans les sédiments va limiter sa remise en suspension et permettre de maintenir une phase « claire » où la lumière pourra pénétrer (Scheffer et Carpenter, 2003). A l'inverse, une forte colonisation des hydrophytes à feuilles flottantes comme les nénuphars va empêcher la pénétration de la lumière dans l'eau et empêcher la photosynthèse de tous les autres organismes vivant en dessous. Au cours de l'automne, les plantes annuelles deviennent sénescentes et se décomposent. Cette période est généralement associée avec de fortes concentrations en matière organique et en nutriments dans l'eau. En hiver, les macrophytes annuelles disparaissent (Pourriot et Meybeck, 1995) et les concentrations en nutriments dans l'eau sont très faibles (Scheffer, 2004). Les macrophytes ont également une influence sur le pH. L'activité photosynthétique importante et la consommation du CO₂ associée vont faire augmenter le pH au cours de la journée. A l'inverse la respiration nocturne aura tendance à le faire diminuer (Vecsernyés *et al.*, 2013).

Leur second rôle est biologique. Les macrophytes offrent à la fois de nombreux habitats, refuges et ressources pour d'autres organismes (invertébrés, poissons, oiseaux) (Schlumberger et Girard, 2020).

Elles servent aussi de supports de ponte à de nombreuses espèces du zooplancton, d'invertébrés, d'amphibiens ou de poissons (Jeppesen *et al.*, 1997 ; Scheffer, 2004 ; Oertli *et al.*, 2013 ; Schlumberger et Girard, 2020). De ce fait, leur présence contribue au maintien d'une biodiversité importante (Jeppesen *et al.*, 1997 ; Folke *et al.*, 2004 ; Scheffer, 2004). Dans le cadre d'étangs piscicoles, leur rôle de support de ponte peut être essentiel pour la reproduction des poissons et ainsi assurer une autoproduction naturelle des alevins (Schlumberger et Girard, 2020).

Leur troisième rôle est mécanique. Comme déjà rapidement évoqué, elles contribuent au maintien du sédiment. Les ceintures de végétation protègent aussi les étangs de l'érosion et des effets des vagues et du vent sur les bordures (Schlumberger et Girard, 2020). A l'inverse ces ceintures de macrophytes et leur progression accélèrent l'atterrissement des étangs (Schlumberger et Girard, 2020).

Interactions et états alternatifs stables

Nous venons de voir que les étangs possèdent deux producteurs primaires qui rentrent en compétition pour la lumière et pour les nutriments. De ce fait, généralement, l'écosystème va être dominé par l'un ou par l'autre. Il s'agit de la théorie des états alternatifs stables, définie par Scheffer *et al.* (1993). Ils ont démontré que les étangs peuvent être dominés soit par le phytoplancton soit par les macrophytes et que le milieu peut passer de l'un à l'autre suite à des perturbations (changements de régime dans les écosystèmes ; Scheffer *et al.* 1993). Ces deux états sont renforcés par des boucles de rétroaction (Figure 7). Le basculement entre ces deux états stables peut se faire sur plusieurs années (Perrow *et al.*, 1994). Mais cela ne s'applique pas nécessairement aux étangs piscicoles où les changements peuvent se faire au cours de la saison et des variations de conditions, liées par exemple aux pratiques de gestion.

Chaque producteur primaire, lorsqu'il est implanté dans le milieu, va modifier l'environnement en sa faveur. Le développement du phytoplancton entraîne une augmentation de la turbidité de l'eau. La pénétration de la lumière sera plus faible et le développement des macrophytes sera limité (Figure 7 ; Scheffer et Carpenter, 2003). Mais l'adaptation de certaines macrophytes (les hydrophytes à feuilles flottantes) leur permet de se développer dans des milieux turbides, à dominance phytoplanctonique, à condition d'avoir eu les conditions nécessaires pour leur développement en début de saison. Certaines sont également plus tolérantes à la turbidité, comme *Myriophyllum spicatum* et *Potamogeton crispus* (Francova *et al.*, 2019). A l'inverse, les macrophytes vont contribuer à maintenir une « phase claire » en limitant la remise en suspension du sédiment (Figure 7 ; Jeppesen *et al.*, 1997 ; Scheffer et Carpenter, 2003 ; Scheffer, 2004). Certaines espèces sont également productrices de composés allélopathiques qui vont inhiber le développement du phytoplancton.

Trois mécanismes principaux régulent la stabilité du système :

- Une augmentation de la concentration en nutriments tend généralement à également augmenter la turbidité. En étang, elle est due principalement au développement de la biomasse phytoplanctonique.
- Les macrophytes tendent à réduire la turbidité et un développement significatif entraîne une diminution de la concentration en nutriments dans la colonne d'eau. Elles favorisent le piégeage des nutriments dans le sédiment et limitent les processus de remise en suspension. Le phytoplancton, sans capacité à aller chercher ces nutriments dans le sédiment est donc défavorisé.
- Lorsque le seuil critique de turbidité est dépassé, les macrophytes disparaissent du milieu. L'écosystème est alors en phase « turbide » et dominé par le phytoplancton.

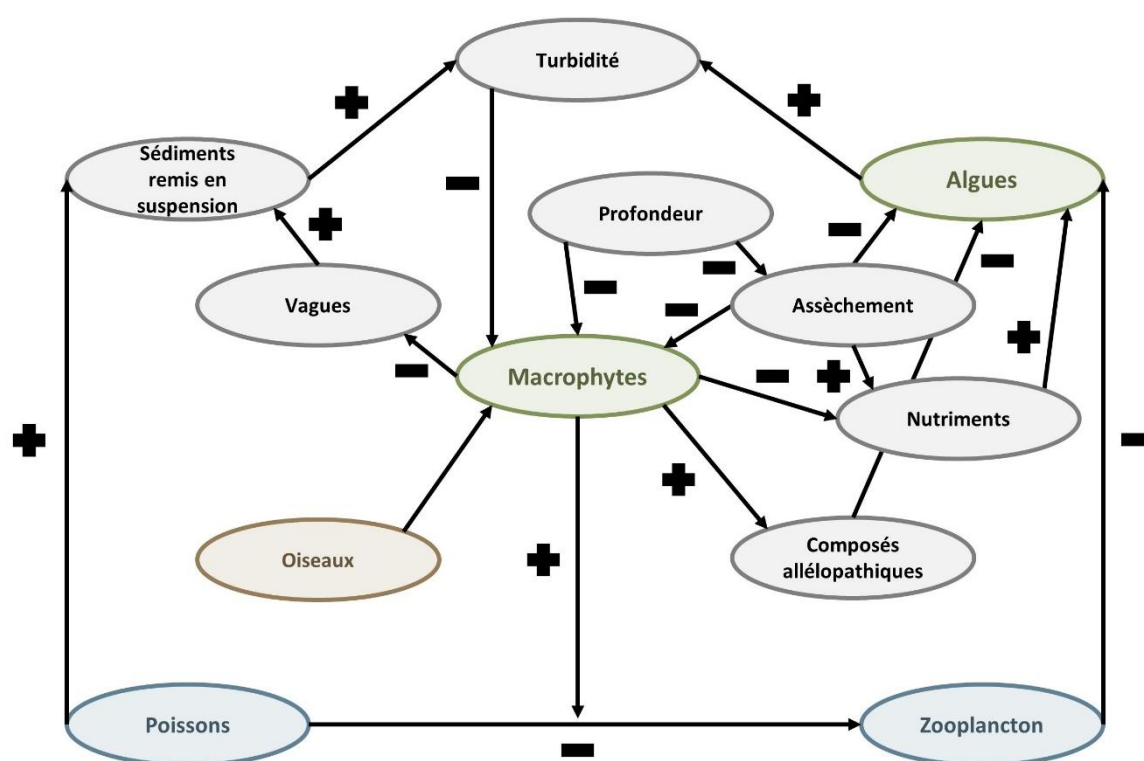


Figure 7 : Boucles de rétroaction et interactions entre les producteurs primaires et d'autres éléments du milieu aquatique (adapté d'après Scheffer and Carpenter, 2003).

Selon la dominance de l'un ou de l'autre, la concentration en nutriments est reliée à la turbidité par deux fonctions distinctes (Scheffer, 2004). Pour des concentrations intermédiaires, les deux états peuvent coexister, mais de manière instable. Dans le cadre de la pisciculture, il n'est généralement pas souhaitable d'avoir un étang dominé par l'un ou l'autre des producteurs primaires. Il est préférable d'être à cet « état instable » où les deux sont présents dans des proportions intermédiaires (Schlumberger et Girard, 2020). Nous avons vu que le phytoplancton et les macrophytes jouent tous les deux un rôle clé dans l'écosystème, à la fois pour la productivité mais également pour le maintien

de biodiversité et de services écosystémiques associés. L'intérêt pour tout gestionnaire est donc de parvenir à maintenir un équilibre fonctionnel entre la biomasse d'algues et de plantes aquatiques dans son étang. Le maintien de cet équilibre passe par une bonne connaissance du fonctionnement de l'écosystème et une gestion adaptée à chaque situation, en appliquant les pratiques piscicoles adaptées.

Zooplancton

Une seconde forme de plancton peuple les milieux aquatiques et notamment les étangs : le plancton animal, aussi nommé zooplancton. En consommant le phytoplancton, il joue un rôle essentiel pour transmettre l'énergie produite par la photosynthèse aux échelons supérieurs de la chaîne trophique (Oertli et Frossard, 2013). Ces organismes de petite taille sont une source privilégiée de nourriture pour de nombreux invertébrés et pour les poissons (Oertli et Frossard, 2013) comme les cyprinidés (Barbe *et al.*, 2000). Ils ont donc un rôle central clé dans l'écosystème et le transfert de l'énergie (Oertli et Frossard, 2013). Les plus petites formes seront consommées par les alevins alors que les plus gros individus serviront de ressource aux adultes planctophages. La taille des proies est liée à la taille de la bouche des poissons prédateurs (Horvath *et al.*, 2002 ; Oertli et Frossard, 2013).

Trois groupes principaux forment le zooplancton (Pourriot *et al.*, 1982) et font régulièrement l'objet de suivis dans les étangs : les Rotifères, les Copépodes et les Cladocères (Angélibert *et al.*, 2013 ; Schlumberger et Girard, 2020). Les Rotifères regroupent les espèces les plus petites, de l'ordre de quelques dixièmes de millimètres (Oertli et Frossard, 2013 ; Schlumberger et Girard, 2020). Ces Rotifères sont donc majoritairement prédatés par d'autres espèces carnivores, par les invertébrés et par les alevins de poissons. Les cils qu'ils possèdent autour de la cavité buccale (Oertli et Frossard, 2013) leur permettent d'attraper de petites proies telles que des bactéries, des ciliés, des algues ou encore des fragments organiques (Schlumberger et Girard, 2020). Certaines espèces de ce groupe sont utilisées comme bioindicateurs de la qualité de l'eau, principalement pour évaluer l'eutrophisation des étangs (Sladeczek, 1983 ; Berzins et Pejler, 1989 ; Mikschi, 1989).

Les Copépodes les plus souvent rencontrés dans les étangs sont divisés en deux groupes (Oertli et Frossard, 2013). D'un côté les Calanides (genre *Diaptomus*) regroupant des espèces herbivores et caractéristiques des étangs pauvres. Elles sont généralement consommées rapidement par les poissons et donc présentes dans le milieu uniquement en début de saison (Schlumberger et Girard, 2020). De l'autre nous retrouvons les Cyclopidés (genre *Cyclops*) avec des espèces carnivores. Elles se nourrissent d'autres formes de zooplancton voire de larves de poissons (Schlumberger et Girard, 2020).

Enfin, les Cladocères regroupent des organismes filtreurs (Amoros, 1996), jouant donc un rôle essentiel dans le recyclage de la matière dans les étangs. Ces espèces seront détritivores ou herbivores en consommant des algues microscopiques. Leur forme est proche d'un organisme généralement connu comme la « puce d'eau » : la Daphnie (Oertli et Frossard, 2013).

Le zooplancton est peu sensible à la qualité physico-chimique de l'eau mais peut réagir de manière importante aux perturbations brutales (Schlumberger et Girard, 2020). Néanmoins, sa densité et sa composition va varier au cours des saisons en fonction de nombreux paramètres (composition et disponibilité du phytoplancton, température et lumière, prédation). En dessous de 20°C, la reproduction et la croissance de nombreuses espèces sont par exemple limitées (Hillbricht-Ilkowska et Patalas, 1967 ; Bottrel *et al.*, 1976 dans Szumiec *et al.*, 2001).

Au début du cycle, durant le printemps, c'est principalement des rotifères avec des espèces de petite taille et un cycle court qui vont se développer. Elles consommeront les premières formes phytoplanctoniques qui se développent dans le milieu. Les formes plus grandes et avec un développement plus lent, majoritairement prédatrices, font leur apparition plus tardivement. Généralement, le printemps est associé avec un fort développement du zooplancton. Leur consommation abondante d'algues va entraîner une phase dite « claire » avec une transparence importante de l'eau. Cette forte densité de zooplancton permet également de subvenir aux besoins des poissons présents dans le milieu, et notamment des petits individus comme les alevins. Une trop forte densité de poissons et donc une consommation importante du zooplancton va à l'inverse entraîner un fort développement du phytoplancton et donner un milieu très turbide. Dans ces situations, le zooplancton sera constitué essentiellement de petites formes et le phytoplancton de grandes formes (Schlumberger et Girard, 2020). A l'inverse, dans des étangs avec de faibles densités de poissons, les grands Cladocères seront présents toute la saison.

La biomasse du zooplancton connaît généralement une chute au début de l'été (Vallod, 1984). Une forte proportion de cyanobactéries dans le phytoplancton limite la densité zooplanctonique. En effet, ces cyanobactéries ne sont que faiblement consommées par le zooplancton (Didier, 2003). Cette tendance s'explique aussi par la prédation causée par les juvéniles de poissons nés durant le printemps (Barbe *et al.*, 2000; Vakkilainen *et al.*, 2004).

A la fin de l'été, avec la disparition des cyanobactéries et avec un changement de régime alimentaire des poissons, le zooplancton va connaître une nouvelle augmentation. A cette période, les poissons seront principalement consommateurs de macro-invertébrés. Ces variations semblent correspondre à des changements de population (Schlumberger et Girard, 2020). Les deux pics de proliférations du

zooplancton se font à des densités similaires lorsque l'empoissonnement a été réalisé de manière « optimale » (Grygiereck, 1979).

Durant les mois plus froids (fin d'automne et hiver), en raison d'une photopériode et d'une production primaire faibles, la biomasse de zooplancton reste faible (Oertli *et al.*, 2013).

Nous voyons bien ici le rôle clé que joue ce taxon dans le fonctionnement de l'écosystème. Le suivi des populations permet, dans le cadre de la pisciculture, d'ajuster et de préconiser certaines pratiques comme l'apport d'aliments ou encore la fertilisation (Schlumberger et Girard, 2020). L'alimentation des poissons permet en partie de les détourner de la source naturelle que constitue le zooplancton. L'apport de matières organiques comme du fumier favorise la présence de cortèges bactériens pour la décomposition. Ces organismes servent d'alimentation à certaines espèces du zooplancton.

Macro-invertébrés

De nombreux macro-invertébrés peuplent les étangs. La majorité est composée d'insectes (hexapodes, 6 paires de pattes), pour la plupart au stade larvaire et dont la forme adulte devient terrestre (Oertli et Frossard, 2013). Les ordres prédominants sont les diptères, les coléoptères, les hétéroptères ou encore les odonates (Oertli *et al.*, 2000 ; Bazzanti *et al.*, 2003 ; Angélibert, 2004). Ces derniers, comprenant par exemple les libellules, sont très souvent étudiés car les formes adultes sont facilement reconnaissables et emblématiques des milieux aquatiques. Certaines espèces sont, de plus, menacées ou endémiques de certaines régions. Les populations de ces insectes sont très fluctuantes au cours des saisons. Ils sont généralement peu présents pendant la période hivernale et se redéveloppent durant le printemps et l'été (Boix *et al.*, 2005). Ils constituent une source d'alimentation importante pour les vertébrés aquatiques comme les poissons, au même titre que le zooplancton (Tachet *et al.*, 2010 ; Angélibert *et al.*, 2013). Les régimes alimentaires, les habitats et le rôle écologique de tous ces insectes sont très divers. Certaines espèces seront détritivores à la surface du sédiment, d'autres à tendance herbivore et brouteuses des biofilms et certaines prédatrices d'autres macro-invertébrés voire de petits poissons pour les plus grosses larves.

Après les insectes, d'autres groupes forment également les macro-invertébrés. Nous pouvons citer les mollusques, les oligochètes ou encore les hirudinées (Angélibert *et al.*, 2013). Les mollusques aquatiques retrouvés en étang sont divisés dans deux grands groupes : les gastéropodes et les bivalves. La coquille des premiers est conique et spiralée alors que chez les seconds elle est, comme son nom l'indique, en deux parties (deux valves) pouvant s'ouvrir ou se fermer (Oertli et Frossard, 2013). Les populations de ces invertébrés sont généralement importantes dans les écosystèmes jeunes, puis diminuent avec les années. Les gastéropodes sont des brouteurs de périphyton voire de macrophytes

en fonction de leur taille. Ils servent de nourriture à d'autres invertébrés, aux poissons ou encore aux amphibiens.

Les oligochètes sont, quant à eux, généralement présents dans les étangs avec de fortes concentrations en matière organique. Ils permettent un brassage des couches superficielles des sédiments et favorisent ainsi le recyclage (Angélibert *et al.*, 2013 ; Oertli et Frossard, 2013). Ils peuvent, de ce fait, être considérés comme « des agents naturels de la dépollution des sédiments » (Oertli et Frossard, 2013). Ils peuvent de plus servir comme bio indicateur pour évaluer la qualité de l'eau. La présence de certaines espèces est en effet fortement liée à la qualité physico-chimique de l'eau et des sédiments (Macan, 1981). Un indicateur a été mis au point par Lafont (2007) et permet d'évaluer l'état des sédiments d'un plan d'eau : l'IOBL (Indice Oligochètes de Bioindication Lacustre). Des sédiments oligotrophes auront un potentiel et une charge en oligochètes faibles alors que des sédiments eutrophes auront un potentiel et une charge élevée (Oertli et Frossard, 2013). Ils peuvent également donner des informations sur la structure spécifique et la charge biodégradable des sédiments mais également sur leur potentiel métabolique (Oertli et Frossard, 2013).

Lors de fortes pollutions organiques, les dernières espèces présentes sont souvent les sangsues (ou hirudiniées), qui peuvent résister plus facilement dans des milieux très pauvres en oxygène (Tachet *et al.*, 2010).

Poissons

Les étangs offrent une importante diversité d'habitats et de ressources (détritus, planctons, invertébrés, amphibiens), ce qui permet à de nombreuses espèces d'y vivre. Hormis les espèces présentant une affinité pour le courant (dites rhéophiles, comme le barbeau par exemple) et pour les fortes concentrations en oxygène (dites oxyphiles comme les salmonidés), une trentaine est couramment rencontrée dans ces milieux (Oertli et Frossard, 2013). La grande majorité de ces espèces appartient à l'infra-classe des téléostéens : les poissons possédant un squelette totalement ossifié. Certaines sont présentes dans les étangs de manière naturelle et d'autres le sont pour des vocations en lien avec les usages des étangs (pisciculture, pêche sportive et de loisir ou encore ornement).

En lien avec la diversité d'habitats et de ressources évoquée dans le paragraphe précédent, les poissons d'étang possèdent une variété de morphologies, de régimes alimentaires et de stratégies de reproduction.

Nous pouvons citer dans un premier temps les poissons benthiques, vivant et se nourrissant majoritairement dans le fond de l'étang et à la surface des sédiments. Ils présentent un corps haut et comprimé latéralement, qui sera adapté à des eaux stagnantes et qui permettra de se déplacer

facilement dans des habitats complexes (avec une forte densité de macrophytes par exemple). Parmi eux, nous retrouvons deux espèces classiques en étangs piscicoles : la tanche (*Tinca tinca*) et la carpe commune (*Cyprinus carpio*). Dans les étangs piscicoles d'Europe, c'est cette espèce qui est majoritairement produite (Korinek *et al.* 1987). Elle est omnivore avec un régime alimentaire pouvant varier au cours des saisons. Elle consomme à la fois des larves d'insectes et du zooplancton (Horvath *et al.*, 2000), mais s'adapte également très bien à des sources de nourriture externes. La carpe sera ainsi benthophage durant l'hiver, zooplanctonophage au printemps puis omnivore durant l'été (Angélibert *et al.*, 2013 ; Oertli et Frossard, 2013).

A l'inverse, d'autres espèces vont vivre et se nourrir dans la colonne d'eau ou proche de la surface. Dans les étangs piscicoles, la carpe est produite avec des poissons « blancs », à tendance herbivore, comme le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) et le gardon (*Rutilus rutilus*). Ce dernier montre une préférence pour les aliments végétaux et les détritiques (Oertli et Frossard, 2013).

Ces deux espèces forment la source d'alimentation préférentielle d'un autre groupe d'espèces piscicoles : les piscivores. Nous retrouvons ici des espèces emblématiques des étangs comme le brochet (*Esox lucius*) et le sandre (*Sander lucioperca*). Nous pouvons également citer la perche commune (*Perca fluviatilis*). A l'inverse de la carpe, ces poissons ont un corps cylindrique, musculeux et flexible et sont munis d'une large nageoire caudale. Cette morphologie leur permet de chasser à l'affût avec des attaques foudroyantes (Oertli et Frossard, 2013). Les ressources alimentaires utilisées peuvent varier au cours de l'ontogénie. La taille des proies augmente en même temps que la croissance du poisson. Un brochet juvénile consommera principalement du zooplancton au cours des premiers stades de vie et prédatra des petits poissons ensuite.

En plus de ces espèces historiquement produites dans les étangs européens, d'autres, non endémiques, ont fait leur apparition plus récemment. Leurs vocations peuvent être diverses mais généralement elles permettent soit de valoriser de nouveaux types de ressources ou de répondre à des contraintes liées au changement climatique. Nous pouvons citer par exemple l'amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*) et le black-bass (*Micropterus salmoides*). Concernant la première, il s'agit d'une espèce de carpe, originaire d'Asie et exclusivement herbivore. Elle peut être intégrée dans les étangs dominés par les macrophytes afin d'utiliser cette ressource pour assurer sa croissance. Mais sa présence peut également avoir des impacts négatifs forts sur la couverture et la diversité des plantes aquatiques si elle est présente en trop grande quantité. Quant à la seconde, elle est originaire d'Amérique du Nord et a été introduite à la fois pour sa meilleure résistance aux fortes températures en comparaison aux autres prédateurs que sont le brochet et le sandre. De plus, les deux espèces présentent un intérêt important pour les pêcheurs de loisir.

Comme pour tous les autres écosystèmes, les étangs sont sujets à des invasions. Il est donc fréquent de retrouver dans certains d'entre eux des espèces exotiques envahissantes. Les plus répandues dans les étangs piscicoles européens sont la perche soleil (*Lepomis gibbosus*), le poisson chat (*Ameiurus melas*) ou encore le pseudorasbora (*Pseudorasbora parva*). Ces trois espèces sont connues comme étant omnivores et opportunistes. En France, elles sont classées comme espèce susceptible d'engendrer des déséquilibres écologiques » (Pascal *et al.*, 2006). Le pseudorasbora est même classé comme espèce nuisible au niveau mondial (Oertli et Frossard, 2013). En effet, de par leur régime alimentaire (consommation d'œufs d'autres espèces par exemple), la compétition qu'elles engendrent vis-à-vis des ressources, leur capacité à se reproduire rapidement, à résister à de fortes températures ou encore leur résistance à certaines maladies et parasites, elles vont entraîner une perte de production mais également des déséquilibres dans le fonctionnement de l'écosystème et une perte de biodiversité. Leur arrivée dans les étangs se fait souvent par le biais des eaux de remplissage et des connections entre les différents milieux aquatiques. En pisciculture, elles peuvent également provenir d'empoissonnages mal maîtrisés et de lots de poissons mal triés. N'étant aujourd'hui pas valorisées dans les filières de transformation et donc non pesées lors des pêches, il est difficile de quantifier leur présence.



Figure 8 : Illustration de différentes espèces de poissons pouvant vivre en étang. Dans le sens de la lecture : perche commune, gardons, rotengles, pseudorasboras (photographie 1), carpe miroir (2), brochet (3), et carassins (4).

Afin justement de limiter l'apparition et le développement de ces espèces, les empoissonnements d'étangs en France sont cadrés par la législation (article L432.10 du Code de l'Environnement pour le choix des espèces et L432.12 pour leur origine) (Oertli et Frossard, 2013).

La densité et les espèces de poissons présentes dans les étangs peuvent avoir des effets importants dans le fonctionnement de l'écosystème, de par leur position au sommet de la chaîne trophique (effet top-down). Pour un bon fonctionnement et pour le maintien de la biodiversité, le choix des espèces et leurs proportions doivent être réfléchis (voir Empoisonnage, page 37).

4. Cycle du carbone dans les étangs

Les étangs, en tant que composants vitaux des écosystèmes aquatiques, représentent des hot spots pour les processus biogéochimiques et participent de ce fait activement au cycle du carbone. C'est un processus fondamental qui influence à la fois la dynamique climatique et la biodiversité sur notre planète. Le cycle du carbone dans les étangs implique des interactions complexes entre l'atmosphère, l'eau et sa biocénose mais également avec les sédiments (Figure 9).

Au début du cycle, comme dans tous les écosystèmes, la source de l'énergie (et donc du carbone) est le soleil. En effet, il est indispensable aux producteurs primaires pour la réalisation de la photosynthèse (Oertli et Frossard, 2013). Au même titre que le phytoplancton, les plantes aquatiques jouent un rôle central en absorbant le dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique lors de la photosynthèse (Oertli et Frossard, 2013). Cette réaction transforme le carbone en glucides, libérant simultanément de l'oxygène dans le milieu. Ce dernier est essentiel pour permettre la vie de nombreux autres organismes. De plus, ces glucides deviennent ensuite la base alimentaire pour les consommateurs primaires, qui intègrent ainsi le carbone dans leur propre biomasse. De cette manière, nous avons un transfert du carbone dans tous les organismes de la chaîne trophique (Oertli et Frossard, 2013). Ces deux éléments rendent les producteurs primaires indispensables au bon fonctionnement de l'écosystème aquatique. La nuit, sans rayonnement solaire, le processus s'inverse, les producteurs primaires respirent. Ils utilisent l'oxygène dissous dans l'eau et relâchent du CO_2 . Un étang peut donc être de manière alternative, à l'échelle d'une journée, un puits ou une source de CO_2 pour l'atmosphère. Dans le cas d'un écosystème dominé par les macrophytes, il pourra par exemple être un puits de carbone durant l'été et devenir une source l'automne en lien avec la décomposition des organismes.

Cette matière produite au sein de l'étang est appelée matière autochtone (Oertli et Frossard, 2013). D'autres sources de matière sont possibles, extérieures à l'écosystème aquatique, alors qualifiées de matières allochtones (Oertli et Frossard, 2013), comme par exemple être des feuilles mortes dans le

cas d'étangs bordés par des arbres. Mais également, dans le cas d'étangs servant à la pisciculture, de matière provenant des interventions humaines (voir Pratiques de gestion piscicole, Oertli et Frossard, 2013).

Lorsque tous ces organismes meurent, une partie de la matière organique qu'ils contiennent se dépose au fond de l'étang, et forme les sédiments. Cette sédimentation fait des étangs des réservoirs, à plus ou moins long terme, de carbone (Sun et al., 2020). En fonction du type de matière organique et des conditions à la surface des sédiments, elle peut être piégée dans les sédiments de manière prolongée. La décomposition de ces matières organiques dans les sédiments va donc être un processus clé.

Sous des conditions anaérobies, divers cortèges bactériens vont décomposer ces matières organiques. Les sédiments sont donc le lieu de processus produisant principalement trois gaz (Davidson *et al.*, 2015) : le dioxyde de carbone (CO_2), le méthane (CH_4) et l'oxyde nitrique (N_2O) et ils jouent un rôle crucial dans les cycles et processus biogéochimiques (Chen *et al.*, 2020). Il s'agit de trois gaz à effet de serre. Le méthane a un effet de serre plus puissant que le dioxyde de carbone (28 fois supérieur), et ses émissions jouent un rôle majeur dans le contexte du changement climatique. Une moitié des émissions totales de méthane proviendraient des écosystèmes aquatiques (Rosentreter *et al.*, 2021). En plus de l'oxygène, la température est un facteur majeur qui contrôle l'activité bactérienne et donc les flux de carbone. Les émissions de N_2O sont, de manière quantitatives, moindres mais son pouvoir de réchauffement global est de presque 300 fois supérieur à celui du CO_2 . Ce gaz est produit principalement par l'oxydation et la réduction de l'azote (N) via la nitrification et la dénitrification microbiennes (DeSontro *et al.*, 2018). Tous les écosystèmes aquatiques continentaux sont de ce fait des sources de gaz à effet de serre (Cole *et al.*, 1994).

Les émissions de ces trois gaz dans l'atmosphère peuvent prendre différentes formes. Nous distinguons d'un côté la diffusion et de l'autre l'ébullition. Les flux diffusifs correspondent aux échanges gazeux entre l'eau et l'atmosphère. En fonction de différents paramètres, tels que la température de l'eau et de l'air, la pression atmosphérique ou encore le vent, la capacité de dissolution des gaz varie. Lorsqu'elle diminue, le milieu aquatique devient une source de gaz à effet de serre. Les gaz présents dans l'eau sont relâchés vers l'atmosphère.

En ce qui concerne le méthane, un deuxième type d'émissions existe. Il s'agit de bulles de méthane remontant depuis les sédiments directement à travers la colonne d'eau. Ces émissions résultent souvent d'une décomposition bactérienne sans oxygène, favorisant la production de méthane. Ce flux peut représenter la majorité (40 à 60%) des émissions de CH_4 dans certains milieux aquatiques, notamment ceux de petite taille (Beaulieu *et al.*, 2016 ; Audet *et al.*, 2017 ; Dong *et al.*, 2023). Mais sa variabilité spatiotemporelle peut le rendre difficile à mesurer (Beaulieu *et al.*, 2016).

De par ces sources d'émissions, les petits plans d'eau et les étangs peu profonds peuvent être des sources significatives de CO_2 et de CH_4 (Cole *et al.*, 2007 ; Battin *et al.*, 2009 ; Bastviken *et al.*, 2011 ; Raymond *et al.*, 2013 ; Regnier *et al.*, 2013 ; DelSontro *et al.*, 2018). Comme nous l'avons vu, tous ces flux se caractérisent par une variabilité temporelle ou spatiale importantes, qui les rendent difficiles à mesurer et donc à estimer à l'échelle globale de tous les étangs du globe. Les écosystèmes aquatiques ont un double rôle, en ce sens qu'ils peuvent simultanément agir comme source de carbone pour l'atmosphère, tout en accumulant et en stockant le carbone dans leurs sédiments (Prairie *et al.*, 2018).

Le changement climatique et le réchauffement global risquent de venir modifier tous ces processus. Une augmentation de la température peut entraîner une eutrophisation plus importante de nombreux milieux aquatiques (Jeppesen *et al.*, 2014). Elle peut également favoriser le développement des producteurs primaires. Toutes ces modifications peuvent à la fois entraîner une sédimentation et un stockage plus conséquents mais également une augmentation et une modification des patterns des émissions de gaz à effet de serre (Davidson *et al.*, 2015 ; Fusé *et al.*, 2016 ; Audet *et al.*, 2017 ; Sun *et al.*, 2021 ; Zhang *et al.*, 2022). Un assèchement partiel ou total des étangs, en favorisant la décomposition des matières organiques qui se sont accumulées, va entraîner une augmentation des émissions de gaz à effet de serre et donc du relargage de carbone dans l'atmosphère. Il a par exemple été démontré que les zones de marnage (avec des fluctuations de niveau d'eau) favorisent les émissions (Prairie *et al.*, 2018).

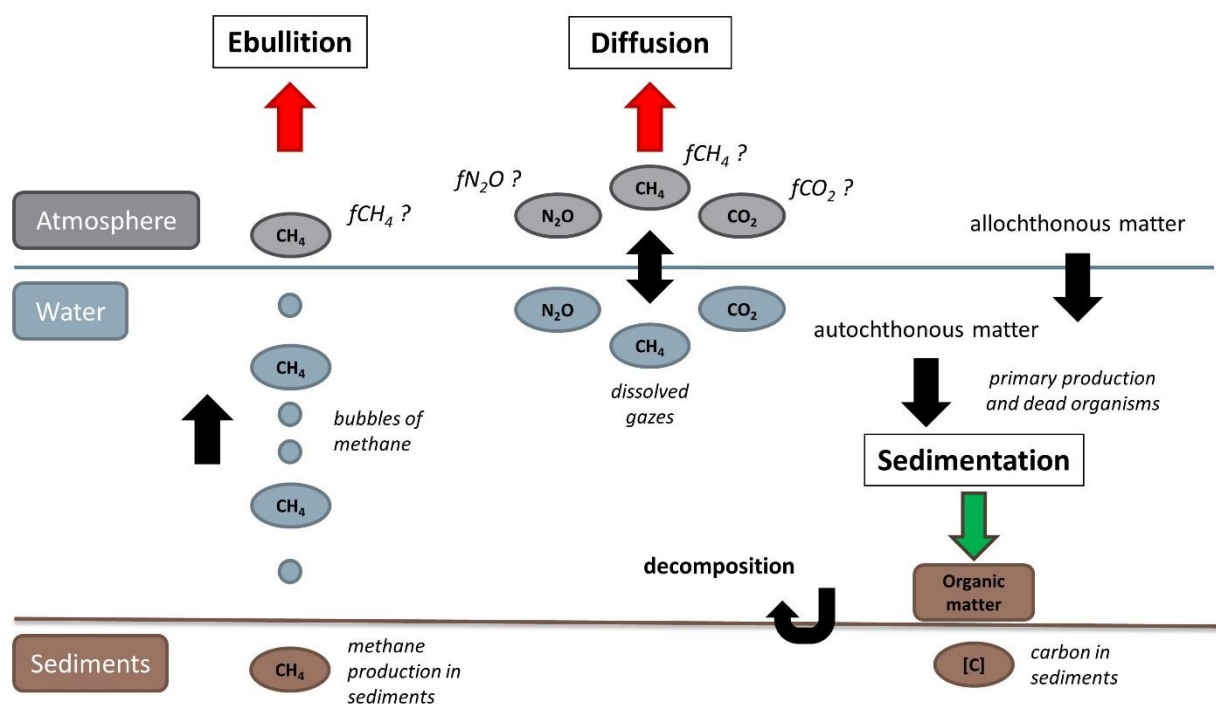


Figure 9 : Processus de sédimentation et d'émissions de gaz à effet de serre dans les étangs.

Les recherches portant sur les émissions de gaz à effet de serre et de stockage de carbone par les écosystèmes sont relativement récentes. Concernant les milieux aquatiques et les étangs, c'est d'autant plus le cas et de nombreuses études ont été publiées ces dernières années. Ce travail a encore été peu entrepris sur les étangs piscicoles spécifiquement. Certains travaux portent séparément sur certains types d'émissions ou sur le stockage mais aucun ne traite de manière combinée tous ces aspects. Cependant il semblerait néanmoins que le bilan carbone (stockage et émissions) des étangs piscicoles soit corrélé à la fois à leur niveau trophique et aux pratiques appliquées (Davidson *et al.*, 2015 ; Gregg *et al.*, 2021).

5. Pratiques de gestion piscicole

En étang, les pratiques piscicoles, leviers à disposition des pisciculteurs pour les aider dans leur objectif de production, sont assez limitées. Leur mise en application et leur degré d'intensité varient de manière importante entre les régions mais également entre les gestionnaires. Cela va de systèmes purement extensifs, avec une densité de poissons très faible et aucun autre intrant, à des systèmes plus intensifiés, où la densité de poissons stockés est plus élevée, avec une fertilisation, du chaulage, un nourrissage, voire une aération de l'eau durant l'été pendant les périodes les plus critiques (Kestemont, 1995).

Les pratiques de gestion piscicoles majeures en étang sont donc au nombre de cinq : le choix des espèces de poissons et leur quantité, les apports de fertilisants, de chaux, d'aliments et la mise en assec. Les principaux apports ont un objectif commun, favoriser le développement des producteurs primaires et la productivité primaire du milieu afin, par effet *bottom-up*, d'augmenter la présence et la quantité de producteurs secondaires (zooplancton et macro-invertébrés), source de nourriture pour les consommateurs situés en haut de la chaîne trophique (les poissons). Le cycle de production en pisciculture extensive et les pratiques associées sont présentés dans la Figure 12.

Le pisciculteur assure également la gestion de l'eau, que ce soit au niveau de l'étang ou des chaînes d'étangs et du paysage dans son ensemble. La première pratique, centrale, est de s'assurer du bon remplissage des étangs avant de pouvoir les empoissonner.

Empoisonnage

Pour produire du poisson, il faut tout d'abord en introduire dans le milieu. Cela paraît évident mais derrière cette action se cache une pratique à part entière, pilotée par les gestionnaires et pouvant avoir de nombreux effets sur le fonctionnement de l'écosystème. Le pisciculteur va avoir la main d'une part sur la densité globale mais également sur la répartition des différentes espèces (et leur stade de développement) au sein de la polyculture. Ces choix se font selon plusieurs critères (Schlumberger et Girard, 2020). Nous pouvons citer :

- Les objectifs de production, pour l'étang en lui-même mais également à l'échelle du système de production dans son ensemble ;
- Les débouchés et les filières de valorisation existantes ;
- Le potentiel intrinsèque et la typologie de l'étang ;
- La disponibilité des différentes espèces, au sein de l'exploitation ou des marchés locaux ;
- La complémentarité des espèces et de leurs régimes alimentaires ;

- La réglementation en vigueur, pour les espèces non endémiques.

Dans la majorité des cas, la polyculture respecte souvent un ratio de 5 à 15% de poissons carnassiers et de 85 à 95% poissons de poissons benthiques, omnivores ou herbivores.

L'empoissonnage a généralement lieu entre mars et avril, dès lors que l'eau commence à se réchauffer et que la pression de prédation de certains oiseaux piscivores diminue. Pendant les mois suivants, jusqu'à l'automne, les poissons vont grossir voire se reproduire. Ils seront ensuite pêchés pendant l'automne ou l'hiver. Dans de nombreuses régions piscicoles, les poissons sont donc pêchés tous les ans, impliquant de ce fait une vidange de l'étang annuelle (Figure 13). Mais dans certains systèmes, cette vidange et cette pêche se font sur des pas de temps plus longs, de deux ans par exemple (c'est le cas dans les étangs du Midden-Limburg en Belgique).

Comme nous l'avons évoqué précédemment, les poissons, de par leur position au sommet de la chaîne trophique, vont avoir un effet (*top-down*) sur les autres compartiments. De ce fait, la définition de la composition de la polyculture est un enjeu majeur, à la fois pour la production, mais également pour le maintien d'autres services rendus par les étangs tels que la conservation de la biodiversité par exemple.



Figure 10 : Diversité d'espèces piscicoles (perches communes et soleils, gardons, rotengles, pseudorasboras).

Fertilisation

Comme énoncé dans le paragraphe introductif, les apports de matière et de nutriments dans le milieu ont pour objectif principal de stimuler la production primaire, favorable à la production de poisson. C'est notamment cette visée-là qui est donnée à la fertilisation. Elle peut prendre deux formes principales : une fertilisation organique ou une fertilisation minérale. De plus, les apports peuvent être fractionnés au cours de la saison de production ou apportés sur une seule fois au démarrage.

De par les liens historiques forts entre la pisciculture en étang et l'élevage, la fertilisation était majoritairement réalisée grâce à des apports de matière organique par des fumiers ou des lisiers. Les plus utilisés sont ceux de bovins, de porc ou encore de volailles. Ils sont généralement déposés dans l'étang avant son remplissage ou sur les bordures. Les doses apportées vont en moyenne d'une à trois tonnes par hectare (Wohlfarth et Schroeder, 1979 ; Horvath *et al.*, 2002 ; Schlumberger et Girard, 2020). D'une espèce à l'autre et d'un élevage à l'autre, les teneurs en éléments minéraux (carbone, azote, phosphore) ainsi qu'en matière organique et en bactéries vont varier (Wohlfarth et Schroeder, 1979 ; Schlumberger et Girard, 2020). Un fumier de porcs et de bovins peut avoir un rapport C/N de 18 à 30 alors qu'un fumier de volaille sera plutôt entre 10 et 15 (Bodet *et al.*, 2001). La concentration de ces teneurs est essentielle pour permettre de doser correctement les apports. En plus de permettre des apports de nutriments essentiels aux producteurs primaires, ces intrants organiques vont favoriser le développement du zooplancton et des petits invertébrés consommateurs des bactéries et de la matière organique présentes (Vallod et Wezel, 2010 ; Schlumberger et Girard, 2013). Tous ces organismes pourront être consommés par les poissons et seront essentiels notamment à la croissance des alevins (Horvath *et al.*, 2002 ; Schlumberger et Girard, 2013). La minéralisation lente de cette matière organique va permettre une disponibilité progressive des nutriments dans l'eau. Si l'apport est fractionné, la concentration en nutriments sera optimale pendant toute la saison de production. Mais généralement les apports de fumier sont réalisés qu'une seule fois au démarrage. A l'inverse de ces fumiers, les lisiers, de par leur composition et leur dissolution plus rapide, vont avoir une action plus rapide (Horvath *et al.*, 2002). Elle sera généralement efficace (Horvath *et al.*, 2002) mais nécessitera néanmoins une vigilance accrue sur la date et la dose apportée afin d'éviter les blooms algaux. Leur concentration en matière organique étant plus faible (Bodet *et al.*, 2001), leur action sera moins durable dans le temps.

Plus récemment, la fertilisation à base d'intrants inorganiques s'est développée. Il s'agit principalement d'apports d'azote ou de phosphore sous forme d'engrais de synthèse : ammonitrate ou superphosphate. Ils peuvent parfois être combinés à du potassium. Ces engrais sont apportés généralement sous forme liquide et sont donc directement disponibles pour les producteurs primaires, notamment pour favoriser le développement du phytoplancton (Schlumberger et Girard, 2020). Mais

il est aussi envisageable de les apporter sous forme solide. Dans ce cas-là leur dissolution sera un peu plus lente et leur effet légèrement différé. En plus de l'effet de stimulation de la productivité primaire, ces apports minéraux peuvent avoir un effet correctif. En effet, le développement des producteurs primaires et notamment celui des algues est conditionné par le rapport N/P (concentrations en azote et en phosphore totaux dans l'eau). Si ce ratio est en dessous de 5-8, le développement des cyanobactéries et le risque de bloom associé sera important (Barica et al, 1980 ; Leonardson et Ripl, 1980 ; Seymour, 1980). A l'inverse, avec un ratio supérieur à ces valeurs, c'est le développement des chlorophycées (Biro, 1995) voire des macrophytes qui sera favorisé. En Dombes, des travaux de recherche menés à l'ISARA ont permis de préconiser des apports de solution ammoniacale à 39% à hauteur de 40 litres par hectare (Chuzeville *et al.*, 2018) afin de limiter le risque de développement de cyanobactéries, dans des étangs où l'azote est largement limitant. Ces apports se font au printemps (Figure 12) quand certaines conditions sont respectées. Il faut donc que la température de l'eau soit comprise entre 18 et 25°C, que la concentration en chlorophylle a soit inférieure à 80 µg/L, que les cyanobactéries représentent moins de 20% de cette biomasse et enfin que la concentration en azote dans l'eau soit inférieure à 0,5 mg/L. Si ces conditions ne sont pas respectées, la fertilisation pourra être sans effets ou à l'inverse la cause de blooms algaux non désirés. Au même titre que les fumiers, la composition des engrais de synthèse varie en fonction des produits. Il est donc indispensable de connaître leur composition afin d'ajuster au mieux les apports, selon l'étang et sa disponibilité en nutriments.

Un apport combiné de fumier et d'engrais minéraux peut augmenter de manière significative les rendements piscicoles (Dimitrov, 1974 ; Schroeder, 1978), à condition qu'ils soient réalisés de manière adaptée à l'étang, son fonctionnement et la composition de la polyculture associée.

Chaulage

Toujours avec l'objectif de maintenir et d'améliorer la qualité de l'eau dans les étangs dans une perspective d'une bonne productivité (biologique et piscicole), nous retrouvons le chaulage. Cette technique consiste à ajouter du carbonate de calcium (chaux), principalement pour augmenter et réguler le pH du milieu. Le chaulage contribue à neutraliser l'acidité de l'eau, créant ainsi un environnement propice à la croissance et à la reproduction des espèces aquatiques. Comme les autres pratiques, il a donc de nombreux effets sur les compartiments et les communautés (Horvath *et al.*, 2002). Le calcium fait partie des éléments de base de la productivité d'un étang (Schlumberger et Girard, 2020).

La chaulage et l'augmentation du pH dans les sédiments et dans l'eau va jouer sur de nombreux processus chimiques. En effet, cela va notamment contrôler les échanges de nutriments entre les

sédiments et l'eau. Des valeurs de pH hautes permettent un relargage plus important du phosphore, qui sera utilisé pour la production primaire (Boyd, 1990 ; Biro, 1995). Le chaulage va également augmenter l'activité microbienne, ce qui permet une meilleure dégradation de la matière organique et donc un recyclage de la matière dans les couches supérieures des sédiments (Boyd, 1990). L'augmentation de l'alcalinité de l'eau va avoir deux effets majeurs. D'une part une augmentation de la concentration en CO_2 disponible pour la photosynthèse et de l'autre un effet tampon sur le pH de l'eau, limitant ses variations. Les variations journalières, liées à l'activité photosynthétique, dans les étangs chaulés seront donc plus faibles que dans les étangs non chaulés.

Ces apports de calcium sont également favorables à la croissance de tous les vertébrés dont font partie les poissons. Dans la majorité des situations, ils sont réalisés pendant la phase d'assec (Figure 12). Différents produits peuvent être épandus sur le fond de l'étang avant sa remise en eau. Plusieurs formes de chaux existent tels que la chaux vive (CaO), la chaux hydratée (Ca(OH)_2), ou encore le calcaire à hauteur d'1 à 1,5 tonnes par ha (CaCO_3). Pendant l'assec, la chaux vive peut être épandue à hauteur de 250-300 kg/ha (Schlumberger et Girard, 2020). Selon la forme, différents dosages seront appliqués. Le chaulage peut également être réalisé directement sur l'eau. Cette pratique, moins répandue, nécessite des équipements spécifiques. Dans tous les cas, ces apports sont majoritairement réalisés pendant l'hiver, profitant ainsi que les étangs soient vides. Cela permet, de plus, d'avoir un pH suffisamment élevé (7-8) pour que la minéralisation de la matière organique apportée lors des fertilisations puisse se faire correctement (Horvath *et al.*, 2002). Cependant, un pH trop haut (> 9) couplé à un apport direct d'azote entraîne une augmentation concentration en ammonium, jusqu'à des niveaux pouvant être toxiques pour les organismes (Biro, 1995).

L'utilisation de chaux vive pendant la phase d'assec peut aussi avoir comme objectif un assainissement de l'étang en détruisant des pathogènes, des bactéries ou des espèces non désirées (Boyd, 1990; Brönmark et Hansson, 2005).

Alimentation

Malgré que nous soyons dans le cadre d'une pisciculture extensive, les densités de poissons sont plus importantes que celles présentes dans des milieux naturels. De ce fait, un apport extérieur d'aliments est souvent pratiqué (Korinek *et al.*, 1987). Son objectif est simple, assurer une croissance optimale des poissons lorsque les ressources naturelles (macrophytes, algues, zooplancton, larves et adultes d'insectes, crustacés et autres poissons) ne sont pas suffisantes dans le milieu (Schlumberger et Girard, 2020). Cet aliment artificiel peut prendre plusieurs formes. Dans de nombreuses situations il s'agit de pellets constitués à base de farines végétales ou animales. Leur composition est optimisée pour subvenir aux besoins des poissons élevés et ainsi assurer leur croissance. Différents produits, avec

des compositions et des tailles différentes, existent pour s'adapter aux espèces, aux tailles des individus et à la période de l'année. Dans certaines situations, diverses graines et céréales, entières ou concassées peuvent également être distribuées. Leur coût est généralement plus faible et leur utilisation se retrouve fréquemment lorsque les pisciculteurs ont une double activité agricole, ou maintiennent des liens forts avec les agriculteurs environnants.

Un suivi régulier des concentrations en zooplancton permet de gérer au mieux ces apports (Korinek *et al.*, 1987) et ainsi limiter les charges associées. Généralement, ils démarrent en sortie d'hiver-début du printemps, lorsque l'eau est encore froide ($< 18^{\circ}\text{C}$) et que les ressources sont faiblement disponibles. A cette période, l'alimentation artificielle est essentielle pour assurer la survie des empoissonnages. La deuxième phase principale d'alimentation est durant l'été où de la même manière les densités de zooplancton sont plus faibles (Horvath *et al.*, 2002). La combinaison d'apports d'aliments et de fumier permet d'augmenter les rendements dans des étangs « pauvres » en ressources naturelles, historiquement peu productifs (Wohlfarth et Schroeder, 1979).



Figure 11 : Système flottant et autonome (alimentation photovoltaïque) pour la distribution d'aliments en étang.

L'assec

Les étangs piscicoles sont vidés lors de la pêche et dans la majorité des cas, remis en eau dans les jours-semaines suivants. Mais ils peuvent également être laissés à sec pour une saison entière (généralement de novembre-février à septembre-octobre), c'est l'assec (Figure 12 et Figure 13). Cette pratique est moins répandue que celles présentées précédemment mais elle est néanmoins appliquée dans plusieurs régions piscicoles (Horvath *et al.*, 2002 ; Lierdeman, 2013), entre autre historiquement en Dombes.

Il s'agit d'une perturbation majeure pour l'écosystème aquatique mais qui présente plusieurs objectifs et intérêts. Le principal, c'est de permettre la minéralisation de la matière organique qui s'est accumulée dans les sédiments pendant les années de production en eau (Lierdeman, 2013 ; Aubin *et al.*, 2017). Les nutriments seront ainsi disponibles pour les producteurs primaires lors de la remise en eau (Lierdeman, 2013 ; Aubin *et al.*, 2017). Cette pratique va également venir rajeunir l'écosystème en stoppant la succession écologique qui emmenait à terme l'étang vers son atterrissement. De ce fait, cela va permettre de favoriser, lors de la remise en eau certaines espèces, notamment des flores spécifiques à cette perturbation, avec des espèces amphibies, moins compétitrices, nécessitant cette alternance de phases en eau et à sec. Nous pouvons par exemple citer la fougère aquatique *Marsilea quadrifolia* (Lierdeman, 2013). De la même manière que pour les étangs temporaires, cette mise en assec volontaire promeut une flore spécifique, avec un cycle de vie court (Fontanilles *et al.*, 2023). L'augmentation du niveau trophique au fil des années conduit à l'élimination de ces espèces rudérales au profit d'espèces plus compétitives, comme celles des genres *Myriophyllum* et *Najas* ou encore *Potamogeton gramineus*. Lors de la cinquième année après l'assec, la couverture végétale et la diversité des plantes aquatiques diminuent considérablement, laissant place à des espèces très compétitives telles que *Polygonum amphibium*, *Potamogeton nodosus*, *Trapa natans*, *Lemnaceae* ou encore *Azolla fuliculoides*, selon Oertli et Frossard (2013).

De plus, l'assec va également permettre un contrôle des pathogènes, des bactéries ou encore des espèces non désirées (Horvath *et al.*, 2002) par oxydation de la couche supérieure des sédiments. Il a été démontré que les années successives de production augmentent le risque de maladies pour les poissons et qu'à l'inverse la pratique de l'assec permet de les diminuer, comme par exemple l'hydropisie, notamment causée par une concentration excessive d'ammonium dans l'eau (Fijan et Mawdesley-Thomas, 1972). Nous pouvons citer d'autres avantages de cette pratique, comme une diminution de la vitesse d'envasement de l'étang ou encore la diminution de la production d'acide sulfhydrique (H₂S) liée à une fermentation anaérobie dans les sédiments (Lierdeman, 2013).

L'assec est associé à différentes gestions et pratiques. Le fond de l'étang peut simplement être laissé sans intervention avec un développement spontané de la végétation. Cette dernière pourra être détruite avant remise en eau avant d'éviter de se retrouver avec de la matière organique immobilisée au fond de l'eau. L'implantation de cultures est également possible. Généralement, il s'agit de maïs, de céréales comme le blé ou l'orge ou de cultures mixtes. Le sarrasin et le sorgo sont également produites dans certains assec (Wezel *et al.*, 2013). Après un travail du sol superficiel, ces cultures vont bénéficier des nutriments présents dans les sédiments et permettre d'en exporter une partie lors de leur récolte. Des résidus de ces cultures, comme les cannes de maïs, peuvent offrir des refuges aux poissons contre certains prédateurs tel que le cormoran. Cette mise en culture permet de plus une source de revenu pour le gestionnaire, lors d'une année sans production piscicole.

Cette alternance, au sein du même milieu, de phases en eau et de phases de culture, confère ainsi un statut particulier à l'étang, pouvant être considéré comme un système « agropiscicole ». L'assec prolongé entraîne des processus correspondant à une succession régressive au niveau écologique, avec des effets aux niveaux sanitaire, trophique et biologique. Leurs retombées bénéfiques sont reconnues par de nombreux acteurs : pisciculteurs, ornithologues ou encore botanistes (Bernard et Lebreton, 2007 ; Trintignac *et al.*, 2013).

Le fonctionnement de la pisciculture extensive en étang

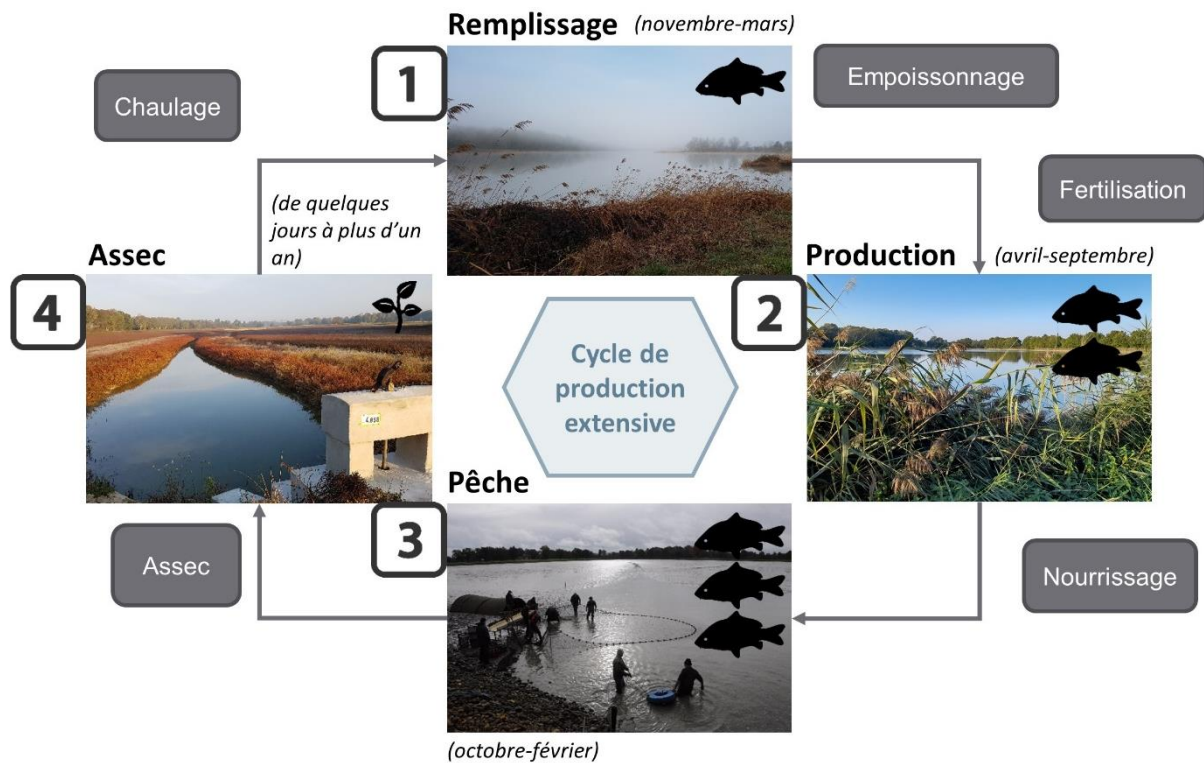


Figure 12 : Cycle de production en pisciculture extensive et positionnement des pratiques (adapté d'après Banas et al., 2001).

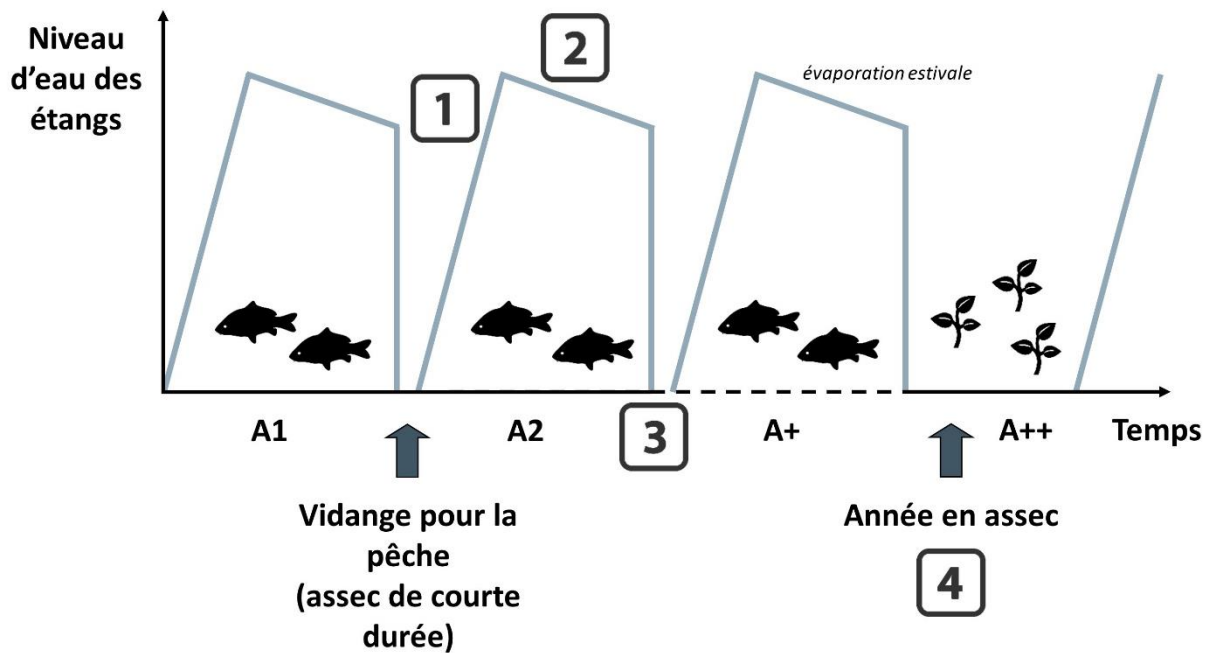


Figure 13 : Évolution du niveau d'eau d'un étang piscicole en fonction des années (A) et des phases du cycle de production (adapté d'après une présentation de Joël Robin).

6. Agroécologie en pisciculture extensive en étang

Le terme « agroécologie » est apparu pour la première fois au début du XX^{ème} siècle dans les travaux de Bensin (1928, 1935). Dans un premier temps à travers la sélection et l'adaptation de cultures à leur milieu. Il s'agissait d'appliquer des processus et des principes écologiques à l'agriculture. L'application se faisait, à ce moment-là, surtout à l'échelle de la parcelle. Dans la seconde moitié du siècle, elle s'étend à d'autres échelles comme celle du paysage, avec l'affirmation du concept d'agroécosystème. L'intégration des dimensions biologiques est forte et se couple avec l'émergence des dimensions sociales, politiques et d'éducation. Dans les dernières décennies, l'agroécologie s'étend au niveau des systèmes alimentaires (Francis *et al.*, 2003 ; Gliessman, 2018) et également des territoires (Wezel *et al.*, 2016). En France, ce terme est dans le langage courant que depuis récemment, surtout avec la politique menée par Stéphane Le Foll. Malgré cet historique, les définitions sont nombreuses (Wezel *et al.*, 2009), avec un cadrage multidimensionnel variable. L'agroécologie pourrait se résumer en une démarche scientifique, intégrant de l'écologie dans les systèmes agricoles et une approche systémique. Aujourd'hui, elle est définie par des grands principes, éléments, au nombre de 10 selon la FAO et de 13 selon un groupement d'experts (HLPE, 2019 ; Wezel *et al.*, 2020). Elle fait partie d'alternatives aux systèmes basés sur des hauts niveaux d'intrants, dans un contexte d'intensification de l'agriculture.

Couramment, l'agroécologie est associée à l'agriculture terrestre : principalement l'agronomie et les cultures mais aussi l'élevage plus récemment (Dumont *et al.*, 2013). Mais elle peut également s'appliquer pour la pisciculture extensive en étang. En effet, les gestionnaires doivent pouvoir concilier leur production et la rentabilité associée avec un maintien de la biodiversité et des services écosystémiques liés aux étangs. Comme nous avons pu le voir précédemment dans l'introduction, la production de poisson est directement liée à un bon fonctionnement de l'écosystème et à la disponibilité en ressources dans le milieu. Les pisciculteurs jouent donc un rôle essentiel dans la conservation de la biodiversité en maintenant les étangs et en organisant la circulation de l'eau dans les réseaux. Les étangs piscicoles sont intrinsèquement agroécologiques.

Parmi les 13 principes généraux, les systèmes piscicoles agroécologiques peuvent être définis selon 5. Ils sont basés sur les principes généraux adaptés aux systèmes d'élevage. Un système piscicole qui se veut agroécologique se doit donc d'être (1) productif, (2) robuste et résilient, (3) efficient dans l'utilisation de ressources naturelles et locales, (4) écologique et respectueux de l'environnement et enfin (5) d'avoir une valeur naturelle et culturelle (Figure 14, Aubin *et al.*, 2017). Les étangs piscicoles ont tous été conçus avec un objectif de production. Il est donc logique que le premier principe agroécologique soit celui de la productivité de ces milieux (Figure 14). Comme nous avons pu le voir

dans la partie précédente, toutes les pratiques majeures appliquées en pisciculture extensive ont un lien direct avec ce principe (Figure 15).

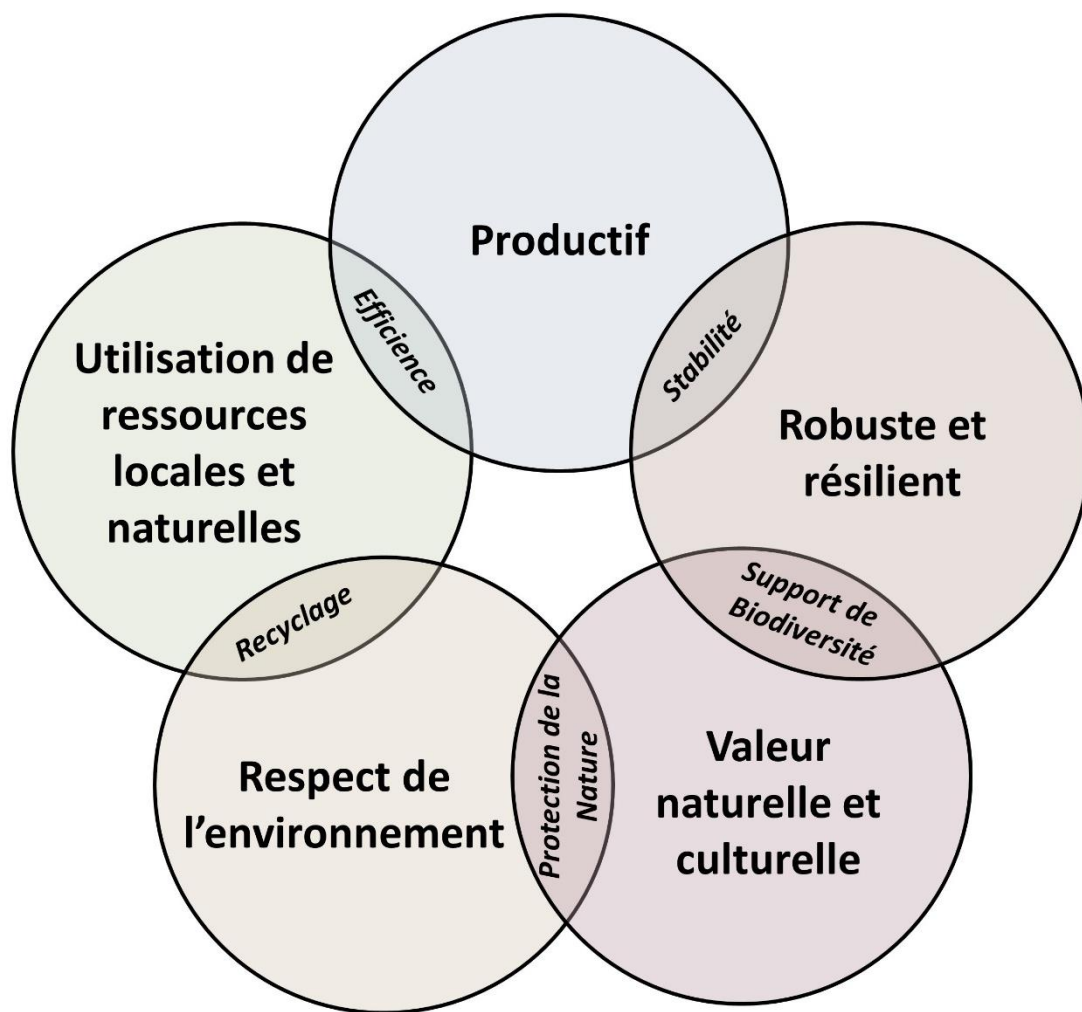


Figure 14 : Les cinq principes d'un système piscicole agroécologique, leurs relations et les concepts à leurs interfaces (selon Aubin et al., 2017).

Un système piscicole agroécologique se doit également d'être robuste et résilient (Figure 14). Ce principe fait référence à la capacité de l'agroécosystème à faire face à des perturbations et à conserver une productivité stable dans ces situations (Aubin et al., 2017). La promotion d'une diversité, qu'elle soit « cultivée » ou « naturelle » est le facteur principal assurant cette robustesse et cette résilience. La polyculture, à travers la diversité des espèces élevées et de leurs différents stades de développement permet par exemple d'assurer une productivité et des revenus pour les gestionnaires malgré des aléas pouvant intervenir sur certaines (Figure 15). La diversité « non cultivée » associée à un bon fonctionnement de l'écosystème permet est gage à la fois d'une bonne production mais également de la robustesse du système. Nous rejoignons ici le troisième principe, celui d'une utilisation des ressources naturelles et locales, internes à l'étang (Figure 14). L'objectif étant de diminuer la

dépendance aux intrants. Cela permet de diminuer celles aux énergies non renouvelables, aux produits industriels mais également aux fluctuations des prix du marché (Dumont *et al.*, 2013 ; Aubin *et al.*, 2017). Les étangs jouent un rôle dans le recyclage de la matière, ce qui limite les sources de pollution, notamment en aval lors du drainage (Aubin *et al.*, 2017). L'eau d'un étang contient des sédiments et de la matière organique qui sont en suspension mais également de nombreux autres éléments dissous qui peuvent avoir un impact sur les écosystèmes situés en aval (Banas *et al.*, 2002 ; 2008). Les espèces produites mais également celles « non-cultivées » permettent de capter et de valoriser une majeure partie de cette matière et de ces nutriments (Aubin *et al.*, 2017). Toujours dans ces processus de recyclage, la dénitrification permet de réduire les émissions de N₂O, un gaz à effet de serre très important. Les étangs piscicoles, de par leur productivité importante peuvent également être des puits de carbone. Enfin, les étangs piscicoles agroécologiques sont de plus dotés d'une valeur intrinsèque et culturelle (5^{ème} principe, Figure 14).

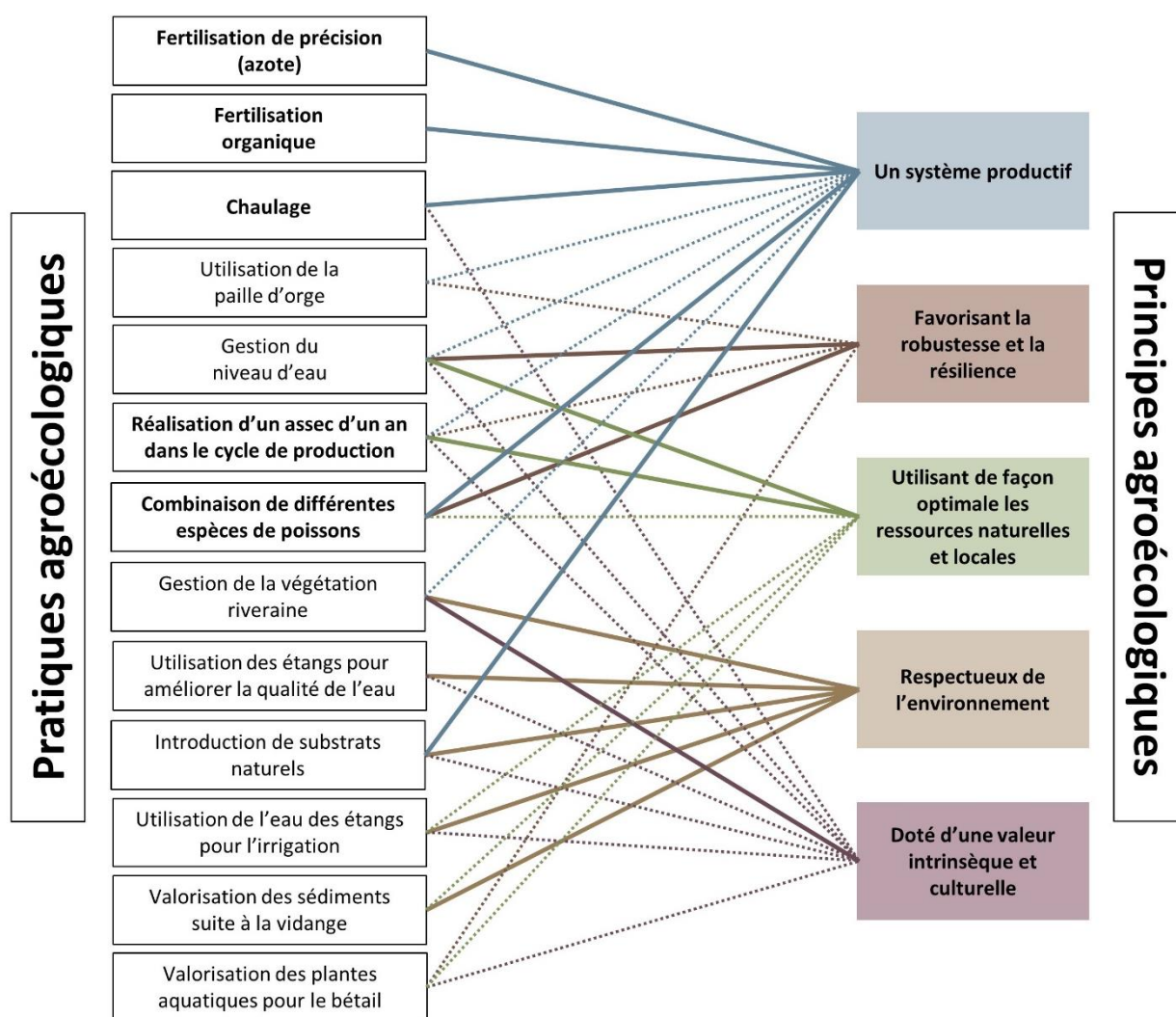


Figure 15 : Liens entre les principes et les pratiques agroécologiques appliquées en pisciculture extensive en étang. Les lignes pleines représentent des liens directs et les lignes en pointillés des liens indirects. Les pratiques majeures sont en gras (selon Aubin *et al.*, 2017).

En effet, de par leur origine et leurs fonctions diverses, les étangs piscicoles, principalement ceux d'Europe, ont une importance culturelle et religieuse. Leur création par les communautés monastiques pendant le Moyen-âge (Avocat, 1975 ; Guichenon, 1650 cité dans Sceau, 1980) avait pour objectif de répondre aux attentes de la religion catholique en fournissant du poisson pour Pâques et les périodes de régime particulier (Sceau, 1980). En plus de cette production piscicole, les étangs servent également pour la chasse, pour la pêche de loisir ou encore pour la photographie et la contemplation (Aubin *et al.*, 2017). Ils sont source d'inspiration pour de nombreux artistes, comtes, folklore et légendes locales. Chaque étang et paysage d'étangs sert à façonner le paysage, son attractivité et sa beauté (Aubin *et al.*, 2017).

Leur valeur naturelle est définie par la biodiversité spécifique voire endémique qu'ils apportent. La diversité des habitats, pour certains à l'interface entre les écosystèmes aquatiques et terrestres, permettent à des nombreuses espèces (oiseaux, amphibiens, insectes ou encore plantes aquatiques) d'être présentes. Les pratiques de gestion piscicole sont essentielles pour maintenir ces habitats et les conditions de vie de ces espèces (Vallod & Wezel, 2010 ; Aubin *et al.*, 2017).

Parmi toutes les pratiques appliquées en pisciculture extensive, l'assec est celle qui à la fois regroupe le plus de principes agroécologiques et qui est de ce fait une pratique clé pour les gestionnaires (Figure 16 ; Horvath *et al.*, 2002 ; Lierdeman, 2013 ; Aubin *et al.*, 2017). Comme déjà évoqué lors de la présentation de cette pratique, l'alternance entre des phases inondées et asséchée permet de maintenir un habitat de bonne qualité, propice à de nombreuses espèces.

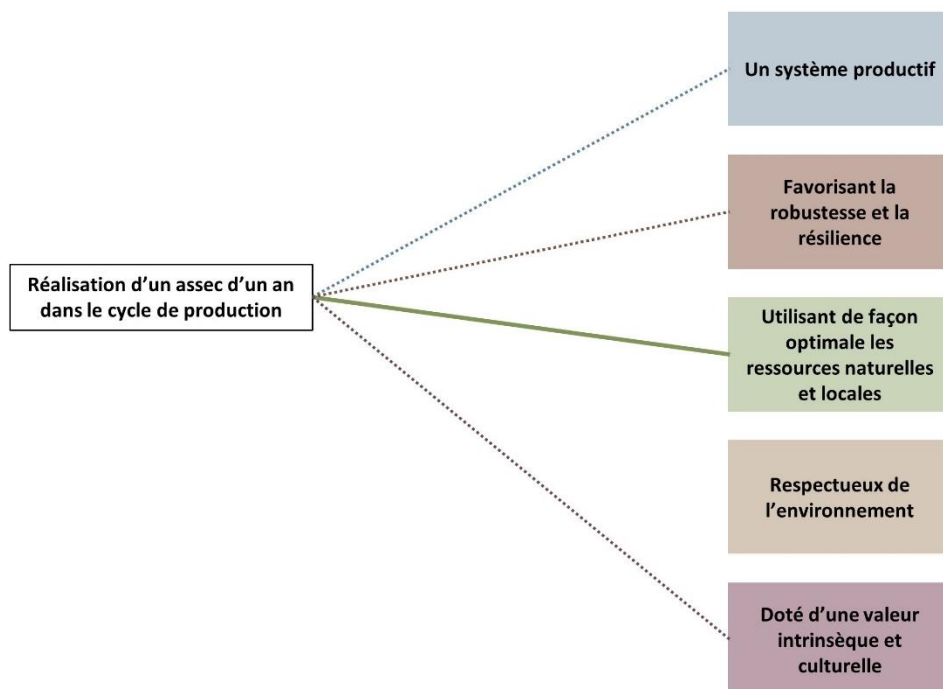


Figure 16 : Exemple des liens existants entre la pratique de l'assec et les principes agroécologiques définis par Aubin *et al.* (2017).

Malgré tout ce qui a pu être présenté dans cette partie, avec la définition des cinq grands principes associés aux systèmes piscicoles agroécologiques ainsi que leurs liens avec les pratiques de gestion de la pisciculture extensive en étang, les questions agroécologiques autour de la production piscicole restent peu étudiées aujourd'hui.

