



HAL
open science

Fonctionnement des étangs en réponse aux stress et perturbations d'origine anthropique : diversité, structure et dynamique des communautés végétales

Florent Arthaud

► To cite this version:

Florent Arthaud. Fonctionnement des étangs en réponse aux stress et perturbations d'origine anthropique : diversité, structure et dynamique des communautés végétales. Sciences agricoles. Université Claude Bernard - Lyon I, 2013. Français. NNT : 2011LYO10064 . tel-00842280

HAL Id: tel-00842280

<https://theses.hal.science/tel-00842280>

Submitted on 8 Jul 2013

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 L'UNIVERSITE DE LYON

Délivrée par

L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON I

ECOLE DOCTORALE Evolution Ecosystemes Microbiologie Modélisation

DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 7 août 2006)

soutenue publiquement le 21 avril 2011

par

M ARTHAUD Florent

TITRE :

Fonctionnement des étangs en réponse aux stress et perturbations d'origine anthropique : diversité, structure et dynamique des communautés végétales.

Directrice de thèse :

BORNETTE G. (Directrice de recherches CNRS, Université de Lyon I)

Co-directrice de thèse :

VALLOD D. (Enseignante-Chercheuse, ISARA-Lyon)

JURY :

DANGER M. (Maître de Conférences, Université de Metz) É É É É É É É É É É É ...Rapporteur
GRILLAS P. (Directeur scientifique, Tour du Valat) É É É É É É É É É É É É É É É É .É É .Examinateur
JOLY P. (Professeur, Université de Lyon I) É É .É É É É É É É É É É É É É É É É Examinateur
LI W. (Professeur, Jardin Botanique de Wuhan, Chine) É É É É É É É É É É É É É É É É .Rapporteur
WILLBY N.J. (Maître de Conférences, Université de Stirling, UK) É É É É É É É É É É É .Rapporteur

Fonctionnement des étangs en réponse aux stress et perturbations d'origine anthropique : diversité, structure et dynamique des communautés végétales.

Résumé :

Un des enjeux importants de l'écologie est de comprendre comment les pratiques anthropiques affectent la biodiversité et quelles en sont les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes. L'objectif de cette thèse est d'améliorer la compréhension des mécanismes régissant les communautés végétales aquatiques, et plus particulièrement ceux liés aux perturbations anthropiques et aux phénomènes d'eutrophisation. Les métasystèmes constitués de réseaux d'étangs agro-piscicoles sont des modèles d'étude adaptés à notre problématique car ils sont sous forte pression anthropique et présentent une forte variabilité environnementale.

Dans un premier temps, nous avons étudié l'impact des modes de gestion des bassins versants sur l'eutrophisation des étangs. Dans un second temps, nous avons mesuré l'effet de l'eutrophisation sur la productivité et la diversité des communautés phytoplanctoniques. Enfin, nous avons relié 3 types de contraintes générées par les pratiques anthropiques (l'eutrophisation, l'assèchement et la connectivité entre les étangs) sur les communautés de plantes aquatiques en termes de diversité spécifique et fonctionnelle. L'effet de l'eutrophisation, le recrutement et l'établissement des communautés des plantes aquatiques a été abordé au travers de la relation entre la banque de graines et la végétation établie.

L'eutrophisation est le facteur majeur responsable de la diminution de la biodiversité végétale dans les étangs. Cependant les perturbations récurrentes constituées par les assèchs, engendrent une succession cyclique qui contribue à maintenir une forte biodiversité dans les étangs.

Mots-clés : Ecologie des communautés, Végétation aquatique submergée, Phytoplancton, Banque de propagules, Eutrophisation, Connectivité, Assèchement, Pisciculture, Succession cyclique, Diversité Fonctionnelle, Stratégies Adaptatives, Traits d'histoire de vie,

Functioning of shallow lakes in response to anthropogenic stress and disturbances : diversity, organization and dynamic of vegetation

Abstract:

One important issue of research in Ecology is to understand how anthropogenic activities are influencing biodiversity and what are the consequences on ecosystem functioning. The aim of the study is to improve the knowledge of the mechanisms governing aquatic plant communities, particularly those related to human disturbance and eutrophication. Meta-ecosystems constituted by networks of fish-farming shallow lakes are study models adapted to our problematic because they are submitted to a strong anthropogenic pressure and because they show a high environmental variability.

First, we studied the impact of watershed management practices on shallow lakes eutrophication. In a second step, we measured eutrophication effect on productivity and on diversity of phytoplankton communities. Finally, we were able to link 3 types of constraints generated by human practices (eutrophication, drying and connectivity between shallow lakes) to aquatic plant communities in terms of specific and functional diversity. The impact of eutrophication, recruitment and establishment of aquatic plant communities has been approached through the relationship between the seed bank and established vegetation.

Eutrophication is the major factor responsible for the loss of plant biodiversity in shallow lakes. However frequent disturbances due to drying events induce a cyclic succession that helps maintain a high biodiversity.

Key-words: community ecology, submerged aquatic vegetation, phytoplankton, propagule bank, eutrophication, connectivity, drought, fish farming, cyclic succession, functional diversity, adaptive strategies, life history traits

Universit  Claude Bernard Lyon 1   UMR CNRS 5023 LEHNA

Equipe Ecologie V g tale et Zones Humides

B t. Forel

F-69622 VILLEURBANNE Cedex

ISARA-LYON

Equipe Ecosyst mes et Ressources Aquatiques

23 rue Jean Baldassini,

69364 LYON Cedex 07

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Wei Li, Nigel Willby et Michael Danger d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse, et Pierre Joly et Patrick Grillas d'être examinateurs de ma soutenance.

Un immense merci à mes deux directrices de thèse pour m'avoir supporté, moi et mes fautes d'orthographe, pendant trois ans. Un très grand merci à Gudrun Bornette pour m'avoir appris que les herbes qui poussent dans l'eau ont des noms différents et savent être un modèle passionnant pour tester des théories d'écologie. Une grande reconnaissance pour son savoir théorique et pratique, et de m'en avoir fait bénéficier sans compter ses heures du jour et de la nuit. Un très grand merci à Dominique Vallod pour m'avoir fait profiter de sa passion et de sa connaissance des étangs piscicoles et de leur fonctionnement écologique, ainsi que pour m'avoir donné de nombreuses opportunités pour améliorer mon expression orale.

Un très grand merci à Joël Robin pour m'avoir appris que les traces vertes qui flottent dans l'eau sont des cellules avec des noms différents. Merci également pour avoir partagé des moments de sciences et autres, auxquels se joignent les personnes ayant participé aux programmes DIVA : Alexander Wezel, l'équipe Suisse composée de Beat Oertli, Véronique Rosset, Sandrine Angelibert et David Leclerc ainsi que Jean Wuillot de IRIS consultant.

Je remercie les membres de mon comité de pilotage, Jean-Marcel Dorioz, Yvan Lagadeuc, François Mesleard, et une nouvelle fois Beat Oertli, pour l'assistance et les conseils qu'ils m'ont prodigués en fonction de leurs domaines de compétence respectifs. Je remercie également Serge Fenet du LIRIS pour m'avoir initié et accompagné dans le monde des systèmes complexes.

Je voudrais aussi exprimer ma gratitude à mes anciens directeurs de stage Marie-Claude Bel-Venner, Thierry Lengagne, Frédéric Menu et Samuel Venner qui m'ont transmis leur passion pour la recherche et l'écologie, et donné un sens à mes études.

Merci aux personnes qui nous ont permis l'accès à leurs étangs, ceci comprenant l'ensemble des gestionnaires et propriétaires, notamment la fondation Virots et le parc des oiseaux de Villard-Les-Dombes.

Je voudrais également remercier tous les chercheurs de l'équipe EVZH du LEHNA, ainsi que du département AGEF de l'ISARA que j'ai pu côtoyer durant ces trois ans et avec qui j'ai eu plaisir à discuter science, enseignement et surtout de tout et de rien.

Merci aussi à Mathieu Guerin, Thomas Lhuillery, Sylvie Prestoz, Félix Vallier et Marie-Rose Viricel, pour leur aide technique, indispensable au bon déroulement de ma thèse, accompagnée de plus ou moins longues discussions.

Merci aussi à tous les stagiaires que j'ai pu encadrer plus ou moins longtemps, votre aide m'a été très précieuse, merci donc à Brice Ezzouaouy, Emanuelle Girard, Mathilde Mousset, Deborah Nadal et Julien Lavoie.

Et comme après le boulot, il y a encore le boulot, je tiens à remercier tous mes collègues doctorants avec qui j'ai passé de très bon moments, pour le LEHNA, les filles d'été et les vieux du M2 et pour l'ISARA les Globulos du C316 et l'ensemble de l'AS PingPongTeam. Surtout un très, très, très grand merci à David Pobel et Soraya Rouifed, mes 2 voisins de mes 2 bureaux respectifs, qui en commentant leur thèse en même temps que moi, ont dû me supporter pendant 3 ans, notamment mes conversations avec fin brutale.

Et comme avant la thèse, il y avait moins de boulot, je voudrais remercier pour leur soutien et leurs encouragements, les copains du ElPerturbator, les musiciens de Mions et des environs.

Merci à ma famille, mes grands parents qui m'ont toujours poussé dans mes études, mes grands frères qui m'ont toujours poussé tout court et mes parents sans qui je n'aurais pas eu cet engouement et cette curiosité pour la nature.

Pour m'avoir supporté depuis le début de la thèse, et surtout dans les derniers moments où même moi je ne me supportais plus, un remerciement sans fin à Clarisse

INTRODUCTION.....	11
1.1 Paramètres régissant les communautés végétales des écosystèmes lenticques.....	13
1.1.1 Compétition dans les communautés végétales	14
1.1.1.1 Compétition pour la lumière.....	16
1.1.1.2 Compétition pour les nutriments.....	20
1.1.1.3 Allélopathie.....	24
1.1.2 Effet des contraintes abiotiques et biotiques sur la compétition dans les communautés végétales	26
1.1.2.1 Assèchement.....	27
1.1.2.2 Vagues et remise en suspension du sédiment.....	28
1.1.2.3 Le rôle du zooplancton.....	30
1.1.2.4 Communautés piscicoles.....	30
1.1.2.5 Communautés aviaires.....	32
1.1.3 Stratégies adaptatives	32
1.1.3.1 Stratégies adaptatives du phytoplancton.....	33
1.1.3.2 Stratégies adaptatives des plantes aquatiques.....	35
1.2 Dynamique temporelle et structure spatiale des communautés végétales.....	36
1.2.1 Les successions saisonnières	36
1.2.1.1 Dynamique saisonnière des espèces phytoplanctoniques.....	36
1.2.1.2 Dynamique saisonnière au sein des plantes aquatiques.....	38
1.2.2 Dynamique spatiale des métacommunautés	39
1.2.2.1 Application du concept de métacommunauté au phytoplancton.....	42
1.2.2.2 Application du concept de métacommunauté aux plantes aquatiques.....	43
1.3 États stables alternatifs.....	46
1.3.1 Principe théorique des États stables alternatifs	46
1.3.1.1 Principe d'écystosis.....	46
1.3.1.2 Mécanismes stabilisants et nutriments.....	47
1.3.2 Les différents États stables alternatifs	48
1.3.3 Dynamique temporelle et distribution spatiale des États stables alternatifs	50
1.3.3.2 Distribution spatiale des États stables alternatifs.....	51
1.3 États stables alternatifs et gestion agro-piscicole.....	53
Problématique de la thèse.....	58
MATERIELS ET METHODES.....	61
2.1 Site d'étude	61
2.2 Analyse critique des méthodes	61
2.2.1 Activités agricoles et poissons.....	63
2.2.2 Mesure de la stabilité de la colonne d'eau.....	63
2.2.3 Résistance à l'assèchement des communautés phytoplanctoniques.....	64
RESULTATS.....	67
3.1 Gestion des bassins versants et eutrophisation.....	67
3.2 Eutrophisation, structure et diversité des communautés phytoplanctoniques.....	101
3.3 Eutrophisation, perturbations anthropiques et communautés des plantes aquatiques.....	119
3.3.1 Eutrophisation, perturbations anthropiques et richesse spécifique	119
3.3.2 Eutrophisation, perturbations anthropiques et diversité fonctionnelle	137
3.3.3 Eutrophisation et relation plantes aquatiques et banque de propagules	159
3.3.4 Relation richesse spécifique et richesse fonctionnelle	177
DISCUSSION ET PERSPECTIVES.....	179
4.1 Fonctionnement des étangs.....	179
4.2 Dynamique spatiale et temporelle : une question de référentiel.....	183
4.2.1 Dynamique temporelle : approche diachronique versus synchronique	183
4.2.2 Dynamique spatiale : approche à l'échelle de la région ou du réseau	185
4.3 Implications en termes de gestion et conservation.....	186
Conclusion.....	195

INTRODUCTION

Cadre g n ral

Les petits plans d'eau (mares et  tangs) constituent un habitat essentiel pour de nombreuses esp ces animales et v g tales et jouent un r le crucial dans le maintien de la biodiversit  r gionale. Malgr  leur importance confirm e, les connaissances n cessaires   leur gestion et   leur conservation sont encore faibles en comparaison des autres milieux aquatiques.

Ce travail de th se fait partie d' n projet dont l' n des objectifs est de comprendre la mani re dont les modalit s de gestion des paysages agricoles et des  tangs structurent la biodiversit  et le fonctionnement  cologique de ces derniers, dans le but de proposer des modalit s de gestion compatibles avec la conservation de la biodiversit  et des services associ s dans ces  cosyst mes. De nombreux concepts et th ories en  cologie des communaut s ont  t   labor s afin de comprendre la mani re dont les communaut s vivantes sont r gies par les contraintes de l' nvironnement. Ce cadre th orique permet la formulation d'hypoth ses quant   la structuration et   la dynamique des communaut s dans les  cosyst mes, qui, si elles sont valid es, aboutissent d' ne part   la validation des mod les th oriques, et d' autre part   articuler ces r gles th oriques de fonctionnement avec des r gles de gestion, de conservation et de restauration des communaut s. Pour tester ces hypoth ses, la difficult  r side souvent dans la n cessit  de disposer d' n nombre suffisant d' cosyst mes dont les caract ristiques environnementales sont proches, mais qui varient pour les variables d' nt ret dont on souhaite mesurer les effets. Les m ta- cosyst mes des  tangs de La Dombes constituent   ce titre un syst me pertinent pour tester des hypoth ses s'inscrivant dans le champ conceptuel de l' cologie des communaut s, et relevant en

INTRODUCTION

particulier du rôle des perturbations sur la dynamique de la biodiversité végétale dans les écosystèmes.

L'objectif de la thèse est de comparer l'impact des perturbations et du stress provoqué par les pratiques agricoles et piscicoles sur le fonctionnement des étangs et plus particulièrement sur les communautés végétales. Dans un premier temps, nous établirons une synthèse des éléments bibliographiques concernant le fonctionnement des communautés végétales aquatiques, en s'intéressant aux interactions avec les contraintes biotiques et abiotiques et à la dynamique temporelle et spatiale des habitats. Cette synthèse finira par le cas particulier des étangs piscicoles et les différentes hypothèses qui ont été testées au cours de ce travail de thèse. Dans un second temps, après une description rapide du site d'étude, nous ferons une analyse critique de la méthodologie utilisée pour répondre aux différentes hypothèses. La troisième partie sera dédiée aux résultats obtenus au cours de ma thèse au travers de 3 chapitres, constitués de manuscrits en anglais. Le 1^{er} chapitre concernera l'échelle du bassin versant avec l'étude de l'effet des pratiques et de l'occupation du sol des bassins versants sur l'eutrophisation des étangs. Le 2^{ème} chapitre concernera les communautés phytoplanctoniques avec l'étude de l'effet de l'eutrophisation et de l'assèchement sur la productivité, la diversité générique et fonctionnelle des communautés phytoplanctoniques. Le 3^{ème} chapitre concernera la dynamique des communautés de plantes aquatiques selon 3 aspects : premièrement l'effet de l'eutrophisation, de l'assèchement et de la connectivité sur la richesse spécifique, deuxièmement l'effet de l'eutrophisation et de l'assèchement sur la diversité fonctionnelle et troisièmement l'effet de l'eutrophisation sur le recrutement et l'établissement des communautés végétales au travers de la relation entre la banque de propagules et la végétation établie. La quatrième partie sera constituée d'une discussion des différents résultats, notamment dans le cadre de la biologie de la conservation, et des perspectives pouvant faire suite à ce travail de thèse.

1.1 Paramètres régissant les communautés végétales des écosystèmes lenticques

Dans les systèmes lenticques, les producteurs primaires sont composés en grande majorité par le phytoplancton et les plantes aquatiques. Le phytoplancton regroupe la totalité du plancton autotrophe, composé des cyanobactéries (procaryotes photosynthétiques) et d'algues microscopiques que sont les chlorophytes (algues vertes), les diatomées, les euglenophytes, les dynophytes, les cryptophytes et les chrysophytes (Reynolds 1984). Les plantes aquatiques comprennent les characées (algues macroscopiques), les briophytes et les plantes vasculaires présentes dans la masse d'eau. L'ensemble des plantes aquatiques peut être divisé en différents groupes selon leur position dans la masse d'eau : les plantes submergées et les plantes à feuilles flottantes qui peuvent être enracinées ou non (hydrophytes), les plantes à feuilles émergées (héllophytes) et les plantes qui peuvent supporter indifféremment des conditions exondées ou inondées (amphiphytes). Dans ce travail, l'attention s'est portée sur les hydrophytes et les amphiphytes. En effet les héllophytes, du fait que la majorité de leur appareil végétatif occupe le milieu aérien, ne sont pas soumis aux mêmes contraintes que les autres groupes de plantes aquatiques (disponibilité en nutriments et en lumière, gravité, contraintes mécaniques, par exemple).

L'ensemble de ces espèces végétales appartient à un même groupe fonctionnel, exploitant des ressources communes et peut être considéré comme une guildes, au sein de laquelle la compétition est le mode d'interaction prédominant.

1.1.1 Compétition dans les communautés végétales

La compétition au sein des communautés végétales peut avoir lieu à plusieurs échelles, soit entre individus de la même espèce (intra-spécifique), soit entre espèces différentes (inter-spécifique) au sein du phytoplancton, des plantes aquatiques, ou entre des espèces appartenant à ces deux groupes taxonomiques.

Le modèle de compétition inter-spécifique de Lotka-Volterra (Volterra 1926; Lotka 1932) prédit dans le cas d'une compétition non fréquence-dépendante, que lorsque la compétition inter-spécifique est plus forte que la compétition intra-spécifique, l'espèce la plus compétitrice pour la ressource exclut l'espèce la moins compétitrice. Le principe d'exclusion compétitive (Gauss 1934; Hardin 1960) prédit que deux espèces ne peuvent coexister de manière stable sur une même ressource limitante. De nombreux exemples empiriques d'exclusion compétitive entre deux espèces ont été observés dans le cas d'interactions simples, où le moindre avantage reproductif même tôt ou tard à l'élimination du compétiteur inférieur et à l'accroissement de la densité du compétiteur supérieur (Gauss 1934; Connell 1961; Tilman 1976; Taniguchi and Nakano 2000). Cependant l'observation des systèmes naturels montre qu'un grand nombre d'espèces, exploitant *a priori* la même niche, peuvent coexister. Dans un système complexe, d'après le principe d'exclusion compétitive, les espèces écologiquement semblables ne peuvent cohabiter à l'équilibre que s'il existe au moins une différence déterminante entre leurs niches, dans ce cas le nombre d'espèces coexistant à l'équilibre ne devrait pas excéder le nombre de facteurs limitants (Tilman et al. 1982). La coexistence de nombreuses espèces dans des environnements relativement homogènes et peu structurés ('plankton paradox' de Hutchinson 1961) peuvent cependant s'expliquer par certains facteurs limitants externes (cycle de vie, interaction prédateur-proie, interactions chimiques, etc.) ou par le fait que ces communautés n'atteignent jamais l'équilibre (Wilson 1990; Roy and Chattopadhyay 2007).

Différents mécanismes sont évoqués pour expliquer la coexistence des espèces au sein d'une communauté: i) Le modèle de Lotka-Volterra prédit une coexistence stable des compétiteurs lorsque la compétition interspécifique est, pour toutes les espèces, plus faible que la compétition intraspécifique. Dans ce cas, la différenciation des niches tend à concentrer l'effet de la compétition au sein des espèces plutôt qu'entre elles. ii) Le principe selon lequel les espèces suffisamment semblables pourraient aussi coexister au même titre que les espèces suffisamment différentes (Scheffer and van Nes 2006). Ces deux stratégies produisant une structure de niches auto-organisées vers lesquelles les espèces convergent au cours de l'évolution. iii) Le modèle de Lotka-Volterra prédit aussi une coexistence lorsque la compétition est fréquence-dépendante négative. Selon ce principe l'espèce la plus abondante devient la moins compétitive, elle est donc remplacée par l'espèce la moins abondante, qui devient à son tour plus abondante et moins compétitive, et l'on observe alors une alternance de dominance entre les espèces entraînant une coexistence des compétiteurs (Chesson 1994; Chesson 2000).

La compétition peut reposer sur la consommation de ressources semblables comme la lumière et les nutriments (compétition par exploitation), ou sur des mécanismes d'interférence, tels que l'allélopathie, mécanisme selon lequel les espèces végétales ont recours à des substances phytotoxiques particulières. Concernant la compétition pour les ressources, la théorie prédit que la relation entre la richesse spécifique et le niveau de ressources forme une courbe en cloche (Huston 1994; Grime 2002). Seules les espèces tolérantes au stress (au sens de Grime 2002) survivent pour des niveaux de ressources faibles, tandis que les espèces les plus compétitives composent les communautés correspondant à des conditions de ressources non limitantes. Dans ce dernier cas, les interactions compétitives ne concernent plus les ressources, qui sont en concentration suffisante pour chacune des différentes espèces (Tilman 1990), mais l'espace, l'espèce à la croissance la plus rapide s'accapare l'espace disponible et excluant les autres espèces.

INTRODUCTION

Selon ce modèle, la richesse spécifique est maximale dans des habitats à niveau intermédiaire de ressources, car les deux types d'espèces cohabitent, en plus des espèces associées aux niveaux de ressources intermédiaires (figure 1).

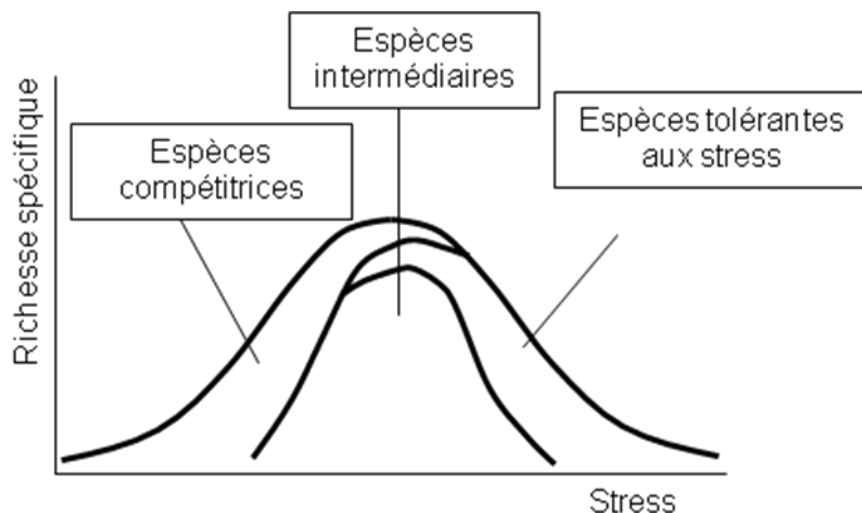


Figure 1 : Distribution théorique de la richesse spécifique le long d'un gradient de stress

1.1.1.1 Compétition pour la lumière

La lumière est un élément indispensable pour la photosynthèse et son intensité régit la distribution des organismes autotrophes.

- Compétition pour la lumière au sein des espèces phytoplanctoniques :

La stabilité de la colonne d'eau apparaît comme un facteur clé pour l'accès à la lumière et la structure des communautés phytoplanctoniques (Huisman et al. 2004). La théorie prédit que dans les eaux bien mélangées, les espèces phytoplanctoniques dont l'intensité lumineuse critique est la plus faible sont les meilleurs compétiteurs pour la lumière (Huisman and Weissing 1994; Weissing and Huisman 1994). L'intensité lumineuse critique d'une espèce correspond à la valeur minimale au-delà de laquelle la lumière est en excès lorsque l'abondance de la population est maximale et stationnaire. Dans un milieu avec plusieurs espèces, l'espèce avec l'intensité lumineuse critique la plus faible exclut les autres espèces

en réduisant l'intensité lumineuse non absorbée en dessous de l'intensité lumineuse critique de toutes les autres espèces. Cette prédiction a été confirmée par plusieurs études expérimentales de compétition entre espèces phytoplanctoniques (Huisman et al. 1999; Litchman 2003; Passarge et al. 2006).

Dans des eaux faiblement mixées, les espèces avec une faible intensité lumineuse critique peuvent perdre leur avantage compétitif si d'autres espèces, comme les espèces flottantes, sont capables d'avoir une position plus avantageuse dans la colonne d'eau (Huisman et al. 1999; Elliott et al. 2001; Klausmeier and Litchman 2001). Certaines cyanobactéries du genre *Microcystis* sont capables de flotter, mais leur avantage compétitif pour la lumière peut varier au sein du genre entre les souches non toxiques, meilleures compétitrices pour la lumière, et les souches toxiques, dont les ressources investies dans la production de toxines ne seraient plus disponibles pour d'autres fonctions cellulaires (Kardinaal et al. 2007).

- **Compétition pour la lumière au sein des espèces de plantes aquatiques :**

De nombreuses études expérimentales démontrent que l'ombrage est un paramètre important dans les interactions compétitives chez les plantes aquatiques. La capacité de certaines espèces d'exclure les autres espèces, en particulier dans des habitats très productifs, est fortement attribuée à leur morphologie et à leur capacité d'acquiescer l'espace et la lumière (Scheffer 2004; Herb and Stefan 2006).

Il existe peu d'études sur la compétition pour la lumière entre espèces à feuilles flottantes, car les feuilles étant toutes situées à la surface de l'eau, l'issue des interactions compétitives pour la lumière devrait dépendre fortement de la vitesse de croissance et de colonisation de l'espace bidimensionnel constitué par la surface de l'eau (Zhonghua et al. 2007). Certaines morphologies peuvent cependant apporter un avantage compétitif, comme par exemple chez *Lemna gibba* qui possède une structure composée d'aerenchyme qui la surélève légèrement

INTRODUCTION

au-dessus de la surface de l'eau, lui fournissant ainsi un léger avantage compétitif pour la lumière par rapport à *L. minor* (Rejmánek 1975).

La compétition pour la lumière entre les plantes submergées dépend de la forme de croissance des espèces. Les espèces de type rosettes supportent peu la compétition tandis que les espèces caulescentes, grâce à leur tige rigide, ont une plus grande capacité à atteindre les zones avec plus de lumière (Middelboe and Markager 1997; Vestergaard and Sand-Jensen 2000; Bornette and Pujalon 2009). Parmi les espèces caulescentes, la compétition pour la lumière dépend alors de la vitesse de croissance et de la capacité à coloniser l'espace. En culture mixte, la croissance plus rapide et la forte élongation d'*Elodea nuttallii* conduit à la formation d'une canopée qui limite la croissance d'*E. canadensis* quelle que soit l'intensité lumineuse (Barrat-Segretain 2004). De même *Potamogeton pectinatus*, espèce à croissance rapide, limite *Myriophyllum exalbescens* à croissance plus lente lorsqu'elles sont placées en compétition (Moen and Cohen 1989). Cependant l'issue de la compétition dépend bien souvent des conditions environnementales. Par exemple pour une faible intensité lumineuse, la forte élongation des tiges de *Myriophyllum spicatum*, la rend très compétitive tandis qu'à forte intensité lumineuse, la croissance de *M. spicatum* est limitée par *M. sibiricum*, supérieure dans la compétition pour d'autres ressources telles que l'espace et les nutriments (Valley and Newman 1998).

L'ombrage des plantes à feuilles flottantes sur les plantes submergées induit une asymétrie dans la compétition pour la lumière entre ces deux morphes (Scheffer et al. 2003), observée dans plusieurs études (e.g. Barrat-Segretain 2004; Herb and Stefan 2006). En culture mixte, *Potamogeton nodosus* (feuilles flottantes) diminue la densité de *Hydrilla verticillata* (feuilles submergées) (Spencer et al. 2000), de même que *Potamogeton gramineus* (feuilles flottantes) diminue la biomasse de *P. pectinatus* (feuilles submergées), surtout pour de fortes intensités lumineuses (Spencer and Rejmánek 2010).

- **Compétition pour la lumière entre le phytoplancton et les plantes aquatiques :**

La compétition pour la lumière entre la végétation et le phytoplancton est également fortement asymétrique, car l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique induit une augmentation de la turbidité et diminue l'intensité de la lumière disponible dans la colonne d'eau (Scheffer et al. 1993).

La capacité des plantes aquatiques à survivre dans des habitats aux conditions lumineuses défavorables est partiellement reliée à leur forme de croissance. En général, les conditions de faible luminosité dans les zones littorales peu profondes favorisent la dominance par les héliophytes, tandis que les eaux plus profondes ont tendance à être colonisées par des espèces à feuilles flottantes, au détriment des espèces submergées (Squires et al. 2002; Nurminen 2003). Pour les plantes à feuilles flottantes telles que *Nymphaea* et *Trapa*, la transparence de l'eau en début de saison est favorable à l'établissement à partir de semences, mais une fois les plantes matures établies, elles peuvent prospérer dans des eaux de faible transparence (Gopal and Sharma 1990). Les plantes submergées requièrent entre 2 et 30% de la lumière incidente arrivant en surface, suivant les espèces (Dennison et al. 1993; Middelboe and Markager 1997) et peuvent se développer à une profondeur correspondant à 2 ou 3 fois la transparence maximale mesurée à l'aide d'un disque de Secchi (Canfield et al. 1985; Chambers and Kalff 1985). Les bryophytes aquatiques peuvent survivre à des taux de luminosité plus faibles que les plantes vasculaires aquatiques (Middelboe and Markager 1997).

Cette variation de tolérance à l'ombrage induit une diminution de la richesse spécifique des plantes aquatiques lorsque la turbidité liée au phytoplancton augmente (Barko and Smart 1981; Middelboe and Markager 1997). La diminution de la biomasse des plantes aquatiques le long d'un gradient croissant de turbidité a été démontrée à de nombreuses reprises sur le terrain et en laboratoire (Barko and Smart 1981; Chambers and Kalff 1985; Middelboe and Markager 1997; Boedeltje et al. 2001; Squires et al. 2002). Cependant, on note des

variations en fonction des espèces de plantes aquatiques et de phytoplancton impliquées dans l'interaction compétitive. Ainsi, la croissance et l'activité photosynthétique de *Vallisneria natans* est plus faible en présence de phytoplancton dominé par des chlorophytes, que sous une toile d'ombrage simulant une diminution de l'intensité lumineuse similaire (Li and Ni 2007). Ce résultat, comme d'autres expériences du même type, suggère que le phytoplancton peut affecter la végétation par d'autres mécanismes que la limitation de l'accès à la lumière.

1.1.1.2 Compétition pour les nutriments

Les nutriments requis par les organismes autotrophes aquatiques sont principalement l'azote (N), le phosphore (P) et le carbone (C).

- **Compétition pour les nutriments au sein des espèces phytoplanctoniques :**

Des importantes différences existent entre les différents groupes phytoplanctoniques concernant leurs exigences nutritives et leurs capacités à satisfaire leurs besoins nutritifs. La croissance des diatomées nécessite de la silice, les cyanobactéries et les chlorophytes sont généralement très exigeantes en phosphore pour leur développement et certaines cyanobactéries sont capables de fixer l'azote atmosphérique (Reynolds 1984). La limitation en silice (Si) est un phénomène généralement durable dans le temps comparativement aux carences en azote et phosphore, dont l'intensité et la durée sont diminuées par le recyclage rapide de ces deux éléments (Sommer 1989). Il a été montré expérimentalement que la disponibilité relative de ces nutriments modifie l'issue des interactions compétitives ; un fort rapport Si/P favorise la domination des diatomées, un fort rapport N/P favorise la domination des Chlorophytes alors que des faibles rapports Si/P et N/P favorisent la domination des

cyanobactéries (Kilham et al. 1986; Tilman et al. 1986). Les mêmes observations ont été faites en milieu naturel (Reynolds 1984).

Ces différences d'exigences entre groupes taxonomiques proviendraient de différentes adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales. Le rapport surface/volume modifie la productivité synthétique, au profit des espèces de petite taille (Wetzel 1983). La mobilité permettant d'améliorer l'accès aux ressources nutritives, les espèces flagellées ou certaines cyanobactéries possédant des vacuoles gazeuses ont tendance à être moins sensibles aux limitations nutritives dans un milieu où les ressources sont réparties de façon hétérogène, tandis qu'elles perdent cet avantage compétitif dans un milieu homogène, et sont alors rapidement éliminées (Sommer 1989).

- **Compétition pour les nutriments au sein des plantes aquatiques :**

Les plantes aquatiques peuvent assimiler les nutriments contenus dans le sédiment et dans la colonne d'eau, et cette aptitude varie en fonction de leur forme de croissance (Barko and Smart 1986; Chambers 1987; Schneider and Melzer 2003). Les espèces enracinées peuvent assimiler l'azote, le phosphore, le calcium et d'autres nutriments clés dans le sédiment, tout en assimilant le carbone inorganique dans la colonne d'eau. Les espèces submergées non enracinées assimilent tous les nutriments dans la colonne d'eau tandis que celles à feuilles flottantes ou les halophytes peuvent puiser le carbone inorganique dans l'atmosphère. La dominance d'espèces flottantes non enracinées est favorisée dans les systèmes à forte concentration en nutriment dans la colonne d'eau, car la compétition pour les nutriments devient moins importante que celle pour la lumière (James et al. 2005, Lacoul and Freedman 2006, Barker et al. 2008).

Abstraction faite du carbone, on considère en général que les nutriments limitant potentiellement la croissance des plantes aquatiques sont les phosphates et l'azote (sous forme de nitrates ou d'ammonium), même si d'autres éléments minéraux peuvent être

importants (Barko et al. 1986, Heegaard et al. 2001, Thiebaut et al. 2002). Elser et al. (2007) montrent dans une méta-analyse que l'enrichissement en azote ou en phosphore dans les écosystèmes d'eau douce augmente la productivité primaire, d'autant plus lorsque les deux paramètres augmentent simultanément. La source d'azote privilégiée par les plantes est l'ammonium (Jampeetong and Brix 2009) mais dans certains cas, particulièrement en milieu alcalin, il peut être toxique et inhiber la photosynthèse en provoquant un déséquilibre interne entre carbone et azote et des nécroses tissulaires (Cao et al. 2009 ; van Katwijk 1997). Il existe une forte variabilité dans la tolérance à ce composé au sein des plantes aquatiques ; par exemple, une forte concentration en ammonium peut provoquer 3 types de réactions chez 3 espèces d'Elodee : stimuler l'activité photosynthétique (*E. nuttallii*), l'inhiber (*E. canadensis*) ou n'avoir aucun effet (*E. ernstae*) (Dendone et al. 1993). La corrélation négative entre la concentration d'ammonium et l'abondance des plantes aquatiques, pourrait dans certains cas provenir de l'augmentation de la turbidité (le phytoplancton utilisant prioritairement l'ammonium) plutôt que d'un effet toxique (Li et al. 2008b).

La croissance de la végétation submergée, en particulier dans les systèmes acides et stagnants, est souvent limitée par la disponibilité en carbone (Murphy 2002). Certaines espèces appartenant au groupe fonctionnel des isoétides possèdent des adaptations morphologiques et physiologiques pour faire face à une faible disponibilité en carbone inorganique dissous comme la capacité d'utiliser le CO₂ dans l'eau interstitielle ou le métabolisme acide crassulacéen (Keeley 1998; Madsen et al. 2002). Les isoétides sont de forts compétiteurs à faible concentration en CO₂, tandis qu'à de fortes concentrations en CO₂, elles sont dominées par les elodeides qui sont caractérisées par un fort taux de croissance et un développement vertical (Spierenburg et al. 2009).

- **Compétition pour les nutriments entre le phytoplancton et les plantes aquatiques :**

Les plantes aquatiques peuvent modifier directement ou indirectement la biodisponibilité des nutriments dans la colonne d'eau au travers de nombreux processus. La végétation submergée augmente la surface disponible pour le périphyton (Blindow 1987) et favorise le relargage du carbone organique et la production bactérienne (Wetzel and Søndergaard 1998), ce qui affecte la compétition pour les nutriments entre le phytoplancton et les communautés periphyton/bactérie. La présence de Characées contribue également à diminuer la concentration du phosphore dans l'eau (Kufel and Kufel 2002; Mulderij et al. 2007), car même si la majorité du phosphore est puisée dans le sédiment par les racines, leur capacité à décalcifier l'eau entraîne une immobilisation du phosphore par coprécipitation. Dans les systèmes eutrophes, la forte activité photosynthétique des plantes aquatiques entraîne une augmentation du pH, ce qui favorise le relargage du phosphore du sédiment dans la colonne d'eau (Søndergaard et al. 2003). L'accumulation et la dégradation de la matière organique produite par les plantes aquatiques génèrent souvent l'apparition de conditions hypoxiques et anoxiques à l'interface eau-sédiment qui favorisent le relargage du phosphore et augmentent la dénitrification et la concentration d'azote minéral (Eriksson and Weisner 1999).

Malgré l'existence de facteurs diminuant la biodisponibilité des nutriments dans les eaux douces, leur concentration reste souvent supérieure à la concentration limitante pour le phytoplancton (Sandgren 1988). La compétition entre plantes aquatiques et phytoplancton, liée à la disponibilité des nutriments, serait donc plus importante dans les lacs oligotrophes (Jeppesen et al. 1999), localisée principalement dans les tapis de plantes aquatiques et dépendante des espèces présentes et de leur abondance (Søndergaard and Moss 1998).

Le phytoplancton est composé d'organismes microscopiques à cycle de vie très court, tandis que les plantes aquatiques sont des organismes de grande taille à cycle de vie annuel

ou pluri-annuel. La consommation et le stockage à long terme des nutriments par les plantes devrait limiter le phytoplancton (Scheffer et al. 1993; Kufel and Kufel 2002). Cependant les études conduisent à des résultats contrastés et une compétition pour les nutriments en faveur des plantes aquatiques et au détriment du phytoplancton apparaît comme peu probable (Mulderij et al. 2007).

D'autres explications que la compétition pour les nutriments ont été avancées concernant l'éventuelle infériorité compétitive du phytoplancton sur la végétation. Des études expérimentales ont montré que l'effet négatif des plantes aquatiques sur le phytoplancton ne serait pas dû à la compétition pour les nutriments, mais plutôt à l'allélopathie (Van den Berg et al. 1998; van Donk and van de Bund 2002; Mulderij et al. 2003).

1.1.1.3 Allélopathie

L'allélopathie concerne l'ensemble des interactions biochimiques directes ou indirectes, positives ou négatives, d'un organisme sur un autre, au moyen de métabolites secondaires. Elle joue un rôle important dans la compétition entre organismes chez les plantes aquatiques et le phytoplancton. Certaines cyanobactéries sécrètent des toxines qui à forte concentration, peuvent réduire significativement la croissance de la végétation aquatique (Mitrovic et al. 2005; Yin et al. 2005). Cependant l'allélopathie est plus fréquemment citée dans le cadre de l'excrétion de substances allélopathiques par les plantes aquatiques, provoquant une diminution de la croissance du phytoplancton, phénomène qui a été suspecté assez tôt (Hutchinson 1975).

Il a été démontré expérimentalement que des composés chimiques isolés de certaines plantes aquatiques sont capables d'inhiber la photosynthèse phytoplanctonique et entraîner une diminution de la croissance du phytoplancton de 50 à 80% (e.g. Körner and Nicklisch 2002; Mulderij et al. 2003; Mulderij et al. 2005). Au moins 37 espèces de macrophytes

possèdent une capacité allélopatrice vis-à-vis du phytoplancton (Mulderij et al. 2006). *Myriophyllum spicatum* ou *Ceratophyllum demersum* par exemple sont reconnus comme ayant un fort potentiel allélopatrice, *Najas marina*, *Elodea spp.*, *Stratiotes aloides* et *Chara spp.* possèdent un potentiel allélopatrice modéré tandis que certaines espèces de *Potamogetons* tel que *P. lucens*, *P. crispus* et *P. pectinatus* sont reconnues comme faiblement ou non allélopatrices (Hilt and Gross 2008). Des taxons phytoplanctoniques présentent également des sensibilités plus ou moins fortes aux substances allélopatrices, les diatomées et les cyanobactéries apparaissant comme les plus sensibles, alors que les Chlorophytes le sont moins (Hilt and Gross 2008).

L'efficacité et le rôle de l'allélopatrice dans la structuration des communautés végétales dans les écosystèmes aquatiques restent cependant mal connus et font l'objet de controverses (van Donk and van de Bund 2002; Gross and Cardinale 2007). Certains modèles suggèrent qu'*in situ*, l'allélopatrice serait significative seulement pour des espèces à très fort potentiel allélopatrice et serait négligeable dans les autres cas (Mulderij et al. 2007). L'impact de l'allélopatrice sur le phytoplancton n'est pas lié de façon simple à l'abondance des plantes aquatiques, et pourrait interagir de façon complexe avec d'autres mécanismes comme la concentration en nutriments, la taille et la profondeur du lac, la composition de la communauté de plantes et le broutage par le zooplancton (van Donk and van de Bund 2002; Hilt and Gross 2008). Löring et al. (2006) observent une diminution de la croissance de *Scenedesmus* (Chlorophytes) en présence de plantes aquatiques (*Chara spp.*, *Elodea spp.* ou *Myriophyllum spicatum*), mais pas lorsqu'elle est cultivée dans une eau où ces dernières espèces ont été préalablement cultivées. Cela suggère que, soit les molécules allélopatrices sont peu résistantes, soit elles sont produites par les plantes en présence du phytoplancton, soit enfin il existe d'autres facteurs plus déterminants que l'allélopatrice pour expliquer la supériorité compétitive de certains taxons.

Les interactions entre phytoplancton et plantes aquatiques et au sein de chacun de ces deux groupes, sont aussi modulées par d'autres facteurs environnementaux abiotiques ou biotiques.

1.1.2 Effet des contraintes abiotiques et biotiques sur la compétition dans les communautés végétales

Les différentes contraintes agissant sur la compétition entre le phytoplancton et les plantes aquatiques sont principalement les perturbations (contraintes abiotiques) et l'herbivorie (contraintes biotiques). Les perturbations sont des événements imprévisibles qui détruisent une partie de la biomasse et déstructurent l'habitat (White 1979; White and Pickett 1985). L'herbivorie se définit comme la consommation de tout tissu végétal vivant (Huston 1979; Pacala and Crawley 1992; Roxburgh et al. 2004; Shea et al. 2004), entraînant soit la diminution de la biomasse, soit la consommation complète et la mort de l'organisme, ce qui est toujours le cas pour les cellules phytoplanctoniques.

Les perturbations et l'herbivorie sont initiatrices de successions écologiques, limitent les processus de compétition et favorisent la coexistence d'espèces peu compétitives et d'espèces plus compétitives. La théorie des perturbations moyennes et le concept associé d'équilibre dynamique s'appliquent aussi à l'herbivorie, et prédisent que pour les perturbations (ou herbivorie) moyennes en fréquence et en intensité, la communauté atteint une diversité maximale et reste stable à l'échelle globale, tandis que les communautés sont fortement instables à l'échelle locale (figure 2) (Huston 1979; Roxburgh et al. 2004; Shea et al. 2004).

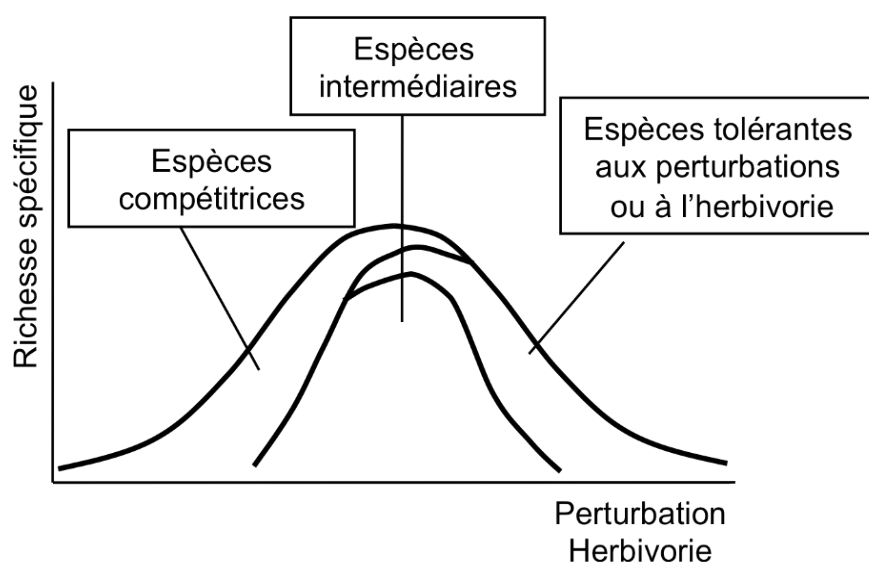


Figure 2 : Distribution théorique de la richesse spécifique le long d'un gradient de perturbation ou d'herbivorie.

Les facteurs initiateurs de perturbations et les conséquences de l'herbivorie sur la dynamique des communautés végétales sont successivement abordés ci dessous.

1.1.2.1 Assèchement

Les organismes phytoplanctoniques sont fortement infodés au milieu aquatique et un assèchement total de leur habitat provoque la mort des cellules. La recolonisation par le phytoplancton semble cependant être extrêmement rapide après la remise en eau dans certains systèmes temporaires. Deux événements principaux pourraient expliquer la rapidité du phénomène. L'existence de structures de résistance à la dessiccation permettrait une dispersion temporelle; la remise en eau provoquerait la levée de dormance des diaspores et la recolonisation. La résistance à la dessiccation a été bien étudiée chez le zooplancton mais peu chez le phytoplancton, et seulement ciblée sur certaines espèces. Chez les Chlorophytes (e.g. *Chlamydomonas*) ou chez quelques diatomées, des conditions stressantes comme l'assèchement déclenchent la reproduction sexuée et la formation des

zygotes qui s'encroûtent une enveloppe solide les protégeant des agressions extérieures (Hoover et al. 1999; Andersen 2005). La recolonisation peut également se faire par la dispersion spatiale qui est très grande chez les organismes microscopiques (Finlay 2002) et les diaspores proviendraient alors d'autres systèmes aquatiques et initieraient le développement de nouvelles populations. Il existe cependant peu de littérature sur la part respective de la résistance et de la dispersion dans la résilience des communautés phytoplanctoniques après assèchement.

Une diminution du niveau de l'eau augmente la pénétration de la lumière au fond de l'eau et favorise le développement de la végétation (Van Geest et al. 2003; Memets and Freiberg 2007). Dans les lacs peu profonds eutrophes, une forte diminution du niveau de l'eau favorise temporairement la prolifération des plantes aquatiques puis le phytoplancton redevient ensuite dominant (Coops et al. 2003; Van Geest et al. 2007).

Toutefois un niveau d'eau trop faible peut favoriser la dessiccation ou le gel du fond du lac en hiver, entraînant la destruction d'une partie des plantes aquatiques (Blindow et al. 1993). De plus les assèchements temporaires peuvent indirectement défavoriser les plantes aquatiques par l'augmentation de la disponibilité en nutriments et de la productivité après la remise en eau avec comme conséquence, l'augmentation de la matière organique en décomposition et de l'anoxie (Baldwin and Mitchell 2000; Furey et al. 2004).

1.1.2.2 Vagues et remise en suspension du sédiment

La biomasse phytoplanctonique et les règles d'assemblage des taxons phytoplanctoniques peuvent être fortement corrélées à la vitesse du vent, qui a un rôle important dans la remise en suspension des cellules du phytoplancton et des nutriments

(Schelske et al. 1995). Le changement de communauté est en partie lié à la capacité de flottaison, qui varie fortement entre les espèces. Par exemple la densité d'une cellule de diatomée est d'environ 10 à 20% plus élevée que la densité de l'eau, tandis que la densité des cellules des autres groupes phytoplanctoniques n'est que de 2 à 9% supérieure à celle de l'eau (Reynolds 1984).

De plus, le vent et les vagues provoquent la remise en suspension des particules du fond du plan d'eau et favorisent ainsi la croissance du plancton en augmentant la disponibilité en nutriments (Li et al. 2008a). Les vagues dans les lacs peu profonds peuvent également provoquer le déracinement ou la brisure des plantes aquatiques et favoriser l'établissement d'individus profils ou nanifiés (Koehl 1999; Sand-Jensen 2003; Schutten et al. 2005). Cependant, on peut observer de fortes abondances de plantes aquatiques dans des zones peu profondes fortement soumises aux vagues (Scheffer 2004). Les vagues pourraient, dans ce type de situation, avoir un effet positif en limitant la croissance du périphyton sur les plantes aquatiques (Weisner et al. 1997) et en facilitant la disponibilité en carbone (Crossley et al. 2002). Les vagues pourraient enfin diminuer indirectement la consommation des plantes par les oiseaux car ces derniers préféreraient les zones abritées (Lauridsen et al. 1994; Weisner et al. 1997). En présence d'une forte biomasse de plantes aquatiques, le tapis dense constitué réduit fortement les mouvements de l'eau et limite la mise en suspension du sédiment (Schutten et al. 2005).

Les vents extrêmement violents, tels qu'observés lors d'ouragans, augmentent fortement la turbidité et la concentration en phosphore, limitant, au moins sur une courte période, le développement de la végétation (Havens et al. 2001; James et al. 2008).

1.1.2.3 Le rôle du zooplancton

La consommation sélective du phytoplancton par les différents groupes du zooplancton a un effet sur l'abondance et la richesse des communautés phytoplanctoniques. De façon générale, le phytoplancton de petite taille est très vulnérable au broutage, alors que les grandes formes filamenteuses ou coloniales, fréquentes chez les cyanobactéries, sont généralement peu consommées (Cottingham et al. 1997; Carlsson and Granéli 1999; Jeppesen et al. 1999).

Le zooplancton est également très sensible à la prédation par les poissons et de nombreuses expériences ont montré que les plantes aquatiques lui servaient d'abri (Schriver et al. 1995; Beklioglu and Moss 1996). Par le biais de sa migration journalière entre les zones de végétation et les zones d'eau libre, le zooplancton limite les risques de sa prédation par le poisson, tout en maintenant sa propre pression de broutage sur le phytoplancton.

1.1.2.4 Communautés piscicoles

Il est généralement admis que les poissons benthivores, comme les carpes, peuvent avoir un effet négatif direct sur la biomasse des plantes aquatiques, soit par broutage, soit par un comportement de fouissement à la recherche de nourriture, provoquant le déracinement des plantes et la remise en suspension du sédiment (Breukelaar et al. 1994; Zambrano et al. 2001; Chumchal et al. 2005; Miller and Crowl 2006; Roozen et al. 2007). Zambrano et al. (2001) suggèrent que l'effet des poissons benthivores ne devient significatif que lorsqu'une forte densité de poissons est atteinte. La présence des poissons benthivores affecte également la composition et la diversité des plantes aquatiques, probablement du fait d'une sensibilité différentielle des plantes au déracinement (Miller and Crowl 2006) ou au broutage. La grande majorité des lacs peu profonds subissant une biomanipulation consistant à supprimer de manière sélective les poissons benthivores, présentent une diminution de la

concentration en phosphore et de la turbidité, mais seulement certains d'entre eux voient les plantes aquatiques se développer massivement (Meijer et al. 1999; Lauridsen et al. 2003).

Les poissons blancs, de types rotengles ou gardons, ne réduisent pas de manière significative la biomasse des plantes mais peuvent affecter sa composition en broutant sélectivement certaines espèces. L'introduction de ces poissons peut alors provoquer un changement de dominance au sein de la communauté végétale, comme par exemple, le passage d'une dominance par *Elodea sp.* à *Ceratophyllum sp.*, moins palatable du fait de sa forte concentration en calcaire (Van Donk et al. 1994).

Les poissons piscivores et zooplanctivores diminuent respectivement la pression des communautés piscicoles et du zooplancton sur les producteurs primaires. Plusieurs expérimentations de biomanipulation ont montré que l'augmentation de la biomasse de poissons piscivores provoque la diminution de celle des poissons zooplanctivores, qui entraîne à son tour l'augmentation de celle du zooplancton, puis enfin la diminution de la biomasse phytoplanctonique (effet top-down, Mittelbach et al. 1995; Søndergaard et al. 1997).

De fortes biomasses phytoplanctoniques peuvent avoir deux effets négatifs sur les poissons (effet bottom-up). Premièrement, les toxines secrétées par certaines cyanobactéries peuvent s'accumuler dans les tissus des poissons et avoir des effets hépatotoxiques (Magalhães et al. 2003). La prolifération de ces cyanobactéries peut alors entraîner une diminution des effectifs de poissons ou même une disparition des communautés piscicoles, associée parfois également à des mortalités d'oiseaux d'eau (Matsunaga et al. 1999). Deuxièmement, après les blooms phytoplanctoniques, la mort en masse des cellules et leur dégradation induisent une forte augmentation des teneurs en ammonium, concomitante à la diminution de la concentration en oxygène dissous, pouvant également entraîner des mortalités piscicoles (Rodger et al. 1994).

1.1.2.5 Communautés aviaires

Le changement du niveau trophique des lacs est souvent corrélé à un changement de densité ou de composition des communautés d'oiseaux d'eau (Hargeby et al. 1994; McKinnon and Mitchell 1994). La relation entre abondance des oiseaux et abondance des plantes aquatiques est toutefois difficile à établir, car les oiseaux tendent à coloniser les sites les plus végétaux, mais diminuent également l'abondance des végétaux (Noordhuis et al. 2002).

Certains oiseaux peuvent avoir une influence sur la composition des communautés de plantes aquatiques en raison de leur consommation sélective. Van Donk (1998) a montré que la foulque (*Fulica atra*) pouvait modifier les communautés initialement dominées par des espèces sempervirentes (*Elodea nuttallii*, *Ceratophyllum demersum*) au profit d'espèces passant l'hiver sous forme de turions (*Potamogeton berchtoldii*), ce qui pouvait conduire ensuite à une prolifération du phytoplancton à la fin de l'été et en automne, du fait de la diminution saisonnière de la densité végétale. Dans un cas comme celui-ci, le retour à l'état initial est impossible tant que l'herbivorie reste importante.

La consommation sélective des parties aériennes des plantes (obs. pers.) pourrait limiter la reproduction sexuée et le maintien des populations de certaines espèces au profit d'espèces pratiquant une reproduction sexuée submersive ou une reproduction végétative.