7. Problématiques et structure des chapitres

Au cours de ce travail de thèse, nous allons essayer de combler ce manque de connaissances et de montrer comment au sein des étangs piscicoles, à travers différentes pratiques extensives et agroécologiques, il est possible de concilier plusieurs services écosystémiques, dans un contexte de changement climatique.

Deux grandes questions de Recherche structurent ce travail :

- **Quels effets des pratiques de gestion piscicoles appliquées sur le fonctionnement de l'écosystème, la physico-chimie de l'eau et des sédiments, la biodiversité présente et la productivité ?**

Dans un premier chapitre (Chapitre 3. Concilier les services d'approvisionnement et de support), nous verrons comment il est possible d'allier les services d'approvisionnement (production piscicole) et de support (maintien de la biodiversité). Nous étudierons le fonctionnement écologique des étangs piscicoles et l'évolution de leur biodiversité en lien avec des pratiques de gestion appliquées, en comparant deux régions piscicoles européennes (en France et en Belgique).

Ce chapitre sera subdivisé en deux parties. Dans un premier temps, nous nous intéresserons à la pratique de l'assec, comme une pratique agroécologique majeure en pisciculture extensive. Nous étudierons ses impacts, à la fois sur la physico-chimie des sédiments et de l'eau mais également sur l'abondance et la diversité de certains taxons (macrophytes, phytoplancton et macro-invertébrés) et sur la productivité piscicole. Dans la seconde partie, nous nous intéresserons plus spécifiquement à la diversité et à la structure des communautés de macrophytes dans deux systèmes piscicoles européens (la Dombes et le Midden-Limburg). Ces deux régions diffèrent dans leur mode de gestion, notamment sur la densité des poissons produits mais également sur la stratégie d'utilisation des étangs à l'échelle du paysage. La Dombes est caractérisée par une pisciculture extensive sur la majorité des étangs alors que le Midden-Limburg présente des étangs exploités de manière plus intensive et d'autres laissés sans poissons avec une vocation de conservation de la biodiversité.

- **Les étangs piscicoles : puits ou sources de carbone ? Comment les pratiques de gestion piscicole appliquées, à travers leur influence sur les producteurs primaires, permettent-elles d'expliquer les bilans entrées-sorties observés?**

Le second chapitre de résultats (Chapitre 4. Étangs piscicoles, pratiques de gestion et services de régulation) sera quant à lui consacré aux services de régulation fournis par les étangs piscicoles. Nous nous intéresserons au stockage du carbone à travers la sédimentation et aux émissions de gaz à effet de serre (CO_2 , CH_4 et N_2O) par les étangs. La mesure des entrées et des sorties de carbone dans l'écosystème a pour objectif de calculer une balance, permettant de voir si les étangs piscicoles sont plutôt des puits ou des sources de carbone. Nous étudierons de plus le rôle des pratiques de gestion piscicole appliquées et des producteurs primaires (macrophytes et phytoplancton), comme leviers d'action sur les balances observées.

La thèse est construite sur la base de trois articles scientifiques qui forment ainsi les différentes parties évoquées. Les chapitres 5 et 6 comportent respectivement une discussion générale, une conclusion et des perspectives proposées pour l'ensemble de ce travail.

Chapitre 2. Matériels et Méthodes



PRELEVEMENTS DE SEDIMENTS (CYPRIEN, SOLENE ET JUSTIN)

1. Sites d'études

Les étangs piscicoles de la Dombes (France)

La région de la Dombes se situe au nord-est de Lyon en France sur un plateau d'origine morainique, avec des dépôts d'argile laissés lors du retrait des glaciers pendant le Quaternaire. Elle est comprise entre la Saône, qui coule à l'ouest et le Rhône, au sud. Malgré la qualification de plateau, l'altitude moyenne de la Dombes est de 280 mètres. Elle est caractérisée par trois activités principales : l'agriculture, la pisciculture et la chasse. Ces activités peuvent être menées par des acteurs différents ou alors se retrouver sur les mêmes propriétés et exploitations agricoles (Sceau, 1980). Les étangs utilisés pour la pisciculture, et la chasse, datent du Moyen-âge et ont été creusés par les moines pour drainer des zones humides et marécageuses (Billard, 1979). Les environ 1 100 étangs que compte la Dombes occupent entre 10 à 12% de la surface totale du territoire pour 12 000 ha d'eau (Avocat, 1975; Sceau, 1980). Leur superficie moyenne est donc d'une dizaine d'hectares, mais cela peut aller de moins d'un hectare et presque 80-100 hectares pour les plus grands (Wezel *et al.*, 2014). Une majeure partie de la Dombes, comprenant tous les étangs et une zone périphérique de 150m (47 656 ha), est classée en zone Natura 2000 et a été, de plus, labellisée depuis peu site RAMSAR (2023).

La majorité des étangs existant aujourd'hui datent de cette période moyenâgeuse mais quelques créations ont encore lieu. Il s'agit pour la majorité de petits étangs, de moins de 3 ha, non soumis à autorisation, utilisés pour la chasse ou comme bassins de stockage des poissons pendant la période hivernale. Sur les dernières décennies, la chasse, activité plus lucrative que la pisciculture, s'est développée sur nombre d'étangs (Sceau, 1980 ; Fournier *et al.*, 2009).

Tous ces étangs, hormis de rares exceptions, sont disposés en chaînes (Aubin *et al.*, 2017). L'eau communique d'un étang à l'autre par le biais de canaux et de fossés (Avocat, 1975 ; Billard, 1979 ; Wezel *et al.*, 2013). Leur remplissage dépend donc de la bonne conservation de cette eau d'une année à l'autre, de la pluviométrie et du ruissellement sur les bassins versants, ou encore pour certains de forages (Avocat, 1975 ; Billard, 1979). La vidange des étangs est permise par un système de vanne, localement dénommé un « thou » (Figure 17 : Exemples d'étangs piscicoles dombistes et de leur système de vidange (le thou)).

Chaque étang destiné à la pisciculture est empoissonné en sortie d'hiver ou au début du printemps selon les poissons. Différentes espèces sont produites : la carpe (*Cyprinus carpio*) est la plus représentée et emblématique de ces étangs, elle est accompagnée de tanches (*Tinca tinca*), de poissons blancs comme le gardon (*Rutilus rutilus*) ou le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*), ou encore de carnassiers comme le brochet (*Esox lucius*), le sandre (*Sander lucioperca*) et le black-bass (*Micropterus salmoides*) (Sceau, 1980 ; Wezel *et al.*, 2013). La carpe représente plus de 60% du tonnage

global produit en moyenne chaque année (Sceau, 1980 ; Bérard et Marchenay, 2003, 2006). Ces poissons sont ensuite pêchés à la fin de l'automne ou pendant l'hiver (d'octobre à février). L'étang est progressivement vidé et les poissons se retrouvent regroupés dans la zone la plus profonde, située juste devant la bonde de vidange (appelée *thou*), la pêcherie. Plusieurs filets avec différentes tailles de mailles sont ensuite utilisés pour pêcher les poissons. Ils sont triés par espèce et par lot de taille, puis vendus ou, pour les individus n'ayant pas encore une taille commerciale, conservés pour repoissonner l'année suivante. Les poissons produits en Dombes sont pour moitié destinés à la consommation humaine et pour l'autre moitié au repeuplement des milieux aquatiques (étangs, rivières, fleuves et lacs) (Bérard et Marchenay, 2008 ; APPED, 2022). Le rendement net moyen de ces étangs est situé entre 200 et 250 kg/ha (Wezel et al., 2013 ; Vanacker, 2016 ; APPED, 2021, 2022). Chez certains pisciculteurs, il peut atteindre 700 à 800 kg/ha (Vanacker, 2016). La productivité, en lien avec les pratiques de gestion appliquées, a augmenté depuis la moitié du XX^{ème} siècle où les rendements moyens étaient seulement de 130 à 150 kg/ha (Sceau, 1980). Ce cycle de production en eau, appelé années d'évolage, dure en moyenne quatre à cinq ans. Sur l'année suivante, l'étang est asséché, c'est l'assec (L'assec, Figure 13).



Figure 17 : Exemples d'étangs piscicoles dombistes et de leur système de vidange (le *thou*).

Cette pratique et cette alternance de phases (assec – évolage) sont assez spécifique à la Dombes. Historiquement, elles ont été mises en place pour permettre le partage des terres. Après 2 à 3 ans en eau, l'étang redevenait une parcelle cultivable pour les agriculteurs. Dans une majorité de cas, c'est du maïs, ou encore de l'avoine, du sorgho ou du sarrasin qui sont cultivés. Pour certains étangs, l'assec est juste laissé en jachère avec développement spontané de la végétation. Cet assèchement permet un rajeunissement de l'écosystème et évite ainsi l'atterrissement de l'étang à terme (Sceau, 1980). Les matières organiques qui se sont accumulées dans le sédiment pendant les années d'évolage sont ainsi minéralisées. Celle permet également au gestionnaire d'intervenir sur les infrastructures de son étang.

C'est l'origine glacière des sols de la Dombes et la présence d'argile qui permet l'imperméabilité et l'existence des étangs. Cette couche, d'une profondeur moyenne de 40 cm est 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). Lors de l'assec, un travail du sol superficiel est essentiel afin de ne pas endommager cette couche. Les étangs de la Dombes, sont, de plus, de faible profondeur : la profondeur moyenne n'est que de 50 à 80 cm. Cette faible hauteur d'eau entraîne un réchauffement et donc une température moyenne plus élevée (plus de 20°C sur 6 mois, Avocat, 1975). Cette température est généralement favorable pour une bonne croissance des poissons. Néanmoins, des températures extrêmes en période estivale, combinées avec une hauteur d'eau en baisse due à l'évaporation importante, peuvent entraîner la mortalité de certaines espèces. Cette problématique est de plus en plus importante sur ces dernières années, en lien avec le changement climatique.

Le ruissellement de l'eau sur les bassins versants et à travers les paysages agricoles apportent des matières organiques à l'étang, mais également des résidus d'engrais ou de pesticides (Avocat, 1975). L'eau de pluie est généralement riche en calcaire et permet donc d'augmenter légèrement le pH de l'eau. Les sols de la Dombes sont par nature assez acides. La qualité physico-chimique d'un étang et son fonctionnement biologique peuvent être très différents d'un site à l'autre. Elle dépend entre autre de l'origine de l'eau. Vanacker (2016) a montré qu'un même étang étudié sur deux années consécutives pouvait varier biologiquement comme deux étangs différents, d'un point de vue statistique. Cette forte variabilité est en partie expliquée par la vidange annuelle et le renouvellement de l'eau présente dans l'étang. Cela permet dans les analyses, de considérer un même étang échantillonné sur plusieurs années comme un individu différent.

Dans cette thèse, nous allons utiliser les données issues de 134 étangs de la Dombes suivis entre 2007 et 2014 puis de deux fois 20 étangs suivis en 2021 et 2022 dans le cadre du projet PONDERFUL. Ces étangs ont été sélectionnés pour leur diversité de pratiques appliquées afin d'avoir des échantillons représentatifs d'un étangs piscicole moyen de cette région.

Les étangs piscicoles du Midden-Limburg (Belgique)

La région du Midden-Limburg est située en Belgique, au nord de la commune de Hasselt. L'origine de ces étangs est plus récente qu'en Dombes. Pour nombre d'entre eux, ils sont le résultat de l'extraction du fer et du charbon qui a eu lieu dans la région entre 1850 et 1930 (Burny, 1999). Un nombre important de ces étangs ont également été créés plus tardivement dans les années 1950. Ils couvrent environ 700 ha d'eau, avec une surface moyenne bien inférieure, de l'ordre de l'hectare. Au même titre que la Dombes, le Midden-Limburg est classé zone Natura 2000 pour l'importante biodiversité qu'elle renferme.

Comme pour la majorité des régions d'étangs piscicoles d'Europe, c'est la carpe commune qui est principalement élevée dans le Midden-Limburg. Elle est accompagnée de certaines espèces adaptées à la polyculture d'étang comme des tanches, des poissons blancs et des brochets. La pêche peut être annuelle ou biannuelle en fonction des gestionnaires. Malgré ces similitudes, la gestion globale des étangs diffère de celle pratiquée en Dombes, où les étangs servent pour une pisciculture extensive. Dans le Midden-Limburg, nous pouvons distinguer trois utilisations différentes. Une partie des étangs est utilisée pour de la pisciculture, plus intensive que celle pratiquée en Dombes. Ils servent majoritairement pour la croissance de poissons jusqu'à leur taille commerciale, complémentée par un apport d'aliments. La biomasse de poissons à la pêche est située entre 1 000 et 1 500 kg/ha (Lemmens *et al.*, 2013 ; 2015). Une autre partie des étangs est exclusivement utilisée pour le grossissement sur leur première année des poissons (Lemmens *et al.*, 2013 ; 2015). L'empoissonnage est composé d'individus au stade vésicule résorbée, qui sont ensuite pêchés au bout d'un an. Le contrôle de ce stade de développement est essentiel pour assurer une bonne survie des juvéniles et ainsi avoir une autoproduction des empoissonnages nécessaires pour les étangs en gestion plus intensive. Dans ces étangs, les densités de poissons sont situées entre 200 et 400 kg/ha (Lemmens *et al.*, 2013 ; 2015). Un troisième type d'étang est géré afin de ne contenir aucun poisson. Cette gestion a pour objectif de favoriser la biodiversité présente sur ces sites et ainsi venir contrebalancer les effets, potentiellement négatifs, des étangs dédiés à la production plus intensive (Lemmens *et al.*, 2013 ; 2015). Cette gestion globale du paysage d'étangs est basée sur un modèle de « *land sparing* ». Ces étangs sont néanmoins également vidangés tous les hivers afin d'assurer l'absence de poissons. Cette situation de gestion des étangs du Midden-Limburg que nous venons de décrire est récente. Il y a une quinzaine d'années, un nombre important de sites n'étaient plus du tout gérés (Lemmens *et al.*, 2013).

Au cours de ce travail, et principalement dans le Chapitre 3. Concilier les services d'approvisionnement et de support, 21 étangs, répartis dans les trois catégories, et suivis pendant l'année 2021 seront utilisés, avec comme objectif l'analyse des impacts des deux systèmes (Dombes et Midden-Limburg).

2. Les paramètres physico-chimiques

L'échantillonnage des sédiments

Afin de connaître la physico-chimie des sédiments de chaque étang suivi, des prélèvements ont été réalisés à l'aide d'une benne Eckman (voir photographie du Chapitre 2. Matériels et Méthodes). L'échantillonnage a été mené, pour chacun, sur trois zones distinctes, définies selon la morphologie de l'étang. Ces trois prélèvements sont ensuite homogénéisés afin de réaliser un seul échantillon, analysé à *posteriori* en laboratoire.

Dans le cadre des suivis réalisés entre 2007 et 2014, les sédiments ont été prélevés sur deux dates : une fois en sortie d'hiver (mois de mars) et une seconde pendant l'automne (en octobre). Ces deux prélèvements permettent d'intégrer l'évolution de la composition des sédiments au cours de la saison de production. Dans ce cas-là, c'est la moyenne des deux données qui est utilisée dans les analyses.

Dans le cadre du projet PONDERFUL (2021 et 2022), les sédiments ont été prélevés uniquement sur le mois de mars. La connaissance de la physico-chimie des étangs permet une meilleure anticipation et compréhension du fonctionnement de l'étang au cours de la saison de production à venir.

Les analyses sont réalisées par un laboratoire extérieur. Elles portent sur :

- **Le potentiel d'oxydoréduction** des sédiments ainsi que leur **pH**, selon la méthode NFX31-117.
- **Le carbone organique total**, mesuré selon la méthode ISO 10694 (AFNOR, 1995) et exprimé en grammes de carbone par kilogramme de sédiments. Cette concentration permet ensuite d'estimer la concentration en matière organique selon la formule $C/MO = 0,58$. Le facteur de conversion utilisé est de 1,724. L'échantillon est chauffé à plus de 900°C afin d'oxyder le carbone présent. C'est le dioxyde de carbone, ainsi produit, qui est mesuré.
- **L'azote total**, selon la méthode ISO 13878 (AFNOR, 1998) à l'aide d'une combustion sèche, et exprimé en grammes d'azote par kilogramme de sédiments.
- **Le phosphore échangeable ou assimilable (P_2O_5)**, mesuré selon la méthode NFX 31-160 (AFNOR, 1999) et exprimé également en g/kg.
- Et **le calcium total**, mesuré selon la méthode NFX 31-108, exprimé en g de Ca par kg de sédiments.

L'échantillonnage de l'eau

Nutriments

Afin de mesurer la concentration de différents nutriments dans l'eau, des prélèvements sont réalisés tout au long de la saison à l'aide d'une colonne Van Dorn (Uwitech, Autriche). Ils sont effectués dans la zone la plus profonde de l'étang, généralement à proximité de l'exutoire. L'eau prélevée est conditionnée dans des bidons hermétiques d'un litre, stockés à une température de 4°C avant analyses en laboratoire.

Selon les projets et les années, le nombre de dates de prélèvement varie. Pour les étangs suivis entre 2007 et 2014, l'eau a été échantillonnée sur 10 dates réparties entre mars et septembre à une fréquence bimensuelle puis mensuelle. Dans le cadre des étangs suivis en 2021 et 2022, ces prélèvements ont été réalisés uniquement sur six dates entre fin avril et fin juillet. Dans tous les cas et en lien avec des analyses antérieures, l'effort d'échantillonnage est placé au printemps, phase déterminante pour comprendre le fonctionnement annuel de l'étang.

L'eau prélevée est filtrée en laboratoire à l'aide d'une seringue et d'un filtre (RC CHROMAPHIL, porosité de 0,2 μm) puis analysée par chromatographie ionique (882 Compact IC plus, Metrohm). La concentration de différents anions et cations est ainsi calculée : nitrates, nitrites, phosphates et calcium pour les principaux. Elles sont exprimées en mg/l.

Dans les analyses, c'est la valeur médiane ou moyenne de toutes ces mesures qui est utilisée. Les répétitions permettent de diminuer l'effet de la forte variabilité temporelle de ces différents éléments.

Dans le cadre du projet PONDERFUL, un prélèvement supplémentaire a été réalisé (en 2021 et 2022) au début du mois de juin. L'eau a été prélevée de la même manière et dans la même zone de l'étang. Cet échantillon a permis de mesurer l'azote total (TN) et le phosphore total (TP) dissous dans l'eau. Les mesures sont faites sur des échantillons d'eau non filtrée et en suivant les procédures standards Hach® (HACH Company, Loveland, Colorado, USA, DR/2400 Spectrophotometer Procedure Manual, Hach Company, 2002). Pour ces deux éléments, la méthode consiste en une analyse par digestion, suivie d'une lecture de l'absorbance par spectrophotométrie. Pour l'azote total, il s'agit d'une poudre réactive de persulfate d'azote puis d'une lecture à une longueur d'onde de 410 nm (méthode HACH 10072). Pour le phosphore total, c'est la méthode PhosVer® 3, avec l'utilisation d'un persulfate d'acide (méthode HACH 8190). Toutes les valeurs sont également exprimées en mg/l.

Chlorophylle a

L'eau prélevée sur les différentes dates au cours de la saison, évoquées précédemment, sert également à la quantification de la chlorophylle a (CHL). Elle est filtrée, au maximum, dans les 12h qui suivent le prélèvement, à l'aide d'un filtre Whatman GF/C de 45 µm. Ce filtre est ensuite placé dans une solution d'acétone à 90%, à l'obscurité et en chambre froide pendant 24 à 48h. Après centrifugation, différentes mesures de densité optique sont réalisées à des longueurs d'onde de 630, 645, 663 et 750 nm à l'aide d'un spectrophotomètre JASCO UV/VIS V-530 (JASCO, Japon) depuis 2009 et avec un spectrophotomètre UV-2101 (Schimadzu Corporation, Kyoto, Japon) pour les données antérieures. Elles servent, avec un volume filtré connu, à calculer la concentration en chlorophylle a selon la formule de Parsons et Strickland (1963) :

$$CHL = 11,64 (DO_{663} - DO_{750}) - 1,31 (DO_{645} - DO_{750}) - 0,14 (DO_{630} - DO_{750}) / \text{Volume filtré}$$

Cette concentration en chlorophylle a est utilisée comme proxy de la biomasse en phytoplancton dans l'eau.

Transparence

La mesure de la transparence de l'eau (exprimée en cm) a été réalisée sur chaque date de suivi directement *in-situ* à l'aide d'un disque de Secchi. Cette mesure est importante afin de connaître la capacité du rayonnement solaire à pénétrer dans la couche d'eau et ainsi permettre aux producteurs primaires de réaliser la photosynthèse.

Le disque est d'un diamètre d'environ 20 cm et ses quarts sont alternativement blancs et noirs. La valeur en centimètres relevée correspond à la profondeur à laquelle l'opérateur ne peut plus distinguer la différence entre les deux couleurs.

3. Diversité et abondance

Macrophytes

Les plantes aquatiques sont étudiées annuellement, sur une date, à la période où leur développement est le plus fort, entre mi-juin et mi-juillet. Le suivi de leur diversité et de leur abondance est fait selon le protocole décrit en détail dans Arthaud *et al.* (2013) puis dans Vanacker *et al.* (2015, 2016) et utilisé depuis 2007 pour les étangs de la Dombes notamment. Dans un premier temps, les bordures de l'étang sont échantillonnées à l'aide de cadrats de 4 m², disposés tous les 50 m. Un tronçon est ensuite réalisé dans la partie centrale de l'étang, de manière perpendiculaire à la digue, en suivant généralement le bief. Enfin, deux derniers tronçons sont réalisés à mi-distance par rapport à la bordure et au tronçon central (Figure 18). Le nombre de cadrats total est donc dépendant de la surface de l'étang et de la longueur de ses tronçons. De cette manière, l'effort d'échantillonnage est adapté à chaque site. Chaque relevé est également associé à une prise de mesure de la profondeur. Ces données permettent, par exemple, de connaître la profondeur moyenne de chaque étang.

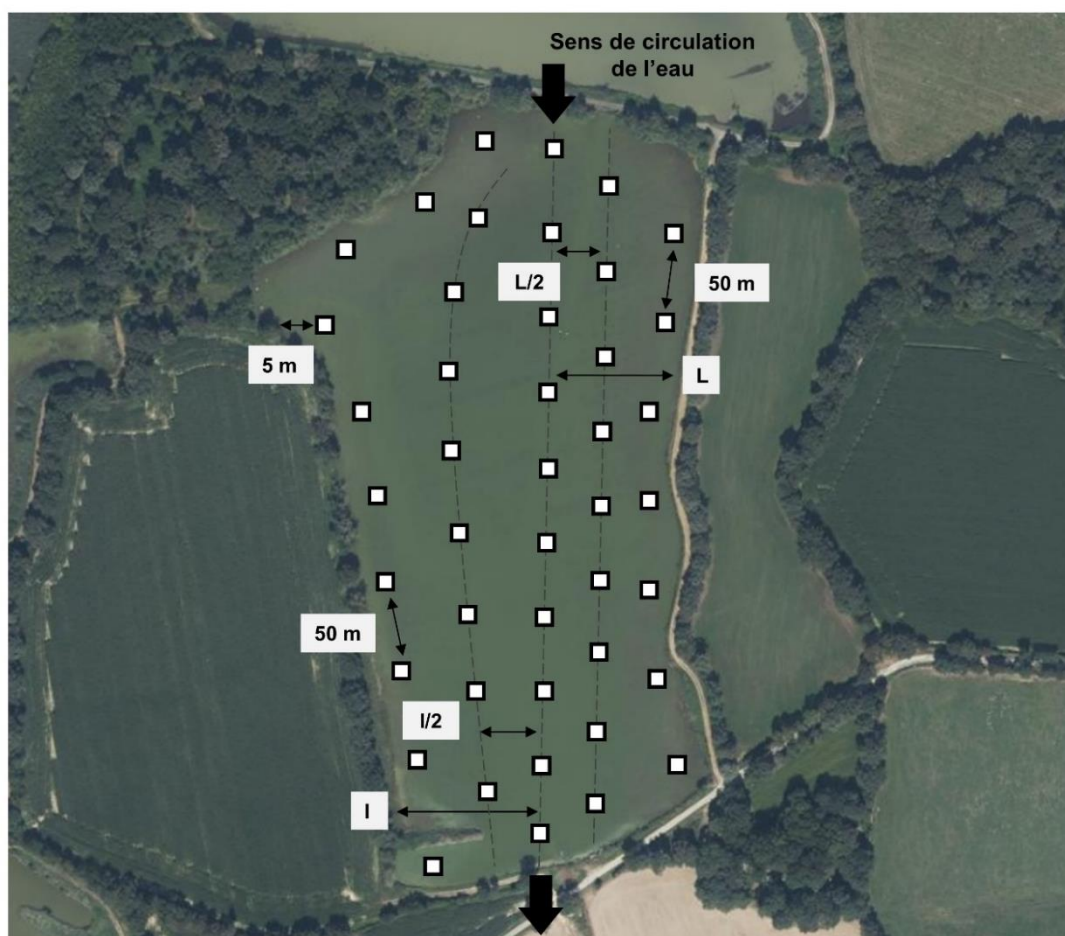


Figure 18 : Schéma du protocole d'échantillonnage des macrophytes (selon Arthaud *et al.*, 2013). Chaque carré représente un cadrat, positionnement des trois transects centraux et sens de circulation de l'eau dans l'étang (flèches noires).

Sur chaque cadrat, toute la diversité des macrophytes (immergées, submergées ou flottantes) présentes est identifiée à l'espèce. Cette identification est réalisée directement in-situ pour les espèces les plus communes. Pour celles dont la détermination demande plus de travail, un échantillon est prélevé pour une détermination au laboratoire. Avec cette méthodologie, seules les hélophytes présents sur les berges ne sont pas échantillonnés et comptabilisés dans les données de diversité.

En plus de la diversité spécifique, l'abondance de chaque espèce est estimée selon la méthode de Braun-Blanquet (1932), 1 = 0-5%; 2 = 5-25%; 3 = 25-50%; 4 = 50-75%; 5 = 75-100%. Cette méthode permet par la suite d'estimer le recouvrement total des macrophytes sur l'étang. Cette donnée sera utilisée dans certaines analyses de ce travail de thèse comme un proxy pour la biomasse des macrophytes.

Dans le cadre du projet PONDERFUL, c'est également ce protocole qui a été suivi pour mesurer la diversité des macrophytes dans les étangs de la Dombes. Néanmoins, pour le recouvrement total (exprimé en %), c'est une estimation visuelle qui a été utilisée. Pour les étangs piscicoles du Midden-Limburg, de par leur plus petite taille, toute la surface de l'étang a été échantillonnée.

Phytoplancton

Comme présenté précédemment (Chlorophylle a), l'abondance et la quantité de phytoplancton dans les étangs est estimée à travers la mesure de la concentration en chlorophylle a.

Sur chaque date de prélèvement d'eau (10 dates pour les étangs suivis entre 2007 et 2014), un litre est stocké dans un bidon et fixé au Lugol. Cet échantillon permet l'identification des individus au niveau du genre. Cette identification est faite au laboratoire en suivant la méthode Utermöhl (AFNOR, 2006). A chaque fois, 400 cellules sont comptées à l'aide d'une cellule de Nageotte sous un microscope Nikon Eclipse 50 équipé d'une caméra Nikon DS-Fi1. Ces comptages permettent à la fois d'obtenir la richesse de chaque genre dans l'échantillon mais également leur abondance et la concentration en cellules/ml.

Macro-invertébrés

Comme pour les macrophytes, les macro-invertébrés sont prélevés une seule fois dans l'année. Dans le cadre des suivis réalisés entre 2007 et 2014, ce prélèvement a eu lieu en septembre. Le protocole est basé sur les standards AFNOR NF T90-391 (AFNOR, 2005) en lien avec "l'Indice Oligochètes de Bioindication Lacustre" (IOBL). Les Oligochètes sont des macro-invertébrés vivant et se nourrissant dans les sédiments. Ils jouent de ce fait un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème à travers la décomposition et le recyclage des éléments. Ils sont, par conséquent, fréquemment utilisés comme bio-indicateurs. Le protocole standard a été complété et adapté avec la

note technique de Mazzela (2009) et par l'expérience de prélèvement dans ce type de milieu (Vallod *et al.*, 2011).

Différents échantillons ont été prélevés à l'aide d'une benne Eckman. Deux situés à la profondeur maximale atteignable à pied (environ 120 cm) et deux autres dans une profondeur intermédiaire (environ 50% de la profondeur des deux premiers). Ces quatre prélèvements correspondent environ à 0,1 m² de sédiment. Chaque prélèvement était éloigné des autres d'au moins 20 m. Ils ont été réalisés sur différentes parties de l'étang afin d'être représentatifs de toute sa surface. Ils ont été mélangés pour ne former plus qu'un seul échantillon. Ce dernier a été passé à travers un tamis de mailles de 0,315 mm et les résidus ont été fixés avec du formol à 5% pour les analyses en laboratoire.

Les identifications de chaque individu et le comptage ont permis de connaître la densité en oligochètes à travers un nombre d'individus sur une surface donnée. C'est cet indicateur de densité qui a été conservé dans les analyses. Il est basé sur la formule $3 \cdot \log(1 + (100 \cdot \text{EFF}))$ où 100.EFF est le nombre d'individus sur une surface de 0,1 m².

Pour les étangs suivis en 2021 et en 2022 dans le cadre du projet PONDERFUL, une autre méthodologie a été suivie pour connaître la diversité et l'abondance des macro-invertébrés présents dans les étangs piscicoles. Ils ont été prélevés, au mois de juin, dans des méso-habitats dominants : généralement à proximité des bordures (profondeurs allant de 30 à 50 cm en moyenne) et des zones denses en macrophytes, à l'aide d'un filet d'une ouverture de 18 par 25 cm et d'une maille de 500 µm. Pour chaque étang, quatre zones ont été échantillonnées et sur chacune cinq fois 20 coups de filet (balayage intensif des habitats) ont été passés, sur environ 1 mètre linéaire à chaque fois. Ces prélèvements ont été nettoyés des débris végétaux majeurs sur place puis stockés dans des bidons avec de l'alcool.

Au laboratoire, un tamisage est réalisé pour séparer les individus en différentes classes de taille mais également pour éliminer les derniers débris présents dans les échantillons. L'identification est ensuite réalisée jusqu'à l'espèce quand cela est possible.

Ce protocole, harmonisé à l'échelle du projet, est issu de la méthodologie proposée par Oertli *et al.* (2005) et adaptée aux spécificités de chaque type d'étang.

4. Sédimentation

Afin de mesurer la sédimentation de chaque étang, nous avons construit et utilisé des « pièges à sédiments » (Figure 19) à l'aide de coupelles en PVC de 10 cm de diamètre et d'une profondeur de 4 cm (surface totale de 78 cm²). Ces coupelles sont accompagnées d'une petite planche en bois permettant de les placer parfaitement à la surface des sédiments, de manière horizontale et sans enfoncement dans le sédiment (Figure 19). Le dispositif est complété par une tige filetée et un piquet, assurant ainsi un bon ancrage pendant toute la durée et une récupération facilitée (Figure 19).

Chaque étang piscicole suivi en 2022 dans le cadre de PONDERFUL a été équipé de trois pièges, laissés pendant une période de trois mois (de début juin à fin août). C'est durant cette période que l'activité biologique de l'étang est à son maximum et donc la sédimentation également. Un premier piège était en bordure de l'étang, un deuxième à une profondeur maximale atteignable à pied (entre 100 et 120 cm) et le troisième dans une position intermédiaire. Ils ont donc été disposés de manière perpendiculaire au bief afin de couvrir différentes profondeurs et une diversité de situations. Ce positionnement a également été réfléchi afin d'éviter les zones de nourrissage des poissons pour limiter leur influence sur le sédiment collecté dans le piège.

A la fin de la période, les pièges ont été relevés en veillant à ne pas perdre de sédiments lors de la remontée. Pour cela, un « cache » a été conçu avec une coupelle d'un diamètre légèrement supérieur afin de servir de couvercle au piège et ainsi d'éviter les pertes. Les sédiments accumulés ont été stockés dans des barquettes puis ramenés au laboratoire.



Figure 19 : Piège à sédiments (mesure de la sédimentation) au moment du prélèvement après trois mois dans l'étang.

Après un passage à l'étuve pendant 48h à 105°C, chaque échantillon a été pesé afin de connaître la quantité exacte de sédiments accumulés pendant 3 mois sur une surface donnée.

En parallèle, nous avons utilisé les analyses de sédiments (voir L'échantillonnage des sédiments) et la concentration en carbone organique afin d'obtenir une quantité de carbone stockée sur une surface et un temps. Nous avons exprimé ces valeurs en tonnes de carbone ou de CO₂ équivalent par hectare et sur 6 mois. Dans les analyses, nous utiliserons la médiane des trois valeurs pour la sédimentation de chaque étang. Ce choix a été fait pour intégrer au mieux la variabilité spatiale connue (Barko et James, 1998 ; Lin *et al.*, 2022) et observée de la sédimentation sur les étangs.

5. Émissions de gaz à effet de serre

Pendant l'évolage

Les deux types de flux (Diffusion et Ébullition) ont été mesurés sur 20 étangs piscicoles de la Dombes au cours de l'année 2022. Ces relevés ont été réalisés sur trois saisons : au printemps (mai), durant l'été (juillet) et pendant l'automne (mi-septembre à mi-octobre). Comme pour la sédimentation, les flux seront exprimés en tonnes de carbone ou de CO₂ équivalent par hectare et sur une période de 6 mois. La conversion des flux de CH₄ et de N₂O est faite grâce à leur potentiel de réchauffement global (GWP), respectivement de 28 et de 265 (IPCC, 2023). Cette période de six mois a été choisie pour représenter une saison de production, période pendant laquelle l'activité biologique (et donc les émissions) sont les plus fortes.

Diffusion

Pour quantifier les flux par diffusion, nous avons mesuré la concentration des gaz dissous (CO₂, CH₄ et N₂O) dans l'eau de surface en utilisant la méthode par « *headspace equilibrium* » (Cole *et al.*, 1994 ; Raymond *et al.*, 1997). Sur chaque saison, nous avons prélevé, dans la partie centrale de l'étang, à l'aide d'une seringue de 50 ml un échantillon d'eau à la surface de 40 ml dans lequel nous avons injecté 10 ml d'air. L'échantillon a ensuite été agité pendant une minute afin de permettre les échanges gazeux entre l'eau et l'air. Ces 10 ml d'air ont été injectés et stockés dans un flacon en verre Exetainer® sous vide. En parallèle, nous avons également prélevé un échantillon de 10 ml d'air afin de connaître la concentration atmosphérique des différents gaz. Il a été de la même manière stocké dans un flacon Exetainer® sous vide.

Tous ces échantillons ont ensuite été analysés par chromatographie gazeuse (système Agilent 8890 GC avec un échantillonneur automatique PAL RSI 120 ; CTC Analytics, Switzerland; Petersen *et al.*, 2012) afin de connaître la concentration en CO₂, CH₄ et N₂O, dans l'eau de l'étang et dans l'atmosphère. Ces

concentrations ont été calculées selon la loi et la constante d'Henry, corrigée avec la température mesurée lors du prélèvement (Weiss, 1974 ; Wiesenburg et Guinasso, 1979 ; Weiss et Price, 1980).

Ces concentrations ont ensuite permis de calculer des flux (exprimés en mg de C pour le CO₂ et le CH₄ et de N, pour N₂O, par m² et par jour) entre l'eau et l'atmosphère selon la méthodologie suivante :

$$f_g = k_g \beta_g (C_{\text{water.g}} - C_{\text{eq.g}})$$

F_g correspond au flux du gaz considéré, avec k_g la vitesse du piston gazeux, β_g le facteur de renforcement chimique, et $(C_{\text{water.g}} - C_{\text{eq.g}})$ correspondant au gradient de concentration entre celle des gaz dissous dans l'eau ($C_{\text{wat.g}}$) et celle des gaz que l'eau aurait à l'équilibre avec l'atmosphère ($C_{\text{eq.g}}$), en utilisant les concentrations mesurées dans les échantillons d'air ambiant.

Le coefficient k_g est quant à lui calculée selon la formule suivante :

$$k_g = k_{600} \left(\frac{Sc_g}{600} \right)^x$$

Sc_g est le nombre de Schmidt (Wanninkhof, 1992). Nous avons choisi la valeur de 0,36 m par jour pour la vitesse de transfert du gaz (k_{600}), comme décrit dans Audet *et al.* (2020) et dans Holgerson et Raymond (2016) pour estimer les émissions de CO₂, CH₄ et N₂O des petits plans d'eau. Enfin, x prend la valeur de -2/3, facteur utilisé pour les surfaces d'eau lisses (Deacon, 1981). Tout ce protocole est décrit en détails dans Davidson *et al.* (2015).

Ébullition

La méthode de suivi de l'ébullition du méthane diffère de celle employée pour la diffusion. Nous avons utilisé des chambres flottantes (Figure 20 : Dispositif de chambre flottante utilisé sur les étangs pour capter les bulles de méthane remontant depuis les sédiments (ébullition). ; d'une surface de 0,075 m² et d'un volume de 8 litres) afin de capter les bulles de méthane remontant directement depuis le sédiment. Cette méthodologie est décrite en détails dans Bastviken *et al.* (2015). Pour chaque saison, entre 6 et 8 chambres flottantes ont été disposées sur chaque étang, en fonction de leur surface. Leur répartition était homogène sur l'ensemble de l'étang afin de couvrir un gradient de profondeurs. Elles étaient fixes, à l'aide d'un lesté posé au fond et d'une corde tenant l'ensemble. Ces chambres ont au préalable été recouvertes d'un film argenté (Figure 20) permettant la réflexion du soleil et évitant ainsi un réchauffement à l'intérieur pouvant venir perturber la dynamique des gaz présents. Après mise en place, elles sont restées une semaine sur l'étang.

A la fin de cette semaine, nous avons réalisé un prélèvement à l'aide d'une seringue de 50 ml grâce au tube et à la vanne présente au sommet de chaque chambre (Figure 20). Comme pour les échantillons de la partie diffusion, 10 ml ont été stockés dans des flacons Exetainer® sous vide pour

chaque chambre. Tous les échantillons ont ensuite été analysés par chromatographie gazeuse (système Agilent 8890 GC avec un échantillonneur automatique PAL RSI 120 ; CTC Analytics, Switzerland; Petersen *et al.*, 2012) au Danemark afin de mesurer la concentration en CH₄. Ces analyses ont été centralisées chez un partenaire du projet PONDERFUL afin d'avoir des données harmonisées et comparables.

De la même manière que pour la diffusion, ces concentrations en CH₄ ont ensuite permis de calculer des flux selon la formule suivante :

$$\frac{p_{gas} \times Vol_{bub}}{t \times A}$$

P_{gaz} correspond à la concentration en CH₄ mesurée dans l'échantillon, Vol_{bub} au volume de la chambre (8 litres), t à la durée pendant lequel la chambre est restée en place sur l'étang (7 jours) et A la surface de cette dernière (0,075 m²).

Cette méthode d'estimation de l'ébullition est généralement sous-estimée car elle ne tient pas compte de la diffusion potentielle du CH₄ dans l'eau. Cependant, Davidson *et al.* (2024) ont démontré qu'elle fournit une estimation plus fiable de l'ébullition qu'une période de mesure plus courte (par exemple 1 à 2 jours) de mesure continue.



Figure 20 : Dispositif de chambre flottante utilisé sur les étangs pour capter les bulles de méthane remontant depuis les sédiments (ébullition).

Pour les deux types de flux, une moyenne des différentes valeurs obtenues sur les trois saisons est utilisée par la suite dans les différentes analyses.

La mesure de ces différentes émissions ainsi que de la sédimentation nous ont permis de connaître à la fois les sorties et les entrées de carbone dans l'écosystème au cours d'une saison de production. La différence entre l'un et l'autre, nous a permis de calculer une balance carbone pour chaque étang. La synthèse de cette méthodologie globale est présentée dans la Figure 21.

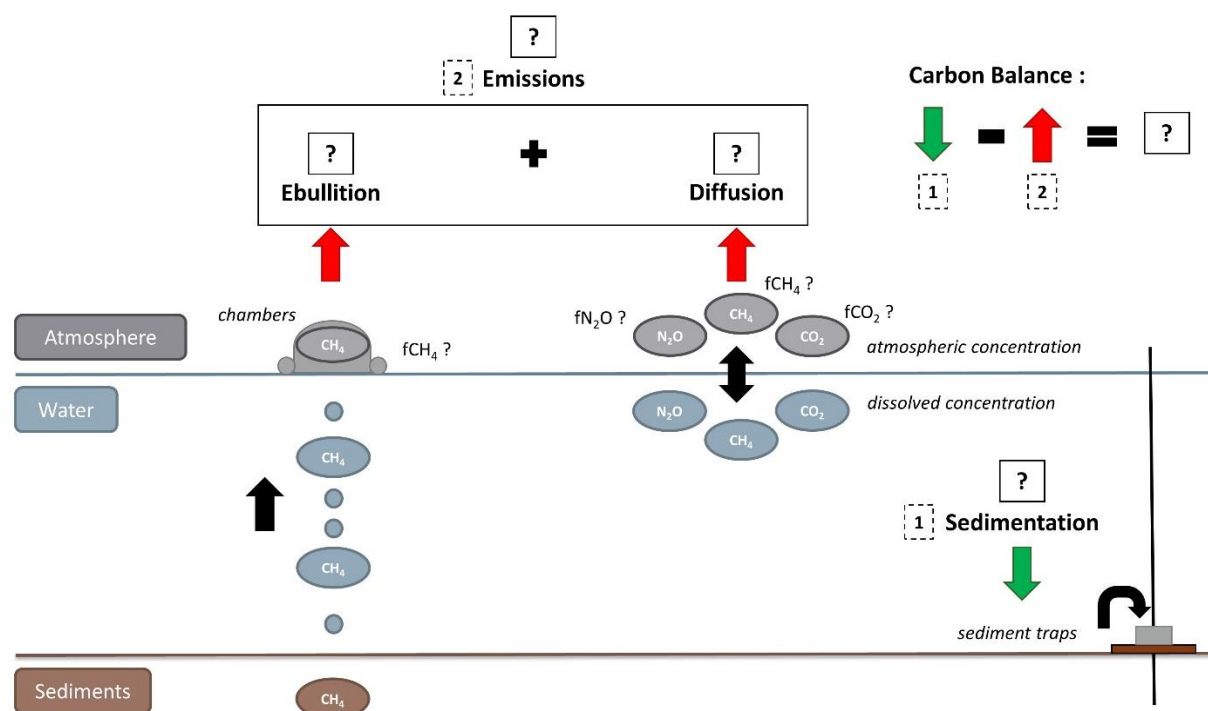


Figure 21 : Schéma de synthèse de la méthodologie utilisée pour suivre la sédimentation et les émissions de gaz à effet de serre (diffusion et ébullition) dans les étangs piscicoles de la Dombes.

Pendant l'assec

Parmi les 20 étangs suivis au cours de l'année 2022, 5 ont également été suivis en 2023 pendant leur année d'assec. L'objectif était de mesurer les émissions pendant cette période afin de pouvoir faire des estimations d'un bilan carbone sur tout un cycle de production (années d'évolage et d'assec).

Ces mesures ont été réalisées dans la semaine suivant la vidange, d’avril à début juillet selon les étangs et leur gestion. Ce choix a été fait pour conserver des sédiments humides, en conditions anoxiques, favorables aux émissions, notamment de CH₄. Cette période était également propice afin de limiter les formes de retrait des argiles (voir deuxième photo de la Figure 22), qui peuvent rendre compliquées les mesures, mais également de pouvoir les réaliser avant le développement spontané de la végétation ou la mise en place d’un travail du sol et d’une culture sur le fond des étangs.

Les mêmes chambres que pour les mesures en pleine eau ont été utilisées, avec l'aide d'un seau ouvert pour permettre d'enfoncer légèrement l'ensemble dans le sédiment et ainsi d'assurer son étanchéité (Figure 22). Elles étaient de plus, et contrairement aux suivis sur eau, équipées de capteurs permettant de mesurer en temps réel la concentration en CO₂ et en CH₄. Pour ce dernier, c'est un capteur Figaro TGS2611 qui a été utilisé et pour les mesures du CO₂, de l'humidité et de la température dans la chambre, c'est un capteur Sensirion SCD30. Ces deux capteurs ont été connectés à un circuit électronique Arduino Mega250, et les données sont stockées sur une carte SD toutes les 2 à 4 secondes. Cette méthodologie et ces équipements de suivi des émissions de gaz à effet de serre sont décrits en détails dans Bastviken *et al.* (2015, 2020).

Afin de capter la variabilité spatiale des émissions, pour chacun des étangs, neuf points de mesure ont été réalisés, répartis sur toute la surface. Huit de ces points ont duré 5 minutes et le dernier a été réalisé pendant une heure entière. Ils étaient accompagnés d'un prélèvement de sédiments afin de réaliser des mesures de pH et de conductivité au laboratoire. Une prise de mesure de la température ambiante et de la pression atmosphérique a également été menée afin de permettre le calcul des émissions.

Pendant la mesure d'une heure, un prélèvement manuel à l'aide d'une seringue a été réalisé tous les quart d'heure. Ces échantillons ont été stockés dans des flacons Exetainer® sous vide puis analysés par chromatographie gazeuse au laboratoire (système Agilent 8890 GC avec un échantillonneur automatique PAL RSI 120 ; CTC Analytics, Switzerland; Petersen *et al.*, 2012). Ces mesures complémentaires ont servi de valeurs de référence pour la calibration de la sonde de CH₄.

Le capteur de CO₂ ne nécessite pas d'étalonnage et les valeurs enregistrées sont directement exprimées en ppm. Pour calculer les flux, on a d'abord appliqué une moyenne glissante aux données brutes afin de réduire le bruit. Ensuite, les 2-3 dernières minutes de chaque période de 5 minutes ont été utilisées pour calculer le flux à l'aide de la formule suivante :

$$F_{dif} = \frac{\Delta C_i}{\Delta t} * \frac{P * M}{R * T} * \frac{V_i}{A_i} * 1000$$

Où F_{dif} représente le flux (exprimé en mg de C par m² et par heure), ΔC_i/Δt correspond à la variation des concentrations (en ppm* 10⁻⁶), P est la pression atmosphérique (atm), R est la constante des gaz (L*atm/mol*K), T est la température (exprimée en degré Kelvin), M est la masse molaire du carbone (g/mol), V_i est le volume de la chambre (en litres), et A_i est la surface de la chambre (en m²). La valeur de 1 000 appliquée dans la formule sert à convertir le flux exprimé en grammes en milligrammes.

Pour le CH₄, étant donné que la sortie du capteur est en mV et qu'elle est fortement influencée par l'humidité, un étalonnage est nécessaire avant d'estimer les flux. Pour le calibrer, il a été exposé à différentes concentrations de CH₄ en laboratoire (comme données supplémentaires aux échantillons

de référence sur le terrain, évoquées précédemment) et à différents niveaux d'humidité. Les valeurs en mVolts ont été converties en ppm, en suivant la méthodologie de Bastviken *et al.* (2020). Ensuite, pour les estimations de flux, c'est la même formule que celle décrite au-dessus qui a été utilisée.

De la même manière que pour les mesures réalisées pendant l'évolage, les flux ont été exprimés en tonnes de CO₂ équivalent par hectare et sur six mois. Les valeurs données pour chaque étang correspondent à la moyenne des neuf mesures réalisées.



Figure 22 : Dispositif utilisé pour mesurer les émissions de CO₂ et de CH₄ durant la phase d'assec des étangs.

6. Registres des données de gestion piscicole

Comme nous l'avons déjà évoqué, malgré que peu de pratiques de gestion existent en pisciculture extensive (voir Pratiques de gestion piscicole, page 37), leur application varie entre les gestionnaires et les régions. En Dombes, chaque exploitant tient pour ses étangs piscicoles un registre regroupant diverses informations, les pratiques appliquées, ainsi que l'empoissonnage et la pêche réalisés (voir exemple en Annexe 1). Ces registres ont été collectés et centralisés par l'Association de Promotion du Poisson d'Étangs de Dombes (APPED) et nous ont été transmis pour les différents étangs que nous suivons dans les projets de Recherche. Ils comprennent donc le chaulage et la fertilisation appliqués (type de produit et dose), la quantité d'aliments distribuée aux poissons, l'année du ou des dernier(s) assec(s), ainsi que la quantité et la répartition des différentes espèces empoissonnées et collectées lors de la pêche. Généralement, le prix de vente ou la valeur des poissons stockés sont également renseignés.

Lorsque ces documents n'étaient pas complets ou que nous avions besoin d'informations complémentaires, des échanges directs avec les gestionnaires ont permis de compléter nos connaissances sur leurs pratiques.

Concernant le chaulage, les variations du pH des sédiments (valeurs comprises entre 5,5 et 8, voir L'échantillonnage des sédiments, page 58, et Figure 38) constituent également un bon indicateur pour connaître l'historique de l'application de cette pratique sur l'étang.

Chapitre 3. Concilier les services d'approvisionnement et de support



CARPE

1. Préambule général

L'Europe, parmi tous les paysages agricoles qui la composent, comprend également de nombreux paysages d'étangs. Une majorité de ces milieux est d'origine humaine, plus ou moins ancienne, avec une vocation de production piscicole (Aubin *et al.*, 2017). Même s'il est reconnu que l'agriculture joue un rôle prépondérant dans la détérioration des écosystèmes (Thomas *et al.*, 2004), de leurs fonctions et dans la perte de biodiversité (Rockström *et al.*, 2009 ; CBD, 2014 ; Steffen *et al.*, 2015), les étangs peuvent renfermer de nombreuses espèces et une diversité plus importante que d'autres milieux aquatiques, dont certaines sont rares ou menacées (Williams *et al.*, 2004). Pour ces paysages d'étangs piscicoles, l'enjeu est donc double : concilier la production de poissons (service d'approvisionnement) et la conservation de la biodiversité propre à ces milieux (service de support).

Les pratiques de gestion piscicole sont relativement peu nombreuses (empoissonnage, fertilisation, nourrissage, chaulage et assec) mais leur application peut varier fortement entre les régions et les pays (Horvath *et al.*, 2002). Pour la collecte du poisson, les étangs sont vidangés régulièrement (de manière annuelle dans certaines régions et jusqu'à plusieurs années dans d'autres ; Horvath *et al.*, 2002 ; Lierdeman, 2013). Ils sont ensuite remplis de nouveau pour une nouvelle saison de production. Mais cette période d'assèchement peut durer quelques jours ou semaines. Dans la Dombes spécifiquement, tous les cinq à six ans, l'étang est laissé à sec pendant une saison de production entière (Horvath *et al.*, 2002 ; Lierdeman, 2013). Cette pratique constitue une perturbation majeure pour l'écosystème et son fonctionnement.

Toutes ces régions d'étangs piscicoles produisent majoritairement de la carpe (*Cyprinus carpio*), qui peut être accompagnées, dans le cadre d'une polyculture, de plusieurs autres espèces (Horvath *et al.*, 2002). La composition, la répartition et la densité des espèces produites varient de manière significative selon les gestionnaires, les régions ou les pays. Ce poisson benthique est connu pour les effets négatifs directs ou indirects (Breukelaar *et al.*, 1994 ; Weber et Brown, 2009 ; Kloskowski, 2011 ; Badiou et Goldsborough, 2015) qu'il peut avoir sur l'écosystème, son fonctionnement et la diversité des autres organismes, et notamment sur les communautés de macrophytes (Chen *et al.*, 2020). Ces dernières, forment avec le phytoplancton la base de la chaîne trophique, et jouent un rôle clé dans l'écosystème (Carpenter et Lodge, 1986 ; Oertli et Frossard, 2013) et les services écosystémiques rendus.

Les effets de ces pratiques sur le fonctionnement des étangs piscicoles, leur productivité et leur biodiversité restent aujourd'hui encore peu étudiés. L'objectif de ce chapitre va donc être de voir comment des pratiques piscicoles, qui se veulent agroécologiques, peuvent permettre de concilier au sein des étangs piscicoles, un service d'approvisionnement et de support, en influençant sur le

fonctionnement de l'écosystème et principalement sur la base du réseau : les producteurs primaires. Nous nous intéresserons dans un premier temps à la pratique spécifique de l'assec, qui regroupe à la fois le plus de principes agroécologiques (Aubin *et al.*, 2017) mais qui est également une perturbation majeure pour l'écosystème. Nous nous concentrerons ensuite sur différentes modes de gestion de la densité piscicole.

2. Questions de Recherche et hypothèses

Ce chapitre est structuré autour de deux grandes questions de recherche, chacune associée à différentes hypothèses.

- **Quels sont les effets de la pratique de l'assec en pisciculture extensive sur le fonctionnement de l'écosystème, sur les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et des sédiments, et sur l'abondance et la diversité des producteurs primaires et sur la production de poissons ?**

H1 : L'assec favorise la minéralisation de la matière organique qui s'est accumulée au fond de l'étang durant les années de production et favorise ainsi la disponibilité en azote et phosphore minéraux dans l'eau.

H2 : Cet enrichissement en nutriments dans l'eau favorise le développement des producteurs primaires sur les premières années du cycle de production avec une dominance des macrophytes sur le phytoplancton.

H3 : La diversité des macrophytes et des macro-invertébrés est plus forte sur la première année puis décline progressivement au profit de la diversité et de l'abondance du phytoplancton.

H4 : Cette dynamique des producteurs primaires sur les premières années permet l'obtention de meilleurs rendements en début de cycle.

- **Comment la gestion de la densité en poissons dans les étangs influence la diversité et la structure des communautés de macrophytes à différentes échelles spatiales ?**

H1 : Une augmentation de la biomasse en poissons, par bioturbation et prédation, entraîne une réduction de la diversité des macrophytes à l'échelle de l'étang (diversité α).

H2 : Les différents modes de gestion de la densité en poissons influencent également la structure des communautés de macrophytes (diversité β), leurs turnovers et imbrication.

H3 : La présence d'étangs gérés sans poissons permet une plus grande diversité à l'échelle du paysage d'étangs (diversité γ).

Il se base sur deux articles :

Girard L, et al. (2024). Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation. Open Research Europe. <https://doi.org/10.12688/openreseurope.16363.2>

Open Research Europe

Open Research Europe 2024, 3:125 Last updated: 28 OCT 2024



RESEARCH ARTICLE

REVISED **Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation [version 2; peer review: 2 approved]**

Léo GIRARD , Alexander WEZEL, Joël ROBIN

Agroecology and Environment Research Unit, ISARA, Lyon, 69364, France

Girard L, et al., (2024). Land sharing versus land sparing approaches in fish pond systems: fish stock management as a driver of a nested community structure of macrophytes. Submitted to Freshwater Biology.

3. Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation

Léo GIRARD¹, Alexander WEZEL¹, Joël ROBIN¹

Open Research Europe

¹ Agroecology and Environment Research Unit, ISARA, Lyon, France

Abstract

Agroecology largely focusses on terrestrial agroecosystems, but it can also be applied to fish farming. Indeed, ponds are typically used for fish production in Europe, but are also important reservoirs of biodiversity. Numerous studies demonstrate that both fish production and biodiversity are strongly determined by human management. One key practice in extensive fish farming, although more rare in Europe, is to dry out ponds. They are left dry for a complete year after several years of fish production. However, the extent to which this practice affects the functioning of the ecosystem, its biodiversity and fish production remain unclear.

We investigated data from 85 fish ponds in the Dombes region, France, sampled between 2007 and 2014. We related variation in key abiotic characteristics to the time since last dry out. The dataset included organic matter content in pond sediments and concentrations of inorganic nitrogen and phosphorus in the water column, and biotic components such as macrophytes cover and richness, phytoplankton concentration and richness, macroinvertebrates density, and fish yield.

Our results show that drying out facilitates the mineralization of organic matter in sediments and results in higher concentrations of inorganic nitrogen in the water column. Macrophytes cover is highest during the first year after drying out, and gradually declines after at the expense of increasing phytoplankton concentration. The diversity of both is highest in the first year after drying out and declines rapidly, especially for macrophytes. Fish yield is at its maximum in the second year.

Drying out fish ponds appears to be an important agroecological practice in extensive fish farming with an application every three to four years. By nutrient recycling, this practice has a positive impact on the balance between primary producers and indirectly on the whole food web during two years. It optimizes fish production and allows biodiversity conservation.

Keywords: macrophytes, fishpond, shallow lake, sediment, agroecology, disturbance

Introduction

Agricultural landscapes in Europe are considered as important habitats for biodiversity conservation in anthropogenic areas (Eriksson, 2021; Queiroz *et al.*, 2014). They are therefore increasingly targeted by nature protection policies that aim to maintain or increase biodiversity. For this purpose, multiple areas in Europe have been classified as Natura 2000 regions or as High Nature Value (HNV) areas (Andersen *et al.*, 2004; Evans, 2012; Mueller and Maes, 2015). Agricultural landscapes are typically subjected to human interference to promote agricultural production and their ecological status strongly relies on specific practices (Schmitzberger *et al.*, 2005).

Several agricultural landscapes Europe are characterized by the occurrence of a high density of man-made ponds that have historically been used for extensive fish farming. Examples of such pond landscapes, also called “pondscapes”, are Midden-Limburg in Belgium, Trebon in the Czech Republic, Lausitz, Aischgrund and Oberpfalz in Germany, Walldviertel in Austria, but also Dombes, Lorraine, Brenne and Forez in France (Aubin *et al.*, 2017). Many fish ponds have a rich history as they have often been created by monastic communities in the Middle Ages, in an effort to drain swampy areas (Avocat, 1975; Guichenon, 1650 cited in Sceau, 1980), to ensure agricultural production, to reduce diseases, and to promote the production of freshwater fishes (Guichenon, 1650 cited in Sceau, 1980). Today, extensive fish production is still an important agricultural practice in most of these regions. Pond management practices, including water management, pond fertilisation or liming, and fish stocking can vary strongly between regions and countries (Horv  th *et al.*, 2002). However, the overall activities largely target the production of cyprinid fish species, such as common carp (*Cyprinus carpio*) for human consumption and restocking programs (Horv  th *et al.*, 2002).

All these ponds collectively contain more species and more rare species than other aquatic environments (Williams *et al.*, 2004). In harbouring rare as well as endemic species, they form irreplaceable habitats (C  r  ghino *et al.*, 2007). They play an important role in biodiversity conservation (Biggs *et al.*, 1994; C  r  ghino *et al.*, 2007; Oertli *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2004). Although fish production and human management, fish ponds are no exception in this regard), in the same way as natural ponds (Zamora-Marin *et al.*, 2021). These areas represent a mosaic of diverse habitats and can be considered as hotspots of biodiversity (Broyer and Curtet, 2012; Lemmens *et al.*, 2013; Rosset *et al.*, 2014; Vanacker *et al.*, 2015; Wezel *et al.*, 2013; Wezel *et al.*, 2014). Fish ponds can be also home of rare or protected fauna and flora (Vallod and Wezel, 2010; Wezel *et al.*, 2013; Wezel *et al.*, 2014). These agroecosystems are of human origin and thus artificial environments (Avocat, 1975; Guichenon, 1650 cited in Sceau, 1980). The biodiversity present in these agroecosystems is also the result of historical practices applied (Vallod and Wezel, 2010). It would appear that unmanaged ponds are not conducive to biodiversity (Sayer *et al.*, 2012)

Fish pond managers are therefore increasingly challenged to combine economically profitable fish farming activities with maintaining proper ecological ecosystem functioning and high levels of biodiversity in these agroecosystems. In these 'pondscapes', fish farmers play an important role in biodiversity conservation by maintaining ponds or by organizing water circulation in the pond networks. In this regard, they are dealing with agroecology applied to extensive fish farming. Agroecology is based on 13 principles (HLPE, 2019; Wezel *et al.*, 2020), some of which are applicable to aquaculture and fish pond agroecosystems management. According to Aubin *et al.* (2017), agroecological fish pond systems can be defined with the following five principles: It should be (1) productive, (2) resilient and robust, (3) efficient in the use of local resources, but also (4) environmentally friendly, and (5) have a natural and cultural value. Here we find together the notions of production, conservation of biodiversity, and ecological status of systems. Indeed, biological interactions and ecosystem synergies build a complex trophic web, which allow fish production. However, the literature on agroecological practices applied to pond fish farming remains limited.

A key management action in fish ponds is regular periodic drainage of ponds to harvest fish (Horvath *et al.*, 2002; Lierdeman, 2013). This is typically done from autumn to late winter (generally from October to March). The pond is refilled quickly after, in early spring, for a new production season. Lemmens *et al.* (2015) mentioned that this periodic pond drainage is important for biodiversity conservation. In addition to these short dry periods, in Dombes, ponds are empty every 4 or 5 years during a whole production season, approximately from March to September. It is an ancestral practice, called dry out in this paper, applied regularly and in some other fish pond systems (Horvath *et al.*, 2002; Lierdeman, 2013). Of all the extensive fish farming practices, drying out is the most common applied in the Dombes region. It is also a practice that brings together the most different ecological functions related to different agroecological principles (Aubin *et al.*, 2017). It is directly related to the third principle: using natural and local resources efficiently. However, it appears at the same time to be the practice restoring a high productivity level after water refilling. It allows the recycling of sediment material that accumulates during the production cycle to increase the concentration of mineral nutrients in the water for primary producers (Aubin *et al.*, 2017; Lierdeman, 2013). It should also allow for macrophytes re-establishment and control of algal blooms (Aubin *et al.*, 2017). As in temporary ponds, this voluntary dry period also promotes a very specific flora, especially macrophytes with a short life cycle (Fontanilles *et al.*, 2023).

Drying out a pond for one year affects both the physico-chemistry of the sediments and water but also the balance between primary producers and other biodiversity components such as macroinvertebrates. Theoretically, after the drying out, the aquatic plant community is composed of ruderal, fast-growing species, which allow the rapid recolonization of the environment. In subsequent

years, the nutrient concentrations and the degree of pond eutrophication gradually increase. Ruderal plant species will be replaced by more competitive species (Oertli & Frossard, 2013), and the ponds will subsequently switch into a turbid water state with low plant coverage and a dominance of phytoplankton in the water column. Earlier investigations show that such change in ecosystem state results in lower fish biomass production (Horvath *et al.*, 2002).

Although a periodic annual dry stand is an often applied management measure in fish ponds (Arthaud *et al.*, 2013; Aubin *et al.*, 2017; Horvath *et al.*, 2002; Lierdeman, 2013; Oertli and Frossard, 2013; Vanacker *et al.*, 2016; Wezel *et al.*, 2013), it is not yet well known to what extent such a dry period affects the functioning of the pond ecosystem with respect to physico-chemical characteristics, primary production, biodiversity, and fish production.

The present study therefore aimed to fill this important knowledge gap. More specifically, we aimed to analyse how a periodic one-year dry-out impacts the physico-chemical pond characteristics, the biomass and diversity of primary producers, invertebrate density and net fish yield. We hypothesized that (i) the dry-out enhances the mineralisation of organic matter accumulated in pond sediments and increases mineral nitrogen and phosphorus concentrations after water refilling, (ii) this mineral nutrient enrichment increases overall primary producers after the dry period, with a dominance of macrophytes over phytoplankton, and (iii) the diversity of macrophytes and benthic invertebrates' densities are higher during the first year after the dry period and decreases over years in favour of a higher diversity and density of algae. Finally, (iv) drying out was expected to increase fish production with the highest net fish yield in the first year after drying out.

Methods

Study area and study sites

The fishponds studied were located in the Dombes area, in the department of Ain, Northeast of Lyon, in a Natura 2000 region. This area is one of the main fish pond landscapes of France, comprising approximately 1,100 ponds and a total water surface of about 11,500 ha (Bernard and Lebreton, 2007). These ponds also date back to the Middle Ages and have been used for extensive fish farming since then. They are organized in chains, with hydrological connectivity between ponds, according to annual draining for fish harvest. Historically, a mixture of common carp (*Cyprinus carpio*), whitefish (roach and rudd), tench and piscivorous (pike and pikeperch) have been produced (Wezel *et al.*, 2013). Ponds are drained annually during the cold season (autumn and winter) to harvest the fish and are immediately refilled with water, in early spring. This fish production cycle typically lasts for four to five years, after which the ponds are left dry for an entire full growth season. Average yield reaches 250 kg/ha (Robin *et al.*, 2014; Wezel *et al.*, 2013), which corresponds to a rather low density of fish (45-70g/m³)

representative of extensive fish pond farming. The Dombes region is both an environment characterized by extensive fish farming with some ancestral practices but also by its biodiversity related to fish ponds (Vallod and Wezel, 2010; Wezel *et al.*, 2013; Wezel *et al.*, 2014). The ponds monitored were selected with similar practices. Typical pond management practices include liming, fertilization and feeding fish.

The present study used a dataset holding key information (physico-chemical characteristics, biomass and diversity of primary producers, invertebrate density and net fish yield) from a set of 134-point data, including 85 different ponds that were monitored between 2007 and 2014, several years for some of them. These repetitions of some fish ponds in the dataset were considered in the analysis. Variable numbers of fish ponds represent each post-drying year from year to year (Table 1).

These fish ponds are distinguished according to the number of years since the last dry period of the ponds: Y1 corresponds to the first year of water after the last drying out, Y2 the second year and so far, Y>5 includes all ponds that have been dry for five years or more (Table 1).

Table 1: An overview of the number of fish ponds for each year class (Y1 correspond to the first year after drying) and the different parameters that have been assessed.

Variables and Years after dry out	Y1	Y2	Y3	Y4	Y>5
Organic matter concentration in sediments (g/kg)					
Nitrate concentration in water (mg/l)					
Phosphate concentration in water (mg/l)	31	35	31	22	15
Nitrate in total nitrogen in water (%)					
Chlorophyll a concentration (µg/l)					
Phytoplankton taxon richness	18	27	20	16	9
Cyanobacteria in phytoplankton (%)	11	20	16	12	9
Macrophytes cover (%)	29	29	28	21	15
Jackknife diversity of macrophytes	23	27	25	17	14
Density of invertebrates	16	11	6	7	7
Net fish yield (kg/ha/year)	26	28	24	17	10

Sediment physico-chemical parameters

We determined organic content and concentrations of nitrogen and phosphate in the sediment of each pond by collecting pond sediment twice a year (once in early spring [March] and once in autumn [October]) in each pond using an Eckman grab. Three samples were taken at different spots. Samples from different spots were homogenized into one sample in the field for later analysis in the laboratory.

The organic matter content of the sediment was determined in the laboratory according to the method ISO 10694 (AFNOR, 1995). At the same time, we also determined the concentration of total nitrogen by dry combustion and exchangeable phosphorus following the method ISO 13878 (AFNOR, 1998) and NF X31-160 (AFNOR, 1999) respectively.

For organic matter, it was derived from the measurement of organic carbon, on which a conversion factor of 1.724 was applied ($C/MO = 0.58$). The sample was heated to over 900°C to oxidize the carbon present into carbon dioxide. The amount of gas was measured. Data from spring and autumn were averaged for each pond prior to any statistical analysis.

Water chemistry

Water samples were taken from each pond on 10 dates throughout spring and summer (from March to September). Water was collected at the deepest part of the pond, usually at the outlet, using a Van Dorn column to take a sample under the water surface. Samples were stored at 4°C until further analysis. Nitrate and phosphate were measured by ion chromatography (882 Compact IC plus, Metrohm) after filtration of the water samples using a syringe filter (RC CHROMAPHIL, 0.2 µm porosity).

Phytoplankton

A subsample of the collected pond water was used to determine the concentration of chlorophyll a (CHL). For this purpose, a known volume of pond water was filtered through a Whatman GF/C filter which was subsequently incubated into a 90% acetone solution for 24 hours. After centrifugation, readings of absorbance were taken using a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 (Schimadzu Corporation, Kyoto, Japan) at wavelengths of 630, 645, 663 and 750 nm. The CHL concentration was calculated based on the formula of Parsons and Strickland (1963). We used CHL concentration as a proxy for phytoplankton biomass.

In addition to this quantitative information, water samples also allowed to assess the phytoplankton community composition. The water was stored in a one-litre bottle and fixed with Lugol. Specimen identification was done to genus level in the laboratory using the Utermöhl method (AFNOR, 2006).

For each sample, 400 cells were counted under a Nikon Eclipse 50 microscope equipped with a Nikon DS-Fi1 camera. We obtained both the richness of the phytoplankton and the abundance of each genus.

Macrophytes

The macrophyte community composition was assessed once in each pond during the growth season (between end June and July) by identification of specimens within multiple quadrats (4 m²) that were distributed every 50 meters along five transects following the protocol described in Arthaud *et al.* (2013) and after in Vanacker *et al.* (2015, 2016), and used since 2007. Transects were arranged perpendicularly to the pond's dam, the deepest part with the outlet, of each pond. Two transects were located in the periphery, along the belt of helophytes, one in the center of the pond and the last two at half distance between the laterals and the central one. The number of quadrats was therefore related to the size of the pond. Macrophytes were identified to species level to obtain the richness per pond and their abundance within each quadrant was scored with the cover-abundance estimates of Braun-Blanquet (1932). This also allowed us to calculate the total coverage of macrophytes on the pond.

Benthic invertebrates

Benthic invertebrates were sampled once in September in each pond every year. The protocol was based on the AFNOR NF T90-391 standard (AFNOR, 2005) relating to the "*Indice Oligochètes de Bioindication Lacustre*" (IOBL). The oligochaetes present in the ponds live and feed in the sediments. These organisms play an important role in the functioning of the ecosystem, which is why this is an often monitored indicator. The standard protocol was supplemented by the technical note of Mazzella (2009) and by the experiences in the collection in these types of ponds in the Dombes area (Vallod *et al.*, 2011).

In the same way as mentioned above, the sediments were collected using an Eckman grab. Two samples were taken in an area of maximum depth reachable by foot and two others in shallower depth. These four samples allowed the equivalent of 0.1 m² of sediment to be collected. Each point had to be at least 10 m away from the others. They were carried out in the sector of the outlet without getting too close to it in order to be representative of the environmental conditions. These samples were pooled to form more than one sample for analysis.

The samples were first filtered in the field using a 0.315 mm sieve and the residue was then fixed with 5% formalin. This sample was then processed in the laboratory to determine the density of oligochaetes, corresponding to a number of individuals per area. It was measured using the formula: $3 \cdot \log(1 + (100 \cdot \text{EFF}))$ where 100.EFF is the number of individuals per area per 0.1 m².

Fish

Information on the net fish yield was obtained from local fish farmers and collected by the local fish association. It corresponds to the total fish biomass harvested at the end of the season (autumn) minus the total stocked fish biomass at the start of the growth season (early spring). Fish yields are expressed in kg/ha/year.

Statistical analysis

All statistical analyses were conducted with R and R Studio software (R Development Core Team, 2013).

For macrophytes richness, we used the Jackknife index based on Vanacker (2016). It allows to obtain a better estimation of the richness, often underestimated in fish ponds. Vanacker showed that it was the most suitable index for these environments and their biodiversity (Vanacker, 2016), this has also been shown more generally by Soukainen and Cardoso (2022). The Jackknife index appears to be the most accurate, efficient and least biased of the non-parametric indices for estimating species richness (Vanacker, 2016). It is calculated based on the number of species returned once and the number of quadrats made.

The values of water parameters used were the medians of the various measurements taken during the year (April to July), to have a better representation, as the mean is more driven by extreme values.

Firstly, to observe the variations of the different variables studied over the years since the last drying out, we created boxplots using functions from the ggplot2 package (Wickham, 2016).

We used Levene tests to compare the variability of the variables between ponds monitored several years and ponds monitored only once. No significant differences were found. These results are in line with those highlighted by Vanacker *et al.* (2016). One reason for this is that the ponds are emptied every year. But to take repetitions of some fish ponds into account, we also performed linear mixed models with the glmer function of the lme4 package (Bates, 2010). Depending on the variables, we used Poisson, negative binomial or Gaussian laws. The models used and their p-values are shown alongside the boxplots. This makes it possible to show if there is an effect of the practice of drying out on the variables studied.

The models are in the form of (DryOut represents the year after the last drying out and PondID the identifier of each pond to take into account repetitions):

$$\text{Variable studied} \sim \text{DryOut} + (1|\text{PondID})$$

Then, to analyze the relationships between variables, we looked for correlations of Spearman, using the `ggcormat` function of the `ggstatsplot` package (Patil, 2021). The graphical representations are made with the `scatterplot` function of the `car` package (Fox and Weisberg, 2019).

Finally, in order to obtain a synthetic and multivariate vision of the variations observed with the boxplots, we performed a multivariate analysis with a Principal Component Analysis (PCA). This ordination has been made with the `dudi.pca` function from the `ade4` package (Thioulouse *et al.*, 2018). The functions `s.class`, `s.arrow` and `superpose` from the same package allow for graphical representations.

Results

For all variables, we observed a large variability between fish ponds (Table 2). This high variability was similar both between different ponds and within the same pond over several years. There was both variability in physico-chemical parameters but also in biological parameters.

Table 2: The median, minimum and maximum values for the parameters studied.

Variables	Median	Min	Max
Organic matter concentration in sediments (g/kg)	33.69	16.58	112.41
Nitrate concentration in water (mg/l NO_3^-)	0.47	<0.025	1
Phosphate concentration in water (mg/l PO_4)	0.089	0.007	0.5812
Nitrate in total nitrogen in water (%)	19	0	82
Chlorophyll a concentration ($\mu\text{g/l}$)	48.06	2.92	347.51
Phytoplankton taxon richness	32	16	45
Cyanobacteria in phytoplankton (% of biomass)	23	0	71
Macrophytes cover (%)	34	0	144
Jackknife diversity of macrophytes	14,9	0	43,8
Density of invertebrates	1670	22	4764
Net fish yield (kg/ha/year)	185	8	696

Sediment composition varied between ponds and similarly, so did nutrient concentrations in the water. For example, we observed a concentration of organic matter in the sediment ranging from 16.8 g/kg to over 110 g/kg. Nitrate concentration in the water ranged from near zero to 1 mg/L.

Similarly, ponds differed strongly in local macrophyte species richness: some ponds had no macrophyte species while others had more than 40. In the whole set of ponds, 96 species of macrophytes were sampled. Some species were very common and are found in more than 50% of the

ponds such as *Polygonum amphibium*, *Najas minor* and *Najas marina*, *Phalaris arundinacea*, *Potamogeton nodosus* and *Potamogeton crispus*. Conversely, some species were present in only one. Some ponds also hosted species threatened at the French or European level like *Elatine alsinastrum*, *E. hexandra* or *E. hydropiper*, *Hydrocharis morus ranae*, *Luronium natans*, and *Marsilea quadrifolia*.

Finally, net fish yields varied from a few kilos per hectare to almost 700 kg/ha/year.

Physico-chemistry of sediments and water

Higher water nutrient concentrations, especially for nitrate, could be found during Y1 and Y2, and then decreasing in the following years ($p < 0.05$ for glmer). We observed a median concentration of nitrate of 0.47 mg/L in Y1 and 0.52 mg/L in Y2 against 0.36 mg/L in Y4. Although the different pond categories did not differ significantly in phosphate concentrations, we observed a similar trend with lower values with increasing years after drying out. The highest concentration was measured in Y1 ponds (median of 0.12 mg/L) and the lowest concentrations were observed in Y4 ponds (median of 0.07 mg/L).

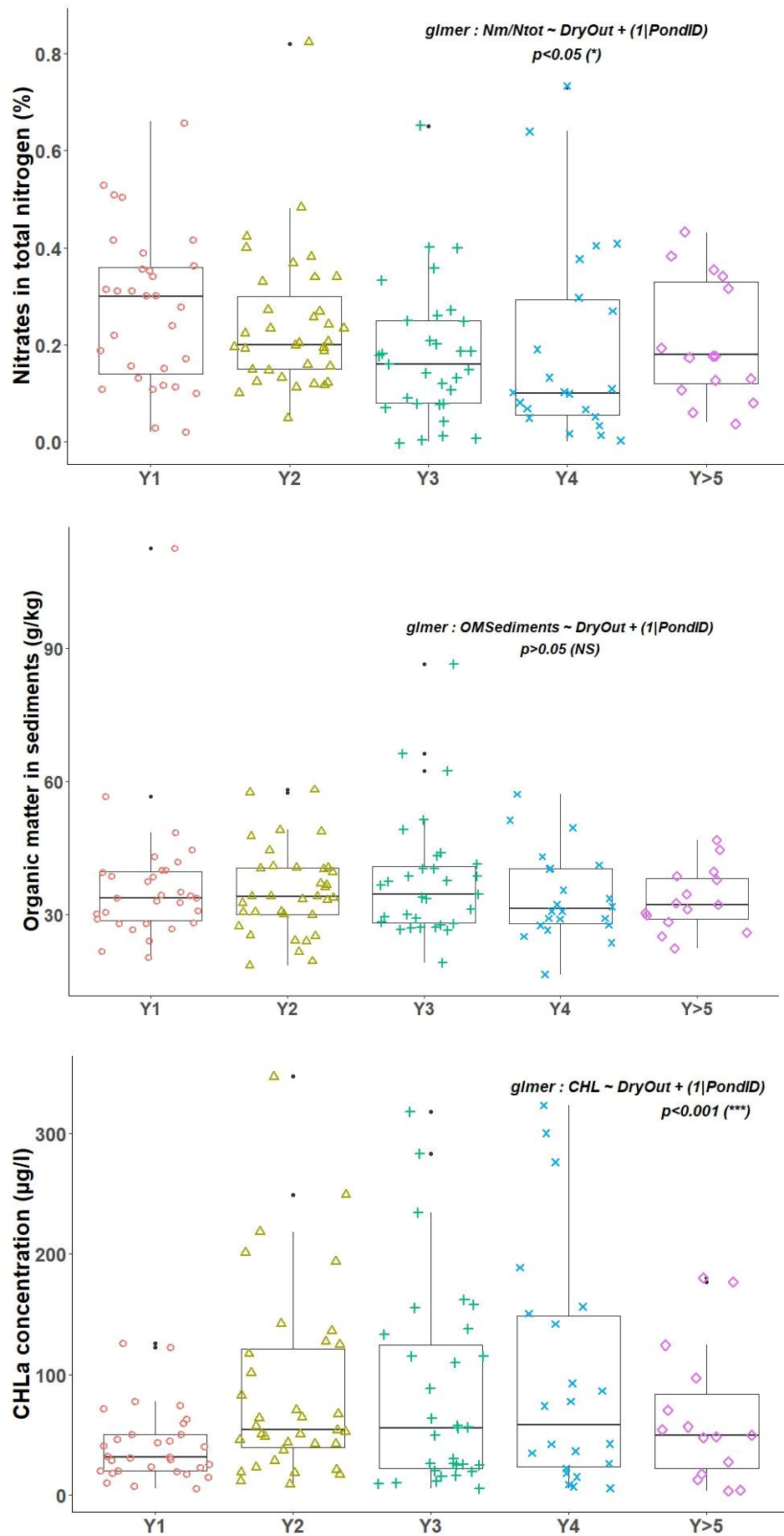
More specifically, the percentage of nitrate on total nitrogen decreases significantly ($p < 0.05$ for glmer) from Y1 to Y4 (Figure 23). It reduced by a factor 3 over a period of four years (from 30% the first year to 10% the fourth).

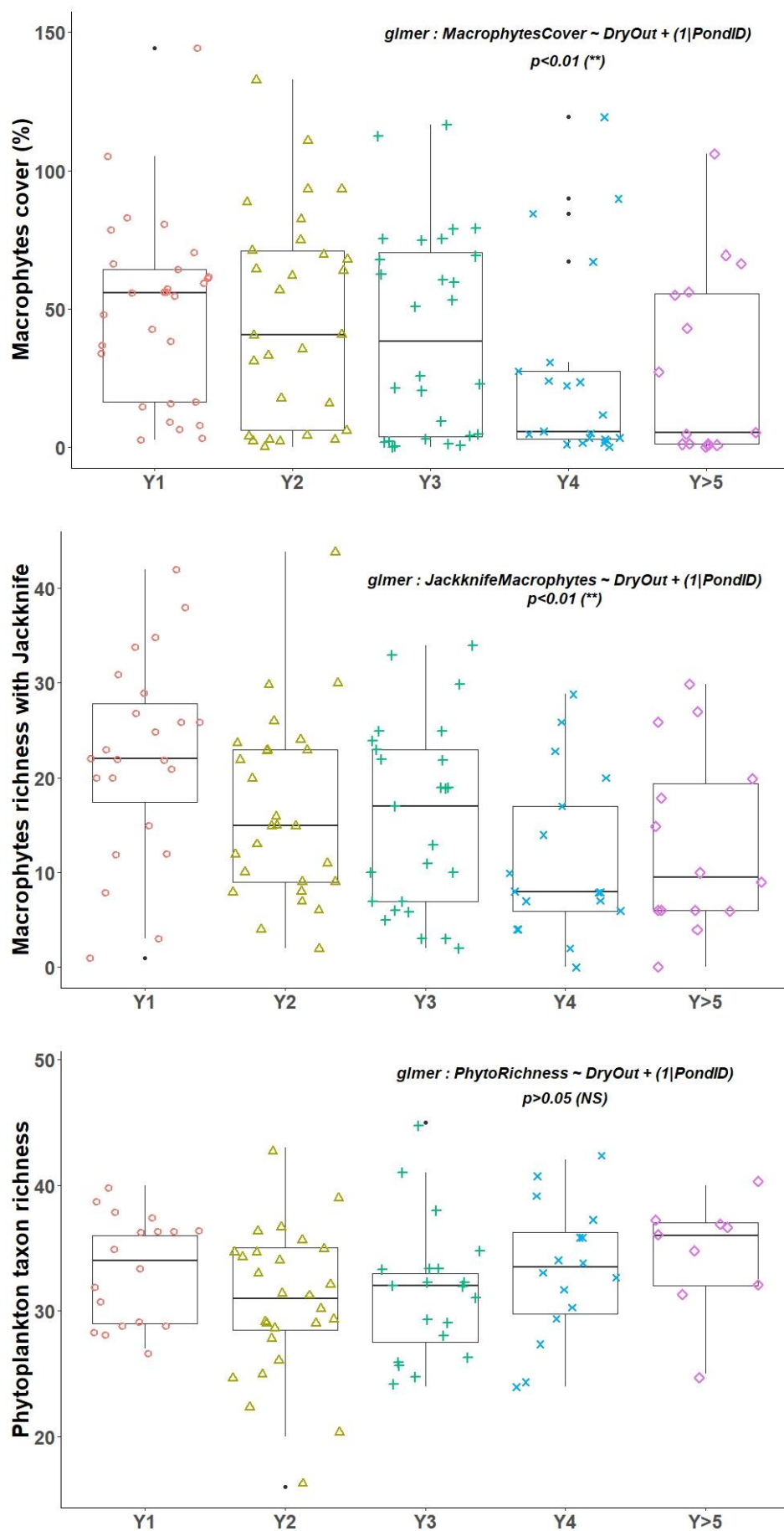
For organic matter concentration in sediments, no accumulation was observed from Y1 to Y5 (Figure 23). A slight, but not significant increase of less than 1 g/kg of sediment was present over the first three years (Y1 to Y3). The trend observed was even rather downward, with less organic matter over the years. Results were similar for nitrate with no significant difference between year classes, as well as for available phosphorus, even if a slight increase for this was observed between classes Y1 and Y>5.

Quantitative parameters for primary producers

The maximum of macrophytes cover (median value) was found in Y1, before a gradual decrease (Figure 23, $p < 0.01$ for glmer). On average 56% of the pond surface was covered by macrophytes in Y1. It decreased to around 40% in Y2 and Y3, and then collapsed to 5% in Y4. In the following years it remained at this low coverage.

Conversely, algal concentration (CHL) was low in Y1 with 30 $\mu\text{g/L}$ and increased in the following years (Figure 23). The mixed model tested showed an effect of water year on this algal concentration ($p < 0.001$). The maximum was reached during Y4 with an average concentration around 58 $\mu\text{g/L}$. However, contrary to what can be expected, the increase of the CHL concentration was not continuous, notably after 6 years. After 10–15 years, the primary producers' biomass in the ponds becomes low.





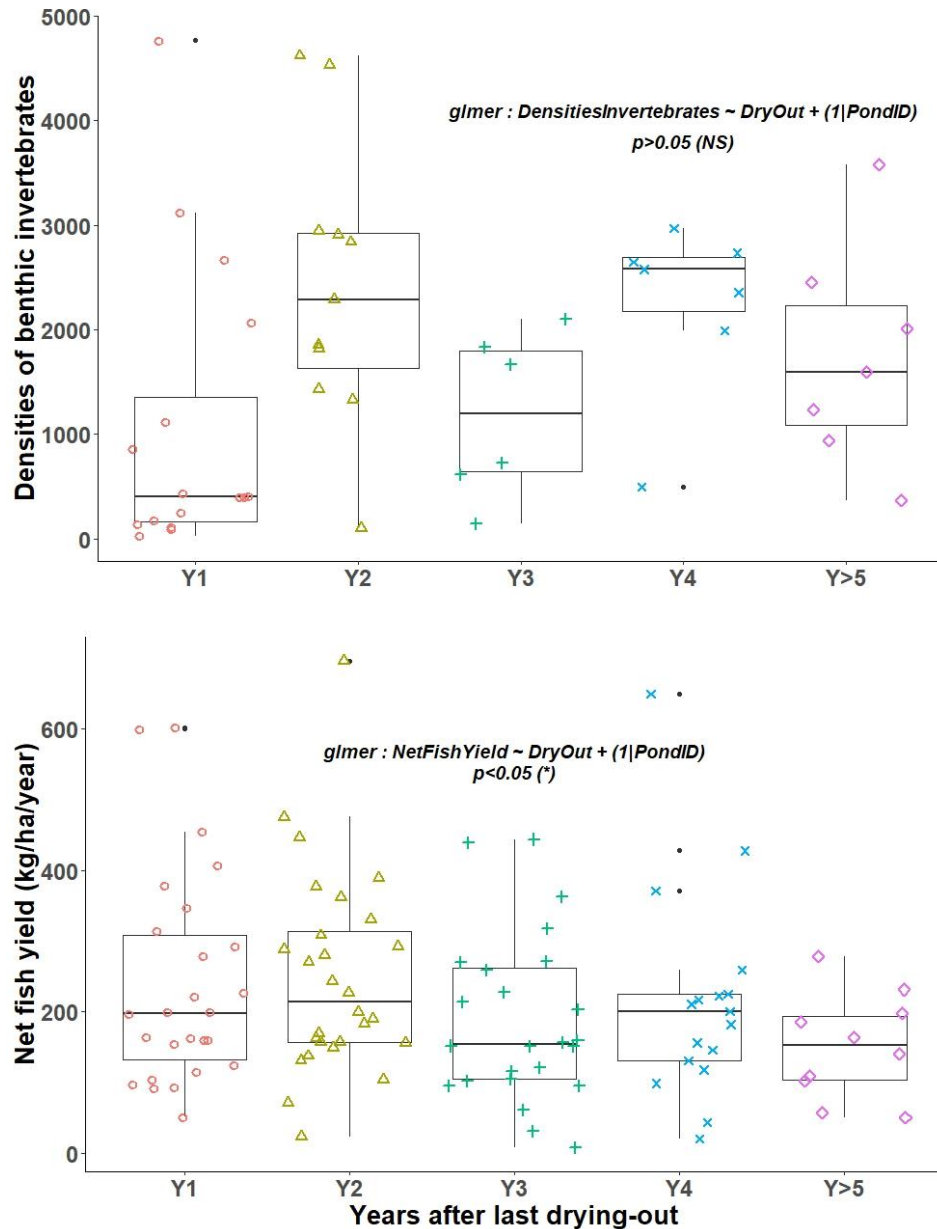


Figure 23: Variation of different parameters monitored in fish ponds of the Dombes area, France, according to the years after being drying out for one year.

Primary producers diversity and invertebrates density

According to the index of Jackknife, macrophyte richness declined continuously over the years ($p < 0.01$ for glmer), with a median number of 23 species in Y1 and 8 in Y5 and after. This richness of macrophytes was positively and significantly correlated with cover extent (Figure 24).

The solid line represents the linear regression between the two variables ($R^2 = 0.732$, $p < 0.0001$) and the dashed line represents a smoothed non-parametric regression. The band around the curves represent the confident interval with a level of 0.95.

For phytoplankton, we did not have the same positive correlation between concentration and richness. The richness was higher when the CHL concentrations are low (Figure 23). It reached its maximum after five years with water, with a median of 36 taxa, and was also high in Y1 with 35 taxa. Lower values were observed in the years Y2 to Y4. Over the years, the relative abundance of cyanobacteria among phytoplankton increased gradually (Figure 25). The mixed model tested showed an effect of years after drying out ($p < 0.001$). A positive correlation between CHL concentration and cyanobacteria abundance was found. When CHL increased above 100 $\mu\text{g/L}$, this relative abundance exceeded 20% (Figure 26).

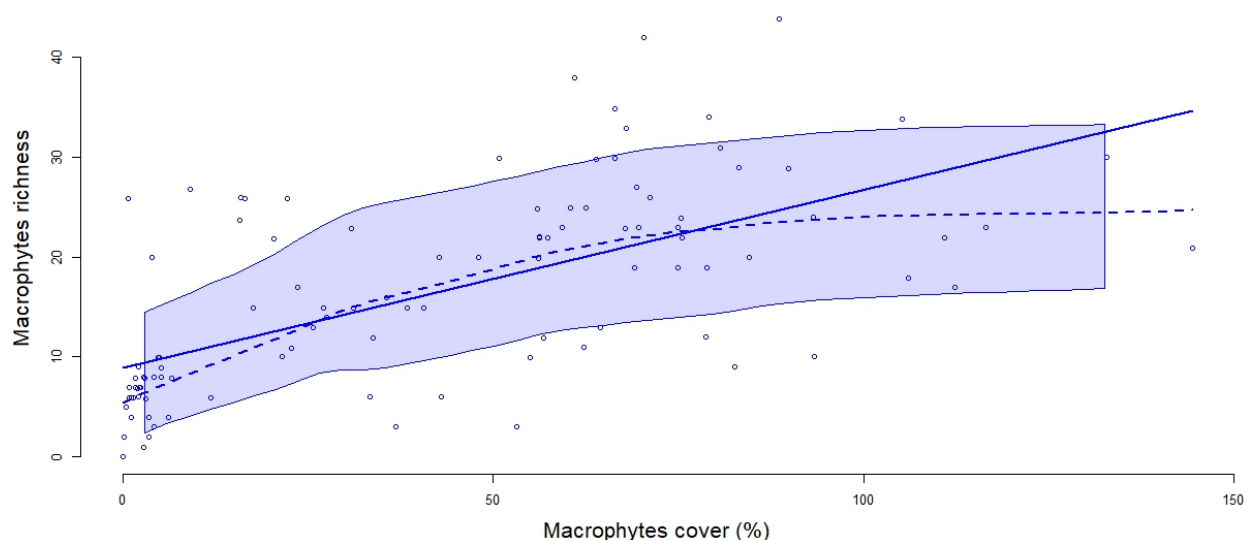


Figure 24: **Correlation between macrophyte richness and cover.** The solid line represents the linear regression between the two variables ($R^2 = 0.732$, $p < 0.0001$) and the dashed line represents a smoothed non-parametric regression. The band around the curves represent the confident interval with a level of 0.95.

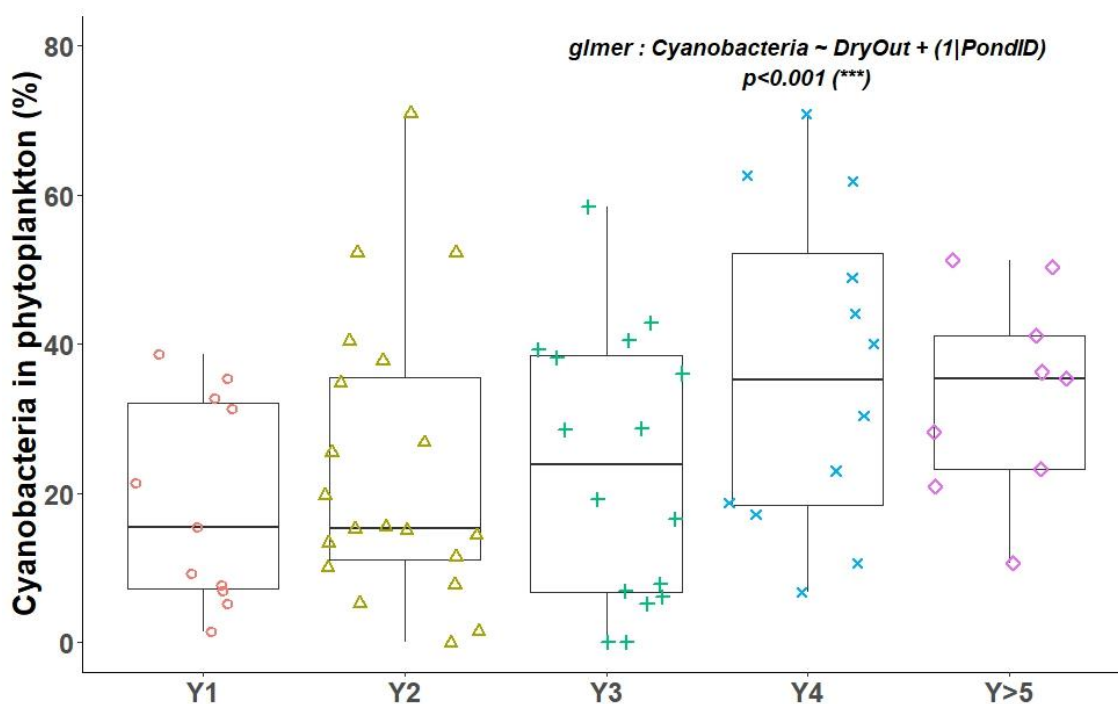


Figure 25: **Percentage of cyanobacteria in phytoplankton as a function of years after drying out.**

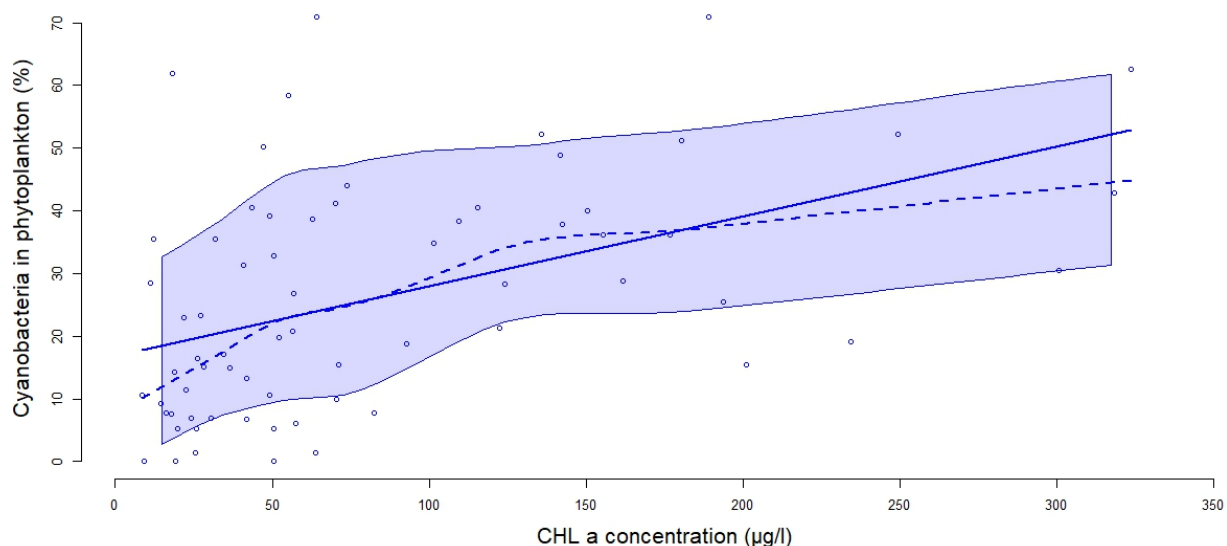


Figure 26: Correlation between the percentage of cyanobacteria and CHL concentration. The solid line represents the linear regression between the two variables ($R^2 = 0.47$, $p < 0.0001$) and the dashed line represents a smoothed non-parametric regression. The band around the curves represent the confident interval with a level of 0.95.

Specifically for invertebrates, even if densities were lower in Y1 than in Y>5 (medians of 397 *versus* 1,594 individuals), they were higher in Y2 and Y4 than in Y>5 (Figure 23). The densities were at a maximum in Y4 with 2,579 individuals, followed closely by the second year with 2,286 individuals. The mixed model did not show a significant relationship.

In summary, macrophytes richness and phytoplankton richness were higher in Y1, and in Y2 for invertebrates densities (Figure 23).

Fish yield

The highest fish yields were achieved in Y1 and Y2 (196 kg/ha and 214 kg/ha respectively) compared to 152 kg/ha for Y>5 ponds (Figure 23). A strong link between this yield and invertebrate density was observed (Correlation $R^2 = 0.41$, $p < 0.05$, and multivariate analyses, Figure 27). $p < 0.05$ for the mixed model tested.

Multivariate analysis

The multivariate analysis with a PCA provides the position of the five year classes of our dataset regarding different variables measured (Figure 27). The trajectory is mainly observed on the first dimension of the analysis, starting from the positive part of the X-axis (in the right part) with Y1 and going to the negative part (in the left) with Y4. Ponds that have been in water for 5 years or more are more located towards the center of the plot. In terms of variables, this trajectory corresponds to a shift from an agroecosystem dominated by macrophytes to one dominated by algae. A progressive increase in invertebrate density with the sawtooth evolution can be also observed as before in the analysis. The

positioning of the ponds with water for more than 5 years shows a decrease of the primary productivity as a whole, with less good fish yields.

In an addition analysis where $Y > 5$ ponds are separated for the respective exact years, we see the same results for the first four years classes. The fifth year seems to follow a similar logic with still good invertebrate densities but, the end of this evolution occurs with the sixth year, where the primary production decreases in an overall way. The positioning of the following years seems more random, with a logic more difficult to define and explain.

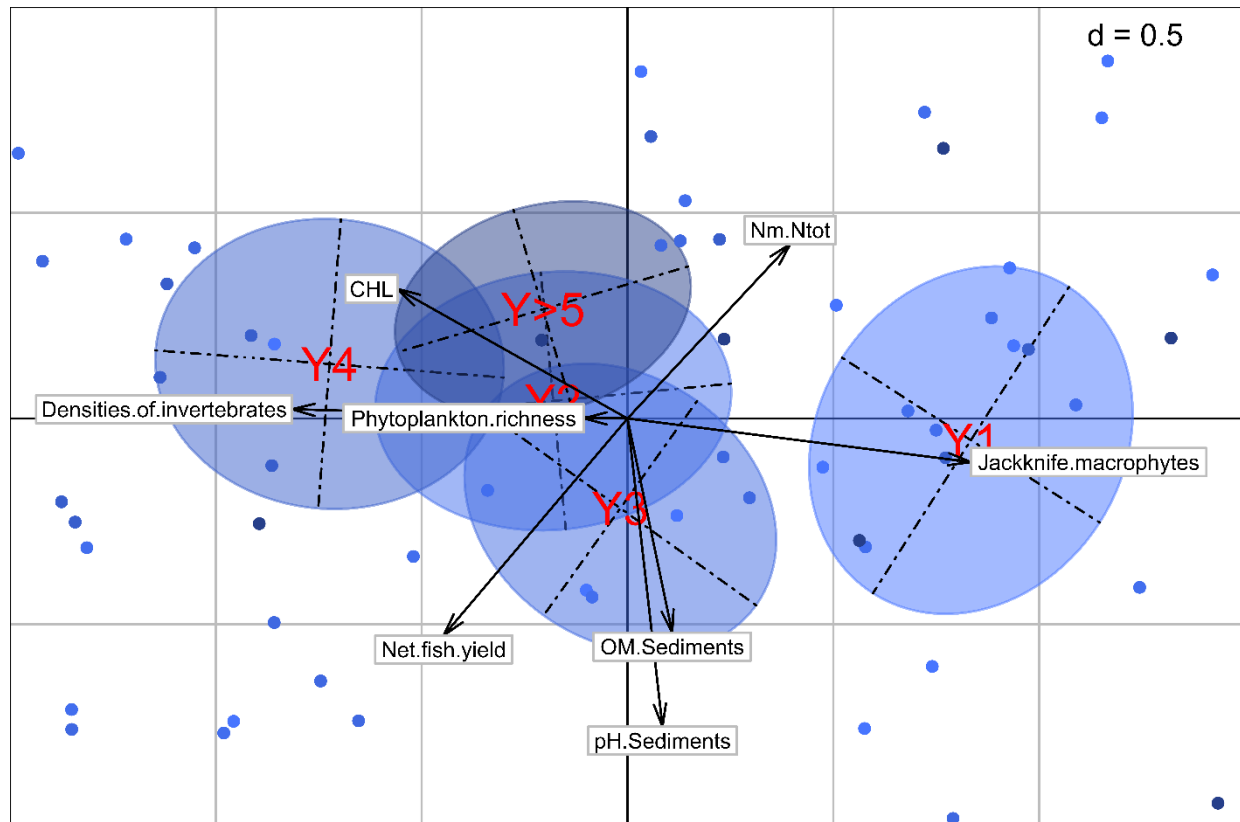


Figure 27: **Positioning of classes and variables on the factorial map.** The points correspond to the individuals, i.e. the fish ponds, the arrows and their length to the correlation of the variables with the first two dimensions of the PCA, the ellipses represent a graphical summary of the scatterplots corresponding to each pond class. The center of the ellipse is the center of gravity.

Discussion

Accumulation of organic matter and mineral nutrients in fish ponds

The accumulation of organic matter in the bottom of the pond is a natural process in all standing water bodies, called sedimentation (Oertli and Frossard, 2013). In the context of the Dombes fish ponds, we analysed the concentration of organic matter in the sediments according to the years after the last dry-out of the ponds. We expected an increase in organic matter content over the years; however, our results based on means for each year after drying did not support this, and thus did not confirm our hypothesis. The organic matter content in the sediments remained relatively stable for all the years studied, and no significant differences could be found. The fish farming practice based on emptying the pond every year in order to harvest fish in a small remaining part of the pond may explain these observations. During this, the more labile parts of the sediments can be washed away from the pond with the water drainage at the pond outlet. Vallod and Sarrazin (2010) showed that for a 24-ha pond, 8.5 t of material were exported during emptying. Moreover, the period during draining when the sediments in the largest part of the ponds remain in contact with air, even if it is much shorter than during a one-year dry period, probably already allows a partial mineralisation of the organic matter that has accumulated, if the temperatures and oxygen concentrations are favourable for microbial activity (Boyd and Pippopinyo, 1994; Boyd *et al.*, 2002). Indeed, the pond is drained between September and January and water refilling can take several weeks, depending on rainfall events and water transport from surrounding land areas via water ditches toward the ponds.

Our results show higher concentrations of inorganic nitrogen and phosphorus in the water after the dry-out years Y1 and Y2. Despite this, we did not observe any accumulation of organic matter in the sediments. We can nevertheless make the hypothesis that the drying up favours an incomplete mineralization of the organic matter in the sediments. Draining of the ponds increases the oxygen concentration in the sediments and thus promote the decomposition of organic matter (Boyd *et al.*, 2002). These results confirm the interest of drying out ponds for nutrients mineralization and availability in the water column (Avocat, 1975; Billard, 1979; Lierdeman, 2013; Wezel *et al.*, 2013).

Primary production and competition between algae and macrophytes

In ponds, two types of primary producers, algae and macrophytes, compete for light and nutrients. Scheffer and Carpenter (2003) established the theory of alternative stable states, with the relative domination of one or another. Our results show a domination of macrophytes in Y1, as shown by their high percent coverage. These results agree with those of Vanacker *et al.* (2016), who observed an average pond coverage of macrophytes in Y1 close to our results (49% versus 56% here). These macrophytes are a good indicator of biodiversity and productivity of the aquatic ecosystem (Folke *et*

al., 2004). In the following years, we observed a progressive decrease, which likely resulted from a gradual increase in water turbidity caused by enhanced concentrations of phytoplankton. After the drying period, a first stage appeared during Y1 with a domination of macrophytes and a progressive shift between primary producers in Y2 and Y3. In Y4 and Y>5, we noted the domination of phytoplankton and a collapse of macrophyte cover and richness, thus validating our initial hypothesis. However, if we look at the following years included in Y>5, the concentration of both primary producers decreased thus reaching a third stage where the two primary producers were in low biomass quantity. This would suggest a decrease of the total primary production. Finally, after a dominance of macrophytes in Y1 and a progressive shift (Y2 and Y3) towards phytoplankton dominance (Y4), ponds could evolve to a detrital state based on decomposers (Okuda *et al.*, 2013).

In fish ponds, we would ideally maintain a continuous balance between these two primary producers in order to ensure a good productivity of the agroecosystem. This could correspond to an unstable state, between the two stable states defined by Scheffer and Carpenter (2003). Our results confirm that this situation of a balance between macrophytes and phytoplankton is mostly observed in Y2, but changes afterwards. Therefore, this balance is of interest for fish production systems to ensure a high productivity in the food web. In addition, the presence of a balance between both primary producers ensures that linked biodiversity is maintained. In our study, during Y2, macrophyte coverage averaged 40% of the pond surface and CHL concentration was around 53 µg/L. Regarding macrophytes, our results are higher than those recommended by Schlumberger and Girard (2020), which were 15 to 20% macrophyte cover in extensive fish ponds. For phytoplankton, our results were below 60µg/L of CHL defined by Wezel *et al.* (2023) as a tipping point above which they observed a significant decrease in aquatic plant diversity. Thus, the dry season allows for the rejuvenation of the agroecosystem, but also for the initiation of a succession, especially for macrophytes (Arthaud *et al.*, 2013). Here, Y2 were characterized by a high richness and abundance of macrophytes, by a balance between plant and phytoplankton, and simultaneously by the highest fish yields. A complementary study with zooplankton monitoring could be interesting to demonstrate that Y2 proposed the highest productivity at the different links of the food web.

Effects of dry year disturbance on biodiversity

The diversity of macrophytes was found to be directly correlated with the macrophytes cover of the ponds. The macrophyte species richness was at its maximum in Y1 and then decreased in the following years. During Y1, we found an average of more than 22 species while then decreasing to about 16 in Y2 and only 11 in Y4. On average, fish ponds in the Dombes area host between 11 and 15 aquatic plant species (Arthaud *et al.*, 2013; Robin *et al.*, 2014; Vanacker *et al.*, 2015; Wezel *et al.*, 2013). Our analysis

shows that the macrophyte richness was different for each year, higher in Y1 and progressively decreased over the years.

In this paper, we were interested in the biodiversity of macrophytes only through the number of species. For biodiversity conservation purposes, it is also interesting to analyse the composition of the communities and their variation in different years. In a study on this, Fontanilles *et al.* (2023) highlighted about fifteen species specific to Y1. These are species with a high recolonization capacity or that are more tolerant to disturbance. Some species need this alternation between a dry phase and a wet phase. We found rare species, disappearing the following years. For the others years after drying-out, they observed the phenomenon of nestedness based on a loss of several species but not on a complete turnover (Fontanilles *et al.*, 2023).

Related to richness of phytoplankton taxa and CHL concentration, we found a negative correlation. These results are consistent with those found by Qin *et al.* (2013), showing that eutrophication decreases phytoplankton diversity. Phytoplankton richness was, like macrophytes, at its maximum during Y1 and then comparatively low in Y>5 ponds. We also observed that when the concentration of CHL increased, the percentage of cyanobacteria also increased to the detriment of other types of algae, resulting in an overall loss of phytoplankton taxa diversity. It is known that when phytoplankton concentration increases during eutrophication, the biomass of cyanobacteria increases and leads to changes in taxonomic structure (Havens, 2008). Our results are therefore similar. This proliferation of cyanobacteria should be avoided because it leads to both a loss of biodiversity and a significant decrease in oxygen in the water. This anoxia can lead in some cases to strong fish losses.

For invertebrates, the density was not at its maximum in Y1 but in Y2 and Y4. The recolonization time of these taxa appears to be longer after the disturbance of dry-out. Here we have only quantitative information with the density of invertebrates but not on the diversity present. Few studies have addressed the effect of drying out a pond on aquatic invertebrates. Sayer *et al.* (2012) showed that diversity was higher in managed ponds. The management practices included the removal of some of the sediments and trees growing around the pond. They can be compared to a dry-out with the objective of rejuvenating the agroecosystem. The duration of the dry period also appears to be an important factor in the ability to recolonize. Boix *et al.* (2001) presented an example with three pioneer species, present after six months of drying out but disappearing after two years. Further studies on invertebrate diversity should be conducted to confirm that invertebrate communities follow the same evolution cycle between two drying out from Y1 to Y>5, as phytoplankton or macrophytes.

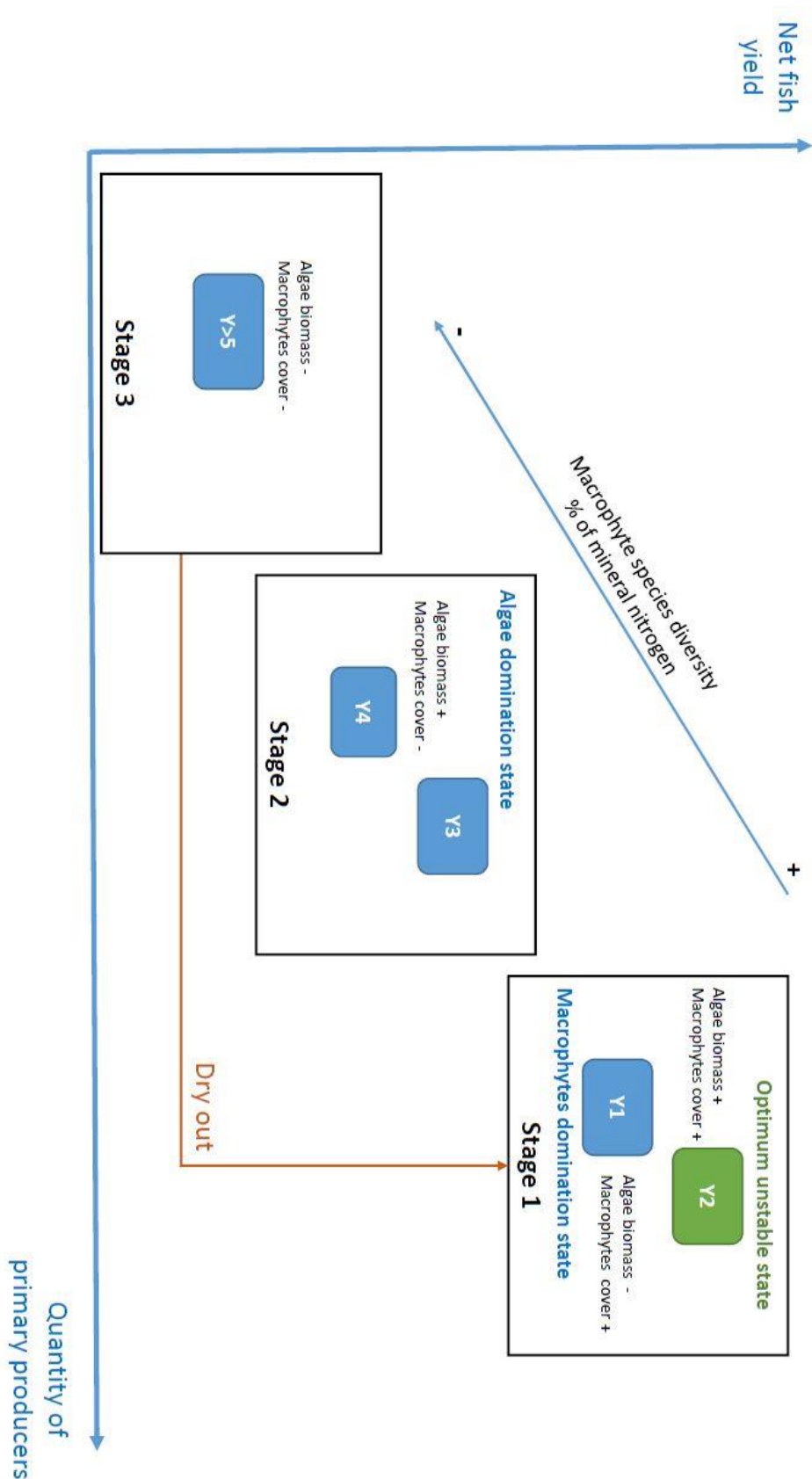


Figure 28: **Conceptual model of the three stages identified in the temporal changes of a fish pond in Dombes area, France.** The x-axis represents primary productivity (algae and macrophytes) and the y-axis represents fish productivity. Year 2 (Y2) is the one with the best balance in a fish production objective. The percentage of mineral nitrogen is in water.

Drying out a pond as an important agroecological practice in extensive fish farming

Drying out ponds allows a mineralisation process, which ensures a greater availability of nutrients in the water during Y1. This allows a good development and a balance between the primary producers. This practice also promotes higher levels of macrophyte richness in the ponds and a higher density of invertebrates, a major source of food for the fish, especially in Y2. All these elements explain the better fish yields observed, especially in the second year of production. They also validate the hypothesis that drying out ponds appears as an important agroecological practice in extensive fish farming.

Our results are in line with some other research such as Vanacker *et al.* (2016) who stated that it is essential to dry out regularly to ensure good fish yields, as well as those of Horvath *et al.* (2002) who also confirmed the beneficial role of a period of drying out. We can see that, in addition to fish production, it is the entire functioning of the agroecosystem, based on primary production but also some species or taxa diversity, that benefits from this practice, in certain periods after the pond drying out. The cycle of different states, water and sediment quality, fish yield, and elements of biodiversity is illustrated in Figure 28. The drying out of ponds promotes a higher productivity of the agroecosystem during two or three years. The organic matter in the sediments undergoes mineralization during the dry period, making nitrate and phosphate available in the water the following years for primary production and thus also provides resources for fish. This enhanced mineralization can also limit the use of inputs during the fish production cycle. The disturbance through drying out and the available nutrients thereafter seem to support the recolonization of macrophytes. Indeed, in Y2, a good state of equilibrium between the two types of primary producers is observed, but also macroinvertebrates in higher densities, altogether allowing better fish yields (Figure 28). These observations are directly linked to one of the principles of agroecological fish pond management: “an agroecological fish pond is robust and resilient” (Aubin *et al.*, 2017). Moreover, drying out allows also to reach higher levels of aquatic plant and algal diversity, at least in the first few years. These refer also to the other principles such as being environmentally friendly (principle 4), and having a natural and cultural value (5). The drying out also indicates a certain resilience and robustness of the ecosystem (2), which is however mostly pronounced in Y1 and Y2.

Our results might also justify the will of local actors in the study area to join the RAMSAR convention on wetlands of international importance, which rewards sites and actors who want to preserve wetlands. The role of fish farmers applying the production in an agroecological way is of first importance to meet the objectives of biodiversity conservation. In typical European ponds where fish production remains, maintaining this activity is essential for pond subsistence.

Frequency of drying out fish ponds

All the variables studied do not react in the same way to the disturbance caused by drying out ponds and do not evolve in the same way in the following years. Therefore, the question of the best dry-out frequency is important for the management of ponds from a production, but also ecological perspective. Horvath *et al.* (2002) mentioned that a dry period should be carried out regularly, but did not provide any details, whereas Sayer *et al.* (2012) stated that three to five years after sediment removal (ponds were dried out and sediments removed with mechanic action), macrophyte and invertebrate biodiversity decreased significantly. This is similar to findings by Vanacker *et al.* (2016) on determining tipping points in fish pond systems, who highlighted a significant decline in their performance indicator after $Y > 5$. This indicator was based on aquatic plant richness, CHL, and fish yield. They stated that ideally, a pond should have more than 15 species of macrophytes, a CHL concentration below 60 $\mu\text{g/L}$ – the threshold above which tipping points of different environmental variables are observed – and may assure a fish yield above 213 kg/ha. Our results show that we had a richness of macrophytes below 15 from four years onwards. The tipping point of 60 $\mu\text{g/L}$ of CHL was not reached, but was very close during Y4. Finally, a fish yield of 213 kg/ha was only reached in the second year, but was lower in all other years. These median values were very close to the averages stated in the 2021 report of the local fish promotion association.

Our results suggest that ponds should be dried out every three years. Indeed, ecosystem productivity, biodiversity levels and fish yields were at their maximum in the second year and then declined. Drying out at the end of the third year would allow a rapid return to these more favourable levels. Historically, the cycle has been of five or six years. Reducing it to four years would also have repercussions on water distribution. Indeed, each year a quarter of the ponds would be dry, instead of the current one-fifth. In a context of climate change and water shortage, this could be a solution for a better filling of the ponds.

Only very few ponds in our study area are kept in water for more than five years. It would be interesting to analyse the effects of this practice in other fish farming regions. Indeed, effects may differ between such a drying out practice done for the first time and conducted historically, as water and biodiversity variables might potentially vary considerably as disturbance regimes are different. Another important point to emphasize concerns the variability observed on all the parameters studied in this paper. Indeed, even if the practice of drying out ponds, for an entire growth season, is a factor explaining interannual variability, the latter was highly significant in each class. It would be interesting to investigate which factors explain this variability.

Conclusions

Fish ponds face a double challenge: to produce fish to ensure a sufficient income for pond managers while conserving biodiversity. Indeed, some ponds are considered as sites for biodiversity conservation such as Natura 2000 zones or Ramsar sites, as discussed in the study area by local and regional stakeholders for the past few years. Agroecological practices must reconcile the two, through supporting an optimized functioning of the agroecosystem. Among all these practices, drying out ponds, although a major disturbance, allow a good functioning of this agroecosystem, permitting fish production while at the same time conserving biodiversity.

Our results do not show an accumulation of organic matter in the sediments, as we predicted. Nevertheless, our results suggest that a dry year allows the mineralization of nitrogen in pond sediments and enhances the availability of mineral nitrogen in the water column during the first year after dry stand (Y1). In connection with these nutrient dynamics, this practice allows the restoration of a good primary productivity and a significant colonization by macrophytes. Indeed, it favours a domination of the agroecosystem by macrophytes with a low phytoplankton development in Y1. Drying out resets the systems towards a macrophyte dominated state. In connection with this, we also observed a higher specific diversity.

The second year (Y2) marked the best state of balance between the two primary producers, an optimum unstable state for fish production. It was also the year with the highest density of invertebrates. These different elements explain why it was also the best year for fish yields.

During the following years (Y3 and Y4), we observed a decrease in inorganic nutrients availability in the water, as well as in the cover and the species diversity of macrophytes, in favour of the quantity of phytoplankton.

For ponds maintained in water for a longer period (more than five years), we observed a lower presence of the two primary producers: a low cover of macrophytes and a lower concentration of phytoplankton. The same was true for their diversity, which was at lower levels than in the first years. This change of functioning is beneficial for a detritivorous food web, also called microbial loop. The use of a dry period in these situations allows the rejuvenation of the ecosystem with a major disturbance. As we have seen, this allows a return to good levels of primary productivity and therefore fish production, while maintaining the highest levels of biodiversity.

Drying ponds out for one year might also be a practice to be implemented regularly in some natural ponds where organic matter has accumulated, more than sediment dredging techniques which are expensive and often inefficient on a long-term scale.

Data availability

Underlying data

Zenodo: Dataset - Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation, <https://doi.org/10.5281/zenodo.8183091> (Girard *et al.*, 2023)

This project contains the following underlying data:

- Girard *et al.* - 2023 - Dataset.csv
- Girard *et al.* - 2023 - Metadata.csv

Data are available under the terms of the [Creative Commons Zero "No rights reserved" data waiver](#) (CC0 1.0 Public domain dedication).

Acknowledgments

Part of this research has received funding from the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme under grant agreement No 869296 – The PONDERFUL Project.

We highly acknowledge the fish pond owners and managers allowing to sample their fish ponds. We further thank Thomas Lhuillery, Mathieu Guerin and Florent Arthaud for data collection and Vincent Tolon for his help in statistical data analysis. We also thank Pieter Lemmens for his proofreading and advice.

References

- AFNOR: ISO 10694 - Qualité du sol - Dosage du carbone organique et du carbone total après combustion sèche (analyse élémentaire). 1995. Reference Source
- AFNOR: ISO 13878 - Qualité du sol - Détermination de la teneur totale en azote par combustion sèche ("analyse élémentaire"). 1998. Reference Source
- AFNOR: NF X31-160 - Qualité des sols - Détermination du phosphore soluble dans une solution à 20 g.l⁻¹ d'acide citrique monohydraté - Méthode Dyer. 1999. Reference Source
- AFNOR: NF T90-391 - Qualité de l'eau - Détermination de l'indice oligochètes de bioindication lacustre (IOBL). 2005. Reference Source
- AFNOR: NF EN 15204 - Qualité de l'eau - Norme guide pour le dénombrement du phytoplancton par microscopie inversée (méthode Utermöhl). 2006. Reference Source
- Andersen E, Baldock D, Bennett H, *et al.*: Developing a high nature value farming area indicator. 2004;75. Reference Source
- Arthaud F, Vallod D, Robin J, *et al.*: Short-term succession of aquatic plant species richness along ecosystem productivity and dispersal gradients in shallow lakes. Munzbergova Z editor. J Veg Sci. 2013;24(1):148–56. 10.1111/j.1654-1103.2012.01436.x

- Aubin J, Robin J, Wezel A, *et al.*: Agroecological management in fish pond systems. In: Agroecological Practices for Sustainable Agriculture : Pinciples, Applications, and Making the Transition. 1ère édition. World Scientific Europe Ltd;2017. 10.1142/9781786343062_0012
- Avocat C: La Dombes, milieu naturel ou milieu en équilibre ? Introduction à une éco-géographie de l'espace dombiste. *geoca*. 1975;50(1):35–58. Reference Source
- Bates DM: lme4: Mixed-effects modeling with R.2010;131. Reference Source
- Bernard A, Lebreton P: Les oiseaux de la Dombes : une mise à jour.2007. Reference Source
- Biggs J, Corfield A, Walker D, *et al.*: New approaches to the management of ponds. *British Wildlife*. 1994;5(5):15. Reference Source
- Billard A: L'étang de Dombes. Insertion dans le paysage agraire. *Bull Fr Piscic*. 1979;272:71–93. 10.1051/kmae:1979013
- Boix D, Sala J, Moreno-Amich R: The faunal composition of espolla pond (ne iberian peninsula): the neglected biodiversity of temporary waters. *Wetlands*. 2001;21(4):577–592. Reference Source
- Boyd CE, Pippopinyo S: Factors affecting respiration in dry pond bottom soils. *Aquaculture*. 1994;120(3–4): 283–93. 10.1016/0044-8486(94)90085-X
- Boyd CE, Wood CW, Thunjai T: Aquaculture pond bottom soil quality management.2002;45. Reference Source
- Braun-Blanquet J: Plant Sociology: The Study of Plant Communities.1932. Reference Source
- Broyer J, Curtet L: Biodiversity and fish farming intensification in French fishpond systems. *Hydrobiologia*. 2012;694(1):205–218. 10.1007/s10750-012-1162-5
- Céréghino R, Biggs J, Oertli B, *et al.*: The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. In: Oertli B, Céréghino R, Biggs J, Declerck S, Hull A, Miracle MR, editors. Pond Conservation in Europe. Dordrecht: Springer Netherlands;2007;1–6. 10.1007/978-90-481-9088-1_1
- Eriksson O: The importance of traditional agricultural landscapes for preventing species extinctions. *Biodivers Conserv*. 2021;30(5):1341–1357. 10.1007/s10531-021-02145-3
- Evans D: Building the European Union's Natura 2000 network. *NC*. 2012;1:11–26. 10.3897/natureconservation.1.1808
- Folke C, Carpenter S, Walker B, *et al.*: Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2004;35(1):557–581. 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711
- Fontanilles A, Robin J, Rouified S, *et al.*: Disturbance and resilience of aquatic plant communities in fish ponds after temporary dry periods. *Aquat Ecol*. 2023. 10.1007/s10452-023-10032-y
- Fox J, Weisberg S: An R Companion to Applied Regression.2019. Reference Source
- Girard L, Robin J, Wezel A: Dataset - Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation [Data set]. Zenodo.2023. <http://www.doi.org/10.5281/zenodo.8183091>
- Havens KE: Cyanobacteria blooms: effects on aquatic ecosystems. *Adv Exp Med Biol*. 2008;619:733–47. 18461790 10.1007/978-0-387-75865-7_33
- HLPE: HLPE Report #14 - Agroecological and other innovative approaches for sustainable agriculture

- and food systems that enhance food security and nutrition.2019;163. Reference Source
- Horvath L, Tamas G, Seagrave C: Carp and Pond Fish Culture. Seconde Edition. John Wiley & Sons;2002. 10.1002/9780470995662
- Lemmens P, Mergeay J, De Bie T, *et al.*: How to Maximally Support Local and Regional Biodiversity in Applied Conservation? Insights from Pond Management.. Fontaneto D, editor. PLoS One. 2013;8(8): e72538. 23951328 10.1371/journal.pone.0072538 3741229
- Lemmens P, Mergeay J, Van Wichelen J, *et al.*: The Impact of Conservation Management on the Community Composition of Multiple Organism Groups in Eutrophic Interconnected Man-Made Ponds. Green AJ, editor. PLoS One. 2015;10(9): e0139371. 26422390 10.1371/journal.pone.0139371 4589289
- Lierdeman E: Principes de gestion et modalités d'entretien. In: Mares et étangs : Ecologie, conservation, gestion, valorisation. PPUR Presses polytechniques;2013.
- Mazzella L: Création d'un nouvel outil de bioindication basé sur les communautés d'invertébrés benthiques lacustres: méthodes d'échantillonnage et métriques candidates.2009;26. Reference Source
- Mueller A, Maes J: Arguments for biodiversity conservation in Natura 2000 sites: An analysis based on LIFE projects. NC. 2015;12:1–26. 10.3897/natureconservation.12.4848
- Oertli B, Biggs J, Céréghino R, *et al.*: Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. Aquatic Conserv Mar Freshw Ecosyst. 2005;15(6):535–540. 10.1002/aqc.752
- Oertli B, Frossard PA: Mares et étangs : Ecologie, conservation, gestion, valorisation. PPUR Presses polytechniques;2013.
- Okuda N, Watanabe K, Fukumori K, *et al.*: Biodiversity Researches on Microbial Loop in Aquatic Systems. In: Biodiversity in Aquatic Systems and Environments.2013. 10.1007/978-4-431-54150-9_3
- Parsons TT, Strickland JDH: Discussion of Spectrophotometric Determination of Marine-Plant Pigments, with Revised Equations for Ascertaining Chlorophylls and Carotenoids. J Mar Res. 1963;21:155–63. Reference Source
- Patil I: Visualizations with statistical details: The “ggstatsplot” approach. JOSS. 2021;6(61): 3167. 10.21105/joss.03167
- Qin B, Gao G, Zhu G, *et al.*: Lake eutrophication and its ecosystem response. Chin Sci Bull. 2013;58(9):961–970. 10.1007/s11434-012-5560-x
- Queiroz C, Beilin R, Folke C, *et al.*: Farmland abandonment: threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. Front Ecol Evol. 2014;12(5):288–96. 10.1890/120348
- R Development Core Team: R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.2013. Reference Source
- Robin J, Wezel A, Bornette G, *et al.*: Biodiversity in eutrophicated shallow lakes: determination of tipping points and tools for monitoring. Hydrobiologia. 2014;723(1):63–75. 10.1007/s10750-013-1678-3
- Rosset V, Angélibert S, Arthaud F, *et al.*: Is eutrophication really a major impairment for small waterbody biodiversity? Arnott S editor. J Appl Ecol. 2014;51(2):415–25. 10.1111/1365-2664.12201
- Sayer C, Andrews K, Shilland E, *et al.*: The role of pond management for biodiversity conservation in an

- agricultural landscape. *Aquatic Conserv Mar Freshw Ecosyst.* 2012;22(5):626–638. 10.1002/aqc.2254
- Sceau R: Les étangs de la Dombes, fondements socio-économiques d'un système hydraulique. *Revue de géographie de Lyon.* 1980;55(2):129–159. Reference Source
- Scheffer M, Carpenter SR: Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol Evol.* 2003;18:648–56. 10.1016/j.tree.2003.09.002Schlumberger O, Girard P: Memento de la pisciculture d'étang. 5ième édition mise à jour. Versailles: Quae;2020. Reference Source
- Schmitzberger I, Wrba Th, Steurer B, *et al.*: How farming styles influence biodiversity maintenance in Austrian agricultural landscapes. *Agric Ecosyst Environ.* 2005;108(3):274–290. 10.1016/j.agee.2005.02.009
- Soukainen A, Cardoso P: Accuracy of non-parametric species richness estimators across taxa and regions. *Ecology.* 2022.
- Thioulouse J, Dray S, Dufour AB, *et al.*: Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4.2018. 10.1007/978-1-4939-8850-1
- Vallod D, Sarrazin B: Caractérisation de l'effluent de vidange d'un étang de pisciculture extensive. *Hydrol Sci J.* 2010;55(3):394–402. 10.1080/02626661003683272
- Vallod D, Wezel A: Influence des pratiques agropiscicoles sur la biodiversité des étangs de la Dombes (Ain, France) en vue d'une valorisation de produits du terroir.2010;6. 10.4000/vertigo.9980
- Vallod D, Wezel A, Robin J: Caractérisation écologique des étangs de la Dombes. Mise au point d'une méthode d'évaluation applicable aux étangs.2011;65.
- Vanacker M: Les points de basculement dans les étangs piscicoles : relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité. Isara;2016. Reference Source
- Vanacker M, Wezel A, Arthaud F, *et al.*: Determination of tipping points for aquatic plants and water quality parameters in fish pond systems: A multi-year approach. *Ecol Indic.* 2016;64:39–48. 10.1016/j.ecolind.2015.12.033
- Vanacker M, Wezel A, Payet V, *et al.*: Determining tipping points in aquatic ecosystems: The case of biodiversity and chlorophyll α relations in fish pond systems. *Ecol Indic.* 2015;52:184–93. 10.1016/j.ecolind.2014.12.011
- Wezel A, Arthaud F, Dufloux C, *et al.*: Varied impact of land use on water and sediment parameters in fish ponds of the Dombes agro-ecosystem, France. *Hydrol Sci J.* 2013;58(4):854–71. 10.1080/02626667.2013.780656
- Wezel A, Herren BG, Kerr RB, *et al.*: Agroecological principles and elements and their implications for transitioning to sustainable food systems. A review. *Agron Sustain Dev.* 2020;40(6): 40. 10.1007/s13593-020-00646-z
- Wezel A, Oertli B, Rosset V, *et al.*: Biodiversity patterns of nutrient-rich fish ponds and implications for conservation. *Limnology.* 2014;15(3):213–223. 10.1007/s10201-013-0419-7
- Wickham H: ggplot2 : elegant graphics for data analysis.2016. 10.1007/978-3-319-24277-4
- Williams P, Whitfield M, Biggs J, *et al.*: Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biol Conserv.* 2004;115(2):329–41. 10.1016/S0006-3207(03)00153-8
- Zamora-Marín JM, Ilg C, Demierre E, *et al.*: Contribution of artificial waterbodies to biodiversity: A glass

half empty or half full? Sci Total Environ. 2021;753: 141987. 10.1016/j.scitotenv.2020.141987

4. Land sharing versus land sparing approaches in fish pond systems: fish stock management as a driver of a nested community structure of macrophytes

Léo GIRARD¹, Joël ROBIN¹, Soraya ROUIFIED¹, Vincent TOLON¹, Robby WIJNS²,
Luc DE MEESTER^{2,3,4}, Alexander WEZEL¹, Pieter LEMMENS^{2,3}

Freshwater Biology (Submitted)

¹ Agroecology and Environment Research Unit, ISARA, Lyon, France

² Laboratory of Aquatic Ecology, Evolution and Conservation, KU Leuven, Leuven, Belgium

³ Leibniz Institute für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB), Berlin, Germany

⁴ Institute of Biology, Freie Universität Berlin, Berlin, Germany

Abstract

Agricultural intensification and expansion of farmland in recent decades have contributed to a drastic decline in biodiversity. Different types of production systems, including land sharing or land sparing strategies, try to reconcile agricultural production and biodiversity conservation. Fish production in fish ponds have received much less attention in this context. Fish pond systems can contain remarkable biodiversity, including rich communities of macrophytes with several rare or protected species. However, intensification of fish farming practices increasingly resulted in pond ecosystem deterioration and the loss of species diversity.

Here, we capitalize on two important well-studied fish pond systems (Dombes in France and Midden-Limburg in Belgium) to investigate to what extent different fish stock management types affect macrophyte community characteristics at the level of individual ponds and of entire ponds (e.g. a set of multiple ponds). We used data on macrophyte communities in ponds subjected to different fish stock management types. While almost all ponds in the Dombes region are used for extensive fish farming (land sharing principle), pond management in Midden-Limburg targets either intensive fish farming or biodiversity conservation (land sparing principle).

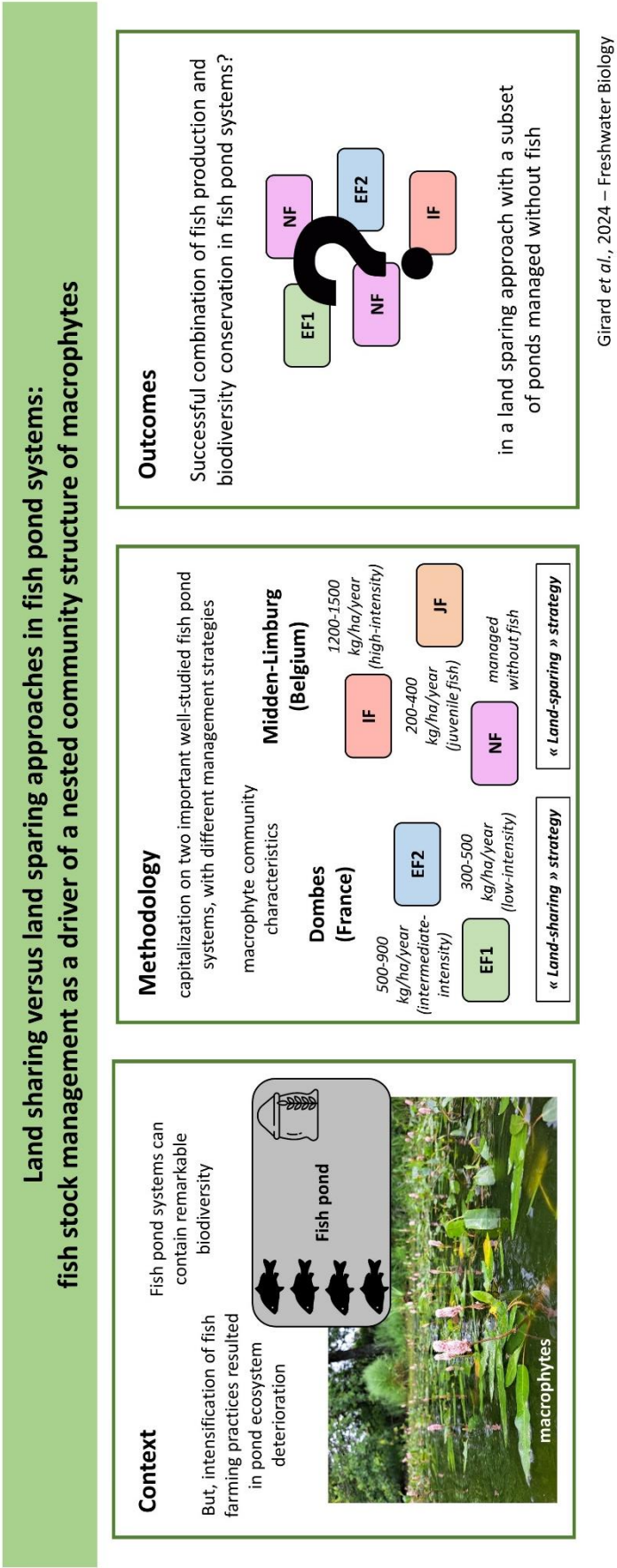
Our results reveal that fish farming has a negative effect on local macrophyte species richness, and also affects macrophyte community composition. Differences in community composition between fish stock management types are largely determined by patterns of nestedness: ponds without fish hosted species not observed in ponds with fish. Overall, higher fish densities result in lower macrophyte

richness, with ponds with higher fish densities forming nested subsets of species richer communities in ponds with lower fish densities.

Our results confirm that intensification of fish farming can have negative effects on aquatic biodiversity. Our data suggest that maintaining a subset of ponds without fish can enhance macrophyte diversity at landscape scale. Successfully combining fish production and biodiversity conservation in fish pond systems will be more likely in a land sparing approach in which a subset of ponds is kept without fish.

Keywords: fish production, aquatic plants, fishpond, biodiversity, fish density

Graphical abstract



Introduction

Europe is characterized by anthropogenic landscapes that have been created to fulfil multiple human demands, including agricultural production (Stoate *et al.*, 2001). Although the conversion of natural land to human dominated landscapes has contributed to major socio-economic development and food security (Van Zanten *et al.*, 2014), it has become increasingly clear that agriculture detrimentally affects the ecological integrity and biodiversity of a variety of ecosystem types (Thomas *et al.*, 2004). Agriculture is currently one of the most pervasive human activities on Earth (Rockström *et al.*, 2009; Steffen *et al.*, 2015), accounting for approximately 70% of terrestrial biodiversity loss (CBD, 2014). However, agricultural landscapes can also support a variety of organism groups (Waide *et al.*, 1999; Queiroz *et al.*, 2014; Eriksson, 2021) and are therefore increasingly targeted for biodiversity conservation in human dominated landscapes (Andersen *et al.*, 2004; Evans, 2012; Mueller and Maes, 2015). The central challenge is to maintain high agricultural production, while at the same time also preserving biodiversity. For this purpose, multiple public nature protection policies for agricultural landscapes, for example Natura 2000, have been developed over the last 40 years (Andersen *et al.*, 2004; Evans, 2012; Mueller and Maes, 2015).

Different types of agricultural production systems have been implemented to reconcile agriculture and biodiversity conservation. Among these, the concepts of 'land sharing' and 'land sparing' are widely known (Green *et al.*, 2004). Land sharing is an agro-ecological approach that aims to combine agriculture and biodiversity targets by applying extensive farming over the entire landscape (HLPE, 2019), accepting lower production yields per hectare (Green *et al.*, 2004). In contrast, land sparing implies a separation of the landscape into highly intensive agricultural land and land solely designated for biodiversity conservation. The higher agricultural yields per hectare compensate for the loss of agricultural production on land targeting biodiversity conservation. Several studies suggest that a land sparing approach is better suited to maintain biodiversity at landscape scale (Green *et al.*, 2005; Ewers *et al.*, 2009; Phalan *et al.*, 2011; Law and Wilson, 2015; Kremen, 2015; Balmford *et al.*, 2018).

Intensification of agricultural practices typically leads to spatial homogenisation of habitats and their associated biotic communities (Benton *et al.*, 2003). Intensive agriculture also favours the dominance of generalist and opportunistic species (Buhk *et al.*, 2017). Biodiversity conservation programmes should therefore also explicitly consider among site variation and regional diversity (Ekroos *et al.*, 2010). Management schemes that promote habitat diversification are therefore expected to enhance regional landscape scale biodiversity (Ekroos *et al.*, 2010). It has been shown that practices such as crop diversification, agroforestry and intercropping have positive effects on biodiversity on agricultural land (Lichtenberg *et al.*, 2017; Tamburini *et al.*, 2020; Beillouin *et al.*, 2021). For example,

diversification of agricultural landscapes by combining grasslands, crops and semi-natural grass strips, can favour carabid diversity (Massaloux *et al.*, 2020 a, b).

While current efforts to promote biodiversity in agricultural landscapes largely focus on terrestrial systems (Priyadarshana *et al.*, 2024), a large number of lentic freshwater systems is managed for purposes of agricultural production (Aubin *et al.*, 2017). A key example are fish pond systems that occur in multiple European countries, including France, Belgium, Germany, Poland, Hungary, Austria and Czech Republic (Aubin *et al.*, 2017). Such pond landscapes are characterised by a high density of ponds that are typically of anthropogenic origin and managed for purposes of fish farming (Aubin *et al.*, 2017). Many of these landscapes have a history of extensive fish farming that dates back to the Middle Ages, such as for example the fish ponds in the Dombes region (France) (Avocat, 1975; Sceau, 1980) that have been created by monastic communities (Sceau, 1980). Anthropogenic fish pond systems are increasingly recognized for their contribution to biodiversity (Broyer and Curtet, 2012; Lemmens *et al.*, 2013; Robin *et al.*, 2014; Rosset *et al.*, 2014; Wezel *et al.*, 2014; Vanacker *et al.*, 2015). Multiples studies have shown that man-made fish ponds can act as surrogate habitats for species of which the natural habitat is lost (Zamora-Marín *et al.*, 2021). Many fish ponds are currently characterized by high levels of biodiversity and the occurrence of relatively high numbers of rare and protected species (Robin *et al.*, 2014; Wezel *et al.*, 2014), including macrophyte (Wezel *et al.*, 2014), macro-invertebrate (Wezel *et al.*, 2014) and bird species (Kloskowski and Nieoczym, 2015; Broyer *et al.*, 2018). Macrophyte communities play a pivotal role on pond ecosystem functioning (Carpenter and Lodge, 1986; Oertli and Frossard, 2013) and diversity (Jeppesen *et al.*, 1997; Scheffer, 2004, Folke *et al.*, 2004). They promote high water transparency by stabilizing pond sediments and increasing sedimentation rates of particles, by mediating food web interactions, as well as by suppressing of phytoplankton through competition for resources and allelopathy (Scheffer, 2004; Oertli and Frossard, 2013). Macrophytes also promote biodiversity by enhancing physical habitat complexity, which increases niche availability and creates refuge habitat for prey against predation (Jeppesen *et al.*, 1997; Scheffer, 2004, Folke *et al.*, 2004, Declerck *et al.*, 2005).

The nature value and biodiversity in fish ponds is very responsive to human interference and management (Lemmens *et al.*, 2013; Wezel *et al.*, 2014; Kloskowski and Nieoczym, 2015; Broyer *et al.*, 2018; Francová *et al.*, 2019; Francová *et al.*, 2021). Although fish pond management can vary between countries and regions (Aubin *et al.*, 2017), key management actions include regular periodic pond drainage and fish stocking practices (Horvath *et al.*, 2002; Schlumberger and Girard, 2020). Fish stock management involves the stocking and harvesting of fish, and can also imply the application of supplementary fish feeding and pond fertilisation to increase fish biomass production (Horvath *et al.*, 2002; Schlumberger and Girard, 2020). Fish are typically harvested by pond drainage that allows

effective removal of the entire fish stock. After a periodic dry-stand, ponds are refilled with water and restocked with fish. Fish stock management can directly and indirectly affect different aquatic organism groups (Lemmens *et al.*, 2015; Francová *et al.*, 2019; Francová *et al.*, 2021). Studies have shown that fish play an important role on the structure and dynamics of food webs in ponds and lakes (Kerfoot and Sih 1987; Carpenter and Kitchell 1996; Scheffer, 2004). Fish are efficient predators that can exert strong direct top-down effects on prey organisms (Jeppesen *et al.*, 1997; Hansson *et al.*, 2007). In addition, they can have profound indirect effects on the community characteristics of primary producers via trophic cascades (Carpenter *et al.*, 1985; Carpenter and Kitchell, 1996; Jones and Sayer 2003). Fish can also have profound effects on local pond conditions through resuspension of sediments, which enhances nutrient cycling, reduces light availability for submerged plants, and enhances internal eutrophication (Breukelaar *et al.*, 1994; Weber and Brown, 2009; Kloskowski, 2011; Badiou and Goldsborough, 2015). In addition, fish can reduce submerged macrophytes directly by consumption and uprooting during foraging (Zambrano and Hinojosa, 1999; Badiou and Goldsborough, 2015). An earlier study on fish ponds by Francová *et al.* (2019) has shown that fish density is a key driver of macrophyte diversity in fish ponds. In addition to fish stock management, pond drainage can have strong impact on different organism groups (Lemmens *et al.*, 2015). For example, earlier studies have linked the presence of pioneer plant species in fish ponds to the regular periodic pond drainage regime (Lemmens *et al.*, 2013; Fontanilles *et al.*, 2023).

Two of the recently most intensively studied fish pond systems in Europe are characterized by very different fish management systems. In the fish pond system of the Dombes (France), almost all ponds are subjected to extensive fish farming (intermediate fish density, land sharing model), whereas ponds in the Midden-Limburg (Belgium) are managed in a much more differentiated way. This system includes ponds managed for commercial fish farming (high fish density) and ponds without fish that target biodiversity conservation and are kept free of fish (land sparing model).

The overall objective of the present study is to investigate how fish stock management affects macrophyte community characteristics at different spatial scales, in two fish pond systems that share many similarities but have a radically different fish management approach. We specifically aimed to (1) assess the effect of fish stock management on local and regional macrophyte richness, and (2) explore to what extent fish stock management determines patterns of community nestedness and turnover at pondscape scale.

We hypothesize that (i) fish ponds with high fish density have a lower local macrophyte taxon richness and that (ii) fish stock management type also determines patterns of variation in community composition and its components of nestedness and turnover. We expect that macrophyte communities in ponds with higher fish densities form nested subsets of communities in ponds with

lower fish densities. This directly relates to our overarching aim to gain insight in the effect of land sharing and land sparing for biodiversity conservation in fish pond systems.

Material and methods

Study area and study sites

We combined data from multiple ponds located in two important fish pond regions in Belgium (Midden-Limburg, 21 fish ponds) and France (Dombes, 17 fish ponds) that have been monitored in 2021 for local environmental pond characteristics and macrophytes community composition and diversity. Ponds were selected to represent the different fish stock management types within each region (Table 3). Pond management mainly relates to fish stock management by annual periodic pond drainage to harvest fish and subsequent restocking after refilling the ponds with water. Current fish farming practices in both regions largely target the cultivation of common carp (*Cyprinus carpio*), although relatively small densities of other fish species can also be observed, including rudd (*Scardinius erythrophthalmus*), roach (*Rutilus rutilus*), tench (*Tinca tinca*), pike (*Esox lucius*) and pikeperch (*Sander lucioperca*).

Both fish pond regions comprise a large number of shallow ponds (similar depth averaging between 80 and 100 cm) that have been created for purposes of fish farming. The Dombes regions comprises approximately 1,100 ponds (total area, 11 500 ha) that have been created during the Middle age within a wetland by monastic communities (Bernard and Lebreton, 2007). In contrast, the ponds in Midden-Limburg (total area 700 ha) are more recent and result from iron and peat mining between 1850 and 1930 (Burny, 1999). A considerable number of additional ponds has been created in the 1950s. Both regions are highly recognized for their strong contribution to biodiversity, and have therefore been designated as Natura 2000 site. Despite their similarities (such as depth), the ponds in the two regions vary in size. Ponds in Midden-Limburg are smaller, on the order of one hectare, whereas ponds in Dombes average around ten hectares (Table 3).

A key difference between the fish pond systems in the Dombes and Midden-Limburg lies in their fish stock management (Table 3). All fish ponds in the Dombes region are used for extensive fish farming and are left dry for an entire growth season after 4 to 5 years of fish production, mainly to mineralize sediment organic material. Current extensive fish farming in the Dombes region can be categorized into two major groups. The first extensive management type (EF1) includes ponds with the most extensive practice because it involves no additional feeding of fish and uses initial fish stocking densities of 100 kg/ha. This management type typically results in a fish harvest of less than 500 kg/ha at the end of the growth season. The second extensive management type in the Dombes (EF2) involves

additional feeding of fish and higher initial stocking densities (200 kg/ha) and results in a fish biomass harvested between 500 and 900 kg/ha/year.

In contrast, current pond management in Midden-Limburg can be categorized into three major types. Two management types, juvenile farming and intensive farming, focus on the commercial production of fish, whereas the third management type consists of ponds without fish for purposes of biodiversity conservation. Juvenile farming management (JF) targets the culture of Young of the Year (YOY) fish by stocking fish fry early in spring and harvest Young one Year (Y1Y) fish in autumn of the same year. Intensive farming (IF) involves the stocking of Y1Y fish to harvest two years old fish (Y2Y) fish at the end of the growth season. Fish biomass production in intensive farming is enhanced by the supply of additional fish feeds. Annual fish biomass harvested for juvenile and intensive farming varies between 200-400 kg/ha and 1000-1500 kg/ha respectively.

Overall, the difference in fish pond management in the Dombes and Midden-Limburg fish pond systems reflect a difference between land sharing and land sparing. In Midden-Limburg, a land sparing approach is implemented in which a number of ponds are used for intensive fish farming whereas another set of ponds is set aside for biodiversity conservation. In contrast, in the Dombes region all ponds are used for extensive fish farming, but in a less intensive manner than in Belgium. It also results in a difference in temporal dynamics: the fish ponds in the Dombes region, every four to five years, undergo a phase of remineralisation and therefore show a change in water quality over a four to five year cycle (Aubin *et al.*, 2017; Girard *et al.*, under review), whereas the fish management system in Belgium rather results in systematic differences among ponds rather than among years (Lemmens *et al.*, 2013).

Table 3: Description of the studied ponds as categorized in five different fish stock management types with the number of ponds sampled within each category, the average surface area (ha) and the fish biomass harvested (kg/ha/year) at the end of the growth season (NF (ML) = No Fish, JF (ML) = Juvenile Fish Farming, EF1 (D) = Extensive Fish Farming 1, EF2 (D) = Extensive Fish Farming 2, IF (ML) = Intensive Fish Farming).

	NF (ML)	JF (ML)	IF (ML)	EF1 (D)	EF2 (D)
Number of investigated ponds	6	7	8	9	8
Mean surface (ha)	0.99	0.70	0.47	19.44	15.38
Fish biomass harvested (kg/ha/year)	None	200-400	1200-1500	300-500	500-900

To characterize the studied ponds into the five fish pond management types outlined above (Table 3), we used the total biomass harvested at the end of the production season, at fish harvest time. In the Dombes region, this data was collected by APPED, the local association for the promotion of pond fish. All fish were caught, sorted by species and size, and then weighed. In Belgium, this information was collected directly through exchanges with local fish farmers (IF and JF) and through earlier assessments (NF; Lemmens *et al.*, 2013, 2015).

Total nitrogen and phosphorus concentrations in water

Water samples for the analysis of physico-chemical parameters were collected in the deepest part of each pond (generally near the outlet) using a tube sampler (Van Dorn). The collected water was subsequently transferred into a plastic canister for transport and storage in a cold room at 4°C prior to laboratory analysis.

Total Nitrogen (TN) and Total Phosphorus (TP) were measured on unfiltered water samples, following standard Hach® procedures (HACH Company, Loveland, Colorado, USA, DR/2400 Spectrophotometer Procedure Manual, Hach Company, 2002). For both elements, the method involves analysis by digestion, followed by absorbance reading by spectrophotometry. TN was measured with nitrogen persulfate reagent powder (410 nm wavelength, HACH method 10072) and TP with the method of PhosVer® 3 by using an acid persulfate (HACH method 8190). Values are expressed in mg/l.

Macrophytes

The macrophyte communities (submerged, floating and emergent vegetation) were inventoried directly in the field in all studied fish ponds in both countries during the growth season (June-July) of 2021. Inventories included the different meso-habitats within each pond. In Belgium, the entire pond was surveyed until no additional species could be found. In France, the ponds are considerably larger (17 ha on average). Therefore, inventories were done in multiple quadrats (4 m²) along different transects following the protocol described in Arthaud *et al.* (2013) and in Vanacker *et al.* (2015, 2016). Three parallel transects (one central and two intermediate) were established perpendicular to the pond dike and quadrats were laid out every 50 m. In addition to these three transects, the entire edge of the pond was surveyed, also using the method of quadrats. The total number of quadrats depended on the length of transects (related to pond size) and covered the different meso-habitats. The majority of specimens were identified directly in the field, although some were taken to the laboratory in plastic bags for more detailed inspection. Plants were collected by hand or by using a grapnel or garden rake at deeper spots.

All macrophytes were determined to species level, except for *Callitriche*, *Carex*, *Glyceria* and *Nitella* where genus level identifications were used.