1.1.3 Stratégies adaptatives

Le modèle de sélection r-K (MacArthur and Wilson 1967) prédit que l'ensemble des organismes peuvent être placés sur un gradient de stabilité de l'environnement, l'instabilité favorisant la stratégie r (taux de multiplication élevé, durée de vie brève) et la stabilité

favorisant la stratégie K (longévité importante, taux de multiplication moyen). Des modèles plus complexes prennent en compte à la fois la compétition et le stress, tels les modèles adaptés aux végétaux C/S/R (Grime 2002) qui distinguent 3 types de stratégies résultantes, ou les modèles plus complets C/S/R/B (Kautsky 1988; Taylor et al. 1990) qui distinguent les espèces à croissance lente tolérantes à la fois aux facteurs de stress et aux perturbations (type S), les espèces rudérales dominantes dans les milieux sans stress, mais soumis aux perturbations (type R), les espèces à fort stockage des ressources, tolérantes au stress (type B) et les espèces compétitives dominantes dans les milieux dépourvus de contraintes abiotiques (ni stress, ni perturbation ; type C).

1.1.3.1 Stratégies adaptatives du phytoplancton

Le modèle r-K paraît dans une assez large mesure s'appliquer à la succession autogénique du phytoplancton (Margalef 1978; Reynolds 1984; Litchman and Klausmeier 2008). Les espèces des stades pionniers présentent des caractères de stratégie r, avec une petite taille, un rapport surface/volume élevé permettant une métabolisation rapide des nutriments et un fort potentiel de croissance. Les espèces se développant en fin de succession sont généralement de grande taille et sont adaptées aux faibles concentrations en nutriments (mobilité, faibles pertes cataboliques). Une typologie du phytoplancton a été élaborée sur la base du modèle CSR de Grime (Grime 2002). Elle classe les espèces en fonction de leur morphologie et de leur développement selon un gradient surface/volume associé à un gradient de tolérance aux facteurs de stress et selon un gradient de la dimension maximale x surface/volume correspondant à un gradient d'énergie (perturbations) (figure 3) (Reynolds 1998; Elliott et al. 1999). Les espèces phytoplanctoniques de stratégie C sont compétitives présentent une morphologie de type disque et sont caractérisées par

INTRODUCTION

une petite taille et une vitesse de croissance élevée en milieu favorable. Les espèces de stratégie ζ S \rightarrow stress-tolérantes présentent une morphologie sphérique et sont constituées soit d'une large cellule, soit d'une colonie de petites cellules. Elles présentent des adaptations leur conférant une mobilité dans la colonne d'eau qui leur permet d'accéder plus facilement aux nutriments lorsque le milieu est pauvre. Les espèces de stratégie ζ R \rightarrow rudérales présentent une morphologie rectangulaire (plate et allongée) ce qui optimise l'acquisition de la lumière et les rend plus tolérantes au brassage de l'eau. Elles sont favorisées pour des faibles intensités lumineuses et une colonne d'eau mixte.

Cette typologie fonctionnelle basée sur les morphologies a récemment été complexifiée en intégrant la présence de structures influençant la flottabilité (flagelle, capsule siliceuse, mucilage et aérocyte ; Kruk et al. 2009). D'autres classifications fonctionnelles du phytoplancton d'eau douce ont été proposées, dont les facteurs de contrôle principaux sont la stabilité et la trophie de la colonne d'eau, mais elles aboutissent à un grand nombre de groupes fonctionnels, ce qui augmente leur difficulté d'utilisation (Reynolds and Irish 1997; Reynolds et al. 2002; Padisák et al. 2009).

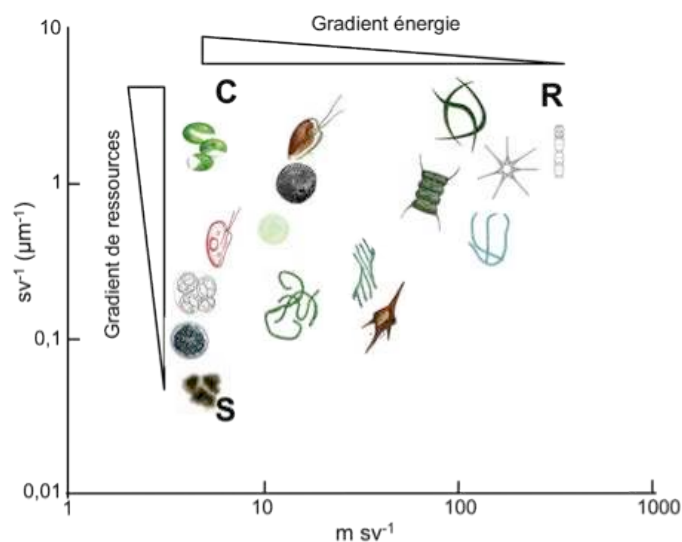


Figure 3 : Différenciation des stratégies d'histoire de vie des espèces phytoplanctoniques en fonction de la morphologie. s = superficie, v = volume, m = longueur maximale ; valeurs s'appliquant à la cellule ou à la colonie. (Illustrations des espèces à différentes échelles, Mervin Palmer C.M. 1992).

1.1.3.2 Stratégies adaptatives des plantes aquatiques

Le modèle CSR de Grime (2002) développé initialement pour la végétation herbacée terrestre peut s'appliquer aux plantes aquatiques (Kautsky 1988; Murphy et al. 1990; Bornette et al. 1994; Willby et al. 2000; Riis et al. 2001), car la fréquence des perturbations et la disponibilité en ressources sont des forces sélectives très importantes pour les plantes aquatiques (Hutchinson 1975; Keddy 1983; Rørslett 1991).

Les modèles conceptuels sur les plantes aquatiques (Kautsky 1988; Murphy et al. 1990; Riis et al. 2001) prédisent que : i) les espèces compétitrices C devraient être caractérisées par une forte croissance, une forte stature et la formation d'une canopée dense, ii) les espèces rudérales R devraient être caractérisées par une forte croissance, une forte capacité de colonisation et une faible longévité, iii) les espèces biomasse storers B seraient caractérisées par une faible croissance, une forte capacité d'absorption des ressources, une large stature, une forte longévité et iv) les espèces stunted S seraient caractérisées par une faible croissance, une forte capacité d'absorption des ressources, une très petite stature, une forte capacité de colonisation, une faible longévité.

D'autres analyses de traits proposées par Kautsky (1988), comme le rapport entre biomasse souterraine et biomasse aérienne, semblent se limiter au cas des systèmes oligotrophes utilisés pour la conception du modèle CSBR initial (lacs nordiques) et n'ont pas été retenues dans les études qui ont suivis (Murphy et al. 1990; Riis et al. 2001).

1.2 Dynamique temporelle et structure spatiale des communautés végétales

1.2.1 Les successions saisonnières

1.2.1.1 Dynamique saisonnière des espèces phytoplanctoniques

"70 or more phytoplankton generations and, perhaps, three or four full successional sequences could be accommodated within one calendar year [...] comparable to the likely generations of arboreal dominants in the European temperate zone since the end of Weichselian or Devensian Glaciation and constituting the well-established postglacial vegetation phases" (Reynolds 1993)

La dynamique saisonnière du phytoplancton, en termes d'abondance et de structure des communautés, a été fortement étudiée ces 30 dernières années (Reynolds 1984; Sommer et al. 1986). Les successions des communautés phytoplanctoniques sont fortement liées au niveau trophique du système. En hiver, la biomasse a tendance à être très réduite en raison de faibles radiations lumineuses et de faibles températures, même si dans des étangs hypereutrophes, la biomasse peut être importante en hiver (Sevrin-Reyssac 1997). A cette époque de l'année, les espèces présentes appartiennent généralement aux cryptophytes, accompagnées soit des chrysophytes (lacs oligotrophes), soit des diatomées.

Au printemps, l'augmentation de la quantité de lumière incidente, combinée au brassage des eaux qui augmente la concentration en nutriments dans la colonne d'eau, favorise le développement phytoplanctonique, alors souvent dominé par une seule espèce de petite taille, appartenant généralement aux diatomées, plus rarement aux cryptophytes. A la fin du printemps, la mise en place d'une stratification thermique, combinée à l'épuisement des ressources nutritives (e.g. silice pour les diatomées) et à l'augmentation de la prédation par le zooplancton, entraîne un déclin rapide du phytoplancton printanier. Deux cas de figure se présentent alors en fonction du niveau trophique. Les lacs oligotrophes se caractérisent par

une communauté phytoplanctonique peu diversifiée, avec des espèces de très petite ou de très grande taille, fortement criblées par la pression de broutage du zooplancton (Harris 1986). Les lacs eutrophes sont eux marqués par un fort développement du phytoplancton avec une succession saisonnière des groupes dominants en fonction des nutriments devenant limitants : les diatomées dominent ainsi la communauté jusqu'à ce que la silice devienne limitante, puis les chlorophytes jusqu'à ce que l'azote devienne limitant et enfin les cyanobactéries (Sommer 1989; Carlsson and Granéli 1999). L'apparition des cyanobactéries en fin d'été n'est pas forcément liée à une carence en azote, car ces espèces présentent plusieurs traits, comme une grande capacité de stockage du phosphore intracellulaire, une faible sensibilité au broutage, une bonne aptitude à se déplacer dans la colonne d'eau (migration verticale), les rendant plus compétitives pour l'accès à la lumière et aux nutriments (Harris 1978; Heaney and Butterwick 1985; Sommer et al. 1986).

En automne, la quantité de lumière incidente redevient un facteur limitant, et les espèces tolérantes aux stress lumineux redeviennent dominantes (diatomées et plus rarement certaines chlorophytes (Desmidiées), même si la forte variabilité climatique rend la prévision de la composition des communautés plus difficile (Sommer et al. 1986).

Dans les lacs peu profonds non stratifiés, très sensibles au vent, les successions phytoplanctoniques sont imprévisibles et les successions autogéniques sont fréquemment brisées (Sommer 1993). Les perturbations mineures entraînent un retour à un stade antérieur de la succession autogénique (inversion), sans modifier la stabilité de la colonne d'eau et les communautés associées (Figure 4). Si la perturbation est importante, elle induit une altération durable de la stabilité, cela provoque alors un changement de succession autogénique avec des espèces correspondant au nouveau régime de stabilité de la colonne d'eau.

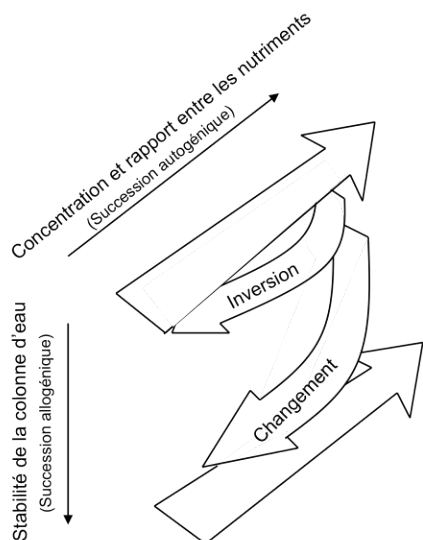


Figure 4 : Représentation schématique de la succession des communautés phytoplanctoniques selon l'intensité du brassage de la colonne d'eau.

1.2.1.2 Dynamique saisonnière au sein des plantes aquatiques

La dynamique saisonnière de la végétation dans les lacs peu profonds tempérés a été peu étudiée. Cependant, deux grandes phases sont en général distinguées. La première phase correspond au développement des herbiers aquatiques, se traduisant par une augmentation progressive de la biomasse de la fin du printemps jusqu'au début de l'été, puis à un déclin au début de l'automne (Sayer et al. 2010b). L'eutrophisation et une forte biomasse phytoplanctonique peuvent soit empêcher tout développement de la végétation durant toute l'année (Scheffer et al. 1993; Declerck et al. 2005), soit entraîner la dominance de quelques espèces au mois de juin (e.g. *Potamogeton pusillus*, *P. pectinatus* et *Zannichellia palustris*). L'augmentation progressive de la biomasse phytoplanctonique au cours de l'été entraîne ensuite la disparition totale de la végétation (Sayer et al. 2010b).

La deuxième phase, hivernale, est caractérisée par une biomasse végétale inexistante ou faible, la majeure partie des espèces se trouvant en état de dormance sous forme d'organes de résistance tels que graines, bulbes, turions, rhizomes, bourgeons ou hibernacles

submergés (Pourriot and Meybeck 1995), même si certaines espèces sont capables de se développer en dessous de 10°C (Boylen and Sheldon 1976; Greulich and Bornette 1999).

1.2.2 Dynamique spatiale des méta-communautés

Les plans d'eau sont généralement très nombreux à l'échelle du paysage et forment des écosystèmes très bien délimités (De Meester et al. 2005). Les caractéristiques du paysage (densité, superficie, temporalité et connectivité des écosystèmes) contribuent à identifier des méta-écosystèmes aquatiques au sein desquels se déroulent les interactions entre les communautés végétales.

Ces îles aquatiques dans un paysage terrestre forment pour les organismes aquatiques des patches favorables dispersés dans une matrice d'habitats non favorables (MacArthur and Wilson 1967). Leibold et al. (2004) ont synthétisé les quatre types de processus non exclusifs impliqués dans la dynamique spatiale des communautés (figure 5).

- Le paradigme du patch dynamic (MacArthur and Wilson 1967; Sousa 1984; White and Pickett 1985) fait l'hypothèse que tous les patches sont identiques et subissent à la fois des extinctions stochastiques (perturbation) et déterministes (compétition). Ils peuvent abriter indifféremment toutes les espèces et sont soit occupés soit inoccupés. La diversité spécifique au sein de chaque patch est limitée par la dispersion, par les interactions entre espèces et par l'intervalle de temps entre 2 perturbations successives (White and Jentsch 2001).

- Le paradigme neutral (Hubbel 2001) fait l'hypothèse qu'à une échelle de temps donnée (par exemple entre deux événements de perturbation) les espèces sont toutes identiques dans leur aptitude compétitive et leur dispersion. La dynamique de la diversité

INTRODUCTION

spécifique est déterminée de la probabilité de gains en espèces (immigration, spéciation) et de pertes (émigration, extinction).

- Le paradigme du «species sorting» (Whittaker 1972) fait l'hypothèse que le filtre de l'habitat est déterminant et que la distribution des espèces est fortement liée aux conditions locales (Keddy 1992; Lenssen et al. 2003; Leibold et al. 2004). La dispersion reste importante car elle permet le changement des communautés lors de modifications des conditions environnementales du patch. Ce paradigme devient structurant lorsque les populations atteignent leur équilibre entre le temps de colonisation et les perturbations causant les extinctions locales (Kawecki and Stearns 1993).

- Le paradigme du «mass effect» (Shmida and Ellner 1984) est associé à la dynamique «source-puits» (Levin 1974) et au concept de «rescue effects» (Hanski 1982). Ce paradigme fait l'hypothèse que la dispersion spatiale détermine la richesse spécifique locale. Ainsi, les espèces disséminent en grand nombre des patches favorables vers les patches défavorables dans lesquels les espèces survivent, mais ne sont pas capables de se maintenir en l'absence de flux entrants de diaspores.

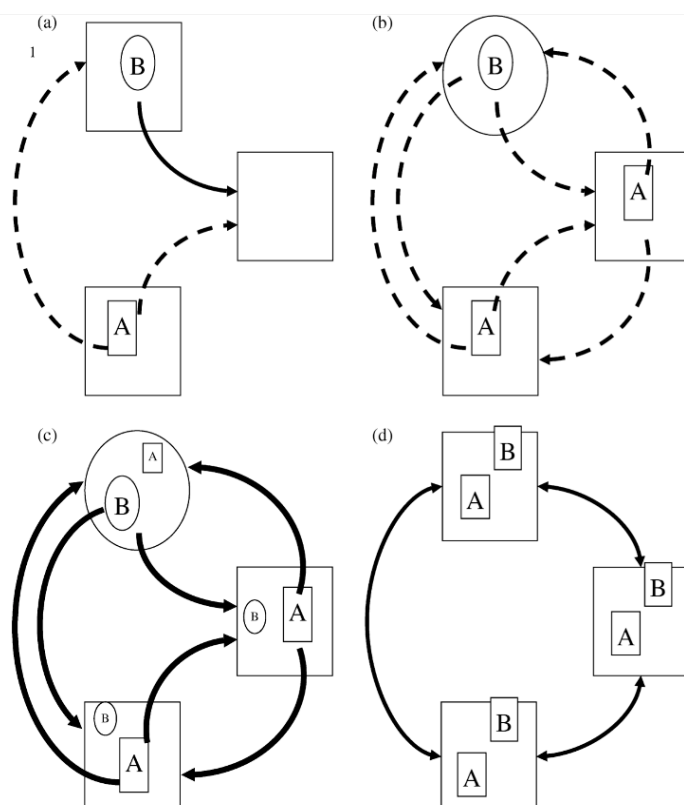


Figure 5: Représentation schématisée des 4 paradigmes de la théorie des métacommunautés pour 2 espèces compétitrices avec les populations A et B. Les flèches représentent la dispersion des espèces entre patches. Les flèches pleines indiquent une dispersion plus forte que les flèches en pointillés, la dispersion pouvant être un mouvement unidirectionnel (simple flèche) ou bidirectionnel (flèche double). L'espèce A est meilleure compétitrice que l'espèce B dans les patches représentés par un carré, tandis que c'est l'inverse pour les patches représentés par un ovale (Leibold et al. 2004).

(a) représente le paradigme du patch dynamique avec des patches similaires et des espèces différentes à cause du compromis compétition-colonisation. La coexistence est possible car l'espèce B est meilleure colonisatrice et disperse dans les nouveaux patches avant que l'espèce A, meilleure compétitrice, ne l'exclue.

(b) représente le paradigme du species sorting où les patches sont différents avec une forte compétition en faveur de l'espèce la mieux adaptée à l'habitat. Les espèces sont réparties chacune selon les niches spatiales et la dispersion n'est pas suffisante pour altérer leur distribution.

(c) représente le paradigme du mass effect où les patches sont différents avec une forte dispersion des espèces. Les espèces sont présentes à la fois dans l'habitat source et dans l'habitat puits, la plus petite lettre indiquant la plus petite des populations.

(d) représente le paradigme neutral où les patches et les espèces sont identiques. Toutes les espèces sont présentes initialement dans tous les patches, mais certaines sont perdues graduellement dans certaines régions et peuvent être remplacées par spéciation.

1.2.2.1 Application du concept de métacommunauté au phytoplancton

La complexité de l'étude des métacommunautés phytoplanctoniques provient du contraste des échelles dans le compromis évolutif entre compétition et colonisation, qui est l'un des principaux mécanismes sous-jacent aux différents paradigmes dans le cadre des métacommunautés (Levins and Culver 1971; Tilman 1994; Calcagno et al. 2006). La dispersion peut s'appliquer à des échelles spatiales très grandes car le nombre d'individus chez les espèces phytoplanctoniques est si grand que la dispersion est rarement restreinte par des barrières géographiques (Finlay 2002). En plus des connections hydriques qui peuvent exister entre certains systèmes aquatiques, le vent ou les animaux (coléoptères, odonates, mammifères ou oiseaux ; Kristiansen 1996) peuvent servir de vecteurs de dispersion pour le phytoplancton et cela sur de très grandes distances.

L'établissement d'une hiérarchie compétitive est très rapide, du fait du taux de croissance élevé des populations (Harris 1986). La présence ou l'absence des espèces est donc peu indicatrice des conditions de l'habitat, tandis que l'assemblage des taxons au sein des communautés reflète mieux les hiérarchies compétitives, même dans des écosystèmes fréquemment perturbés (Reynolds et al. 2002).

Les quelques études cherchant à placer les métacommunautés phytoplanctoniques dans les 4 paradigmes obtiennent des résultats contrastés. Vanormelingen et al. (2008) n'ont pas observé d'homogénéisation des communautés phytoplanctoniques entre des lacs fortement connectés, mais ont démontré l'existence d'une forte corrélation entre les caractéristiques environnementales locales et la composition des communautés (Paradigme du *Çspecies sorting È*). Soininen et al. (2007) montrent que la connectivité et les facteurs environnementaux locaux contrôlent équitablement mais faiblement la composition des communautés (Paradigme neutre). Cependant, dans l'étude de Soininen et al. (2007), le taux

de croissance des populations et la compétition au sein des communautés seraient faibles à cause de conditions climatiques extrêmes (seulement 5 à 6 mois d'eau non gelée) et d'une faible concentration de nutriments. Beisner et al. (2006) et Nabout et al. (2009) trouvent également que ni les facteurs environnementaux, ni les facteurs spatiaux n'expliquent de manière significative les variations de structure des communautés phytoplanctoniques (Paradigme neutre). Cependant les auteurs de ces deux études suggèrent la nécessité d'un échantillonnage plus fréquent, permettant une meilleure description des variations environnementales, notamment dans les environnements tropicaux où les interactions biotiques sont des processus qui structurent fortement les communautés (Nabout et al. 2009).

Les recherches sur la diversité génétique peuvent aussi apporter des informations sur le rôle relatif de la connectivité et de la compétition. Pour certaines espèces de cyanobactéries, les populations localisées dans les écosystèmes d'eau douce interconnectés sont génétiquement distinctes, alors qu'il n'y a pas de différenciation entre les populations à l'échelle mondiale (Sabart et al. 2009).

1.2.2.2 Application du concept de métacommunauté aux plantes aquatiques

En plus de la reproduction sexuée et de la dispersion de semences, le milieu aquatique permet la dispersion végétative chez beaucoup d'espèces (Barrat-Segretain 1996), mais leur capacité à se développer à partir de fragments reste très variable (Barrat-Segretain et al. 1998). L'hydrochorie apparaît comme un moyen de dispersion majeur pour les plantes aquatiques et son efficacité dépend de la flottabilité des graines et de la capacité de la plante à se briser et à se développer à partir des propagules végétatives (Boedeltje et al. 2008). Les inondations des plaines alluviales par les cours d'eau permettent le transport de propagules

INTRODUCTION

vers les annexes aquatiques, et lors de connexions fréquentes, augmentent la diversité des communautés de plantes aquatiques (Bornette et al. 1998; Coops et al. 1999; Van Geest et al. 2003). Dans les lacs, Dahlgren and Erhlich (2005) démontrent que la présence de certaines espèces est affectée positivement par la présence de connexions hydriques avec les lacs situés en amont et par leur proximité géographique. Sans connexion hydrique directe, la richesse spécifique des plantes aquatiques dans les lacs augmente avec le nombre de plans d'eau à proximité (Linton and Goulter 2000). L'hydrochorie n'est donc pas la seule voie de dispersion des plantes aquatiques, les oiseaux d'eau peuvent également disperser des graines sur de très grandes distances (Figuerola and Green 2002; Soons et al. 2008).

À notre connaissance, Capers et al. (2010) sont les seuls à avoir étudié le rôle relatif des processus locaux et régionaux sur la composition des communautés de plantes aquatiques. Ils démontrent que la similarité entre les communautés augmente avec la diminution de la distance entre les lacs. Dans leur étude, la distance et les facteurs environnementaux locaux contrôlent équitablement la composition des communautés à une grande échelle spatiale (environ 12 500 km²), tandis que la part expliquée par la distance devient très faible à une échelle spatiale plus réduite (2 000 km²). Ils observent également que les traits fonctionnels relatifs à la dispersion des espèces expliquent leur distribution en fonction de la dispersion des espèces.

À une échelle spatiale fine, la composition de la communauté serait affectée uniquement par les facteurs environnementaux du patch (paradigme «species sorting»). À une échelle spatiale plus large, ce serait d'abord la distance entre les patches et la capacité de dispersion des espèces qui seraient les facteurs déterminant les espèces pouvant potentiellement coloniser les patches.

1.3 États stables alternatifs

1.3.1 Principe théorique des états stables alternatifs

1.3.1.1 Principe d'hystérèse

La profondeur à laquelle les plantes aquatiques peuvent se développer dépend fortement de la turbidité de l'eau. Dans un lac avec une profondeur relativement similaire sur toute sa superficie, le seuil critique de turbidité entraînant la limitation de la lumière jusqu'au fond du lac sera relativement invariant sur toute sa superficie. Dans ce cas, la majorité des plantes aquatiques vont disparaître simultanément pour une gamme de valeurs de turbidité très proches d'une valeur critique donnée (figure 7a). L'effet de la végétation sur la turbidité, relié à un ensemble complexe de facteurs de contrôles environnementaux, se traduit par l'hypothèse que l'augmentation de l'abondance de la végétation diminue linéairement la turbidité de l'eau (figure 7b).

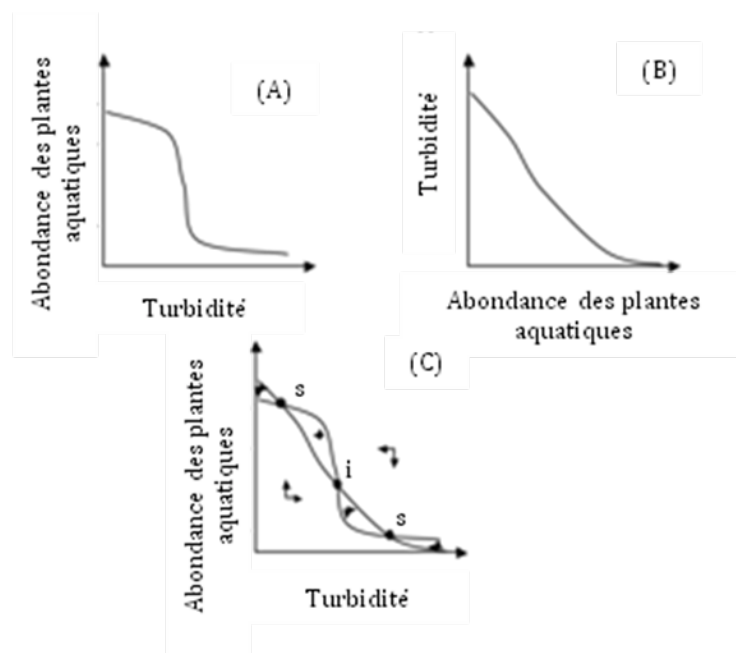


Figure 7 : Effet de la turbidité sur l'abondance des plantes aquatiques (a) et effet de l'abondance des plantes aquatiques sur la turbidité (b). La combinaison des deux informations (c), permet d'obtenir un modèle montrant les points d'équilibre stable (s) et instable (i) résultant de la dynamique des interactions entre la turbidité et l'abondance des plantes aquatiques. Les flèches indiquent la direction du changement lorsque le système est en dehors de l'équilibre (Scheffer 2009).

Si l'on associe l'effet des plantes aquatiques sur la turbidité et l'effet de la turbidité sur les plantes aquatiques (figure 7c), les points d'intersection représentent les valeurs caractéristiques du passage entre l'état turbide et l'état d'eau claire. Le point d'intersection intermédiaire ζ_i apparaît alors comme un point instable, tandis que les deux autres points d'intersection ζ_s et ζ_c sont des nœuds stables, points de convergence des trajectoires correspondant aux différents états du système.

1.3.1.2 Mécanismes stabilisants et nutriments

Les mécanismes qui régulent la stabilité du système sont au nombre de trois : i) l'augmentation de la concentration en nutriments tend à augmenter la turbidité, ii) les plantes aquatiques tendent à réduire la turbidité et iii) et les plantes aquatiques disparaissent lorsque le seuil critique de turbidité est dépassé.

La concentration en nutriments est reliée avec la turbidité par 2 fonctions différentes selon la dominance du phytoplancton ou des plantes aquatiques (figure 8). Pour une faible concentration en nutriments, seul l'état d'équilibre dominé par les plantes est présent, tandis que pour une forte concentration en nutriments, seul celui dominé par le phytoplancton est présent. A une concentration intermédiaire, les deux états peuvent exister en équilibre. La variation de concentration en nutriments, nécessaire pour passer d'un état dominé par le phytoplancton à un état dominé par les plantes est plus élevée que celle nécessaire au changement d'état inverse.