Statistical analysis

Macrophyte taxon richness was used as a measure of plant community diversity. Local richness (alpha diversity) was defined as the total number of taxa within an individual pond. Since the macrophyte communities in the Dombes region were assessed using quadrats because of the large pond size, local richness was estimated for each pond separately using Jackknife extrapolation index, following recommendations made by Soukainen and Cardoso (2022) and Vanacker *et al.* (2016). This index (S_{Jackk}) was calculated based on the total number of species observed (S_0) on the number of species returned only once (f_1) and the number of quadrats made (N).

$$S_{Jackk} = S_0 + f_1 * \frac{N}{N - 1}$$

Jackknife extrapolation was not done for the ponds in Midden-Limburg because the entire pond surface has been surveyed until no additional species could be found.

Total richness (gamma diversity) in each region was defined as to the total number of taxa in the entire set of investigated ponds of each region (Wezel *et al.*, 2014). Gamma diversity of each management type was determined as the total number of macrophyte taxa in ponds from each fish stock management type.

We tested for significant differences in local richness between fish stock management types using a Kruskal-Wallis non-parametric test and subsequent pairwise comparisons with a Dunn post-hoc test. In addition, we tested for differences in median local richness between regions using a Mann-Whitney test.

Differences in community composition between fish stock management types and regions were investigated using a permutation multivariate analysis of variance (PERMANOVA, *adonis2* function of *vegan* package) with 99999 permutations (Anderson, 2017) based on Sørensen distances. We choose Sørensen-distance to focus on presence/absence data (Sørensen, 1948; Koleff *et al.*, 2003) and because it can be partitioned into components of nestedness and turnover (Baselga and Orme, 2012). A complementary analysis of multivariate dispersion (*betadisper* function of the *vegan* package; Oksanen, 2022) was used to test for significant differences in community dispersion (e.g. compositional variation as the average distance of each community to the centroid) among ponds between fish stock management types (i.e. centroids calculated based on the average community composition in each fish stock management type) (Anderson *et al.*, 2006). Subsequently, we have partitioned variation in Sørensen dissimilarity into components of turnover and nestedness (using the '*beta.pair*' function from the '*betapart*' package; Baselga and Orme, 2012), and tested with

PERMANOVA whether differences in community composition between fish stock management types and regions reflect patterns of nestedness and turnover.

Complementary to the beta diversity partitioning, we investigated for both regions separately to what extent communities in species poorer ponds formed nested subsets of communities in species richer ponds, and how this relates to fish stock management type. For this purpose, we sorted the species by pond matrix based on local pond taxon richness and subsequently tested whether this matrix is significantly nested by conducting a NODF analysis (nestednodf function in vegan package; Oksanen, 2022) based on overlap and decreasing fill (Almeida-Neto *et al.*, 2008). The significance of the nested pattern was determined by comparing the observed NODF value with those produced by null models. These models were built with a non-sequential algorithm for binary matrices that preserves species frequencies (Jonsson, 2001). We used the oecosimu function from the vegan package (Oksanen, 2022) with 999 simulations. Subsequently, we formally tested whether patterns of nestedness relate to fish stock management types by testing for systematic differences in site rank scores between fish stock management types using Kruskal-Wallis tests. The site rank scores in our NODF analyses were allocated in ascending order, with lower rank scores for species-richer sites compared to species poorer sites.

All statistical analyses were conducted in R with R Studio software (R Development Core Team, 2024). Graphical representations have been done with the ggplot2 package (Wickham, 2016).

Results

All investigated fish ponds showed high TN and TP concentrations, with the exception of ponds without fish (NF) (Table 4). We observed significant differences in nutrient concentrations (TN and TP) between fish stock management types (Kruskal-Wallis tests, $p < 0.005$ for TN and $p < 0.01$ for TP). In addition, TN concentrations were systematically higher in the Dombes region (median value of 3.03 mg/L) compared to the Midden-Limburg (1.30 mg/L) (Mann-Whitney U test, $p < 0.005$), irrespective of pond management type.

A total of 109 macrophyte taxa was observed over the entire set of 38 investigated ponds. From these, 55 and 54 taxa were classified as hydrophytes and helophytes, respectively. Thirty taxa were shared between both fish pond regions, whereas 34 and 45 taxa were unique to the Dombes and Midden-Limburg fish pond system, respectively. The gamma diversity was 75 taxa in 21 sites in Midden-Limburg and 64 taxa in 17 sites in the Dombes region. Mean local taxon richness in Midden-Limburg and the Dombes regions was 15 (min-max: 3-39) and 11 (min-max 2-23), respectively. Local taxon richness did not significantly differ between the two fish pond regions (Mann-Whitney U test, $p > 0.05$). The median number of macrophyte taxa (median alpha diversity) is 13 using the Jackknife index for the Dombes region against 10 for Midden-Limburg ponds.

The four most abundant species that occurred in both study regions and in all fish pond management types were *Phalaris arundinacea* (in 42% of the ponds), *Phragmites australis* (in 52% of the ponds), *Najas marina* (52% of the ponds) and *Lemna minor* (23% of the ponds). Ponds without fish (NF) hosted 92% of the species observed in Midden-Limburg, whereas, intensive fish farming (IF) contained only 30% of the observed species in this region. In France, extensive management type 1 and 2 contained 81% (EF1) and 61% (EF2) of the species identified in the Dombes region, respectively.

Table 4: Number of macrophyte taxa and TN/TP concentrations in the set of ponds from each fish stock management type (NF (ML) = No Fish, JF (ML) = Juvenile Fish Farming, EF1 (D) = Extensive Fish Farming 1, EF2 (D) = Extensive Fish Farming 2, IF (ML) = Intensive Fish Farming). The percentage present the fraction of species present in this group out of the total number of species in the respective study region.

	NF (ML)	JF (ML)	IF (ML)	EF1 (D)	EF2 (D)
Total number of macrophyte taxa	69 (92%)	44 (59%)	22 (30%)	52 (81%)	39 (61%)
TN in mg/l (median and standard deviation)	1.10 (0.13)	1.30 (0.73)	2.15 (0.87)	2.72 (1.15)	3.56 (1.02)
TP in mg/l (median and standard deviation)	0.059 (0.025)	0.347 (0.855)	0.299 (0.164)	0.200 (0.076)	0.285 (0.084)

Local macrophytes species richness

Our results show a significant effect of fish stock management type on local macrophyte taxon richness (Figure 29, $p < 0.001$ for a Kruskal-Wallis test). Fish ponds with more intensive fish management indeed have lower local taxa richness (coefficient = -0.61 ± 0.14 , Figure 29). The median macrophytes richness of NF ponds was 31 taxa, in contrast to only 6 taxa in the Midden-Limburg fish ponds with intensive fish production (Figure 29, $p < 0.001$ for a Kruskal-Wallis test). Overall, there is trend with lower median macrophyte richness with increasing intensity of fish production, with only ponds with juvenile fish production (JF) deviating from this trend. The local macrophyte richness of these ponds was comparable to that of EF2 ponds, where fish densities were higher.

The same trend also applied to the gamma richness of each fish stock management type (Table 4). NF ponds have a total of 69 macrophyte taxa, EF1 ponds 52 taxa and IF ponds only 22 taxa.

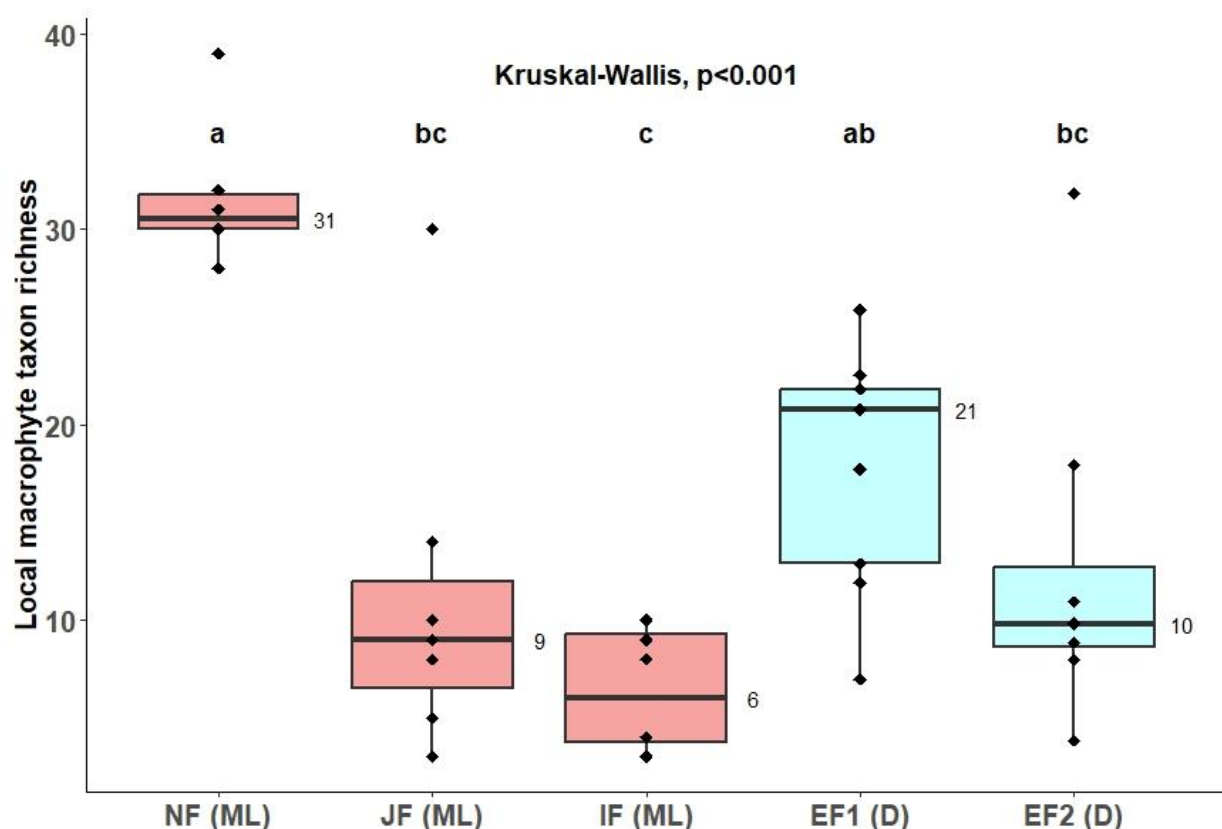


Figure 29: Local macrophyte taxon richness for the different fish stock management types in both regions. NF = No Fish, JF = Juvenile Fish Farming, EF1 = Extensive Fish Farming 1, EF2 = Extensive Fish Farming 2, IF = Intensive Fish Farming. The lower and upper limits of the boxes correspond to the 1st and 3rd quartiles. Values outside the lines are considered as outliers. Fish stock management types that do not share characters are significantly different from each other (Dunn post-hoc test, $p < 0.05$). Management types from Dombes and Midden-Limburg are shown in blue and red boxes respectively. Values next to the boxplots, corresponding to the full line are medians for each fish stock management type.

Beta diversity, turnover and nestedness

PERMANOVA analysis revealed that the overall community composition significantly differs between regions ($R^2 = 0.21$, $F = 10.8$, $p < 0.005$) and among fish stock management types ($R^2 = 0.14$, $F = 2.5$, $p < 0.005$). The first axis of the PCoA ordination clearly differentiates ponds located in Midden-Limburg from those located in the Dombes region (Figure 30 panel A). The second axis of the ordination differentiates ponds based on fish stock management types and clearly relates to a gradient in fish stock density.

Community dispersion is considerably lower in the NF management type compared to other fish stock management types (average distance to median of 0.29 for NF versus between 0.43 to 0.52 for other fish management types (Figure 30 panel A).

Beta diversity partitioning considering all ponds in both regions revealed a relatively small turnover fraction (19.5% of compositional variation) and a rather large fraction of nestedness (80.5% of compositional variation) (Figure 30). The turnover component was significantly determined by region (PERMANOVA $R^2 = 0.35$, $F = 18.9$, $p < 0.005$, Figure 30 panel B) and not by fish stock management type (PERMANOVA $R^2 = 0.03$, $F = 0.6$, $p > 0.05$) (Figure 30 panel B). In contrast, the nestedness component was determined by fish stock management type (PERMANOVA $R^2 = 0.84$, $F = 14.6$, $p < 0.005$) and not by region (PERMANOVA $R^2 = -0.47$, $F = -24.7$, $p > 0.05$) (Figure 30 panel C). The majority of macrophyte taxa observed in ponds from Midden-Limburg were present in NF ponds (Overall, the difference in fish pond management in the Dombes and Midden-Limburg fish pond systems reflect a difference between land sharing and land sparing. In Midden-Limburg, a land sparing approach is implemented in which a number of ponds are used for intensive fish farming whereas another set of ponds is set aside for biodiversity conservation. In contrast, in the Dombes region all ponds are used for extensive fish farming, but in a less intensive manner than in Belgium. It also results in a difference in temporal dynamics: the fish ponds in the Dombes region, every four to five years, undergo a phase of remineralisation and therefore show a change in water quality over a four to five year cycle (Aubin *et al.*, 2017; Girard *et al.*, under review), whereas the fish management system in Belgium rather results in systematic differences among ponds rather than among years (Lemmens *et al.*, 2013).

Table 3 Fish stock management types with high fish densities (IF) had lower local taxon richness and their communities hosted mostly generalist helophyte species that are also found in other fish stock management types, such as *Phragmites australis*, *Phalaris arundinacea* and *Typha x glauca* hybrids.

The NODF analyses revealed a significant nested pattern in macrophyte community composition in ponds in Midden-Limburg (NODF index = 47.6, $z = 31.83$, $p = 0.001$, Figure 31 A). Nestedness site rank scores of IF and JF ponds were significantly higher compared to those of NF ponds (Kruskal-Wallis test, $p < 0.01$), indicating that communities in IF and JF ponds are nested in those in NF ponds (Figure 31 C). A similar pattern of nestedness was observed in the set of ponds in the Dombes region (NODF index = 27.9, $z = 6.20$, $p = 0.001$, Figure 31 B), but the site rank scores did not significantly differ between both management types (Kruskal-Wallis test, $p > 0.05$; Figure 31 D). In general, macrophyte communities in fish ponds with higher fish densities form nested subsets of species richer communities in ponds with lower fish densities.

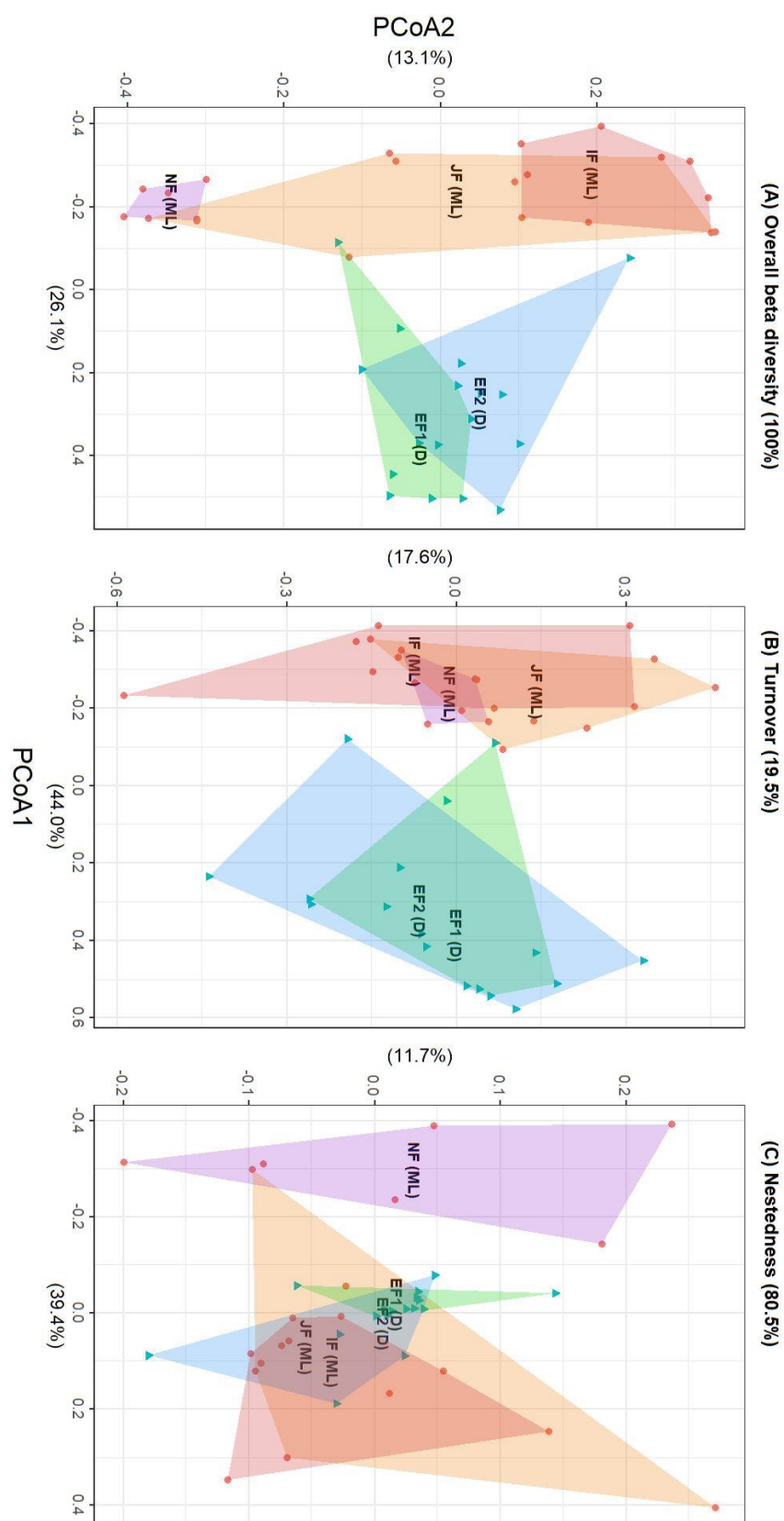
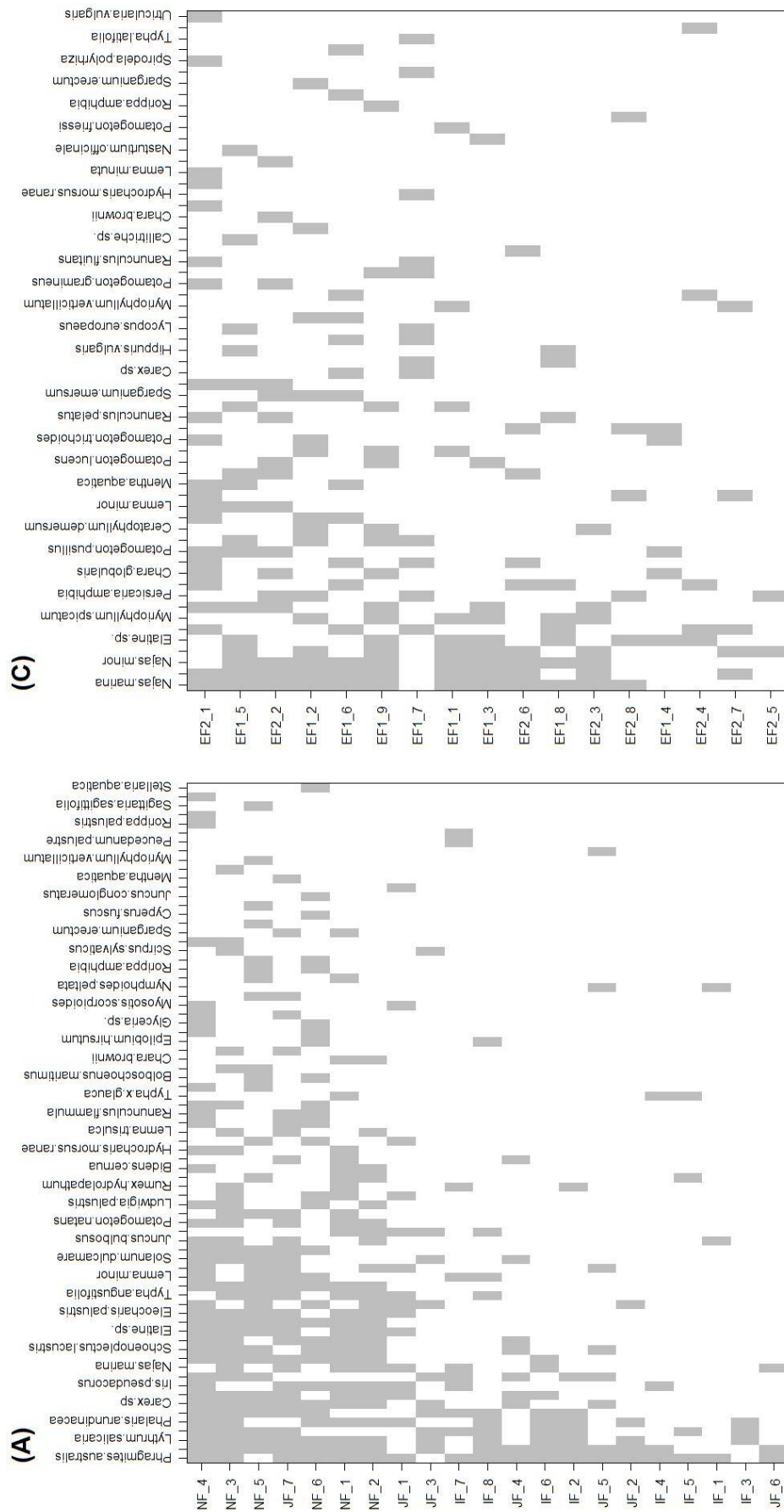


Figure 30: PCoA ordination plot of overall beta diversity (A) and its components of turnover (B) and nestedness (C) with the individual ponds depicted in different symbols and colours based on the region where they are located (red points for Midden-Limburg and blue triangles for Dombes). Each fish stock management type is represented by a different colour. The polygon limits of each type are defined by taking the extreme ponds. Percentages correspond to the part of variation explained by axes 1 and 2.



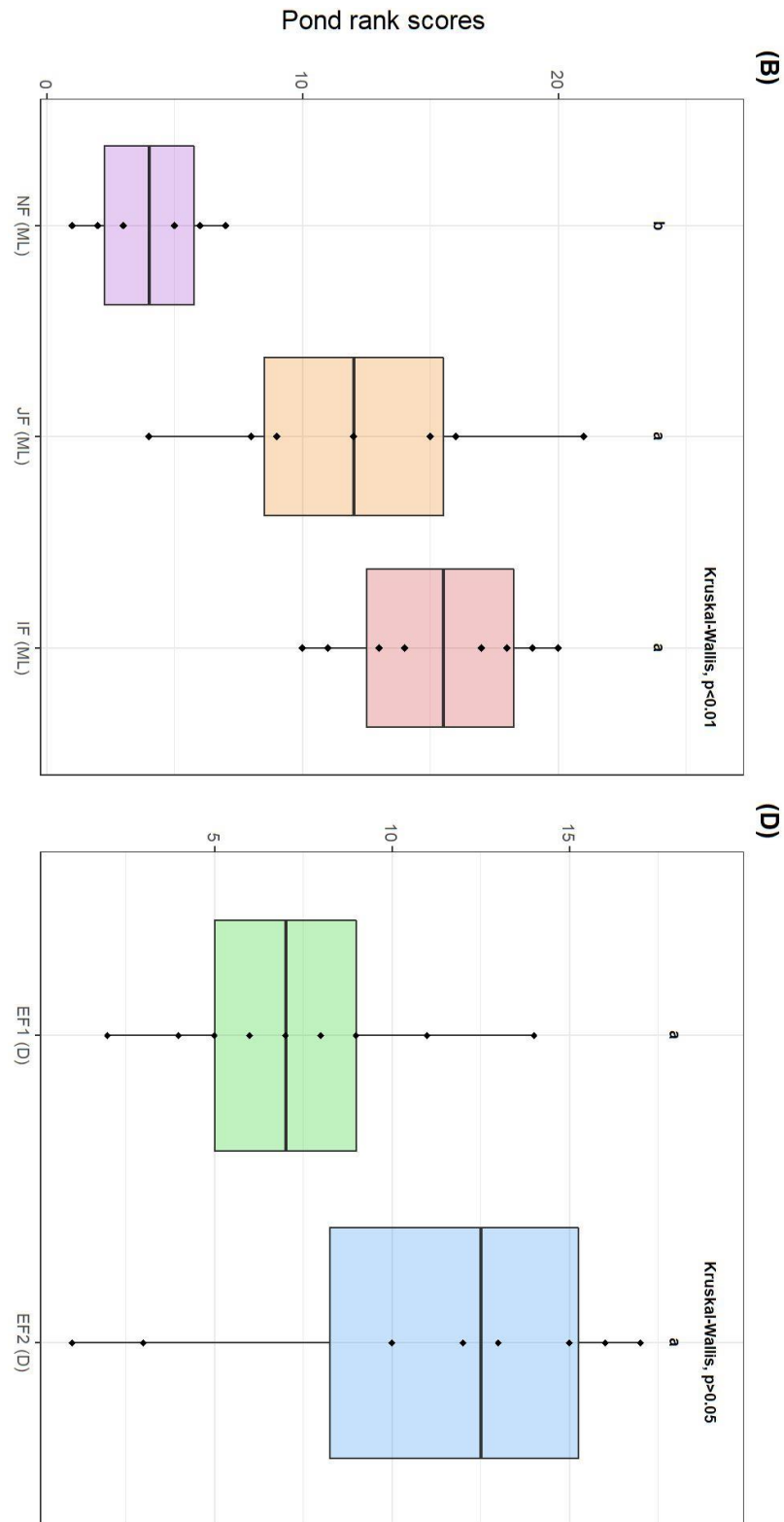


Figure 31: **Incidence plot and comparison of rank scores for ponds (A and B) from the Midden-Limburg and (C and D) from the Dombes region.** The nestedness metric is based on overlap and decreasing fill (Almeida-Neto et al., 2008). Each row represents a pond and each column a macrophyte taxon. The grey bars thus indicate that a given macrophytes taxa was sampled in a given pond, whilst a blank bar indicates that the taxa was not found in a pond. The boxplots in plots B and D allow comparison of the rank score of each pond according to fish stock management types. Fish stock management types that do not share characters within panels B and D are significantly different from each other (Dunn post-hoc test, $p < 0.05$).

Discussion

The present study investigates the effect of fish stock management on macrophyte community richness and composition in two large fish pond systems that differ in their overall approach of how to combine fish farming with conserving pond integrity and biodiversity. Our results revealed a profound effect of fish stock management, where management types with higher fish stock densities were characterized by lower local macrophyte taxon richness. The macrophyte communities in ponds with higher fish biomass form nested subsets of species in richer ponds with lower fish densities. The latter was especially the case in Midden-Limburg, where the different fish stock management types represent a strong gradient in fish density (from almost no fish to more than 1200 kg/ha). Overall, our analyses reveal that the highest macrophyte richness is observed in ponds without fish, and that ponds with fish farming do not or not much contribute to regional species richness. Our results therefore suggest that the integration of ponds managed without fish, based on a land sparing model, can contribute to increasing regional macrophyte species richness.

The effect of fish stock management on local macrophyte richness

The profound effect of fish stock management on local macrophyte richness in our study likely results from variation in fish density between management types. Within each of the two fish pond systems, fish stock management types with higher fish densities had systematically lower macrophyte species richness compared to ponds with lower fish densities. Among fish ponds, the only exception is that juvenile fish production in Midden-Limburg resulted in a lower macrophyte richness than the two categories of extensive fish farming management in the Dombes region, even though fish densities at harvest were higher in the ponds in the Dombes region. This observation is in line with a vast number of studies that show that fish, and benthic common carp (*Cyprinus carpio*) in particular, can strongly affect water quality and macrophyte community richness (Zambrano and Hinojosa, 1999; Goldsborough and Wrubleski, 2001; Badiou *et al.*, 2011; Badiou and Goldsborough, 2015; Francová *et al.*, 2019). The observed negative effect of fish density on macrophyte richness in our study likely results from a combination of direct and indirect effects of fish. Via trophic cascades, predation by fish on zooplankton can indirectly have profound impact on the biomass and productivity of primary producers (Carpenter *et al.*, 1985; Carpenter and Kitchell, 1996; Jones and Sayer 2003), and promote a turbid phytoplankton dominated state that detrimentally affects macrophyte coverage and richness by competition for light and resources (Scheffer, 2004). Badiou and Goldsborough (2015) showed that common carp can cause such a transition from a clear macrophyte dominated state to a turbid state dominated by phytoplankton (Badiou *et al.*, 2011) at fish biomasses below 600 kg/ha. In addition to indirect effects, fish can also have important direct effects on macrophytes by consumption, as well as by uprooting and damaging vegetation during foraging in sediments (Zambrano and Hinojosa, 1999;

Badiou and Goldsborough, 2015). Rather than being solely driven by fish density, the effect of fish on macrophytes likely also depends on the composition of the fish community. Especially benthic species such as common carp, bream (*Abramis brama*) and tench (*Tinca tinca*) are known to have profound negative impact on water transparency and the establishment of macrophytes.

The observed overall macrophyte species richness in our study is well in line with observations from earlier studies in other European fish pond regions. For example, Francová *et al.* (2019) recorded 27 macrophytes species in fish ponds in the Czech Republic that were characterized by fish densities around 1300 kg/ha. Local macrophyte species richness in these ponds varied from 0 to 5, similar to our observations in high intensive fish farming ponds. They also recorded from 3 to 20 macrophyte species in nursery ponds, with somewhat lower fish density of around 800 kg/ha (Francová *et al.*, 2019). In the systems studied, fish farming practices largely target the production of common carp and ponds are regularly drained to harvest fish (Adamek *et al.*, 2015), similar to practices in the fish pond systems studied by us. In the Dombes region, our findings are in line with previous studies on other sets of fish ponds (Broyer and Curtet, 2012; Wezel *et al.*, 2014). Overall, the macrophyte species richness observed in the fish pond systems are relatively high compared to findings for other types of ponds across Europe, likely because most studied pond systems tend to be small (Oertli *et al.*, 2002; Søndergaard *et al.*, 2005; Edvardsen and Okland, 2006; Davies *et al.*, 2008). In conclusion, our results indicate that the regional macrophyte richness observed in the two fish pond systems studied by us is high, even though intensive fish culture itself drastically lowers local species richness.

A key observation of our study is that a higher diversity of aquatic plants is observed in ponds without fish than with fish farming, and that ponds with no or low densities of fish harboured macrophyte species that were not found in ponds with higher fish densities. Our data set also contains several rare or endangered species. One example is *Marsilea quadrifolia*, classified as vulnerable on the European IUCN list (Christenhusz *et al.*, 2017), which was found in two fish ponds in the Dombes region. The presence of rare or endangered species in fish ponds, which are often eutrophic or even hypereutrophic, is in line with earlier observations (Robin *et al.*, 2014; Wezel *et al.*, 2014).

Ponds used for juvenile fish production (JF) in the Midden-Limburg fish pond system show a lower local macrophyte richness than ponds in the Dombes region, even though their fish densities are lower. The observation on low macrophyte richness in these ponds also contradicts observations in earlier studies on the same pond region (Lemmens *et al.*, 2013). This may be related to the recent use of fish feed in this management type, which has led to an intensification in the production of juvenile fish. It can also be related to the rotation in the fish ponds use, i.e. if some of the now studied ponds were in former years used for more intensive production.

In addition to the effect of fish density and species composition, differences in local macrophyte richness among fish stock management types can also be related to other factors, such as regular pond drainage and the use of additional fish feed. Indeed, pond drainage has been shown to stimulate the development of aquatic vegetation and can stabilize the clear water state, especially in eutrophic systems (Lemmens *et al.*, 2015). However, pond drainage can be ruled out as a factor determining variation in local macrophyte richness between management types in our study since all investigated ponds have been subjected to drainage for fish harvest every year or every two years. In the Dombes area, ponds are typically left dry for an entire growth season after 4 to 5 years of fish farming in addition to a short annual drainage to harvest fish. This particular practice is not applied in fish ponds from Midden-Limburg. Previous studies have shown that this drying-out for an entire production season significantly affects macrophyte richness in subsequent years (Fontanilles *et al.*, 2023; Girard *et al.*, in review). In selecting our study fish ponds, the number of years after this dry-out was evenly distributed across the two groups of ponds in the Dombes region (EF1 and EF2), so that this would not influence the observed results. The observed higher nitrogen concentration in ponds in the Dombes region likely results from the use of pond fertilization to enhance primary production (Wezel *et al.*, 2013). Other fish farming practices such as liming or feeding can also influence local macrophyte richness (Vanacker, 2016; Francová *et al.*, 2019).

Compositional variation and patterns of turnover and nestedness

Our results show that variation in macrophyte community composition is strongly determined by fish stock management and by region. While differences between both regions largely correspond to patterns of community turnover, fish stock management types and associated differences in fish stock densities within regions reflect a clear pattern of nestedness, especially in the Midden-Limburg pond system.

The observed community turnover between both regions likely results from several factors, including differences in regional species pool and differences in pond morphology or nutrient concentrations between regions. Although many species are widely distributed, some species only occur in one region (Chambers *et al.*, 2008). Examples include *Najas minor* and *Potamogeton crispus*, two species frequently observed in Dombes fish ponds, but not found in the studied Midden-Limburg ponds. Conversely, *Potamogeton obtusifolius* was only observed in ponds in Midden-Limburg.

Importantly, our results showed that fish stock management type and associated variation in fish stock density lead to a nested community pattern in which management types with higher fish stock densities form nested subsets of communities in ponds with lower fish densities. This was especially the case in Midden-Limburg where the different management types represent a strong gradient in fish

density and where communities in ponds used for fish farming (JF and IF) form nested subsets of communities in ponds without fish (NF). In ponds with more intensive fish production, only the species with the highest number of occurrences are present, most of which are emergent that are less impacted by turbidity. Intensification of fish production leads to the disappearance of submerged species such as *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton gramineus*, *Ludwigia palustris* and *Myriophyllum verticillatum*. These species are present in NF and JF ponds but not in IF ponds. While the overall trend for nestedness is very similar in the Dombes region, it is not significant, likely as a result of the weaker gradient in fish densities. Overall, our results are in line with studies that have been carried out on terrestrial agricultural landscapes. The intensification of agricultural practices and the homogenization of conditions generally lead to a dominance of generalist species only (Buhk *et al.*, 2017), and a significant loss of biodiversity (Benton *et al.*, 2003).

The generalist species that can occur in ponds with intermediate fish densities include widespread submerged macrophytes, such as *Najas marina* and *N. minor*, as well as *Potamogeton crispus* (Vanacker, 2016). In ponds with the highest fish densities, we find mostly common helophytes, such as *Phragmites australis*, *Phalaris arundinacea* and *Typha x glauca*. These emergent plant species grow mainly on the edges of ponds and are therefore less affected by turbidity and direct predation by fish (Oertli and Frossard, 2013). In ponds with high fish density we also found species with floating leaves, such as *Nuphar lutea*. Developing floating leaves is a strategy of aquatic plants enabling them to capture light for photosynthesis without being affected by turbidity (Sculthorpe, 1967). Similarly, *Lemna minor* was common in ponds irrespective of fish management type. It is the most common duckweed species (Oertli and Frossard, 2013). Like other species of the *Lemna* genus, it readily colonizes environments with high nitrate levels and rich in organic matter (Francová *et al.*, 2019). It has a fast population growth rate when temperatures permit. This can be an efficient strategy to cope with fish predation (McNaughton, 1984).

Linking observations to land sharing/land sparing

Bringing the results of the two study areas together suggests that based on a strategy of land sparing, the integration of ponds managed without fish can help increase regional macrophyte diversity. While the pattern we observe is strong, it is based on a comparison of two systems, which implies that any difference between the two systems might contribute to the observed difference. The most obvious differences between systems are that the fish ponds in the Dombes system are larger than in the Midden-Limburg system, that their total nitrogen concentration in water is higher, and that their geographic location is different, which might affect their regional species pool. Moreover, because of the different sizes of the ponds, macrophyte diversity was studied in a different way (quadrats along transects compared to a complete survey). We here argue that these confounding factors are not

causing the pattern that we observe. First, the key argument for a land sparing scenario is the observation that ponds with high fish densities do not contribute to regional diversity because their communities are a nested subset of ponds with less fish. This result is not impacted by the differential assessment method of macrophyte species richness in the two systems, as the statistical analyses to test for nestedness were done for the two systems separately. Second, while the differences in geographic location, size of the ponds and nitrogen levels no doubt may affect species composition, it is striking that the ponds from the Dombes region with extensive fish farming were also intermediate in macrophyte richness to the Midden-Limburg no-fish and high-intensity fish production ponds. There are no ponds without fish in the Dombes system, so we cannot compare macrophyte richness between ponds without fish from both regions, but it would be highly unlikely that the ponds managed without fish in the Dombes area would not have a similar or even higher species richness than the Midden-Limburg ponds without fish. The larger size of the ponds should in principle increase local species richness. Oertli et al (2002) have indeed shown that for macrophytes, there is a positive relationship between pond size and observed species richness. One might argue that the higher total nitrogen concentrations in the Dombes fish pond system and the higher total phosphorus concentrations in ponds with fish might affect macrophyte diversity. This is likely, given that eutrophication has been shown to reduce macrophyte coverage and species richness because of a higher likelihood of algal blooms and turbid systems (Scheffer, 2004). Yet, we argue that the nutrient concentrations are a consequence of fish pond management rather than an independent driving factor of macrophyte richness. The higher nitrogen concentrations in the fish ponds from the Dombes region are the result of fertilization efforts as part of the fish management, whereas across all ponds concentrations of total phosphorus is linked to fish densities (Table 1). Whereas the intensive fish farming ponds in Midden-Limburg have the highest phosphorus concentrations, the ponds without fish have the lowest phosphorus concentrations, even though they are in essence fed by the same water source (Lemmens *et al.*, 2013). It is well-known that fish, through resuspension of sediments and excretion, can strongly contribute to internal nutrient cycles and lead to highly increased levels of nutrients (Vanni, 2002).

Implications for macrophyte conservation in fish ponds

In this study, the overall management in the Midden Limburg fish pond complex was more based on a land sparing model, with a subset of ponds managed for purposes of biodiversity conservation and another set of ponds used for intensive commercial fish farming. In contrast, the pond management of the Dombes region relates more to a land sharing strategy, where all ponds in the present study are managed for purposes of extensive fish farming.

The highest local richness was observed in ponds without fish, whereas the lowest richness was found in ponds with intensive fish farming. Ponds with extensive fish farming showed intermediate

macrophyte richness. This suggests that from a point of view of local macrophyte richness, it is important to keep some ponds, within fish pond systems, without fish. Importantly, analysis of community structure showed that communities in ponds used for fish farming form nested subsets of communities in ponds with lower fish densities or no fish. This implies that ponds with high fish densities do not have unique species and thus do not contribute much to regional diversity. Overall, these observations support a land sparing system over a land sharing approach for effective biodiversity conservation in large fish pond systems. This point is in line with the conclusions of numerous studies on terrestrial agriculture (Green *et al.*, 2005; Ewers *et al.*, 2009; Phalan *et al.*, 2011; Law and Wilson, 2015; Kremen, 2015; Balmford *et al.*, 2018).

There are risks associated with land sparing system. First, it is likely that the number of ponds that are set aside for biodiversity conservation needs to be sufficiently high for it to be really effective. Second, ponds for intensive fish production are often characterized by intensive phytoplankton blooms, and more susceptible to cyanobacterial blooms (Lemmens *et al.*, 2013). These blooms can be detrimental in many ways, not only to biodiversity and fish production (Havens, 2008), but also to human health (Kleinteich *et al.* 2012; Codd *et al.*, 2016) and the recreational and many other services that ponds can provide (Kleinteich *et al.* 2012; Codd *et al.*, 2016).

Kremen (2015) has pointed out that one of the limitations of many studies is the small number of taxa and response variables that are used to assess the merits of land sparing and land sharing approaches. Our study also focuses on one organism group, yet it is well-known that macrophyte promote diversity in a large variety of organism groups (fish, amphibians, macro-invertebrates, zooplankton; e.g. Declerck *et al.* 2005). Lemmens *et al.* (2013) have shown that ponds without fish are also important for other organism groups (except for phytoplankton) in fish ponds.

Integrating the benefits and risks, and despite the fact that the land sparing strategy seemed the most interesting approach in this study, it might be favourable to have different uses of ponds and different types of fish production within a region. This result is in line with various studies (Butsic and Kuemmerle, 2015; Kremen, 2015) on the land sharing/land sparing debate in terrestrial landscapes. For example, Butsic and Kuemmerle (2015) suggest that optimal landscapes combine land sparing and sharing. They also point out the need to incorporate elements of connectivity and fragmentation into models. The benefit of diversifying conditions and environments, by mixing strategies, is greater heterogeneity at the landscape scale, which is favourable for habitat and species diversity. This management of biodiversity on a landscape scale and through the promotion of heterogeneity (Benton *et al.*, 2003) likely also applies to fish pond systems. In practice, that would translate in combining ponds without fish with ponds in which a temporal sequence of extensive fish farming practices are

maintained, similar to the 5-year cycle that is applied in the Dombes system. If needed for economic sustainability, this can be combined with a subset of ponds that are subject to intensive fish farming.

Acknowledgments

We thank the fish pond owners and managers for providing access to their ponds and allowing us to sample them. We further thank the teams at ISARA and KU Leuven for help with data collection. This research received funding from the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme under grant agreement No 869296 – The PONDERFUL Project. LDM also acknowledges a start-up budget from IGB, Biodiversa+ project TRANSPONDER and KU Leuven research fund project C16/2023/003.

Author Contributions

Author contribution statement: Conceptualisation: LG, PL, LDM, JR. Developing methods: LG, PL, LDM, JR, SR. Data analysis: LG, VT. Preparation of figures and tables: LG, VT, PL. Conducting the research, data interpretation, writing: LG, JR, SR, VT, RW, LDM, AW, PL.

References

- Adamek Z, Mossmer M, Bauer C. Current Issues And Principles Of Common Carp (*Cyprinus Carpio*) Organic Pond Farming In Europe. An Overview. 2015;
- Akasaka M, Takamura N. Hydrologic connection between ponds positively affects macrophyte α and γ diversity but negatively affects β diversity. *Ecology*. 2012 May;93(5):967–73.
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD, Ulrich W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. 2008 Aug;117(8):1227–39.
- Andersen E, Baldock D, Bennett H, Beaufoy G, Bignal E, Brouwer F, *et al.* Developing a high nature value farming area indicator. 2004 p. 75.
- Anderson MJ. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). In: Kenett RS, Longford NT, Piegorsch WW, Ruggeri F, editors. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online* [Internet]. 1st ed. Wiley; 2017 [cited 2024 Apr 9]. p. 1–15. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*. 2006 Jun;9(6):683–93.
- Arthaud F, Vallod D, Robin J, Wezel A, Bornette G. Short-term succession of aquatic plant species richness along ecosystem productivity and dispersal gradients in shallow lakes. Munzbergova Z, editor. *J Veg Sci*. 2013 Jan;24(1):148–56.
- Aubin J, Robin J, Wezel A, Thomas M. Agroecological management in fish pond systems. In: *Agroecological Practices for Sustainable Agriculture : Principles, Applications, and Making the Transition*. 1ère édition. World Scientific Europe Ltd; 2017.

- Avocat C. La Dombes, milieu naturel ou milieu en équilibre ? Introduction à une éco-géographie de l'espace dombiste. *geoca*. 1975;50(1):35–58.
- Badiou P, Goldsborough LG, Wrubleski D. Impacts of the Common Carp on freshwater ecosystems: a review. 2011;
- Badiou PHJ, Goldsborough LG. Ecological impacts of an exotic benthivorous fish, the common carp (*Cyprinus carpio* L.), on water quality, sedimentation, and submerged macrophyte biomass in wetland mesocosms. *Hydrobiologia*. 2015 Aug;755(1):107–21.
- Bajer PG, Sullivan G, Sorensen PW. Effects of a rapidly increasing population of common carp on vegetative cover and waterfowl in a recently restored Midwestern shallow lake. *Hydrobiologia*. 2009 Oct;632(1):235–45.
- Balmford B, Green RE, Onial M, Phalan B, Balmford A. How imperfect can land sparing be before land sharing is more favourable for wild species? Struebig M, editor. *J Appl Ecol*. 2019 Jan;56(1):73–84.
- Baselga A, Orme CDL. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol*. 2012 Oct;3(5):808–12.
- Beillouin D, Ben-Ari T, Malézieux E, Seufert V, Makowski D. Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services. *Global Change Biology*. 2021 Oct;27(19):4697–710.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*. 2003 Apr;18(4):182–8.
- Bernard A, Lebreton P. Les oiseaux de la Dombes : une mise à jour. 2007;
- Breukelaar AW, Lammens EHRR, Breteler JGPK, Tatrai I. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll a. *Freshwater Biol*. 1994 Aug;32(1):113–21.
- Broyer J, Curtet L. Biodiversity and fish farming intensification in French fishpond systems. *Hydrobiologia*. 2012 Sep;694(1):205–18.
- Buhk C, Alt M, Steinbauer MJ, Beierkuhnlein C, Warren SD, Jentsch A. Homogenizing and diversifying effects of intensive agricultural land-use on plant species beta diversity in Central Europe — A call to adapt our conservation measures. *Science of The Total Environment*. 2017 Jan;576:225–33.
- Burnham KP, Anderson DR. Model selection and multi-model inference. Second Edition. 2004.
- Burny J. Bijdrage tot de historische ecologie van de Limburgse Kempen (1910 - 1950): tweehonderd gesprekken samengevat. Maastricht: Natuurhistorisch Genootschap in Limburg; 1999. (Publications van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg).
- Butsic V, Kuemmerle T. Using optimization methods to align food production and biodiversity conservation beyond land sharing and land sparing. *Ecological Applications*. 2015 Apr;25(3):589–95.
- Carpenter SR, Lodge DM. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*. 1986 Jan;26:341–70.
- CBD (Convention on Biological Diversity). Global Biodiversity Outlook 4. Montréal, Canada; 2014 p. 155.
- Céréghino R, Biggs J, Oertli B, Declerck S. The ecology of European ponds: defining the characteristics

- of a neglected freshwater habitat. In: Oertli B, Céréghino R, Biggs J, Declerck S, Hull A, Miracle MR, editors. Pond Conservation in Europe [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2007 [cited 2022 Nov 29]. p. 1–6. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-9088-1_1
- Chambers PA, Lacoul P, Murphy KJ, Thomaz SM. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008 Jan;595(1):9–26.
- Chen J, Su H, Zhou G, Dai Y, Hu J, Zhao Y, *et al*. Effects of benthivorous fish disturbance and snail herbivory on water quality and two submersed macrophytes. *Science of The Total Environment*. 2020 Apr;713:136734.
- Christenhusz MJM, Fay MF, Chase MW. Plants of the world: an illustrated encyclopedia of vascular plants. Richmond, Surrey : Chicago: Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew ; The University of Chicago Press; 2017.
- Codd GA, Meriluoto J, Metcalf JS. Introduction: Cyanobacteria, Cyanotoxins, Their Human Impact, and Risk Management. In: Meriluoto J, Spoof L, Codd GA, editors. Handbook of Cyanobacterial Monitoring and Cyanotoxin Analysis [Internet]. 1st ed. Wiley; 2016 [cited 2023 Aug 22]. p. 1–8. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781119068761.ch1>
- Corli A, Rossi G, Orsenigo S, Abeli T. Biological flora of Central Europe: *Marsilea quadrifolia* L. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2021 Dec;53:125641.
- Davies B, Biggs J, Williams P, Whitfield M, Nicolet P, Sear D, *et al*. Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2008 May;125(1–4):1–8.
- Declerck S, Vandekerckhove J, Johansson L, Muylaert K, Conde-Porcuna JM, Van Der Gucht K, *et al*. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology*. 2005 Jul;86(7):1905–15.
- Edwardsen A, Økland RH. Variation in plant species richness in and adjacent to 64 ponds in SE Norwegian agricultural landscapes. *Aquatic Botany*. 2006 Aug;85(2):79–91.
- Ekroos J, Olsson O, Rundlöf M, Wätzold F, Smith HG. Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? *Biological Conservation*. 2014 Apr;172:65–71.
- Eriksson O. The importance of traditional agricultural landscapes for preventing species extinctions. *Biodivers Conserv*. 2021 Apr;30(5):1341–57.
- Evans D. Building the European Union's Natura 2000 network. *NC*. 2012 Mar 14;1:11–26.
- Ewers RM, Scharlemann JPW, Balmford A, Green RE. Do increases in agricultural yield spare land for nature? *Global Change Biology*. 2009 Jul;15(7):1716–26.
- Fischer J, Hartel T, Kuemmerle T. Conservation policy in traditional farming landscapes: Conserving traditional farming landscapes. *Conservation Letters*. 2012 Jun;5(3):167–75.
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, *et al*. Global Consequences of Land Use. *Science*. 2005 Jul 22;309(5734):570–4.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, *et al*. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2004 Dec 15;35(1):557–81.
- Fontanilles A, Robin J, Rouifed S, Guerin M, Vanacker M, Arthaud F, *et al*. Disturbance and resilience of aquatic plant communities in fish ponds after temporary dry periods. 2023;

- Francová K, Šumberová K, Janauer GA, Adámek Z. Effects of fish farming on macrophytes in temperate carp ponds. *Aquacult Int.* 2019a Apr;27(2):413–36.
- Francová K, Šumberová K, Kučerová A, Čtvrtlíková M, Šorf M, Borovec J, *et al.* Macrophyte assemblages in fishponds under different fish farming management. *Aquatic Botany.* 2019b Dec;159:103131.
- Francová K, Šumberová K, Kučerová A, Šorf M, Grill S, Exler N, *et al.* Drivers of plant species composition of ecotonal vegetation in two fishpond management types. *Wetlands Ecol Manage.* 2021 Feb;29(1):93–110.
- Girard L, Wezel A, Robin J. Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation. *Open Res Europe.* 2023 Aug 18;3:125.
- Goldsborough LG, Wrubleski D. The decline of Delta Marsh, an internationally significant wetland in south-central Manitoba. 2001.
- Green RE, Cornell SJ, Scharlemann JPW, Balmford A. Farming and the Fate of Wild Nature. *Science.* 2005 Jan 28;307(5709):550–5.
- Havens KE. Cyanobacteria blooms: effects on aquatic ecosystems. 2008;15.
- Hidding B, Bakker ES, Hootsmans MJM, Hilt S. Synergy between shading and herbivory triggers macrophyte loss and regime shifts in aquatic systems. *Oikos.* 2016 Oct;125(10):1489–95.
- HLPE. HLPE Report #14 - Agroecological and other innovative approaches for sustainable agriculture and food systems that enhance food security and nutrition. 2019;163.
- Horvath L, Tamas G, Seagrave C. *Carp and Pond Fish Culture. Seconde Edition.* John Wiley & Sons; 2002.
- Jackson LE, Pascual U, Hodgkin T. Utilizing and conserving agrobiodiversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment.* 2007 Jul;121(3):196–210.
- Jeppesen E, Jensen JP, Sondergaard M, Lauridsen T, Pedersen LJ, Jensen L. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. In: *Shallow Lakes '95.*
- Jongman RHG. Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape and Urban Planning.* 2002 Feb;58(2–4):211–21.
- Jonsson BG. A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. *Oecologia.* 2001 May;127(3):309–13.
- Joye DA, Oertli B, Lehmann A, Juge R, Lachavanne JB. The prediction of macrophyte species occurrence in Swiss ponds. In: Caffrey JM, Dutartre A, Haury J, Murphy KJ, Wade PM, editors. *Macrophytes in Aquatic Ecosystems: From Biology to Management* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2006 [cited 2024 Jul 5]. p. 175–82. (Developments in Hydrobiology; vol. 190). Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4020-5390-0_25
- Kehoe L, Romero-Muñoz A, Polaina E, Estes L, Kreft H, Kuemmerle T. Biodiversity at risk under future cropland expansion and intensification. *Nat Ecol Evol.* 2017 Jul 17;1(8):1129–35.
- Kestemont P. Different systems of carp production and their impacts on the environment. *Aquaculture.* 1995 Jan;129(1–4):347–72.
- Kleinteich J, Wood SA, Küpper FC, Camacho A, Quesada A, Frickey T, *et al.* Temperature-related changes in polar cyanobacterial mat diversity and toxin production. *Nature Clim Change.* 2012 May;2(5):356–60.

- Klijn JA. Driving forces behind landscape transformation in Europe, from a conceptual approach to policy options. In: *The New Dimensions of the European Landscapes*. 2004.
- Kloskowski J. Impact of common carp *Cyprinus carpio* on aquatic communities: direct trophic effects versus habitat deterioration. *fal*. 2011 Feb 1;178(3):245–55.
- Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*. 2003 May;72(3):367–82.
- Kremen C. Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation: Reframing the land-sparing/land-sharing debate. *Ann NY Acad Sci*. 2015 Oct;1355(1):52–76.
- Kunii H. Aquatic macrophyte composition in relation to environmental factors of irrigation ponds around Lake Shinji, Shimane, Japan. *Vegetatio*. 1991 Dec;97(2):137–48.
- Law EA, Wilson KA. Providing Context for the Land-Sharing and Land-Sparing Debate: Influence of context on land-use preferences. *CONSERVATION LETTERS*. 2015 Nov;8(6):404–13.
- Lazartigues A, Thomas M, Cren-Olivé C, Brun-Bellut J, Le Roux Y, Banas D, *et al*. Pesticide pressure and fish farming in barrage pond in Northeastern France. Part II: residues of 13 pesticides in water, sediments, edible fish and their relationships. *Environ Sci Pollut Res*. 2013 Jan;20(1):117–25.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, *et al*. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecology Letters*. 2004 Jun 4;7(7):601–13.
- Lemmens P, Mergeay J, De Bie T, Van Wichelen J, De Meester L, Declerck SAJ. How to Maximally Support Local and Regional Biodiversity in Applied Conservation? Insights from Pond Management. Fontaneto D, editor. *PLoS ONE*. 2013 Aug 12;8(8):e72538.
- Lemmens P, Mergeay J, Van Wichelen J, De Meester L, Declerck SAJ. The Impact of Conservation Management on the Community Composition of Multiple Organism Groups in Eutrophic Interconnected Man-Made Ponds. Green AJ, editor. *PLoS ONE*. 2015 Sep 30;10(9):e0139371.
- Lichtenberg EM, Kennedy CM, Kremen C, Batáry P, Berendse F, Bommarco R, *et al*. A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology*. 2017 Nov;23(11):4946–57.
- Loconto A, Desquilbet M, Moreau T, Couvet D, Dorin B. The land sparing – land sharing controversy: Tracing the politics of knowledge. *Land Use Policy*. 2020 Jul;96:103610.
- Massaloux D, Sarrazin B, Roume A, Tolon V, Wezel A. Complementarity of grasslands and cereal fields ensures carabid regional diversity in French farmlands. *Biodivers Conserv*. 2020a Aug;29(9–10):2861–82.
- Massaloux D, Sarrazin B, Roume A, Tolon V, Wezel A. Landscape diversity and field border density enhance carabid diversity in adjacent grasslands and cereal fields. *Landscape Ecol*. 2020b Aug;35(8):1857–73.
- Matsuzaki S, ichiro S, Usio N, Takamura N, Washitani I. Effects of common carp on nutrient dynamics and littoral community composition: roles of excretion and bioturbation. *fal*. 2007 Jan 1;168(1):27–38.
- McNaughton SJ. Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant Form, and Coevolution. *The American Naturalist*. 1984 Dec;124(6):863–86.
- Mouquet N, Loreau M. Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *The American Naturalist*. 2003 Nov;162(5):544–57.

- Mueller A, Maes J. Arguments for biodiversity conservation in Natura 2000 sites: An analysis based on LIFE projects. NC. 2015 Aug 24;12:1–26.
- Oertli B, Frossard PA. Mares et étangs : Ecologie, conservation, gestion, valorisation. PPUR Presses polytechniques; 2013.
- Oertli B, Joye DA, Castella E, Juge R, Cambin D, Lachavanne JB. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation*. 2002 Mar;104(1):59–70.
- Oksanen J. *Vegan: ecological diversity*. 2022;
- Olsen S, Chan F, Li W, Zhao S, Søndergaard M, Jeppesen E. Strong impact of nitrogen loading on submerged macrophytes and algae: a long-term mesocosm experiment in a shallow Chinese lake. *Freshwater Biology*. 2015 Aug;60(8):1525–36.
- Phalan B, Green R, Balmford A. Closing yield gaps: perils and possibilities for biodiversity conservation. *Phil Trans R Soc B*. 2014 Apr 5;369(1639):20120285.
- Phalan B, Onial M, Balmford A, Green RE. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. *Science*. 2011 Sep 2;333(6047):1289–91.
- Priyadarshana TS, Martin EA, Sirami C, Woodcock BA, Goodale E, Martínez-Núñez C, *et al*. Crop and landscape heterogeneity increase biodiversity in agricultural landscapes: A global review and meta-analysis. *Ecology Letters*. 2024 Mar;27(3):e14412.
- Queiroz C, Beilin R, Folke C, Lindborg R. Farmland abandonment: threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2014;12(5):288–96.
- Robin J, Wezel A, Bornette G, Arthaud F, Angélibert S, Rosset V, *et al*. Biodiversity in eutrophicated shallow lakes: determination of tipping points and tools for monitoring. *Hydrobiologia*. 2014 Feb;723(1):63–75.
- Rockström J, Steffen W, Noone K, Persson Å, Chapin FSI, Lambin E, *et al*. Planetary Boundaries: Exploring the Safe Operating Space for Humanity. *E&S*. 2009;14(2):art32.
- Rosenzweig ML. *Species Diversity in Space and Time* [Internet]. 1st ed. Cambridge University Press; 1995 [cited 2023 Aug 22]. Available from: <https://www.cambridge.org/core/product/identifier/9780511623387/type/book>
- Rosset V, Angélibert S, Arthaud F, Bornette G, Robin J, Wezel A, *et al*. Is eutrophication really a major impairment for small waterbody biodiversity? Arnott S, editor. *J Appl Ecol*. 2014 Apr;51(2):415–25.
- Sakamoto Y, Ishiguro M, Kitagawa G. Akaike information criterion statistics. Tokyo : Dordrecht ; Boston : Hingham, MA: KTK Scientific Publishers ; D. Reidel ; Sold and distributed in the U.S.A. and Canada by Kluwer Academic Publishers; 1986. (Mathematics and its applications (Japanese series)).
- Sceau R. Les étangs de la Dombes, fondements socio-économiques d'un système hydraulique. *geoca*. 1980;55(2):129–59.
- Scheffer M. *Ecology of Shallow Lakes* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2004 [cited 2023 Aug 22]. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-1-4020-3154-0>
- Schlumberger O, Girard P. *Memento de la pisciculture d'étang*. 5ième édition mise à jour. Versailles: Quae; 2020.
- Sculthorpe CD. *The biology of aquatic vascular plants*. London; 1967.

- Søndergaard M, Jeppesen E, Peder Jensen J, Lildal Amsinck S. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes: Water Framework Directive and Danish lakes. *Journal of Applied Ecology*. 2005 Jun 13;42(4):616–29.
- Sorensen TJ. A Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species Content and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Commons. 1948;
- Soukainen A, Cardoso P. Accuracy of non-parametric species richness estimators across taxa and regions [Internet]. *Ecology*; 2022 Aug. Available from: <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2022.08.23.504921>
- Steffen W, Richardson K, Rockström J, Cornell SE, Fetzer I, Bennett EM, *et al.* Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science*. 2015 Feb 13;347(6223):1259855.
- Stoate C, Boatman ND, Borralho RJ, Carvalho CR, Snoo GR de, Eden P. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*. 2001 Dec;63(4):337–65.
- Tamburini G, Bommarco R, Wanger TC, Kremen C, Van Der Heijden MGA, Liebman M, *et al.* Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *Sci Adv*. 2020 Nov 6;6(45):eaba1715.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, *et al.* Extinction risk from climate change. *Nature*. 2004 Jan;427(6970):145–8.
- Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort BL. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2011 Dec 13;108(50):20260–4.
- Tscharntke T, Clough Y, Wanger TC, Jackson L, Motzke I, Perfecto I, *et al.* Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation*. 2012 Jul;151(1):53–9.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*. 2005 Aug;8(8):857–74.
- Van Zanten BT, Verburg PH, Espinosa M, Gomez-y-Paloma S, Galimberti G, Kantelhardt J, *et al.* European agricultural landscapes, common agricultural policy and ecosystem services: a review. *Agron Sustain Dev*. 2014 Apr;34(2):309–25.
- Vanacker M. Les points de basculement dans les étangs piscicoles : relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité. Isara; 2016.
- Vanacker M, Wezel A, Arthaud F, Guérin M, Robin J. Determination of tipping points for aquatic plants and water quality parameters in fish pond systems: A multi-year approach. *Ecological Indicators*. 2016 May;64:39–48.
- Vanacker M, Wezel A, Payet V, Robin J. Determining tipping points in aquatic ecosystems: The case of biodiversity and chlorophyll α relations in fish pond systems. *Ecological Indicators*. 2015 May;52:184–93.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, *et al.* The Relationship Between Productivity and Species Richness. *Annu Rev Ecol Syst*. 1999 Nov;30(1):257–300.
- Weber MJ, Brown ML. Effects of Common Carp on Aquatic Ecosystems 80 Years after “Carp as a Dominant”: Ecological Insights for Fisheries Management. *Reviews in Fisheries Science*. 2009 Oct 2;17(4):524–37.

- Wezel A, Oertli B, Rosset V, Arthaud F, Leroy B, Smith R, *et al.* Biodiversity patterns of nutrient-rich fish ponds and implications for conservation. *Limnology*. 2014 Aug;15(3):213–23.
- Wezel A, Robin J, Guerin M, Arthaud F, Vallod D. Management effects on water quality, sediments and fish production in extensive fish ponds in the Dombes region, France. *Limnologica*. 2013 May;43(3):210–8.
- Wickham H. ggplot2 : elegant graphics for data analysis. 2016.
- Williams P, Whitfield M, Biggs J, Bray S, Fox G, Nicolet P, *et al.* Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation*. 2004 Feb;115(2):329–41.
- Yu Q, Wang HZ, Xu C, Li Y, Ma SN, Liang XM, *et al.* Higher Tolerance of Canopy-Forming *Potamogeton crispus* Than Rosette-Forming *Vallisneria spiralis* to High Nitrogen Concentration as Evidenced From Experiments in 10 Ponds With Contrasting Nitrogen Levels. *Front Plant Sci*. 2018 Dec 13;9:1845.
- Zambrano L, Hinojosa D. Direct and indirect effects of carp (*Cyprinus carpio* L.) on macrophyte and benthic communities in experimental shallow ponds in central Mexico. In: Walz N, Nixdorf B, editors. *Shallow Lakes '98* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 1999 [cited 2023 Feb 27]. p. 131–8. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-94-017-2986-4_13

5. Réponses aux hypothèses formulées

Quels effets de la pratique de l'assec en pisciculture extensive sur le fonctionnement de l'écosystème, les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et des sédiments, sur l'abondance et la diversité des producteurs primaires et sur la production de poissons ? (Publication n°1)

- **H1 : L'assec favorise la minéralisation de la matière organique qui s'est accumulée au fond de l'étang durant les années de production et favorise ainsi la disponibilité en azote et phosphore minéraux dans l'eau.**

Hypothèse partiellement validée. Contrairement à ce que nous attendions, nos résultats ne montrent pas une augmentation de la concentration en matière organique dans les sédiments au cours des années de production. Néanmoins, de plus fortes concentrations en azote minéral dans l'eau sont observées lors de la première année du cycle, suggérant que la pratique de l'assec favorise la minéralisation.

- **H2 : Cet enrichissement en nutriments dans l'eau favorise le développement des producteurs primaires sur les premières années du cycle de production avec une dominance des macrophytes sur le phytoplancton.**

Hypothèse validée. Nous avons observé une couverture en macrophytes plus importante lors de la première année d'eau après assec. La deuxième année est marquée par à la fois un bon recouvrement en macrophytes mais également une concentration en chlorophylle a élevée.

- **H3 : La diversité des macrophytes et des macro-invertébrés est plus forte sur la première année puis décline progressivement au profit de la diversité et de l'abondance du phytoplancton.**

Hypothèse partiellement validée. En lien avec une forte couverture, la diversité des macrophytes est également plus importante lors de la première année avant une diminution progressive les années suivantes. Cela se fait au profit de l'abondance du phytoplancton. Néanmoins, contrairement aux macrophytes, la diversité du phytoplancton ne semble pas liée à son abondance. Lors d'un fort développement, c'est généralement une famille (cyanobactéries) en particulier qui domine. Pour les macro-invertébrés, aucune tendance claire n'a pu être mise en évidence.

- **H4 : Cette dynamique des producteurs primaires sur les premières années permet l'obtention de meilleurs rendements en début de cycle.**

Hypothèse validée. En lien avec la dynamique des producteurs primaires, les meilleurs rendements piscicoles sont observés lors de la deuxième année.

Comment la gestion de la densité en poissons dans les étangs influence-t-elle la diversité et la structure des communautés de macrophytes à différentes échelles spatiales ? (Publication n°2)

- **H1 : Une augmentation de la biomasse en poissons, par bioturbation et prédation, entraîne une réduction de la diversité des macrophytes à l'échelle de l'étang (diversité α).**

Hypothèse validée. Un effet négatif et significatif de l'augmentation de la densité de poissons sur la diversité locale en macrophytes a été démontré. Les étangs gérés sans poissons présentent une plus grande diversité, les étangs extensifs des richesses spécifiques intermédiaires et ceux en gestion piscicole plus intensive ne présentent qu'un faible nombre d'espèces, généralement communes et généralistes.

- **H2 : Les différents modes de gestion de la densité en poissons influencent également la structure des communautés de macrophytes (diversité β), leurs changements et imbrication.**

Hypothèse validée. Les différents modes de gestion de la densité piscicole influencent également la structure des communautés de macrophytes. Les étangs sans poissons possèdent les communautés les plus riches, et les autres modes de gestion piscicole entraînent ensuite une perte d'espèce progressive selon le gradient d'intensification, sans apparition de nouvelles espèces. Le phénomène d'emboîtement (nestedness) est donc majoritaire. Dans les étangs piscicoles, nous ne retrouvons qu'un nombre restreint des espèces observées dans le cortège plus diversifié de macrophytes des étangs avec une très faible densité ou sans poissons. Plus l'intensité piscicole est forte, plus le nombre d'espèces est restreint. Nous avons observé de plus un changement significatif de communautés entre les deux régions d'étangs piscicoles (turnover).

- **H3 : La présence d'étangs gérés sans poissons permet une plus grande diversité γ à l'échelle du paysage d'étangs.**

Hypothèse partiellement validée. Nous n'avons pas pu mettre en évidence de différence significative entre les deux régions piscicoles vis à vis de leur diversité γ . La richesse en macrophytes moyenne par étang est similaire entre les deux régions. Néanmoins, nous avons pu montrer que les étangs sans poissons permettaient la présence d'espèces qui ne sont plus présentes dans les étangs à vocation piscicole. Leur présence au sein d'un paysage d'étangs semble donc être bénéfique dans un objectif de conservation de la biodiversité des macrophytes.

Chapitre 4. Étangs piscicoles, pratiques de gestion et services de régulation



ÉTANG PISCICOLE DE LA DOMBES

1. Préambule général

Dans le précédent chapitre (Chapitre 3. Concilier les services d’approvisionnement et de support), nous avons pu montrer que l’assèchement d’un étang piscicole pendant une saison entière de production représentait, certes une perturbation majeure pour l’écosystème, mais constituait également une pratique agroécologique majeure pour la pisciculture extensive. Cette pratique favorise la disponibilité en azote minéral lors de la remise en eau et la recolonisation du milieu par les macrophytes. La deuxième année constitue un état d’équilibre instable, avec la présence des deux producteurs primaires, en abondance et en diversité, favorable à la production piscicole. L’assec apparaît donc comme étant une pratique permettant de concilier conservation de la biodiversité et production de poissons. Nous avons également pu montrer qu’une augmentation de la densité piscicole produite impactait négativement la diversité des macrophytes. Des étangs gérés sans poissons à l’échelle du paysage permettent de maintenir des espèces uniquement présentes dans ces milieux. Une production extensive permet quant à elle des niveaux de diversité intermédiaires avec la présence de nombreuses hydrophytes, absentes lors que la production est plus intensive.

Les milieux aquatiques et les étangs sont également connus pour jouer un rôle majeur dans le cycle global du carbone (Cole *et al.*, 2007 ; Battin *et al.* 2008 ; Peacock *et al.*, 2021). Ils ont en effet à la fois la possibilité d’en capter à travers la photosynthèse des algues et des plantes aquatiques (Oertli et Frossard, 2013) et de le stocker par la sédimentation sur un pas de temps plus ou moins long (Boyd *et al.*, 2010 ; Sun *et al.*, 2020 ; Gregg *et al.*, 2021). Mais ils sont également reconnus pour leur capacité à émettre plusieurs gaz à effet de serre (CO_2 , CH_4 et N_2O) qui sont majoritairement issus de la décomposition de la matière organique sous des conditions anoxiques (Davidson *et al.*, 2015 ; Praetzel *et al.*, 2019 ; Chen *et al.*, 2020). Les milieux aquatiques (incluant les rizières) pourraient être responsables, par exemple, de plus de 50% des émissions de méthane d’origine anthropique (Rosentreter *et al.*, 2021). Les étangs et les étangs piscicoles peuvent donc également rendre des services de régulation à travers le stockage du carbone, lorsque celui-ci est supérieur aux émissions. Dans le cas contraire, il s’agit plutôt d’un dysservice rendu par ces milieux.

L’objectif de ce chapitre va être, en mesurant à la fois les entrées et les sorties de carbone au sein d’étangs piscicoles, de réaliser une balance permettant d’obtenir une première idée de s’ils sont plutôt des puits ou des sources de carbone pour l’atmosphère. Dans un second temps, nous essayerons d’analyser le rôle des pratiques de gestion appliquées comme leviers pour favoriser le stockage de carbone par les étangs. Comme nous l’avons vu, l’assec influence la dynamique des producteurs primaires et donc très certainement également le cycle du carbone. Nous nous focaliserons de plus sur la fertilisation, dont la vocation première est la stimulation de cette production primaire.

2. Questions de Recherche et hypothèses

Les questions de recherche centrales pour ce chapitre sont :

- **Les étangs piscicoles, puits ou sources de carbone ? Les pratiques de gestion, en influençant le développement des producteurs primaires peuvent-elles être des leviers pour jouer sur les bilans carbone observés ?**

H1 : Grâce à une forte sédimentation, les étangs piscicoles tendant à être des puits de carbone plutôt que des sources pour l'atmosphère.

H2 : Ce carbone stocké n'est que partiellement réémis pendant la phase d'assec, faisant également de l'étang piscicole un puits de carbone à l'échelle d'un cycle de production.

H3 : La pratique d'une fertilisation et de l'assec va favoriser le développement des producteurs primaires et notamment celui des macrophytes et ainsi permettre de favoriser le stockage de carbone par les étangs.

Il se base sur un article :

Girard L, et al., (2024). The balance of carbon emissions versus burial in fish ponds: the role of primary producers and management practices. *Aquaculture Reports*.

<https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.102456>



The balance of carbon emissions versus burial in fish ponds: The role of primary producers and management practices

Léo GIRARD ^{a,*}, Thomas A. DAVIDSON ^b, Vincent TOLON ^a, Tuba BUCAK ^b, Soraya ROUIFIED ^a, Alexander WEZEL ^a, Joël ROBIN ^a

^a Agroecology and Environment Research Unit, ISARA, Lyon, France

^b Freshwater Ecology, Department of Ecoscience, Aarhus University, Aarhus, Denmark

3. The balance of carbon emissions versus burial in fish ponds: the role of primary producers and management practices

Léo GIRARD¹, Thomas A. DAVIDSON², Vincent TOLON¹, Tuba BUCAK²,
Soraya ROUIFIED¹, Alexander WEZEL¹, Joël ROBIN¹

Aquaculture Reports

¹ Agroecology and Environment Research Unit, ISARA, Lyon, France

² Freshwater Ecology, Department of Ecoscience, Aarhus University, Aarhus, Denmark

Abstract

In the global carbon cycle, ponds can play a dual role: they have the capacity to store carbon through sedimentation, but also to be important greenhouse gas emitters. Of all the pond landscapes in Europe, many are managed by Humans for fish production and little is known today about their role as carbon sinks or sources.

We monitored 20 fish ponds from the Dombes region (France) during a production season in 2022. We measured both sedimentation rates, the diffusion of CO₂, CH₄ and N₂O and ebullition of CH₄ over three different seasons (spring, summer and autumn) in order to provide an estimate of the carbon balance for each pond. Five were dried-out in 2023 as part of the management cycle, and were monitored for dry flux emissions during this period.

On average, our measurements suggest that fish ponds were carbon sinks (6 fish ponds as sources and 14 as sinks). There was on average a net sequestration of 4.16 (+/- 10.00) tonnes of CO₂eq per hectare over 6 months. Measurements from the dry year, indicate that the ponds were carbon sources (mean value of 23.89 tonnes of CO₂eq emitted). However, whilst the drying out phase directly increases emissions, it also encourages the development of macrophytes in the subsequent years which improves carbon storage through sedimentation, and appears to be an important driver of the observed balances.

These data are consistent with the fact that fish ponds have the capacity to be either sources or sinks of carbon for the atmosphere. Moreover, by promoting good levels of primary productivity, the presence of aquatic plants and by improving carbon storage, management practices appear to have the capacity to turn fish ponds into carbon sinks. These agroecosystems could thus play an important role in the context of climate change mitigation.

Keywords: sedimentation, greenhouse gas emissions, extensive fish farming, climate change, carbon storage, fishpond

Introduction

Carbon is distributed in three major compartments: terrestrial, oceanic and atmospheric (Archer, 2011). Human activities have played a major role in destocking terrestrial carbon, which is then transferred in gaseous form to the atmosphere (IPCC, 2023; Archer, 2011). Greenhouse gas emissions have risen sharply in recent decades (IPCC, 2023; Yue and Gao, 2018) and atmospheric concentrations of carbon dioxide (CO₂) and methane (CH₄) are reaching record levels in the last few years (IPCC, 2023). Methane concentrations, for example, have risen from 650 to over 1810 ppb since the pre-industrial era (Saunois *et al.*, 2016). As for CO₂, the average concentration today is over 412 ppm. The 400 ppm threshold had not been exceeded since the *Pliocene*, more than 3 million years ago (Willeit *et al.*, 2019). In 150 years, this concentration has risen by 40% due to anthropogenic activities. This leads to a greater retention of the heat emitted by the Earth, resulting in global warming (IPCC, 2023). This rapid climate change has numerous consequences for all ecosystems, their biodiversity and the services they provide to humanity (IPCC, 2023).

Lakes and ponds are hot spots for biogeochemical processes and play an important role in the carbon cycle (Peacock *et al.*, 2021; Cole *et al.* 2007, Battin *et al.* 2008). Primary producers, aquatic plants and algae in ponds, capture CO₂ from the atmosphere (Oertli and Frossard, 2013) and transform it into carbohydrates (gross primary production). Then they become the food base for primary consumers, who thus integrate the carbon into their own biomass. In this way, carbon is transferred to all organisms in the trophic chain (Oertli and Frossard, 2013). In the absence of sunlight, at night, this process is reversed. This is also the case with the constant respiration in the sediments. Primary producers respire and consume the oxygen dissolved in the water. In return, they release CO₂. Lakes and ponds can therefore act alternately as sinks or sources of atmospheric CO₂, in conjunction with photosynthesis and respiration. The carbon contained in the organisms is then deposited in the sediments after their death (Oertli and Frossard, 2013). This sedimentation turns ponds into more or less long-term carbon reservoirs (Gregg *et al.*, 2021; Sun *et al.*, 2020; Boyd *et al.*, 2010). Artificial ponds (including fish ponds) can store as much or more carbon than other aquatic ecosystems. Holgerson *et al.* (2023) have shown that carbon burial rates in artificial ponds are double those in lakes and similar as for wetlands.

The decomposition of organic matter in sediments then plays a key role in carbon processes and cycling. Under anoxic conditions, among other things, by oxygen-consuming bacterial activity, this decomposition will be carried out by a variety of microbial communities, producing three gases (Chen *et al.*, 2020; Praetzel *et al.*, 2019; Davidson *et al.*, 2015): CO₂, CH₄ and nitrous oxide (N₂O). These gases produced and sometimes dissolved in water can return to the atmosphere in two ways. On the one hand, there are gas exchanges between water and the atmosphere, known as diffusive fluxes. All three

gases are involved in these exchanges. For methane, ebullition is a second type of emission with methane bubbles rising up from the sediment through the water column, without the gas totally dissolving in the water. These emissions often result from decomposition and fermentation under anaerobic conditions. This flux can account for the majority (40 to 60%) of CH₄ emissions in certain types of aquatic environments, particularly those of small size (Dong *et al.*, 2023; Audet *et al.*, 2017; Deemer *et al.*, 2016) and can even reach 99% in some experiments (Davidson *et al.*, 2018). However, the spatiotemporal variability of processes can make difficult to measure methane ebullition (Deemer *et al.*, 2016). Due to these different emissions, small water bodies and shallow ponds can be significant sources of CO₂ and CH₄, particularly in tropical areas (Cole *et al.*, 2007; Battin *et al.*, 2009; Bastviken *et al.*, 2011; Raymond *et al.*, 2013; Regnier *et al.*, 2013; Borges *et al.* 2015; DelSontro *et al.*, 2018, Finlay *et al.*, 2019). Aquatic ecosystems are estimated to contribute on average more than 50% of anthropogenic CH₄ emissions, and higher in disturbed ecosystems with more pronounced anthropogenic impacts (Rosentreter *et al.*, 2021).

Aquatic ecosystems therefore have a dual role. They can simultaneously act as a source of carbon for the atmosphere, while accumulating and storing carbon in their sediments (Prairie *et al.*, 2018). Lakes, for example, have generally been shown to be sources of CO₂ to the atmosphere while storing organic carbon in their sediments (Dillon and Molot, 1997; Kortelainen *et al.*, 2004; Duarte and Prairie, 2005; Rantakari and Kortelainen, 2005; Sobek *et al.*, 2005).

Among the lakes and ponds on the Earth's surface, there are many that are used for fish farming. These ecosystems are often created by human activity and maintained by fish farming practices. Water is managed by humans, controlling both emptying and filling of the ponds. The management practices applied (liming, fertilization, feeding, water management and dry periods) can vary greatly from one region to another (Horvath *et al.*, 2002). These ponds are generally eutrophic to hyper-eutrophic, as primary productivity is essential to produce the energy needed by fish (Aubin *et al.*, 2017). Notwithstanding this elevated production they may still contain significant biodiversity with endemic or endangered species (Robin *et al.*, 2014; Wezel *et al.*, 2013; Cereghino *et al.*, 2008; Oertli *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2004, Biggs *et al.*, 1994).

High primary productivity can result in greater capture of atmospheric CO₂ and therefore greater carbon storage in pond sediments. At the same time, however, it can increase and modify greenhouse gas emission patterns (Zhang *et al.*, 2022; Sun *et al.*, 2021; Audet *et al.*, 2017; Fusé *et al.*, 2016; Davidson *et al.*, 2015). The decomposition of a high biomass (algae or plants) generally leads to anoxic conditions and is favourable to methane emissions (Zhang *et al.*, 2022; Sun *et al.*, 2021; Audet *et al.*, 2017; Fusé *et al.*, 2016; Davidson *et al.*, 2015). When primary production exceeds the amount of CO₂ produced in sediments, fishponds can act as carbon sinks (Flickinger *et al.* 2020; Zhang *et al.* 2020).

Fish ponds are generally shallow and their water heats up faster, accelerating all biogeochemical processes (Peacock *et al.*, 2021; Rosentreter *et al.*, 2021). As an example, a shallow depth limits the potential oxidation of methane in the water column (Peacock *et al.*, 2021) but this oxidation can happen on roots and plant surfaces (Esposito *et al.*, 2023). Fertilization with organic matter or nitrogen stimulates primary productivity and thus photosynthesis (Schlumberger and Girard, 2020). However, excessive nutrient concentrations in water and eutrophic conditions can also lead to higher emissions of greenhouse gases, particularly methane (Peacock *et al.*, 2021; Gregg *et al.*, 2021, Sun *et al.*, 2021). Fish density in ponds can also increase emission levels (Oliveira Junior *et al.*, 2018). By stirring and oxygenating sediments, benthic fish reduce methane emissions but increase CO₂ emissions at the same time (Oliveira Junior *et al.*, 2018).

In the Dombes region (France), fish ponds are let dry for an entire production season on average every 4 to 5 years. The aim of this practice is to mineralize the organic matter that has accumulated in the sediments and thus have mineral nutrients available in the water the following year. It has been shown that this practice favours the recolonization of the environment by macrophytes during the first year rewetted after terrestrial production (Girard *et al.*, 2023; Fontanilles *et al.*, 2023). During the second year, both primary producers (macrophytes and phytoplankton) are present in the ecosystem, with an unstable equilibrium favourable to fish production (Girard *et al.*, 2023). These macrophytes appear to be an important driver of CO₂ and CH₄ emissions (Davidson *et al.*, 2018; Audet *et al.*, 2017; Davidson *et al.*, 2015). In subsequent years (3rd to 5th year with water), the ecosystem is generally dominated by phytoplankton. Partial or total dewatering of ponds, as drying-out fish ponds, by promoting decomposition of the organic matter that has accumulated (Ayub *et al.*, 1993), will lead to an increase in greenhouse gas emissions and therefore in the release of carbon into the atmosphere (Gregg *et al.*, 2021). It has been shown, for example, that tidal zones (with fluctuating water levels) favour emissions (Prairie *et al.*, 2018). Permanent ponds are said to have more carbon stored in their sediments than temporary ponds (Gregg *et al.*, 2021).

Finally, it is not clear whether the net carbon balance resulting from sedimentation and emissions is negative and positive, and how much management practices linked to fertilization and drying-out are impacting this balance. Few studies have focused on carbon storage and greenhouse gas emissions in these environments, despite the fact that they can play an important role in carbon cycles (Rutegwa *et al.*, 2019; Downing, 2010; Abnizova *et al.*, 2012).

It is in an attempt to fill this knowledge gap that we will study the carbon balance variability observed in Dombes fish ponds over the different years of production but also during the dry phase. We will also analyse how the fish ponds management practices can influence these balances.

We hypothesize that (i) because of their high sedimentation rate, fish ponds tend to act as carbon sinks during years in water. This stored carbon is (ii) re-emitted during the dry season, but to a lesser extent, turning fishponds also into carbon sinks over the entire production cycle. Moreover (iii), by promoting primary production, management practices as fertilisation and drying-out can influence this carbon balance and help to turn fish ponds into carbon sinks.

Material and methods

Study area and study sites

The study focused on 20 fish ponds in the Dombes region of France (Figure 32), monitored in 2022, with 5 of them also monitored in 2023 during their dry year. The Dombes fish ponds represent over 11,000 ha of water for more than 1,100 ponds (Bernard and Lebreton, 2007). They were built by monastic communities during the Middle age (mainly in the in the XIII century, Avocat, 1975; Guichenon, 1650 cited in Sceau, 1980). They had multiple objectives: to drain a swampy area in order to obtain arable land, but also to produce fish. This also helped reduce wetland-related diseases (Guichenon, 1650 cited in Sceau, 1980). Since then, extensive fish farming has continued, with historic management practices to maintain these ecosystems. As in many fish ponds in Europe, carp (*Cyprinus carpio*) is the main fish produced. It is generally accompanied by white fish such as roach (*Rutilus rutilus*) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus*), tench (*Tinca tinca*), and carnivorous fish such as pike (*Esox lucius*) and pikeperch (*Sander lucioperca*). The classic polyculture consists of 70-80% carp, accompanied by 10-20% white fish and tench and 5-10% carnivorous fish. To harvest fish and sell them for processing or river repopulation, the ponds are emptied every winter and then immediately refilled. In addition, every 4 to 5 years on average, they are drained and left empty for an entire full growth season. The main aim of this practice, known as "drying-out", is to allow the mineralization of organic matter that has accumulated in the sediment. This allows for greater primary productivity when the water returns, thanks to nutrient recycling (Fontanilles *et al.*, 2023; Girard *et al.*, 2023).

The 20 fish ponds were selected according to time since the last dry year, so as to be able to analyse carbon storage and greenhouse gas emissions over the different years of the cycle. The 5 fish ponds monitored during the dry period in 2023 were selected from those already monitored in 2022. In addition, depending on the fish farmer, different practices are applied: fertilization with manure, mineral nitrogen fertilization or no fertilization, different fish stocking densities, and presence or absence of liming.

These fish ponds and their characteristics are presented in Table 5.

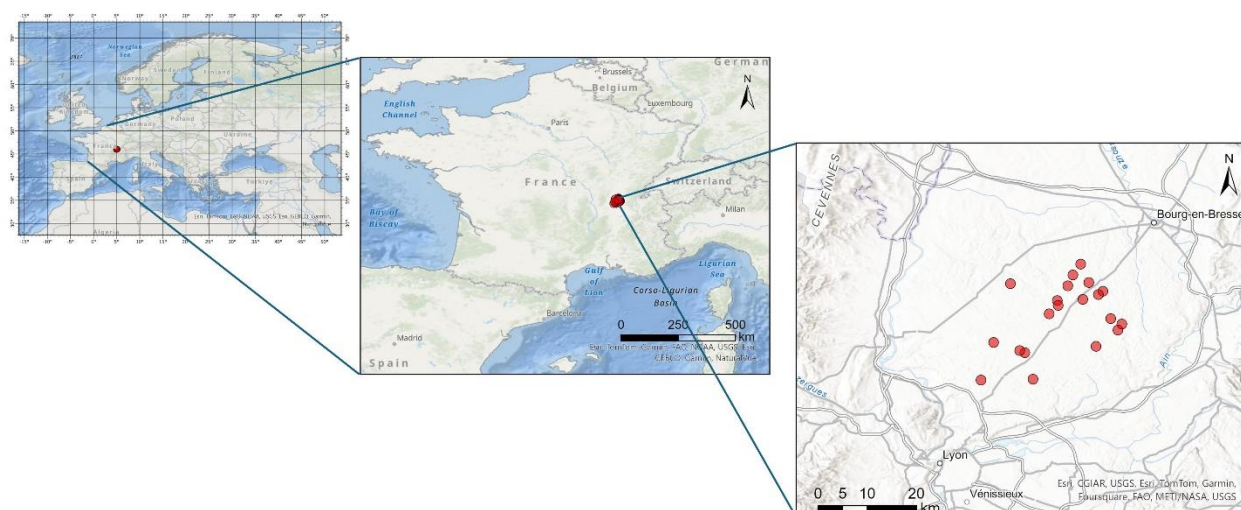


Figure 32: **Map of fishponds monitored** for sedimentation and greenhouse gas emissions in 2022 and 2023, Dombes region, France.

Table 5: **Description of fish pond monitored** with their surface area (ha), the years after the last dry-out, net fish yields (kg/ha/year), fertilisation managements, macrophyte cover (%), median concentration of chlorophyll a ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) and median concentration of cyanobacteria ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$).

	Surface area	Years after last dry-out	Net fish yield	Fertilisation management	Macrophytes cover	Chlorophyll a	Cyano-bacteria
FR001	10	2	240	Mineral	65	59.7	11.4
FR002	14	3	532	Organic	100	24.4	5.1
FR003	24	2	-	No	5	193.4	46.5
FR004	6	4	474	Mineral	45	64.9	4.5
FR005	5	3	-	Organic	80	72.7	40.9
FR006	12	1	147	No	60	71.9	34.1
FR007	34	5	332	Mineral	0	63.2	18.2
FR008	23	3	182	No	5	194.3	58.1
FR009	60	5	401	Mineral	10	118.5	13.7
FR0010	49	5	211	Mineral	70	16	1.4
FR0011	4	4	354	Mineral	75	114.2	25.3
FR0012	4	5	87	No	1	49	4.6
FR0013	24	1	481	Organic	30	55.8	8.4
FR0014	7	3	514	No	20	48.9	6.4
FR0015	15	2	293	Mineral	10	119.8	18.4
FR0016	13	2	496	Mineral	30	22.4	3.8
FR0017	5	3	262	Mineral	90	15.8	4.6
FR0018	11	2	167	No	100	37.3	12.4
FR0019	40	1	31	No	15	187	12
FR0020	9	2	-111	Organic	40	87	23.7

Sedimentation and carbon storage

In order to measure sedimentation in the ponds monitored, "sediment traps" were used. These were PVC cups 10 cm in diameter and 4 cm high (surface area 78.5 cm²). They were placed at the bottom the sediment surface for 3 months. Each pond was equipped with 3 traps, one close to the edge, a second in the middle of the pond and the last in an intermediate position, avoiding fish feeding areas. The traps remained in place during the months of June, July and August, when primary production is the highest (Rabaey *et al.*, 2024).

At the end of this period, the accumulated sediment was collected and oven-dried for 48 hours at 105°C. Weighing the dry mass revealed the quantity of sediment that had accumulated over 3 months on a given surface. The median value of the three traps was used in the analyses.

In addition, sediment samples (maximum average profile between 10 and 15 cm) were taken at the end of March using an Eckman-Birge grab sampler. Three samples were collected at three different points in the pond, at a depth of less than 120 cm and each separated by 20 m. They were then homogenized to form a single sample. This sample was analysed in the laboratory to determine the concentration of organic carbon in the sediment (in g.kg⁻¹) with the method ISO 10694 (AFNOR, 1995). This sediment sample was also used to determine pH and the concentration of exchangeable phosphorus (P₂O₅) expressed in g.kg⁻¹, using the NF X31-160 method (AFNOR, 1999).

The quantity of sediment associated with the organic carbon concentration was used to calculate the quantities of organic carbon stored in the sediment over a given period and surface area. Values are expressed in tonnes of CO₂ equivalent per hectare over 6 months.

Emissions during years in water

The two types of emission - diffusion and ebullition - were measured on the 20 ponds over three seasons: spring (May), summer (July) and autumn (September-October). The average of the various values was used for the overall analyses. All flows were converted into CO₂ equivalents (tonnes of) per hectare over 6 months, taking a global warming potential (GWP) of 28 for CH₄ and 265 for N₂O (IPCC, 2023).

Diffusion

To quantify diffusion fluxes, we measured the concentration of dissolved gases in pond surface water using head space equilibrium (Raymond *et al.*, 1997; Cole *et al.*, 1994). For each season, a 40-mL sample of water was taken using a 50-mL syringe. 10 mL of air was then added. The sample was shaken for one minute to allow gas exchange. The 10 mL of air in the syringe was then injected into 5.6 mL

vacuum Exetainer® vials. At the same time, air samples were taken to determine the atmospheric concentrations of these gases. These were also stored in 5 mL Exetainer® vials.

These samples were then analysed in the laboratory using gas chromatography to measure CO₂, CH₄ and N₂O concentrations. Gas concentrations were determined on an Agilent 8890 GC system (USA) interfaced with a PAL RSI 120 autosampler (CTC Analytics, Switzerland; Petersen *et al.*, 2012). Aqueous concentrations of CH₄ and CO₂ were calculated from the headspace gas concentrations according to Henry's law and using Henry's constant corrected for temperature (Weiss R.F, 1974; Wiesenburg & Guinasso, 1979; Weiss & Price, 1980).

From here, we were able to calculate fluxes (in mg C, for CO₂ and CH₄ or N.m⁻².day⁻¹ for N₂O). Fluxes of CO₂, CH₄ and N₂O between water and the overlying atmosphere were estimated as follows:

$$f_g = k_g \beta_g (C_{\text{water},g} - C_{\text{eq},g})$$

f_g corresponds to the gas g flux, k_g is the gas piston velocity, β_g is the chemical enhancement factor, and $C_{\text{water},g} - C_{\text{eq},g}$ is the concentration gradient between the gas concentration dissolved in the water ($C_{\text{wat},g}$) and the gas concentration that the water would have at equilibrium with the atmosphere ($C_{\text{eq},g}$), using concentrations measured in ambient air samples.

K_g is calculated as follows:

$$k_g = k_{600} \left(\frac{Sc_g}{600} \right)^x$$

Sc_g is the Schmidt number (Wanninkhof, 1992). We assigned a gas transfer velocity k_{600} of 0.36 m.d⁻¹ to estimate CO₂, CH₄ and N₂O emissions from small ponds as described in Audet *et al.* (2020) and Holgerson & Raymond (2016). We have chosen $x = -2/3$ as this factor is used for smooth liquid surfaces (Deacon, 1981). This protocol is presented in more detail in Davidson *et al.* (2015).

Ebullition

For ebullition, methane bubbles rising in the water column were trapped using floating chambers (with an area of 0.075 m² and a total volume of 8 liters), as described in Bastviken *et al.* (2015). Over three seasons: spring (May), summer (July) and autumn (September-October), 6 to 8 chambers were placed on the ponds for one week, depending on their surface. These chambers are covered with a silver film to reflect the sun and prevent the interior from overheating. They are evenly distributed over the surface of the pond to cover a gradient of depths. Ebullition is highly variable in space and time. It's important to cover different areas of the pond with depth and sediment substrate being key factors in determining CH₄ ebullition. After one week, a 10 mL sample of the gas accumulated in the chamber was taken with a syringe and injected into a 5 mL vacuum Exetainer®. As with diffusion, the methane

concentration in this sample was then analysed in the laboratory using a gas chromatograph (Agilent 8890 GC system with a PAL RSI 120 autosampler; CTC Analytics, Switzerland; Petersen *et al.*, 2012).

Ebullitive flux of CH₄ was estimated as:

$$\frac{p_{gas} \times Vol_{bub}}{t \times A}$$

p_{gas} represents the methane concentration in the sample, Vol_{bub} the chamber volume (8 liters), t the time the chamber is placed on the pond (7 days) and A the surface area (0.075 m²).

This method of estimating ebullition is an underestimate as it does not take into account the potential diffusion back of CH₄ in the water. However, Davidson *et al.* (2024) demonstrated that it provides a more reliable estimate of ebullition than a shorter period of continuous measurement (e.g. 1-2 days).

Emissions during the dry year

CO₂ and CH₄ emissions were also monitored on five fish ponds during 2023, in the week following emptying (between April and July, depending on the ponds and their management). The same chambers used to measure methane ebullition during the in-water phase were used. The chambers were fitted with a collar to seal them at ground level, and with sensors to measure the concentrations of the two gases in the chamber directly.

For the measurement of CH₄, Figaro TGS2611 sensor was used and for CO₂, humidity, and temperature measurements, Sensirion SCD30 sensor module was used. These sensors were connected to electronic circuitry Arduino Mega250 board, with data is stored to an SD card every 2 to 4 seconds. These equipment are presented in detail in Bastviken *et al.* (2015 and 2020).

To capture spatial variation across each pond, nine measurement points were set up. For 8 of these points, measurements were conducted for 5 minutes and for one of them, a 1-hour measurement was carried out. From 1-hour measurement, manual gas samples (using a syringe and vacuum Exetainer® vials) were also taken every fifteen minutes. These samples are then processed by gas chromatography (Agilent 8890 GC system with a PAL RSI 120 autosampler; CTC Analytics, Switzerland; Petersen *et al.*, 2012) which served as a reference values to calibrate the methane sensors.

CO₂ sensor does not require calibration and the sensor output is in ppm. To calculate fluxes, firstly 3-point rolling average was applied to raw data to reduce the noise. Then, the last 2-3 minutes of each 5 minutes period was used for calculate flux using this formula:

$$F_{dif} = \frac{\Delta C_i}{\Delta t} * \frac{P * M}{R * T} * \frac{V_i}{A_i} * 1000$$

Where F_{dif} represents the diffusive flux ($\text{mg C m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), $\Delta C_i / \Delta t$ is the change in concentrations ($\text{ppm} \cdot 10^{-6}$), P is the atmospheric pressure (atm), R is the gas constant ($\text{L} \cdot \text{atm} / \text{mol} \cdot \text{K}$), T is the temperature (K), M is the molar mass of carbon (g mol^{-1}), V_i is the volume of the chamber (L), A_i is the area of the chamber. The value 1000 is for unit conversion from grams to milligrams.

For methane, since the sensor output is mV and highly affected by humidity, calibration is required before estimating fluxes. To calibrate methane sensor, it was exposed to different CH_4 concentrations in the lab (as an additional data to the field reference samples) at varied humidity levels and mV values were converted to ppm, following the methodology of Bastviken *et al.*, (2020). Then for flux estimates, the same formula above used for methane diffusive flux estimation.

As with other emissions, fluxes are expressed in tonnes of CO_2 equivalent per hectare over 6 months. The values used for each pond correspond to the averages of the various measurements.

Primary producers

On six dates between April and July, 2-liter samples of water were taken. A sub-sample of the sampled water is also used to determine the chlorophyll a concentration in the water. A known volume is filtered through a Whatman GF/C filter, which is then incubated in a 90% acetone solution for 24 hours. After centrifugation, absorbance values are taken at wavelengths of 630, 645, 663 and 750 nm with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 (Schimadzu Corporation, Kyoto, Japan). The concentration is then calculated using the formula of Parsons and Strickland (1963). It is used as a proxy for phytoplankton biomass within the pond. In parallel, the concentration of cyanobacteria was measured using a BBE AlgaeTorch directly in-situ on the same six dates. For both, it is the median value of the concentrations obtained or measured on the six dates and is expressed in $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$.

Macrophyte coverage of ponds (expressed in %) was estimated visually once in summer, after having explored the entire surface of the pond with an inflatable boat. The most dominant species are *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Najas marina* and *N. minor* but also *Potamogeton nodosus*.

Management practices

All information concerning the various practices applied was gathered from the fish registers kept by the fish pond managers and collected by the local fish farming association. Fertilization is broken down into three categories: mineral nitrogen, organic manure, and no fertilization applied, respectively coded as 2, 1 and 0 in the analyses. All these data and the date of the last dry-out are available in Table 5. Nitrogen fertilization is applied at a rate of 40 liters of 39% ammonia solution per hectare. Manure is applied at a rate of around 5 to 6 tonnes per hectare.

Statistical analysis

All sedimentation and emissions calculations, followed by the carbon balance and conversions into the various units, were carried out using R and R Studio software (R Development Core Team, 2024). All the figures were drawn using the *ggplot2* package (Wickham, 2016) and its various graphical options. The comparison of emissions over the different seasons was carried out using a non-parametric Kruskal-Wallis test and pairwise comparisons.

In order to analyse the effects of primary producers and fish farming management practices (predictors X: macrophytes cover, chlorophyll a concentration, cyanobacteria concentration, fertilization, and time since the last dry-out) on the carbon balance variables (response Y: sedimentation/diffusion of CO₂, CH₄ and N₂O, CH₄ ebullition), we first carried out a Principal Component Analysis (PCA) with respect to Instrumental Variable (PCAiv using the *ade4* package; Thioulouse *et al.*, 2018). This method first applied multiple linear regressions of each carbon balance variable (each Y column) by the full explanatory variables dataset (X), and analysed the Y predictions table with a classical principal component analysis. This procedure exhibit how and how much primary producers and fish farming management practices (X) explained linearly the carbon balance variables (Y), accounting for all variables covariations. We reported the percentage of Y explained by X and computed a permutation test (Monte-Carlo) to evaluate the significance of this link. As with the first hypotheses, the results are presented visually using the *ggplot2* package (Wickham, 2016).

This multivariate analysis served as a first assessment prior using structural equation models (SEM) as path analysis, allowing for the evaluation of complex causality cascade and correlations between variables. We built models where macrophytes cover and chlorophyll a concentration (algae) where driven by fertilization (nutriment inputs) and year after the last drying-out (Fontanilles *et al.*, 2023; Girard *et al.*, in review). A covariance term was used between both primary producers due to competition interactions. Chlorophyll a concentration predicted in turn cyanobacteria concentration that were part of the total chlorophyll a value. To identify how primary producer influenced the carbon balance, we tested thereafter-different path from producers to carbon storage per sedimentation, CO₂ diffusion and CH₄ ebullition. Each of them could be predicted either by macrophytes, algae or cyanobacteria or by two of them. Because of our small sample size (N=20) we had to make radical choices to get fewer coefficients than data in SEM. First, we removed the CH₄ and N₂O diffusion because of their low impact on the carbon balance compared to CH₄ ebullition and CO₂ diffusion. Secondly, we set the covariance between producers and carbon balance variables to zero when they were not explicitly connected by a causality link. Finally, because we used centred and scaled variables, we removed all intercepts and estimated a unique residual variance for all predicted variables. These removals had low impacts on other estimates. We obtained 11 different models with either 13 (with a

single producer path) of 16 parameters (for a two producer's path) which is lower than our 20-sample size.

We used here the *sem* function from the *lavaan* package (Rosseel, 2012) and *lavaanPlot* from the eponymous package to graphically represent the results. These models were compared according to the AICc (Akaike's Information Criterion corrected for small sample size) and the BIC (Bayesian Information Criterion) (Burnham and Anderson, 2004). The classical AIC measured how much models well predicted data (with the log likelihood) while maintaining a good simplicity by penalizing complex models (through the number of coefficient). The AICc and the BIC however used stronger penalization for small sample and complex models, reducing the risk of over-parametrization and spurious conclusions. The best (most parsimonious) models displayed lowest AICc or BIC values. We calculated additionally the difference of information criteria between the best model (lowest criteria value) and other models (Δ AICc and Δ BIC) to identify models with similar quality ($\Delta < 2$; Burnham and Anderson, 2004) that could proposed alternative explanations.

All these statistical analyses were conducted with R and R Studio software (R Development Core Team, 2024).

Results

Carbon storage and emissions

Sediment traps (78 cm²) yielded highly contrasting values from one pond to another, ranging from 3 to over 120 g of sediment collected over 3 months. The concentration of organic carbon in the sediment ranged from 10 to 32 g.kg⁻¹. These two measurements give a carbon storage in sediments ranging from 450 kg (FR003) to over 24 tonnes of CO₂ equivalent per hectare for 6 months (FR011; Figure 33, part 1). On average, this carbon storage amounts to around 12 tonnes per hectare over 6 months. It is therefore mainly linked to the quantity of sediment produced, rather than to its carbon concentration.

Emissions also vary widely, from pond to pond (Figure 33, part 2), but also over seasons (Figure 34). Overall, they range from 2.73 tonnes (FR008) to over 20 tonnes of CO₂ equivalent (FR004; Figure 33, part 2). The average is 8.08 tonnes of CO₂ equivalent emitted into the atmosphere by the fish ponds in the form of CO₂, CH₄ and N₂O. Methane ebullition account for the majority of these emissions for most of the fish ponds monitored (Figure 33, part 2). On average, 5.59 tonnes (+/- 4.00) of CO₂ equivalent are emitted by ebullition, compared with 2.49 tonnes (+/- 2.42) by diffusion.

Diffusive fluxes are mainly composed of CO₂ fluxes: an average of 1.76 tonnes (+/- 2.13) per hectare over 6 months, compared with 0.81 tonnes (+/- 0.64) for methane emissions. For N₂O, it is mostly absorbed by fish ponds over the monitoring periods (81kg (+/- 32) of CO₂ equivalent absorbed per hectare over 6 months, Figure 34). Exchanges of this gas are minor compared to CO₂ and CH₄, even taking into account its much greater greenhouse effect.

For all these fluxes, a significant season effect was observed (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$, Figure 34). CO₂ emissions are highest in spring (median value of 729 mg C.m⁻².day⁻¹ emitted), while in summer, fish ponds become predominantly CO₂ sinks (172 mg C.m⁻².day⁻¹ absorbed). Overall over the three seasons, four ponds are CO₂ sinks (diffusive fluxes of CO₂), while all the others emit more than they absorb.

Methane emissions by diffusion are higher in spring and summer (median values respectively 10.4 and 12.5 mg C.m⁻².day⁻¹, Figure 34), and significantly lower in autumn (4 mg C.m⁻².day⁻¹). Ebullition processes are more pronounced in summer, with a median value of 90 mg C.m⁻².day⁻¹, compared with 36 mg and 40 mg respectively in spring and autumn.

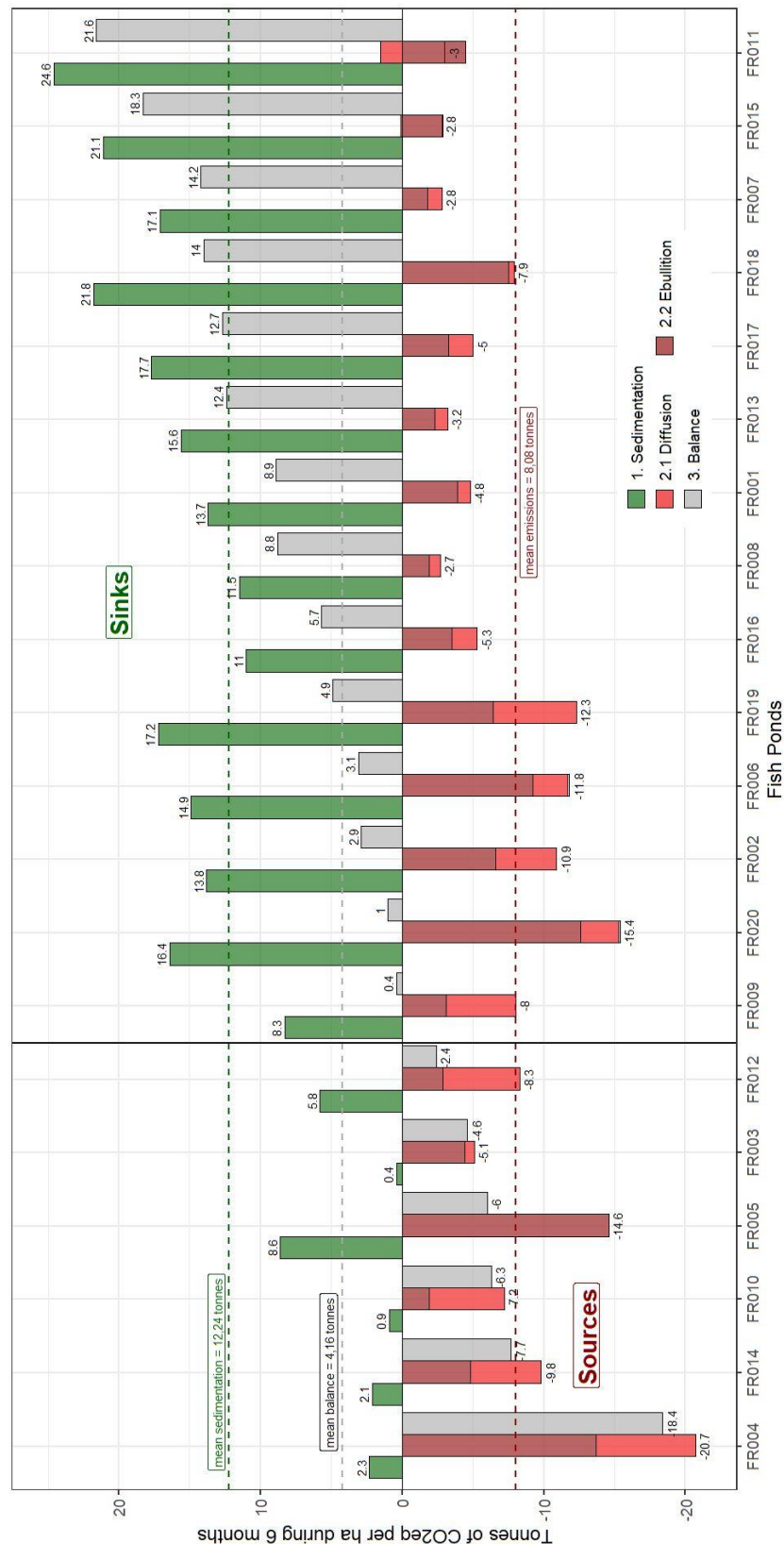


Figure 33: **Synthesis of sedimentation (green), emissions (diffusion and ebullition in red) and carbon balance (grey) for each pond monitored.** Sedimentation, emissions and carbon balance are expressed in ton of CO₂ equivalent per hectare over 6 months. Ponds are classified according to their carbon balance: on the left are sources, emitting carbon into the atmosphere, and on the right are sinks, storing carbon. For emissions the indicated values correspond to the sum of the two types of fluxes (diffusion and ebullition).

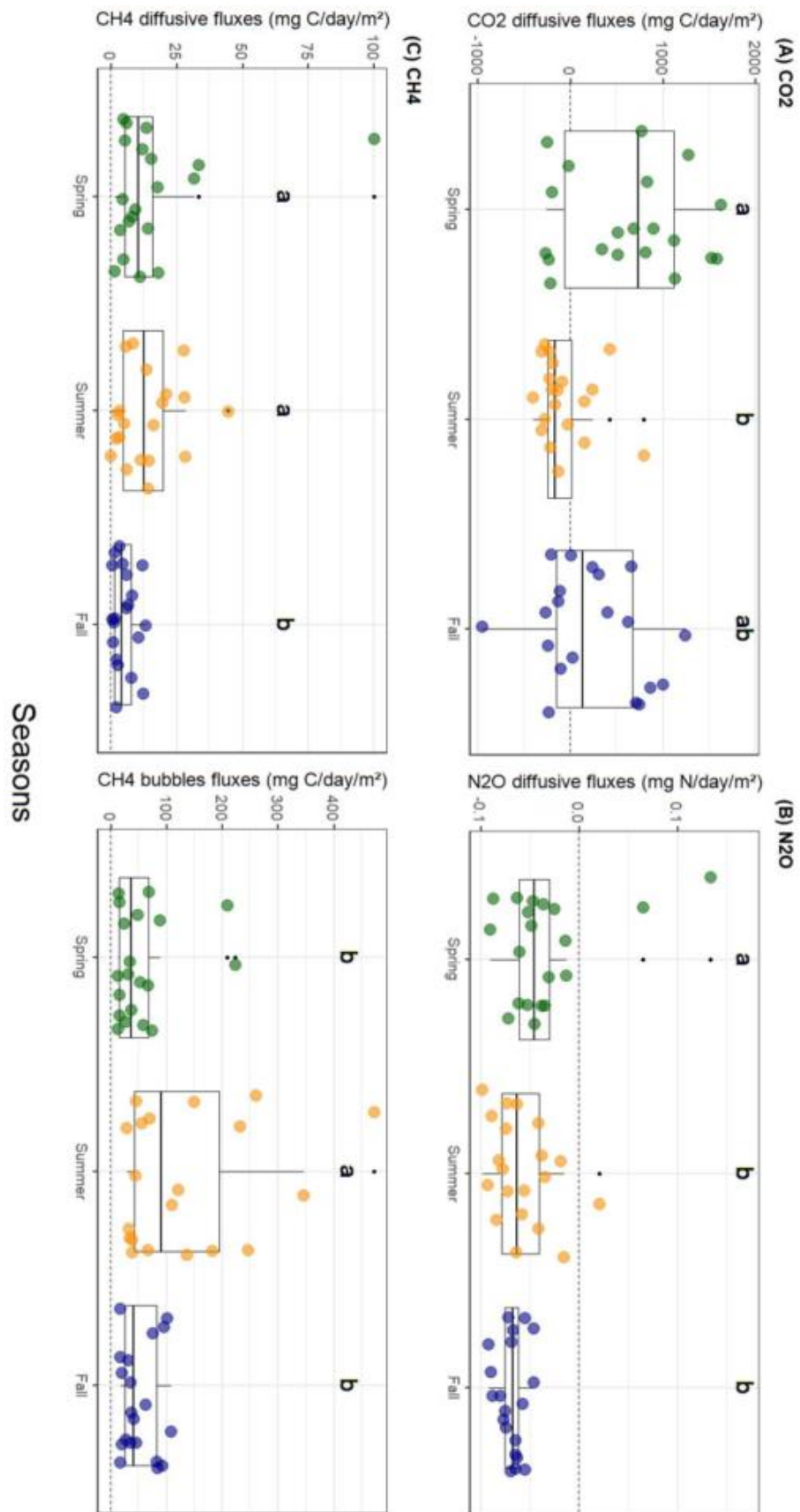


Figure 34: Different types of emissions (CO₂, CH₄ and N₂O diffusion and CH₄ ebullition) measured on each pond over three seasons (spring, summer and autumn). Values are expressed in mg of C or N per m² per day. Groups not sharing a letter have a significantly different mean (pairwise comparisons).

Emissions measured during the dry year on 5 fish ponds ranged from 19.40 tonnes of CO₂ equivalent per hectare over 6 months to 27.20 tonnes. CO₂ emissions ranged from 8.89 to 13.07 tonnes for a mean value of 11.07 tonnes, while methane emissions varied from 7.98 to over 17 tonnes for a mean value of 12.82 tonnes. We therefore observe greater variability in methane emissions. The differences are significant between a pond emptied in early July and two others emptied in May.

Carbon balance per fish pond

The combination of storage and emissions measured on each fish pond gives similarly highly variable carbon balances (Figure 33, part 3). FR004 is a source of CO₂ to the atmosphere at 18 tonnes per hectare during six months, while FR011 stores over 21 tonnes (Figure 33, part 3). On average, the fish ponds monitored are carbon sinks at 4.16 tonnes (+/- 10.00) of CO₂ equivalent per hectare over 6 months (median value at 4.01 tonnes of CO₂eq.ha⁻¹ during 6 months). Of the 20 fish ponds, 6 are sources and 14 are sinks.

The 6 fish ponds that are sources of carbon are both those that store the least in their sediments and those that emit the most (FR004 for example; Figure 33).

Carbon balance during a cycle of production

The results of the carbon balance by production year are presented in Table 6, according to an average 6 year management cycle with 5 years of water for fish production, followed by one year of dry-out. We note that, on average, the carbon balance is about 6.80 (+/- 4.91) tonnes of CO₂ equivalent stored for ponds in the first year of water and about 7.20 (+/- 8.40) in the second year. Negative balances, with emitting ponds, can be observed from the second year, which is not the case in the first one. In the fourth year, we observe a very high variability (SD of 21.29) in the balances, ranging from 18.40 tonnes emitted to 21.60 tonnes stored (the two extreme ponds, Figure 33). Year 5 is characterized overall by carbon-emitting fish ponds (average of 2.80 +/- 3.35 tonnes emitted). Overall, over the five years of production, an average fish pond could store 19.24 tonnes of CO₂ equivalent per hectare.

Emissions during the dry year average 23.89 tonnes, giving an overall balance of 4.75 tonnes emitted. Over an entire production cycle, fish ponds tended to be sources of carbon for the atmosphere.

Table 6: **Carbon balances according to the different years of production and the dry year.** Average 6-year production cycle: 5 years of water to produce fish, then one year of dry-out. Overall balances are based on average values for each year. Positive values correspond to carbon storage and negative ones to carbon emissions.

Tonnes of CO ₂ eq/ha/6 months	Mean	Median	Min	Max	SD	Sum
Year 1	6.80	4.91	3.12	12.38	4.91	19.14
Year 2	7.20	7.27	-4.63	18.33	8.40	
Year 3	2.12	2.86	-7.68	12.66	8.93	
Year 4	5.82	14.25	-18.40	21.61	21.29	
Year 5	-2.79	-2.44	-6.30	0.36	3.35	
Dry year	-23.89	-25.35	-19.43	-27.19	3.16	-23.89

Drivers: primary producers and management practices

The PCAiv analysis reveal that the *total inertia* of the carbon balance (100% not showed in this study) was explained linearly at 26% by the set of environmental pond variables (macrophytes cover, chlorophyll a and cyanobacteria concentrations) and management practices (fertilisation and years since last dry-out). This 26% *explained inertia* was then decomposed on the first and second axis (68.41% and 14.24% of the *explained inertia* respectively). The first axis is mainly explained on the negative side by ponds at the end of their production cycle, which last dry-out was four to five years ago, with low macrophytes cover and chlorophyll a concentration (Figure 35). These fish ponds are in response mainly sources of carbon for the atmosphere, with both low sedimentation rate and higher diffusion emissions. Conversely, on the positive side of this first dimension, we find fish ponds that are rather close to the last dry-out, characterized by a high presence of macrophytes and fertilized. These ponds turned into carbon sinks (except FR003 and FR005) with strong sedimentation rate and low emissions by diffusion. On the second dimension, the positive part showed fish ponds with highest algae concentration and lowest concentration of cyanobacteria. This result came from one pond (FR019) that tend to be carbon sink due to a high sedimentation rate balanced by a high CO₂ diffusion. The negative part is mostly characterized by fish ponds where cyanobacteria are well developed. This profile concerned five ponds characterized by low sedimentation and CO₂ emission rates. Their global carbon balance was highly heterogeneous, varying from sink (FR006, FR007, FR008) to source (FR005, FR003).

We did not detect a global significant link between explanatory and response variables (Monte-Carlo permutation test, $p > 0.45$). The value of *explained inertia* in the PCAiv was therefore not higher than the randomised values after permutations between carbon balance data and environmental and management practices pond variables. These results probably came from our small sample size that strongly limit the statistical power, despite the congruent observed patterns.

Surprisingly the ebullition, a major driver of the global carbon balance, was not clearly explained by biotic and management variables. This link could be absent but also more complex.

A comparison of different Structural Equation Models by their AICc (Table 7) shows that the models simply appeared ranked by their increasing number of coefficient with a strong penalty of more than a hundred when models evolved from 13 to 16 coefficients. This showed, as for the PCAiv, that our data set was too small to get statistically relevant results. However, BIC score highlighted models that are more complex. The two best models (with lower BIC, Table 7; Figure 36) include the effects of macrophytes cover on the carbon stored by sedimentation and on the various emissions (CO_2 diffusion and CH_4 ebullition). Additionally, they contained effects of phytoplankton on the carbon balance components, with specific paths from cyanobacteria toward sedimentation and ebullition, or alternatively toward diffusion. In addition to macrophytes, considering specific cyanobacteria pathway seemed therefore more predictive than the global phytoplankton effect. While increased number of years since drying-out tended to negatively influence macrophyte cover (coefficient on standardized variable: -0.14), fertilization seemed to benefit to macrophyte (0.22) and to decrease phytoplankton (-0.32). The covariance between macrophyte and phytoplankton was negative (cov = -0.36 in model MCAs or -0.37 in model MACd), suggesting a competition between both producers. As expected a high macrophytes cover seemed to favour carbon storage by sedimentation (0.24 in model MCAs or 0.51 in model MACd) but also decrease CO_2 diffusion (-0.27, -0.35 respectively) and conversely increase CH_4 ebullition (0.45 in both models). Phytoplankton provoked similar tendency for increasing ebullition (0.39 via cyanobacteria or 0.15 via a direct link) and decreasing diffusion (-0.13 via a direct link, up to -0.72 via cyanobacteria). Sedimentation seemed to increase with phytoplankton concentration (0.41 in model MACd) by this effect turned to negative when considering cyanobacteria pathway (-0.2 in model MCAs).

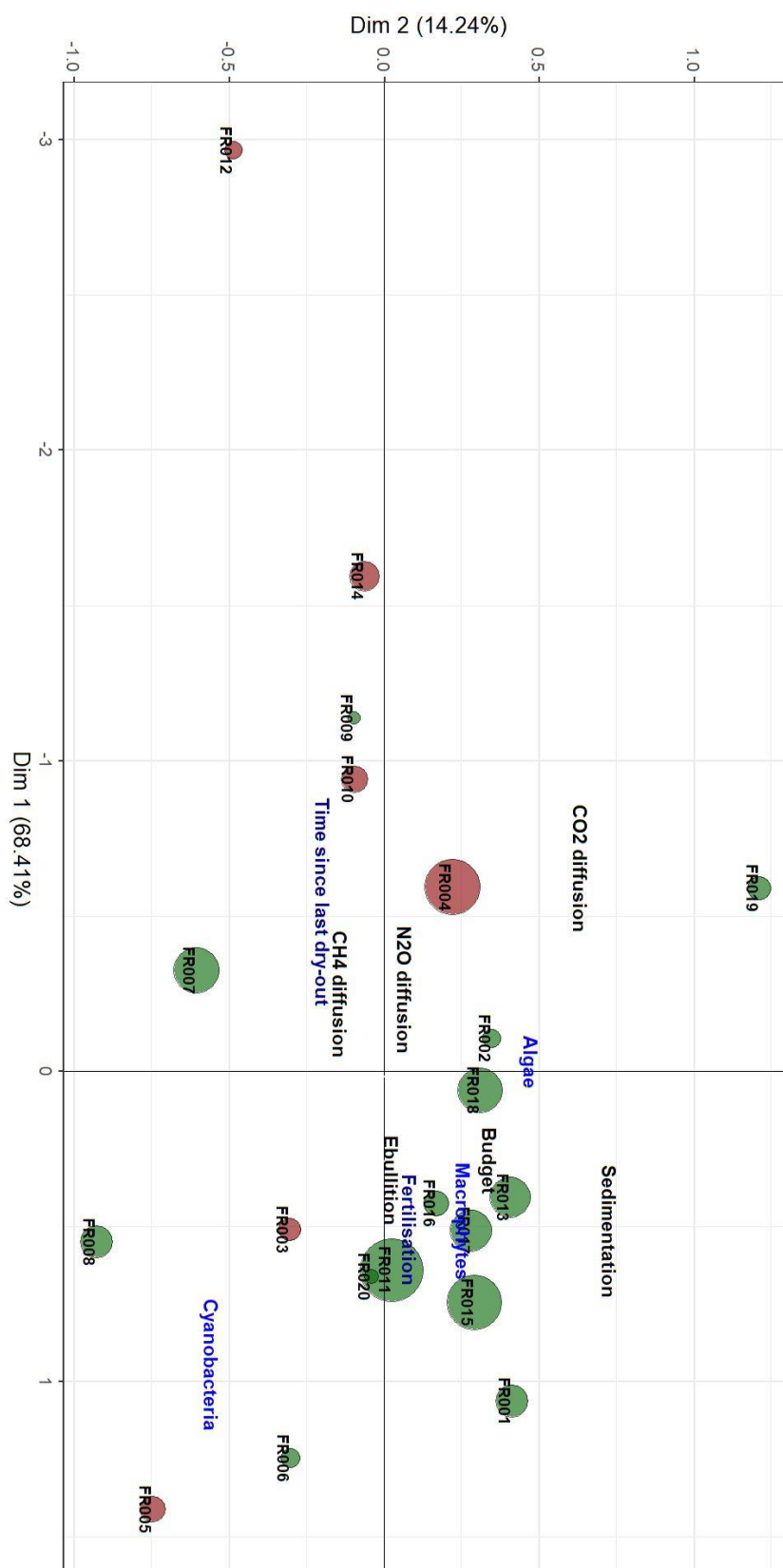
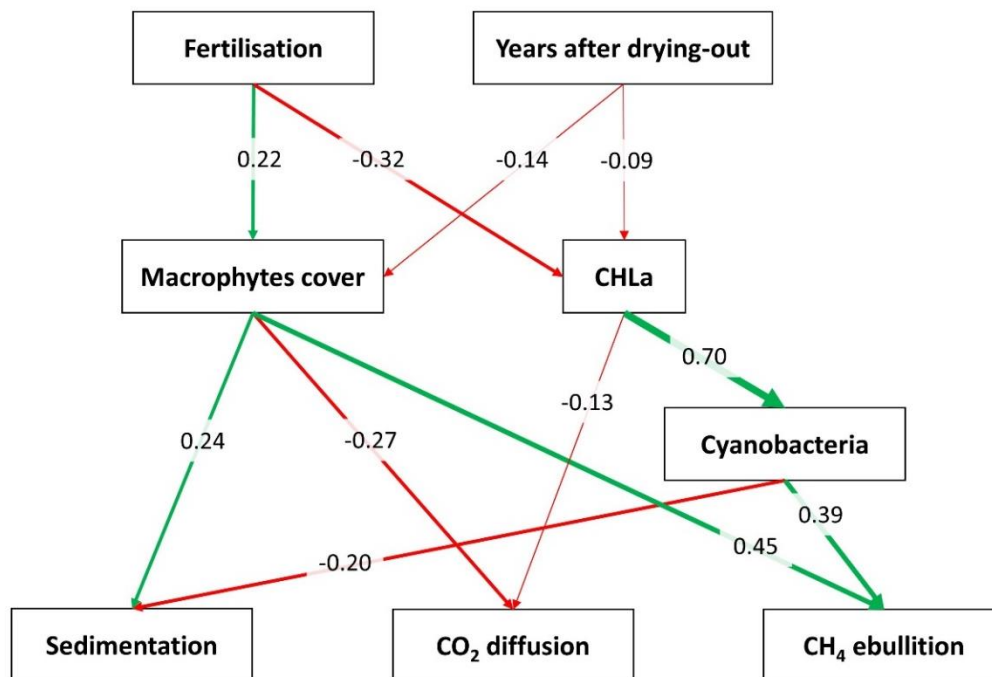


Figure 35: **PCAiv results on the first two dimensions.** Each circle represents a fish pond, the size is proportional to the absolute value of the carbon balance, in red the sources ponds and in green the sinks ponds. The balance and its components are shown in black. Explanatory variables are shown in blue: macrophytes cover (%), chlorophyll a and cyanobacteria concentration ($\mu\text{g.l}^{-1}$), as well as time since last dry-up and type of fertilization applied.

Table 7: **Comparison of Structural Equation Models (path analysis) according to AICc and BIC.** Models are ranked according to the BIC criterion. The principal components of the carbon balance (sedimentation, CO₂ diffusion and CH₄ ebullition) are explained according different causality cascades between management practices (year after drying-out, fertilization) and primary producers (macrophytes cover, chlorophyll a and cyanobacteria concentrations)

Structural Equation Models	df	BIC	Δ(BIC)	AICc	Δ(AICc)
Macrophytes, cyanobacteria and phytoplankton on sedimentation (MCAs)	16	332.61	0.00	498.01	114.78
Macrophytes, phytoplankton and cyanobacteria on CO ₂ diffusion (MACd)	16	333.31	0.70	498.71	115.48
Cyanobacteria only	13	335.51	2.90	383.23	0.00
Macrophytes and cyanobacteria	16	335.93	3.32	501.34	118.11
Macrophytes, cyanobacteria and phytoplankton on CH ₄ ebullition	16	336.64	4.03	502.04	118.81
Macrophytes only	13	339.38	9.76	387.11	3.88
Macrophytes, phytoplankton and cyanobacteria on CH ₄ ebullition	16	344.03	11.42	509.43	126.20
Macrophytes, cyanobacteria and phytoplankton on CO ₂ diffusion	16	344.38	11.77	509.78	126.55
Phytoplankton only	13	344.51	11.90	392.23	9.00
Macrophytes and phytoplankton	16	344.87	12.26	510.27	127.05
Macrophytes, phytoplankton and cyanobacteria on sedimentation	16	345.50	12.89	510.90	127.67

MCA



MACd

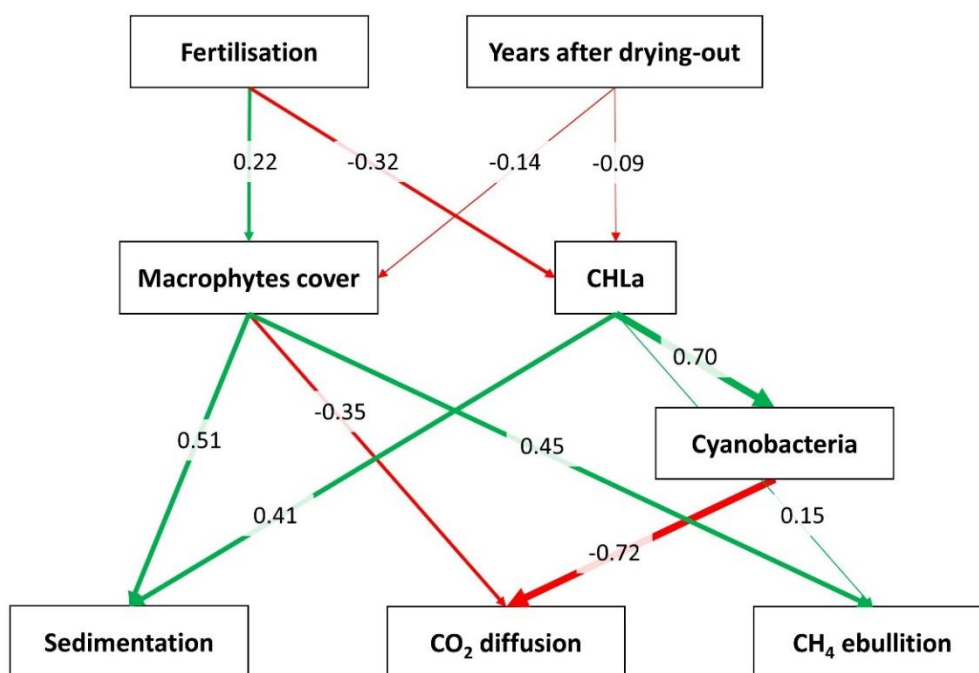


Figure 36: **Presentation of the Structural Equation Model selected by BIC scores.** The main components of the carbon balance (sedimentation, CO₂ diffusion and CH₄ ebullition) are explained by the two primary producers (macrophytes and phytoplankton, with a direct link or via cyanobacteria), themselves driven by fish farming management practices (fertilisation and years since last dry-out). A red arrow indicates a negative effect of one variable on the other, a green arrow a positive effect. The thickness of the arrow reflects the level of the effect (coefficient).

Discussion

Sedimentation and carbon storage

Our results confirmed that fish ponds can store significant amounts of carbon through sedimentation, but with high inter-site variability and depending on the fish pond. These environments are therefore similar to lakes and ponds (Gregg *et al.*, 2021; Sun *et al.*, 2020; Boyd *et al.*, 2010) with their variable capacity to store carbon through sedimentation. On average, sampled fish ponds store 12 tonnes of CO₂ equivalent per hectare over 6 months. On a shallow, eutrophic lake, Lin *et al.* (2022) measured storage of between 17.4 and 43.5 g of organic carbon per m² per year, equivalent to 640 kg - 1.6 tonnes of CO₂ equivalent stored per hectare. Sun *et al.* (2020) found values ranging from 1.1 to 25.6 g.m⁻².year⁻¹, with an average of 9.8 g.m⁻².year⁻¹ (360 kg CO₂ equivalent per hectare) for a large, shallow lake in the Yangtze River basin. Holgerson *et al.* (2023) measured this storage on temperate ponds, with results ranging from 38.3 g.m⁻².year⁻¹ to 113.6 g.m⁻².year⁻¹, with an average of 67 g.m⁻².year⁻¹ (2.5 tonnes of CO₂ equivalent per ha). Taylor *et al.* (2019) have measured carbon burial rates of 5.2 tonnes of CO₂ equivalent per ha (min-max 2.9 – 9.1 tonnes) in small ponds from UK. All these values remain well below the average observed in fish ponds. The results obtained on ponds (Taylor *et al.*, 2019; Holgerson *et al.*, 2023) and the high values of some eutrophic lakes (Lin *et al.*, 2022) are close to the values obtained on some fish ponds. In another type of aquatic ecosystem, Villa and Bernal (2018) have measured, for example, carbon storage in wetlands ranging from one tonne to over 6 tonnes of CO₂ equivalent per hectare per year.

In this study, we chose to express storage (and emissions) in terms of a 6-month period, rather than a year, as has been done in other articles (Holgerson *et al.*, 2023; Lin *et al.*, 2022; Sun *et al.*, 2020). This choice is based on the fact that primary producers and therefore primary production are present in ponds mainly during spring and summer (April to September). The related processes are therefore mainly effective during this period. Our measurements were carried out mainly during the summer, when primary production is at its highest, and therefore sedimentation is also most likely. It may therefore be slightly overestimated over 6 months. Furthermore, the fish ponds are emptied and fished every year. For a few days to a few weeks, in the absence of water, sedimentation cannot logically take place. The sedimentation value obtained over 6 months therefore seems relatively comparable to those expressed over one year. Nevertheless, sedimentation is not completely nil in the other months of the year (October to March). It would be interesting to measure this in late autumn and winter too.

These differences can be explained by several parameters. Generally, fish ponds are eutrophic or even hyper-eutrophic environments with high levels of primary productivity. These levels of primary

production are deliberately kept high by management practices to encourage fish production. The addition of organic matter, such as manure, or the use of nitrogen fertilization helps stimulate primary production and thus increase sedimentation rates. In addition, the presence of fish increases the amount of organic matter deposited on the sediment surface (Vanni, 2002). Sedimentation dynamics therefore appear to be stronger in fish ponds than in natural environments, even eutrophic ones. Primary production (Rutegwa *et al.*, 2019), inputs of allochthonous matter and land use in the area around ponds are parameters that can influence sedimentation and hence carbon storage (Lin *et al.*, 2022), but still few studies have analysed the effects of primary producers and how they enhance carbon fixation and storage in ponds (Brothers *et al.*, 2013; Zimmer *et al.*, 2016; Hilt *et al.*, 2017).

The results obtained from the sediment traps set up in each pond also showed considerable intra-site variability. They are consistent with the spatial heterogeneity of sedimentation already mentioned in Lin *et al.* (2022). Sediment accumulation is generally greater in areas where macrophytes are well developed (Barko and James, 1998). This variability justifies the use of a median value in our calculations and analyses. The presence of benthivorous fish such as carp and tench in fish ponds can also contribute to sediment resuspension and this might influence the results obtained in the traps. Nevertheless, our analyses showed no effect of benthic fish density on the results obtained.

Emissions from fish ponds

Our results showed that ponds have emissions with an average around 8 tonnes of CO₂ equivalent per hectare over 6 months. However, there was considerable variability, inter and intra sites. This variability is also very different according to the season and is already well known in the literature on small lakes and ponds (Ray and Holgerson, 2023). CO₂ diffusion is highest in spring, while ponds tend to be sinks in summer. These significant differences are undoubtedly due to the activities of primary producers, with photosynthesis, capturing CO₂ from the water and the atmosphere to a greater extent in spring than in other seasons (Sun *et al.*, 2021). Finley *et al.* (2019) and Trolle *et al.* (2012) have already shown that most CO₂ emissions in lakes take place in spring, and the dynamics are similar for ponds. Most of the water in the fish ponds comes from rainfall. The CO₂ concentrations and fluxes observed are therefore linked to the pond's own functioning and not to its watershed or geology. Methane diffusion is highest in spring and summer, and lowest in autumn. Emissions by ebullition are very high in summer, in line with the generally warmer, more productive period which may lead to anoxic conditions during this period. Warmer water temperatures, combined with a lack of oxygen, favour these emissions as already been observed by Peacock *et al.* (2021).

For N₂O, apart from three measurements, fish ponds capture more of this gas than they emit. Webb *et al.* (2019) have also shown that ponds could be sinks of N₂O. Among the three source points, two

were measured in spring, most certainly after fertilization. The addition of mineral nitrogen as fertilization directly into the fish pond may contribute to these N₂O emissions. It's also important to point out here that diffusion emissions were only measured on three dates. Higher frequency measurements would be required to integrate variability and obtain a better estimate of fluxes as there may be 'hot moments' of emissions.

Overall, methane emissions by ebullition account for an average of 5.6 tonnes of CO₂ equivalent, compared with only 2.5 tonnes for emissions by diffusion (1.7 tonnes for CO₂, 0.8 tonnes for CH₄ and 0.08 tonnes for N₂O). We can therefore see that methane emissions are in the majority compared with the other greenhouse gases produced by ponds.

These results are consistent with other studies already showing the predominant role of this gas (Dong *et al.*, 2023; Waldemer and Koschorreck, 2023; Zhang *et al.*, 2022; DelSontro *et al.*, 2018; Deemer *et al.*, 2016). Despite the wide variability observed between different fish ponds, methane still accounts for the majority of emissions. Despite its strong greenhouse effect, N₂O plays a relatively minor role in the overall emissions measured on fish ponds. This type of emission (N₂O diffusion) can be very diffuse and short-lived, making it difficult to estimate. Measurements following fertilization processes could be relevant to a better understanding of the effects and impacts of this practice on nitrogen losses in the form of N₂O.

Combining methane emissions from diffusion and ebullition, fish ponds emit an average of around 6.4 tonnes of CO₂ equivalent per hectare over 6 months. These emissions are lower than the 8.2 tonnes measured in ponds for agriculture in Sweden (Stadmark and Leonardson, 2005), the 9 tonnes recorded in wet stormwater basins in the United States (McPhillips and Walter, 2015) and well below what has been measured in tropical ponds: 29 tonnes in ponds from India (Panneer Selvam *et al.*, 2014) and from 11 to over 46 tonnes in Australia (Grinham *et al.*, 2018; Ollivier *et al.*, 2018). Nevertheless, these emissions are higher than those reported by Peacock *et al.* (2019) on urban ponds in Sweden (around 3.1 tonnes of CO₂ equivalent per hectare per year). Methane emissions on nine ponds and seven ditches ranged from 28 kg to over 12 tonnes of CO₂ equivalent (Peacock *et al.*, 2021). Rutwega *et al.* (2019) measured diffusive methane emissions of between 0.4 and 0.6 tonnes of CO₂ equivalent per hectare for 6 months on extensive carp ponds in the Czech Republic. These values are quite similar to those measured in the Dombes fish ponds. These methane diffusion emissions can vary significantly, from day to day, from week to week and from one year to the next (Yang *et al.*, 2024). Monitoring at high frequency over several years would therefore be relevant to obtain a better estimate of emissions from fish ponds.

For CO₂ emissions, Peacock *et al.* (2019) measured 2.7 tonnes, corresponding to higher values than those we observed. And this is also the case compared to the 10.9 tonnes emitted by tropical ponds in India (Panneer Selvam *et al.* 2014) and the 4 tonnes emitted by Australian ponds (Ollivier *et al.* 2018). Conversely, CO₂ emissions from fish ponds in the Dombes region are higher than the 180 kg of CO₂ equivalent emitted by Swedish urban ponds (Natchimuthu *et al.* 2014).

For these two gases, the emissions measured on the twenty Dombes fish ponds seem consistent with the great variability of emissions measured on other types of ponds or aquatic environments.

With regard to emissions measured during the dry year, variations between fish ponds are less marked. With the exception of one pond, methane accounts for more than half of total emissions. This emission profile seems logical in view of the period during which the measurements were taken, that being just after drainage, and the sediments were still wet. These anoxic conditions are conducive to methane emissions. This hypothesis seems to be confirmed by the measurement points near the fishery and residual water (as the wettest part of the pond), which showed higher fluxes than in other areas of the pond. These trends have also been observed in other environments, such as rice paddies. Dewatering, by promoting aerobic conditions, limits these methane emissions (Hwang *et al.*, 2020). In this study, we estimated emissions during the dry-out based on a single measurement date. We can assume that the emissions profile varies as the pond gradually dries out. It is therefore very likely that methane emissions, which have a greater greenhouse effect, and also CO₂ are overestimated with this single date measurement.

Carbon balance

The high variability in storage and emissions also leads to very high variability in the carbon balances of individual fish ponds. Nevertheless, on average, they appear to be carbon sinks, at the 6 month scale, thus validating the first hypothesis. The processes at work in the winter might change the balance and need further investigation. In comparison, in France, forests store an average of 5.3 tonnes of CO₂eq per hectare per year (EFESE, 2019). Fish ponds therefore have the capacity to store almost as much as a forest. In mainland France, a meadow would store between 0.18 and 2 tonnes of CO₂eq per hectare per year (Sousanna *et al.*, 2010). In terms of agricultural landscapes, fish ponds can therefore play an important role in carbon storage. In the Dombes region, ponds represent around 8,000 ha of water, which could correspond to a storage potential of almost 100,000 tonnes of CO₂ equivalent per year.

However, these trends need to be qualified by the effects of the dry year, during which the ponds seem to release at least as much as they were able to store during the wet years. As already mentioned above, this requires more detailed monitoring of emissions over the dry year, in order to gain a better

understanding of its role in the overall balance of the production cycle. Here we find the dual role that ponds can have, with the potential to be both carbon sources and sinks (Prairie *et al.*, 2018).

Fish management practices as levers for action?

Drying out therefore appears to be a practice that promotes carbon emissions into the atmosphere, tending to make ponds sources during this period. However, multivariate analyses and structural equation models show that it also plays a role in turning ponds into sinks during production years. In fact, it has been shown that drying out promotes the recolonization of macrophytes when the ponds are re-watered (Fontanilles *et al.*, 2023; Girard *et al.*, 2023). In the subsequent years, the ecosystem generally becomes dominated by phytoplankton, then the presence of primary producers and therefore primary production drops off at the end of the cycle (Girard *et al.*, 2023). The second year is the one with the best balance between the two, which is favourable for biodiversity and production (Girard *et al.*, 2023). Our results show that this second year includes the fish ponds with the highest carbon storage and carbon balance values. The models tested also show these elements. Macrophytes cover decreases with time since the last dry-out, as does chlorophyll a concentration. This reduction in the quantity of algae seems less pronounced, but this may be due to the fact that the relationship is not linear. We also note the key role played by macrophytes, which promote sedimentation and hence storage, reduce CO₂ diffusion and, conversely, appear to promote methane ebullition. With regard to the latter, we can hypothesize that the decomposition of these organisms favours anoxic conditions, conducive to this type of emission. This result runs counter to those highlighted by Davidson *et al.* (2018). The key role of macrophytes in controlling CO₂ and CH₄ emissions had already been demonstrated by Audet *et al.* (2017). Phytoplankton show the same results, but to a lesser extent. Lapierre *et al.* (2017) had shown that the variability of CO₂ emissions during the summer was partly explained by chlorophyll a concentration. Eutrophication and algal blooms generally reduce CO₂ emissions but increase methane emissions (Huttunen *et al.*, 2003; Tranvik *et al.*, 2009; Davidson *et al.*, 2015; Bartosiewicz *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2022). Overall, our results are in line with those of Rutegwa *et al.* (2019), who mentioned primary production as a major source of organic carbon in extensive or semi-extensive fish ponds.

We were unable to identify any significant role for primary producers in methane diffusion. These results do not concur with those of Davidson *et al.* (2015), who showed that higher macrophytes abundance was associated with lower methane emissions by diffusion.

In addition to drying-out, fertilization is the second practice that seems to have the greatest impact on observed carbon balances. Its aim is to stimulate primary production, but also to limit the risk of cyanobacteria development by rebalancing the N/P ratio. This stimulation of primary production

promotes carbon storage. Our results show that when fertilization is applied in the form of mineral nitrogen, the absolute value of the carbon balance is on average significantly higher than for the other modalities (median value of 12.5 tonnes of CO₂ equivalent against around 5 tonnes for organic manure or no fertilization). Fertilization can therefore both contribute to a better storage and in the same time promote emissions, depending on the conditions at the time of application.

Contrary to our expectations, our results showed no significant effect of fish density in the pond on either storage or emissions. Waldemer and Koschorreck (2023) showed that feeding areas are hotspots for methane and carbon dioxide emissions. They also hypothesized that ebullition was higher in the morning due to benthic fish activity. Furthermore, Zhang et al (2024) showed that CO₂ and CH₄ emissions per diffusion were influenced by the amount of feed not consumed. Rutwega *et al.* (2019) hypothesized a decrease in methane production in ponds producing benthic fish. Sediment disturbance by carp maintains aerobic conditions, limiting methane production. Generally speaking, the effect of fish and stocking composition on GHG emissions remains little studied and need to be more investigated in the future, with high frequency measurements.

Despite the relatively clear trends in the effect of management practices, the *pcaiv* and Structural Equation Models are based on 20 fish ponds only. This small statistical size is a limitation. The use of SEM generally needed hundreds of data to fit models with dozen parameters (Weston and Gore, 2006) to avoid bad or over-fitting. The AICc model ranking applied on our small sample size corrected this problems but results were not conclusive. None of SEM coefficients may be therefore considered as significant. However they were relatively congruent with *PCAiv* results and previous knowledge on pond ecology. Our results of *PCAiv* and SEM may therefore be more considered as an encouraging exploration than a true validation of process driving pond carbon balance. Nevertheless, the results obtained using macrophytes cover as a proxy for biomass are interesting. Even by approximating the primary production of the ponds, we can see the key role played by macrophytes in the ecosystem, its functioning and consequently in carbon balances.

Our results show that, despite high variability in storage and GHG emissions, fish ponds appear to be carbon sinks on average, without including the year where they are dried out. The majority of pond fish farming systems in Europe do not include this drying-out, as is the case in the Dombes region. As we have seen, this practice promotes carbon storage by stimulating primary productivity in the early years of the cycle, but also generates emissions when it is applied. The balances achieved therefore seem to be strongly influenced by this practice. It would therefore be interesting to study the balances on ponds left in water over longer time steps, in other systems where this practice is not applied, as well as studying other beneficial effects such as establishment of aquatic plants in species-poor or low plant cover ponds, or other ecosystem services such as biodiversity conservation.

Fish ponds can therefore play an important role in agricultural landscapes. The role and effects of management practices have yet to be studied. Nevertheless, by influencing the dynamics of primary production, drying-out and fertilization, applied in the right situations and conditions, can be levers for turning fish ponds into carbon sinks. Given this high temporal variability, and the dual role of the practice drying-out, it is all the more important to integrate monitoring over several years and production cycles in order to gain a better understanding of the role of fish ponds and the practices applied in carbon storage and emissions.

Acknowledgment

This research has received funding from the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme under grant agreement No 869296 – The PONDERFUL Project

We highly acknowledge the fish pond owners and managers allowing to sample their fish ponds. We further thank Mathieu GUERIN, Thomas LHUILLERY and Cyprien DUPONT for their help in data collection. Thanks also to Dennis HANSEN for all the sample analyses in Aarhus University.

References

- Abnizova A, Siemens J, Langer M, Boike J. Small ponds with major impact: The relevance of ponds and lakes in permafrost landscapes to carbon dioxide emissions. *Global Biogeochemical Cycles*. 2012 Jun;26(2):2011GB004237.
- AFNOR. ISO 10694 - Qualité du sol - Dosage du carbone organique et du carbone total après combustion sèche (analyse élémentaire). 1995.
- AFNOR. NF X31-160 - Qualité des sols - Détermination du phosphore soluble dans une solution à 20 g.l⁻¹ d'acide citrique monohydraté - Méthode Dyer. 1999.
- Archer D. The Global Carbon Cycle [Internet]. Princeton University Press; 2011 [cited 2024 Feb 1]. Available from: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/9781400837076/html>
- Arthaud F, Vallod D, Robin J, Wezel A, Bornette G. Short-term succession of aquatic plant species richness along ecosystem productivity and dispersal gradients in shallow lakes. *Munzbergova Z*, editor. *J Veg Sci*. 2013 Jan;24(1):148–56.
- Aubin J, Robin J, Wezel A, Thomas M. Agroecological management in fish pond systems. In: *Agroecological Practices for Sustainable Agriculture : Pinciples, Applications, and Making the Transition*. 1ère édition. World Scientific Europe Ltd; 2017.
- Audet J, Carstensen MV, Hoffmann CC, Lavaux L, Thiemer K, Davidson TA. Greenhouse gas emissions from urban ponds in Denmark. *Inland Waters*. 2020 Jul 2;10(3):373–85.
- Audet J, Neif ÉM, Cao Y, Hoffmann CC, Lauridsen TL, Larsen SE, *et al*. Heat-wave effects on greenhouse gas emissions from shallow lake mesocosms. *Freshw Biol*. 2017 Jul;62(7):1130–42.
- Avocat C. La Dombes, milieu naturel ou milieu en équilibre ? Introduction à une éco-géographie de l'espace dombiste. *geoca*. 1975;50(1):35–58.
- Ayub M, Boyd CE, Teichert-Coddington D. Effects of Urea Application, Aeration, and Drying on Total

- Carbon Concentrations in Pond Bottom Soils. *The Progressive Fish-Culturist*. 1993 Jul;55(3):210–3.
- Barko JW, James WF. Effects of Submerged Aquatic Macrophytes on Nutrient Dynamics, Sedimentation, and Resuspension. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K, editors. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes* [Internet]. New York, NY: Springer New York; 1998 [cited 2024 Feb 27]. p. 197–214. (Caldwell MM, Heldmaier G, Lange OL, Mooney HA, Schulze ED, Sommer U, editors. *Ecological Studies*; vol. 131). Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4612-0695-8_10
- Bartosiewicz M, Laurion I, Clayer F, Maranger R. Heat-wave effects on oxygen, nutrients, and phytoplankton can alter global warming potential of gases emitted from a small shallow lake. *Environ Sci Technol*. 2016 Jun 21;50(12):6267–75.
- Bartosiewicz M, Laurion I, MacIntyre S. Greenhouse gas emission and storage in a small shallow lake. *Hydrobiologia*. 2015 Sep;757(1):101–15.
- Bastviken D, Nygren J, Schenk J, Parellada Massana R, Duc NT. Technical note: Facilitating the use of low-cost methane (CH₄) sensors in flux chambers – calibration, data processing, and an open-source make-it-yourself logger. *Biogeosciences*. 2020 Jul 14;17(13):3659–67.
- Bastviken D, Sundgren I, Natchimuthu S, Reyier H, Gålfalk M. Technical Note: Cost-efficient approaches to measure carbon dioxide (CO₂) fluxes and concentrations in terrestrial and aquatic environments using mini loggers. *Biogeosciences*. 2015 Jun 24;12(12):3849–59.
- Bastviken D, Tranvik LJ, Downing JA, Crill PM, Enrich-Prast A. Freshwater methane emissions offset the continental carbon sink. *Science*. 2011 Jan 7;331(6013):50–50.
- Battin TJ, Kaplan LA, Findlay S, Hopkinson CS, Marti E, Packman AI, *et al*. Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nature Geosci*. 2008 Feb;1(2):95–100.
- Battin TJ, Luyssaert S, Kaplan LA, Aufdenkampe AK, Richter A, Tranvik LJ. The boundless carbon cycle. *Nature Geosci*. 2009 Sep;2(9):598–600.
- Bernard A, Lebreton P. *Les oiseaux de la Dombes : une mise à jour*. 2007;
- Biggs J, Corfield A, Walker D, Whitfield M, Williams P. New approaches to the management of ponds. 1994;15.
- Borges AV, Abril G, Darchambeau F, Teodoru CR, Deborde J, Vidal LO, *et al*. Divergent biophysical controls of aquatic CO₂ and CH₄ in the World's two largest rivers. *Sci Rep*. 2015 Oct 23;5(1):15614.
- Boyd CE, Wood CW, Chaney PL, Queiroz JF. Role of aquaculture pond sediments in sequestration of annual global carbon emissions. *Environmental Pollution*. 2010 Aug;158(8):2537–40.
- Brothers SM, Hilt S, Meyer S, Köhler J. Plant community structure determines primary productivity in shallow, eutrophic lakes. *Freshwater Biology*. 2013 Nov;58(11):2264–76.
- Burnham KP, Anderson DR. *Model selection and multi-model inference*. Second Edition. 2004.
- Céréghino R, Biggs J, Oertli B, Declerck S. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. In: Oertli B, Céréghino R, Biggs J, Declerck S, Hull A, Miracle MR, editors. *Pond Conservation in Europe* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2007 [cited 2022 Nov 29]. p. 1–6. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-9088-1_1
- Chen J, Jin Q, Shi R, Xu X, Zhao S, Ji M, *et al*. Synchronous nutrient controlled-release of greenhouse

- gases during mineralization of sediments from different lakes. *Bull Environ Contam Toxicol*. 2020 Jul;105(1):76–85.
- Cole JJ, Caraco NF, Kling GW, Kratz TK. Carbon Dioxide Supersaturation in the Surface Waters of Lakes. *Science*. 1994 Sep 9;265(5178):1568–70.
- Cole JJ, Prairie YT, Caraco NF, McDowell WH, Tranvik LJ, Striegl RG, *et al*. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*. 2007 Feb;10(1):172–85.
- Davidson TA, Audet J, Jeppesen E, Landkildehus F, Lauridsen TL, Søndergaard M, *et al*. Synergy between nutrients and warming enhances methane ebullition from experimental lakes. *Nature Clim Change*. 2018 Feb;8(2):156–60.
- Davidson TA, Audet J, Svenning JC, Lauridsen TL, Søndergaard M, Landkildehus F, *et al*. Eutrophication effects on greenhouse gas fluxes from shallow-lake mesocosms override those of climate warming. *Glob Change Biol*. 2015 Dec;21(12):4449–63.
- Davidson TA, Søndergaard M, Audet J, Levi E, Esposito C, Bucak T, *et al*. Temporary stratification promotes large greenhouse gas emissions in a shallow eutrophic lake. *Biogeosciences*. 2024 Jan 3;21(1):93–107.
- Deacon EL. Sea-air gas transfer: The wind speed dependence. *Boundary-Layer Meteorol*. 1981 Aug;21(1):31–7.
- Deemer BR, Harrison JA, Li S, Beaulieu JJ, DelSontro T, Barros N, *et al*. Greenhouse Gas Emissions from Reservoir Water Surfaces: A New Global Synthesis. *BioScience*. 2016 Nov 1;66(11):949–64.
- DelSontro T, Beaulieu JJ, Downing JA. Greenhouse gas emissions from lakes and impoundments: Upscaling in the face of global change. *Limnol Oceanogr Letters*. 2018 Jun;3(3):64–75.
- Dillon PJ, Molot LA. Effect of landscape form on export of dissolved organic carbon, iron, and phosphorus from forested stream catchments. *Water Resources Research*. 1997 Nov;33(11):2591–600.
- Dong B, Xi Y, Cui Y, Peng S. Quantifying Methane Emissions from Aquaculture Ponds in China. *Environ Sci Technol*. 2023 Jan 31;57(4):1576–83.
- Downing JA. Emerging global role of small lakes and ponds : little things mean a lot. *Limnética*. 2010;29(1).
- Duarte CM, Prairie YT. Prevalence of Heterotrophy and Atmospheric CO₂ Emissions from Aquatic Ecosystems. *Ecosystems*. 2005 Nov;8(7):862–70.
- EFSE. La séquestration de carbone par les écosystèmes en France. 2019 p. 102.
- Esposito C, Nijman TPA, Veraart AJ, Audet J, Levi EE, Lauridsen TL, *et al*. Activity and abundance of methane-oxidizing bacteria on plants in experimental lakes subjected to different nutrient and warming treatments. *Aquatic Botany*. 2023 Mar;185:103610.
- Finlay K, Vogt RJ, Simpson GL, Leavitt PR. Seasonality of pCO₂ in a hard-water lake of the northern Great Plains: The legacy effects of climate and limnological conditions over 36 years. *Limnology & Oceanography* [Internet]. 2019 Jan [cited 2023 Sep 11];64(S1). Available from: <https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/lno.11113>
- Flickinger DL, Costa GA, Dantas DP, Proença DC, David FS, Durborow RM, *et al*. The budget of carbon in the farming of the Amazon river prawn and tambaqui fish in earthen pond monoculture and integrated multitrophic systems. *Aquaculture Reports*. 2020 Jul;17:100340.