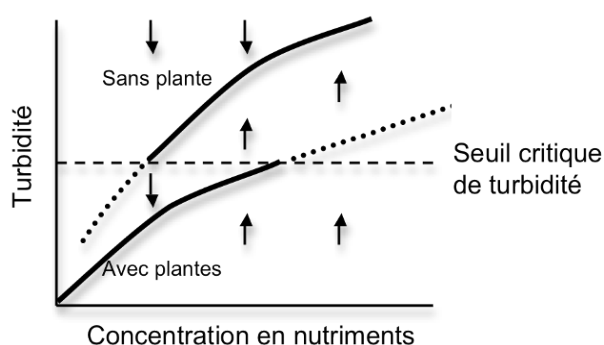


Figure 8 : Equilibre alternatif dépendant de la valeur de turbidité correspondant au seuil critique induisant une disparition des plantes aquatiques. Les flèches indiquent la direction du changement quand l'état n'est pas dans un des deux états stables alternatifs (Scheffer 2004)

1.3.2 Les différents états stables alternatifs

Ces 2 états alternatifs stables des lacs peu profonds peuvent être subdivisés en d'autres états stables alternatifs (Scheffer and van Nes 2007). Les différentes espèces au sein des communautés phytoplanctoniques d'une part et au sein des communautés de plantes aquatiques d'autre part, n'ont pas les mêmes exigences en lumière et en nutriments. Il a été suggéré que les plantes flottantes non enracinées, les Characées et les cyanobactéries pouvaient dominer les communautés de manière stable et constituer ainsi des sous-états stables alternatifs au sein d'une part des communautés de plantes aquatiques, et d'autre part des communautés de phytoplancton (figure 9).

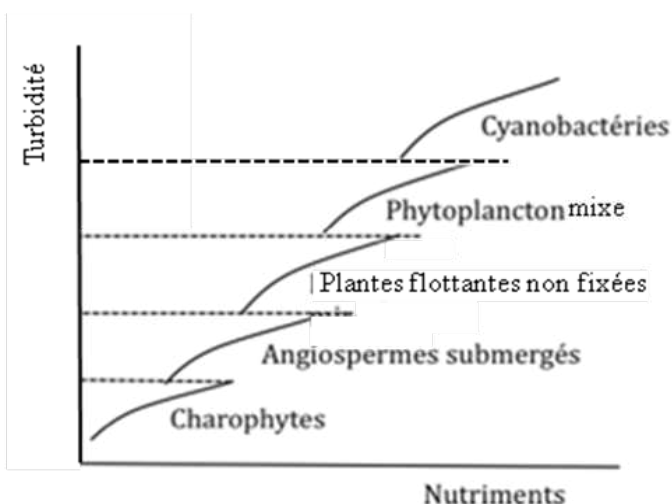


Figure 9 : Représentation schématisée des états stables alternatifs successifs présents dans les lacs peu profonds des zones tempérées, en fonction de la teneur en nutriments dans la colonne d'eau (figure modifiée d'après Scheffer 2009).

- États alternatifs plantes flottantes non enracinées / plantes submergées

Dans les mares et fossés, comme dans les grands lacs tropicaux, l'eutrophisation entraîne souvent l'établissement de grands tapis de végétation flottante non enracinée, telle que les lentilles d'eau, *Pistia stratioides*, ou encore *Echornia crassipes*. La végétation flottante est la plus efficace dans la compétition pour la lumière, mais requiert pour sa croissance une forte concentration de nutriments dans l'eau (Scheffer et al. 2003). Inversement, la végétation

submergée enracinée est sensible à l'ombrage, mais moins à la concentration en nutriments dans la colonne d'eau, car elle peut puiser les nutriments dans le sédiment. Deux états alternatifs stables sont alors possibles, l'un dominé par les plantes flottantes, dont l'ombrage empêche le développement de la végétation submergée, l'autre dominé par la végétation submergée, lorsque la disponibilité en nutriments dans la colonne d'eau empêche le développement des végétaux flottants (Scheffer et al. 2003).

- **Etats alternatifs angiospermes submergés / characées**

Les Characées sont des macro-algues moins compétitrices pour la lumière que les angiospermes submergés, mais certaines espèces nécessitent une très faible concentration en bicarbonates pour se développer (Van den Berg et al. 1999). Les charophytes peuvent alors constituer un état alternatif stable, leur dominance entraînant la limitation du carbone disponible pour les angiospermes, ce qui crée en retour de meilleures conditions lumineuses pour les charophytes (van Nes et al. 2002).

- **Dominance phytoplancton divers / cyanobactéries**

Les cyanobactéries sont généralement très efficaces dans la compétition pour la lumière et sont présentes principalement dans les eaux turbides, turbidité qu'elles vont intensifier une fois en place entraînant un état stable alternatif dans la communauté phytoplanctonique. De plus certaines espèces produisent des toxines, produisant un effet négatif sur d'autres espèces de phytoplancton (Suikkanen et al. 2004). Cependant les autres algues phytoplanctoniques ont un taux de croissance supérieur et sont dominantes dans des conditions moins limitantes (Scheffer et al. 1997).

1.3.3 Dynamique temporelle et distribution spatiale des états stables alternatifs

1.3.3.1 Dynamique pluriannuelle des états stables alternatifs

Bien que la théorie des équilibres alternatifs considère que ceux-ci soient stables si la végétation n'a pas d'effet sur la concentration en nutriments, certains mécanismes peuvent entraîner l'augmentation lente de la concentration en nutriments pour de fortes abondances de plantes aquatiques.

Dans un premier temps, les plantes aquatiques diminuent la concentration en nutriments dans l'eau, provoquant une diminution du phytoplancton, mécanisme à l'origine des effets rétroactifs positifs dans les états dominés par les plantes. La présence de végétation submergée favorise également le piégeage des nutriments dans les sédiments en diminuant leur mise à disposition pour le phytoplancton et en limitant les processus de remise en suspension (Scheffer et al. 1993). La décomposition de cette matière organique favorise l'apparition de conditions hypoxiques et anoxiques à l'interface eau-sédiment et le relargage du phosphore. L'accumulation de la matière organique et sa décomposition sont des phénomènes qui s'inscrivent dans le long terme, et qui peuvent provoquer une ré-eutrophisation progressive lente de la masse d'eau, provoquant ainsi un feedback négatif lent, pouvant conduire à long terme à la disparition de la végétation.

Dans le cas des états turbides, la production phytoplanctonique peut également contribuer à l'accumulation de matière organique dans les sédiments. La décomposition de cette matière organique puis le relargage du phosphore sont des phénomènes qui s'inscrivent dans le long terme, ce qui peut aboutir à un déficit de phosphore dans la colonne d'eau, pouvant entraîner la disparition du phytoplancton et l'apparition des plantes aquatiques.

Cette variabilité temporelle dans la localisation et la biodisponibilité du phosphore peut conduire à des alternances au cours du temps entre état à plantes aquatiques et état à

phytoplancton. De tels basculements peuvent avoir lieu quand les niveaux de nutriments sont situés au seuil critique de turbidité et que les boucles de rétroaction négative sont suffisamment fortes pour déstabiliser les boucles de rétroaction positive provoquant les états stables alternatifs (van Nes et al. 2007; van Nes and Scheffer 2007; Dakos et al. 2010).

1.3.3.2 Distribution spatiale des états stables alternatifs

A l'échelle d'un méta-écosystème, la distribution des états dans les différents écosystèmes dépendra du caractère homogène ou hétérogène des facteurs de contrôle environnementaux à l'échelle du paysage (Van Nes and Scheffer 2005; Dakos et al. 2010).

Si les échanges entre lacs sont faibles, on peut considérer que les niveaux trophiques des lacs sont indépendants. Dans ce cas, l'hétérogénéité des lacs induit des changements d'état propres à chaque lac, fonction de sa concentration en nutriments. A l'échelle du méta-écosystème, les transitions entre états peuvent s'opérer simultanément dans les deux sens, et la proportion de lacs dominés par les végétaux varie de manière graduelle et non catastrophique (figure 10).

Si le niveau trophique est fortement corrélé entre lacs, de fait par exemple d'échange entre lacs, le patron à l'échelle du méta-écosystème dépendra du patron spatial d'hétérogénéité environnementale. Si la variation environnementale est graduelle (par exemple gradient d'eutrophisation croissant d'amont en aval), la proportion de lacs dans un état dominé par les plantes variera de manière graduelle, avec un effet de contamination le long du gradient. Si les paramètres environnementaux sont distribués aléatoirement au sein du méta-écosystème, la dispersion non-orientée entraînera une réponse catastrophique et la totalité du méta-écosystème pourra basculer dans un unique état stable (turbide si eutrophisation, clair si appauvrissement trophique).

INTRODUCTION

La tendance à des changements d'état catastrophiques à l'échelle du méta-écosystème sera alors d'autant plus faible que l'hétérogénéité spatiale des niveaux trophiques est forte et que la connectivité entre les lacs est faible.

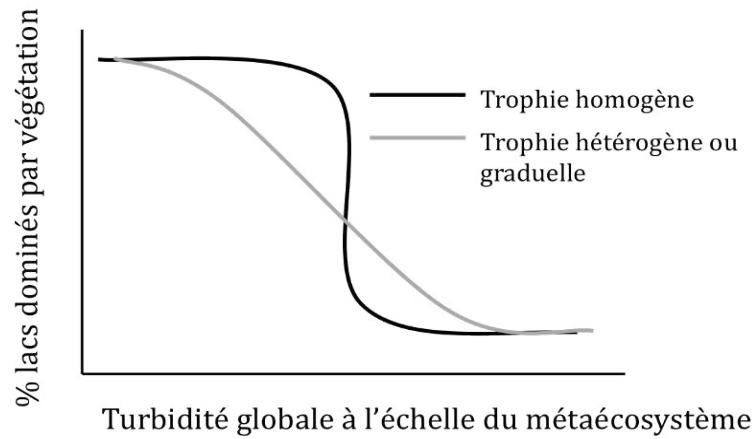


Figure 10 : Etat moyen du méta-système en fonction du changement progressif de la turbidité (paramètre de contrôle).

1.3 Etats stables alternatifs et gestion agro-piscicole

De nombreux petits plans d'eau ont été délibérément créés par l'homme à des fins multiples au cours des deux derniers millénaires : étangs des villages, étangs pour la pêche, bassins de rouissage, étangs pour l'irrigation, étangs ornementaux dans les jardins et parcs et plus récemment, bassins d'assainissement autoroutiers, étangs de conservation biologique, obstacles d'eau des parcours de golf. De plus, de nombreux plans d'eau sont formés par l'extraction de graviers ou de minéraux. En dépit de leur petite surface, les masses d'eaux artificielles implantées dans des paysages agricoles contribuent souvent significativement à la biodiversité régionale et contiennent des espèces rares ou uniques (Oertli et al. 2002; Declerck et al. 2006; Davies et al. 2008).

Les pratiques de gestion et l'occupation du sol agissent sur le fonctionnement de ces écosystèmes par de multiples processus qui se réalisent à différentes échelles spatiales, allant d'une échelle locale à courte distance jusqu'à une région ou une vallée entière (Johnson and Gage 1997).

Les étangs piscicoles représentent une forte proportion de ces plans d'eau, tant en termes de superficie, car ils sont souvent de grande taille, qu'en termes de densité, car ils peuvent dans certaines régions être très nombreux dans le paysage.

Terminologie anglaise des étangs piscicoles

Les étangs piscicoles en Europe se trouvent principalement en France (68 000 ha), en République Tchèque (52 000 ha), en Allemagne (40 000 ha) et en superficie moindre dans d'autres pays d'Europe de l'Est (Pologne, Hongrie, Roumanie, Lituanie) et sont rares dans les autres pays. Le terme n'existe pas dans de nombreux pays et il est difficile de trouver une traduction exacte en anglais.

Pond : la traduction la plus couramment utilisée dans la littérature qui concerne les étangs de très petite taille, car le terme est plutôt synonyme de mare. Ce terme est également utilisé pour les réservoirs d'eau en polyéthylène et recouverts d'une bache plastique, ainsi que pour les jardins d'agrément.

Fishpond : parfois utilisé pour les étangs piscicoles, mais concerne le plus souvent des bassins d'ornementation ou alors des bassins de pisciculture (fishfarming pond). Ce sont généralement des systèmes fortement anthropisés avec une gestion intensive.

Shallow lake: lac qui peut être colonisé sur une grande surface par la végétation et qui ne stratifie jamais durant de longues périodes en été (Scheffer 2004). La profondeur moyenne est généralement inférieure à 3 mètres et la surface peut être très variable, de moins d'un hectare à plus de 100 km². C'est le terme choisi dans les manuscrits en anglais contenus dans cette thèse, car c'est celui qui représente le mieux les étangs piscicoles en terme de fonctionnement écologique.

La gestion agro-piscicole concerne la pratique de l'agriculture et de la pisciculture en étangs d'eau douce, soit concurremment, soit en alternance. En France, la seule région d'étangs piscicoles à pratiquer l'agropisciculture est La Dombes, mais d'autres régions dans le monde, comme au Mexique valorisent les zones marécageuses à des fins d'agriculture et de pisciculture combinées (Halen et al. 1991).

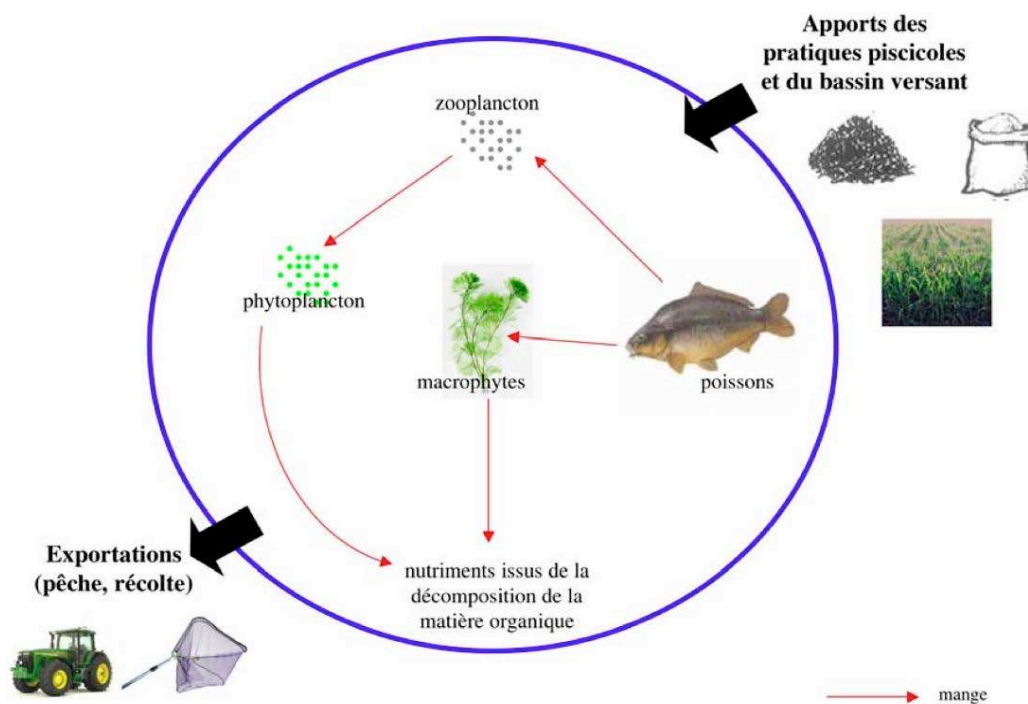


Figure 11 : Schéma de la chaîne trophique d'un étang piscicole

Les pratiques de gestion des étangs piscicoles et de leur environnement peuvent être initiatrice de stress et de perturbations (au sens de Grime 2002) pour les communautés végétales. Elles agissent principalement sur le niveau trophique, la profondeur, la pression d'herbivorie (poissons, oiseaux) et la connectivité entre les étangs (Figure 11).

- Niveau trophique

Le niveau trophique des étangs piscicoles est affecté par les pratiques de gestion de leur bassin versant. Le rejet d'eaux usées et de déchets de l'industrialisation ont diminué durant les dernières décennies, mais l'apport de nutriments à partir de sources diffuses provenant du bassin versant restent fort, particulièrement dans les régions avec une agriculture intensive (Van der Molen and Portielje 1999; Kronvang et al. 2005). La proximité de cultures et plus rarement de prairies pâturées (piétinement du bétail et déjections) peut contribuer à augmenter la turbidité de l'étang (augmentation à la fois du phytoplancton et du sédiment en suspension) à l'inverse des bassins versants dominés par la forêt (Declerck et al. 2006).

Les pratiques de gestion appliquées à la masse d'eau ont aussi une influence très forte sur le niveau trophique. La pisciculture pratiquée dans de nombreux étangs s'accompagne dans certains cas d'une fertilisation par apport de matière organique ou minérale dans l'étang et de l'alimentation complémentaire des poissons.

- **Assèchement**

La pisciculture implique généralement la vidange des étangs à des fréquences et avec des durées plus ou moins longues, pour permettre la pêche du poisson, le curage et l'entretien des berges. Les étangs sont généralement vidés à l'automne ou en hiver grâce à un système de bonde situé au point le plus profond de l'étang. La baisse du niveau d'eau est généralement très progressive et la vitesse de vidange dépend principalement de la superficie de l'étang et du débit de l'exutoire. La pêche et les travaux d'entretien sont généralement réalisés pendant la fin de la vidange, et la durée de la période d'assèchement dépend principalement de la vitesse de remplissage de l'étang, elle même liée à la superficie de l'étang et au volume d'eau provenant du bassin versant (taille du bassin versant, pluviométrie, existence de plans d'eau ou de rivières en amont). La fréquence des assèchements hivernaux dépend des modalités de mise en œuvre de la pisciculture et de la capacité du bassin versant à remplir l'étang. Il peut être annuel (pisciculture professionnelle) ou décennale (pêche de loisir).

Dans la région de La Dombes, pratiquant l'agro-pisciculture, tous les 4 à 7 ans, les étangs sont asséchés durant toute une année. Le fond de l'étang peut être laissé en jachère ou cultivé selon 3 grands types de gestion agricole : i) culture de maïs, ii) culture d'autres céréales (principalement blé ou orge) et iii) culture mixte maïs et autres céréales. Quel que soit le type de culture, un labour léger est généralement pratiqué et la culture de maïs implique parfois l'utilisation d'herbicides. Dans certains cas, la culture est laissée en place, fournissant de la matière organique à l'étang lorsqu'il est remis en eau.

- Pressions piscicole et aviaire

L'utilisation piscicole des étangs génère potentiellement des perturbations pour les communautés aquatiques. La conséquence de fortes densités de poissons sur les communautés végétales a été décrite plus haut (cf. 1.1.2.4., p28). La composition en espèces et la quantité de poissons mise dans l'étang lors de l'empoissonnement dépendent du type d'utilisation piscicole des étangs. Trois types d'étangs sont ainsi distingués : i) les étangs servant à la reproduction naturelle des carpes ; ii) les étangs de grossissement des jeunes carpes et iii) les étangs de polyculture dans lesquels la majorité des carpes atteint la taille de commercialisation pour la consommation (environ 1,5 kg) et qui sont aussi utilisés comme étangs de reproduction et de grossissement pour les piscivores (brochets, sandres) et les poissons blancs (gardons, rotengles, É). Un même étang peut alterner différents types de gestion d'une année à l'autre.

Les étangs piscicoles sont souvent utilisés également pour la chasse, ce qui conduit les propriétaires et exploitants à diminuer les fréquences des vidanges et à favoriser la nidification des oiseaux (alimentation, développement des ceintures d'hydrophytes, É).

Ces pratiques, favorisant les fortes abondances de poissons et d'oiseaux, augmentent l'impact sur les communautés végétales.

- Connectivité

Les étangs piscicoles sont abondants dans certaines régions pour des raisons géomorphologiques, mais aussi sociales (historique, culturelle). Cette forte densité d'étangs et la gestion nécessitant vidange et remplissage en alternance, ont conduit les gestionnaires à organiser ces étangs en chaînes ou en réseaux, les étangs étant alors connectés entre eux par des fossés et se vidant les uns dans les autres. Cette forte connectivité, de part le

transfert de grandes quantités d'eau d'un étang à un autre, devrait favoriser la dispersion de nutriments et de végétaux.

Problématique de la thèse

L'objectif de cette thèse projet est de mesurer l'impact des différentes pratiques de gestion agro-piscicole sur les communautés végétales. D'après les théories d'écologie des communautés, on devrait trouver une diversité spécifique et fonctionnelle élevée pour les conditions où le niveau trophique et les perturbations sont intermédiaires. Néanmoins, les contraintes environnementales devraient induire des réponses différentes d'une part sur le phytoplancton, dont la durée de vie s'inscrit dans des pas de temps courts, liés au cycle saisonnier des températures et aux caractéristiques physico-chimiques, et d'autre part sur les plantes aquatiques, dont la durée de vie s'inscrit dans des pas de temps comparables à ceux du régime des perturbations liés aux pratiques agro-piscicoles.

Le fonctionnement des étangs en réponse aux stress et perturbations d'origine anthropique a été abordé au travers des 5 hypothèses suivantes :

1- Les caractéristiques physico-chimiques des étangs, en particulier pour les éléments nutritifs que sont l'azote (N) et le phosphore (P), sont régies par l'activité agro-piscicole.

2- La diversité phytoplanctonique est régie par les caractéristiques physico-chimiques des étangs.

3- La diversité et la structure des communautés de plantes aquatiques sont régies par les caractéristiques physico-chimiques des étangs, la fréquence d'assèchement et la connectivité.

4 - La composition des communautés de plantes aquatiques et des types fonctionnels est régie par les caractéristiques physico-chimiques des étangs et la fréquence d'assèchement.

5 - Le recrutement et l'établissement des communautés de plantes aquatiques et des types fonctionnels sont régis par les caractéristiques physico-chimiques des étangs.

MATERIELS ET METHODES

2.1 Site d'étude

La Dombes est caractérisée par plus de mille étangs d'origine anthropique organisés en réseaux ou chaînes d'étangs (de 2 à 20 étangs connectés entre eux). La superficie des étangs varie considérablement, de moins d'un hectare jusqu'à plus de 100 hectares (Saint-Cyr et al. 1977). Ces étangs sont principalement utilisés pour la production de poisson. Chaque hiver ils sont vidés, pochés puis remplis immédiatement après, avec une durée de remplissage dépendant de l'eau disponible en amont et de la pluviométrie. Tous les 4 ans en moyenne, ils sont mis en assec pendant un an, pour une culture de céréales ou laissés en jachère. La qualité de l'eau varie de mésotrophe à hypereutrophe selon la concentration en nutriments et en chlorophylle *a* (Søndergaard et al. 2005).

Au total, 83 étangs ont été étudiés de 2007 à 2009 dans ce travail (figure 12). Différents paramètres concernant les étangs et l'utilisation du bassin versant ont été analysés. Huit de ces étangs ont été suivis pendant les 3 années de l'étude pour mesurer la variation inter-annuelle des caractéristiques physico-chimiques et biologiques des étangs.

2.2 Analyse critique des méthodes

Les méthodes utilisées durant mon travail de thèse sont décrites dans les manuscrits correspondants pour chacun des compartiments concernant les pratiques agro-piscicoles, les données physico-chimiques, les communautés phytoplanctoniques et de plantes aquatiques.

Ce projet nécessitait une importante collecte de données lors d'échantillonnages sur le terrain, et utilisait en partie des méthodologies déjà prouvées par d'autres études. Les grands nombres d'étangs suivis a permis de minimiser l'impact de relevés manquants ou de

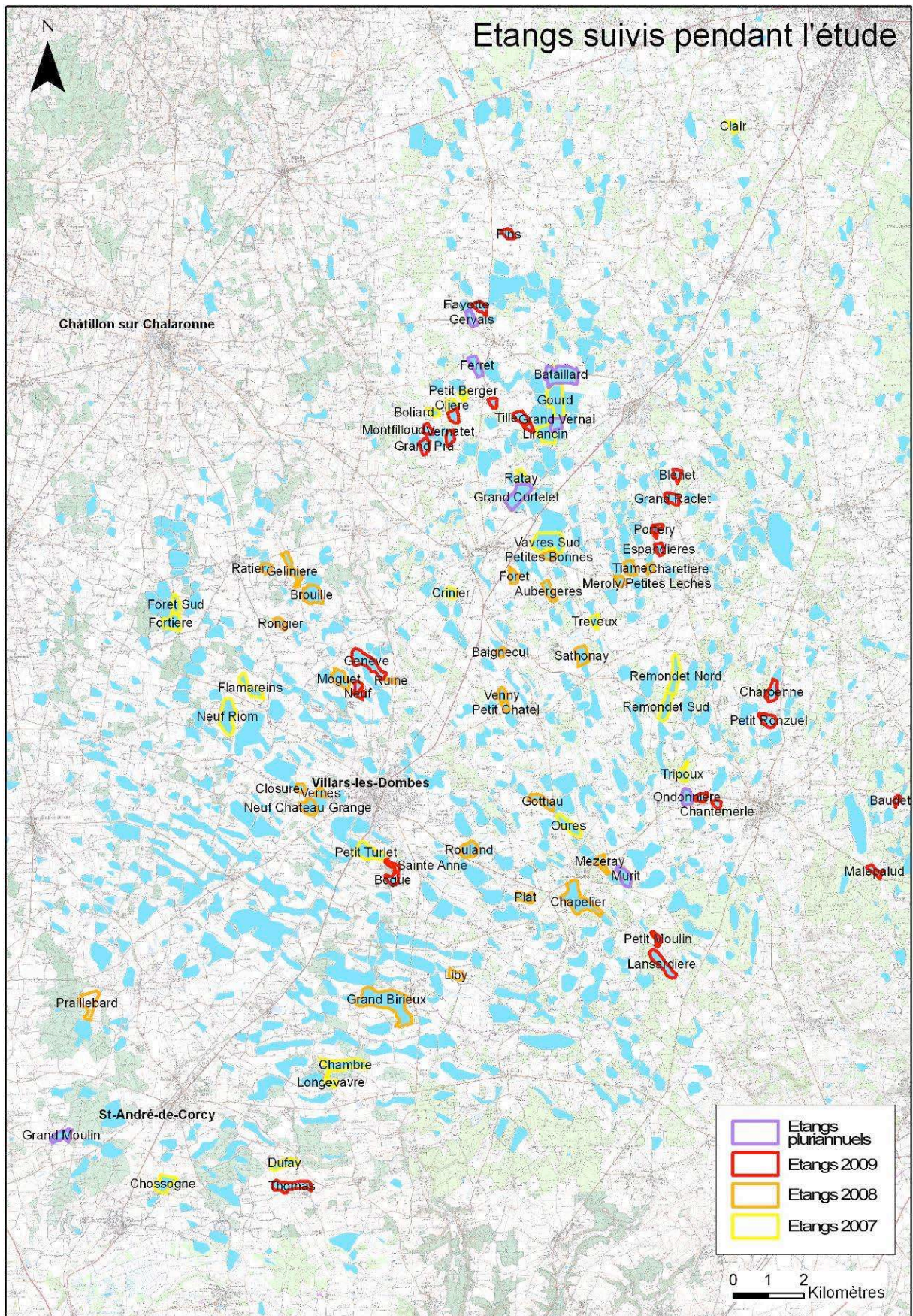


Figure 12 : Etangs suivis durant les 3 années de la thèse (Fond : carte IGN)

sites qui seraient non exploitables. Néanmoins si l'ensemble des expérimentations de terrain n'a pas posé de problèmes techniques insurmontables, certaines données n'ont pas pu être récupérées ou seulement partiellement et sont détaillées dans la partie suivante.