- Fontanilles A, Robin J, Rouified S, Guerin M, Vanacker M, Arthaud F, *et al.* Disturbance and resilience of aquatic plant communities in fish ponds after temporary dry periods. 2023;
- Fusé VS, Priano ME, Williams KE, Gere JJ, Guzmán SA, Gratton R, *et al.* Temporal variation in methane emissions in a shallow lake at a southern mid latitude during high and low rainfall periods. *Environ Monit Assess.* 2016 Oct;188(10):590.
- Girard L, Wezel A, Robin J. Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation. *Open Res Europe.* 2023 Aug 18;3:125.
- Gregg R, Elias J, Alonso I, Crosher I, Muto P, Morecroft M. Carbon storage and sequestration by habitat: a review of the evidence (second edition). 2nd ed. UK: Natural England; 2021.
- Grinham A, Albert S, Deering N, Dunbabin M, Bastviken D, Sherman B, *et al.* The importance of small artificial water bodies as sources of methane emissions in Queensland, Australia. *Hydrol Earth Syst Sci.* 2018 Oct 15;22(10):5281–98.
- Hettinger T, Muller-Wecker H. [Histological and chemical changes of the skeletal musculature in atrophy]. *Arbeitsphysiologie.* 1954;15(5):459–65.
- Hilt S, Brothers S, Jeppesen E, Veraart AJ, Kosten S. Translating Regime Shifts in Shallow Lakes into Changes in Ecosystem Functions and Services. *BioScience.* 2017 Oct 1;67(10):928–36.
- Holgerson MA, Ray NE, Russ C. High rates of carbon burial linked to autochthonous production in artificial ponds. *Limnol Oceanogr Letters.* 2023 Aug 18;102:10351.
- Holgerson MA, Raymond PA. Large contribution to inland water CO₂ and CH₄ emissions from very small ponds. *Nature Geosci.* 2016 Mar;9(3):222–6.
- Horvath L, Tamas G, Seagrave C. *Carp and Pond Fish Culture. Seconde Edition.* John Wiley & Sons; 2002.
- Huttunen JT, Alm J, Liikanen A, Juutinen S, Larmola T, Hammar T, *et al.* Fluxes of methane, carbon dioxide and nitrous oxide in boreal lakes and potential anthropogenic effects on the aquatic greenhouse gas emissions. *Chemosphere.* 2003 Jul;52(3):609–21.
- IPCC. Synthesis report of the IPCC sixth assessment report. 2023.
- Kortelainen P, Pajunen H, Rantakari M, Saarnisto M. A large carbon pool and small sink in boreal Holocene lake sediments. *Global Change Biology.* 2004 Oct;10(10):1648–53.
- Lapierre J, Seekell DA, Filstrup CT, Collins SM, Emi Fergus C, Soranno PA, *et al.* Continental-scale variation in controls of summer CO₂ in United States lakes. *JGR Biogeosciences.* 2017 Apr;122(4):875–85.
- Lin Q, Liu E, Zhang E, Bindler R, Nath B, Zhang K, *et al.* Spatial variation of organic carbon sequestration in large lakes and implications for carbon stock quantification. *CATENA.* 2022 Jan;208:105768.
- McPhillips L, Walter MT. Hydrologic conditions drive denitrification and greenhouse gas emissions in stormwater detention basins. *Ecological Engineering.* 2015 Dec;85:67–75.
- Natchimuthu S, Panneer Selvam B, Bastviken D. Influence of weather variables on methane and carbon dioxide flux from a shallow pond. *Biogeochemistry.* 2014 Jun;119(1–3):403–13.
- Oertli B, Biggs J, Céréghino R, Grillas P, Joly P, Lachavanne JB. Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst.* 2005 Nov;15(6):535–40.
- Oertli B, Frossard PA. *Mares et étangs : Ecologie, conservation, gestion, valorisation.* PPUR Presses polytechniques; 2013.

- Oliveira Junior ES, Temmink RJM, Buhler BF, Souza RM, Resende N, Spanings T, *et al.* Benthivorous fish bioturbation reduces methane emissions, but increases total greenhouse gas emissions. *Freshwater Biology*. 2019 Jan;64(1):197–207.
- Ollivier QR, Maher DT, Pitfield C, Macreadie PI. Punching above their weight: Large release of greenhouse gases from small agricultural dams. *Global Change Biology*. 2019 Feb;25(2):721–32.
- Panneer Selvam B, Natchimuthu S, Arunachalam L, Bastviken D. Methane and carbon dioxide emissions from inland waters in India – implications for large scale greenhouse gas balances. *Global Change Biology*. 2014 Nov;20(11):3397–407.
- Parsons TT, Strickland JDH. Discussion of Spectrophotometric Determination of Marine-Plant Pigments, with Revised Equations for Ascertaining Chlorophylls and Carotenoids. *Journal of Marine Research*. 1963;21:155–63.
- Peacock M, Audet J, Bastviken D, Cook S, Evans CD, Grinham A, *et al.* Small artificial waterbodies are widespread and persistent emitters of methane and carbon dioxide. *Global Change Biology*. 2021 Oct;27(20):5109–23.
- Peacock M, Audet J, Jordan S, Smeds J, Wallin MB. Greenhouse gas emissions from urban ponds are driven by nutrient status and hydrology. *Ecosphere*. 2019 Mar;10(3):e02643.
- Petersen SO, Hoffmann CC, Schäfer CM, Blicher-Mathiesen G, Elsgaard L, Kristensen K, *et al.* Annual emissions of CH₄ and N₂O, and ecosystem respiration, from eight organic soils in Western Denmark managed by agriculture. *Biogeosciences*. 2012 Jan 23;9(1):403–22.
- Praetzel LSE, Plenter N, Schilling S, Schmiedeskamp M, Broll G, Knorr KH. Organic matter and sediment properties determine in-lake variability of sediment CO₂ and CH₄ production and emissions of a small and shallow lake [Internet]. *Biogeochemistry: Greenhouse Gases*; 2019 Aug. Available from: <https://bg.copernicus.org/preprints/bg-2019-284/bg-2019-284.pdf>
- Prairie YT, Alm J, Beaulieu J, Barros N, Battin T, Cole J, *et al.* Greenhouse Gas Emissions from Freshwater Reservoirs: What Does the Atmosphere See? *Ecosystems*. 2018 Aug;21(5):1058–71.
- Rabaey JS, Holgerson MA, Richardson DC, Andersen MR, Bansal S, Bortolotti LE, *et al.* Freshwater Biogeochemical Hotspots: High Primary Production and Ecosystem Respiration in Shallow Waterbodies. *Geophysical Research Letters*. 2024 Aug 16;51(15):e2023GL106689.
- Rantakari M, Kortelainen P. Interannual variation and climatic regulation of the CO₂ emission from large boreal lakes. *Global Change Biology*. 2005 Aug;11(8):1368–80.
- Ray NE, Holgerson MA. High Intra-Seasonal Variability in Greenhouse Gas Emissions From Temperate Constructed Ponds. *Geophysical Research Letters*. 2023 Sep 28;50(18):e2023GL104235.
- Raymond PA, Caraco NF, Cole JJ. Carbon Dioxide Concentration and Atmospheric Flux in the Hudson River. *Estuaries*. 1997 Jun;20(2):381.
- Raymond PA, Hartmann J, Lauerwald R, Sobek S, McDonald C, Hoover M, *et al.* Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*. 2013 Nov 21;503(7476):355–9.
- Regnier P, Friedlingstein P, Ciais P, Mackenzie FT, Gruber N, Janssens IA, *et al.* Anthropogenic perturbation of the carbon fluxes from land to ocean. *Nature Geosci*. 2013 Aug;6(8):597–607.
- Robin J, Wezel A, Bornette G, Arthaud F, Angélibert S, Rosset V, *et al.* Biodiversity in eutrophicated shallow lakes: determination of tipping points and tools for monitoring. *Hydrobiologia*. 2014 Feb;723(1):63–75.

- Rosentreter JA, Borges AV, Deemer BR, Holgerson MA, Liu S, Song C, *et al.* Half of global methane emissions come from highly variable aquatic ecosystem sources. *Nat Geosci.* 2021 Apr;14(4):225–30.
- Rosseel Y. *lavaan* : An R Package for Structural Equation Modeling. *J Stat Soft* [Internet]. 2012 [cited 2024 Feb 23];48(2). Available from: <http://www.jstatsoft.org/v48/i02/>
- Rutegwa M, Gebauer R, Veselý L, Regenda J, Strunecký O, Hejzlar J, *et al.* Diffusive methane emissions from temperate semi-intensive carp ponds. *Aquacult Environ Interact.* 2019a Jan 24;11:19–30.
- Rutegwa M, Potužák J, Hejzlar J, Drozd B. Carbon metabolism and nutrient balance in a hypereutrophic semi-intensive fishpond. *Knowl Manag Aquat Ecosyst.* 2019b;(420):49.
- Saunois M, Jackson RB, Bousquet P, Poulter B, Canadell JG. The growing role of methane in anthropogenic climate change. *Environ Res Lett.* 2016 Dec 1;11(12):120207.
- Sceau R. Les étangs de la Dombes, fondements socio-économiques d'un système hydraulique. *geoca.* 1980;55(2):129–59.
- Schlumberger O, Girard P. *Memento de la pisciculture d'étang*. 5ième édition mise à jour. Versailles: Quae; 2020.
- Sobek S, Tranvik LJ, Cole JJ. Temperature independence of carbon dioxide supersaturation in global lakes. *Global Biogeochemical Cycles.* 2005 Jun;19(2):2004GB002264.
- Soussana JF, Tallec T, Blanfort V. Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal.* 2010;4(3):334–50.
- Stadmark J, Leonardson L. Emissions of greenhouse gases from ponds constructed for nitrogen removal. *Ecological Engineering.* 2005 Dec;25(5):542–51.
- Stankovic I, Kecmanovic Z, Cvetkovic D. ACUTE KERATOTORUS. *Acta Med Jugosl.* 1964;18:234–40.
- Sun H, Lu X, Yu R, Yang J, Liu X, Cao Z, *et al.* Eutrophication decreased CO₂ but increased CH₄ emissions from lake: A case study of a shallow Lake Ulansuhai. *Water Research.* 2021 Aug;201:117363.
- Sun K, Chen X, Dong X, Yang X. Spatiotemporal patterns of carbon sequestration in a large shallow lake, Chaohu Lake: Evidence from multiple-core records. *Limnologia.* 2020 Mar;81:125748.
- Tanentzap AJ, Coomes DA. Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter? *Biological Reviews.* 2012 Feb;87(1):72–94.
- Taylor S, Gilbert PJ, Cooke DA, Deary ME, Jeffries MJ. High carbon burial rates by small ponds in the landscape. *Frontiers in Ecol & Environ.* 2019 Feb;17(1):25–31.
- Thioulouse J, Dray S, Dufour AB, Siberchicot A, Jombart T, Pavoine S. *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. 2018.
- Trolle, Dennis, Peter A. Staehr, Thomas A. Davidson, Rikke Bjerring, Torben L. Lauridsen, Martin Søndergaard, and Erik Jeppesen. "Seasonal Dynamics of CO₂ Flux Across the Surface of Shallow Temperate Lakes." *Ecosystems* 15, no. 2 (2012): 336–47. <http://www.jstor.org/stable/41413047>.
- Tranvik LJ, Downing JA, Cotner JB, Loiselle SA, Striegl RG, Ballatore TJ, *et al.* Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology & Oceanography.* 2009 Nov;54(6part2):2298–314.
- Vanacker M, Wezel A, Arthaud F, Guérin M, Robin J. Determination of tipping points for aquatic plants and water quality parameters in fish pond systems: A multi-year approach. *Ecological*

- Indicators. 2016 May;64:39–48.
- Vanacker M, Wezel A, Payet V, Robin J. Determining tipping points in aquatic ecosystems: The case of biodiversity and chlorophyll α relations in fish pond systems. *Ecological Indicators*. 2015 May;52:184–93.
- Vanni MJ. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst*. 2002 Nov;33(1):341–70.
- Villa JA, Bernal B. Carbon sequestration in wetlands, from science to practice: An overview of the biogeochemical process, measurement methods, and policy framework. *Ecological Engineering*. 2018 Apr;114:115–28.
- Waldemer C, Koschorreck M. Spatial and temporal variability of greenhouse gas ebullition from temperate freshwater fish ponds. *Aquaculture*. 2023 Sep;574:739656.
- Wanninkhof R. Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean. *J Geophys Res*. 1992;97(C5):7373.
- Webb JR, Hayes NM, Simpson GL, Leavitt PR, Baulch HM, Finlay K. Widespread nitrous oxide undersaturation in farm waterbodies creates an unexpected greenhouse gas sink. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2019 May 14;116(20):9814–9.
- Weiss RF. Carbon dioxide in water and seawater: the solubility of a non-ideal gas. *Marine Chemistry*. 1974 Nov;2(3):203–15.
- Weiss RF, Price BA. Nitrous oxide solubility in water and seawater. *Marine Chemistry*. 1980 Feb;8(4):347–59.
- Weston R, Gore PA. A Brief Guide to Structural Equation Modeling. *The Counseling Psychologist*. 2006 Sep;34(5):719–51.
- Wezel A, Arthaud F, Dufloux C, Renoud F, Vallod D, Robin J, *et al*. Varied impact of land use on water and sediment parameters in fish ponds of the Dombes agro-ecosystem, France. *Hydrological Sciences Journal*. 2013 May;58(4):854–71.
- Wickham H. *ggplot2 : elegant graphics for data analysis*. 2016.
- Wiesenburg DA, Guinasso NL. Equilibrium solubilities of methane, carbon monoxide, and hydrogen in water and sea water. *J Chem Eng Data*. 1979 Oct;24(4):356–60.
- Willeit M, Ganopolski A, Calov R, Brovkin V. Mid-Pleistocene transition in glacial cycles explained by declining CO₂ and regolith removal. *Sci Adv*. 2019 Apr 5;5(4):eaav7337.
- Williams P, Whitfield M, Biggs J, Bray S, Fox G, Nicolet P, *et al*. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation*. 2004 Feb;115(2):329–41.
- Yang P, Zhang L, Lin Y, Yang H, Lai DYF, Tong C, *et al*. Significant inter-annual fluctuation in CO₂ and CH₄ diffusive fluxes from subtropical aquaculture ponds: Implications for climate change and carbon emission evaluations. *Water Research*. 2024 Feb;249:120943.
- Yue XL, Gao QX. Contributions of natural systems and human activity to greenhouse gas emissions. *Advances in Climate Change Research*. 2018 Dec;9(4):243–52.
- Zhang D, Tian X, Dong S, Chen Y, Feng J, He R, *et al*. Carbon budgets of two typical polyculture pond systems in coastal China and their potential roles in the global carbon cycle. *Aquacult Environ Interact*. 2020 Mar 26;12:105–15.

- Zhang L, He K, Wang T, Liu C, An Y, Zhong J. Frequent algal blooms dramatically increase methane while decrease carbon dioxide in a shallow lake bay. *Environmental Pollution*. 2022 Nov;312:120061.
- Zimmer KD, Hobbs WO, Domine LM, Herwig BR, Hanson MA, Cotner JB. Uniform carbon fluxes in shallow lakes in alternative stable states: Uniform carbon fluxes in shallow lakes. *Limnol Oceanogr*. 2016 Jan;61(1):330–40.

4. Réponses aux hypothèses formulées

Les étangs piscicoles, puits ou sources de carbone ? Les pratiques de gestion, en influençant le développement des producteurs primaires peuvent-elles être des leviers pour jouer sur les bilans carbone observés ?

- **H1 : Grâce à une forte sédimentation, les étangs piscicoles tendant à être des puits de carbone plutôt que des sources pour l'atmosphère.**

Hypothèse validée. Sur les 20 étangs suivis, 14 sont des puits de carbone contre seulement 6 qui sont des sources pour l'atmosphère. La moyenne est de 4,16 tonnes de CO₂ équivalent stocké par hectare et sur 6 mois. Ce résultat est néanmoins à nuancer au regard de la variabilité importante observée sur tous les paramètres mesurés. Au même titre que les autres milieux aquatiques, les étangs piscicoles ont la capacité à être à la fois des puits ou des sources de carbone.

- **H2 : Ce carbone stocké n'est que partiellement réémis pendant la phase d'assec, faisant également de l'étang piscicole un puits de carbone à l'échelle d'un cycle de production complet.**

Hypothèse réfutée. Lors de la phase d'assec, une quantité plus importante de carbone est émise en comparaison de ce qui peut être stocké pendant cinq années de production. Sur un cycle de production dans son ensemble (cinq années d'évolage et une année d'assec), les étangs piscicoles apparaissent comme des sources de carbone pour l'atmosphère.

- **H3 : La pratique d'une fertilisation et de l'assec va favoriser le développement des producteurs primaires et notamment celui des macrophytes et ainsi permettre de favoriser le stockage de carbone par les étangs.**

Hypothèse partiellement validée. Nos résultats confirment que les producteurs primaires (algues et plantes aquatiques) jouent un rôle clé dans le stockage du carbone et les émissions de gaz à effet de serre, notamment sur la diffusion du CO₂ et sur l'ébullition. Ils favorisent le stockage du carbone et les émissions de CH₄ par ébullition et à l'inverse permettent de réduire la diffusion du CO₂. La fertilisation et l'assec sont deux pratiques appliquées qui influencent directement ou indirectement la dynamique des producteurs primaires (voir Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation, page 77, pour ce qui concerne l'assec). Même si les analyses menées sur l'échantillon de 20 étangs ne donnent pas de résultats significatifs, les tendances qui se dégagent laissent supposer que ce sont deux pratiques qui peuvent être mobilisées comme leviers pour faire des étangs piscicoles des puits de carbone.

Chapitre 5. Discussion générale et perspectives



FILET DE PECHE

1. Acquis, limites et perspectives de gestion

L'objectif principal de cette thèse était d'analyser les liens entre les pratiques de gestion piscicole extensive et différents services écosystémiques rendus par les étangs : production de poisson, maintien de biodiversité et stockage du carbone. Dans ce cinquième chapitre, nous allons, dans un premier temps, discuter les différents acquis de ce travail mais également ses limites. Sur la base de ces nouvelles connaissances, nous proposerons également différentes perspectives de gestion à destination des pisciculteurs, propriétaires et gestionnaires d'étangs mais également pour les acteurs de la filière. Nous reviendrons dans un premier temps sur le stockage et les émissions de carbone par les étangs piscicoles. Nous évoquerons ensuite la pratique de l'assec pour terminer sur les effets de la gestion de la densité piscicole sur la diversité des macrophytes.

Stockage de carbone par les étangs piscicoles

Les lacs et les étangs sont connus pour être des lieux importants pour de nombreux processus biogéochimiques et ils jouent un rôle clé dans le cycle du carbone sur Terre (Battin *et al.* 2008 ; Cole *et al.* 2007 ; Peacock *et al.*, 2021). Le stockage du carbone apparaît comme un service écosystémique rendu par les étangs, et les étangs piscicoles, souvent cité (Cuenca-Cambronero *et al.*, 2023). Dans ce contexte-là, et après s'être concentrés principalement sur des services d'approvisionnement (production de poisson) et de support (maintien de biodiversité), dans le Chapitre 4. Étangs piscicoles, pratiques de gestion et services de régulation, nous nous sommes intéressés au rôle des étangs piscicoles dans le cycle du carbone (comme service de régulation potentiel). L'objectif principal était de voir s'ils étaient plutôt des puits ou des sources.

Nos résultats ont montré une forte variabilité pour tous les paramètres mesurés. Néanmoins, en moyenne, les vingt étangs piscicoles suivis lors de l'année 2022 sont des puits de carbone à hauteur de 4,16 tonnes de CO₂ équivalent par hectare et sur 6 mois (Figure 37). Quatorze sont des puits et six des sources de carbone pour l'atmosphère. En décomposant ce bilan, la sédimentation moyenne est de 12,24 tonnes et les émissions moyennes de 8,08 tonnes de CO₂ équivalent (par hectare et sur 6 mois ; Figure 37). Les émissions sont majoritairement représentées par l'ébullition du CH₄ (moyenne de 5,59 tonnes de CO₂ équivalent). Même si ces premiers résultats laissent penser que les étangs piscicoles pourraient être des puits de carbone, il me semble essentiel d'insister et de mettre l'accent sur la variabilité qui ressort des données acquises. Elle souligne bien la capacité de ces milieux à être à la fois de potentiels puits de carbone mais également de potentielles sources. Ces éléments sont en accord avec les connaissances existantes sur les milieux aquatiques (Prairie *et al.*, 2018). D'un potentiel service rendu par les étangs, nous pouvons donc également passer à un dysservice. Cette variabilité

très forte est déjà connue et a été relevée dans plusieurs études (Ray et Holgerson 2023 ; Ray *et al.* 2023).

Les mesures réalisées pendant la phase d'assec sur cinq étangs donnent des émissions moyennes de 23,89 tonnes de CO₂ équivalent par hectare et sur 6 mois. En combinant toutes les données sur les différentes années d'un cycle de production (cinq années d'évolage et une année d'assec), les étangs piscicoles apparaissent comme des sources de carbone. Cette partie spécifique à la pratique de l'assec a déjà été discutée précédemment. Ici, nous nous concentrerons uniquement sur la capacité des étangs piscicoles à être de potentiels puits ou sources de carbone, à travers les bilans réalisés.

Stockage de carbone par sédimentation

Sans surprise, au même titre que les lacs et que d'autres types d'étangs (Boyd *et al.*, 2010 ; Sun *et al.*, 2020 ; Gregg *et al.*, 2021), les étangs piscicoles de la Dombes ont la capacité de stocker de grandes quantités de carbone dans leurs sédiments (moyenne de 12,2 tonnes de CO₂ équivalent stocké par hectare et sur 6 mois, Figure 37). Les données obtenues sont plutôt supérieures à celles pouvant être retrouvée dans la littérature. Par exemple, Holgerson *et al.* (2023) ont mesuré une sédimentation moyenne de 2,5 tonnes de CO₂ équivalent sur des étangs en milieu tempéré. Ce stockage par sédimentation peut monter jusqu'à 5,2 tonnes pour de petits étangs situés au Royaume-Uni (Taylor *et al.*, 2019). En comparaison avec d'autres écosystèmes, une tourbière peut par exemple stocker entre 1 à 6 tonnes de CO₂ équivalent par hectare et sur une année. Les étangs piscicoles sont connus pour être des milieux eutrophes voire hyper-eutrophes, avec une production primaire pouvant être plus forte que dans d'autres types de milieux aquatiques. La présence de poissons participe également à augmenter la quantité de matière organique qui se dépose sur le fond de l'étang (Vanni, 2002). Ces éléments peuvent expliquer en partie les valeurs élevées.

Au sein de PONDERFUL, les moyennes de tous les suivis réalisés donnent également des valeurs supérieures à celles que nous pouvons retrouver dans la littérature (Holgerson et Raymond, 2016 ; Taylor *et al.*, 2019). Cette tendance peut également s'expliquer par la méthodologie utilisée (Sédimentation). En effet, il est possible que les pièges à sédiments utilisés entraînent une surestimation de la sédimentation réelle et donc de la quantité de carbone réellement stockée par les étangs. Une remise en suspension des sédiments, quelle que soit la cause (vent, opérateur, poissons benthiques), peut entraîner un dépôt supplémentaire dans les pièges et ainsi fausser les valeurs. Dans les étangs piscicoles, la forte densité en poissons benthiques comme la carpe ou la tanche (en comparaison à d'autres types d'étangs) peut être à l'origine d'une remise en suspension importante des sédiments. Malgré ces hypothèses, nos analyses n'ont pas montré de relation entre cette densité et la quantité de sédiments dans les pièges. Nous avons de plus évité de placer ces pièges à proximité

des zones de nourrissage, où le brassage des sédiments est encore plus fort. Lin *et al.* (2022) avaient également mentionné une hétérogénéité spatiale de la sédimentation. L'utilisation de trois pièges de 78 cm² sur des étangs d'une dizaine d'hectares en moyenne peut représenter une limite pour capter et intégrer cette variabilité spatiale.

Dans le projet PONDERFUL, les données acquises sur les étangs piscicoles sont situées dans la même gamme de valeurs que celles mesurées sur d'autres régions d'étangs en Europe. Une majeure partie des sédimentations mesurées sont situées entre 0 et 30 tonnes de CO₂ équivalent par hectare et sur 6 mois. Il est donc difficile d'estimer le stockage réel des étangs sur la base de cette méthodologie. Ces données permettent néanmoins d'obtenir des premiers ordres de grandeur mais également de comparer différents paysages d'étangs, différents types d'étangs ou même les étangs entre eux au sein des différentes régions.

Une autre méthodologie peut être utilisée afin de mesurer le stockage de carbone d'un étang. Il s'agit de faire un carottage et de mesurer la concentration en carbone contenu dans les différentes couches de sédiments. Avec une bonne connaissance de l'origine de l'étang ainsi que de sa gestion, il est ainsi possible de connaître à la fois la quantité de carbone stockée mais également la cinétique de ce stockage. Dans le cas des étangs piscicoles comme en Dombes, cette méthode pourrait être utilisée mais nécessiterait quelques ajustements. En effet, l'assèchement régulier influence la minéralisation des matières organiques qui se sont accumulées durant la phase en eau et par conséquent le carbone stocké. Le carottage réalisé devrait donc prendre en compte cette gestion afin d'estimer un stockage uniquement sur les années d'évolage (4 à 5 ans en moyenne). Dans le projet PONDERFUL, des étangs danois ont été suivis avec cette méthode. Les mesures réalisées ont donné des niveaux de sédimentation et de carbone stocké plus faibles qu'avec les pièges.

Émissions de gaz à effet de serre par les étangs piscicoles

Après avoir estimé les entrées de carbone par stockage dans les sédiments, nous avons également mesuré les différentes émissions (ébullition et diffusion). De manière cohérente avec les connaissances existantes (Deemer *et al.*, 2016 ; DelSontro *et al.*, 2018 ; Zhang *et al.*, 2022 ; Dong *et al.*, 2023 ; Waldemer et Koschorreck, 2023), les émissions de méthane par ébullition représentent la majorité du carbone émis par les étangs piscicoles dans l'atmosphère. Le pouvoir d'effet de serre de ce gaz étant plus important que celui du dioxyde de carbone, les résultats exprimés en équivalent CO₂ sont d'autant plus marqués. En ajoutant les émissions de méthane par diffusion (0,8 tonnes de CO₂ équivalent/ha/6 mois, Figure 37), les étangs piscicoles suivis émettent en moyenne 6,4 tonnes de CO₂ équivalent par hectare et sur 6 mois. Cette valeur est intermédiaire de ce qui a pu être mesuré dans le cadre d'autres études et d'autres contextes. Stadmark et Leonardson (2005) ont relevé 8,2 tonnes

dans des étangs agricoles suédois, 9 tonnes pour des bassins de rétention des eaux pluviales aux Etats-Unis (McPhillips et Walter, 2015), et plus de 29 tonnes de CO₂ équivalent émises dans des étangs tropicaux en Inde (Panneer Selvam *et al.* 2014). Dans un contexte plus similaire, Rutwega *et al.* (2019) ont mesuré des émissions de méthane par diffusion comprises entre 0,4 et 0,6 tonnes pour des étangs de production extensive de carpes en République Tchèque. Ces flux (Rutwega *et al.*, 2019) sont sensiblement comparables à ceux mesurés sur les étangs piscicoles de la Dombes.

Bien qu'ayant un pouvoir d'effet de serre significativement supérieur aux autres gaz (CO₂ et CH₄), les émissions de N₂O ne représentent qu'une infime partie des émissions globales. Sur les 60 points de mesure réalisés pour les émissions par diffusion, seulement 3 montrent que les étangs sont des sources de ce gaz pour l'atmosphère. Ces résultats vont dans le sens de ceux de Webb *et al.* (2019) qui avaient également montré que les étangs pouvaient être des puits de N₂O. Néanmoins ces émissions peuvent être très diffuses, à la fois dans le temps et dans l'espace. Il peut donc être compliqué de bien les capter et les estimer.

Concernant maintenant les émissions de CO₂, Peacock *et al.* (2019) ont relevé un flux de 2,7 tonnes de CO₂ équivalent par hectare en comparaison des 1,7 tonnes que nous avons mesuré sur les étangs piscicoles de la Dombes. Cette valeur est largement inférieure aux 10,9 tonnes émises par des étangs tropicaux en Inde (Panneer Selvam *et al.*, 2014) et par les 4 tonnes émises par des étangs en Australie (Ollivier *et al.* 2018).

Pour toutes ces émissions, nous avons pu relever un effet saisonnier significatif. Les émissions de CO₂ sont plus importantes durant le printemps à l'inverse de celles de méthane qui sont plus fortes durant l'été. L'activité des producteurs primaires peut constituer une explication aux variations dans les émissions de CO₂. En effet durant l'été, les macrophytes et le phytoplancton sont généralement plus développés qu'au printemps et vont capter une quantité supérieure de carbone par la photosynthèse. Finley *et al.* (2019) et Trolle *et al.* (2012) ont montré que les émissions de CO₂ pour des lacs étaient plus fortes durant le printemps, et cela semble être également le cas sur les étangs. Les émissions durant la phase estivale sont expliquées en partie par la concentration en chlorophylle a (Lapierre *et al.*, 2017). A l'inverse, l'été est caractérisé par des niveaux d'eau plus faibles, une eau plus chaude et des taux d'oxygène plus bas. Toutes ces conditions peuvent favoriser les émissions de CH₄ (Peacock *et al.*, 2021). Les étangs peu profonds, et de petite taille, sont connus pour avoir des émissions de méthane plus importantes (Deemer *et al.*, 2016 ; Audet *et al.*, 2017 ; Dong *et al.*, 2023).

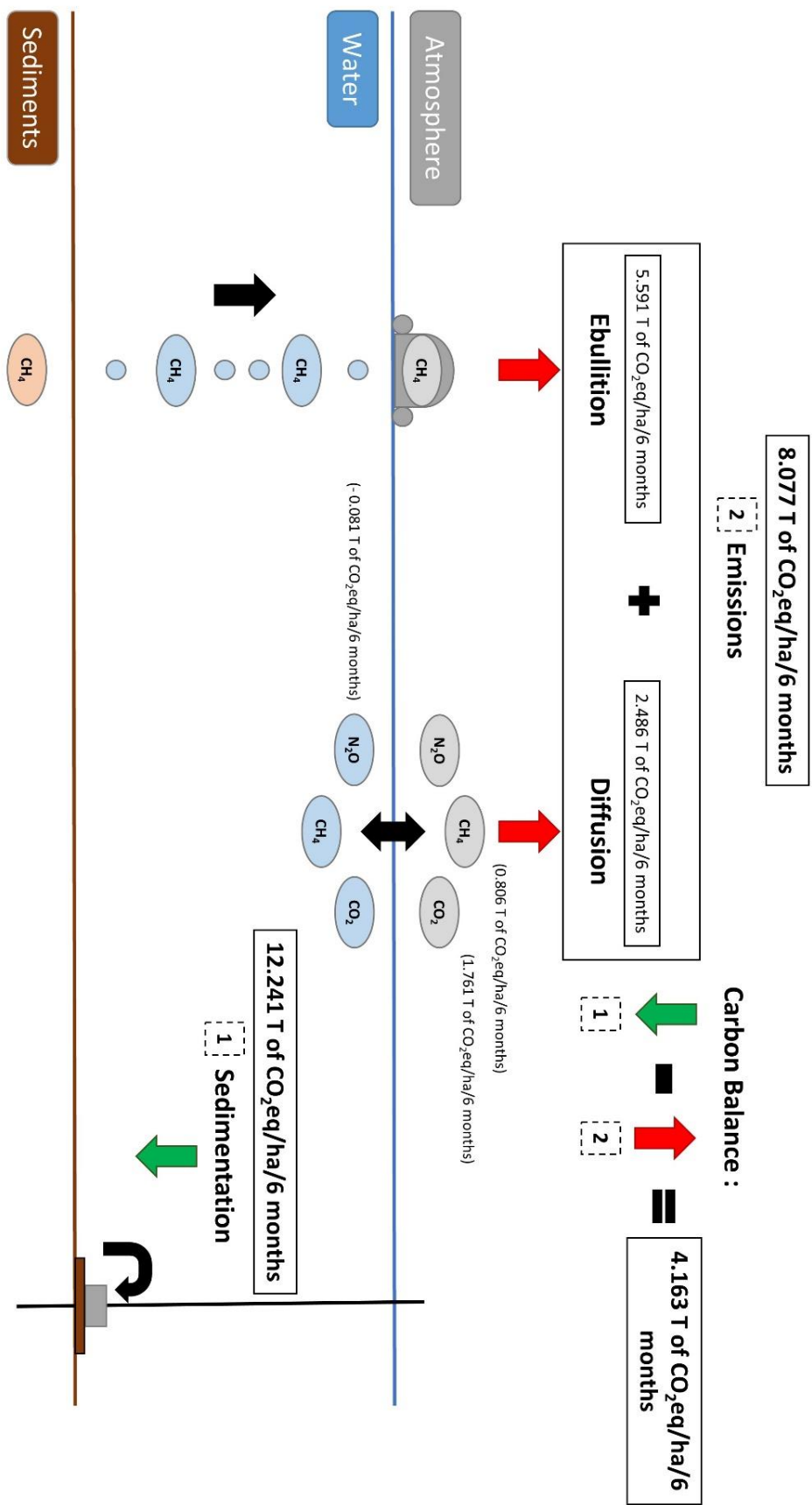


Figure 37 : Synthèse des valeurs moyennes estimées pour les émissions (diffusion et ébullition), pour la sédimentation et les balances carbone de 20 étangs piscicoles de la Dombes suivis en 2022.

La teneur en oxygène, principalement à la surface des sédiments, apparaît comme un paramètre important pour expliquer les émissions mesurées et donc également à suivre en parallèle (Davidson *et al.* 2024, Esposito *et al.*, en révision). Des conditions anoxiques à la surface des sédiments sont propices pour la production des différents gaz à effet de serre (Davidson *et al.*, 2015 ; Praetzel *et al.*, 2019 ; Chen *et al.*, 2020). La stratification éventuelle de certains étangs durant certaines périodes de l'année peut également influencer les émissions (Holgerson *et al.* 2022).

Tous nos suivis, qu'ils aient été effectués pour l'étude de la sédimentation ou pour celle des émissions, ont été réalisés sur différentes saisons mais ne couvrent pas une année entière. La sédimentation a été mesurée entre le mois de juin et le mois d'août. Les émissions ont, quant à elles, été mesurées en mai, en juillet puis en octobre. Ces différentes mesures ont permis de faire une estimation des flux de carbone, exprimés sur une période de 6 mois, contrairement à plusieurs études où ces flux sont exprimés sur une année (Holgerson *et al.*, 2023 ; Lin *et al.*, 2022 ; Sun *et al.*, 2020). Ce choix a été fait collectivement au niveau du projet PONDERFUL afin d'obtenir des données comparables entre les différentes régions d'étangs. L'expression sur 6 mois doit permettre de prendre en compte la période où l'activité biologique d'un étang est la plus forte, en faisant l'hypothèse que durant les mois d'hiver les émissions et la sédimentation sont négligeables au regard de ce qu'il se passe durant les six autres mois. Dans le contexte d'étangs piscicoles, ce choix peut également se justifier par la gestion. En effet, les étangs sont vidés durant l'automne ou l'hiver pour la collecte du poisson puis laissés vides durant quelques jours à quelques semaines. Il est évident que pendant cette période sans eau, la sédimentation et donc le stockage de carbone n'est pas possible. Néanmoins, des émissions peuvent avoir lieu durant cette période. Les premières mesures réalisées après vidange et en sortie d'hiver ont mis en évidence des émissions, notamment de méthane. Ce choix des périodes de mesure peut donc constituer une limite à notre étude, avec des émissions qui sont probablement sous-estimées.

Le choix de faire des mesures sur différentes saisons a permis d'intégrer la variabilité saisonnière significative que nous avons évoqué précédemment. Néanmoins, l'estimation des flux diffusifs est basée que sur trois mesures ponctuelles. Pour l'ébullition, cette estimation est faite sur un nombre plus important de valeurs (dispositif de 8 chambres flottantes par étang et par saison) mais les remontées de bulles de méthane peuvent être très variables dans le temps (Yang *et al.*, 2024) et surtout dans l'espace (Deemer *et al.*, 2016). Comme évoqué pour les pièges à sédiments, nous pouvons légitimement nous interroger sur la surface couverte par les chambres flottantes en comparaison de la surface totale des étangs.

Toutes les limites évoquées ici quant à la méthodologie utilisée pour estimer un bilan carbone des étangs piscicoles justifient le fait de prendre les données avec toutes les précautions nécessaires. La question des flux de carbone dans les écosystèmes, dans le contexte de changement climatique actuel,

est un front de recherche relativement récent. C'est d'autant plus le cas pour les milieux aquatiques, les étangs et surtout les étangs piscicoles. Ce travail, avec la volonté d'estimer à la fois la sédimentation mais également les différents types d'émissions, constitue un point de départ, avec l'intention d'apporter des premiers ordres de grandeur et des perspectives scientifiques pour approcher des processus complexes et encore peu connus.

Un point est clair, les étangs ont à la fois la capacité à être des puits de carbone mais également des sources pour l'atmosphère (Prairie *et al.*, 2018). Nos suivis et analyses sont venus confirmer cela sur les étangs piscicoles, qui ne dérogent pas à la règle. Sur ce constat-là, il me semble important qu'à la fois les entrées et les sorties de carbone dans un écosystème soient prises en compte afin d'estimer réellement un bilan et de connaître le rôle de l'écosystème en question à un moment donné. Aujourd'hui, les études existantes s'intéressent à un point ou à l'autre mais rarement aux deux. Malgré ce constat personnel, cela n'enlève en rien l'intérêt de ces études plus spécifiques afin de mieux connaître dans le détail les processus influençant d'un côté la sédimentation et le stockage de carbone ou de l'autre ceux influençant tel ou tel type d'émissions. Ces études ont des buts différents et doivent être complémentaires.

Quel rôle pour les étangs et les étangs piscicoles ?

Dans la dernière (et première) étude réalisée en 2019 par le Ministère de la transition écologique et solidaire (Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémiques, 2019) visant à évaluer le service écosystémique de séquestration du carbone *in situ* à l'échelle de la France, le stockage de carbone des étangs est évoqué dans la partie « autres écosystèmes terrestres » regroupant aussi bien des prairies naturelles, les zones humides, des tourbières, ou encore les milieux aquatiques terrestres (dont font partie les étangs), et les milieux rocheux. Pour tous ces écosystèmes, recouvrant 2,6 millions d'hectares sur le territoire métropolitain, le stockage de carbone est estimé à hauteur d'un million de tonnes de CO₂ équivalent par an, soit 0,38 tonnes par hectare. Concernant spécifiquement les étangs, il est écrit « *Faute de données et d'enjeu fort identifié, on considère que la séquestration nette du carbone au sein des milieux aquatiques terrestres (voies d'eau, fleuves, rivières, lacs par exemple) et des milieux montagneux rocheux (roches nues, glaciers, neiges éternelles) est négligeable.* ». Même si elle date d'il y a 5 ans, cette phrase illustre parfaitement que la thématique est récente et manque encore de nombreuses références pour certains écosystèmes et en particulier les étangs. Néanmoins, au regard de nos premières données, il semblerait que le terme « négligeable » ne soit pas parfaitement approprié. Mais bien sûr, tout dépend de la nature de la comparaison. En effet, sur la base d'un stockage moyen (en prenant en compte les émissions) de 4 tonnes de CO₂ équivalent par hectare et avec une surface en eau de 8 000 hectares (1000 étangs de 10 ha en moyenne, avec un cinquième en assec chaque année), les étangs piscicoles de la Dombes pourraient

stocker plus de 32 000 tonnes de CO₂ équivalent par an. Ce chiffre peut monter à plus de 100 000 tonnes en prenant en compte uniquement le stockage brut par sédimentation. Il devient difficile d'extrapoler ces calculs à l'échelle de tout le territoire au regard de la spécificité de chaque région. Néanmoins cela souligne l'intérêt potentiel des paysages d'étangs en France (et ailleurs) pour le stockage du carbone et de ne pas forcément (par défaut) les considérer comme négligeables à l'échelle des bilans carbone territoriaux.

En comparaison, une forêt française peut stocker 5,3 tonnes de CO₂ équivalent par hectare et par an (EFESE, 2019). L'ordre de grandeur est donc relativement proche de nos résultats. Un étang piscicole pourrait donc stocker autant de carbone qu'une forêt. Cela renforce l'idée que ces milieux peuvent ne pas être négligeables dans le cadre d'un bilan carbone à l'échelle territoriale. Une prairie, toujours dans un contexte français métropolitain, peut quant à elle stocker entre 0,9 et 2 tonnes de CO₂ équivalent par hectare et par an (Sousanna *et al.*, 2010).

Les pratiques piscicoles comme leviers d'action ?

Une fois ces bilans établis, nous avons essayé d'analyser les variables permettant de les expliquer en décomposant sur chacune de ses composantes. Il en ressort que les producteurs primaires semblent jouer un rôle majeur. Les macrophytes et le phytoplancton vont à la fois augmenter la sédimentation et le stockage, faire diminuer les émissions de CO₂ mais également favoriser les émissions de méthane par ébullition. Rutegwa *et al.* (2019) avaient également montré que la production primaire était la source principale de carbone organique dans les étangs piscicoles extensifs ou semi extensifs. Il est également connu que les macrophytes permettent un contrôle des émissions de CO₂ et de CH₄ (Audet *et al.*, 2017). Mais à l'inverse de nos résultats, Davidson *et al.* (2018) avaient montré que les producteurs primaires permettaient de faire diminuer les émissions par ébullition. Nous pouvons faire l'hypothèse qu'une forte biomasse de macrophytes ou de phytoplancton, lors de sa décomposition, va favoriser des conditions anoxiques et donc ce type d'émissions. Ainsi, une eutrophisation du milieu, associée avec un bloom algal, réduit généralement les émissions de CO₂ mais augmente les émissions de méthane par ébullition (Huttunen *et al.*, 2003 ; Tranvik *et al.*, 2009 ; Davidson *et al.*, 2015 ; Bartosiewicz *et al.*, 2016 ; Zhang *et al.*, 2022). Nous voyons ici que les mêmes variables semblent expliquer à la fois la sédimentation mais également les émissions. Ce constat vient appuyer le fait qu'il est important de prendre en compte ces deux composantes. Cela illustre également la complexité pour donner des perspectives de gestion. Dans le cadre de ce travail de thèse, faute de données sur la biomasse des macrophytes, nous avons utilisé des valeurs de recouvrement. Cela peut constituer une limite de nos analyses car un fort recouvrement n'est pas forcément corrélé avec une forte biomasse, selon les espèces présentes. Néanmoins, les résultats significatifs illustrent

bien le rôle clé des macrophytes, même avec une valeur de recouvrement. Pour de futurs travaux, une estimation de la biomasse en macrophytes par étang semble pertinente (Audet *et al.*, 2017).

Dans le cadre des analyses globales au sein du projet PONDERFUL, l'azote total compris dans l'eau est apparu comme étant une variable majeure pour expliquer les émissions observées. Ces résultats vont dans le sens des connaissances sur les effets de l'eutrophisation. Dans le cadre des étangs piscicoles, les analyses n'ont pas montré de résultats significatifs quant aux effets de ce paramètre.

Nous aborderons les effets de la pratique de l'assec dans une partie suivante (Assec et bilan carbone), mais nous nous sommes également intéressés à d'autres pratiques de gestion. La fertilisation semble être celle qui joue également un rôle important, directement sur les producteurs primaires et indirectement sur les composantes des bilans carbone (émissions et sédimentation). Les étangs ayant eu un apport d'azote sous forme minérale durant le printemps étaient ceux présentant un bilan carbone (en valeur absolue) supérieur aux étangs avec une autre modalité de fertilisation. L'objectif de cette pratique est avant tout de stimuler la production primaire, il semble donc logique qu'elle ait un impact sur les bilans carbone. Cette pratique a également pour but de rééquilibrer le ratio N/P et ainsi limiter les blooms de cyanobactéries durant l'été. En effet, l'azote minéral est souvent un élément limitant dans les étangs piscicoles. Ces premières tendances permettent d'imaginer que la fertilisation peut à la fois augmenter la sédimentation en favorisant la croissance des producteurs primaires mais peut également être source d'émissions selon les conditions d'application.

Enfin, nous n'avons pas pu mettre en évidence d'effet significatif de la densité en poissons et en poissons benthiques sur les composantes du bilan carbone. Rutegwa *et al.* (2019) ont fait l'hypothèse que les poissons benthiques tels que la carpe, en fouissant dans le sédiment, permettent une meilleure oxygénation et limitent ainsi les émissions par ébullition. A l'inverse, Waldemer et Koschorreck (2023) ont montré que les zones d'alimentation étaient des hot spots pour les émissions de CH₄ ou de CO₂. Les aliments non consommés peuvent également influencer ces émissions (Zhang *et al.*, 2024).

Tous ces éléments, associés aux connaissances actuelles, ne permettent pas encore de donner des perspectives de gestion claires et précises. Il apparaît néanmoins que les pratiques favorisant une bonne colonisation de l'étang par les macrophytes, et un bon équilibre avec le phytoplancton permettraient de faire des étangs des puits de carbone plutôt que des sources.

L'assec comme pratique agroécologique majeure ?

Dans le Chapitre 3. Concilier les services d'approvisionnement et de support, nous nous sommes intéressés aux pratiques de gestion piscicole, à la fois sur leurs impacts et sur leur rôle afin de concilier les services de production de poisson mais également de maintien de la biodiversité propre aux étangs. Dans un cadre agroécologique, il semble essentiel que ces milieux ne soient pas uniquement vus comme des outils de production agricole. Nos premières recherches ont mis l'accent sur la pratique de l'assec, qui consiste, comme son nom l'indique, à assécher un étang pendant une saison de production entière. Ce choix s'est fait pour deux raisons principales. En effet, cette pratique constitue à la fois une perturbation majeure pour l'écosystème aquatique mais c'est également celle qui rassemble le plus de principes agroécologiques (Figure 16 ; Aubin *et al.*, 2017).

Un état instable favorable pour la biodiversité et la production

Nos résultats ont mis en évidence que l'assec permet, grâce à la minéralisation de la matière organique contenue dans les sédiments, d'observer de plus fortes concentrations en nutriments sous forme minérale (en azote principalement) dans l'eau lors de la première année du cycle de production. Ils favorisent ainsi la croissance des producteurs primaires et permettent notamment la recolonisation du milieu par les macrophytes. Nos résultats montrent une tendance claire avec une colonisation moyenne forte lors de la première année et qui décroît au cours du cycle. L'écosystème passe ensuite progressivement à une domination du phytoplancton. La fin du cycle est caractérisée par une présence des producteurs primaires plus faible. Cette forte recolonisation du milieu par les macrophytes est accompagnée par une diversité spécifique plus importante. Nous avons pu montrer une relation significative entre la couverture en macrophytes et leur diversité. Tous ces éléments ont permis d'établir un schéma général et théorique de l'état de dominance de l'écosystème selon l'année du cycle de production. Ainsi, la première année est marquée par la dominance des macrophytes alors que les années trois et quatre sont généralement marquées par une dominance du phytoplancton. La deuxième année après l'assec peut quant à elle être qualifiée « d'état instable », favorable à la fois pour la biodiversité mais également pour la production piscicole. Cet état instable est caractérisé par un bon recouvrement en macrophytes mais également par un phytoplancton développé. Cet état est qualifié d'instable car situé entre les deux états stables théoriques d'un milieu aquatique, définis par Scheffer (2003). Favoriser la présence à la fois de macrophytes et de phytoplancton dans un étang est essentiel dans le but d'assurer une bonne productivité mais également pour maintenir la biodiversité. Le nombre d'espèces présentes dans un écosystème dépend en partie de la disponibilité en ressources. Lorsqu'un milieu est pauvre, seules les espèces les plus tolérantes à ces conditions sont présentes. A l'inverse, lorsque le milieu est très riche, ce sont les espèces les plus compétitives qui dominent. La

plus grande richesse spécifique, en milieu aquatique, est quant à elle généralement retrouvée pour des niveaux trophiques intermédiaires (Jeppensen *et al.*, 2000 ; Mittelbach *et al.*, 2001). Nos résultats sur la diversité en macrophytes après l'assec, quand il est pratiqué, semblent également aller dans ce sens-là. L'état intermédiaire d'un étang piscicole semble orienté vers des valeurs de trophie plus élevées qu'un étang sans poissons, mais avec un équilibre algues/plantes pouvant être maintenu, et notamment favorisé par la pratique de l'assec.

Comme précédemment évoqué, l'assec représente une perturbation majeure pour l'écosystème aquatique. Une perturbation pour un écosystème peut prendre différentes formes (Sousa, 1984) et avoir plusieurs définitions (van der Maarel, 1993 ; Begon *et al.*, 1995 ; Roxburgh *et al.*, 2004). Généralement, elle se définit comme un évènement qui altère les niches disponibles (Shea et Chesson, 2002). Il a été démontré que la diversité spécifique est maximale pour des fréquences de perturbation intermédiaires (Shea *et al.*, 2004). L'assèchement d'un étang, en moyenne tous les cinq à six ans rentre donc dans ce cadre-là et permet d'expliquer les niveaux plus élevés de diversité observés suite à cette perturbation. La perturbation permet à des espèces moins compétitives et spécifiques de recoloniser le milieu. En fin de cycle, seules les espèces les plus communes, retrouvées dans la majorité des paysages d'étangs, sont présentes (Fontanilles *et al.*, 2023).

Pour cette première partie, et comme pour le reste de cette thèse, nous avons fait le choix de nous concentrer principalement sur les producteurs primaires. Étant à la base de la chaîne trophique, ils influencent et jouent un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème. Néanmoins, il serait pertinent de s'intéresser aux effets de la perturbation que constitue l'assec sur d'autres groupes taxonomiques. Sur base des données historiques existantes, nous avons également analysé l'effet de l'assec sur la densité en invertébrés benthiques. Cependant, nos résultats ne montrent pas de tendance claire et significative quant à la réponse de ce groupe taxonomique à la perturbation que représente l'assèchement d'un étang sur une saison de production entière (Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation, page 77). Plusieurs études soulignent l'importance des macrophytes à la fois dans le fonctionnement de l'écosystème (Carpenter et Lodge, 1986 ; Oertli et Frossard, 2013) mais également pour la diversité que renferment les étangs (Jeppesen *et al.*, 1997 ; Folke *et al.*, 2004 ; Scheffer, 2004). En effet, la présence de communautés diversifiées promeut une diversité d'habitats, augmentant ainsi les niches et les refuges disponibles pour d'autres organismes (Jeppesen *et al.*, 1997 ; Folke *et al.*, 2004 ; Scheffer, 2004). Tous ces éléments permettent de faire l'hypothèse que les résultats obtenus sur le recouvrement et la diversité spécifique des macrophytes suite à l'assec doivent également avoir un effet sur d'autres taxons tels que les macro-invertébrés. De la même manière, un développement maîtrisé du phytoplancton, comme observé lors de la deuxième

année, doit être favorable, et indispensable, pour favoriser la présence de zooplancton dans l'étang. Malgré ces hypothèses, l'analyse des effets des pratiques de gestion piscicole sur ces deux taxons (zooplancton et macro-invertébrés) semble essentielle. En effet, ils forment la source de nourriture préférentielle de nombreux poissons élevés. Favoriser leur abondance permet aux gestionnaires de limiter les intrants liés aux aliments.

Même si certains étangs ont été suivis de nombreuses années, chaque année après assec est représentée par des étangs différents, suivis sur des années différentes. Ces aspects ont été inclus dans les analyses réalisées, à l'aide d'effets aléatoires au sein des modèles utilisés. Les effectifs assez conséquents pour chaque année (après assec) permettent également d'intégrer au mieux la variabilité qui pourrait être liée à ces éléments (différents sites et différentes années de suivi). Nos résultats sont donc là pour illustrer des dynamiques moyennes observées sur différentes variables au cours d'un cycle de production. Cela n'empêche en rien d'avoir des étangs avec des fonctionnements totalement différents, liés à d'autres paramètres, non contrôlés et non intégrés dans notre travail. Ces éléments peuvent constituer des limites. Il serait donc intéressant d'analyser plus finement le fonctionnement de certains étangs, dits « témoins », suivis annuellement sur plusieurs cycles de production, en intégrant les pratiques, à la fois historiques mais également celles appliquées au cours de ces cycles. L'effet de certaines pratiques peut effectivement se mesurer à court terme, mais également sur des temps plus longs. Le temps d'adaptation des écosystèmes, de leur fonctionnement et de la biodiversité qu'ils renferment peut-être plus ou moins long. Une perspective historique des pratiques de gestion permet de mieux connaître et comprendre les processus qui expliquent et qui ont façonné les paysages ruraux et agricoles (Cevasco et Moreno, 2012), dans notre cas les étangs piscicoles. La biodiversité présente dans les agroécosystèmes résulte, en partie, des pratiques appliquées (Vallod et Wezel, 2010). Les paysages agricoles traditionnels, comme cela peut être le cas de la Dombes, façonnée au cours du Moyen-âge, ont généralement de hautes valeurs de conservation de la biodiversité (Fischer *et al.*, 2012).

Assec et bilan carbone

Dans le Chapitre 4. Étangs piscicoles, pratiques de gestion et services de régulation, nous nous sommes cette fois-ci intéressés à un service de régulation pouvant également être rendu par les étangs piscicoles : le stockage du carbone. Nos résultats montrent une forte variabilité, à la fois pour la sédimentation mais également pour les différentes émissions. Sur les 20 étangs suivis au cours de l'année 2022, 14 sont des puits de carbone (avec une sédimentation plus conséquente que les émissions) et les 6 autres sont des sources pour l'atmosphère. Nous allons ici discuter du rôle de l'assec et de ses impacts sur ce service de stockage de carbone.

Les différentes analyses menées montrent le rôle clé des producteurs primaires (à la fois le phytoplancton et les macrophytes) sur les différentes composantes du bilan carbone d'un étang piscicole. A travers cela, nous pouvons indirectement retrouver l'effet de la pratique de l'assec. Les résultats montrent qu'en moyenne, les étangs piscicoles sont plutôt des puits de carbone lors des quatre premières années du cycle et deviennent ensuite des sources. Les meilleurs bilans (au sens du stockage de carbone plus élevé) sont observés lors de la seconde année. Ces résultats peuvent être mis en parallèle avec les connaissances acquises précédemment sur la dynamique des producteurs primaire en lien avec l'assec. Comme nous l'avons vu, la deuxième année après assec est caractérisée par un état instable avec la présence à la fois de macrophytes et de phytoplancton. C'est cette présence des deux producteurs primaires qui explique certainement le stockage plus conséquent. L'analyse à l'aide de Modèles d'Équation Structurelle a mis en évidence un lien positif fort entre la couverture en macrophytes, la concentration en chlorophylle a et la sédimentation mesurée. À l'inverse, nous avons trouvé des liens négatifs avec les émissions de CO₂. Cela contribue donc également à faire des étangs piscicoles des puits de carbone en début de cycle. La présence plus faible de ces producteurs primaires après cinq années en eau peut aussi expliquer l'observation de bilans négatifs à cette position du cycle. Néanmoins, dans ces analyses, nous n'avons pas suivi les mêmes étangs sur l'intégralité de leur cycle de production. Nos premières tendances sont donc basées uniquement sur de petits échantillons d'étangs représentatifs d'une année du cycle et seront à confirmer par des études plus approfondies, sur un temps plus long.

Afin d'étudier le rôle des pratiques de gestion et des producteurs primaires dans les différentes composantes du bilan carbone, nous avons mobilisé deux analyses différentes et complémentaires : une PCAiv et Modèles d'Équation Structurelle. Malgré les tendances, évoquées dans le paragraphe précédent, qui peuvent apparaître comme assez claires, ces deux méthodes statistiques présentent des limites, liées avec les faibles effectifs disponibles. En effet, les bilans carbone ont été établis à l'aide d'une base de données assez conséquente sur les différentes émissions et sur la sédimentation, mais cela ne représente au final que 20 étangs et donc 20 individus d'un point de vue statistique. Weston et Gore (2006) ont montré que des modèles de ce type nécessitent généralement plus d'une centaine d'individus afin d'avoir des résultats robustes, évitant de cette manière un mauvais ajustement ou, à l'inverse, un sur-ajustement. Les premières tendances qui se dégagent, avec les limites statistiques évoquées et la complexité des processus engagés, sont néanmoins encourageantes pour la suite et ouvrent des perspectives intéressantes à la fois dans un cadre scientifique mais également pour des éventuelles perspectives de gestion.

Ici, nous venons de discuter des effets de la pratique de l'assec mais uniquement lors des années en eau. Dans une logique d'obtenir des estimations d'un bilan carbone sur l'ensemble d'un cycle de

production, nous avons également fait le choix de mesurer les émissions de GES lors de la phase d'assec. Elles montrent que sur cette partie du cycle, les étangs émettent des quantités significatives de carbone dans l'atmosphère. Ces résultats sont cohérents au regard de ce qui a pu être rapporté sur d'autres systèmes aquatiques subissant un assèchement périodique (Marcé *et al.*, 2019). Nos données sont issues uniquement de cinq étangs mais les premières tendances laisseraient penser que ces émissions sont du même ordre de grandeur que ce qui a pu être stocké pendant les années en eau, voire plus. De ce fait, les étangs deviendraient alors des émetteurs à l'échelle d'un cycle de production. Ces mesures ont été réalisées sur une seule date, dans la semaine qui a suivi la vidange. Ces conditions avec des sédiments encore très humides semblent propices aux émissions, notamment à celles du méthane, qui sont favorisées par les conditions anoxiques. Ces éléments permettent de faire l'hypothèse que nos estimations pourraient être surestimées sur l'ensemble de la phase d'assec. L'assèchement progressif des sédiments associé à une meilleure oxygénation peut entraîner une baisse des émissions. Ces tendances ont déjà pu être montrées dans d'autres systèmes comme la riziculture où la baisse du niveau d'eau et l'assèchement du sol sont corrélés avec une baisse des émissions (Hwang *et al.*, 2020). Tous ces résultats portant sur les bilans carbone, en lien avec la pratique de l'assec, sont donc à prendre avec des pincettes, comme des premiers ordres de grandeur et tendances pour les étangs piscicoles.

Toutes les connaissances issues de ces deux chapitres et que nous venons de discuter confirment le rôle clé des producteurs primaires vis-à-vis des services rendus par l'écosystème (production de poissons, biodiversité et stockage de carbone dans notre cas d'étude). Ces résultats viennent renforcer les fondements théoriques sur le rôle significatif de la diversité des producteurs primaires sur la régulation de nombreux processus et services rendus par les écosystèmes (Cardinale *et al.*, 2011). L'analyse de l'effet des pratiques de gestion sur ces services passe donc forcément par leurs impacts sur les producteurs primaires. Promouvoir la pratique de l'assec, c'est permettre un rajeunissement de l'écosystème, une recolonisation par les macrophytes, favorable à leur diversité mais également à celles d'autres taxons (Jeppesen *et al.*, 1997 ; Folke *et al.*, 2004 ; Scheffer, 2004), mais également pour un meilleur stockage du carbone par les étangs. « L'équilibre instable » entre les deux producteurs primaires lors de la deuxième année est quant à lui favorable pour la production, agroécologique et extensive, de poissons d'eau douce.

Les études portant sur les impacts de la biodiversité et des producteurs primaires sur le fonctionnement de l'écosystème et les services rendus ont vu le jour depuis les années 1990. C'est à partir de ce moment-là que les scientifiques se sont intéressés aux liens entre la diversité fonctionnelle et les propriétés de l'écosystème (Schulze et Mooney, 1993). Ce champ d'étude est connu sous le nom de « biodiversity and ecosystem functioning » (BEF). Cardinale *et al.* (2011), dans leur méta-analyse,

ont montré qu'une perte de diversité des producteurs primaires était associée, à la fois avec une diminution de la biomasse, mais également de la production d'oxygène et du captage du CO₂.

Les composantes agroécologiques de l'assec

Si nous revenons maintenant sur les grands principes agroécologiques que nous avons énoncés dans l'introduction de cette thèse (Agroécologie en pisciculture extensive en étang), l'intégration d'une année d'assec dans le cycle de production était majoritairement reliée à l'utilisation efficiente des ressources locales et naturelles (Aubin *et al.*, 2017). Nos premiers résultats ont montré une plus forte disponibilité de l'azote minéral dans l'eau lors de la première année en eau. Ce recyclage de la matière organique, qui s'est accumulée, par minéralisation vient bien illustrer et confirmer ce lien entre la pratique et le principe. Le recyclage de la matière et par conséquent la réduction des intrants est au cœur d'une approche agroécologique (Thomas et Kevan, 1993 ; Altieri et Rosset, 1996 ; HLPE, 2019). La pratique de l'assec permet également une plus forte robustesse et résilience de l'écosystème. En effet, en promouvant la recolonisation des macrophytes et la présence d'une plus forte biodiversité sur les premières années d'élevage, elle permet cette résilience et cette robustesse. La diversité, quel que soit ses formes (Walker 1992 ; Walker *et al.*, 1997 ; Norberg *et al.*, 2001), est généralement associée à une plus forte résilience d'un écosystème (Peterson *et al.*, 1998). Dans le travail d'Aubin *et al.* (2017), l'assec n'est pas associé avec le premier principe : un étang piscicole agroécologique doit être productif. Néanmoins, nos résultats montrent que de meilleurs rendements piscicoles sont associés, lors de la seconde année, avec l'état instable que nous avons décrit. Sur cette base, nous pouvons dire qu'un lien entre cette pratique et ce principe existe. Enfin, l'assèchement d'un étang piscicole sur une saison de production entière rejoint également le cinquième principe : un étang piscicole agroécologique se doit d'avoir des valeurs naturelles et culturelles. Par-là, les auteurs (Aubin *et al.*, 2017) évoquent à la fois le côté historique de ces milieux, leurs origines et leur ancrage dans les traditions locales mais également leur valeur naturelle vis-à-vis de la biodiversité qu'ils peuvent contenir. Notre travail vient rejoindre les résultats de précédentes études (Robin *et al.*, 2014 ; Wezel *et al.*, 2014 ; Kloskowski et Nieoczym, 2015 ; Broyer *et al.*, 2018) et confirmer que ces milieux peuvent contenir une biodiversité significative avec des espèces endémiques, parfois rares et menacées. Même si nous n'avons pas abordé les aspects culturels au cours de cette thèse, nous pouvons cependant bien confirmer l'intérêt de la pratique de l'assec pour maintenir cette valeur naturelle. Tous ces éléments permettent de dire que l'assec est une pratique agroécologique majeure pour la pisciculture extensive en étang.

Nous nous sommes concentrés et intéressés uniquement à la pratique de l'assec en tant que telle. Cependant, la gestion de l'assec en lui-même peut prendre des formes très diversifiées, propres à chaque gestionnaire (végétation spontanée, travail du sol, cultures, exportation de la matière). Des

analyses menées sur plusieurs étangs de la Dombes entre 2017 et 2019 ont montré que le travail du sol permettait une meilleure minéralisation de la matière organique grâce à une meilleure oxygénation de la couche superficielle (Robin, 2020). Un couvert spontané, à l'inverse, réduit cette minéralisation et donc la disponibilité des nutriments dans l'eau lors du retour de l'évolage. Malgré le peu d'études sur les effets de ces pratiques, nous pouvons facilement faire l'hypothèse qu'elles ont un impact sur ce qui est observé, dans le fonctionnement de l'écosystème et sur les différents services rendus. Nous ne nous sommes pas intéressés, au captage de carbone par les cultures mises en place ou la végétation spontanée durant un assec. En Dombes, les étangs sont majoritairement cultivés en maïs, pouvant produire une biomasse importante mais également permettre le stockage de carbone dans le sol (teneur en carbone à hauteur de 45% de la matière sèche, Mueller *et al.*, 1998 ; Robin, 2020). Néanmoins, ce stockage dans le sol est surtout lié à la biomasse qui est laissée sur place et non exportée. Dans le cas d'une culture sur assec, généralement la biomasse est exportée avant la remise en eau. Seuls la partie inférieure des plantes et le système racinaire sont laissés. La composition des sédiments, la culture ou encore le climat sont des facteurs pouvant influencer les émissions durant cette phase d'assèchement (Marcé *et al.*, 2019 ; Arce *et al.*, 2021).

Réflexion sur la pratique de l'assec et sa fréquence

Les acquis de ce travail soulèvent également plusieurs perspectives de gestion. Le pilotage agroécologique d'un étang piscicole réside principalement sur le fait de favoriser un bon fonctionnement de l'écosystème afin d'en assurer sa productivité, en limitant les intrants et en préservant la biodiversité. Nous avons vu que la présence des producteurs primaires diminuait significativement dans les étangs maintenus en eau pendant cinq ans et plus. Dans un but de rajeunir l'écosystème et d'essayer de favoriser cet état instable que nous avons décrit, il peut sembler intéressant de revoir et de travailler sur la fréquence de l'assec. Nos résultats pourraient suggérer un assèchement après 3 années en eau, afin de limiter la domination progressive du phytoplancton et la baisse générale de la présence des producteurs primaires observée en fin de cycle. Néanmoins, une application plus régulière de cette pratique peut avoir des conséquences importantes sur la production piscicole, à la fois pour le gestionnaire mais également à l'échelle globale du paysage d'étangs. Un étang asséché correspond pour le gestionnaire à une année sans revenus liés à la pisciculture. Sur l'ensemble du paysage d'étangs, cela signifie de plus qu'un tiers ou un quart des étangs (3 ans en eau et une année d'assec) ne sont pas en eau chaque année, au lieu d'un cinquième ou d'un sixième actuellement. Par comparaison, cela représente un moindre potentiel pour la production piscicole. Ce désavantage de l'assec ressort fréquemment lors d'entretien avec les pisciculteurs (Robin, 2020), avec des pertes économiques liées à l'absence de pisciculture voire de chasse. Mais dans un contexte de changement climatique, où les années de sécheresse risquent de devenir plus récurrentes, cette

évolution sur la fréquence de l’assec peut également devenir une solution pour la gestion de l’eau à l’échelle des bassins versants et du paysage d’étangs. Il est préférable de n’avoir qu’un tiers d’étangs en eau mais remplis au maximum plutôt qu’un cinquième partiellement remplis. Combiné à l’effet de ces sécheresses et de l’évaporation forte des étangs durant la période estivale, la pluviométrie durant la période de remplissage des étangs peut être très contrastée et ainsi impacter fortement le remplissage des étangs (Tableau 1). Sur la période de décembre à mars, elle peut aller de plus de 400 mm comme en 2024 à seulement 120 mm comme sur 2020. Toute la gestion piscicole de la Dombes risque donc d’être impactée par ces changements climatiques et une adaptation de la pratique de l’assec peut permettre de répondre en partie à ces enjeux.

Dans ce contexte où la ressource en eau peut venir à manquer, l’assec peut être vu comme un désavantage (Robin, 2020). En effet, vider un étang sans certitude de pouvoir le remplir à nouveau est un risque certain pris par le gestionnaire.

	2020	2021	2022	2023	2024
Pluviométrie annuelle	-	1076	587	1006	-
Pluviométrie sur la période décembre/mars	120	350	260	214	434

Tableau 1 : Pluviométrie (exprimée en mm) annuelle et sur la période de remplissage des étangs (de décembre à mars), mesurée entre 2020 et 2024 sur une station météorologique située à Condeissiat (Dombes, Ain)

Un changement sur la fréquence de l’assec aurait également et inévitablement des impacts sur les émissions et sur le stockage du carbone. Un plus grand nombre d’étangs asséchés implique de plus fortes émissions, liées à cette année spécifique. Nous avons effectivement montré que cette phase du cycle était associée avec des émissions significatives de CO₂ et de CH₄, au minimum durant la période où les sédiments sont encore bien humides. En parallèle, nous avons aussi pu voir que les étangs maintenus en eau depuis 5 ans et plus étaient également des émetteurs de carbone pour l’atmosphère. Raccourcir la durée de l’évolage peut permettre, de ce côté-là, de limiter une partie des émissions.

Cette réflexion autour de la fréquence de l’assec que nous portons ici ne peut s’appliquer, aujourd’hui, qu’uniquement aux régions où cette pratique est encore utilisée. C’est le cas de la Dombes mais cela reste très spécifique à cette région. Il serait donc intéressant de s’interroger sur comment elle peut être mise en place dans d’autres paysages d’étangs piscicoles. Dans un premier temps, il faudrait

inclure dans ce type d'analyse des étangs qui sont maintenus en eau sur des périodes plus longues afin de voir quel est l'impact sur le fonctionnement de l'écosystème (accumulation de matière organique dans les sédiments, communautés différentes). Dans un second temps, des expérimentations d'assec pourraient être mises en place, avec des suivis sur le fonctionnement de l'écosystème, sur la production primaire et sur les rendements piscicoles en année N+1. Mais cela soulève encore d'autres problématiques et enjeux. En effet, contrairement à la Dombes, de nombreuses régions possèdent des étangs avec un lien direct au réseau hydrographique et avec par exemple des étangs « traversés » par des cours d'eau classés en qualité d'eau de première catégorie. La vidange d'un étang maintenu en eau depuis plusieurs décennies nécessite dans ce cas-là des autorisations et un dispositif particulier afin de limiter l'impact sur les écosystèmes situés en aval (Masson *et al.*, 2005 ; Vallod et Sarrazin, 2010). La mise en place de la pratique de l'assec peut donc être délicate dans certaines régions et se heurter à des aspects réglementaires (article L432-2 du Code de l'environnement par exemple).

Dans un cadre plus large de gestion globale des étangs à l'échelle nationale et européenne, la vidange et l'assèchement temporaire d'un étang permet de lutter contre la succession naturelle et son atterrissement progressif. Le maintien de ces milieux passe donc par le maintien ou la remise en place de cette pratique dans les régions où elle a été abandonnée, souvent suite à la déprise piscicole.

Dans ce cadre-là, des plans de gestion sont à développer, en partenariat à la fois avec les services de l'état concernés (Direction Départementale des Territoires), avec les réseaux de propriétaires et gestionnaires d'étangs et également avec les scientifiques. L'objectif principal de ces plans est de limiter le transfert des matières accumulées vers le milieu récepteur (cours d'eau, autre étang, lac). Nous évoquons ici principalement les aspects et enjeux techniques autour de la vidange d'un étang, mais il existe également des verrous sociaux. L'acceptabilité de la pratique de l'assec reste, de ce fait, à étudier.

Production piscicole et biodiversité

Dans le Chapitre 3. Concilier les services d’approvisionnement et de support, après avoir traité de la pratique de l’assec, nous nous sommes intéressés aux effets de la gestion piscicole à travers la densité de poissons introduits dans les étangs. Pour cela nous avons utilisé des données sur la diversité et la structure des communautés de macrophytes collectées dans le cadre du projet PONDERFUL, dans deux régions piscicoles européennes : la Dombes en France et le Midden-Limburg en Belgique. Ces deux paysages d’étangs diffèrent dans leur manière de gérer l’utilisation des étangs. Comme nous l’avons évoqué en introduction (Sites d’études), en Dombes la majorité des étangs sont utilisés pour une production piscicole extensive (rendements de quelques centaines de kilogrammes par hectare ; EF1 et EF2). Ce système se rapproche d’un modèle de land sharing (Green *et al.*, 2004). A l’inverse, dans le Midden-Limburg, une partie des étangs sont gérés pour qu’ils ne contiennent aucun poisson avec un objectif de conservation de la biodiversité (NF). Et une autre partie des étangs sont gérés par des pisciculteurs pour une production plus intensive qu’en Dombes (rendements autour de 1500 kg/ha ; IF). Dans ce cas-là, nous pouvons parler d’un modèle en land sparing (Green *et al.*, 2004). Enfin, quelques étangs sont consacrés à la production d’alevins avec des densités plus faibles (<400 kg/ha). De ces données nous avons pu établir cinq groupes d’étangs selon un gradient d’intensification de la production piscicole (NF, JF, EF1, EF2 et IF).

Gestion de la densité piscicole et richesse spécifique des macrophytes

L’effet négatif que peuvent avoir les poissons sur le fonctionnement et la biodiversité d’un étang n’est plus à démontrer. De nombreuses études ont confirmé que les poissons benthiques comme la carpe peuvent fortement affecter la richesse des communautés de macrophytes (Zambrano et Hinojosa, 1999 ; Goldsborough et Wrubleski, 2001 ; Badiou *et al.*, 2011 ; Badiou et Goldsborough, 2015 ; Francova *et al.*, 2019). Nos résultats vont également dans ce sens-là. Les étangs gérés sans poissons présentent la richesse locale en macrophytes la plus forte et à l’inverse les étangs avec la production la plus intensive ont une richesse plus faible. Les étangs en production extensive possèdent des communautés de macrophytes avec des niveaux de richesse intermédiaires. Les espèces piscicoles benthiques, en favorisant la remise en suspension du sédiment lors de la recherche de nourriture, peuvent entraîner un changement d’état en passant d’un état clair à un état turbide (Badiou et Goldsborough, 2015), généralement dominé par le phytoplancton. De plus, les poissons, par leur position de prédateur, vont avoir un effet top-down sur l’écosystème et son fonctionnement. Un changement dans l’abondance des prédateurs (ici la densité en poissons) va se répercuter sur les niveaux inférieurs (Phillips *et al.*, 2016). La consommation du zooplancton va favoriser le développement du phytoplancton (Jeppesen *et al.*, 1997 ; Hansson *et al.*, 2007) et par conséquent l’augmentation de la turbidité de l’eau. L’effet des poissons sur les autres organismes des étangs,

comme les macrophytes, peut également être direct. En effet, certaines espèces vont consommer des macrophytes. Elles peuvent également en détruire lors de la fouille dans les sédiments (Zambrano et Hinojosa, 1999 ; Badiou et Goldsborough, 2015). Tous ces éléments permettent d'expliquer que les plus fortes richesses en macrophytes soient observées dans les étangs sans poissons. Nous pouvons donc dire, qu'au regard de la diversité de ce groupe, ils remplissent bien leur fonction de conservation de la biodiversité.

Les étangs gérés pour la production de poissons juvéniles ne suivent néanmoins pas cette tendance claire observée sur les autres groupes. Ces résultats sont inverses à ceux rapportés par Lemmens *et al.* (2013) sur ce même type d'étangs, mais quelques années auparavant. Avec des densités en poissons relativement faibles (200 à 400 kg/ha), nous pourrions nous attendre à observer des richesses spécifiques en macrophytes plus élevées. Cette baisse de la diversité peut s'expliquer selon plusieurs hypothèses. Premièrement, on peut s'intéresser à la rotation opérée dans la gestion des étangs destinés, aujourd'hui, à la production de poissons juvéniles. En effet, un certain nombre de ces étangs ont eu une utilisation plus intensive (comme ceux d'IF) par le passé. Cet historique de pratique peut expliquer la faible diversité observée et la ressemblance des communautés entre certains étangs des deux groupes. Un faible développement des macrophytes pendant plusieurs années consécutives va entraîner un appauvrissement de la banque de graines et pourra donc avoir un effet à moyen ou long terme sur la diversité. Ce point vient renforcer l'idée, déjà évoquée, de l'effet significatif que peut jouer l'historique des pratiques quant au fonctionnement d'un étang et à sa biodiversité associée. D'autre part, ces étangs de production de poissons juvéniles sont aujourd'hui majoritairement nourris. L'ajout de cette pratique peut également être un facteur explicatif pour les différences observées entre les données des deux études.

Les richesses spécifiques que nous avons notées dans le cadre de ce travail sont assez proches de celles relevées dans d'autres études, que ce soit sur des régions similaires mais sur d'autres périodes (Broyer et Curtet, 2012 ; Wezel *et al.*, 2014), ou dans d'autres régions piscicoles européennes (Francova *et al.*, 2019). Pour des densités en poissons similaires à celles des étangs « intensifs » du Midden-Limburg, les auteurs avaient relevé 27 espèces de macrophytes (Francova *et al.*, 2019), contre 22 dans le cadre de notre étude. Cela peut s'expliquer à la fois par le fait qu'il s'agit d'espèces communes, généralistes et avec des aires de répartition larges mais également par le fait que les pratiques piscicoles en étangs sont assez comparables en Europe (Adamek *et al.*, 2015). Ces niveaux de diversité moyens sont généralement plus élevés que ceux observés dans d'autres types d'étangs ou de milieux aquatiques (Oertli *et al.*, 2002 ; Søndergaard *et al.*, 2005 ; Edvardsen et Okland, 2006 ; Davies *et al.*, 2008). Cela vient confirmer le rôle important que jouent les étangs piscicoles dans la conservation de la biodiversité à l'échelle des paysages et en comparaison à d'autres milieux aquatiques (Broyer et Curtet,

2012 ; Lemmens *et al.*, 2013 ; Robin *et al.*, 2014 ; Rosset *et al.*, 2014 ; Wezel *et al.*, 2014 ; Vanacker *et al.*, 2015).

Les cinq groupes d'étangs ont été établis sur la base de la densité en poissons pêchés en fin de saison (rendement brut). Néanmoins, ils ne traduisent pas uniquement cette information. En effet, une augmentation de la production est généralement liée avec l'utilisation d'intrants supplémentaires. Le plus couramment utilisé est l'aliment apporté pour favoriser la croissance des poissons lorsque les ressources naturelles du milieu ne sont plus suffisantes. Les étangs des groupes EF2 et IF sont effectivement supplémentés en aliments. La fertilisation et le chaulage sont également deux autres intrants qui peuvent permettre d'améliorer la productivité d'un étang (Schlumberger et Girard, 2020). Cette pratique de la fertilisation constitue une différence majeure entre les deux régions et qui se retranscrit dans les concentrations en azote total observées. L'apport d'azote minéral en solution est utilisé en Dombes depuis maintenant quelques années et l'apport plus traditionnel de matière organique comme du fumier est toujours pratiqué par quelques pisciculteurs (Wezel *et al.*, 2013). L'azote peut être un facteur limitant dans de nombreux étangs de la Dombes, entraînant ainsi une baisse du ratio N/P et favorisant les blooms estivaux de cyanobactéries. Les apports d'azote minéral ont pour objectif principal de corriger ce rapport et ainsi de limiter les risques de blooms de cyanobactéries. D'autres analyses (Chapitre 4. Étangs piscicoles, pratiques de gestion et services de régulation) ont montré, que dans certaines conditions d'application, cette pratique pouvait favoriser le recouvrement en macrophytes. Ces autres pratiques de gestion piscicole peuvent donc également influencer les communautés de macrophytes (Vanacker, 2016 ; Francova *et al.*, 2019). Les étangs de la Dombes sont asséchés après plusieurs années d'évolage. Nous avons vu que cette pratique de l'assec influençait de manière significative les communautés de macrophytes (Fontanilles *et al.*, 2023 ; Girard *et al.*, 2023). Dans les analyses menées pour cette partie, les différentes années après assec sont réparties de manière homogène entre les deux groupes d'étangs extensifs (EF1 et EF2) et n'influencent pas les résultats observés.

Gestion de la densité piscicole et structure des communautés de macrophytes

Nous avons également pu montrer que le type de gestion de la densité piscicole influençait de manière significative la structure des communautés de macrophytes. La composante de turnover est majoritairement expliquée par les régions alors que celle de nestedness l'est par la gestion.

Les changements dans la composition des communautés de macrophytes entre les deux régions peuvent s'expliquer de différentes manières. D'une part, chaque région ou pays possède son propre pool d'espèces qui est lié aux caractéristiques intrinsèques de son milieu. Même si certaines espèces de macrophytes possèdent des aires de répartition larges, certaines ne sont endémiques que d'une

seule région en particulier (Chambers *et al.*, 2008). Chaque région possède son propre réservoir d'espèces, qui sont présentes ou qui sont en mesure de s'y développer. Différents filtres (de dispersion, environnementaux et biotiques) interviennent ensuite et il en résulte la communauté locale finalement observée (Barbault, 2008 ; Decocq *et al.* 2021). Les effectifs assez limités d'étangs échantillonnés pour chaque région au regard du nombre total peuvent également constituer une explication pour le fait que certaines espèces ne sont retrouvées que dans une seule des deux régions. D'autres paramètres comme les concentrations en nutriments, la taille des étangs, la proximité ou la connectivité entre les sites peuvent de plus influencer les communautés présentes. Mouquet et Loreau (2003) ont, en effet, montré que la diversité β était négativement corrélée avec la connectivité. Les étangs du Midden-Limburg étant plus près les uns des autres qu'en Dombes et donc plus facilement connectés, cela peut expliquer la plus forte homogénéité des communautés observée notamment pour les étangs sans poissons. De la même manière, la connectivité peut influencer la diversité α (Leibold *et al.*, 2004). Dans le cadre de l'écologie du paysage et des théories sur les méta-communautés, des patchs (ou des étangs) connectés auront des diversités α plus fortes (Mouquet et Loreau, 2003). A l'inverse, les étangs utilisés pour une production extensive présentent des communautés plus variables. Cette variabilité dans les assemblages de macrophytes avait également pu être relevée par Francova *et al.* (2019) dans d'autres étangs piscicoles, majoritairement en République Tchèque. Cela est entre autre lié au fait que de nombreuses espèces n'apparaissent qu'une seule fois. Cette observation avait déjà pu être réalisée par Wezel *et al.* (2014), qui avaient relevé une diversité β plus forte que la diversité α ou γ . La plus forte variabilité sur les densités en poissons dans ces groupes-là peut également être un élément explicatif des différences observées sur les communautés. Les étangs de ces deux régions piscicoles diffèrent par leur superficie. Les étangs dombistes font en moyenne une dizaine d'hectares alors que ceux du Midden-Limburg ne dépassent que rarement l'hectare. Il a pu être montré que généralement des surfaces plus importantes contenaient plus d'espèces (Rosenzweig, 1995). Oertli *et al.* (2022) ont montré que spécifiquement pour les macrophytes, il existait une relation positive entre la taille des étangs et leur richesse spécifique. Nos résultats montrent à l'inverse que ce sont les petits étangs du Midden-Limburg qui contiennent la richesse la plus élevée. Néanmoins, il s'agit des étangs sans poissons et l'effet de la gestion apparaît comme étant prédominant sur un éventuel effet de la surface des sites.

Malgré ce turnover significatif entre les communautés de macrophytes des deux régions, certains étangs partagent un grand nombre d'espèces. Cela peut s'expliquer à la fois par des communautés composées d'espèces très communes et largement réparties en Europe mais également par des pratiques et des densités piscicoles assez similaires (Adamek *et al.*, 2015).

Nos résultats ont permis de mettre en évidence que les communautés des étangs dédiés à la production piscicole possédaient des communautés nichées dans les communautés, plus riches, des étangs gérés sans poissons ou avec des densités plus faibles. Cette structure des communautés de macrophytes est observée dans les deux régions mais n'est significative que pour les étangs du Midden-Limburg. L'intensification de la production entraîne donc la perte d'espèces sans l'apparition de nouvelles, qui seraient spécifiques à ces milieux. Dans les étangs utilisés pour la production la plus intensive, seules subsistent les espèces les plus communes, généralistes et qui sont observées dans la majorité des étangs. Il s'agit, pour la plupart, d'hélophytes, poussant sur les berges des étangs. Ces espèces sont moins sensibles à la prédation piscicole mais surtout aux effets de la turbidité (Oertli et Frossard, 2013). Nous pouvons citer *Phragmites australis*, *Phalaris arundinacea* et l'hybride *Typha x glauca*. Concernant les hydrophytes, les espèces les plus communes pour les étangs en gestion extensive et dans les relevés analysés sont *Najas marina* et *N. minor* mais également *Potamogeton crispus*. Elles ont également été identifiées dans des études antérieures (Vanacker, 2016). Sur certains étangs, nous pouvons également noter la présence d'hydrophytes à feuilles flottantes, comme *Nuphar lutea*, qui ont donc un accès à la lumière malgré une eau turbide (Sculthorpe, 1967). De la même manière, des espèces avec une stratégie de développement très rapide, pour lutter contre la prédation (McNaughton, 1984), peuvent être présentes. Ici, nous pouvons évoquer *Lemna minor*, qui est également présente dans les cinq groupes d'étangs. Elle colonise généralement des milieux riches en matière organique et avec des concentrations en nitrates élevées (Francova *et al.*, 2019).

La gestion de la densité piscicole, à travers l'effet principal des poissons sur la turbidité de l'eau, apparaît donc comme un filtre environnemental majeur pour le développement de certains macrophytes. Le niveau d'intensification de la production influence à la fois la diversité mais également la structure des communautés. De fortes densités en poissons vont limiter l'établissement ou la persistance des espèces les plus sensibles à la turbidité ou encore à la prédation directe par les poissons. Ces résultats vont dans le même sens que de nombreuses études réalisées en agriculture terrestre. L'intensification des pratiques agricoles et par conséquent l'homogénéisation des conditions de milieu (habitats et communautés biotiques associées) entraîne une perte significative de biodiversité (Benton *et al.*, 2003) et l'unique maintien d'espèces généralistes (Buhk *et al.*, 2017).

Land sparing et land sharing pour les paysages d'étangs piscicoles

En analysant la diversité et la structure des communautés de macrophytes dans deux systèmes d'étangs piscicoles en Europe, ce travail s'inscrit au sein du débat « land sparing versus land sharing ». Nos résultats ont montré que les étangs gérés sans poissons possédaient systématiquement une diversité plus forte en macrophytes. De plus, l'intensification de la production entraîne la disparition d'espèces sans apparition de nouvelles. Les communautés des étangs en gestion plus intensive

forment des sous-ensembles nichés dans celles des étangs avec des densités piscicoles plus faibles voire des étangs gérés sans poissons. Dans un objectif de conserver la biodiversité des macrophytes, l'alternative du land sparing semble préférable, tout du moins pour une partie des étangs, qui reste encore à définir. Ces résultats vont dans le sens des conclusions d'autres études (Green *et al.*, 2005 ; Ewers *et al.*, 2009 ; Phalan *et al.*, 2011 ; Law et Wilson, 2015 ; Kremen, 2015 ; Balmford *et al.*, 2018).

Néanmoins, dans le cadre de cette stratégie, une partie des étangs sont utilisés pour une production plus intensive (modèle des étangs IF). Or, il est connu, et confirmé par nos travaux, que ces milieux sont généralement pauvres en macrophytes. De ce fait, ils sont dominés par le phytoplancton et sont d'autant plus sensibles aux blooms de cyanobactéries durant la phase estivale (Lemmens *et al.*, 2013). Ces blooms de cyanobactéries peuvent avoir des effets négatifs sur l'écosystème, sa biodiversité mais également sur de nombreux services rendus par les étangs (Kleinteich *et al.* 2012 ; Codd *et al.*, 2016). Ils peuvent également fortement impacter la production piscicole via l'augmentation des risques de désoxygénation de la masse d'eau (Havens, 2008).

Ces éléments montrent, que malgré nos résultats, le système en land sparing n'est pas forcément idéal et qu'il est intéressant de sortir d'un choix binaire, « tout blanc ou tout noir » (Butsic et Kuemmerle, 2015 ; Kremen, 2015). Butsic et Kuemmerle (2015) ont par exemple suggéré qu'un paysage "optimal", pour concilier production agricole et conservation de la biodiversité doit combiner à la fois du land sparing et du land sharing. Cette réflexion s'inscrit parfaitement dans cette thèse d'agroécologie, avec la volonté de concilier différents services. Un paysage d'étangs piscicoles « idéal » pour assurer une production tout en maintenant la diversité des macrophytes pourrait être composé d'étangs gérés sans poissons ou à faible densité mais également d'étangs en gestion extensive, avec un gradient de densité piscicole. Nous avons pu voir que ce type de gestion permettait de maintenir des niveaux intermédiaires de diversité. Cette richesse spécifique en macrophytes doit permettre une meilleure stabilité et résilience de l'écosystème face aux perturbations éventuelles (Lepart, 1997). Le gradient de densité doit permettre de promouvoir la variabilité des communautés. Lemmens *et al.* (2015) ont montré que les étangs gérés sans poissons sont importants, pas seulement pour les macrophytes, mais également pour d'autres groupes d'organismes. Il s'agit de premiers éléments permettant une réflexion sur définition d'une stratégie de gestion à l'échelle du paysage d'étangs.

Dans ce travail, nous nous sommes intéressés uniquement aux macrophytes, de par leur rôle clé dans l'écosystème. Il semblerait pertinent d'intégrer d'autres organismes (plancton, invertébrés, amphibiens et oiseaux par exemple) afin de pouvoir affiner les conclusions concernant l'impact des différentes stratégies de gestion des paysages d'étangs piscicoles. Kremen (2015) avait souligner le fait qu'un petit nombre de taxons ou de variables réponses utilisés pouvait être une limite à ce type d'analyses.

Nous avons analysé la structure des communautés de macrophytes et l'influence de la gestion de la densité piscicole mais nous n'avons pas pu comparer directement les deux stratégies (land sparing dans le Midden-Limburg et land sharing en Dombes), en lien avec le jeu de données disponible. En effet, chaque système est propre à une région et les deux variables ne peuvent donc pas être distinguées dans les analyses. Il apparaît comme très délicat de vouloir comparer des communautés de deux régions alors que celles-ci possèdent des pools d'espèces potentiellement bien différents, ce qui a pu être confirmé par l'analyse de la diversité β . De plus, et ce malgré l'harmonisation des protocoles d'échantillonnage au sein du projet PONDERFUL, les différences de taille entre les étangs des deux régions ont pu entraîner des différences dans l'acquisition des données. En Dombes, le suivi des macrophytes est fait en suivant des transects et à l'aide de cadrats, dont le nombre est proportionnel à la superficie de l'étang. Les courbes d'accumulation des espèces montrent que ces suivis peuvent ne pas être exhaustifs. Suite à cette observation et aux préconisations faites par Vanacker (2016), nous avons fait le choix d'utiliser l'indicateur Jackknife afin d'obtenir une meilleure estimation de la diversité réelle. Pour les étangs du Midden-Limburg, leur petite taille permet une prospection qui se termine lorsqu'aucune nouvelle espèce n'est observée. Ces inventaires sont de ce fait exhaustifs. Nous soulignons ici toute la difficulté d'une homogénéisation des protocoles et des données au sein d'un projet incluant de nombreux acteurs et des milieux pouvant posséder des caractéristiques très diverses.

Comme déjà évoqué en quelques mots, ce travail peut déboucher sur des perspectives de gestion pour les étangs piscicoles à l'échelle du paysage. Bien que non testé dans le contexte de la Dombes, il apparaît clairement que des étangs sans poissons ou avec des densités faibles semblent bénéfiques pour la biodiversité à l'échelle du paysage. Il se pose donc la question de leur intégration. Les étangs sans poissons analysés dans cette thèse ne sont pas des étangs sans gestion. En effet, au même titre que les étangs à vocation piscicole, ils sont vidangés annuellement afin de permettre un retrait des poissons éventuellement présents. Ils représentent donc à la fois des milieux sans revenus (liés à la pisciculture) pour les gestionnaires et entraînent de plus des coûts liés à leur gestion. Comment, de ce fait, réussir à faire accepter leur présence et leur utilité à des acteurs d'une filière déjà fragile ? Est-il possible de « rémunérer » d'une certaine manière les services rendus pour la conservation de la biodiversité ? Cette perte potentielle de production piscicole sur les étangs gérés sans poissons peut, sur un modèle de land sparing, être compensée par des étangs gérés de manière plus intensive. Mais nous avons vu que ce type de gestion a des effets négatifs sur la richesse des communautés de macrophytes et sur de nombreux autres organismes.

Dans le Midden-Limburg, ces étangs sont situés en réserve naturelle (De Wijers, Pays des 1001 étangs). Les activités touristiques liées peuvent éventuellement constituer une source de revenu permettant de financer la gestion et l'absence d'activité piscicole sur cet échantillon d'étangs.

L'autre partie des étangs serait en gestion extensive avec un gradient possible pour les densités de poissons. Cette diversité de situations a pour objectif de fournir des conditions hétérogènes et ainsi d'être également favorable pour la biodiversité à l'échelle du territoire. Une production extensive plutôt qu'intensive a également pour but de limiter les étangs dominés par le phytoplancton et sensibles aux blooms de cyanobactéries. Comme nous l'avons vu, ces blooms sont néfastes à la fois pour la biodiversité et pour la production piscicole et donc contreproductifs dans l'objectif de concilier les deux. Le maintien des étangs piscicoles peut également être favorable pour certains autres taxons comme les oiseaux piscivores (Kloskowski et Nieoczym, 2015 ; Broyer *et al.*, 2018). La gestion doit pouvoir s'adapter aux différents types d'étangs et aux objectifs propres du pisciculteur. Contrairement à ce qui est fait dans le Midden-Limburg sur un hectare, il est plus difficile d'envisager une production « intensive » sur des étangs de plusieurs dizaines d'hectares. Ces milieux ne se prêtent pas facilement à une intensification de la production, qui demande plus d'intrants et un niveau d'intervention plus fort de la part du gestionnaire. La stratégie propre à chaque région d'étang doit donc prendre en compte ces subtilités et caractéristiques intrinsèques.

2. Fronts de Recherche et perspectives scientifiques

Nous venons de discuter les acquis ainsi que les limites de ce travail. De là, nous avons également pu évoquer différentes perspectives de gestion à destination des pisciculteurs et autres acteurs autour des paysages d'étangs piscicoles. Dans ce second temps, nous allons aborder des perspectives scientifiques et les questions de Recherche qui ont pu être soulevées.

Cette thèse a permis de répondre à différentes hypothèses formulées dans le cadre de questions de Recherche plus générales autour des services écosystémiques rendus par les étangs piscicoles et des liens avec les pratiques de gestion appliquées. Néanmoins, cela a également pu faire émerger d'autres questionnements et perspectives scientifiques pour les années à venir.

Suivis sur le temps long et suivis fins à haute fréquence

La première partie portant spécifiquement sur la pratique de l'assec a permis la valorisation de données collectées en Dombes par les équipes de l'ISARA depuis 2007. Cette base comprend plus de 130 étangs-année, avec certains sites ayant été suivis régulièrement et d'autres de manière plus ponctuelle. Ces choix sont faits selon les attentes et objectifs spécifiques de chaque projet finançant les suivis mais également selon les accords et contraintes des pisciculteurs et propriétaires d'étangs impliqués. Dans les analyses, chaque année après assec est donc représentée par un pool d'étangs différent. Ces éléments ont permis de dégager des tendances générales sur le fonctionnement du milieu au cours du cycle de production. Nous avons pu mettre en avant un état instable, lors de la deuxième année, caractérisé par un bon équilibre entre le recouvrement en macrophytes et la concentration en phytoplancton. Cet état est favorisé par la pratique de l'assec et est favorable à la fois pour la biodiversité, mais également pour la production piscicole et le stockage du carbone par les étangs.

Il semble néanmoins intéressant, et tant que possible, de suivre les mêmes étangs au cours du temps. Un suivi sur le temps long pourra permettre d'affiner la compréhension de l'évolution du fonctionnement du milieu, de sa biodiversité et des services rendus en lien avec les pratiques de gestion qui sont appliquées. Tant que nous évoquons ces pratiques, et comme déjà introduit lors de la discussion, il semble également pertinent d'intégrer encore plus dans les analyses tout l'historique de chaque étang. Aujourd'hui, dans la majorité des travaux réalisés sur les étangs piscicoles, mais également sur d'autres milieux, l'effet des pratiques est analysé en utilisant celles appliquées lors du même pas de temps que les suivis réalisés. Or, le fonctionnement d'un milieu, les espèces présentes et toutes les dynamiques ne sont pas seulement le fruit de ces pratiques récentes mais sont issus de tout un historique de gestion, qui a façonné l'écosystème.

Même si peu de pratiques de gestion sont appliquées pour la pisciculture extensive en étang, les modalités de fertilisation, de chaulage ou encore de nourrissage peuvent varier fortement d'un gestionnaire à l'autre. Cela rend d'autant plus complexe les analyses des effets de ces pratiques lorsque l'on souhaite aller plus loin qu'une simple variable binaire (d'application ou non de la pratique). Certains indicateurs, mesurables *in-situ*, peuvent aider à mieux traduire ces pratiques. Nous pouvons par exemple citer le pH des sédiments comme variable qui illustre bien l'historique de chaulage d'un étang. Elle peut donc être utilisée et faciliter des analyses, à la place de quantités de chaux vive, de chaux éteinte, ou d'autres produits calciques qui peuvent être appliqués durant l'assec, sur la pêche pendant la phase hivernale, ou encore directement sur l'eau. Sur la Figure 38, nous pouvons voir toute la variabilité existante pour ce paramètre. Le sol de la Dombes étant de nature plutôt acide, les étangs sans pratique de chaulage possèdent des sédiments avec un pH situé entre 6 et 6,5. A l'inverse, les étangs historiquement chaulés ont des sédiments avec un pH plutôt compris entre 7,5 et 8.

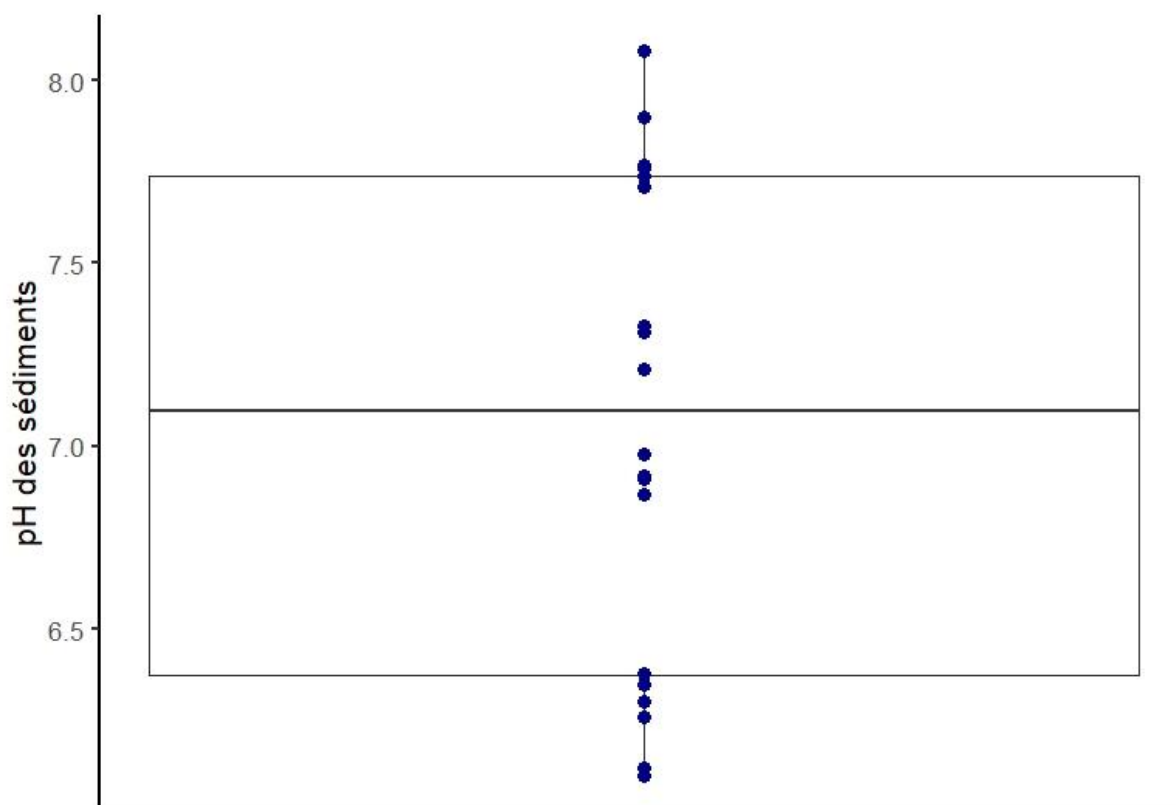


Figure 38 : Variabilité du pH mesuré dans les sédiments sur 20 étangs piscicoles de la Dombes en 2022.

Ces suivis de différents paramètres sédimentaires (L'échantillonnage des sédiments, page 58) sont réalisés par les chercheurs de l'ISARA également depuis de nombreuses années. Ils constituent une base de données importante et qui pourrait être valorisée. A la fois pour illustrer les caractéristiques propres des étangs de cette région mais également afin de détecter d'éventuels seuils ou gammes de valeurs pouvant permettre d'expliquer le fonctionnement du milieu (et donc certains services rendus),

en lien avec les pratiques historiques déjà évoquées. Ces paramètres pouvant être mesurés sur les sédiments sont assez rarement suivis dans le cadre de recherches portant sur les étangs malgré l'importance qu'ils semblent avoir. Cela a par exemple été le cas dans le cadre du projet PONDERFUL. Les données que nous avons utilisées dans ce travail ont pu être collectées sur les mêmes sites mais par des financements issus d'autres projets car des suivis sédimentaires n'ont pas été intégrés par la communauté de scientifiques travaillant dans le cadre du projet PONDERFUL.

Que ce soit dans le cadre du projet PONDERFUL, ou d'autres, de nombreux suivis et mesures sont réalisés sur une seule date. Ces choix sont faits pour des raisons de moyens, qu'ils soient en temps, en main d'œuvre ou encore d'ordre financiers. Bien qu'ayant de nombreuses justifications, ces choix ont un impact fort sur les analyses qu'il est possible de réaliser avec ces données. Comme déjà évoqué à plusieurs reprises, il apparaît comme délicat de chercher à comprendre et à expliquer des processus qui évoluent au cours du temps avec des valeurs « one-shot ».

Afin de mieux comprendre l'évolution d'un étang piscicole au cours de la saison de production, les chercheurs de l'ISARA ont fait le choix de réaliser plusieurs dates d'échantillonnage (majoritairement pour la physico-chimie de l'eau et pour le plancton), s'étalant d'avril à juillet. Mais malgré cela, dans de nombreux cas de figure, ce sont la médiane ou la moyenne de ces valeurs qui sont prises dans les analyses (Vanacker, 2016). L'enjeu principal est de pouvoir les confronter à d'autres suivis (comme ceux pour la biodiversité, avec un échantillonnage unique).

Trajectoires saisonnières des étangs piscicoles

Ces données peuvent être utilisées d'une autre manière. Suite à une analyse multifactorielle (Analyse en Composantes Principales), les différentes dates peuvent être placées sur une carte factorielle et former ainsi la trajectoire de l'étang au cours de la saison (Figure 39). Les étangs sont ainsi discriminés selon deux dimensions principales : un axe vertical qui caractérise la richesse du sédiment (matière organique et phosphore échangeable) et un axe horizontal qui traduit le développement de la biomasse algale généralement observé au cours de la saison. Cette méthodologie a pu être développée dans le cadre d'un travail préliminaire au cours d'un stage de fin d'étude de cycle ingénieur (Girard, 2021). Quelques exemples avec les étangs suivis sur les années 2020-2022 sont disponibles en annexe (Exemples de trajectoires/évolutions saisonnières d'étangs piscicoles (2020/2022)). L'objectif principal est d'intégrer la variation saisonnière et le fonctionnement écologique de l'étang dans les analyses.

Dans les perspectives liées au travail de cette thèse, cette notion de trajectoire ou d'évolution saisonnière pourrait être reprise et intéressante pour plusieurs aspects. Comme démarré dans le mémoire évoqué, elles peuvent servir afin d'analyser les effets de la fertilisation appliquée (Exemples

de trajectoires/évolutions saisonnières d'étangs piscicoles (2020/2022) ; Girard, 2021). En effet, des apports d'azote minéral sont préconisés à certains gestionnaires afin de prévenir les dérives estivales et les blooms de cyanobactéries. L'azote est généralement un facteur limitant dans de nombreux étangs piscicoles de la Dombes et ces apports permettent de contrebalancer le phosphore qui peut être relargué depuis les sédiments.

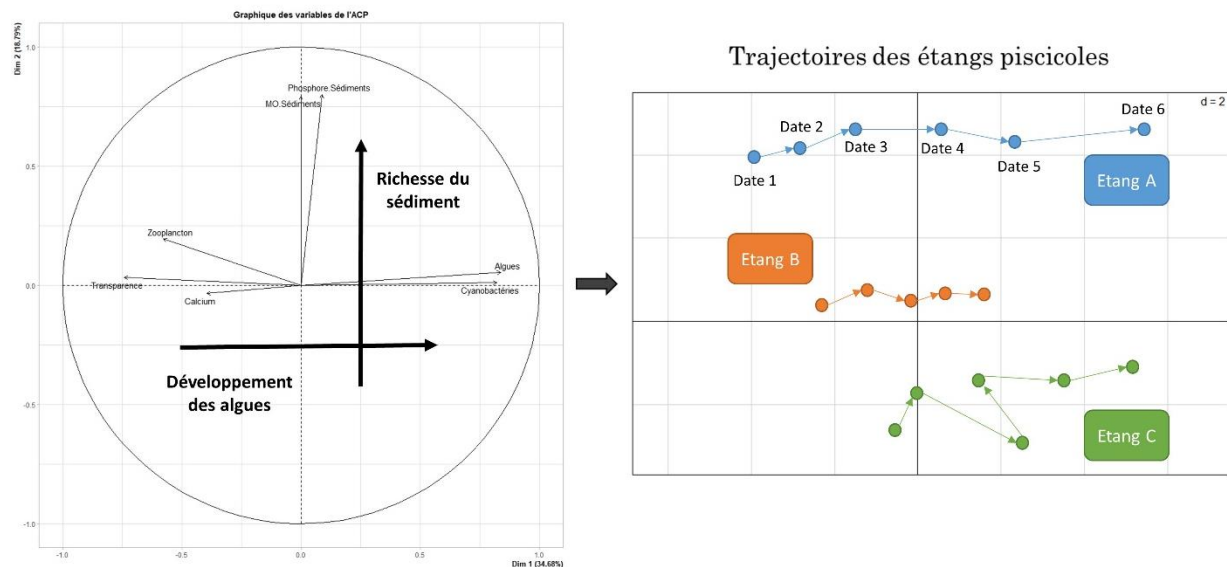


Figure 39 : Illustration de la notion de trajectoire saisonnière d'un étang piscicole, basée sur une analyse multivariée.

En traduisant, à la fois, de la richesse du sédiment et de la dynamique algale au cours de la saison de production, ces trajectoires saisonnières pourraient de plus apporter des éléments intéressants concernant les émissions de gaz à effet de serre et le stockage du carbone. Grâce à notre jeu de données, nous avons pu mettre en évidence un rôle majeur des producteurs primaires sur les différentes composantes des bilans carbone. Néanmoins, pour cela nous avons utilisé une valeur médiane des concentrations en chlorophylle a mesurées sur 6 dates et le recouvrement en macrophytes estimé visuellement à un moment unique en juin ou juillet. Ces données ne traduisent pas forcément correctement la dynamique des producteurs primaires qui a pu avoir lieu tout au long de saison. Nous pouvons par exemple faire l'hypothèse que la dynamique printanière peut, par exemple, pouvoir expliquer certaines émissions observées durant l'été. L'utilisation d'une valeur médiane, bien qu'intégrant mieux la variabilité des données en comparaison à la moyenne, ne traduit pas nécessairement les blooms ayant pu intervenir à certaines périodes. Or, il a pu être montré que ces blooms algaux pouvaient jouer un rôle majeur dans les émissions de gaz à effet de serre (Davidson *et al.*, 2015 ; Fusé *et al.*, 2016 ; Audet *et al.*, 2017 ; Sun *et al.*, 2021 ; Zhang *et al.*, 2022).

Toujours dans la même logique, les suivis de biodiversité réalisés sur une seule date ne permettent pas d'intégrer la dynamique des communautés au cours de la saison et l'effet des pratiques sur ces

dernières. Un projet de thèse éventuel est porté en interne à l'ISARA pour les années à venir et aurait pour objectif à la fois de suivre l'évolution des communautés de macrophytes au cours du printemps mais également de mieux comprendre les processus et les effets des pratiques potentiels sur cette évolution et sur la compétition avec le phytoplancton. Derrière tout ça, l'enjeu est également une meilleure compréhension de ce qui fait, au début de la saison, qu'un étang piscicole est finalement dominé par le phytoplancton ou les macrophytes. D'une manière générale, les petits plans d'eau, dont font partie les étangs piscicoles, rendent plus de services écosystémiques lorsque les communautés de macrophytes sont bien développées (Janssen *et al.*, 2021), justifiant ainsi le choix d'une recherche portant principalement sur ce groupe taxonomique. Nous sommes focalisés majoritairement sur la diversité mais il pourrait être pertinent de s'intéresser également à l'abondance des macrophytes.

Empoisonnage et polyculture

La diversité et les communautés de macrophytes ont été au cœur de ce travail. Nous avons analysé les impacts de la gestion de la densité piscicole sur ces organismes. Pour cette partie, nous avons utilisé la biomasse de poissons totale à la fin de la saison de production (rendement brut), comme indicateur à la fois du niveau d'intensification de la production mais également de ce qu'il s'est passé au cours de la saison. Néanmoins, cette valeur ne traduit pas toutes les différences qu'il peut exister dans les empoisonnages réalisés : que ce soit dans le choix des espèces, de leur biomasse et de la part de chacune ou encore dans les différents stades de développement. Une perspective envisageable serait donc d'intégrer ces différentes informations dans les analyses afin de creuser plus finement l'impact des choix de gestion sur les communautés de macrophytes. Francova *et al.* (2019) avaient déjà souligné la nécessité de considérer les empoisonnages à la fois de manière quantitative mais également qualitative dans les analyses. Nous pouvons faire l'hypothèse qu'un empoisonnage sans carpes n'aura pas le même impact sur le fonctionnement de l'étang et sur sa biodiversité qu'un empoisonnage avec une forte densité. De la même manière, l'apparition de nouvelles espèces comme l'amour blanc (*Ctenopharyngodon idella*), une espèce herbivore asiatique, peut entraîner des impacts directs par prédation sur les macrophytes. Ces questionnements ont été étudiés dans un projet regroupant différents partenaires nationaux et sur plusieurs régions piscicoles françaises. Ils sont poursuivis plus spécifiquement dans un projet à l'échelle de la Dombes, où différents scénarios d'empoisonnage sont testés. Toutes les données collectées dans ce cadre feront l'objet d'analyses dans les années à venir et permettront certainement d'approfondir les connaissances sur les impacts de la gestion piscicole sur les communautés de macrophytes notamment (d'autres groupes taxonomiques sont également échantillonnés). Dans le cadre d'une recherche appliquée et qui se veut collaborative avec les acteurs du terrain, les résultats de ces projets pourront donner des perspectives de gestion, entre autres sur l'élaboration des polycultures piscicoles pour l'avenir. Ces travaux sont

complémentaires de ceux, plus conceptuels et théoriques, menés dans d'autres équipes de recherche (Amoussou *et al.*, 2022 ; Lecoq *et al.*, 2024).

Comme nous l'avons vu dans nos résultats, malgré la tendance claire et significative d'un effet négatif de la densité piscicole sur la richesse spécifique en macrophytes, la relation n'apparaît pas comme parfaitement linéaire. Dans ce cadre-là et avec comme perspectives des préconisations de gestion, il semble pertinent de creuser la piste d'un « tipping-point » ou point de basculement. Il s'agit d'un point à partir duquel survient un changement significatif dans la richesse ou dans l'abondance de différentes espèces (Vanacker, 2016). Une meilleure connaissance de cette valeur seuil, si elle existe, pour des densités globales ou pour la densité espèce par espèce de poisson, apporterait des informations essentielles pour la gestion.

Toujours dans cette partie (Land sharing versus land sparing approaches in fish pond systems: fish stock management as a driver of a nested community structure of macrophytes, page 105), nous avons pu mettre en évidence la plus-value des étangs gérés sans poissons pour promouvoir la diversité des macrophytes, mais également d'autres organismes (Lemmens *et al.*, 2013, 2015). En Dombes, comme dans d'autres paysages d'étangs, cette gestion spécifique de certains étangs n'existe pas ou peu. Des étangs sans poissons peuvent être présents mais ils sont issus d'une déprise de l'activité piscicole, généralement peu lucrative. Contrairement à ceux du Midden-Limburg, ils ne sont plus gérés. Or, cette gestion, qu'elle soit piscicole ou non, apparaît comme essentielle pour éviter la disparition progressive de ces milieux.

Les étangs suivis par les chercheurs de l'ISARA depuis plus de 15 ans sont pour la grande majorité dédiés à la pisciculture et gérés par des membres du groupe technique de l'APPED, regroupant les pisciculteurs les plus « professionnels ». Cet échantillon est donc représentatif de la pisciculture dombiste mais pas de la diversité des étangs de la région. Pour permettre une comparaison entre les étangs piscicoles et les étangs sans gestion, sur leur fonctionnement, leur biodiversité ou encore sur d'autres services comme le stockage du carbone, il est nécessaire d'élargir les suivis. Cela permet d'ouvrir également des perspectives de restauration de ces étangs mais éventuellement aussi d'étangs gérés sans poissons. Ces perspectives scientifiques et de gestion sont en cours de réflexion et intégrées au montage d'un projet Life pour la Dombes.

Comme mentionné à maintes reprises au long de ce document et supporté par nos résultats, les macrophytes jouent un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème, la biodiversité qu'il renferme et d'une manière générale sur les services qu'il rend (comme le stockage du carbone). Des perspectives de recherche existent (dépôt d'un projet Biodiversa+) pour continuer à travailler, à l'échelle de plusieurs paysages d'étangs piscicoles en Europe, sur ces organismes clés. L'objectif est d'approfondir

les relations entre leur diversité, l'adaptation de l'écosystème dans un contexte de changement climatique, les émissions de gaz à effet de serre, le stockage du carbone ou encore la qualité des produits issus de cette pisciculture extensive en étangs, à travers l'analyse d'acides gras insaturés et les transferts dans la chaîne trophique (Luo *et al.*, 2024 ; Yan *et al.*, 2024).

Perspectives sur les bilans carbone

La question du stockage de carbone et des émissions de gaz à effet de serre est un front de recherche relativement récent et encore plus sur les étangs. Ce travail est l'un des premiers à avoir été mené sur les étangs de pisciculture extensive. Cette thématique est également nouvelle dans l'équipe de Recherche de l'ISARA. De par ce côté récent, de multiples perspectives existent et de nombreux processus sont aujourd'hui encore mal connus, nécessitant d'être approfondis. Dans le cadre de la thèse, nous avons fait le choix d'une approche « générale » permettant une première estimation de différentes composantes d'un bilan carbone. Elle a l'avantage de permettre l'obtention de premières tendances mais comporte également de nombreuses limites lorsque l'on rentre dans le détail.

Ce travail devra donc être complété par des suivis plus approfondis, à la fois dans le temps mais également dans l'espace, afin de capter toute la variabilité spatio-temporelle des émissions, mais également du stockage (Ray et Holgerson, 2023 ; Ray *et al.*, 2023). Ces suivis pourront également être réalisés en lien avec l'application de certaines pratiques. Nous pouvons par exemple mentionner la fertilisation azotée avec l'hypothèse qu'elle peut être source d'émissions de N_2O dans un laps de temps suivant l'apport. C'est par exemple le cas en milieu terrestre, où une relation claire existe entre les émissions de N_2O et les apports d'azote (Bouwman, 1996). Ces émissions sont également influencées par de nombreux paramètres du sol (matière organique ou encore pH ; Bouwman *et al.*, 2002) et donc probablement de manière similaire pour les sédiments, renforçant les perspectives et l'intérêt d'analyses approfondies des sédiments. De la même manière, nos résultats n'ont pas permis de montrer de relation claire et significative entre l'historique de chaulage de l'étang et les émissions. Pourtant, Wang *et al.* (2022) avaient montré qu'elle permettait de limiter les émissions de méthane en réduisant l'activité microbienne anaérobie. Des conditions acides entraînent de plus fortes variations de pH et sont favorables aux émissions de gaz à effet de serre (Wurts et Masser, 2004). Ces éléments laissent supposer un effet potentiel de la pratique de chaulage.

Des suivis seront également nécessaires sur certaines phases du cycle de production qui n'ont pas encore été investiguées. Nous faisons ici référence à la période « hivernale », au moment où les étangs sont vidés pour être pêchés mais également aux semaines où ils sont en eau avant le démarrage de la saison suivante. Nous avons fait l'hypothèse que les émissions (et le stockage) sont très faibles durant cette période, en lien avec les températures froides et des processus biogéochimiques ralentis, mais

des mesures permettraient de confirmer ou d'infirmer ce choix. Ces mesures complémentaires prennent d'autant plus leur sens au regard du changement climatique en cours, avec des hivers à tendance moins froide que par le passé.

La phase d'assec a encore été moins étudiée que les années en eau. Les suivis réalisés l'ont été sur une date unique, juste après vidange, ce qui surestime certainement les émissions liées à cette phase du cycle de production. Des mesures régulières tout au long de la saison d'assèchement seront indispensables afin d'obtenir une meilleure estimation et la contribution réelle de cette année particulière dans un bilan carbone à l'échelle d'un cycle de production global. De plus, diverses pratiques sont intégrées à cette année d'assec et n'ont, aujourd'hui, pas encore été prises en compte. D'une manière générale, ces différentes pratiques peuvent avoir une influence sur le fonctionnement de l'étang lors de la remise en eau. Des études antérieures ont été réalisées sur ces questionnements (Robin, 2020) mais n'ont pas fait l'objet d'une valorisation scientifique. La végétation spontanée qui se développe ou la culture qui est implantée permet de capter du carbone, néanmoins il n'est pas forcément stocké sur du long terme et est généralement exporté avec la biomasse végétale.

De récentes études ont montré que la stratification temporaire pouvant intervenir dans certains plans d'eau peu profonds favorise les émissions de gaz à effet de serre (Holgerson *et al.*, 2022 ; Sondergaard *et al.*, 2023 ; Davidson *et al.*, 2024). Durant ces phases, les conditions anoxiques en profondeur entraînent des émissions plus importantes. Aujourd'hui, cette stratification éventuelle des étangs reste peu étudiée. Avec l'oxygène, elle semble être un facteur majeur pour expliquer les dynamiques des émissions (Esposito *et al.*, en révision), potentiellement plus que les conditions écologiques et la physico-chimie de l'eau (Davidson *et al.*, 2024). Dans le cadre des étangs piscicoles de la Dombes, avec une profondeur moyenne de 80 cm, il est difficilement imaginable qu'une stratification durable ait lieu. Néanmoins, cette piste mérite d'être étudiée au niveau de la pêche, zone la plus profonde des étangs, même si elle représente d'un faible pourcentage de la surface totale des étangs. Depuis trois ans, et dans différents projets, des sondes températures ont été placées en surface et en profondeur, en partie pour pouvoir analyser les différences de températures. Des suivis complémentaires au niveau de l'oxygène sont envisagés à l'avenir. En couplant toutes ces données avec de nouvelles mesures des émissions, cela permettrait de valider ou non l'hypothèse de la stratification et des variations d'oxygène et leur rôle dans les émissions de gaz à effet de serre.

L'oxygène joue un rôle clé dans l'écosystème, il est essentiel pour toutes formes de vie et donc pour la production piscicole. De nombreux gestionnaires installent des aérateurs ou des systèmes de brassage de l'eau lors des périodes les plus critiques, généralement en fin d'été, pour pallier au manque d'oxygène, souvent en lien avec un volume d'eau plus faible qu'en début de saison. Des mesures des émissions de gaz à effet de serre, couplées à des suivis de la teneur en oxygène,

pourraient être envisagées à proximité de ces systèmes pour connaître à la fois leur efficacité mais également leurs impacts éventuels.

D'autres services rendus par les étangs piscicoles ?

Dans ce travail, nous avons fait le choix initial de nous intéresser uniquement à trois services écosystémiques principaux rendus par les étangs piscicoles : la production de poisson, leur vocation initiale, mais également la biodiversité qu'ils peuvent renfermer et la quantité de carbone qui peut être stockée. Nous avons également vu en introduction, que de nombreux autres services peuvent être rendus. Pour des perspectives faisant suite à cette thèse, il semble pertinent de continuer à étudier les relations des différentes pratiques de gestion appliquées sur la diversité de ces services. Il semble par exemple nécessaire d'intégrer des aspects économiques, sociaux ou encore culturels. Les paysages d'étangs, comme celui de la Dombes, de par leur origine historique sont ancrés dans des traditions locales. La conservation de ces milieux, passant par leur gestion, est garante du maintien de ces traditions et du patrimoine qu'ils représentent. La reconnaissance des Contributions de la Nature aux Populations, associées aux étangs piscicoles et aux étangs d'une manière plus générale, nécessite encore de nombreux travaux. Elle pourra passer et s'appuyer, comme leur implémentation, par les résultats issus du projet PONDERFUL (Cuenca-Cambronero *et al.*, 2023 ; Bartrons *et al.*, 2024).

Nous avons traité des services rendus par ces milieux pour l'Homme, mais ils peuvent également être sources de dysservices. Ce point est parfaitement illustré par la pratique de l'assec et ses implications. Nos résultats ont à la fois montré qu'en favorisant la recolonisation et le développement des macrophytes lors des premières années en eau, l'assec permettait indirectement un meilleur stockage du carbone au début du cycle. Néanmoins, et à l'inverse, durant l'année d'assec, de fortes émissions de gaz à effet de serre sont mesurées. Nous voyons bien ici le rôle ambivalent de cette pratique, favorisant à la fois un service mais également un dysservice. Arthaud *et al.* (2012) avaient déjà souligné ce point, où les bénéfices d'une Contribution de la Nature aux Populations pouvait se faire au détriment d'une autre. Ce constat implique de repenser une hiérarchisation des services rendus par les étangs et désirés, comme évoqué par Bartrons *et al.* (2024).

Chapitre 6. Conclusion



UN ETANG APRES VIDANGE

Parmi toute la diversité de milieux aquatiques qu'abrite la Terre, les plans d'eau de petite taille ont majoritairement été négligés dans la recherche, dans les politiques ou encore au niveau réglementaire. Pourtant ils peuvent être source de nombreux services écosystémiques et jouer un rôle important dans le contexte actuel de changement global. Représentant entre 30 à 50% des eaux stagnantes mondiales, ils renferment une biodiversité forte comprenant des espèces rares ou menacées, mais ont fortement disparus ces dernières décennies. En Europe, de nombreux paysages d'étangs ont une origine qui remonte au Moyen-âge et une vocation de production extensive de poisson. C'est dans ce contexte spécifique, qu'au cours de ce travail de thèse de doctorat, nous nous sommes intéressés aux relations entre pratiques de gestion, maintien de la biodiversité et stockage de carbone. Les étangs piscicoles de la Dombes ont été notre terrain privilégié de Recherche.

Nos résultats ont permis de montrer que la production piscicole, extensive, n'est pas antinomique avec la conservation de la biodiversité (Figure 40). Des pratiques définies comme agroécologiques, en particulier l'assec, propre à cette région, permettent de maintenir un écosystème jeune, diversifié et par conséquent résilient, avec un fonctionnement assurant une bonne productivité. Le rajeunissement de l'écosystème et la minéralisation de la matière organique accumulée permet une recolonisation des macrophytes, généralement gage de la fourniture d'un plus grand nombre de services écosystémiques. Dans notre travail, nous avons vu qu'elles permettent, entre autres, de favoriser le stockage de carbone. Malgré des résultats illustrant une forte variabilité et la capacité des étangs piscicoles à être de potentiels puits ou sources de carbone pour l'atmosphère, nos travaux ouvrent sur de nouvelles perspectives et sur le rôle que pourraient endosser ces milieux pour une atténuation du changement climatique en cours. Nous avons, de plus, vu qu'une gestion extensive de la production et de la densité piscicole permet de maintenir des niveaux intermédiaires de diversité, par exemple pour les macrophytes. Néanmoins, les étangs gérés sans poissons apparaissent également comme des solutions pertinentes pour favoriser la biodiversité à l'échelle du paysage.

Toutes ces avancées scientifiques permettent de confirmer que les étangs piscicoles, au même titre que les autres types d'étangs, peuvent être considérés comme des Solutions fondées sur la Nature, avec des écosystèmes fournissant de nombreux services. Dans le cadre d'une pisciculture extensive, les pratiques de gestion appliquées permettent d'assurer la pérennité de ces milieux et de ce fait les services rendus (production de poissons, maintien de la biodiversité, stockage de carbone). Même s'il semble dorénavant établi qu'il est possible de concilier des services d'approvisionnement avec des services de support, un travail de hiérarchisation des services souhaités sera nécessaire au regard des effets contraires que peuvent avoir certaines pratiques. Concernant les services de régulation, et spécifiquement sur le stockage de carbone, ce travail ouvre de nombreuses perspectives de recherche pour une meilleure compréhension des processus et l'implication des pratiques piscicoles.

L'agroécologie possède de nombreuses définitions. C'est dans un premier temps une discipline scientifique, principalement à l'interface entre l'agronomie et l'écologie, mais pas seulement. Ces transitions pour les systèmes agricoles ne pourront pas se faire sans une implication des acteurs du terrain. L'agroécologie c'est donc également des pratiques et un travail collaboratif au quotidien avec les agriculteurs, les éleveurs ou encore les pisciculteurs. Toutes ces connaissances et pratiques doivent servir à faire évoluer les systèmes agricoles et alimentaires, les sociétés et les politiques. Ces travaux s'inscrivent, à mon sens, parfaitement dans ce cadre-là, d'une recherche qui se veut appliquée, à la fois pour faire avancer les connaissances scientifiques, mais également pour accompagner les acteurs de la filière piscicole et toutes les parties prenantes autour des paysages d'étangs. Les étangs piscicoles ne sont pas seulement des outils de production, mais surtout des écosystèmes qui peuvent être riches, fournissant de nombreux services pour l'Homme et associés à des pratiques extensives permettant de les faire perdurer.

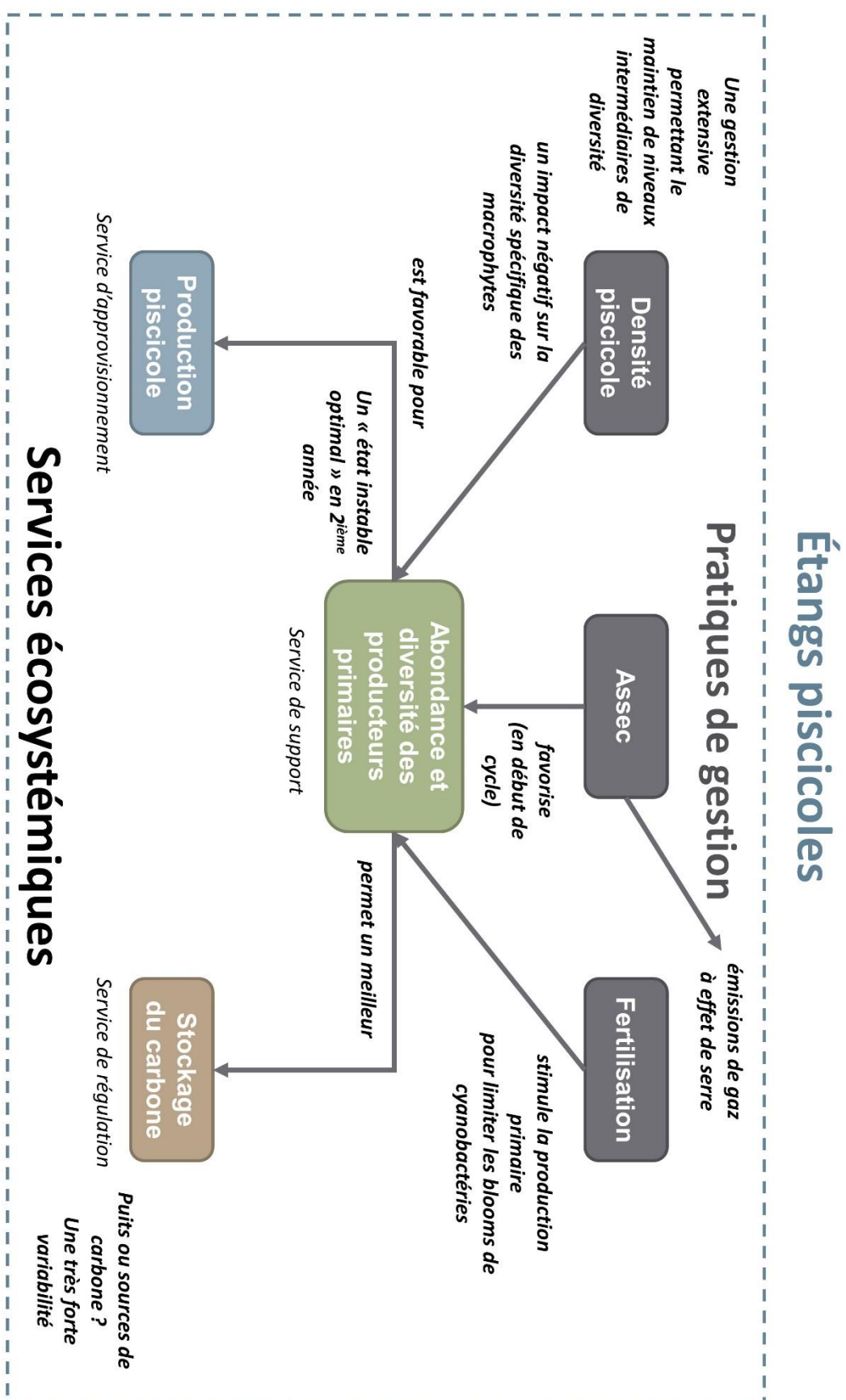


Figure 40 : Schéma général et synthétique reprenant les acquis principaux de cette thèse. Étangs piscicoles et services écosystémiques : relations entre pratiques de gestion, biodiversité et stockage de carbone.

Bibliographie

- Abnizova A, Siemens J, Langer M, Boike J. Small ponds with major impact: The relevance of ponds and lakes in permafrost landscapes to carbon dioxide emissions. *Global Biogeochemical Cycles*. 2012 Jun;26(2):2011GB004237.
- Adamek Z, Mossmer M, Bauer C. Current Issues And Principles Of Common Carp (*Cyprinus Carpio*) Organic Pond Farming In Europe. An Overview. 2015;
- AFNOR. ISO 10694 - Qualité du sol - Dosage du carbone organique et du carbone total après combustion sèche (analyse élémentaire). 1995.
- AFNOR. ISO 13878 - Qualité du sol - Détermination de la teneur totale en azote par combustion sèche ("analyse élémentaire"). 1998.
- AFNOR. NF X31-160 - Qualité des sols - Détermination du phosphore soluble dans une solution à 20 g.l⁻¹ d'acide citrique monohydraté - Méthode Dyer. 1999.
- AFNOR. NF T90-391 - Qualité de l'eau - Détermination de l'indice oligochètes de bioindication lacustre (IOBL). 2005.
- AFNOR. NF EN 15204 - Qualité de l'eau - Norme guide pour le dénombrement du phytoplancton par microscopie inversée (méthode Utermöhl). 2006.
- Akasaka M, Takamura N. Hydrologic connection between ponds positively affects macrophyte α and γ diversity but negatively affects β diversity. *Ecology*. 2012 May;93(5):967–73.
- Altieri MA, Rosset P. Agroecology and the conversion of large-scale conventional systems to sustainable management. *International Journal of Environmental Studies*. 1996 Aug;50(3–4):165–85.
- Amoros C. Branchiopodes. II. Ordres des Cténopodes, Anomopodes, Onychopodes et Haplopodes. In: *Traité de zoologie*. 1996.
- Amoussou N, Thomas M, Pasquet A, Lecocq T. Finding the best match: a ranking procedure of fish species combinations for polyculture development. *Life*. 2022 Aug 26;12(9):1315.
- Andersen E, Baldock D, Bennett H, Beaufoy G, Bignal E, Brouwer F, *et al.* Developing a high nature value farming area indicator. 2004 p. 75.
- Anderson MJ. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). In: Kenett RS, Longford NT, Piegorsch WW, Ruggeri F, editors. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online* [Internet]. 1st ed. Wiley; 2017 [cited 2024 Apr 9]. p. 1–15. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*. 2006 Jun;9(6):683–93.
- Angélibert S, Prunier P, Fischer C, Robin J, Cattaneo F, Vallod D, *et al.* Faune, Flore, Biodiversité. In: *Mares et étangs : Ecologie, conservation, gestion, valorisation*. PPUR Presses polytechniques; 2013.
- APPED. Rapport d'activité 2020. 2021 p. 52.
- APPED. Rapport d'activité 2022. Association de Promotion du Poisson des Etangs de la Dombes; 2022.
- Arce MI, Bengtsson MM, Von Schiller D, Zak D, Täumer J, Urich T, *et al.* Desiccation time and rainfall control gaseous carbon fluxes in an intermittent stream. *Biogeochemistry*. 2021 Sep;155(3):381–400.
- Archer D. The Global Carbon Cycle [Internet]. Princeton University Press; 2011 [cited 2024 Feb 1].

Available from: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/9781400837076/html>

- Arthaud F, Vallod D, Robin J, Wezel A, Bornette G. Short-term succession of aquatic plant species richness along ecosystem productivity and dispersal gradients in shallow lakes. Munzbergova Z, editor. *J Veg Sci*. 2013 Jan;24(1):148–56.
- Aubin J, Robin J, Wezel A, Thomas M. Agroecological management in fish pond systems. In: *Agroecological Practices for Sustainable Agriculture : Pinciples, Applications, and Making the Transition*. 1ère édition. World Scientific Europe Ltd; 2017.
- Audet J, Carstensen MV, Hoffmann CC, Lavaux L, Thiemer K, Davidson TA. Greenhouse gas emissions from urban ponds in Denmark. *Inland Waters*. 2020 Jul 2;10(3):373–85.
- Audet J, Neif ÉM, Cao Y, Hoffmann CC, Lauridsen TL, Larsen SE, *et al*. Heat-wave effects on greenhouse gas emissions from shallow lake mesocosms. *Freshw Biol*. 2017 Jul;62(7):1130–42.
- Avocat C. La Dombes, milieu naturel ou milieu en équilibre ? Introduction à une éco-géographie de l'espace dombiste. *geoca*. 1975;50(1):35–58.
- Ayub M, Boyd CE, Teichert-Coddington D. Effects of Urea Application, Aeration, and Drying on Total Carbon Concentrations in Pond Bottom Soils. *The Progressive Fish-Culturist*. 1993 Jul;55(3):210–3.
- Bachasson B. Mise en valeur des étangs. 3e éd. revue et mise à jour. Paris: Éd. Tec & doc; 2012. (Agriculture d'aujourd'hui).
- Badiou P, Goldsborough LG, Wrubleski D. Impacts of the Common Carp on freshwater ecosystems: a review. 2011;
- Badiou PHJ, Goldsborough LG. Ecological impacts of an exotic benthivorous fish, the common carp (*Cyprinus carpio* L.), on water quality, sedimentation, and submerged macrophyte biomass in wetland mesocosms. *Hydrobiologia*. 2015 Aug;755(1):107–21.
- Bajer PG, Sullivan G, Sorensen PW. Effects of a rapidly increasing population of common carp on vegetative cover and waterfowl in a recently restored Midwestern shallow lake. *Hydrobiologia*. 2009 Oct;632(1):235–45.
- Balmford B, Green RE, Onial M, Phalan B, Balmford A. How imperfect can land sparing be before land sharing is more favourable for wild species? Struebig M, editor. *J Appl Ecol*. 2019 Jan;56(1):73–84.
- Banas D, Masson G, Leglize L. Limitation of sediment export during the draining operation of an extensive pond: the combination with a natural wetland. *SIL Proceedings, 1922-2010*. 2001 Sep;27(7):3982–5.
- Banas D, Masson G, Leglize L, Pihan JC. Sedimentation in fish ponds: estimation of total flux with new sediment traps. *SIL Proceedings, 1922-2010*. 2002 Jul;28(2):944–7.
- Banas D, Masson G, Leglize L, Usseglio-Polatera P, Boyd CE. Assessment of sediment concentration and nutrient loads in effluents drained from extensively managed fishponds in France. *Environmental Pollution*. 2008 Apr;152(3):679–85.
- Barbault R. *Écologie générale: structure et fonctionnement de la biosphère*. 6e éd. Paris: Dunod; 2008. (Sciences sup).
- Barbe J, Schlumberger O, Bouretz N. Utilisation du phytoplancton pour estimer la production piscicole potentielle des étangs. *Bull Fr Pêche Piscic*. 1999;(355):387–402.
- Barbe J, Schlumberger O, Bouretz N. Évaluation de la production piscicole potentielle des étangs. 2000;

- Barica J, Kling H, Gibson J. Experimental Manipulation of Algal Bloom Composition by Nitrogen Addition. *Can J Fish Aquat Sci.* 1980 Jul 1;37(7):1175–83.
- Barko JW, James WF. Effects of Submerged Aquatic Macrophytes on Nutrient Dynamics, Sedimentation, and Resuspension. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K, editors. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes* [Internet]. New York, NY: Springer New York; 1998 [cited 2024 Feb 27]. p. 197–214. (Caldwell MM, Heldmaier G, Lange OL, Mooney HA, Schulze ED, Sommer U, editors. *Ecological Studies*; vol. 131). Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4612-0695-8_10
- Barton K. MuMIn: multi-model inference. 2023.
- Bartosiewicz M, Laurion I, Clayer F, Maranger R. Heat-wave effects on oxygen, nutrients, and phytoplankton can alter global warming potential of gases emitted from a small shallow lake. *Environ Sci Technol.* 2016 Jun 21;50(12):6267–75.
- Bartosiewicz M, Laurion I, MacIntyre S. Greenhouse gas emission and storage in a small shallow lake. *Hydrobiologia.* 2015 Sep;757(1):101–15.
- Bartout P, Touchart L. L'inventaire des plans d'eau français : outil d'une meilleure gestion des eaux de surface: *Annales de géographie.* 2013 Jun 20;n° 691(3):266–89.
- Bartrons M, Trochine C, Blicharska M, Oertli B, Lago M, Brucet S. Unlocking the potential of ponds and pondscapes as nature-based solutions for climate resilience and beyond: Hundred evidences. *Journal of Environmental Management.* 2024 May;359:120992.
- Bastviken D, Nygren J, Schenk J, Parellada Massana R, Duc NT. Technical note: Facilitating the use of low-cost methane (CH₄) sensors in flux chambers – calibration, data processing, and an open-source make-it-yourself logger. *Biogeosciences.* 2020 Jul 14;17(13):3659–67.
- Bastviken D, Sundgren I, Natchimuthu S, Reyier H, Gålfalk M. Technical Note: Cost-efficient approaches to measure carbon dioxide (CO₂) fluxes and concentrations in terrestrial and aquatic environments using mini loggers. *Biogeosciences.* 2015 Jun 24;12(12):3849–59.
- Bastviken D, Tranvik LJ, Downing JA, Crill PM, Enrich-Prast A. Freshwater methane emissions offset the continental carbon sink. *Science.* 2011 Jan 7;331(6013):50–50.
- Bates DM. lme4: Mixed-effects modeling with R. 2010;131.
- Battin TJ, Kaplan LA, Findlay S, Hopkinson CS, Marti E, Packman AI, *et al.* Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nature Geosci.* 2008 Feb;1(2):95–100.
- Battin TJ, Luysaert S, Kaplan LA, Aufdenkampe AK, Richter A, Tranvik LJ. The boundless carbon cycle. *Nature Geosci.* 2009 Sep;2(9):598–600.
- Bätzing W. Nutzungskonflikte zwischen Teichwirtschaft, Naturschutz und Freizeitinteressen im Aischgrund. Probleme und Potenziale bei der Aufwertung des „Aischgründer Karpfens" zum Qualitätsregionalprodukt. *Mitteilungen Der Fränkischen Geographischen Gesellschaft.* 2013;81–100.
- Bazzanti M, Bella VD, Seminara M. Factors Affecting Macroinvertebrate Communities in Astatic Ponds in Central Italy. *Journal of Freshwater Ecology.* 2003 Dec;18(4):537–48.
- Beaulieu JJ, McManus MG, Nietch CT. Estimates of reservoir methane emissions based on a spatially balanced probabilistic-survey. *Limnology & Oceanography* [Internet]. 2016 Nov [cited 2024 Jul 23];61(S1). Available from: <https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/lno.10284>
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. *Ecology: individuals, populations, and communities.* 2. ed.,

- reprinted. Boston: Blackwell; 1995.
- Beillouin D, Ben-Ari T, Malézieux E, Seufert V, Makowski D. Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services. *Global Change Biology*. 2021 Oct;27(19):4697–710.
- Bensin BM. Agroecological characteristics description and classification of the local corn varieties. 1928;
- Bensin BM. Agroecological Exploration in the Soto la Marina Region, Mexico. *Geographical Review*. 1935 Apr;25(2):285.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*. 2003 Apr;18(4):182–8.
- Bérard L, Marchenay P. Complexité sociale et fonctionnement du système agropiscicole des étangs de la Dombes. Colloque “Zones Humides Continentales, Des Chercheurs Aux Gestionnaires.”; 2003.
- Bérard L, Marchenay P. L’activité piscicole dans les étangs de la Dombes. 2ème Séminaire de l’Ecodéveloppement - “Qualité, Environnement, Marché,”; 2006.
- Bérard L, Marchenay P. Les étangs de la Dombes (France). In: *Agricultures Singulières*. Paris; 2008.
- Bernard A, Lebreton P. Les oiseaux de la Dombes : une mise à jour. 2007;
- Bērziņš B, Pejler B. Rotifer occurrence in relation to oxygen content. *Hydrobiologia*. 1989 Oct;183(2):165–72.
- Beudou J, Martin G, Ryschawy J. Cultural and territorial vitality services play a key role in livestock agroecological transition in France. *Agron Sustain Dev*. 2017 Aug;37(4):36.
- Biggs J, Corfield A, Walker D, Whitfield M, Williams P. New approaches to the management of ponds. 1994;15.
- Biggs J, Von Fumetti S, Kelly-Quinn M. The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers. *Hydrobiologia*. 2017 Jun;793(1):3–39.
- Biggs J, Williams P, Whitfield M, Nicolet P, Weatherby A. 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquatic Conservation*. 2005 Nov;15(6):693–714.
- Billard A. L’étang de Dombes. Insertion dans le paysage agraire. *Bull Fr Piscic*. 1979;(272):71–93.
- Bíró P. Management of pond ecosystems and trophic webs. *Aquaculture*. 1995 Jan;129(1–4):373–86.
- Bodet JM, Hacala S, Aubert C, Texier C. Fertiliser avec les engrais de ferme. Institut de l’élevage. ITAVI; ITCF; ITP; 2001.
- Boix D, Gascón S, Sala J, Martinoy M, Gifre J, Quintana XD. A new index of water quality assessment in Mediterranean wetlands based on crustacean and insect assemblages: the case of Catalunya (NE Iberian peninsula). *Aquatic Conservation*. 2005 Nov;15(6):635–51.
- Boix D, Sala J, Moreno-Amich R. The faunal composition of espolla pond (ne iberian peninsula): the neglected biodiversity of temporary waters. *Wetlands*. 2001 Dec;21(4):577–92.
- Borges AV, Abril G, Darchambeau F, Teodoru CR, Deborde J, Vidal LO, *et al*. Divergent biophysical controls of aquatic CO₂ and CH₄ in the World’s two largest rivers. *Sci Rep*. 2015 Oct 23;5(1):15614.

- Bouwman AF. Direct emission of nitrous oxide from agricultural soils. *Nutr Cycl Agroecosyst*. 1996;46(1):53–70.
- Bouwman AF, Boumans LJM, Batjes NH. Modeling global annual N₂O and NO emissions from fertilized fields. *Global Biogeochemical Cycles* [Internet]. 2002 Dec [cited 2024 Jul 15];16(4). Available from: <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2001GB001812>
- Boyd CE. Water quality in ponds for aquaculture. Alabama: Auburn University; 1990.
- Boyd CE, Pippopinyo S. Factors affecting respiration in dry pond bottom soils. *Aquaculture*. 1994 Mar;120(3–4):283–93.
- Boyd CE, Wood CW, Chaney PL, Queiroz JF. Role of aquaculture pond sediments in sequestration of annual global carbon emissions. *Environmental Pollution*. 2010 Aug;158(8):2537–40.
- Boyd CE, Wood CW, Thunjai T. Aquaculture pond bottom soil quality management. 2002;45.
- Braun-Blanquet J. *Plant Sociology: The Study of Plant Communities*. 1932.
- Breukelaar AW, Lammens EHRR, Breteler JGPK, Tatrai I. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll a. *Freshwater Biol*. 1994 Aug;32(1):113–21.
- Brönmark C, Hansson LA. *The biology of lakes and ponds*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press; 2005. (Biology of habitats).
- Brothers SM, Hilt S, Meyer S, Köhler J. Plant community structure determines primary productivity in shallow, eutrophic lakes. *Freshwater Biology*. 2013 Nov;58(11):2264–76.
- Broyer J, Curtet L. Biodiversity and fish farming intensification in French fishpond systems. *Hydrobiologia*. 2012 Sep;694(1):205–18.
- Brunet G. Environnement, structures sociales et régime démographique: La Dombes du XVIII^{ème} au début du XX^{ème} siècle. *eps* [Internet]. 2014 May 28 [cited 2024 Jul 23];(2014/1). Available from: <http://journals.openedition.org/eps/5614>
- Buhk C, Alt M, Steinbauer MJ, Beierkuhnlein C, Warren SD, Jentsch A. Homogenizing and diversifying effects of intensive agricultural land-use on plant species beta diversity in Central Europe — A call to adapt our conservation measures. *Science of The Total Environment*. 2017 Jan;576:225–33.
- Burnham KP, Anderson DR. *Model selection and multi-model inference*. Second Edition. 2004.
- Burny J. Bijdrage tot de historische ecologie van de Limburgse Kempen (1910 - 1950): tweehonderd gesprekken samengevat. Maastricht: Natuurhistorisch Genootschap in Limburg; 1999. (Publications van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg).
- Butsic V, Kuemmerle T. Using optimization methods to align food production and biodiversity conservation beyond land sharing and land sparing. *Ecological Applications*. 2015 Apr;25(3):589–95.
- Camargo JA, Alonso Á. Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment. *Environment International*. 2006 Aug;32(6):831–49.
- Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, *et al*. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American J of Botany*. 2011 Mar;98(3):572–92.
- Carpenter SR, Lodge DM. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*. 1986 Jan;26:341–70.

- CBD (Convention on Biological Diversity). Global Biodiversity Outlook 4. Montréal, Canada; 2014 p. 155.
- Céréghino R, Biggs J, Oertli B, Declerck S. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. In: Oertli B, Céréghino R, Biggs J, Declerck S, Hull A, Miracle MR, editors. Pond Conservation in Europe [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2007 [cited 2022 Nov 29]. p. 1–6. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-9088-1_1
- Cevasco R, Moreno D. Rural Landscapes: The Historical Roots of Biodiversity. In: Agnoletti M, editor. Italian Historical Rural Landscapes [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2013 [cited 2024 Jun 13]. p. 141–52. (Environmental History; vol. 1). Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-5354-9_4
- Chambers PA, Lacoul P, Murphy KJ, Thomaz SM. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia*. 2008 Jan;595(1):9–26.
- Chen J, Jin Q, Shi R, Xu X, Zhao S, Ji M, *et al.* Synchronous nutrient controlled-release of greenhouse gases during mineralization of sediments from different lakes. *Bull Environ Contam Toxicol*. 2020a Jul;105(1):76–85.
- Chen J, Su H, Zhou G, Dai Y, Hu J, Zhao Y, *et al.* Effects of benthivorous fish disturbance and snail herbivory on water quality and two submersed macrophytes. *Science of The Total Environment*. 2020b Apr;713:136734.
- Christenhusz MJM, Fay MF, Chase MW. Plants of the world: an illustrated encyclopedia of vascular plants. Richmond, Surrey : Chicago: Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew ; The University of Chicago Press; 2017.
- Chuzeville N, Bernard S, Robin J. Innovations agroécologiques pour la filière piscicole de la Dombes. APPED - Chambre d'Agriculture de l'Ain - Isara; 2018 p. 25.
- Codd GA, Meriluoto J, Metcalf JS. Introduction: Cyanobacteria, Cyanotoxins, Their Human Impact, and Risk Management. In: Meriluoto J, Spoof L, Codd GA, editors. Handbook of Cyanobacterial Monitoring and Cyanotoxin Analysis [Internet]. 1st ed. Wiley; 2016 [cited 2023 Aug 22]. p. 1–8. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781119068761.ch1>
- Cole JJ, Caraco NF, Kling GW, Kratz TK. Carbon Dioxide Supersaturation in the Surface Waters of Lakes. *Science*. 1994 Sep 9;265(5178):1568–70.
- Cole JJ, Prairie YT, Caraco NF, McDowell WH, Tranvik LJ, Striegl RG, *et al.* Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*. 2007 Feb;10(1):172–85.
- Conseil des communautés européennes. Directive 92/43/CEE concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages. 1992.
- Corli A, Rossi G, Orsenigo S, Abeli T. Biological flora of Central Europe: *Marsilea quadrifolia* L. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2021 Dec;53:125641.
- Costanza R, d'Arge R, De Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, *et al.* The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*. 1997 May;387(6630):253–60.
- Coutts AM, Tapper NJ, Beringer J, Loughnan M, Demuzere M. Watering our cities: The capacity for Water Sensitive Urban Design to support urban cooling and improve human thermal comfort in the Australian context. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*. 2013 Feb;37(1):2–28.