2.2.1 Activités agricoles et poissons

La documentation des pratiques piscicoles des étangs a soulevé le problème de récolte et de validation des données. Les pratiques de production piscicole restent extensives et traditionnelles, ce qui entraîne une grande variabilité dans la traçabilité des activités des gestionnaires. De nombreux gestionnaires possèdent des comptes-rendus bien tenus de leurs pratiques, permettant d'obtenir la totalité des données relatives à la pisciculture de manière fiable. Cependant certains gestionnaires sont beaucoup moins précis et peu fiables dans leur prise de notes.

Les gestionnaires expriment les données d'empoissonnage et de pêche dans des unités variables (kilos ou nombres d'individus). Nous avons choisi d'exprimer la densité de poissons en kilo/hectare, ce qui a nécessité de modifier les données exprimées en nombre d'individus en les exprimant en fonction d'un poids moyen d'un individu estimé pour chaque catégorie de poissons (espèce et classe d'âge).

2.2.2 Mesure de la stabilité de la colonne d'eau

La stabilité de la colonne d'eau apparaît dans la bibliographie comme l'un des principaux éléments, avec la concentration en nutriments, pour expliquer la dynamique des communautés phytoplanctoniques (Beisner 2001; Pannard et al. 2008). Les étangs sont généralement définis comme des masses d'eau sans stratification saisonnière, mais ces systèmes sont pourtant caractérisés par une forte instabilité de la colonne d'eau, avec des

stratifications qui peuvent se mettre en place dans des pas de temps très courts (à l'échelle du jour).

Ce paramètre a été pris en compte en mesurant la dynamique de la température dans l'eau à proximité de la surface et pour certains étangs, la température à différentes profondeurs. Ces mesures ont été réalisées à proximité du point de vidange des étangs, car c'est la zone où l'étang est le plus profond et où sont également effectués les prélèvements d'eau pour l'analyse des caractéristiques physico-chimiques et des communautés planctoniques.

Des sondes enregistreuses de température, avec une mesure toutes les 3 heures, ont été disposées dans tous les étangs suivis en 2007 et 2008 à environ 30 cm de la surface. Dans quelques étangs les sondes ont été disposées tous les 50 cm le long d'un gradient de profondeur pour mesurer la variation verticale de la température.

Malheureusement ces données n'ont pu être collectées que de manière très incomplète, soit du fait de la perte ou disparition d'une partie des sondes (attache rompue ou coupée intentionnellement), soit du fait de la non-résistance des sondes à la période d'immersion, malgré les caractéristiques d'étanchéité annoncées par le fournisseur.

Les données n'ont pas été insérées dans les analyses car elles ne sont disponibles que pour quelques étangs, très peu de suivis à différentes profondeurs pour un même étang sont utilisables et généralement, les relevés concernent des périodes différentes dans la saison.

2.2.3 Résistance à l'assèchement des communautés phytoplanctoniques

Lorsqu'un étang a subi une année d'assèchement et de culture, la recolonisation par le phytoplancton est immédiate la première année de remise en eau. Deux événements principaux peuvent expliquer la rapidité du phénomène. La colonisation peut se faire lors du

remplissage par la dispersion spatiale d'individus provenant d'autres étangs ; les diaspores proviendraient alors des étangs situés en amont dans la chaîne d'étangs, la dispersion par d'autres vecteurs étant également possible, mais probablement plus faible. La dispersion peut également être temporelle, grâce à l'existence de stratégies de résistance à la dessiccation. La recolonisation résulterait alors de la croissance des diaspores dont la dormance aurait été levée lors de la remise en eau.

Nous avons tenté d'identifier la part de ces deux stratégies (résistance ou dispersion) dans la résilience des communautés phytoplanctoniques après l'assec. Il existe peu de littérature sur le sujet, car cette question concerne essentiellement les étangs soumis à des assèchs contrôlés, ou des mares temporaires.

Une approche expérimentale destinée à évaluer le rôle de l'assec dans la structuration des communautés phytoplanctoniques a été menée. L'objectif était d'étudier s'il existe des espèces résistantes à l'assèchement dans les communautés des étangs suivis.

Une expérience préliminaire a été réalisée, consistant à prélever 20 échantillons de sédiments répartis le long d'un transect parallèle à la berge (pastilles de 0,5 cm d'épaisseur et de 7 cm de diamètre) dans un étang vidangé. Une fois réhydratés avec une eau minérale de composition proche de l'eau des étangs de La Dombes, ces échantillons ont révélé plusieurs taxons phytoplanctoniques communs dans les étangs de La Dombes : *Navicula*, *Nitzschia*, *Anabaena*, *Scenedesmus*, *Staurastrum*). Une expérience plus ambitieuse a alors été menée. Pour cela, nous avons prélevé des échantillons d'eau des 28 étangs suivis en 2008, répartis ensuite dans des microcosmes (pilulier avec mousse florale) en conditions contrôlées (Température 20°C, Hygrométrie 30%). Nous avons simulé ensuite un assec, avec une évaporation totale de l'eau au bout de 2 semaines et un assec d'une période de 9 mois. Les microcosmes ont ensuite été réhydratés à l'aide d'une solution nutritive généraliste adaptée à la croissance de nombreux taxons de phytoplancton (COMBO ; Kilham et al. 1998; Andersen 2005). La détermination a été faite régulièrement durant les premières semaines

MATERIELS ET METHODES

après la remise en eau, afin de pouvoir distinguer les taxons aptes à régénérer indépendamment des phénomènes d'évolution qualitative de la communauté au cours du temps. Seules des algues filamenteuses non-infectées aux étangs ont été observées et cela malgré les précautions prises pour éviter les contaminations des microcosmes. Même après un délai de plusieurs semaines, aucun développement de taxon phytoplanctonique présent dans les étangs n'a été observé.

Suite aux difficultés expérimentales, l'étude de la résistance à l'assèchement des communautés phytoplanctoniques a été écartée de ma thèse.

RESULTATS

3.1 Gestion des bassins versants et eutrophisation

MANUSCRIT A :

Wezel A., Arthaud F., Dufloux C., Renoud F., Vallod D., Robin J. & Sarrazin B. Land use, water and sediment parameters and inter-annual variations in the Dombes shallow lake agroecosystem, France.

Question posée :

De nombreuses législations ont été mises en place pour limiter l'eutrophisation des systèmes aquatiques, portant essentiellement sur l'assainissement (rejets des eaux usées) et la gestion de la pollution diffuse d'origine agricole. Néanmoins, les mécanismes reliant pratiques agricoles et eutrophisation des plans d'eau sont encore mal compris dans les paysages agricoles complexes. L'effet des cultures et des prairies sur l'eutrophisation devrait être plus fort à l'échelle du bassin versant qu'à celle des parcelles voisines aux étangs, d'autant plus que la superficie du bassin versant est grande par rapport à l'étang.

Méthodes :

Ces hypothèses ont été testées en utilisant 1) les données d'occupation du sol du bassin versant primaire et 2) les mêmes données relatives à une zone de 100m autour des étangs. Ces données ont été corrélées à la concentration en nutriments dans l'eau et le sédiment ainsi qu'à la biomasse phytoplanctonique des étangs. Les données de pluviométrie et le suivi pluriannuel de 8 étangs ont permis d'intégrer la variabilité interannuelle (par exemple liée au climat) dans l'analyse des mécanismes d'eutrophisation.

Résultats :

Un pic de phosphates et de nitrates est observé après une forte période de pluie au printemps, période correspondant à l'épandage d'engrais sur les cultures. La valeur de ce pic est corrélée avec la superficie de cultures dans le bassin versant primaire, et elle est plus faible les années de faible pluviométrie printanière, ou lorsque les quantités d'engrais utilisées ont été plus faibles. Les médianes annuelles des paramètres physico-chimiques sont peu liées à l'occupation du sol du bassin versant, et encore moins lorsque l'on restreint l'analyse aux parcelles avoisinant l'étang. De surcroît, d'importantes variations interannuelles sont observées pour des occupations du sol constantes.

Discussion :

Une bonne gestion du bassin versant permettrait de limiter les phénomènes liés aux pics de pollutions, mais le phénomène d'eutrophisation est régi par des processus plus complexes, suggérant l'importance d'intégrer d'une part la dimension historique des pratiques dans l'analyse (histoire des pratiques agricoles) et d'autre part la connaissance des modalités de gestion des canaux hydriques alimentant les étangs.

Land use, water and sediment parameters and inter-annual variations in the Dombes shallow lake agroecosystem, France

Alexander Wezel^{1,2}, Florent Arthaud^{1,3}, Cyril Dufloux¹, Florian Renoud¹, Dominique Vallod¹, Joël Robin¹, Benoit Sarrazin¹

1. Department of Agroecosystems, Environment and Production, ISARA Lyon, 23, rue Jean Baldassini, 69364 Lyon cedex 07, France,

2. Corresponding author: Department of Agroecosystems, Environment and Production, ISARA Lyon, 23, rue Jean Baldassini, 69364 Lyon cedex 07, France, Tel. +33 4 27 85 85 84, Fax: +33 4 27 85 85 86, Email: wezel@isara.fr

3. University of Lyon, 69622, Lyon, France; University of Lyon 1, Villeurbanne; CNRS, UMR 5023, LEHNA-Ecology of Natural and Man-Impacted Hydrosystems.

Abstract

Agricultural land use in the area of lakes and shallow lakes is generally considered to increase the nutrient status of lake water and sediments. In this case it might be difficult to fulfil the European Water Directive, which demands that all water bodies should be in a good ecological state until 2015. In this paper we analyse the relationship between nutrient status of lakes and agricultural land use in a particular agroecosystem, where 1,100 shallow relatively nutrient rich lakes with fish production are located in a heterogeneous agricultural landscape with cropping, animal husbandry and forestry.

In total, 83 lakes were studied from 2007 to 2009 in the Dombes region, France. Eight of these lakes were studied each year. Different water parameters (PO₄-P, NO₃-N, total P, total N, Chlorophyll-a) were analysed from April to October in each year. Sediments were sampled in October and analysed for available P, total N, organic matter and calcium concentration. Land use was studied in the 100 m adjacent area of the lakes shoreline and in the primary catchment of the lakes. In addition, soils of different land use types were analysed for organic carbon, total N, available P and calcium concentration as well as for pH. Data about agricultural practices were collected by interviewing farmers.

The main results found are that increasing cropping areas in the primary catchment of the lake is correlated to higher PO₄ concentration of lake water; to a lower degree also for NO₃. But, this transfer of nutrients from cropland to lakes only takes place in certain years with higher rainfall and with a more uneven distribution in spring. Land use types in the primary catchment were not correlated to the different sediment parameters. Just one relation, and only for 2008, was found for pasture/meadow/fallow in the catchment and calcium. Only land use in the catchment area could be related to certain water and sediments parameters. Land use in the 100 m zone showed a varied and unclear picture in relation to water and sediments parameters, or in most cases even no correlation. Important inter-annual variations were found for different water and sediment parameters which signify that effects of land use on these parameters cannot be generalised. We can conclude from our study that a significant transfer of nutrients towards the lakes does not generally take place, but only in certain years and only in spring.

Keywords: agricultural land use Ðaquaculture Ðcatchment Ðnitrate Ðphosphate Ðpond - water quality

Introduction

In many parts of the world, shallow lakes are located within agricultural landscapes, and thus underlie different influences from agricultural practices. These influences include sediment transport from cropped areas, from trampling of livestock (Declerck et al. 2006), higher nutrient concentration in the water correlated to adjacent cropland (Søndergaard et al. 2005a), higher nutrient concentration in the water related to manure use on grassland (Borderelle et al. 2009) as well as high animal stocking rates on pastures and related manure production (Carpenter et al. 1998), or to pesticide transfer towards the shallow lakes (Vallod et al. 2008). Transport of nutrients or pollutants towards shallow lakes can directly take place either as surface flow or sub-surface flow from adjacent areas or indirectly via ditches by water flux with suspended material or dissolved substances from more remote areas.

The high level of hydrological connectivity in certain shallow lake catchments due to high ditch density leads to high exposure to non point source pollution like pesticides (Vallod et al. 2008). In such a situation, and more generally in catchments of rivers and lakes, runoff processes from cropland are responsible for pesticides transfer in small agricultural catchments (Bowman et al. 1993, Garmouma et al.

1996, Kreuger 1998). Nitrogen and phosphorus are exported to streams or lakes by different hydrological processes. The exported quantities are extremely variable according to soil types, topography, climate, as well as land use and agricultural practices, which all together influence runoff or lixiviation intensity. Cropland can export in the order of 15 to 100 kg/ha/year of nitrogen (Demyttenaere et al. 1990, Dorioz and Fehria 1994), other authors mention less with 6 to 35 kg/ha/year (Turpin et al. 1997). Forests range between 1 to 3 kg/ha/year, extensively used grassland between 1 to 5 kg/ha/year and intensively grassland between 5 to 35 kg/ha/year (Turpin et al. 1997). Phosphorus is more retained in the soil therefore losses are less important than nitrogen: 0.03 to 0.6 kg/ha/year have been measured in small rural catchments (Gelbrecht et al. 2005, Dorioz and Fehria 1994, Turpin et al. 1997). Summarised figures from different research examples indicate 0.02 to 0,3 kg/ha/year for woodland, up to 1.7 kg/ha/year for grassland and between 0.03 to 1.24 kg/ha/year for cropland (Turpin et al. 1997).

All these types of transport or mechanisms influence water quality (dissolved nutrients and pesticides), but also sediments (fixed nutrients, organic matter and other substances). In many cases shallow lakes are natural and not managed at

all. In contrast, in certain areas in the world shallow lakes are used for fish production. The latter are often artificial shallow lakes, and then often called ponds, ranging from one to several hundred hectares, but in most cases between 10 and 100 ha (Korinek et al. 1987). The type of water management, fertilisation of the shallow lakes, and fish production can vary considerably.

In Europe, several agricultural landscapes exist where shallow lakes with fish production have a certain importance, for example in France we find two regions with a very high density of shallow lakes with fish production: the Brenne region with 1000 to 1300 shallow lakes (PNR de la Brenne 1998) and the Dombes region with about 1100 shallow lakes (Bernard and Lebreton 2007), as well as the Franche-Comté region with a lower number shallow lakes (Schäffer-Guignier 1994). Other agricultural landscapes with shallow lakes with fish production in Europe are found in south-west Poland (Bukacińska et al. 1995), in the Czech Republic (Pokorný and Hauser 2002), in southern Germany (Strehle and Trautmann 2005), but also in Austria, Bulgaria, Hungary as well as former Yugoslavia and former western part of the Soviet Union (Korinek et al. 1987).

The work presented in this paper is part of a large research project which analyses the shallow lake

system with fish production in the Dombes region, France. Global objectives of the project are to characterise and analyse the water quality and sediments of the lakes and relate them to fish farming practices in the lakes and agricultural practices around the lakes as well as to the different species groups such as phytoplankton, macro-invertebrates, macrophytes, amphibians, dragonflies and biotopes in and around the lakes. The main question is if the actual practices favour a system with a valuable and diversified biodiversity, and if this biodiversity could be used for a local product label: fish from the Dombes. In addition, the research project deals with the question how the shallow lakes of the Dombes region should be considered in relation to the European Water Directive. This Directive demands that all rivers and water bodies should be in a good ecological state until 2015, a demand that could not be fulfilled with the actual fish farming practices as they are based on the existence of nutrient rich water conditions in the lakes.

The objectives of this paper are to evaluate if agricultural land use in the lake area explains differences in water quality of the lakes as well as nutrient status of the sediments, and what role rainfall plays. To evaluate this two contrasting hypotheses were set up and analysed:

1 Higher degree of cropland in the direct vicinity of the lakes explains higher nutrient concentrations in the water and the sediments because of direct nutrient transfer towards the lake.

2 Nutrient transfer from cropland of the lake catchment is more important than the transfer from the direct vicinity of lakes because drainage water and water erosion fluxes from fields of the catchment are collected in ditches and then transported to the lakes.

Materials and methods

Study region

The Dombes region in France (Figure 1) was formed by glacial activity during the quaternary period (Avocat 1975). It is a plateau, slightly inclined to the north-west, of about 1000 km² in the northeast of the city of Lyon with long, fan-shaped morainic mounds (drumlins). The average altitude is about 280 m. In the east, south and west the plateau is flanked by fluvial valleys with the rivers Ain, Rhône and Saône, the three valleys about 50-100 m below the plateau. In the north it is delimited by the Bresse landscape with different types of soils (sandy and gravelly soils) compared to the Dombes region. This results in a landscape with a water supply of the plateau originating exclusively from rainfall.

During the late Würm glaciation, substantial amounts of loess were mainly deposited in the depressions between the drumlins (Williams 2006). Post-glacial rain leached much of the loess creating decalcified clayey soils (about 60% of clay and silt) in the depressions which induce water stagnation when soils are wet (Avocat 1975). In the morainic areas, more sandy soils (about 60% sand) dominate.

The climate in the Dombes region is subject to Continental, Atlantic and Mediterranean influences, depending on the season (Blanchet 1993, Blanchet and Richoux 1999). In general, the annual precipitation for the whole Dombes region varies between 800-1000 mm for the western and central part (1961-1990) (Blanchet 1993, Blanchet and Richoux 1999). In the eastern part it increases up to 1200 mm due to the mountain range of the French Jura which forces the arriving air masses from the West to rise resulting in higher amounts of rainfall also in the eastern Dombes area. The average annual precipitation is 884 mm for the Marlieux station (standard deviation: 107) for the period 1999 to 2006 (Bernard and Lebreton 2007), with higher rainfall during autumn and lowest rainfall during winter months. The average annual temperature is 12.2°C (standard deviation: 0.4) with typical high temperatures in summer (up to monthly average of 21°C in summer and down to 2°C in winter). Rainfall

and temperature patterns result in humid months from September to April and dry deficit months during May to August (precipitation minus evaporation). Annual precipitation for the period 1922 to 1998 was with 964 mm a bit higher compared to recent years (Marlieux, standard deviation: 150).

The history of the Dombes region and its shallow lake system started in the 13th century (Guichenon 1650 cited in Sceau 1980). Before, only two natural shallow lakes were present. The lakes were created because of two different reasons. Firstly, farmers needed to drain the dominating clayey soils to be able to crop cereals. Because it was difficult to evacuate the water to smaller rivers or creeks, they stocked the drainage water in the lowest area of the depression, or in most cases they constructed dykes in preferred areas. Secondly, other lakes were created for fish production (Guichenon 1650 cited in Sceau 1980). This activity expanded largely during the medieval period because of the need to find fish at a time in which food prescriptions were very strict. Today, the Dombes region is characterised by about 1,100 shallow lakes with about 12,000 ha, located in an agricultural area with pastures, cropped fields and forests (Bernard and Lebreton 2007). Lake size varies considerably, from less than 1 ha up to more than 100 ha (Raynal 2005).

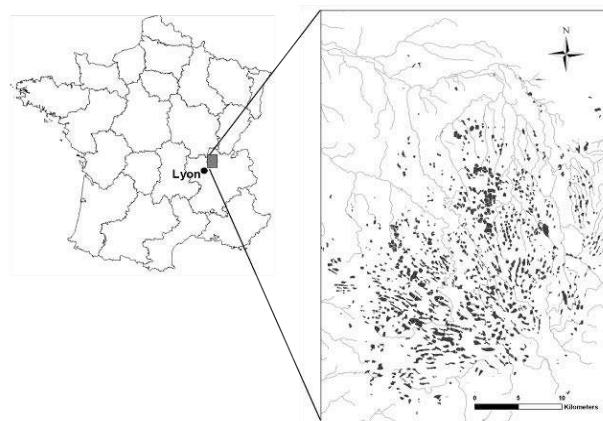


Figure 1. Location of the Dombes region in France (left) and its about 1,100 shallow lakes and the river network (right).

The main fish farmed in the lakes are carps (about 60%), but also tenchs (30%), roaches (30%) and pikes (10%) (Bernard and Lebreton 2007). It is based on particular system which is very rare in Europe where extensive fish farming and grain farming alternate on the same unit of land. Lakes are emptied every year for fish harvesting, and then refilled. After three to four years, the lakes are left to dry up to be cultivated mainly with oats, maize or sorghum for one year. The water that fills the lakes during the wet phase comes either from a lake situated at a higher elevation or from a system of ditches which collect rainwater from the catchment. A dense network of parallel or slightly diverging ditches is responsible for filling, but also for emptying the lakes during the dry phase (Avocat 1975, Billard 1979). In most cases, several lakes are connected to each other through the ditch system, either in a simple chain or in complex, ramified chain of lakes

(Figure 2). This specific hydrological functioning allows preserving an important part of the wetland water budget after emptying a lake into others further downwards. Nevertheless, rainfall during the filling period is essential to ensure that many lakes are filled with water before the fish production period starts.

Water, sediment and site parameters

In total, 83 different shallow lakes were studied from 2007 to 2009 and different site parameters as well as land use around the lakes analysed. For some of the site parameters information could not be collected for all lakes (see difference in n in Table 1). Data on water and sediment parameters of the 83 lakes were also collected. In addition, eight of these 83 lakes were repeatedly analysed during the three study years to investigate inter-annual variation. For the analyses of the relation between water and sediment parameters and the land use around the lakes, the water and sediment data of 2008 was taken into account for the eight three-annual lakes.

Sediments of the shallow lakes were sampled in October of the respective year with an Eckman dredge. Four samples of 0-10 cm sediment were collected, including two at the lakes outlet and two at the half (or middle) of each lakes and analysed for

total nitrogen, available phosphorus, organic matter and calcium concentration. Total nitrogen was analysed with the Kjeldahl method (AFNOR 2004) and available phosphorus with the Joret-Höbert method (AFNOR 2004). Organic matter concentration was determined by sulfochromic oxidation in acid medium according to French standard X31-109 (AFNOR 1998). Calcium concentration was determined by ammonium acetate extraction according to the standard X31-108 (AFNOR 2004).

Different water parameters were studied from end-April to mid-October in each year. Water samples were collected every two weeks (April, September, October) and every week (May to August), in total 21 sampling dates, in the area of the outlet of each lake. This is the deepest area of the lakes. A water sample of 0-50 cm water depth was collected with a Van Dorn water sampler. Nutrients in the water were analysed in unfiltered water (exception: presence of larger plant material) following standard procedures of the Hach[®] methods (HACH Company, Loveland, Colorado, USA, DR/2400 Spectrophotometer Procedure Manual, Hach Company, 2002). Total nitrogen was measured using total nitrogen persulfat reagent powder for digestion method and measured at 410 nm wavelength (HACH method 10072). Total

phosphorus was analysed by method of PhosVer[®] 3 with acid persulfate digestion (HACH method 8190). Nitrate was determined by the chromotropic acid procedure (HACH method 10020). Orthophosphate was analysed by PhosVer 3 (ascorbic acid) method (HACH method 8048). Chlorophyll-a was spectrophotometrically measured with a JASCO UV/VIS spectrophotometer V-530 (JASCO, Japan) at 630, 645, 663 and 750 nm. A certain amount of water sample was passed through a filter and the chlorophyll in the filtrate was then dissolved in acetone to be measured absorbance. The concentration per volume was obtained by the formula adapted from Parsons and Strickland (1963).

For the consecutive statistical analysis median values were calculated for total N, total P, and Chlorophyll-a. Median values were used to decrease bias due to few extreme values during the yearly study period. For NO₃-N and PO₄-P, maximum values for each year were used because average or median values do not reflect the real available nutrient status of these two parameters during the study period. In addition, NO₃-N and PO₄-P concentrations change quite extremely within few days because of phytoplankton development which induces often a very quick turnover from dissolved nutrients in the water towards incorporation into

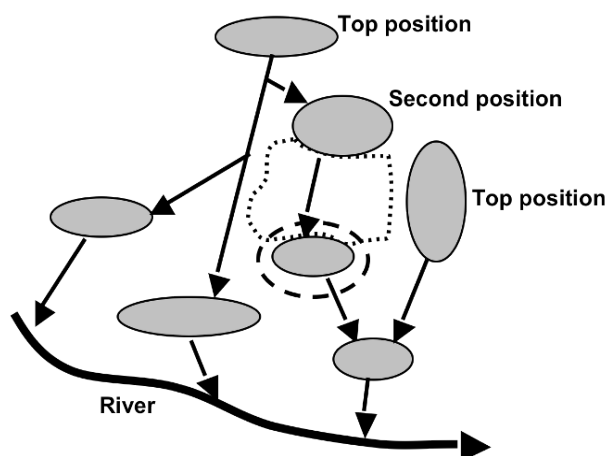


Figure 2: A ramified chain of shallow lakes in the Dombes region, France, and an example of the primary catchment of one shallow lake (dotted line) and the 100 m zone around one shallow lake (broken line) (Note: arrows indicated direction of water flow in the ditches between the lakes).

phytoplankton biomass. Therefore also maximum values for Chlorophyll-a were calculated for each year.

Land use

Land use was studied in two different areas connected to the shallow lakes: i) in the adjacent area of the lakes (100 m distance from the lakes shoreline) and ii) in the primary catchment of the lakes (see dotted and broken lines in Figure 2). The latter is the area from which a single lake receives directly the run-off and drainage water, before the catchment of another, often nearby lake is reached. This primary catchment is in most cases a sub-catchment of the total catchment of a chain of lakes.

In the adjacent area of the shallow lakes a detailed survey based on the CORINE Biotopes type approach was carried out (Bissardon and Guibal 1997, IFEN 2005). For the analysis in this paper the different land cover types for the 100 m zone were grouped into six major land use types: woodland, cropland, pasture/meadow/fallow land, other lakes, building/farm and others. At the catchment scale it was distinguished between the same land use types, except for "Other shallow lakes" because by definition they cannot be present in the primary catchment of one respective lake.

To delimit the different land use types and the primary catchments, aerial photographs as well as digitised topographic 1:25,000 map (Scan 25" and BD Ortho" IGN France) were used for visual interpretation, and then the data entered in a Geographical Information System (GIS). This work was completed by a ground survey within the 100 m range around all lakes (n=83), and with a ground survey within primary catchments of 45 selected lakes (out of 61 lakes where the catchment was determined by visual interpretation). From the 30 out of the 45 lakes, the difference in cover of land use types and catchment area obtained between the visual interpretation and the ground survey could be calculated, thus having an estimate of error for the other catchments which could not be checked. The

average error was +4%, meaning that the verified catchments were 4% larger than those from visual interpretation. Anyhow, for very few of the 30 catchments the error was large, the extremes ranging from -80 to +120%.

In addition to the land use analyses, the position of a lake in the chain of lakes and the ditch density (only for 2007 and 2008) was determined during the ground surveys as well as via the hydrographic map of the study region and the aerial photographs.

Soil fertility

Soil fertility in the 100 m range around the shallow lakes was analysed for four different land use types (woodland, pasture, cropland, fallow), but only in those areas which could directly influence the water quality of the lakes via surface or sub-surface water drainage towards the lakes, that means areas lying within the 100 m range around the lakes and being also part of the above described primary catchment. Soil samples from different parts of the respective land use type were taken along a transect line in the respective land use type with sampling distances of 10-15 m. Samples were taken with a soil auger from 0-20 cm soil depth in November of the respective year, mixed and then analysed according to AFNOR (2004) for organic carbon (standard ISO 10994), total

N (ISO 13878), available P (Joret-Hibert) (standard NFX 31-160) and Calcium (NFX 31-108) concentrations as well as for pH (H₂O) (NFX 31-117).