- Cuenca-Cambronero M, Blicharska M, Perrin JA, Davidson TA, Oertli B, Lago M, *et al.* Challenges and opportunities in the use of ponds and pondscapes as Nature-based Solutions. *Hydrobiologia*. 2023 Sep;850(15):3257–71.
- Daily GC. Introduction: what are ecosystem services? 1997.
- Davidson TA, Audet J, Jeppesen E, Landkildehus F, Lauridsen TL, Søndergaard M, *et al.* Synergy between nutrients and warming enhances methane ebullition from experimental lakes. *Nature Clim Change*. 2018 Feb;8(2):156–60.
- Davidson TA, Audet J, Svenning JC, Lauridsen TL, Søndergaard M, Landkildehus F, *et al.* Eutrophication effects on greenhouse gas fluxes from shallow-lake mesocosms override those of climate warming. *Glob Change Biol*. 2015 Dec;21(12):4449–63.
- Davidson TA, Søndergaard M, Audet J, Levi E, Esposito C, Bucak T, *et al.* Temporary stratification promotes large greenhouse gas emissions in a shallow eutrophic lake. *Biogeosciences*. 2024 Jan 3;21(1):93–107.
- Davies B, Biggs J, Williams P, Whitfield M, Nicolet P, Sear D, *et al.* Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2008 May;125(1–4):1–8.
- De Meester L, Declerck S, Stoks R, Louette G, Van De Meutter F, De Bie T, *et al.* Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation*. 2005 Nov;15(6):715–25.
- Deacon EL. Sea-air gas transfer: The wind speed dependence. *Boundary-Layer Meteorol*. 1981 Aug;21(1):31–7.
- Declerck S, Vandekerckhove J, Johansson L, Muylaert K, Conde-Porcuna JM, Van Der Gucht K, *et al.* Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology*. 2005 Jul;86(7):1905–15.
- Decocq G, Dupouey JL, Bergès L. Dynamiques forestières à l'ère anthropocène : mise au point sémantique et proposition de définitions écologiques. *Rev For Fr*. 2021 Dec 7;73(1):21–52.
- Deemer BR, Harrison JA, Li S, Beaulieu JJ, DelSontro T, Barros N, *et al.* Greenhouse Gas Emissions from Reservoir Water Surfaces: A New Global Synthesis. *BioScience*. 2016 Nov 1;66(11):949–64.
- DelSontro T, Beaulieu JJ, Downing JA. Greenhouse gas emissions from lakes and impoundments: Upscaling in the face of global change. *Limnol Oceanogr Letters*. 2018 Jun;3(3):64–75.
- Den Hartog C, Segal S. A new classification of the water plant communities. *Acta Botanica Neerlandica*. 1964 Oct;13(3):367–93.
- Díaz S, Demissew S, Carabias J, Joly C, Lonsdale M, Ash N, *et al.* The IPBES Conceptual Framework — connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 2015 Jun;14:1–16.
- Didier S. Le plancton en étangs piscicoles extensifs : production et exportation. 2003.
- Dierschke H. Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden. Stuttgart: Ulmer; 1994. (UTB für Wissenschaft Grosse Reihe Botanik, Ökologie, Agrar- und Forst- wissenschaften).
- Dillon PJ, Molot LA. Effect of landscape form on export of dissolved organic carbon, iron, and phosphorus from forested stream catchments. *Water Resources Research*. 1997 Nov;33(11):2591–600.
- Dimitrov M. Mineral fertilization of carp ponds in polycultural rearing. *Aquaculture*. 1974 Jun;3(3):273–

85.

- Dong B, Xi Y, Cui Y, Peng S. Quantifying Methane Emissions from Aquaculture Ponds in China. *Environ Sci Technol*. 2023 Jan 31;57(4):1576–83.
- Downing JA. Emerging global role of small lakes and ponds: little things mean a lot. *Limnetica*. 2010 Jun 15;29(1):9–24.
- Downing JA, Prairie YT, Cole JJ, Duarte CM, Tranvik LJ, Striegl RG, *et al*. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnol Oceanogr*. 2006 Sep;51(5):2388–97.
- Duarte CM, Prairie YT. Prevalence of Heterotrophy and Atmospheric CO₂ Emissions from Aquatic Ecosystems. *Ecosystems*. 2005 Nov;8(7):862–70.
- Dugan P, editor. *Wetlands in danger*. Reprinted. London: Beazley; 1994. (A Mitchell Beazley world conservation atlas).
- Dumont B, Fortun-Lamothe L, Jouven M, Thomas M, Tichit M. Prospects from agroecology and industrial ecology for animal production in the 21st century. *Animal*. 2013;7(6):1028–43.
- Edvardsen A, Økland RH. Variation in plant species richness in and adjacent to 64 ponds in SE Norwegian agricultural landscapes. *Aquatic Botany*. 2006 Aug;85(2):79–91.
- EFSE. La séquestration de carbone par les écosystèmes en France. 2019 p. 102.
- Ekroos J, Olsson O, Rundlöf M, Wätzold F, Smith HG. Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? *Biological Conservation*. 2014 Apr;172:65–71.
- Eriksson O. The importance of traditional agricultural landscapes for preventing species extinctions. *Biodivers Conserv*. 2021 Apr;30(5):1341–57.
- Esposito C, Audet J, Levi EE, Davidson TA. Stratification is a key driver of greenhouse gas emissions in ponds. *En révision*;
- Esposito C, Nijman TPA, Veraart AJ, Audet J, Levi EE, Lauridsen TL, *et al*. Activity and abundance of methane-oxidizing bacteria on plants in experimental lakes subjected to different nutrient and warming treatments. *Aquatic Botany*. 2023 Mar;185:103610.
- European Pond Conservation Network. *Value Ponds in the 21st Century : Eyes of the Landscape*. Berlin; 2010.
- Evans D. Building the European Union's Natura 2000 network. *NC*. 2012 Mar 14;1:11–26.
- Ewers RM, Scharlemann JPW, Balmford A, Green RE. Do increases in agricultural yield spare land for nature? *Global Change Biology*. 2009 Jul;15(7):1716–26.
- Fijan NN, Mawdesley-Thomas LE. Infectious dropsy in carp—a disease complex. In: *Diseases of fish*. 1972.
- Finlay K, Vogt RJ, Simpson GL, Leavitt PR. Seasonality of pCO₂ in a hard-water lake of the northern Great Plains: The legacy effects of climate and limnological conditions over 36 years. *Limnology & Oceanography* [Internet]. 2019 Jan [cited 2023 Sep 11];64(S1). Available from: <https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/lno.11113>
- Fischer J, Hartel T, Kuemmerle T. Conservation policy in traditional farming landscapes: Conserving traditional farming landscapes. *Conservation Letters*. 2012 Jun;5(3):167–75.
- Flickinger DL, Costa GA, Dantas DP, Proença DC, David FS, Durborow RM, *et al*. The budget of carbon in the farming of the Amazon river prawn and tambaqui fish in earthen pond monoculture and integrated multitrophic systems. *Aquaculture Reports*. 2020 Jul;17:100340.

- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, *et al.* Global Consequences of Land Use. *Science*. 2005 Jul 22;309(5734):570–4.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, *et al.* Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2004 Dec 15;35(1):557–81.
- Fontanilles A, Robin J, Rouifed S, Guerin M, Vanacker M, Arthaud F, *et al.* Disturbance and resilience of aquatic plant communities in fish ponds after temporary dry periods. 2023;
- Forel FA. Le Léman : Monographie Limnologique. 1904.
- Fournier JY, Fouque C, Rau PDD. An assessment of the importance of the Dombes region, France, for wintering wildfowl. 2009;(2).
- Fox J, Weisberg S. An R Companion to Applied Regression. 2019.
- FranceAgriMer. Chiffres-clés des filières pêche et aquaculture en France - Données 2023. FranceAgriMer; 2024 p. 39.
- Francis C, Lieblein G, Gliessman S, Breland TA, Creamer N, Harwood R, *et al.* Agroecology: The Ecology of Food Systems. *Journal of Sustainable Agriculture*. 2003 Jul 17;22(3):99–118.
- Francová K, Šumberová K, Janauer GA, Adámek Z. Effects of fish farming on macrophytes in temperate carp ponds. *Aquacult Int*. 2019 Apr;27(2):413–36.
- Francová K, Šumberová K, Kučerová A, Šorf M, Grill S, Exler N, *et al.* Drivers of plant species composition of ecotonal vegetation in two fishpond management types. *Wetlands Ecol Manage*. 2021 Feb;29(1):93–110.
- Fusé VS, Priano ME, Williams KE, Gere JJ, Guzmán SA, Gratton R, *et al.* Temporal variation in methane emissions in a shallow lake at a southern mid latitude during high and low rainfall periods. *Environ Monit Assess*. 2016 Oct;188(10):590.
- Gaillard J, Thomas M, Lazartigues A, Bonnefille B, Pallez C, Dauchy X, *et al.* Potential of barrage fish ponds for the mitigation of pesticide pollution in streams. *Environ Sci Pollut Res*. 2016 Jan;23(1):23–35.
- Girard L. Agroécologie en pisciculture extensive : Choix d’indicateurs et ébauche d’un outil d’aide à la décision. Lyon: Isara; 2021 p. 67.
- Girard L, Wezel A, Robin J. Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation. *Open Res Europe*. 2023 Aug 18;3:125.
- Gliessman S. Defining Agroecology. *Agroecology and Sustainable Food Systems*. 2018 Jul 3;42(6):599–600.
- Goldsborough LG, Wrubleski D. The decline of Delta Marsh, an internationally significant wetland in south-central Manitoba. 2001.
- Green RE, Cornell SJ, Scharlemann JPW, Balmford A. Farming and the Fate of Wild Nature. *Science*. 2005 Jan 28;307(5709):550–5.
- Gregg R, Elias J, Alonso I, Crosher I, Muto P, Morecroft M. Carbon storage and sequestration by habitat: a review of the evidence (second edition). 2nd ed. UK: Natural England; 2021.
- Grinham A, Albert S, Deering N, Dunbabin M, Bastviken D, Sherman B, *et al.* The importance of small artificial water bodies as sources of methane emissions in Queensland, Australia. *Hydrol Earth*

- Syst Sci. 2018 Oct 15;22(10):5281–98.
- Grygierek E. Plankton as an ecological indication of the influence of the farming measures on pond biocenosis. 1979;
- Haines-Young R, Potschin M. Paper prepared following consultation on CICES Version 4, September 2012. 2012;
- Haines-Young R, Potschin-Young M. Revision of the Common International Classification for Ecosystem Services (CICES V5.1): A Policy Brief. OE. 2018 Jun 11;3:e27108.
- Hansson LA, Bronmark C, Anders Nilsson P, Abjornsson K. Conflicting demands on wetland ecosystem services: nutrient retention, biodiversity or both? *Freshwater Biol.* 2005 Apr;50(4):705–14.
- Havens KE. Cyanobacteria blooms: effects on aquatic ecosystems. 2008;15.
- Hettinger T, Muller-Wecker H. [Histological and chemical changes of the skeletal musculature in atrophy]. *Arbeitsphysiologie.* 1954;15(5):459–65.
- Hidding B, Bakker ES, Hootsmans MJM, Hilt S. Synergy between shading and herbivory triggers macrophyte loss and regime shifts in aquatic systems. *Oikos.* 2016 Oct;125(10):1489–95.
- Higgins SL, Thomas F, Goldsmith B, Brooks SJ, Hassall C, Harlow J, *et al.* Urban freshwaters, biodiversity, and human health and well-being: Setting an interdisciplinary research agenda. *WIREs Water.* 2019 Mar;6(2):e1339.
- Hill MJ, Greaves HM, Sayer CD, Hassall C, Milin M, Milner VS, *et al.* Pond ecology and conservation: research priorities and knowledge gaps. *Ecosphere.* 2021 Dec;12(12):e03853.
- Hill MJ, Hassall C, Oertli B, Fahrig L, Robson BJ, Biggs J, *et al.* New policy directions for global pond conservation. *CONSERVATION LETTERS.* 2018 Sep;11(5):e12447.
- Hillbricht-Ilkowska A, Patalas K. Methods of estimate of the production and biomass and some problems of the quantitative zooplankton methodology. 1967;
- Hilt S, Brothers S, Jeppesen E, Veraart AJ, Kosten S. Translating Regime Shifts in Shallow Lakes into Changes in Ecosystem Functions and Services. *BioScience.* 2017 Oct 1;67(10):928–36.
- HLPE. HLPE Report #14 - Agroecological and other innovative approaches for sustainable agriculture and food systems that enhance food security and nutrition. 2019;163.
- Holgerson MA, Lambert MR, Freidenburg LK, Skelly DK. Suburbanization alters small pond ecosystems: shifts in nitrogen and food web dynamics. *Can J Fish Aquat Sci.* 2018 Apr;75(4):641–52.
- Holgerson MA, Ray NE, Russ C. High rates of carbon burial linked to autochthonous production in artificial ponds. 2024;
- Holgerson MA, Raymond PA. Large contribution to inland water CO₂ and CH₄ emissions from very small ponds. *Nature Geosci.* 2016 Mar;9(3):222–6.
- Homan RN, Windmiller BS, Reed JM. Critical thresholds associated with habitat loss for two vernal pool-breeding amphibians. *Ecological Applications.* 2004 Oct;14(5):1547–53.
- Horvath L, Tamas G, Seagrave C. *Carp and Pond Fish Culture.* Seconde Edition. John Wiley & Sons; 2002.
- Huttunen JT, Alm J, Liikanen A, Juutinen S, Larmola T, Hammar T, *et al.* Fluxes of methane, carbon dioxide and nitrous oxide in boreal lakes and potential anthropogenic effects on the aquatic greenhouse gas emissions. *Chemosphere.* 2003 Jul;52(3):609–21.
- Indermuehle N, Oertli B, Biggs J, Céréghino R, Grillas P, Hull A, *et al.* Pond conservation in Europe: the

- European Pond Conservation Network (EPCN). SIL Proceedings, 1922-2010. 2008 Jan;30(3):446–8.
- IPCC. Synthesis report of the IPCC sixth assessment report. 2023.
- Jackson LE, Pascual U, Hodgkin T. Utilizing and conserving agrobiodiversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2007 Jul;121(3):196–210.
- Jantz SM, Barker B, Brooks TM, Chini LP, Huang Q, Moore RM, *et al*. Future habitat loss and extinctions driven by land-use change in biodiversity hotspots under four scenarios of climate-change mitigation. *Conservation Biology*. 2015 Aug;29(4):1122–31.
- Jeppesen E, Jensen JP, Sondergaard M, Lauridsen T, Pedersen LJ, Jensen L. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. In: *Shallow Lakes '95*. 1997.
- Jongman RHG. Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape and Urban Planning*. 2002 Feb;58(2–4):211–21.
- Kehoe L, Romero-Muñoz A, Polaina E, Estes L, Kreft H, Kuemmerle T. Biodiversity at risk under future cropland expansion and intensification. *Nat Ecol Evol*. 2017 Jul 17;1(8):1129–35.
- Kestemont P. Different systems of carp production and their impacts on the environment. *Aquaculture*. 1995 Jan;129(1–4):347–72.
- Kleinteich J, Wood SA, Küpper FC, Camacho A, Quesada A, Frickey T, *et al*. Temperature-related changes in polar cyanobacterial mat diversity and toxin production. *Nature Clim Change*. 2012 May;2(5):356–60.
- Klijn JA. Driving forces behind landscape transformation in Europe, from a conceptual approach to policy options. In: *The New Dimensions of the European Landscapes*. 2004.
- Kloskowski J. Impact of common carp *Cyprinus carpio* on aquatic communities: direct trophic effects versus habitat deterioration. *fa*. 2011 Feb 1;178(3):245–55.
- Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*. 2003 May;72(3):367–82.
- Kořínek V, Fott J, Fuksa J, Lelák J, Pražáková M. Carp ponds of central Europe. Managed aquatic ecosystems. In: *Ecosystems of the World*. Amsterdam: Elsevier; 1987.
- Kortelainen P, Pajunen H, Rantakari M, Saarnisto M. A large carbon pool and small sink in boreal Holocene lake sediments. *Global Change Biology*. 2004 Oct;10(10):1648–53.
- Kremen C. Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation: Reframing the land-sparing/land-sharing debate. *Ann NY Acad Sci*. 2015 Oct;1355(1):52–76.
- Krutz LJ, Senseman SA, Zablotowicz RM, Matocha MA. Reducing herbicide runoff from agricultural fields with vegetative filter strips: a review. *Weed Science*. 2005 May;53(3):353–67.
- Kunii H. Aquatic macrophyte composition in relation to environmental factors of irrigation ponds around Lake Shinji, Shimane, Japan. *Vegetatio*. 1991 Dec;97(2):137–48.
- Lafont M. Interprétation de l'indice lacustre oligochètes IOBL et son intégration dans un système d'évaluation de l'état écologique. Cemagref/MEDAD; 2007 p. 18.
- Lapierre J, Seekell DA, Filstrup CT, Collins SM, Emi Fergus C, Soranno PA, *et al*. Continental-scale variation in controls of summer CO₂ in United States lakes. *JGR Biogeosciences*. 2017 Apr;122(4):875–85.

- Law EA, Wilson KA. Providing Context for the Land-Sharing and Land-Sparing Debate: Influence of context on land-use preferences. *CONSERVATION LETTERS*. 2015 Nov;8(6):404–13.
- Lazartigues A, Banas D, Feidt C, Brun-Bellut J, Thomas M. Pesticide pressure and fish farming in barrage pond in Northeastern France Part I: site characterization and water quality. *Environ Sci Pollut Res*. 2012 Aug;19(7):2802–12.
- Lazartigues A, Thomas M, Cren-Olivé C, Brun-Bellut J, Le Roux Y, Banas D, *et al*. Pesticide pressure and fish farming in barrage pond in Northeastern France. Part II: residues of 13 pesticides in water, sediments, edible fish and their relationships. *Environ Sci Pollut Res*. 2013 Jan;20(1):117–25.
- Lecocq T, Amoussou N, Aubin J, Butruille G, Liarte S, Pasquet A, *et al*. Stronger together: A workflow to design new fish polycultures. *Reviews in Aquaculture*. 2024 Jun;16(3):1374–94.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, *et al*. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecology Letters*. 2004 Jun 4;7(7):601–13.
- Lemmens P, Mergeay J, De Bie T, Van Wichelen J, De Meester L, Declerck SAJ. How to Maximally Support Local and Regional Biodiversity in Applied Conservation? Insights from Pond Management. Fontaneto D, editor. *PLoS ONE*. 2013 Aug 12;8(8):e72538.
- Lemmens P, Mergeay J, Van Wichelen J, De Meester L, Declerck SAJ. The Impact of Conservation Management on the Community Composition of Multiple Organism Groups in Eutrophic Interconnected Man-Made Ponds. Green AJ, editor. *PLoS ONE*. 2015 Sep 30;10(9):e0139371.
- Leonardson L, Rippl W. Control of Undesirable Algae and Induction of Algal Successions in Hypertrophic Lake Ecosystems. In: Barica J, Mur LR, editors. *Hypertrophic Ecosystems* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 1980 [cited 2024 Jul 23]. p. 57–65. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-94-009-9203-0_7
- Lepart J. De la diversité spécifique à la biodiversité. Les raisons d'un succès. 1997.
- Levrat R. La pisciculture en Dombes. *Bull Fr Piscic*. 1965;(216):77–100.
- Lichtenberg EM, Kennedy CM, Kremen C, Batáry P, Berendse F, Bommarco R, *et al*. A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology*. 2017 Nov;23(11):4946–57.
- Lierdeman E. Principes de gestion et modalités d'entretien. In: Mares et étangs : Ecologie, conservation, gestion, valorisation. PPUR Presses polytechniques; 2013.
- Lin Q, Liu E, Zhang E, Bindler R, Nath B, Zhang K, *et al*. Spatial variation of organic carbon sequestration in large lakes and implications for carbon stock quantification. *CATENA*. 2022 Jan;208:105768.
- Loconto A, Desquilbet M, Moreau T, Couvet D, Dorin B. The land sparing – land sharing controversy: Tracing the politics of knowledge. *Land Use Policy*. 2020 Jul;96:103610.
- Lundy L, Wade R. Integrating sciences to sustain urban ecosystem services. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*. 2011 Oct;35(5):653–69.
- Luo Y, Wang Y, Guo F, Kainz MJ, You J, Li F, *et al*. Sources and fate of omega-3 polyunsaturated fatty acids in a highly eutrophic lake. *Science of The Total Environment*. 2024 Jul;932:172879.
- Macan TT. Modifications of populations of aquatic invertebrates and the quality of the water. In: *Dynamique de Populations et Qualité de L'eau*. Institut d'Ecologie du Bassin de la Somme. Paris; 1981.
- Manteghi G, Limit HB, Remaz D. Water Bodies an Urban Microclimate: A Review. *MAS*. 2015 Feb

2;9(6):p1.

- Marcé R, Obrador B, Gómez-Gener L, Catalán N, Koschorreck M, Arce MI, *et al.* Emissions from dry inland waters are a blind spot in the global carbon cycle. *Earth-Science Reviews*. 2019 Jan;188:240–8.
- Massaloux D, Sarrazin B, Roume A, Tolon V, Wezel A. Complementarity of grasslands and cereal fields ensures carabid regional diversity in French farmlands. *Biodivers Conserv*. 2020a Aug;29(9–10):2861–82.
- Massaloux D, Sarrazin B, Roume A, Tolon V, Wezel A. Landscape diversity and field border density enhance carabid diversity in adjacent grasslands and cereal fields. *Landscape Ecol*. 2020b Aug;35(8):1857–73.
- Masson G, Banas D, François D, Cizel O, Leglise L, Didier S, *et al.* Vidange des étangs piscicoles : contraintes réglementaires et d'exploitation et Incidences environnementales (Emptying of extensive fishponds : practices, control and environmental incidences). *bagf*. 2005;82(2):224–33.
- Matsuzaki S ichiro S, Usio N, Takamura N, Washitani I. Effects of common carp on nutrient dynamics and littoral community composition: roles of excretion and bioturbation. *fal*. 2007 Jan 1;168(1):27–38.
- Mazzella L. Création d'un nouvel outil de bioindication basé sur les communautés d'invertébrés benthiques lacustres: méthodes d'échantillonnage et métriques candidates. 2009;26.
- McNaughton SJ. Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant Form, and Coevolution. *The American Naturalist*. 1984 Dec;124(6):863–86.
- McPhillips L, Walter MT. Hydrologic conditions drive denitrification and greenhouse gas emissions in stormwater detention basins. *Ecological Engineering*. 2015 Dec;85:67–75.
- Mikschi E. Rotifer distribution in relation to temperature and oxygen content. In: Ricci C, Snell TW, King CE, editors. *Rotifer Symposium V* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 1989 [cited 2024 Jul 23]. p. 209–14. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-94-009-0465-1_25
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA). Environmental Degradation and Human Well-Being: Report of the Millennium Ecosystem Assessment. *Population & Development Review*. 2005 Jun;31(2):389–98.
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, *et al.* What is the observed relationship between species richness and productivity ? *Ecology*. 2001 Sep;82(9):2381–96.
- Mouquet N, Loreau M. Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *The American Naturalist*. 2003 Nov;162(5):544–57.
- Mueller A, Maes J. Arguments for biodiversity conservation in Natura 2000 sites: An analysis based on LIFE projects. *NC*. 2015 Aug 24;12:1–26.
- Mueller T, Jensen LS, Nielsen NE, Magid J. Turnover of carbon and nitrogen in a sandy loam soil following incorporation of chopped maize plants, barley straw and blue grass in the field. *Soil Biology and Biochemistry*. 1998 Mar;30(5):561–71.
- Natchimuthu S, Panneer Selvam B, Bastviken D. Influence of weather variables on methane and carbon dioxide flux from a shallow pond. *Biogeochemistry*. 2014 Jun;119(1–3):403–13.
- Norberg J, Swaney DP, Dushoff J, Lin J, Casagrandi R, Levin SA. Phenotypic diversity and ecosystem

- functioning in changing environments: A theoretical framework. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2001 Sep 25;98(20):11376–81.
- Nyman JA. Ecological Functions of Wetlands. In: LePage BA, editor. *Wetlands* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2011 [cited 2024 Jul 23]. p. 115–28. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-0551-7_6
- Oertli B, Auderset Joye D, Castella E, Juge R, Lachavanne JB. Diversité biologique et typologie écologique des étangs et petits lacs de Suisse. 2000;
- Oertli B, Biggs J, Céréghino R, Grillas P, Joly P, Lachavanne JB. Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst*. 2005 Nov;15(6):535–40.
- Oertli B, Frossard PA. Mares et étangs : Ecologie, conservation, gestion, valorisation. PPUR Presses polytechniques; 2013.
- Oertli B, Joye DA, Castella E, Juge R, Cambin D, Lachavanne JB. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation*. 2002 Mar;104(1):59–70.
- Oksanen J. *Vegan: ecological diversity*. 2022;
- Okuda N, Watanabe K, Fukumori K, Nakano S ichi, Nakazawa T. Biodiversity in Aquatic Systems and Environments. 2013a.
- Okuda N, Watanabe K, Fukumori K, Nakano S ichi, Nakazawa T. Biodiversity Researches on Microbial Loop in Aquatic Systems. In: *Biodiversity in Aquatic Systems and Environments*. 2013b.
- Oliveira Junior ES, Temmink RJM, Buhler BF, Souza RM, Resende N, Spanings T, *et al*. Benthivorous fish bioturbation reduces methane emissions, but increases total greenhouse gas emissions. *Freshwater Biology*. 2019 Jan;64(1):197–207.
- Ollivier QR, Maher DT, Pitfield C, Macreadie PI. Punching above their weight: Large release of greenhouse gases from small agricultural dams. *Global Change Biology*. 2019 Feb;25(2):721–32.
- Olsen S, Chan F, Li W, Zhao S, Søndergaard M, Jeppesen E. Strong impact of nitrogen loading on submerged macrophytes and algae: a long-term mesocosm experiment in a shallow Chinese lake. *Freshwater Biology*. 2015 Aug;60(8):1525–36.
- Panneer Selvam B, Natchimuthu S, Arunachalam L, Bastviken D. Methane and carbon dioxide emissions from inland waters in India – implications for large scale greenhouse gas balances. *Global Change Biology*. 2014 Nov;20(11):3397–407.
- Parsons TT, Strickland JDH. Discussion of Spectrophotometric Determination of Marine-Plant Pigments, with Revised Equations for Ascertaining Chlorophylls and Carotenoids. *Journal of Marine Research*. 1963;21:155–63.
- Pascal M, Lorvelec O, Vigne JD. *Invasions biologiques et extinctions: 11000 ans d’histoire des vertébrés en France*. Paris Versailles: Belin Éd. Quae; 2006.
- Pascual U, Balvanera P, Díaz S, Pataki G, Roth E, Stenseke M, *et al*. Valuing nature’s contributions to people: the IPBES approach. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 2017 Jun;26–27:7–16.
- Patil I. Visualizations with statistical details: The “ggstatsplot” approach. *JOSS*. 2021 May 25;6(61):3167.
- Patoka J, Bláha M, Kalous L, Kouba A. Irresponsible vendors: Non-native, invasive and threatened animals offered for garden pond stocking. *Aquatic Conservation*. 2017 Jun;27(3):692–7.

- Peacock M, Audet J, Bastviken D, Cook S, Evans CD, Grinham A, *et al.* Small artificial waterbodies are widespread and persistent emitters of methane and carbon dioxide. *Global Change Biology*. 2021 Oct;27(20):5109–23.
- Peacock M, Audet J, Jordan S, Smeds J, Wallin MB. Greenhouse gas emissions from urban ponds are driven by nutrient status and hydrology. *Ecosphere*. 2019 Mar;10(3):e02643.
- Pereira Souza F, Leite Costa ME, Koide S. Hydrological Modelling and Evaluation of Detention Ponds to Improve Urban Drainage System and Water Quality. *Water*. 2019 Jul 26;11(8):1547.
- Perrow MR, Moss B, Stansfield J. Trophic interactions in a shallow lake following a reduction in nutrient loading: a long-term study. *Hydrobiologia*. 1994 Feb;275–276(1):43–52.
- Petersen SO, Hoffmann CC, Schäfer CM, Blicher-Mathiesen G, Elsgaard L, Kristensen K, *et al.* Annual emissions of CH₄ and N₂O, and ecosystem respiration, from eight organic soils in Western Denmark managed by agriculture. *Biogeosciences*. 2012 Jan 23;9(1):403–22.
- Peterson G, Allen CR, Holling CS. Original Articles: Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems*. 1998 Jan 1;1(1):6–18.
- Phalan B, Green R, Balmford A. Closing yield gaps: perils and possibilities for biodiversity conservation. *Phil Trans R Soc B*. 2014 Apr 5;369(1639):20120285.
- Phalan B, Onial M, Balmford A, Green RE. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. *Science*. 2011 Sep 2;333(6047):1289–91.
- Pokorný J, Hauser V. The restoration of fish ponds in agricultural landscapes. *Ecological Engineering*. 2002 Jun;18(5):555–74.
- Pourriot R. *Ecologie du plancton des eaux continentales*. Paris ; New York: Masson; 1982. (Collection d'écologie).
- Pourriot R, Meybeck M. *Limnologie générale*. Paris Milan Barcelone: Masson; 1995. (Collection d'écologie).
- Praetzel LSE, Plenter N, Schilling S, Schmiedeskamp M, Broll G, Knorr KH. Organic matter and sediment properties determine in-lake variability of sediment CO₂ and CH₄ production and emissions of a small and shallow lake [Internet]. *Biogeochemistry: Greenhouse Gases*; 2019 Aug. Available from: <https://bg.copernicus.org/preprints/bg-2019-284/bg-2019-284.pdf>
- Prairie YT, Alm J, Beaulieu J, Barros N, Battin T, Cole J, *et al.* Greenhouse Gas Emissions from Freshwater Reservoirs: What Does the Atmosphere See? *Ecosystems*. 2018 Aug;21(5):1058–71.
- Priyadarshana TS, Martin EA, Sirami C, Woodcock BA, Goodale E, Martínez-Núñez C, *et al.* Crop and landscape heterogeneity increase biodiversity in agricultural landscapes: A global review and meta-analysis. *Ecology Letters*. 2024 Mar;27(3):e14412.
- Qin B, Gao G, Zhu G, Zhang Y, Song Y, Tang X, *et al.* Lake eutrophication and its ecosystem response. *Chin Sci Bull*. 2013 Mar;58(9):961–70.
- Queiroz C, Beilin R, Folke C, Lindborg R. Farmland abandonment: threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2014;12(5):288–96.
- Rabaey JS, Holgersson MA, Richardson DC, Andersen MR, Bansal S, Bortolotti LE, *et al.* Freshwater Biogeochemical Hotspots: High Primary Production and Ecosystem Respiration in Shallow Waterbodies. *Geophysical Research Letters*. 2024 Aug 16;51(15):e2023GL106689.
- Rahman M, Yakupitiyage A, Ranamukhaarachchi SL. Agricultural Use of Fishpond Sediment for Environmental Amelioration. 2004;

- Rantakari M, Kortelainen P. Interannual variation and climatic regulation of the CO₂ emission from large boreal lakes. *Global Change Biology*. 2005 Aug;11(8):1368–80.
- Rasmussen B, Fletcher IR, Brocks JJ, Kilburn MR. Reassessing the first appearance of eukaryotes and cyanobacteria. *Nature*. 2008 Oct;455(7216):1101–4.
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford: Clarendon Press.; 1934.
- Ray NE, Holgerson MA. High Intra-Seasonal Variability in Greenhouse Gas Emissions From Temperate Constructed Ponds. *Geophysical Research Letters*. 2023 Sep 28;50(18):e2023GL104235.
- Raymond PA, Caraco NF, Cole JJ. Carbon Dioxide Concentration and Atmospheric Flux in the Hudson River. *Estuaries*. 1997 Jun;20(2):381.
- Raymond PA, Hartmann J, Lauerwald R, Sobek S, McDonald C, Hoover M, *et al.* Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*. 2013 Nov 21;503(7476):355–9.
- Regnier P, Friedlingstein P, Ciais P, Mackenzie FT, Gruber N, Janssens IA, *et al.* Anthropogenic perturbation of the carbon fluxes from land to ocean. *Nature Geosci*. 2013 Aug;6(8):597–607.
- Richardson DC, Holgerson MA, Farragher MJ, Hoffman KK, King KBS, Alfonso MB, *et al.* A functional definition to distinguish ponds from lakes and wetlands. *Sci Rep*. 2022 Jun 21;12(1):10472.
- Roberts RD, Waiser MJ, Arts MT, Evans MS. Seasonal and diel changes of dissolved oxygen in a hypertrophic prairie lake. *Lakes & Reservoirs*. 2005 Sep;10(3):167–77.
- Robin J. Dynamique saisonnière du phytoplancton en étang de pisciculture de la plaine du Forez (Loire) : essais de contrôle des cyanobactéries. Lyon 1; 1999.
- Robin J. Itinéraire technique de gestion de l'assec adapté à une production piscicole optimisée. Isara; 2020.
- Robin J, Wezel A, Bornette G, Arthaud F, Angélibert S, Rosset V, *et al.* Biodiversity in eutrophicated shallow lakes: determination of tipping points and tools for monitoring. *Hydrobiologia*. 2014 Feb;723(1):63–75.
- Rockström J, Steffen W, Noone K, Persson Å, Chapin FSI, Lambin E, *et al.* Planetary Boundaries: Exploring the Safe Operating Space for Humanity. *E&S*. 2009;14(2):art32.
- Rosentreter JA, Borges AV, Deemer BR, Holgerson MA, Liu S, Song C, *et al.* Half of global methane emissions come from highly variable aquatic ecosystem sources. *Nat Geosci*. 2021 Apr;14(4):225–30.
- Rosenzweig ML. Species Diversity in Space and Time [Internet]. 1st ed. Cambridge University Press; 1995 [cited 2023 Aug 22]. Available from: <https://www.cambridge.org/core/product/identifier/9780511623387/type/book>
- Rosseel Y. lavaan : An R Package for Structural Equation Modeling. *J Stat Soft* [Internet]. 2012 [cited 2024 Feb 23];48(2). Available from: <http://www.jstatsoft.org/v48/i02/>
- Rosset V, Angélibert S, Arthaud F, Bornette G, Robin J, Wezel A, *et al.* Is eutrophication really a major impairment for small waterbody biodiversity? Arnott S, editor. *J Appl Ecol*. 2014 Apr;51(2):415–25.
- Roxburgh SH, Shea K, Wilson JB. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*. 2004 Feb;85(2):359–71.
- Ruiz E. Management of Natura 2000 habitats. 2008.

- Rutegwa M, Gebauer R, Veselý L, Regenda J, Strunecký O, Hejzlar J, *et al.* Diffusive methane emissions from temperate semi-intensive carp ponds. *Aquacult Environ Interact*. 2019a Jan 24;11:19–30.
- Rutegwa M, Potužák J, Hejzlar J, Drozd B. Carbon metabolism and nutrient balance in a hypereutrophic semi-intensive fishpond. *Knowl Manag Aquat Ecosyst*. 2019b;(420):49.
- Ryan ME, Palen WJ, Adams MJ, Rochefort RM. Amphibians in the climate vise: loss and restoration of resilience of montane wetland ecosystems in the western US. *Frontiers in Ecol & Environ*. 2014 May;12(4):232–40.
- Sakamoto Y, Ishiguro M, Kitagawa G. Akaike information criterion statistics. Tokyo : Dordrecht ; Boston : Hingham, MA: KTK Scientific Publishers ; D. Reidel ; Sold and distributed in the U.S.A. and Canada by Kluwer Academic Publishers; 1986. (Mathematics and its applications (Japanese series)).
- Sarrazin B, Wezel A, Guerin M, Robin J. Pesticide contamination of fish ponds in relation to crop area in a mixed farmland-pond landscape (Dombes area, France). *Environ Sci Pollut Res*. 2022 Sep;29(44):66858–73.
- Sauniois M, Jackson RB, Bousquet P, Poulter B, Canadell JG. The growing role of methane in anthropogenic climate change. *Environ Res Lett*. 2016 Dec 1;11(12):120207.
- Sayer C, Andrews K, Shilland E, Edmonds N, Edmonds-Brown R, Patmore I, *et al.* The role of pond management for biodiversity conservation in an agricultural landscape: POND MANAGEMENT AND BIODIVERSITY CONSERVATION. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst*. 2012 Jul;22(5):626–38.
- Sceau R. Les étangs de la Dombes, fondements socio-économiques d'un système hydraulique. *geoca*. 1980;55(2):129–59.
- Scheffer M. Ecology of Shallow Lakes [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2004 [cited 2023 Aug 22]. Available from: <http://link.springer.com/10.1007/978-1-4020-3154-0>
- Scheffer M, Carpenter SR. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution*. 2003;18:648–56.
- Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML, Moss B, Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*. 1993 Aug;8(8):275–9.
- Schlumberger O, Girard P. Memento de la pisciculture d'étang. 5ième édition mise à jour. Versailles: Quae; 2020.
- Schmitzberger I, Wrba Th, Steurer B, Aschenbrenner G, Peterseil J, Zechmeister HG. How farming styles influence biodiversity maintenance in Austrian agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2005 Jun;108(3):274–90.
- Schroeder GL. Autotrophic and heterotrophic production of micro-organisms in intensively-manured fish ponds, and related fish yields. *Aquaculture*. 1978 Aug;14(4):303–25.
- Schulze ED, Mooney HA. Biodiversity and Ecosystem Function. Springer; 1993.
- Sculthorpe CD. The biology of aquatic vascular plants. London; 1967.
- Serpantié G, Méral P, Bidaud C. Des bienfaits de la nature aux services écosystémiques: Éléments pour l'histoire et l'interprétation d'une idée écologique. *vertigo* [Internet]. 2012 Dec 15 [cited 2024 Jul 23];(Volume 12 Numéro 3). Available from: <http://journals.openedition.org/vertigo/12924>
- Seymour EA. The effects and control of algal blooms in fish ponds. *Aquaculture*. 1980 Jan;19(1):55–74.

- Shea K, Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*. 2002 Apr 1;17(4):170–6.
- Shea K, Roxburgh SH, Rauschert ESJ. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters*. 2004 Jun;7(6):491–508.
- Sládeček V. Rotifers as indicators of water quality. *Hydrobiologia*. 1983 Jan;100(1):169–201.
- Sobek S, Tranvik LJ, Cole JJ. Temperature independence of carbon dioxide supersaturation in global lakes. *Global Biogeochemical Cycles*. 2005 Jun;19(2):2004GB002264.
- Søndergaard M, Jeppesen E, Peder Jensen J, Lildal Amsinck S. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes: Water Framework Directive and Danish lakes. *Journal of Applied Ecology*. 2005 Jun 13;42(4):616–29.
- Søndergaard M, Nielsen A, Skov C, Baktoft H, Reitzel K, Kragh T, *et al.* Temporarily and frequently occurring summer stratification and its effects on nutrient dynamics, greenhouse gas emission and fish habitat use: case study from Lake Ormstrup (Denmark). *Hydrobiologia*. 2023 Jan;850(1):65–79.
- Sorensen TJ. A Method of Establishing Groups of Equal Amplitude in Plant Sociology Based on Similarity of Species Content and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Commons. 1948;
- Soukainen A, Cardoso P. Accuracy of non-parametric species richness estimators across taxa and regions [Internet]. *Ecology*; 2022 Aug. Available from: <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2022.08.23.504921>
- Sousa WP. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annu Rev Ecol Syst*. 1984 Nov;15(1):353–91.
- Soussana JF, Tallec T, Blanfort V. Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal*. 2010;4(3):334–50.
- Stadmark J, Leonardson L. Emissions of greenhouse gases from ponds constructed for nitrogen removal. *Ecological Engineering*. 2005 Dec;25(5):542–51.
- Stanković V, Marković A, Pantović J, Mesaroš G, Batrićević A. The need for unique international legal protection of pond habitats. *Aquatic Conservation*. 2023 Nov;33(11):1369–86.
- Steffen W, Richardson K, Rockström J, Cornell SE, Fetzer I, Bennett EM, *et al.* Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science*. 2015 Feb 13;347(6223):1259855.
- Stewart RIA, Andersson GKS, Brönmark C, Klatt BK, Hansson LA, Zülsdorff V, *et al.* Ecosystem services across the aquatic–terrestrial boundary: Linking ponds to pollination. *Basic and Applied Ecology*. 2017 Feb;18:13–20.
- Stoate C, Boatman ND, Borralho RJ, Carvalho CR, Snoo GR de, Eden P. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*. 2001 Dec;63(4):337–65.
- Sukhdev P, Wittmer H, Schröter-Schlaack C, Nesshöver C, Bishop J, ten Brink P, *et al.* Mainstreaming the economics of nature: a synthesis of the approach, conclusions and recommendations of teeb. Geneva: UNEP; 2010. (The economics of ecosystems & biodiversity).
- Sun H, Lu X, Yu R, Yang J, Liu X, Cao Z, *et al.* Eutrophication decreased CO₂ but increased CH₄ emissions from lake: A case study of a shallow Lake Ulansuhai. *Water Research*. 2021 Aug;201:117363.
- Sun K, Chen X, Dong X, Yang X. Spatiotemporal patterns of carbon sequestration in a large shallow lake, Chaohu Lake: Evidence from multiple-core records. *Limnologia*. 2020 Mar;81:125748.

- Szumiec MA. A management model of carp growth in ponds. 1998;
- Szumiec MA, Pilarczyk A. The effect of temperature decrease on carp, *Cyprinus carpio* L. culture in temperate climate. 2001;
- Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P. Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. Nouvelle éd. revue et augmentée. Paris: CNRS éd; 2010.
- Tamburini G, Bommarco R, Wanger TC, Kremen C, Van Der Heijden MGA, Liebman M, *et al.* Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *Sci Adv.* 2020 Nov 6;6(45):eaba1715.
- Tanentzap AJ, Coomes DA. Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter? *Biological Reviews.* 2012 Feb;87(1):72–94.
- Taylor S, Gilbert PJ, Cooke DA, Deary ME, Jeffries MJ. High carbon burial rates by small ponds in the landscape. *Frontiers in Ecol & Environ.* 2019 Feb;17(1):25–31.
- Thioulouse J, Dray S, Dufour AB, Siberchicot A, Jombart T, Pavoine S. Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4. 2018.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, *et al.* Extinction risk from climate change. *Nature.* 2004 Jan;427(6970):145–8.
- Thomas VG, Kevan PG. Basic principles of agroecology and sustainable agriculture. *J Agric Environ Ethics.* 1993 Mar;6(1):1–19.
- Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort BL. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2011 Dec 13;108(50):20260–4.
- Tranvik LJ, Downing JA, Cotner JB, Loiselle SA, Striegl RG, Ballatore TJ, *et al.* Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology & Oceanography.* 2009 Nov;54(6part2):2298–314.
- Trintignac P, Bouin N, Kerleo V, Le Berre M. Guide de bonnes pratiques pour la gestion piscicole des étangs. SMIDAP; 2013.
- Tscharntke T, Clough Y, Wanger TC, Jackson L, Motzke I, Perfecto I, *et al.* Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation.* 2012 Jul;151(1):53–9.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters.* 2005 Aug;8(8):857–74.
- Turkowski K, Dubrowski M. Perception of ecosystem services provided by carp ponds in Paślęk, Poland. *EiS.* 2023 May 13;84(1):197–209.
- Vakkilainen K, Kairesalo T, Hietala J, Balayla DM, Bécares E, Van De Bund WJ, *et al.* Response of zooplankton to nutrient enrichment and fish in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Freshwater Biology.* 2004 Dec;49(12):1619–32.
- Vallod D. Suivis physico-chimique et biologique d'étangs de pisciculture (Dombes). *SIL Proceedings, 1922-2010.* 1984 Dec;22(3):1661–1661.
- Vallod D, Sarrazin B. Caractérisation de l'effluent de vidange d'un étang de pisciculture extensive. *Hydrological Sciences Journal.* 2010 Apr 23;55(3):394–402.
- Vallod D, Wezel A. Influence des pratiques agropiscicoles sur la biodiversité des étangs de la Dombes

- (Ain, France) en vue d'une valorisation de produits du terroir. 2010;6.
- Vallod D, Wezel A, Robin J. Caractérisation écologique des étangs de la Dombes. Mise au point d'une méthode d'évaluation applicable aux étangs. 2011 p. 65.
- Van Der Maarel E. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *J Vegetation Science*. 1993 Dec;4(6):733–6.
- Van Zanten BT, Verburg PH, Espinosa M, Gomez-y-Paloma S, Galimberti G, Kantelhardt J, *et al.* European agricultural landscapes, common agricultural policy and ecosystem services: a review. *Agron Sustain Dev*. 2014 Apr;34(2):309–25.
- Vanacker M. Les points de basculement dans les étangs piscicoles : relation entre la qualité de l'eau et la biodiversité. Isara; 2016.
- Vanacker M, Wezel A, Arthaud F, Guérin M, Robin J. Determination of tipping points for aquatic plants and water quality parameters in fish pond systems: A multi-year approach. *Ecological Indicators*. 2016 May;64:39–48.
- Vanacker M, Wezel A, Oertli B, Robin J. Water quality parameters and tipping points of dragonfly diversity and abundance in fishponds. *Limnology*. 2018 Aug;19(3):321–33.
- Vanacker M, Wezel A, Payet V, Robin J. Determining tipping points in aquatic ecosystems: The case of biodiversity and chlorophyll α relations in fish pond systems. *Ecological Indicators*. 2015 May;52:184–93.
- VanAcker MC, Lambert MR, Schmitz OJ, Skelly DK. Suburbanization Increases Echinostome Infection in Green Frogs and Snails. *EcoHealth*. 2019 Jun;16(2):235–47.
- Vanni MJ. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst*. 2002 Nov;33(1):341–70.
- Vecsernyés Z, Robin J, Angélibert S. Le milieu physique et sa variabilité. In: Mares et Étangs : Écologie, Gestion, Aménagement et Valorisation. Lausanne: Presses polytechniques et universitaires romandes; 2013.
- Verpoorter C, Kutser T, Seekell DA, Tranvik LJ. A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery. *Geophys Res Lett*. 2014 Sep 28;41(18):6396–402.
- Vico G, Tamburino L, Rigby JR. Designing on-farm irrigation ponds for high and stable yield for different climates and risk-coping attitudes. *Journal of Hydrology*. 2020 May;584:124634.
- Villa JA, Bernal B. Carbon sequestration in wetlands, from science to practice: An overview of the biogeochemical process, measurement methods, and policy framework. *Ecological Engineering*. 2018 Apr;114:115–28.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, *et al.* The Relationship Between Productivity and Species Richness. *Annu Rev Ecol Syst*. 1999 Nov;30(1):257–300.
- Waldemer C, Koschorreck M. Spatial and temporal variability of greenhouse gas ebullition from temperate freshwater fish ponds. *Aquaculture*. 2023 Sep;574:739656.
- Walker BH. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology*. 1992 Mar;6(1):18–23.
- Walker BH. Functional types in non-equilibrium ecosystems. In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI, editors. *Plant functional types*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 1997.
- Wang Y, Sun Y, Chen L, Shao H, Zeng Y, Zeng Y, *et al.* Interactive effects of water management and liming on CH₄ emissions and rice cadmium uptake in an acid paddy soil. *Environ Sci Pollut Res*.

- 2022 Sep 22;30(5):13551–9.
- Wanninkhof R. Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean. *J Geophys Res.* 1992;97(C5):7373.
- Webb JR, Hayes NM, Simpson GL, Leavitt PR, Baulch HM, Finlay K. Widespread nitrous oxide undersaturation in farm waterbodies creates an unexpected greenhouse gas sink. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2019 May 14;116(20):9814–9.
- Weber MJ, Brown ML. Effects of Common Carp on Aquatic Ecosystems 80 Years after “Carp as a Dominant”: Ecological Insights for Fisheries Management. *Reviews in Fisheries Science.* 2009 Oct 2;17(4):524–37.
- Wehr JD, Sheath RG, Kociolek JP. *Freshwater algae of North America: ecology and classification.* 2nd edition. Amsterdam Boston: Elsevier/AP, Academic Press is an imprint of Elsevier; 2015.
- Weiss RF. Carbon dioxide in water and seawater: the solubility of a non-ideal gas. *Marine Chemistry.* 1974 Nov;2(3):203–15.
- Weiss RF, Price BA. Nitrous oxide solubility in water and seawater. *Marine Chemistry.* 1980 Feb;8(4):347–59.
- Weston R, Gore PA. A Brief Guide to Structural Equation Modeling. *The Counseling Psychologist.* 2006 Sep;34(5):719–51.
- Wezel A, editor. *Agroecological Practices for Sustainable Agriculture : Principles, Applications, and Making the Transition.* 1ère édition. World Scientific Europe Ltd; 2017.
- Wezel A, Arthaud F, Dufloux C, Renoud F, Vallod D, Robin J, *et al.* Varied impact of land use on water and sediment parameters in fish ponds of the Dombes agro-ecosystem, France. *Hydrological Sciences Journal.* 2013a May;58(4):854–71.
- Wezel A, Bellon S, Doré T, Francis C, Vallod D, David C. Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agron Sustain Dev.* 2009 Dec;29(4):503–15.
- Wezel A, Brives H, Casagrande M, Clément C, Dufour A, Vandenbroucke P. Agroecology territories: places for sustainable agricultural and food systems and biodiversity conservation. *Agroecology and Sustainable Food Systems.* 2016 Feb 7;40(2):132–44.
- Wezel A, Herren BG, Kerr RB, Barrios E, Gonçalves ALR, Sinclair F. Agroecological principles and elements and their implications for transitioning to sustainable food systems. A review. *Agron Sustain Dev.* 2020 Dec;40(6):40.
- Wezel A, Oertli B, Rosset V, Arthaud F, Leroy B, Smith R, *et al.* Biodiversity patterns of nutrient-rich fish ponds and implications for conservation. *Limnology.* 2014 Aug;15(3):213–23.
- Wezel A, Robin J, Guerin M, Arthaud F, Vallod D. Management effects on water quality, sediments and fish production in extensive fish ponds in the Dombes region, France. *Limnologica.* 2013b May;43(3):210–8.
- Wickham H. *ggplot2 : elegant graphics for data analysis.* 2016.
- Wiesenburg DA, Guinasso NL. Equilibrium solubilities of methane, carbon monoxide, and hydrogen in water and sea water. *J Chem Eng Data.* 1979 Oct;24(4):356–60.
- Willeit M, Ganopolski A, Calov R, Brovkin V. Mid-Pleistocene transition in glacial cycles explained by declining CO₂ and regolith removal. *Sci Adv.* 2019 Apr 5;5(4):eaav7337.
- William Schopf J. The paleobiological record of photosynthesis. *Photosynth Res.* 2011 Jan;107(1):87–

101.

- Williams P, Whitfield M, Biggs J. How can we make new ponds biodiverse? A case study monitored over 7 years. In: Oertli B, Céréghino R, Biggs J, Declerck S, Hull A, Miracle MR, editors. *Pond Conservation in Europe* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 2007 [cited 2024 Jul 22]. p. 137–48. Available from: https://link.springer.com/10.1007/978-90-481-9088-1_12
- Williams P, Whitfield M, Biggs J, Bray S, Fox G, Nicolet P, *et al.* Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation*. 2004 Feb;115(2):329–41.
- Willot PA. Conception d'une méthode d'évaluation des services écosystémiques : application aux étangs piscicoles. Université Bretagne Loire; 2019.
- Willot PA, Aubin J, Salles JM, Wilfart A. Ecosystem service framework and typology for an ecosystem approach to aquaculture. *Aquaculture*. 2019 Oct;512:734260.
- Wohlfarth GW, Schroeder GL. Use of manure in fish farming—A review. *Agricultural Wastes*. 1979 Nov;1(4):279–99.
- Wurts WA, Masser MP. *Liming Ponds for Aquaculture*. 2004.
- Yan K, Guo F, Kainz MJ, Li F, Gao W, Bunn SE, *et al.* The importance of omega-3 polyunsaturated fatty acids as high-quality food in freshwater ecosystems with implications of global change. *Biological Reviews*. 2024 Feb;99(1):200–18.
- Yang P, Zhang L, Lin Y, Yang H, Lai DYF, Tong C, *et al.* Significant inter-annual fluctuation in CO₂ and CH₄ diffusive fluxes from subtropical aquaculture ponds: Implications for climate change and carbon emission evaluations. *Water Research*. 2024 Feb;249:120943.
- Yu Q, Wang HZ, Xu C, Li Y, Ma SN, Liang XM, *et al.* Higher Tolerance of Canopy-Forming *Potamogeton crispus* Than Rosette-Forming *Vallisneria spiralis* to High Nitrogen Concentration as Evidenced From Experiments in 10 Ponds With Contrasting Nitrogen Levels. *Front Plant Sci*. 2018 Dec 13;9:1845.
- Yue XL, Gao QX. Contributions of natural systems and human activity to greenhouse gas emissions. *Advances in Climate Change Research*. 2018 Dec;9(4):243–52.
- Zambrano L, Hinojosa D. Direct and indirect effects of carp (*Cyprinus carpio* L.) on macrophyte and benthic communities in experimental shallow ponds in central Mexico. In: Walz N, Nixdorf B, editors. *Shallow Lakes '98* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 1999 [cited 2023 Feb 27]. p. 131–8. Available from: http://link.springer.com/10.1007/978-94-017-2986-4_13
- Zamora-Marín JM, Ilg C, Demierre E, Bonnet N, Wezel A, Robin J, *et al.* Contribution of artificial waterbodies to biodiversity: A glass half empty or half full? *Science of The Total Environment*. 2021 Jan;753:141987.
- Zhang D, Tian X, Dong S, Chen Y, Feng J, He R, *et al.* Carbon budgets of two typical polyculture pond systems in coastal China and their potential roles in the global carbon cycle. *Aquacult Environ Interact*. 2020 Mar 26;12:105–15.
- Zhang L, He K, Wang T, Liu C, An Y, Zhong J. Frequent algal blooms dramatically increase methane while decrease carbon dioxide in a shallow lake bay. *Environmental Pollution*. 2022 Nov;312:120061.
- Zimmer KD, Hobbs WO, Domine LM, Herwig BR, Hanson MA, Cotner JB. Uniform carbon fluxes in shallow lakes in alternative stable states: Uniform carbon fluxes in shallow lakes. *Limnol Oceanogr*. 2016 Jan;61(1):330–40.

Annexes

1. Registre d'étang piscicole en Dombes

Registre d'étang		Première partie : Informations générales et approche de l'étang	
	Nom de l'exploitant : Nom de l'étang : Surface eau en ha : 6 Surface cadastrée en ha : 6	N°DDPP :	
Informations générales Année de production : 3 Date des 2 derniers assés : 2018 Profondeur moyenne de l'étang : 0,8 Distance siège / étang en km : 12 Fréquence des pêches (annuelle ou biennal) : annuelle Perte d'eau en été en cm : 0,5 Surface d'eau l'été en ha : 6 Aérateur oui / non : oui Qualité de pose sur l'étang (faible, moyen, bon / espèce) : moyen		Itinéraire technico-économique La fertilisation Fumier entier ou déshydraté en t : Coût du fumier en € / t : Chaux vive épandue sur eau en t : 1,2 Coût de la chaux en € / t : 230 Carbonate épandue sur assec en t : 2 Coût des carbonates en € / t : 90 Apport azoté sur eau en litre : 300 Coût de l'engrais en € / l : 0,428 Superphosphates sur eau en kg : Coût du superphosphate en € / kg : Autres en kg ou litre : Coût "autres" en € / kg ou litre :	
Expériences et implication sur l'étang Points forts de l'étang (bonne production naturelle, ceinture végétale importante, qualité des ouvrages ...) : Points faibles de l'étang (beaucoup d'indésirables, pas d'eau l'été, beaucoup de cormorans ...) : Objectifs et motivations de production (limiter la perte économique, rentabiliser l'activité ...) : Moyens mis en œuvre pour réaliser les objectifs (apport d'intrants, stratégie d'empeisonnage ...) :		La complémentation alimentaire Aliment distribué l'été en kg : 1250 Coût de l'aliment estival en € / kg : 0,465 Type d'aliment distribuer : Aliment distribué l'hiver en kg : Coût de l'aliment hivernal en € / kg : Type d'aliment distribuer : Lutte contre les cormorans Etang visité par les cormorans ? (peu, moyen, important) : Nombre de cage de protection : Fréquence de l'effarouchage en j/sem et période :	

Registre d'étang		Seconde partie : Empeisonnage					
	N°DDPP : 0						
Empeisonnage							
Origine	Date	Espèce	Nb têtes	Poids moyen (kg)	Poids total (kg)	Coût unitaire (€ / kg)	Coût total (€ HT)
F V	20/10/2020	BI1			478	2,2	1052
C	12/03/2021	BB+	4		6	9,1	55
H1	23/03/2021	C1	270	0,17	45	3,7	167
D2	25/03/2021	T2	3000	0,12	360	1,5	540
B	26/03/2021	C1	150	0,19	28	3,7	104
R A	01/04/2021	C1	600	0,03	17	5	85
H3	06/04/2021	BB1	100	0,08	8	8	64
H2	08/04/2021	BB1	500	0,05	25	8	200
H2	08/04/2021	S1	50	0,10	5	6	30
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
Remarque (fond de pêche, poisson malade lors de l'empeisonnage ...) :							0

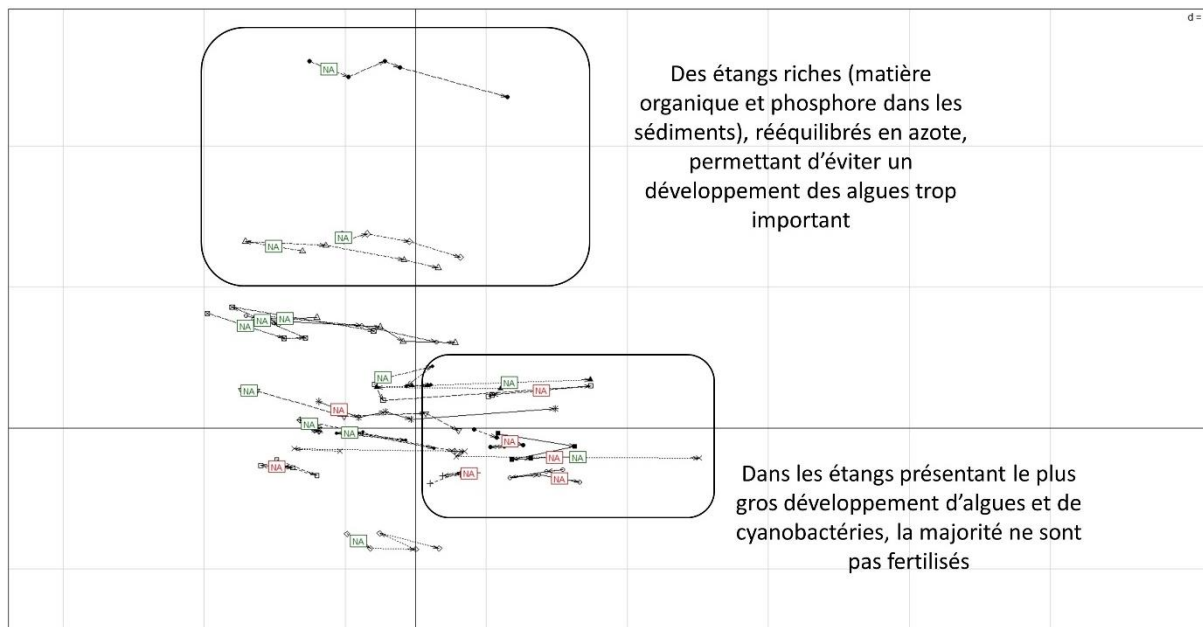
Carpe	Blanc	Tanche	Sandre	Brochet	Black-bass	Perche	Autres
CVR : Carpes Vésiculaires Résorb	BL1 : Blanc 1 été	T1 : Tanche 1 été	SVR : Sandre Vésiculaires Résorb	BVR : Brochet Vésiculaires Résorb	BB5S : Black-bass 5 Semair	P1 : Perche 1 été	BORA : Rasborabora
C5S : Carpe 5 semaines	BL2 : Blanc 2 étés	T2 : Tanche 2 été	S5S : Sandre 5 semaines	B5S : Brochet 5 semaines	BB1 : Black-bass 1 été	P2 : Perche 2 été	CARASSIN : Carassin
C1 : Carpe 1 été	BL3 : Blanc 3 étés	T3 : Tanche 3 été	S1 : Sandre 1 été	BR1 : Brochet 1 été	BB2 : Black-bass 2 étés	P3 : Perche 3 été	SOLEIL : Perche soleil
C2 : Carpe 2 étés	MELANGE : Mélange de poissons	T+ : Grosse tanche	S2 : Sandre 2 étés	BR2 : Brochet 2 étés	BB3 : Black-bass 3 étés		CHAT : Chat
C3 : Carpe 3 étés			S3 : Sandre 3 étés	BR3 : Brochet 3 étés	BB+ : Gros Black-bass		
CARPILLE : Carpillie			S+ : Gros sandre	BR+ : Gros brochet			
C+ : Carpe 3 à 7 kg							
C++ : Carpe > 7 kg							

N°DDPP : 0		Registre d'étang		Troisième partie : Résultats de pêche			
Pêche							
Date	Destination	Espèce	Nb têtes	Poids moyen (kg)	Poids total (kg)	Prix unitaire (€ / kg)	Prix total (€ HT)
23/07/2021	Vifs été	BI2			223	3,5	781
23/07/2021	Vifs été	T3	130	0,20	26	2,5	65
21/10/2021	Coop	C2	305	2,60	794	1,6	1270
21/10/2021	Coop	BI2			862	2,65	2284
21/10/2021	Coop	T3	2058	0,40	823	2,25	1852
21/10/2021	Coop	BB2	300	0,30	90	10,05	905
21/10/2021		C2	189	1,20	227	3	681
21/10/2021		BB2	50	0,30	15	10,05	151
21/10/2021		BL1			405	2,05	830
21/10/2021	D1	C1	100	0,30	30	2,25	68
21/10/2021		C2	23	1,20	27	3	81
21/10/2021		S2	19	0,80	15	9,5	143
21/10/2021		BI2			501	2,05	1027
21/10/2021	D2	T2			55	1,45	80
21/10/2021	H2	BB1	1943	0,04	68	5,5	374
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
							0
Remarque (fond de pêche laissé, condition de pêche, nuisibles ...) :							

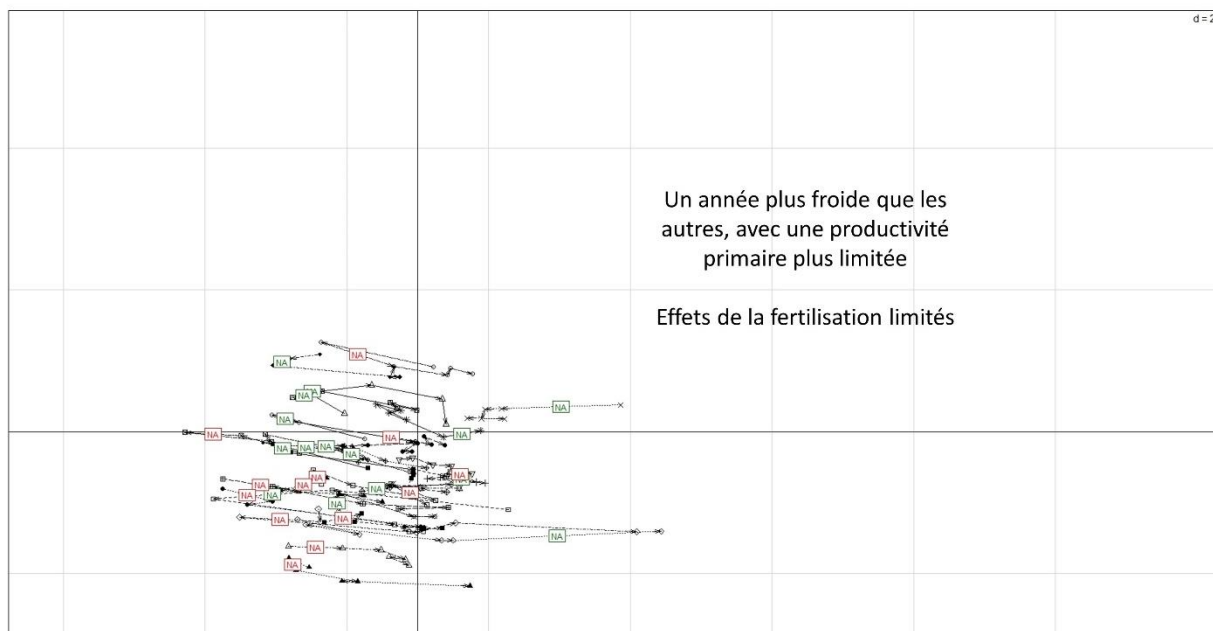
Carpe	Blanc	Tanche	Sandre	Brochet	Black-bass	Perche	Autres
CVR : Carpes Vésiculées Résorb	BL1 : Blanc 1 été	T1 : Tanche 1 été	SVR : Sandre Vésiculées Résorb	BVR : Brochet Vésiculées Résorb	BBSS : Black-bass 5 semaines	P1 : Perche 1 été	BORA : Rasborabora
CS5 : Carpe 5 semaines	BL2 : Blanc 2 étés	T2 : Tanche 2 été	SS5 : Sandre 5 semaines	BSS : Brochet 5 semaines	BB1 : Black-bass 1 été	P2 : Perche 2 été	CARASSIN : Carassin
C1 : Carpe 1 été	BL3 : Blanc 3 étés	T3 : Tanche 3 été	S1 : Sandre 1 été	BR1 : Brochet 1 été	BB2 : Black-bass 2 étés	P3 : Perche 3 été	SOLEIL : Perche soleil
C2 : Carpe 2 étés	MELANGE : Mélange de poissons	T+ : Grosse tanche	S2 : Sandre 2 étés	BR2 : Brochet 2 étés	BB3 : Black-bass 3 étés		CHAT : Chat
C3 : Carpe 3 étés			S3 : Sandre 3 étés	BR3 : Brochet 3 étés	BB+ : Gros Black-bass		
CARPILLE : Carpillie			S+ : Gros sandre	BR+ : Gros brochet			
C+ : Carpe 3 à 7 kg							
C++ : Carpe > 7 kg							

2. Exemples de trajectoires/évolutions saisonnières d'étangs piscicoles (2020/2022)

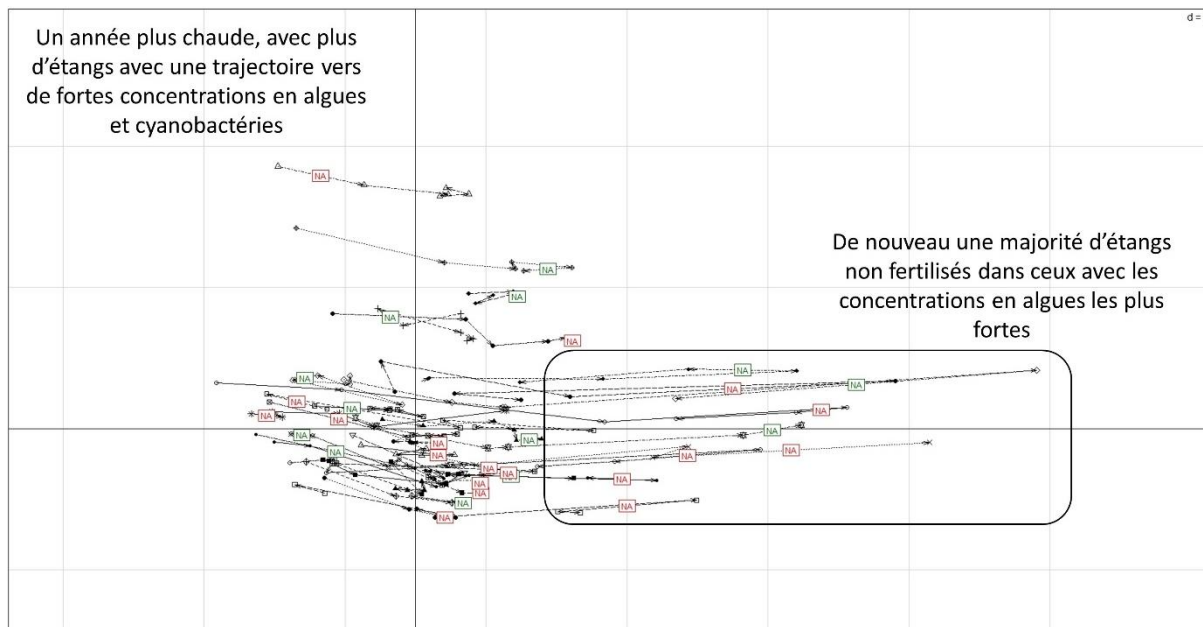
2020



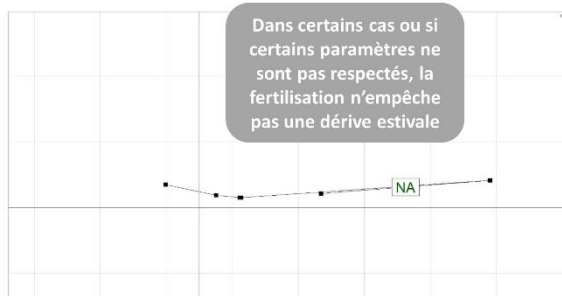
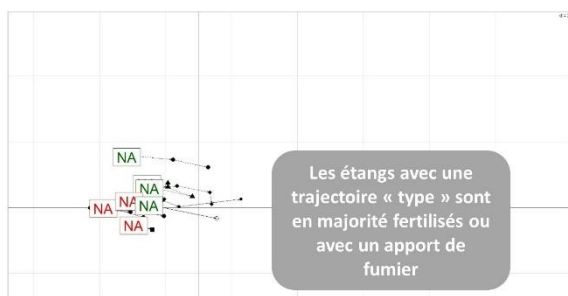
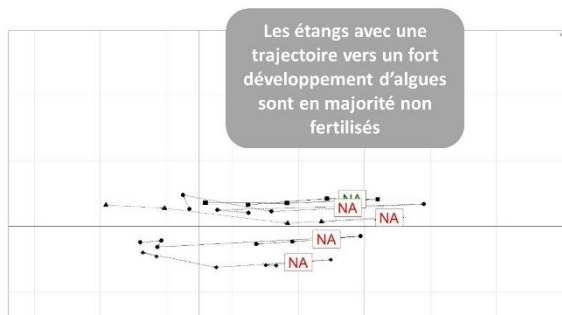
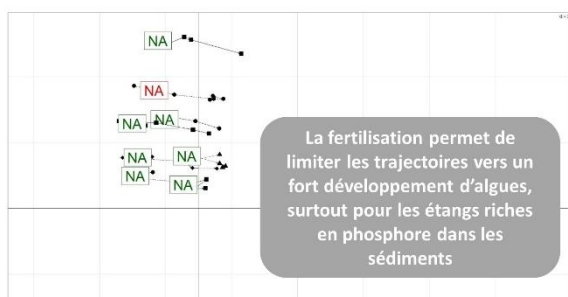
2021



2022



Quelques exemples plus détaillés



Title: Fish ponds and ecosystem services: relations between management practices, biodiversity conservation and carbon storage

Keywords: extensive fish farming, agroecology, pond management, macrophytes, greenhouse gases, carbon sinks or sources

Abstract:

Europe is home to a large number of “pond landscapes”, many with origins dating back to the Middle Ages and a historic vocation for fish farming. Despite their man-made nature, these environments are known for their capacity to harbor significant biodiversity, with rare, even endemic or endangered species. With the abandonment of fish farming, combined with other threats such as climate change, a significant number of these ponds have disappeared in recent decades. Until recently, and despite the important role they can play, these small water bodies have been neglected in research, but also in public policies.

In this PhD thesis work, we looked at the effects of different fish farming management practices on ecosystem services provided by fish ponds. First, we analyzed the practice of drying-out ponds and its impact on both biodiversity and fish yields. Secondly, we explored the impacts of different fish density management on macrophyte community characteristics. And finally, we studied fish ponds as potential carbon sinks or sources, and the effects of management practices on these carbon balances.

To contribute to the scientific knowledge on these topics, we capitalized on historical data collected in the Dombes region (Ain, France) since 2007, but also on data collected as part of the European PONDERFUL project, between 2021 and 2022, in Dombes and Midden-Limburg (Belgium). We analyzed data on water and sediment physico-chemistry, as well as biodiversity (macrophytes, phytoplankton and macroinvertebrates), carbon storage and emissions, and fish farming management practices (time since the last dry year, fish stocking, fertilization).

Our results show that drying-out is a major agroecological practice for extensive pond fish farming. This voluntary draining facilitates the recolonization of macrophytes and their diversity when the pond is re-watered. The second year in water is characterized by an “unstable state” of equilibrium between the two primary producers. This state appears to be favorable to biodiversity, production and carbon storage. Intensification of production, through increased fish densities, nevertheless has negative effects on macrophyte species richness. It also impacts community structure. Ponds used for fish farming have subsets of species that nest in the richer communities of ponds managed without fish. We were also able to show a very high degree of variability in the carbon balances of 20 fish ponds. On average, monitored ponds appear to be carbon sinks, with around 4 tonnes of CO₂ equivalent stored per hectare over 6 months. The dry year, on the other hand, is characterized by high greenhouse gas emissions.

All these elements confirm that fish ponds, combined with extensive practices, can provide numerous ecosystem services. Fish production is not incompatible with biodiversity conservation. The sustainability of these environments in European landscapes, and of the ecosystem services they provide, depends on the maintenance of these management practices. Even if it seems possible to reconcile provisioning and support services, in the future it will be necessary to establish a hierarchy of desired services, particularly in view of the inverse effects that certain management practices may have.

Titre : Étangs piscicoles et services écosystémiques : relations entre pratiques de gestion, maintien de la biodiversité et stockage de carbone

Mots-clés : pisciculture extensive, agroécologie, gestion des étangs, macrophytes, gaz à effet de serre, puits et sources de carbone

Résumé :

L'Europe renferme de nombreux paysages d'étangs, pour beaucoup avec une origine pouvant remonter au Moyen-âge et une vocation historique de production piscicole. Ces milieux, malgré qu'ils soient anthropisés, sont connus pour leur capacité à présenter une biodiversité importante, avec des espèces rares, voire endémiques ou menacées. Avec l'abandon de la pisciculture, combiné à d'autres menaces comme le changement climatique, un nombre significatif de ces étangs ont disparu au cours des dernières décennies. Jusqu'à récemment, et ce malgré le rôle important qu'ils peuvent jouer, ces petits plans d'eau ont de plus été négligés en Recherche, mais également par les politiques publiques.

Dans ce travail de thèse nous nous sommes intéressés aux effets de différentes pratiques de gestion piscicoles sur certains services écosystémiques rendus par les étangs piscicoles. Dans un premier temps, nous avons analysé la pratique de l'assec et ses impacts à la fois sur la biodiversité et sur la productivité en poissons. Dans un second temps, nous avons exploré les impacts de différentes gestions de la densité piscicole sur les caractéristiques des communautés de macrophytes. Et enfin, nous avons étudié les étangs piscicoles comme potentiels puits ou sources de carbone, et les effets des pratiques de gestion sur ces bilans carbone.

Pour compléter les connaissances scientifiques sur ces thématiques, nous avons capitalisé sur des données historiques collectées en Dombes (Ain, France) depuis 2007, mais également sur des données collectées dans le cadre du projet européen PONDERFUL, entre 2021 et 2022, en Dombes et dans le Midden-Limburg (Belgique). Nous avons analysé à la fois des données sur la physico-chimie de l'eau et des sédiments, ainsi que des données de biodiversité (macrophytes, phytoplancton et macroinvertébrés), de stockage et d'émissions de carbone, ainsi que sur les pratiques de gestion piscicoles (distance au dernier assec, empoissonnage, fertilisation).

Nos résultats démontrent que l'assec constitue une pratique agroécologique majeure pour la pisciculture extensive en étang. Cet assèchement volontaire favorise la recolonisation des macrophytes ainsi que leur diversité lors de la remise en eau. La deuxième année en eau est caractérisée par un "état instable" d'équilibre entre les deux producteurs primaires. Cet état apparaît comme étant favorable à la fois à la biodiversité, à la production mais également au stockage du carbone. L'intensification de la production, à travers une augmentation des densités piscicoles, a néanmoins des effets négatifs sur la richesse spécifique des macrophytes. Elle impacte également la structure des communautés. Les étangs piscicoles possèdent des sous-ensembles d'espèces, nichés dans les communautés plus riches des étangs gérés sans poissons. Nous avons également pu montrer une très forte variabilité sur les bilans carbone réalisés sur 20 étangs piscicoles. En moyenne, les étangs monitorés apparaissent comme étant plutôt des puits de carbone, à hauteur d'environ 4 tonnes de CO₂ équivalent stocké par hectare et sur 6 mois. La phase d'assec est quant à elle caractérisée par des émissions de gaz à effet de serre importantes.

Tous ces éléments permettent de confirmer que les étangs piscicoles, associés à des pratiques extensives, peuvent fournir de nombreux services écosystémiques. La production piscicole n'est pas antinomique de la conservation de la biodiversité. La pérennité de ces milieux dans les paysages européens, et des services fournis, passe par le maintien de ces pratiques de gestion. Même si concilier les services d'approvisionnement et de support semble possible, à l'avenir, une hiérarchisation des services souhaités sera nécessaire, notamment au regard des effets inverses que peuvent avoir certaines pratiques de gestion.