Agricultural practices

Detailed information about agricultural and other land management practices within the 100 m range was collected in 2008 and 2009 from most farmers (n=39) having agricultural land in this area. For the catchment area, this type of information was only collected from farmers possessing at least several fields or pastures within this area.

Inter-annual variation of climatic parameters and intra-annual variation of selected water parameters

Data from daily recording of rainfall as well as minimum and maximum temperature from the Marlieux weather station in central Dombes was used for different analyses. Total rainfall per month and total rainfall for the seven days before the day of water parameters sampling (from now on called week rainfall) was calculated as well as average monthly temperature. To be clear, summing up the week rainfall for the yearly study period is not equivalent, but less compared to total rainfall in this period, as sampling was not carried out each week

(see above). In addition, this sampling strategy allowed to smooth the effects of spatial rainfall variability on scale of the lake catchments and on the whole study area. To analyse the variation of the water parameters PO₄-P and NO₃-N during the sampling period, median values for each sampling date was calculated for all lakes having a lake/watershed ratio <1.0, which means where the lake surface is smaller than watershed surface.

Statistical analyses

For the statistical analysis different tests were chosen. The data were first checked for normal distribution. For the comparison of two independent samples T-Test for independent samples (normal distribution) and Mann-Whitney U Test (no normal distribution) were used. Analysis of variance (ANOVA) (normal distribution) and Kruskal-Wallis Test (no normal distribution) of Statistica 8.0 (StatSoft 2009) were used if more than two samples needed to be compared. The comparison of the eight lakes which were studied during all three years (dependent samples) was carried out with the Friedman ANOVA test.

For the selection of the most representative and most uncorrelated variables among the water and sediment parameters, a Principal Components

Analysis in combination with a Multiple Correlation Analysis was carried out to reduce redundancy between variables for other consecutive multivariate analysis which were then conducted together with the land use variables.

The relationship between land use parameters and water and sediment parameters was analysed with Canonical Correlation Analysis. This analysis is a procedure to investigate the relationship between two sets of variables (in our case a set with land use parameters and a set with water or sediment parameters). For this, so-called roots are extracted so that the resulting correlation (and thus the explained variance) between the variables of the two variable sets is maximal. For each variable, factor loadings are calculated which represent the correlations between a variable and the variables in the other set.

In addition to the Canonical correlation analysis, Multiple Regression Analysis with forward stepwise regression was used to investigate in more detail the relation of the land use parameters with one single water or sediment parameter.

Results

Site parameters

Average shallow lake size was 13 ha, ranging from 2 to 80 ha (Table 1). The lakes were very shallow with an average depth of 0.68 m. The average water volume was about 85,000 m³. The primary catchment, that means the catchment where the lake can get the water from until the catchment of another lake located upwards starts, was on average 31 ha. But here we have to discriminate between two quite different types of lake situations. Certain lakes are not hydrologically connected to a catchment because water from most adjacent land is drained to the catchment of another lake (e.g. resulting in a primary catchment size of 0.8 ha), and other lakes have much large catchment areas up to 113 ha. This is represented by the ratio lake/catchment area. The average ratio of 1.2 indicates that the lake surface was on average 20% larger than the related primary catchment. This is due to the fact that most of the lakes in the Dombes region are located very close to each other, thus primary catchments are often relatively small. For the lakes analysed in this study we had only three sites without other lakes located within the first 100 m distance from the lake shoreline. Anyhow, only 17 of the 61 lakes studied for

Table 1. Water, sediment and site parameters of the shallow lakes of the Dombes region, France

Parameter	Mean	Minimum	Maximum	St. Dev.	n
Site parameters					
Lake area (ha)	13.4	2.3	79.6	11.9	83
Lake depth median (m)	0.68	0.28	1.10	0.18	59
Lake volume (m ³)	85152	14622	444830	82924	59
Primary catchment area (ha)	31.3	0.8	113.3	29.4	61
Ratio lake/catchment area	1.2	0.1	12	2.1	61
Zone 100 m around lake (ha)	19.1	10.8	57.0	7.6	83
Ratio lake/100m area	0.6	0.2	1.4	0.3	83
Number of years since pond was left dried up	2.6	1	6	1.3	55
Water parameters					
Total P median (mg/m ³)	274	29	609	136	83
Total N median (g/m ³)	2.85	1.32	6.68	1.03	83
Chlorophyll-a median (mg/m ³)	94	3	474	90	83
Chlorophyll-a maximum (mg/m ³)	471	16	2547	478	83
NO ₃ -N maximum (g/m ³)	2.74	0.98	9.00	2.03	83
PO ₄ -P maximum (mg/m ³)	386	49	1632	313	83
Sediment parameters					
Available P (mg/kg)	209	43	664	118	83
Organic matter (g/kg)	37.54	13.30	85.91	12.52	83
Total N (g/kg)	2.20	0.60	4.17	0.57	83
Calcium (g/kg)	2.17	0.65	10.52	1.60	83

the catchment analyses had a surface larger than their catchment surface (ratio>1). In average the lakes were emptied completely and dried up after every third year (range 1 to 6 years) and then cultivated for one year with mainly oats and maize.

Water and sediment parameters

In general, nutrient concentration of the shallow lakes was very high (Table 1) according to the OECD trophic status characterisation developed for lakes

and rivers (Søndergaard *et al.* 2005b). Concentration of total phosphorus of water ranged from 29 to 609 mg/m³ which signifies a trophic status of the shallow lakes ranging from one mesotrophic shallow lake (10-35 mg/m³) via eight eutrophic shallow lakes (35-100 mg/m³) to 74 hyper-eutrophic shallow lakes (>100 mg/m³). The figures for the chlorophyll-a concentration underline the findings for total phosphorus, and allowed to qualify almost all shallow lakes as being in a hyper-eutrophic state. Total

nitrogen concentration was significantly correlated with total phosphorus and chlorophyll-a ($r=0.76$ and $r=0.77$, respectively). Concentrations of nitrate ($\text{NO}_3\text{-N}$) and phosphate ($\text{PO}_4\text{-P}$) indicated large variations between the lakes. In addition, enormous variations for the nitrate and phosphate concentrations were found during the sampling period. For 2007 high values ($\text{NO}_3\text{-N} = 11.8 \text{ g/m}^3$, $\text{PO}_4\text{-P} = 790 \text{ mg/m}^3$) could be found in May, just a few days after four days with rainfall (in total 80 mm). In 2008 a peak occurred also during a three day rainy period in May ($\text{NO}_3\text{-N} = 2.5 \text{ g/m}^3$, $\text{PO}_4\text{-P} = 568 \text{ mg/m}^3$), but less pronounced than in 2007, as rainfall amounted just to 18 mm. In 2009, no clear peak appeared.

Average available phosphorus concentration of shallow lake sediments was 209 mg/kg, and that for total nitrogen 2.20 g/kg. Total nitrogen was significantly correlated to organic matter ($r=0.80$) and calcium ($r=0.50$). In contrast, only low correlation could be found between available phosphorus and total nitrogen ($r=0.18$) or organic matter ($r=0.17$).

Correlations between the different sediment and water parameters were all below $r=0.29$ or even slightly negative, indicating that significant nutrient or organic matter exchange between water and sediments are not obvious.

Principal components analysis and multiple correlation analysis showed which parameters

explained the highest degree of variance or non-correlation in the data, and thus the most important parameters for consecutive multivariate analysis.

Finally seven out of 10 parameters were selected for consecutive multivariate analyses: total phosphorus (median), chlorophyll-a (maximum), nitrate (maximum) and phosphate (maximum) for the water parameters and total nitrogen, available phosphorus and calcium for the sediment parameters.

Inter-annual variation of water and sediment parameters

Significant differences between the three study years and all lakes (multi-annual lakes excluded) was found for total N, $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ with clearly higher average values in 2007 for $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ (Table 2). Total N values were higher for 2008. Average sediment parameters varied only slightly with no significant difference between the years.

For the eight lakes which had been analysed in all three years, significant differences between the years were found for almost all water and sediment parameters. As for all lakes, highest average values for $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{PO}_4\text{-P}$ appeared for 2007. The other parameters with significant differences showed highest average values for 2009.

Table 2. Inter-annual variations of water and sediment parameters of all shallow lakes and of eight multi-annual shallow lakes studied (studied each year) in the Dombes region, France.

	Total P		Total N		Chlorophyll-a		Chlorophyll-a		NO3-N		PO4-P		Available P		Organic matter		Total N		Calcium	
	median	(mg/m3)	median	(g/m3)	median	(mg/m3)	maximum	(mg/m3)	maximum	(g/m3)	maximum	(mg/m3)	maximum	(mg/kg)	(g/kg)	(g/kg)	(g/kg)	(g/kg)	(g/kg)	(g/kg)
	water	water	water	water	water	water	water	water	water	water	water	water	sediment	sediment	sediment	sediment	sediment	sediment	sediment	sediment
2007 (n=22)	299	71	2.49	317	5.61	697	231	39.32	2.23	1.72										
2008 (n=27)	240	97	5.56	569	1.71	349	193	37.02	2.12	2.00										
2009 (n=26)	273	99	3.30	528	1.62	183	210	35.87	2.24	2.67										
Kruskal-Wallis test (p=)	n.s.	n.s.	0.046	n.s.	<0.001	<0.001	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
2007 (n=8)	427	111	2.96	331	6.70	764	259	40.35	2.26	1.93										
2008 (n=8)	323	129	3.30	383	1.91	311	202	39.87	2.28	2.32										
2009 (n=8)	497	170	5.17	848	1.20	455	287	34.29	2.26	2.26										
Friedman ANOVA test (p=)	0.034	n.s.	0.044	0.021	<0.001	0.021	0.008	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

n.s. = no significant difference

Table 3. Rainfall and temperature during 2007 to 2009 in the Dombes region, France (Station Marlieux)

	Total rainfall (mm)			Average minimum and maximum daily temperature (*C)		
	2007	2008	2009	2007	2008	2009
janvier	44	64	34	2.2/8.2	1.5/8.7	-3.8/3.4
février	62	21	99	3.3/11.5	0.2/11.5	-0.6/7.0
mars	47	54	39	2.5/12.5	2.2/10.7	1.7/12.1
avril	2	118	48	6.8/21.8	5.2/15.0	7.0/18.2
mai	139	52	44	10.7/21.2	10.7/22.4	11.3/23.2
juin	115	82	95	13.4/24.6	13.4/23.5	12.5/24.9
juillet	108	104	37	13.8/24.6	13.2/26.3	14.7/28.0
août	127	97	25	13.1/23.8	13.3/24.9	14.7/30.2
septembre	74	91	62	9.5/20.8	9.3/19.9	11.4/23.4
octobre	26	103	83	6.6/15.7	7.5/15.7	6.2/17.0
novembre	93	69	107	1.3/8.4	3.1/9.3	6.5/13.1
décembre	47	82	43	-1.0/4.0	-0.4/4.8	0.3/6.6
	883	937	716	6.8/16.4	6.6/16.4	6.9/17.4

Inter-annual climatic variations

Total rainfall in the study years was highest in 2008 with 937 and lowest in 2009 with 716 mm (Table 3). Monthly rainfall amount can vary considerably from year to year, in particular in April and Mai. Coldest month are January and December, hottest month are July and August. During April 2007 and August 2009 it was relatively hot and dry compared to the respective month of the other years.

Land use around the shallow lakes and water quality

Cropland covered most of the area of the 100 m zone around the lakes and in the catchment area, followed by pastures and woodland (Table 4). Building/farm area was smallest in both cases. A high variation of the area figures becomes obvious in looking at the coefficient of variation. This is due to the different situations found in this study, for example a large lake with a very small catchment or a small lake with a relatively large catchment. In percentage, cropland covered about one third of the

Table 4. Land use in the lake catchment and in the 100 m zone around the shallow lakes in the Dombes region, France

Parameter	Mean (ha)	Mean (%)	Minimum (ha)	Minimum (%)	Maximum (ha)	Maximum (%)	Coeff. of variation for ha (%)	Coeff. of variation for % (%)	n
Land use in the lake catchment									
Cropland (ha)	14.6	37	0	0	86.3	87	119	76	61
Woodland (ha)	6.7	28	0	0	32.2	100	119	95	61
Pasture/meadow/fallow (ha)	6.3	20	0	0	36.2	89	133	113	61
Building/farm (ha)	0.6	1	0	0	5.2	21	193	226	61
Other (ha)	3.2	14	0	0	43.0	100	183	137	61
Land use in the 100 m zone around									
Other lake (ha)	2.1	11	0	0	17.7	59	130	108	83
Cropland (ha)	5.5	30	0	0	27.8	82	80	68	83
Woodland (ha)	5.0	25	0.9	6	19.3	74	80	59	83
Pasture/meadow/fallow (ha)	4.7	25	0.04	0	19.0	70	80	70	83
Building/farm (ha)	0.04	0.2	0	0	0.5	2	215	201	83
Other (ha)	1.8	9	0.2	1	7.3	25	79	54	83

Table 5. Soil parameters of different land use types in the Dombes region, France (values in brackets are standard deviation). Note: Other cropland's fields where information about crop type is missing.

Land use type	Organic matter	Total N	Available P	pH	Calcium	n
Woodland	45.3 (9.0)	1.96 (0.37)	26 (13)	4.6	0.26	6
Pasture	23.6 (5.1)	1.29 (0.27)	83 (39)	6.0	0.96	11
Fallow	30.9 (3.0)	1.92 (0.15)	65 (6)	5.5	0.87	2
Cropland	22.0 (7.1)	1.35 (0.42)	92 (35)	6.5	1.67	26
Statistical Difference (p)	<0.001 ¹	<0.01 ²	<0.01 ²	<0.001	<0.01 ¹	
Within cropland:						
Maize	19.9 (6.1)	1.22 (0.29)	92 (37)	6.7	1.07	6
Maize, then ploughed	20.8 (5.9)	1.28 (0.44)	92 (44)	6.8	1.24	4
Wheat	24.8 (9.4)	1.30 (0.39)	109 (13)	6.5	1.14	3
Wheat, then ploughed	18.2 (3.6)	1.09 (0.16)	65 (5)	7.0	2.27	3
Other cropland	24.0 (8.5)	1.55 (0.50)	96 (39)	6.3	0.86	10

¹Kruskal-Wallis, ²ANOVA

100 m zone and the catchment area, woodland about 25%. The particularity of the Dombes landscape with a high density of lakes was reflected in the 11% of the 100 m zone area covered by other nearby lakes.

Main crop cultivated in the 100 m zone (2008 and 2009) was maize with 52% of the cropland surface, in the catchment area (2008) it was 56%. Other crops such as winter wheat covered 27% and 26%, respectively for 2008 and 2009, oats (9%; 7%), rape (5%; 4%), sunflower (2%; 4%), and others (5%; 3%). Farmers applied similar quantities of fertilisers on their fields compared to those recommended elsewhere in France for loamy clayey soils (Dufloix 2008). Fertilisation of cropland was carried out with various N, P and K applications with different types of

fertilisers depending on the crop. The main crop maize is normally fertilised one to three times in April and May with inorganic fertilisers with an average application rate of 140 kg N/ha, 29 kg P/ha and 24 kg K/ha. In few cases an additional organic fertilisation was carried out with 40 t/ha cattle or pig dung, 40m³/ha liquid manure from cattle, or 25m³/ha liquid manure from pigs. The second most important crop winter wheat received at little bit lower amount of inorganic fertiliser with 133 kg N/ha, 11 kg p/ha, and 27 kg K/ha, but no organic fertilisation. Fertiliser was applied one to three times in March, April and May. One third of the pastures or meadows were fertilised. In most cases liquid manure (30 m³/ha or dung (30 t/ha) was applied in September or February, followed by a mineral fertiliser (50 kg N/ha in March or 90 kg

N/ha with three applications in May, June and September). Some grasslands only received inorganic fertiliser (70-120 kg K/ha and/or N-P-K 28-20-40 kg/ha).

Highest organic matter and total N concentration in the soils were found on woodland and fallow land, followed by pastures and cropland (Table 5). The highest values for available phosphorus and calcium concentrations, and pH were observed on cropland and pastures. Differences between land use types for all parameter were significant, except for calcium.

Four different canonical correlations were carried out to analyse the relation between land use in the 100 m zone or in the catchment with the selected water or sediment parameters. The analysis for land use in the catchment and water parameters was significant ($p=0.021$) (Table 6). In addition, the test was also carried out separately for the three different years. A significant result was calculated for catchment land use and water parameters for the year 2007 as well as for catchment land use and sediment parameters for 2008. No significant test results were obtained for the analyses with land use in the 100 m zone around the lake and water or sediment parameters.

Highest factor loadings in root 1 were calculated for cropland, followed by woodland, as well as for PO₄EP, and in second place NO₃-N. This indicates

that higher cropland area leads to higher PO₄EP maximum values in the lakes. This is underlined by the highest correlation between sets obtained in the canonical test for cropland and woodland and PO₄EP ($r=0.54$, $r=0.45$, respectively). Cropland with woodland is correlated with $r=0.49$. The canonical correlation analysis also showed that highest negative factor loadings were achieved for building/farm and total P, but correlation between sets showed no correlation ($r=-0.01$), probably to high variability of this data.

In addition to the canonical correlation analysis, multiple regression analyses with forward stepwise selection of variables were carried out. No significant regression was found for any sediment parameter. Two multiple regression tests between land use variables in the catchment and water were significant (Table 7). A significant relation between cropland as well as woodland and PO₄EP water was found. NO₃-N obtained highest beta-values more or less equal for cropland, woodland and other areas.

Table 6. Results of the canonical correlation analysis between land use in the catchment and water or sediment parameters (shallow lakes having a lake/catchment ratio larger than 1.0 were excluded).

Variable	All three years Factor loading	2007 Factor loading	2008 Factor loading
	p=0.021	p=0.009	p=0.007
Land use	N=45	N=19	N=19
Cropland	0.72	0.43	0.03
Pasture/Meadow/ Fallow	-0.15	0.09	1.23
Woodland	0.54	0.32	-0.84
Building/Farm	-0.41	-0.68	0.20
Other	-0.12	-0.30	0.11
Variance extracted	87%	82%	67%
Redundancy	16%	36%	42%
Water parameters			
Total P (median)	-0.33	-1.01	
NO ₃ -N (maximum)	0.33	-0.17	
PO ₄ -P (maximum)	0.82	0.56	
Chlorophyll-a (maximum)	0.19	0.15	
Sediment parameters			
Total N (g/kg)			0.25
Available P (mg/kg)			0.08
Calcium (g/kg)			0.80
Variance extracted	100%	100%	100%
Redundancy	20%	37%	57%

This underlines the results of the canonical correlation analyses where PO₄P concentration was strongly related to cropland and woodland areas, and to a lower degree also NO₃N. No significant tests were calculated for the sediment parameters.

The multiple regression analyses carried out with the land use variable in the 100 m zone around the lakes revealed four significant tests for the water parameters, but non for the sediment parameter. PO₄P had significant beta-values for

pasture/meadow/fallow and woodland, NO₃N for woodland, building/farm and other areas. Total N had significantly beta-values with woodland, and chlorophyll-a for cropland.

In addition to the analyses about the relationships between land use and water and sediment parameters, it was investigated if i) the position of a lake in the chain of lakes, ii) the total area of the catchment, or iii) the ditch density have a significant influence on water and sediment parameters.

MANUSCIT A - RESULTATS

Table 7. Multiple Regression analyses between land use in the catchment and different water parameters (Beta-values are indicated for variables which were selected by the forward stepwise regression; cases: n=45 for catchment analysis, shallow lakes having a lake/catchment ratio larger than 1.0 were excluded; n=45 for 100 m zone analysis, data of multi-annual lakes for 2007 and 2009 were excluded).

Variable	PO ₄ -P (maximum) water	NO ₃ -N (maximum) water	Total N water	Chlorophyll-a water
p (test)	<0.001	0.019	n.s.	n.s
Catchment (beta values)				
Cropland	0.42*	0.25		
Pasture/Meadow/ Woodland	-0.21	0.31		
Building/Farm		-0.30		
Other		0.25		
p (test)	0.002	0.032	0.018	0.005
100 m zone (beta values)				
Cropland	-0.16	0.21	0.28	0.34*
Pasture/Meadow/ Woodland	-0.48*	-0.17	-0.31*	-0.33*
Building/Farm	0.14	0.35*		
Other lake				
Other		-0.52*		

*significant beta-values, n.s.=non significant

Table 8. Week rainfall before the sampling dates for the years 2007 to 2009 and average PO₄-P and NO₃-N concentrations of the medians of the sampling dates (Note: week rainfall is the total amount of rainfall for the seven days before a water sampling day).

	Average week rainfall (mm)	Average PO ₄ -P (mg/l)	Average NO ₃ -N (mg/l)	n
2007	24.3	0.132	1,005	20
2008	18.8	0.082	0.507	21
2009	11.5	0.075	0.454	20
Kruskal-Wallis ANOVA Test (p=)	0.029	<0.001	0.001	

Total area of the catchment was only significantly correlated with PO₄EP and NO₃EN concentrations of water (r=0.41, r=0.39, respectively). Significant correlations were also found between the density of

ditches (m/km²) and the water parameters total N (r=0.36) and chlorophyll-a (r=0.49). No significant correlations could be found for the sediment parameters and the catchment areas as well as with

density of ditches. The position of lakes in the chain (distinction between top position, second position, and further downward positions) revealed no significant differences for all water and sediment parameters analysed (Kruskal-Wallis Test).

Variation of week rainfall and correlation with $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$

For this part we analysed the rainfall amount during seven days before each sampling date (week rainfall) and its correlation to median $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ concentration of lakes for each sampling date. Average week rainfall amount was significantly higher in 2007 as well as $\text{PO}_4\text{-P}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$ concentrations (Table 8). No significant differences for sampling dates as well as for months were found for the three parameters. Correlation between week rainfall and $\text{PO}_4\text{-P}$ as well as $\text{NO}_3\text{-N}$ for the period April to October (for all three years) is very low (0.09 and 0.23, respectively), but increases to 0.49 and 0.85, respectively, when correlated only to the period April to May where we expected most nutrient transfer from agricultural land towards the lakes.

Discussion

Impact of land use on water quality

In general, all shallow lakes studied showed high total P and chlorophyll-a concentration in the water. Almost all of them could be qualified as hyper-eutrophic (Table 1). This fact can be related mainly to two potential human impact factors: land use in the catchment and lake management. With the Canonical Correlation Analysis and the Multiple Regression Analysis it could be shown that larger cropland areas in the catchment explain higher concentration of PO_4EP maximum (Table 6 and 7). Highest correlations were found for those catchments which have much larger catchment surfaces than respective lake surfaces (a low lake/catchment ratio) (Figure 3). That means the larger the direct catchment of the lakes and the larger the cropland area, the larger PO_4EP maximum concentrations found in the lakes. The higher PO_4EP maximum concentrations can be easily explained by the use of fertilisers on the cropland, which is also reflected by higher available phosphorus concentration of cropland soils compared to other land use types (Table 5). In May 2007, peaks of PO_4EP concentration appeared after several days with rainfall (Figure 3), suggesting direct PO_4EP transfer from fields via surface run-off. But, it became

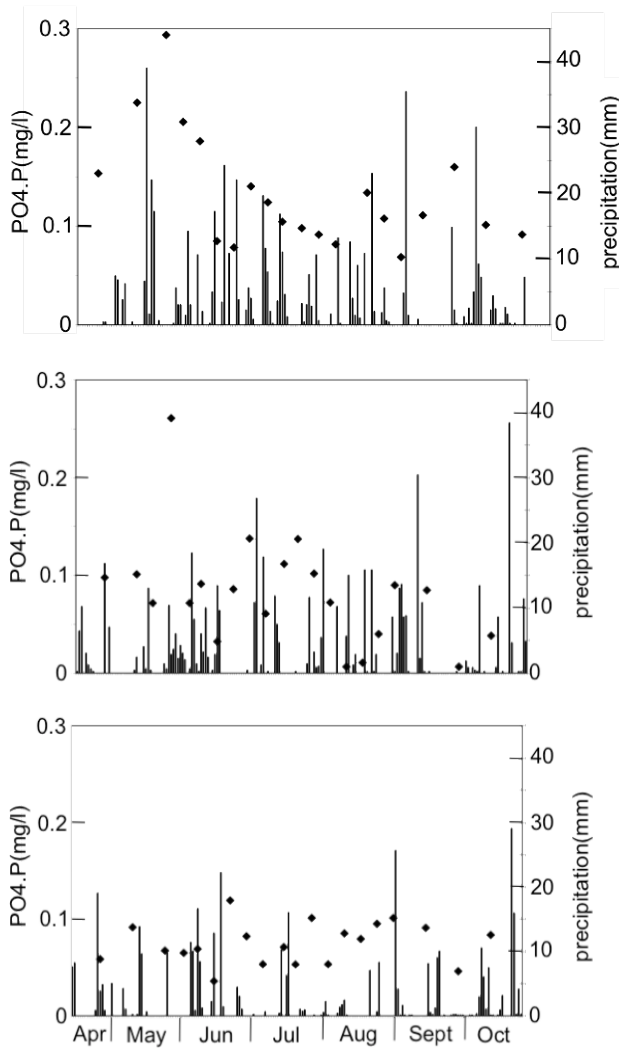


Figure 3. Distribution of rainfall and PO₄-P concentrations in the shallow lakes of the Dombes region, France (from top to down: 2007, 2008, 2009).

also obvious that the correlation between PO₄EP and rainfall can vary strongly from one year to another, as significant differences between the years were found for week rainfall, PO₄EP, and NO₃-N (Table 8). The year 2007 can be characterised as a year with higher rainfall and higher PO₄EP concentrations during the study period. This is especially true at the beginning of May where PO₄EP concentrations increase enormously after a long dry period in April with only 2

mm total rainfall (Figure 4). It seems that in this period a larger share of PO₄EP which was available on cropland after fertilisation was washed towards the lakes. Once this high amount transfer has taken place, more normal average PO₄EP concentrations oscillating between 0.05-0.15 mg/l were found for the consecutive months. This oscillation seems to be linked to population dynamics of the phytoplankton and its consumption of PO₄EP (Heron 1961, Correll 1998). In 2008, week rainfall, and with this PO₄EP, is in average lower as in 2007, and only one peak in May appeared. In this year the necessary rainfall threshold for a significant PO₄EP transfer to the lakes seems not to have been reached (or only once). Interestingly, PO₄EP concentrations during 2009 were lowest and had the narrowest range of all years. This is the year where interviewed farmers mentioned that fertiliser prices had been very high and that they had clearly reduced amounts of fertiliser applied. Seasonal differences for dissolved phosphorus were also reported by Hill (1981). He found that 60 to 75% of the annual phosphorus loss from 12 watersheds in southern Ontario, USA, occurred from February to April. In addition, a general significant positive correlation was found for cropland and phosphorus, and a strong negative association with forest, and abandoned farm land.

In contrast to PO_4EP , the total P concentration was negatively correlated to cropland. An explanation for this seems to be related to the fact that total P is composed by two main fractions: soluble and particulate (mostly organic) phosphorus. The soluble PO_4 is directly available for algal growth in aquatic systems and therefore responsible for the eutrophication processes. This fraction is generally controlled by the proximity of output sources and the time of exposure or contact of PO_4 to the sediments during the transfer in the hydrographic network (Jordan-Meille 1998, Dorioz *et al.* 2004). Duration and conditions of PO_4 transfer in streams, or for example across landscape features like riparian or other buffer zones can reduce the part of available PO_4 compared to total P. This situation is relatively seldom found in the Dombes lakes' primary catchments because cropland is in most cases relatively close to the lakes. The high hydrological connectivity, rarely limited by hedges or vegetation buffers, allows fast water transfer from fields, by preferential surface flow during sufficient rainfall events, to the lakes via ditches or in the rarer case by direct transfer from adjacent fields. In addition, specific gullies are often installed on fields during the seeding period for the drainage of the prevailing loamy soils, but also to increase water transfer to fill lakes as fast as possible. The flux of phosphorus

associated with soil erosion at the catchment scale can concern on the contrary more total P than PO_4 . Research on spatial and temporal patterns of diffuse phosphorus transfer indicates clearly the need to uncouple the soluble and particulate phosphorus state (see for example Gburek *et al.* 2005). Many field observations conclude that the soluble component of phosphorus is greater than the particulate one for eight rainfall events out of ten (Jordan-Meille 1998). Only exceptional events could contribute to significant export of particulate phosphorus related to soil erosion (Dorioz *et al.* 2004). Our data (unpublished so far) of the temporal changes of the PO_4EP ratio on total P in the lakes indicates highest PO_4EP ratio even up to 100% after some larger rainfall events during May to June. In contrast PO_4EP ratio on total P is below 25% during from August to October because during this period a high phytoplankton production takes place which incorporates most of the PO_4EP in the water into the growing phytoplankton. In general, the different elements of the hydrological functioning of the Dombes catchments support our results of a strong correlation between cropland areas in the catchments and PO_4EP concentration in lakes because of relative fast water transfer towards the lakes.

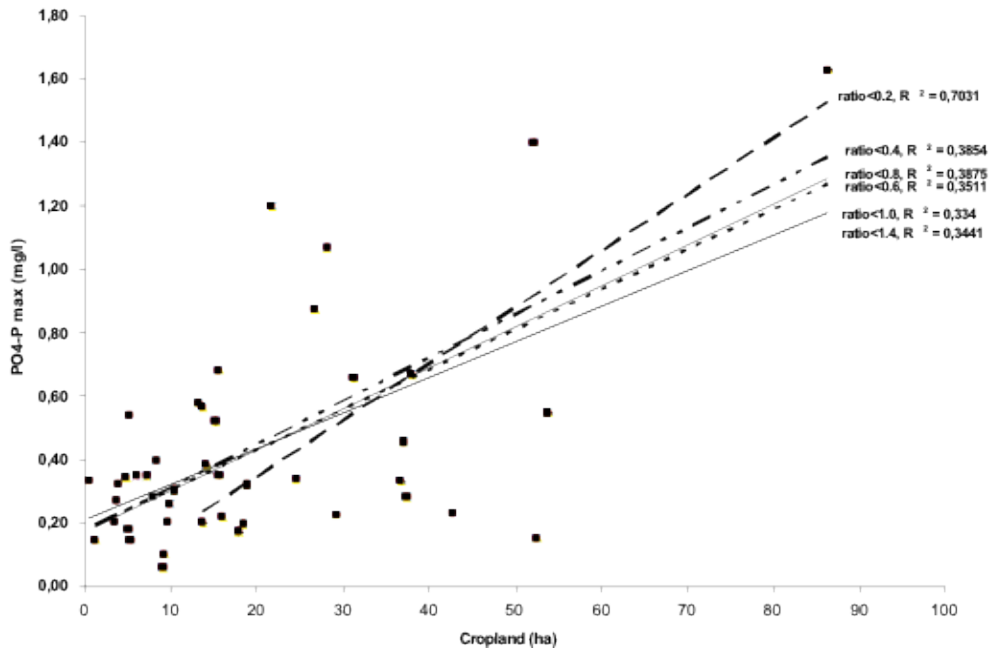


Figure 4. Relation of PO₄-P maximum concentration and cropland in the watershed of shallow lakes in the Dombes region, France (Note: Regression lines show correlations for different lake to catchment ratios).

Although pasture and meadows are fertilised with manure or N and P fertilisers (Duffloux 2008), no significant positive correlations for the different water and sediment parameters were found. This might be due to lower pasture areas in the catchment, compared to cropland, and that nutrient transport from grassland is normally much slower and diffuse because of permanent vegetation cover (Turpin *et al.* 1997). In addition, only one third of the pastures and meadows have been fertilised in our study, thus effects might be not strong enough. In contrast, (Borderelle *et al.* 2009) state that manure spreading on grassland is an important source for nitrate in

lakes. They measured this via ¹⁵N isotope accumulation in fish species.

Impact of land use in the catchment on NO₃-N maximum is clearly lower than PO₄-P maximum as shown with the canonical correlation analysis (Table 6). Moreover, woodland area seems to play a certain role (Table 7), but we guess that there is not really an explanation for this because woodland is normally not functioning as an important source for nitrogen and phosphorus (Turpin *et al.* 1997). In contrast to the land use effects, week rainfall showed much higher correlation with NO₃-N compared to PO₄-P, in particular for the period April to May ($r=0.85$). As for PO₄-P, significantly higher

values were also found for NO₃-N for 2007 (Table 6 and 8), thus indicating same trends. In addition, the highest peak of NO₃-N appeared at exactly the same sampling date in 2007 as it was for PO₄-P (Figure 4).

In general, different other works showed that a higher share of cultivated land in the surrounding area increased nutrient status in lakes, shallow lakes or ponds (Sjndergard *et al.* 2005a, Declerck *et al.* 2006). In a study of about 800 mostly shallow lakes in Denmark, Sjndergard *et al.* (2005a) showed significant correlations within 25 m distance to the lakes for total P, total N and Chlorophyll-a with agricultural exploitation. Anyhow, correlations were very low and even higher for wetland areas in the investigated zone around the lakes. Unfortunately, they did not provide any correlation results for their land use data up to 500 m distance to the lakes. Declerck *et al.* (2006) analysed different water/turbid state related parameters (transparency, total P, Chlorophyll-a, silt, vegetation cover) with land use in circular radii ranging from 10 to 3200 m from the farmland pond centres. They found that forest land and cropland cover significantly explained most of the variation on the five variables up to the 100 m radius. In contrast to the two mentioned studies, we did not find any significant correlation between land

use and water quality with the Canonical Correlation Analysis for the 100 m zone. Although the Multiple Regression Analysis showed some significant correlations for the 100m zone, e.g. woodland and PO₄-P, or cropland with chlorophyll-a, the results give a very varied picture because different land use types indicated significant correlations with different water parameters (Table 7). These findings raise generally the question if land use around lakes can be studied by using circular distances as we did with our 100 m zone or as did Sjndergard *et al.* (2005a) and Declerck *et al.* (2006) in their studies. These linear distances consider only potential catchment areas. Thus the approach with the determination of the real catchment areas of lakes or ponds (see also Davies *et al.* 2008) takes into account only those areas which should influence water quality of lakes or ponds through surface water flow or via ditches. In contrast, subsurface flow is normally not taken into account. This type of flow might be more important, but difficult to evaluate, for the circular approach with smaller radii.

A further explanation that agricultural land use in the 100 m zone in our study does not significantly correlate water parameters with land use, but only with the much larger catchment areas, might be due to the additional impact of lake management. Although the different types of lake management

showed only few statistical significant differences such as higher total N and total P values with aeration (unpublished data), higher means were found for some more water parameters (besides $\text{NO}_3\text{-N}$) with other managements types, e.g. fertilisation or CaCO_3 application to lake grounds during a dry year, thus indicating a certain trend. In the 100 m zone, the impact from lake management on some parameters might exceed the impact from nearby cropping, but with increasing cropland surfaces in the catchments this might be reversed. Although our data suggests this, it still has to be proven with further analysis.

In summary, hypothesis 1 that was that higher degree of cropland in the direct vicinity of the shallow lakes explains higher nutrient concentrations in the water, can be clearly rejected. Hypothesis 2 can be only partly confirmed because cropland in the lake catchment explains in general higher $\text{PO}_4\text{-P}$ concentration, to a much lower degree $\text{NO}_3\text{-N}$, but not total P or total N concentrations. In addition, correlation between cropland and $\text{PO}_4\text{-P}$ concentration depend strongly on rainfall patterns, in particular during May and June, and the size of the lake/catchment ratio.

Impact of land use on sediment parameters

Compared to the richness of phosphorus and nitrogen in the water of the shallow lakes, the different parameters measured for the sediments indicated a relatively low nutrient status. For example, average total N concentrations (also organic matter and calcium concentration) of sediments of 68 lakes in Switzerland (Müller *et al.* 1998) are clearly higher than in our study. This is somewhat surprising as many of their lakes were classified with better water quality than our ones: two of their lakes were classified as oligotrophic, 40 as mesotrophic, 23 as eutrophic, and only two as hyper-trophic. Also, available P concentration of sediments of shallow lakes with fish production in the Forez region, France, is about 4-fold higher compared to our results (Robin 1999). In contrast, the available P concentration of sediments in a fish pond in Morocco is equivalent with concentrations in the Dombes shallow lakes (Hasnaoui *et al.* 2001).

We think that the relatively low nutrient and organic matter concentration in the sediments of the shallow lakes in our study can be explained by two traditional lake management practices used in the Dombes region. First, most of the lakes are almost completely emptied every year for a few days for fish harvest. During this period, part of the sediment

is mobilised and leaves the lake with the water discharge. Secondly, in average after every third year the lakes are emptied completely in winter and leaving them without water during the following year. During this period, the ground of the dry lakes becomes a field. Then, it is normally ploughed (only superficial ploughing), and in about 70% of the cases CaCO_3 is applied. About 90% of all lake beds are cropped for one season. Thus, a part of soil organic matter of the lake sediments is decomposed, nutrients released and taken up by crops. In addition, nutrient export takes place via harvested crops (about 55% of the fields are harvested). On the other fields crops are left on the field to either attract game animals for hunting or to remain as a nutrient source for subsequent next year fish production when the lake is refilled with water. The influence of this dry year practice with cropping on the lake grounds can be shown in comparing our lakes with the shallow lakes with fish production of the Forez region in France (Robin 1999). They are quite similar compared to the Dombes lakes, besides that the Forez lakes are never left dried up for one year and thus not cropped. These Forez lakes have much higher available P concentrations in sediments (Robin 1999).

In contrast to water parameters, land use types in the catchment and in the 100 m zone were not correlated to the different sediment parameters. Only one relation, and only for 2008, was found for pasture/meadow/fallow in the catchment and calcium (Table 6). Here, lake management seems to be more important. Significant effects on available P in sediments was found for supplementary feeding, fertilisation with manure and CaCO_3 application on lake grounds during a year when a lake is emptied (unpublished data). As two of these lake management types are normally applied over several years, residues from supplementary feeding or fertilisation with manure might be to a certain degree accumulated in the sediments. The CaCO_3 application to lake grounds during a dry year might have a sufficient effect to lasts during consecutive years. What role these higher available P concentrations in the sediments play for a potential release to the water is difficult to evaluate. Correlations with phosphate or total P concentration in the water was relative low ($r=0.30$ and $r=0.28$, respectively). According to Scheffer (2004), P mobilisation is mainly influenced by the concentration of oxygen and iron. High pH of the water can increase the pH of the sediment surface, thus promoting the release of iron-bound P (Lijklema 1977 cited in Scheffer 2004), but inlet water that is

rich in calcium and carbonate may also buffer the pH, leading to a decrease in P release from the sediments (Hosper 1985 cited in Scheffer 2004).

In summary, like for the water parameters, hypothesis 1 can also be rejected for the sediment parameters because cropland in the direct vicinity of the shallow lakes does not explain higher nutrient concentrations in the sediments. Furthermore, hypothesis 2 has to be rejected because no significant relationship between cropland in the primary catchment and the different sediment parameter could be found.

Inter-annual variation of water and sediment parameters

As mentioned already in some parts of the discussion, inter-annual variations can play an important role for certain water and sediment parameters (Table 6 and 8). In general, total N,

$\text{NO}_3\text{-N}$, and PO_4EP concentrations change significantly between years for all lakes analysed. One could argue that this is due to the selection of the lakes in the different years, but the data of the multi-annual lakes confirm these findings. Here, even more water parameters (chlorophyll-a maximum and total P) were significantly different. Sediment parameters are normally expected not to

change significantly between years, which could be confirmed for all lakes. Nevertheless, significant differences were found for available P and calcium in the sediments of the multi-annual lakes. We guess that this is strongly related to the fishing activity in the lakes. Normally every year the lakes are almost completely emptied and only a small water area at the deepest part of the lake (normally at the outlet of the lake) remains with all fish. Then, fish are taken out with nets and the lake is slowly refilled by rainfall, water coming from the catchment, or in some cases water coming from other lakes upwards in the chain of lakes. During the emptying of the lakes a certain amount of sediments is mobilised, in particular at the end of the emptying phase (last two to three days and particularly during fish harvesting in the last few hours) (Banas 2001, Vallod and Sarrazin, in press). Thus certain areas of the lake loose the superficial sediment, and if heavy rainfall events occur during the emptying period, nutrients losses from sediment erosion could be significant. During the refilling of the lake a new superficial sediment horizon is built up and different sediment parameters are significantly changed.

Conclusions

The Dombes region is a highly complex agroecosystems where cropping, livestock

husbandry, forestry, fish production and game hunting are practiced intermixed on the whole territory of the agroecosystem, but also within the territory of lake catchments and of most single farms. Thus different parameters such as land use and agricultural practices, water management in the catchment and in the chain of lakes, as well as lake management interact on different water and sediment parameters of shallow lakes. Land use (cropland) and agricultural practices (fertilisation of fields) are strongly correlated with PO_4EP , and to a lower degree also to $\text{NO}_3\text{-N}$, but only for certain periods of the year (spring) as well as for certain rainfall patterns in this period. Based on our data, this means that we can expect to have a nutrient transfer from cropland to the lakes only in years where higher rainfall with a more uneven distribution in spring appears. If a necessary threshold is exceeded, transfer of nutrients to lakes takes place. If these conditions do not appear, and if farmers do not apply usual rates of fertilisers (example of 2009), normal fluctuations of P and N water parameters are dominating, explained by population dynamics of phytoplankton and different chemical processes in a lake along the year.

We can clearly state that cropping around the lakes has an effect on PO_4EP concentration of the lake water, but this strongly depends which area is

analysed around the lake. Classical approaches which often use circular areas around lakes seem to be an inappropriate approach for most situations as the hydrographic network such as arriving ditches or drains (or rivers) cannot be adequately taken into account. Instead, we could show that the catchment approach is much more useful in estimating nutrient flows from agricultural systems to lakes. Nevertheless, in our study this approach still has certain limits because it considers only the primary catchment of one single lake, but not the complete catchment of lakes that are rowed up $\hat{\text{O}}\text{pstream}\hat{\text{O}}\text{n}$ complex chains of lakes. The catchment approach for a chain of lakes would probably demand complex modelling which takes ratio and annual changes of different land use type within the catchment into account, but also the complex system of annual water transfer from one lake to another downstream, and the fact that the area of some lakes are cropped when they are left emptied during one out of four years. In addition, the effects of lake management have to be taken into consideration, although we did find only minor influences. Fish production in the lakes is a very important production factor for farmers (owners) or managers (non-owners) in the Dombes agroecosystem, and a large impact on certain single lakes can be expected. To get a more detailed

picture about the effects of land use and lake management in the future, it will be necessary to collect more information about nutrient transfer along lakes of a chain as well as nutrient transfer via and along the ditches in the catchment.

Acknowledgements - We gratefully acknowledge the work of the many different persons who collected either water samples during the three years, or who carried out the ground survey for the delimitation of the catchment areas and the classification of land use. We highly appreciated the funding from the French Ministry for Ecology and Sustainable Development within the DIVA2 programme without which this work would not have been possible.

References

- AFNOR (Association Française de Normalisation), 1998. Qualité des sols, méthodes chimiques. Détermination du carbone organique par oxydation sulfochromique. France.
- AFNOR (Association Française de Normalisation), 2004. Évaluation de la qualité des sols - Volume 1: méthodes d'analyse chimique, Saint-Denis La Plaine, France, 461 p.
- Avocat, C., 1975. La Dombes: milieu naturel ou milieu en équilibre. *Rev. Géogr. Lyon* 50, 35-58.
- Banas, D., 2001. Flux de matière en étangs piscicoles extensifs: rétention, sédimentation, exportation. PhD thesis, University of Metz, France, 237 p.
- Bernard, A., Lebreton, P., 2007. Les oiseaux de la Dombes: une mise à jour. Académie de la Dombes, Fondation Pierre Virots. N°27 de la revue "Dombes", 168 p.
- Billard, A. (1979). L'Étang de Dombes. I. Insertion dans le paysage agricole. *Bull. Fr. Piscic.* 272, 71-79.
- Bissardon, M., Guibal, L., 1997. CORINE Biotopes. Version originale. Types d'habitats français. ENEGREF (Nancy), 175 p.
- Blanchet, G., 1993. Le climat de Lyon et de sa région. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 62, 217-264.
- Blanchet, G., Richoux, P., 1999. Quelques aspects du climat de la région Rhône-Alpes. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 68, 305-320.
- Borderelle, A.L., Gerdeaux, D., Giraudoux, P., Vermeaux, V., 2009. Influence of watershed anthropogenic activities on fish nitrogen and carbon stable isotope ratios in nine French lakes. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (published online).
- Bowman B.T., Wall G.J., King D.J., 1993. Transport of herbicides and nutrients in surface runoff from corn cropland in southern Ontario. *Canadian Journal of Soil Science* 66, 59-66.
- Bukacińska, M. D., Bukaciński, J. P., Cygan, K., Dobrowolski, K., 1995. The importance of fish ponds to waterfowl in Poland. *Acta Hydrobiologica, Supplement* 37, 57-73.
- Carpenter, S.R., Caraco, N.F., Correll, D.L., Howarth, R.W., Sharpley, A.N., Smith, V.H., 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications* 8 (3), 559-568.
- Correll D.L., 1998. The role of phosphorus in the eutrophication of receiving waters: a review. *Journal of Environmental Quality* 27, 261-266.
- Davies, B.R., Biggs, J., Williams, P.J., Lee, J.T., Thompson, S., 2008. A comparison of the catchment sizes of rivers, streams, ponds, ditches and lakes: implication for protecting aquatic biodiversity in an agricultural landscape. *Hydrobiologia* 597, 7-17.
- Declercq S, De Bie T, Ercken D, Hampel H, Schrijvers S, Van Wichelen J, Gillard V, Mandiki R, Losson B, Bauwens D, Keijers S, Vyverman W, Goddeeris B, De Meester L, Brendonck L, Martens K, 2006. Ecological characteristics of small farmland ponds: Associations with land use practices at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 131, 523-532.
- Demyttenaere, P., Hofman, G., Ronse, D., van Ruymbeke, M., 1990. Excessive soil mineral nitrogen at harvest of field grown vegetables: impact on the nitrate pollution of ground and surface water. In: Calvet, R. (Ed.), Symposium "Nitrates, Agriculture, Eau". Paris, November 1990, Paris, INRA, pp 239-244.
- Dorioz J.M., Ferhiau A., 1994. Pollution diffuse et gestion du milieu agricole: transfert comparés de phosphore et d'azote dans un petit bassin versant agricole. *Water Research* 28 (2), 395-410.
- Dorioz, J.M., Quetin, P., Lazzarotto, J., Orand, A., 2004. Bilan du phosphore dans un bassin versant du lac Leman: conséquences pour la détermination de l'origine des flux exportés. *Revue de Sciences de l'Eau* 17 (3), 329-354.
- Dufloux, C., 2008. Pratiques agropiscicole et diversité des habitats des étangs de la Dombes. Mémoire de fin d'études, ISARA, Lyon, France, 72 p.
- Garmouma M., Blanchard M., Chesterikoff A., Ansart P., Chevreuil M., 1996. Seasonal transport of herbicides (triazines and phenylureas) in a small stream draining an agricultural basin: Mârchez (France). *Water Research* 31 (6), 1489-1503.
- Gburek, W.J., Barberis, E., Haygarth, P.M., Kronvang, B., Stamm, C., 2005. Phosphorous mobility in the

- landscape. In: Sims, J.T., Sharpley, A.N. (Eds.) (2005), Phosphorous: agriculture and the environment. Agronomy Monograph 46, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA, pp 941-979.
- Gelbrecht, J., Lengsfeld, H., Pothiger, R., Opitz, D., 2005. Temporal and spatial variation of phosphorus input, retention and loss in a small catchment of NE Germany. *Journal of Hydrology* 304, 151-165.
- Hasnaoui, M., Kassila, J., Loudiki, M., Droussi, M., Balvay, G., Barroin, G., 2001. Phosphate release at the water-sediment interface in a fisheries pond of the Deroua fish farm (Bni Mellal, Morocco) *Revue des sciences de l'eau* 14, 307-322.
- Heron J., 1961. The seasonal variation of phosphate, silicate, and nitrate in waters of the English Lake District. *Limnology and Oceanography* 6 (3), 338-346.
- Hill, A.R., (1981). Stream phosphorus exports from watersheds with contrasting land uses in southern Ontario. *Water Resource Bulletin* 17 (4), 627-634.
- IFEN, 2005. L'utilisation de Corine Land Cover 2000. Département des méthodes données et synthèses. Unité Administration et traitement des données. http://www.ifen.fr/uploads/media/CLC_utilisation_01.pdf (accessed June 2008).
- Jordan-Meille, L., 1998. Modes de transfert du phosphore d'origine diffuse dans un petit bassin versant rural romain. Ph.D. thesis, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Switzerland, 320 p.
- Konold, W., 1987. Oberschwäbische Weiher und Seen. Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg 52, Vol. 1+2, 634 p. Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Karlsruhe, Germany.
- Korinek, V., Flott, J., Fuska, J., Lellak, J., Prazakova, M., 1987. Carp pond of central Europe. In: Michael, R.G. (Ed.), *Managed aquatic ecosystems. Ecosystems of the World* 29, Elsevier, Amsterdam, pp. 29-62.
- Kreuger J., 1998. Pesticides in stream water within an agricultural catchment in southern Sweden, 1990-1996. *The science of the Total Environment* 216, 227-251.
- Müller, B., Lotter, A.F., Sturm, M., Ammann, A., 1998. Influence of catchment quality and altitude on the water and sediment composition of 68 small lakes in Central Europe. *Aquatic Science* 60, 316-337.
- PNR de la Brenne, 1998. Document d'objectifs Natura 2000. Site "Grande Brenne". http://www.parc-naturel-brenne.fr/info-actu/doc-telechargeables/zip/docob_Grande_Brenne_1998.pdf (visited January 2009).
- Parsons, T.R., Strickland, J.D.H., 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Marine Res.* 21, 155-163.
- Pokorný, J., Hauser, V., 2002. The restoration of fish ponds in agricultural landscapes. *Ecological Engineering* 18: 555-574.
- Raynal, L., 2005. Coutumes et usages des étangs de la Dombes. Mémoire. Ecole supérieure des géomètres et topographes, Le Mans, France, 46 p.
- Robin J., 1999. Dynamique saisonnière du phytoplancton dans les étangs de pisciculture de la plaine du Forez. Essais de contrôle des cyanobactéries. Ph.D. thesis University of Lyon, France, 227 p.
- Sceau, R., 1980. Les étangs de la Dombes, fondements socio-économiques d'un système hydraulique. *Revue de géographie de Lyon* 55, 129 -159.
- Schäffer-Guignier, O. 1994. Weiher in der Franche-Comté eine floristisch-ökologische und vegetationskundliche Untersuchung. *Dissertationes Botanicae* 213, Cramer, Berlin, Stuttgart, 239 p.
- Scheffer, M., 2004. *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 357 p.
- Søndergard, M., Jeppesen, E., Jensen, J.P., 2005a. Pond or lake: does it make any difference? *Archiv für Hydrobiologie* 162 (2), 143-165.
- Søndergard, M., Jeppesen, E., Jensen, J.P., Amsinck, S.L., 2005b. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. *Ecology* 42, 616-629.
- StatSoft, 2009. Statistica. www.statsoft.com
- Strehle H.M., Trautmann, A., 2005. Leitfaden für die Sanierung oberschwäbischer Seen, PRO REGIO Oberschwaben, Ravensburg, Germany, 75 p. www.seenprogramm.de/fileadmin/pdf/a_leitfaden-juli06.pdf (visited January 2009).
- Turpin, N., Vernier, F., Joncour, F., 1997. Transfert de nutriments des sols vers les eaux-Influence des pratiques agricoles. *Ingénieries-EAT* 11, 3-16.
- Vallod D., Fourrié L., Flandin M., Chavallard P., Sarrazin B., 2008. Etude des facteurs de transfert des produits phytosanitaires vers des étangs piscicoles en Dombes, zone humide continentale associant prairies et cultures. *Fourrages* 193, 51-63.
- Vallod D., Sarrazin B., in press. Caractérisation de l'effluent de vidange d'un étang de pisciculture extensive construit en dérivation. *Hydrological Sciences Journal*.
- Williams, D.D., 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, New York, USA, 337 p.

3.2 Eutrophisation, structure et diversité des communautés phytoplanctoniques

MANUSCRIT B :

Arthaud F., Robin, J., Bornette G. & Vallod D. Phytoplankton diversity and productivity in eutrophic shallow lakes.

Question posée :

L'augmentation de la production phytoplanctonique est une conséquence de l'eutrophisation et elle est fortement liée à la composition et à la diversité des communautés phytoplanctoniques. À l'échelle annuelle, entre les étangs, l'hypothèse faite est que l'augmentation de la teneur en nutriments devrait induire une augmentation de la production phytoplanctonique associée à une diminution de la diversité et à un changement d'abondance relative des groupes taxonomiques.

Méthodes :

Ces prédictions ont été testées en utilisant les données médianes de concentrations en nutriments (eutrophisation) et en chlorophylle *a* (production phytoplanctonique), et en les reliant à la richesse générique, à l'équitabilité et à l'abondance des grands groupes taxonomiques phytoplanctoniques.

Résultats :

La concentration en chlorophylle *a* est fortement corrélée aux concentrations en nutriments dans l'eau des étangs, et apparaît comme un bon indicateur de la productivité. La richesse générique et l'équitabilité ne sont pas corrélées à la concentration en chlorophylle *a*. La similarité des communautés est plus forte entre les étangs qui ont des concentrations en chlorophylle *a* proches et l'abondance relative des cyanobactéries augmente lorsque la

RESULTATS

concentration en chlorophylle *a* augmente, au d pend de certains autres groupes taxonomiques.

Discussion :

La concentration en chlorophylle *a* et les changements d'abondance entre certains groupes taxonomiques sont fortement indicateurs du niveau trophique des  tangs, mais la diversit  des communaut s n'est pas li e au gradient de productivit . Une  tude   une  chelle temporelle plus fine, int grant la succession saisonni re, permettrait de mieux caract riser la relation entre diversit  phytoplantonique et eutrophisation, m me si la forte connectivit  entre les  tangs pourrait contribuer   r duire l'exclusion comp titive entre les esp ces.

Phytoplankton diversity and productivity in eutrophic shallow lakes

Florent Arthaud, Joël Robin, Gudrun Bornette, and Dominique Vallod

F. Arthaud¹ (florent.arthaud@univ-lyon1.fr), and G. Bornette (gudrun.bornette@univ-lyon1.fr): Université de Lyon, F-69622, Lyon, France; Université Lyon 1, Villeurbanne; CNRS, UMR5023, LEHNA-Ecology of Natural and Man-Impacted Hydrosystems.

F. Arthaud, J. Robin (joel.robin@isara.fr), and D. Vallod (dominique.vallod@isara.fr): ISARA-Lyon, Ecosystème et Ressources Aquatiques, 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon Cedex 07, France.

¹Corresponding author: Florent Arthaud, Université de Lyon, F-69622, Lyon, France; Université Lyon 1, Villeurbanne; CNRS, UMR5023, LEHNA-Ecology of Natural and Man-Impacted Hydrosystems. Tel: +33 4 72 43 13 30 Fax: +33 4 72 43 11 41 e-mail: florent.arthaud@univ-lyon1.fr

Abstract: Theoretical relationships between diversity and productivity have been extensively studied, but observations in natural communities have offered contrasting results, especially in communities where productivity is high. We hypothesised that in eutrophic ecosystems, phytoplankton diversity decreases along a gradient of increasing productivity, due to an increasing intensity of competition among phytoplankton species. Eighty-three shallow lakes were sampled in the Dombes region (France), which is characterised by many interconnected, anthropogenic, shallow lakes. The nutrient content of the water, the phytoplankton biomass characterised by the chlorophyll *a* concentration and the abundance of each phytoplankton genus were assessed through weekly water sampling from April to October. Chlorophyll *a* concentration was strongly linked to nutrient concentrations and appears to be a good indicator of productivity. Genus richness and evenness were not correlated with chlorophyll *a*. Community similarities were higher among lakes with comparable chlorophyll *a* concentrations. The relative abundance of cyanobacteria increased with increasing chlorophyll *a*, at the expense of other taxonomic groups. No consistent diversity-productivity relationships were observed, but changes in community composition occurred along a productivity gradient. The strong connectivity between lakes and human activity pressures in the Dombes area likely contribute to reduce competitive exclusion among species.

Résumé: De nombreux travaux théoriques concernant la relation diversité et productivité existent mais les observations dans des communautés naturelles montrent des résultats contrastés, principalement pour les forts niveaux de productivité. Dans les écosystèmes eutrophes, nous faisons l'hypothèse que la diversité phytoplanctonique diminue le long d'un gradient de productivité à cause de l'augmentation de l'intensité de la compétition. Quarante et trois étangs ont été échantillonnés dans la région de La Dombes (France) caractérisée par un grand nombre d'étangs anthropiques interconnectés. Les nutriments dans l'eau, la biomasse phytoplanctonique caractérisée par la concentration en chlorophylle *a*, ainsi que l'abondance de chaque genre phytoplanctonique ont été évalués au travers d'échantillonnages hebdomadaires réalisés d'avril à octobre. La concentration en chlorophylle *a* est fortement liée aux concentrations en nutriments et apparaît comme un bon indicateur de la productivité. La richesse générique et l'équitabilité ne sont pas corrélées avec la concentration en chlorophylle *a*. La similarité des communautés est plus forte entre les étangs qui ont des concentrations en chlorophylle *a* proches et l'abondance relative des Cyanobactéries augmentent lorsque la concentration en

chlorophylle *a* augmente, au d pend de certains autres groupes taxonomiques. Aucune relation entre la diversit  et la productivit  n' st observ  mais des changements dans la composition des communaut s apparaissent le long du gradient de productivit . La forte connectivit  entre les  tangs et les pressions des activit s humaines dans la r gion de La Dombes contribue   reduire l'exclusion comp titive entre les esp ces.

Introduction

Many studies have focused on the ways that diversity correlates with productivity (Grace 1999; Mittelbach et al. 2001; Declerck et al. 2005; Gillman and Wright 2006). According to the models proposed by Huston (1994) and Grime (2002), peak species richness occurs at intermediate levels of productivity in ecosystems. Species richness is expected to decrease at the low end of a productivity gradient because few species are capable of coping with extreme resource limitation (Grime 2002). A decline in species richness is also expected at the highest productivity level because competitive displacement is accelerated (Huston 1994), and resource heterogeneity is decreased (Tilman 1982). Other studies have explained this decline in species richness by hypothesising that predation increases at high productivity levels; therefore, predator-resistant species will dominate where productivity is high (Leibold 1996; Steiner 2003). The peak species richness expected at intermediate productivity is theorised to result from the co-occurrence of species that are specialised to occupy intermediate productivity with some species of both ends of the productivity gradient. Meta-analyses (Mittelbach et al. 2001; Gillman and Wright 2006) have showed

contrasting results, namely that several studies have demonstrated this maximum species richness at intermediate productivity but others studies have demonstrated biodiversity increases with increasing productivity. The controversy over the decline in diversity at the high end of the diversity-productivity curve is therefore not resolved (Abrams 1995; Rosenzweig 1995). Indeed, at the highest productivity level, the hypothesis of competitive exclusion (Gauss 1934) contradicts the following two hypotheses: the hypothesis of stable coexistence of species (Hutchinson 1961) and the hypothesis of alternative stable states (Lewontin 1969). According to these two hypotheses, diversity may actually remain stable or increase with increasing productivity.

Shallow lakes are particularly appropriate for studying diversity-productivity relationships across high productivity levels. Indeed, many lakes frequently occur within the same landscape, contain varying nutrient levels and may be naturally nutrient rich, such as in Denmark (Søndergaard et al. 2005) or Southeast England (Bennion and Smith 2000). Extremely high productivity levels may as a result of human use of the lakes for fish farming or as water reservoirs (Zhong and Power 1997; Lake et al.

2001). More generally, management practices such as fertilisation, liming and control of fish and duck densities affect nutrient levels, leading to variation among lakes located in the same landscape (Scheffer et al. 1993; Hansson et al. 1998). The few studies that have specifically dealt with the relationship between productivity and phytoplankton communities in shallow lakes have found a hump-shaped relationship between total species richness and either average nutrient levels (Leibold 1999), average pelagic primary productivity (Dodson et al., 2000) or average total phosphorus (Jeppesen et al. 2000). However, Declerck et al. (2007) observed a decline of species diversity with increasing eutrophication along an experimental eutrophic gradient. Leibold (1999) suggested that species of phytoplankton found at high nutrient levels are slow-growing but more resistant to grazers, whereas Declerck et al. (2007) suggested that productivity may affect phytoplankton richness through mechanisms other than predation by zooplankton because zooplankton abundance and thus phytoplankton grazing rate are low in highly eutrophic lakes (Gulati 1983; Agasild et al. 2007; Haberman et al. 2007). Experiments have demonstrated that the intensity of competition in phytoplankton communities remained constant or even decreased with increasing nutrient levels, but

competitive exclusion was always observed; whereas stable coexistence or alternative stable states did not occur (Passarge et al. 2006). Some taxonomic groups are more abundant at high total phosphorus concentrations (Reynolds 1984; Watson et al. 1997); for example, cyanobacteria survive better under the reduced nitrogen:phosphorus ratio and light levels that accompany high phosphorus concentrations, resulting in higher phytoplankton abundance (Jensen et al. 1994). The greater competitive ability of some taxonomic groups, rather than grazing effects, consequently may decrease species diversity at high productivity levels.

The aim of the present work was to explore the relationships between nutrient levels and phytoplankton diversity in a large number of shallow lakes across a gradient of high nutrient concentrations. The hypotheses explicitly tested were the following: (1) phytoplankton biomass is positively correlated with nutrient concentrations in the water, and consequently should be a good indicator of productivity, (2) phytoplankton genus richness and evenness are negatively correlated with phytoplankton biomass and (3) low phytoplankton diversity at high phytoplankton biomass may result from competitive exclusion and dominance by a small number of taxa.

Methods

Study area

The Dombes region is a 90,000 ha area located in Southeast France and is characterised by about 1,100 shallow lakes with a cumulative area of 12,000 ha. In most cases, several lakes are connected to each other through ditch systems, either in a simple chain or in complex, ramified chain of lakes. Their surface area varies considerably from less than 1 ha for small, shallow lakes to more than 100 ha for the largest lakes. Their average depth is about 1 m. The management of these lakes mainly consists of alternating fish farming and crop production over the same area. During years of fish farming, each autumn, the lakes are emptied of their water and of all fish, and then refilled of water and at the end of winter stocked with fish. The main fish farmed in the lakes are carps, but also tenchs, roaches and pikes. Approximately every four years, the lakes are emptied of their water for a year to make way for crop cultivation (mainly maize and winter wheat) or the lakes are left fallow. The filling water comes from either another lake located upstream, or from the watershed. Eighty-three shallow lakes in the area were randomly selected. Due to logistical constraints, the total number of lakes was divided into three sets, where each set was sampled during one year, either

in 2007 (30 lakes), 2008 (27 lakes) or 2009 (26 lakes).

Assessment of water physico-chemistry and phytoplankton content

The sampling procedure was the same during of the three years of sampling. Interlandi and Kilham (2001) suggested that community-level properties may be better understood with frequent sampling, particularly in highly dynamic aquatic systems such as shallow lakes. Frequent sampling also enables to decrease effect of strong temporal heterogeneity that occurs in eutrophic shallow lakes (Jeppesen et al. 1997; Lau and Lanne 2002), and to be less biased than few random summer samples. All of the lakes were sampled every two weeks in April, September and October and every week from April to August. Samples were collected at the deepest location (i.e. near the outlet of each lake) in the upper 50 cm of the water column with a Van Dorn water sampler. The main nutrients that affect phytoplankton growth are nitrogen and phosphorous (Reynolds 1984). Nitrate, ammonium, total nitrogen, phosphate and total phosphorous in the water were measured at each sampling date. Nutrient levels were measured using colorimetric methods in unfiltered water, following the standard procedures of the Hach[®] methods (HACH

Company, Loveland, Colorado, USA, DR/2400 Spectrophotometer Procedure Manual, Hach Company, 2002). The total nitrogen content was assessed using the total nitrogen persulphate digestion method. The total phosphorus content was assessed using the acid persulphate digestion method. The nitrate content was assessed using the chromotropic acid method. The ammonium content was assessed using the salicylate method. The orthophosphate content was assessed using the ascorbic acid method.

Chlorophyll *a* was used as a proxy for phytoplankton biomass. Even if the concentration of chlorophyll *a* is a biased estimate of phytoplankton biomass due to the high variability of the carbon content in the phytoplankton cells (Cullen 1982), this variability decreases as the productivity status of the lakes increases (Kasprzak et al. 2008); therefore, chlorophyll *a* remains the best proxy for phytoplankton biomass (Huot et al. 2007). After extraction for 24h in a 90% acetone solution, chlorophyll *a* was measured with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 PC (Shimadzu corporation, Kyoto, Japan) at 630, 645, 663 and 750 nm. The chlorophyll *a* concentration per unit volume was then calculated using the Parsons and Strickland formula (1963).

For phytoplankton sampling, a 10 µm mesh conical strainer was used to obtain a concentrated sample, which was immediately fixed with acid Lugol's iodine solution. Organisms were identified at the genus level. The abundance of each taxon was determined by multiplying the number of cells of a given genus by its average cell surface area. The relative abundance of a genus was then calculated by taking into account the sum of the abundances of all genera identified.

Data analyses

Median values were calculated for all parameters and used to characterise nutrient levels, chlorophyll *a*, genus richness and genus abundance in lakes. Median values were used because they decreased the bias caused by a few extreme values in the datasets.

To assess the relationship between nutrient concentrations and chlorophyll *a*, a principal component analysis (PCA) was used to analyse the chemical data. The chlorophyll *a* was projected as a supplementary variable in the PCA, with the scalar product associated with the row weights of the analysis, to identify its degree of correlation with the set of chemical parameters.

Phytoplankton diversity was assessed through total genus richness, median genus richness and

median evenness. Evenness was determined by Pielou's evenness index, $J = H/H_{\max}$, where H is the Shannon diversity index and H_{\max} is the maximum value of H . The relationships between chlorophyll *a* concentration and richness and evenness were assessed using general linear models and employing a logistic model for genus richness and a Poissonian model for evenness (the statistical distribution was checked using Pearson's χ^2 test). Quadratic regressions were used to identify any significant deviations from linearity. Values of chlorophyll *a* concentration were \log_{10} transformed to meet assumptions of normality (validated using the Shapiro test).

The Bray-Curtis dissimilarity index was used to measure differences in genus composition among lakes and was calculated for all pairs of lakes. The index varied from 1 (no taxa in common) to 0 (identical taxonomic composition in both lakes). Euclidean distance was used to measure similarity in chlorophyll *a* concentration among lakes and was calculated for all pairs of lakes. The statistical significance of the Mantel correlations between dissimilarity in genus content and chlorophyll *a* concentration distance among lakes was determined from 20,000 permutations of the lakes. The correlation between the relative abundance of each

taxon and chlorophyll *a* concentration was assessed using Spearman's rank correlation test.

R software was used for all statistical analyses (R Development Core Team, Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2008).

Results

Relationship between phytoplanktonic biomass and lake productivity

The median, minimum and maximum concentrations of nitrogen, phosphorus and chlorophyll *a* in the water are indicated in Table 1. Water nutrient concentrations and chlorophyll *a* contents generally were high, and almost all lakes ranged between eutrophic and hyper-eutrophic, according to the OECD trophic status characterisation developed for lakes and rivers (Søndergaard et al. 2005).

Table 1: Median, minimum and maximum concentrations of phosphorus, nitrogen and chlorophyll *a* content in the water ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$).

	Total P	Total N	Chlorophyll <i>a</i>
Median	520	3950	93
Minimum	250	2110	11
Maximum	1290	6320	404

Variation among lakes explained by the first and second axes of the PCA contributed to 50 % and 26 % of the total inertia of the dataset, respectively (Fig. 1). The first axis was strongly correlated with total

nitrogen, total phosphorus and phosphate. The second axis was positively correlated with ammonium concentration and negatively correlated with nitrate concentration. The chlorophyll *a* concentration appeared to be strongly correlated with total nitrogen, total phosphorus and phosphate on the first axis.

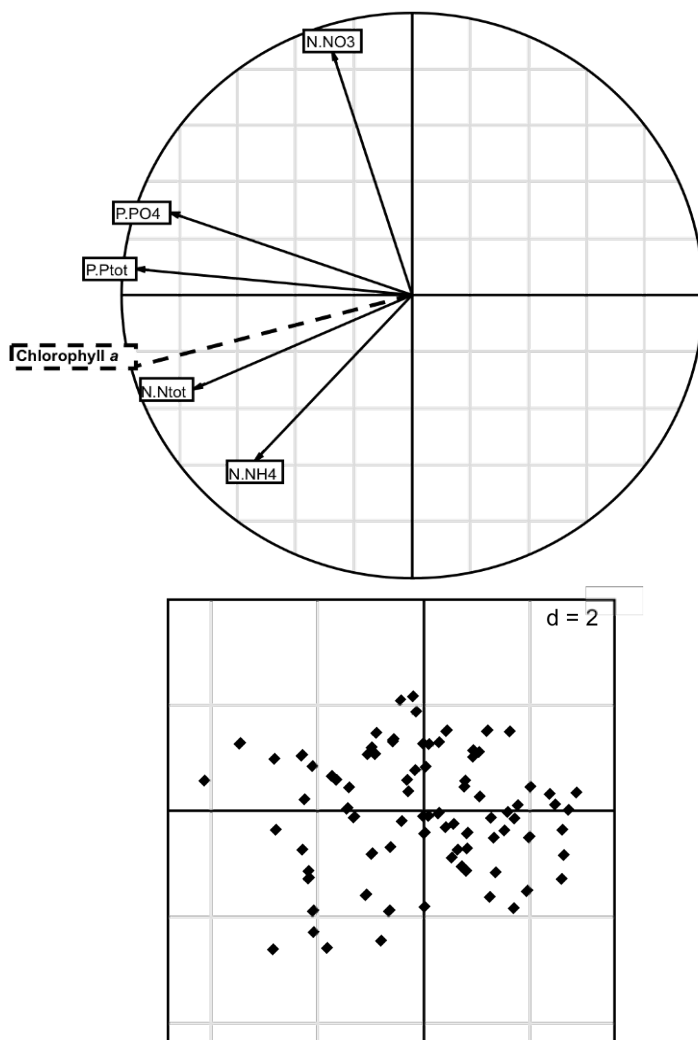


Fig. 1: Supplementary projection of chlorophyll *a* concentration in a principal component analysis of nutrient concentrations in the water. Axes 1 and 2 represented 50% and 26% of the variability, respectively.

Relationship between genus richness, evenness and phytoplankton biomass

Among all lakes sampled, 94 genera belonging to 7 major taxonomic groups were identified. The total genus richness varied from 18 to 45 genera, with an average of 30 genera per lake (Fig. 2). We found no linear relationship or curvilinear relationships between total species richness and chlorophyll *a* ($\chi^2_{1,81}=83.4$ $p=0.66$ and $\chi^2_{1,80}=82.8$, $p=0.46$ respectively). The median genus richness varied from 6 to 21 genera, with an average of 12 genera per lake. We found no linear relationship or curvilinear relationships between species richness and chlorophyll *a* ($\chi^2_{1,81}=56.7$ $p=0.75$ and $\chi^2_{1,80}=56.25$, $p=0.56$ respectively). The evenness varied from 0.49 to 0.96, with an average of 0.83 per lake. We did not detect any significant linear or curvilinear relationships between evenness and chlorophyll *a* ($\chi^2_{1,81}=6.2$, $p=0.81$ and $\chi^2_{1,80}=6.16$, $p=0.82$, respectively).

Relationship between community assemblages and phytoplankton biomass

Phytoplankton taxonomic dissimilarities calculated for all pairs of lakes (Bray-Curtis index) varied from 0.19 to 0.92, with an average value of 0.58 (± 0.12). These dissimilarities were positively but weakly correlated with differences in chlorophyll *a* concentrations (Mantel statistic $r=0.1253$, $p=0.0012$).

The class Chlorophyta was the most abundant taxonomic group and accounted for 50% of phytoplankton abundance per lake in average, but its abundance was negatively correlated with chlorophyll *a* concentration (S=219072, $p=0.001$, $\rho=-0.31$). The relative abundance of Diatoms and Dynophyta also decreased when chlorophyll *a* concentration increased (S=61966, $p=2.6 \times 10^{-12}$, $\rho=0.63$ and S=212404, $p=0.006$, $\rho=-0.27$, respectively). In the contrast, the relative abundance of cyanobacteria was strongly and positively correlated with chlorophyll *a* concentration (S=61966, $p=2.6 \times 10^{-12}$, $\rho=0.63$). The relative abundance of Euglenophyta was not correlated with chlorophyll *a* concentration (S=164352, $p=0.89$, $\rho = 0.013$). Chrysophyta and Cryptophyta were scarce in all lakes, and their abundances also were not correlated with chlorophyll *a* concentration (S=18809, $p=0.2$, $\rho=-0.12$ and S=172916, $p=0.7$, $\rho=-0.04$, respectively).

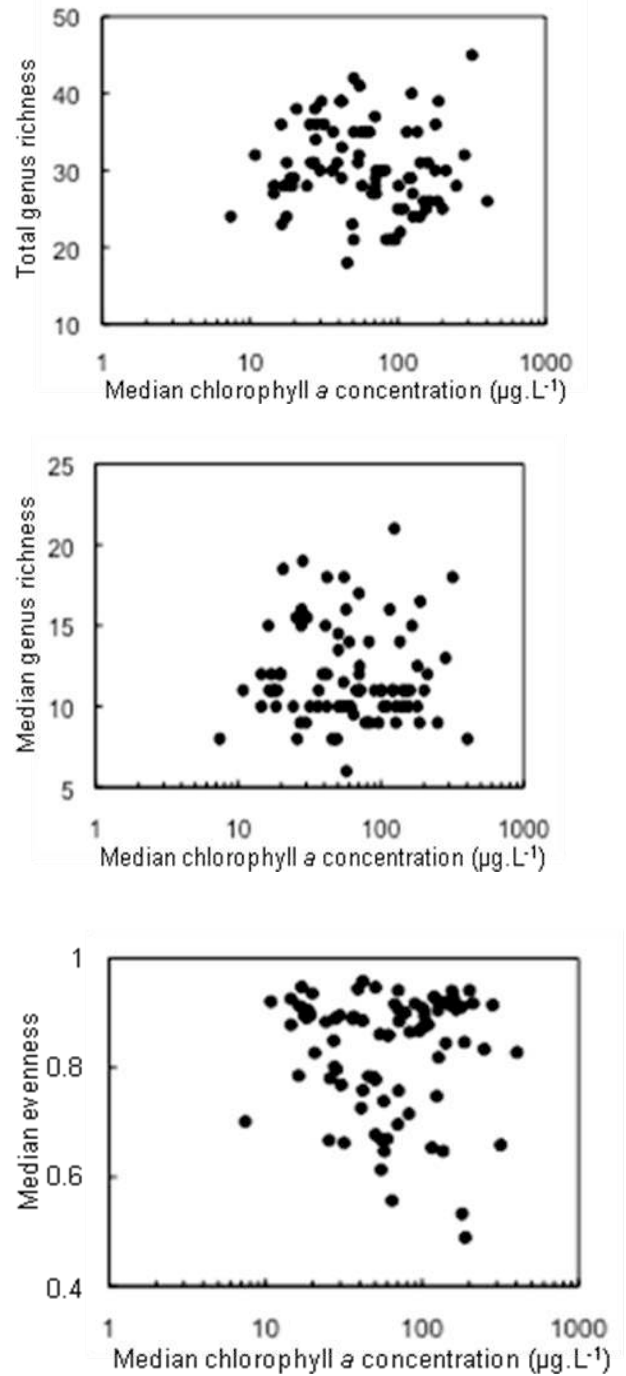


Fig. 2: Total genus richness, median genus richness and evenness plotted against chlorophyll *a* concentration on a log scale.

Discussion

The shallow lakes sampled were ranged along a productivity gradient, which was characterised by concentrations of total phosphorus, total nitrogen and orthophosphates. Nitrate and ammonium concentrations were negatively correlated, probably because the high demand for oxygen for organic matter mineralization during and after algal blooms leads to a strong decrease in oxygen and a reduction of nitrate to ammonium (Reynolds 1984). A strong relationship between chlorophyll *a* and nutrient concentration also was observed, in accordance with previous results demonstrating a well-established positive relationship between nutrient loading and phytoplankton biomass in eutrophic lakes (Souchu et al. 2010). Consequently, phytoplankton biomass appears to be good indicator of productivity in eutrophic aquatic ecosystems (Huot et al. 2007).

Total genus richness, median genus richness and evenness did not correlate with chlorophyll *a* concentration. Nutrient concentration influenced phytoplankton biomass, but did not affect diversity, which conflicted with our hypothesis and previous studies (Leibold 1999; Jepessen et al. 2000) At the highest lake productivity levels, diversity was as high as that found at other levels of productivity; however, the genus composition were more similar among

lakes when phytoplankton biomass was more similar. Differences in phytoplankton community structure among lakes became more pronounced when we examined the relative abundance of taxa across a gradient of phytoplankton biomass. The relative abundance of Cyanobacteria increased, and the relative abundance of Chlorophyta, Diatoms and Dynophyta decreased, when phytoplankton biomass increased. Increasing productivity did not change the genus richness and evenness in lakes, and all taxonomic groups occurred at all productivity levels, however community composition varied across the productivity gradient. Cyanobacteria are relatively more shade-tolerant and have a competitive advantage in eutrophic lakes containing high phytoplankton biomass (Jensen et al.1994; Scheffer et al. 1997). However, their maximum growth rate is lower than that of most other groups, and under less turbid conditions, groups such as Chlorophyta have a competitive advantage and may become dominant over Cyanobacteria (Levine and Schondler 1999; Olding et al. 2000).

The large number of species in most plankton communities contradicts the competitive exclusion principle, a discrepancy that was first noted by Hutchinson (1961) as the paradox of the plankton. According to the principle of competitive exclusion, however, the number of coexisting species in

equilibrium cannot exceed the number of limiting factors (Tilman 1982). The experiments dealing with such topic have demonstrated that the intensity of competition in phytoplankton communities remained constant or may decreased with increasing nutrient levels, but competitive exclusion still occurred (Passarge et al. 2006). In natural situation, studies frequently afford contrasting results for the highest productivity level, because high end of the trophic gradient include frequently few points (Dodson et al. 2000, Hambright and Zohary 2000, Interlandi and Kilham 2001, Grover and Chrzanowski 2004).

Reynolds (1997) suggests than many environmental variables, besides nutrients rule the growth and survival of several phytoplankton species; therefore, the diverse combinations of many limiting factors along the nutrient gradient may promote high diversity across the productivity gradient. Furthermore, phytoplankton communities may never reach equilibrium, because significant environmental fluctuations and spatial heterogeneity affect the extremely very short-lived organisms (Hutchinson 1961; Roy and Chattopadhyay 2007). The anthropogenic context of the shallow lakes in the Dombes area may further favour the non-equilibrium of community dynamics and prevent competitive exclusion. Indeed, disturbance and connectivity are

particularly high and may allow species coexistence and promote diversity. Indeed, these shallow lakes are dewatered annually, which potentially disturbs phytoplankton communities to a great extent, which likely favours biodiversity, according to the intermediate disturbance hypothesis (Huston 1979). Furthermore, the number of microbial species and individuals representing those species is so large that geographical barriers rarely restrict their dispersal (Finlay 2002). Consequently, the high connectivity between lakes, resulting from ditch networks and geographical proximity, may also enhance phytoplankton cell dispersion (Kristiansen 1996) and species coexistence (Mouquet and Loreau 2002). High migration rates and high connectivity throughout the entire Dombes area may maintain persistent local species, even in communities with strong competitive interactions. Another proposed explanation proposed for the maintenance of non-equilibrium dynamics is the theory of complex dynamics and spatio-temporal chaos (Roy and Chattopadhyay 2007). Modelling and laboratory experiments have shown that competition in phytoplankton communities frequently may resemble chaos, with the continuous appearance and disappearance of species within the community (Scheffer 2003).

Because phytoplankton organisms are short-lived and small, studies of phytoplankton community dynamics at a large scale challenge general theories that describe patterns of productivity and species diversity in nature. Community dynamics highlight the importance of considering the ecological context and spatial and temporal scales in the study of communities (Chase and Leibold 2002; Aarsen, Laird and Pither 2003).

Acknowledgements

This study was supported by the French Ministry of the Environment and Sustainable Development through the DIVA2 programme, the Water Agency (Agence de l'Eau Rh ne-Mediterran e-Corse) and the Rh ne-Alpes Region. The authors gratefully acknowledge M. Guerin, T. Lhuillery and S. Prestoz for their help with field-work and technical assistance, and thank all the colleagues who helped to collect water samples during the sampling period. We also thank J.F. Humbert for suggestions on improving a previous version of the manuscript.

References

Aarsen L.W., Laird R.A. and Pither J. 2003 Is the productivity of vegetation plots higher or lower when there are more species? Variable predictions from interactions of sampling effect and competitive dominance effect on the habitat template. *Oikos* 102: 427-432.

- Abrams, P. A. 1995 Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology*. 76: 2019-2027
- Agasild, H., Zingel, P., T nno, I., Haberman J., and N ges T. 2007 Contribution of different zooplankton groups in grazing on phytoplankton in shallow eutrophic Lake V rtsj rv Estonia *Hydrobiologia* 584: 167-177.
- Bennion, H. and Smith, M.A. 2000 Variability in the water chemistry of shallow ponds in southeast England, with special reference to the seasonality of nutrients and implications for modelling trophic status. *Hydrobiologia*, 436: 145-158.
- Chase, J.M. and Leibold, M.A. 2002 Spatial scale dictates the productivity-diversity relationship. *Nature* 416 :427-430.
- Cullen, J.J. 1982 The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 791-803.
- Declercq, S., Vandekerckhove J., Johansson L., Muylaert K., Conde-Porcuna J. M., Van der Gucht K., P rez-Martinez C., Lauridsen T., Schwenk K., Zwart G., Rommens W., L pez-Ramos J., Jeppesen E., Vyverman W., Brendonck L., and De Meester L. 2005 Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86: 1905-1915.
- Declercq, S., Vanderstukken, M., Pals, A., Muylaert, K. and Meester, L.D. 2007 Plankton biodiversity along a gradient of productivity and its mediation by macrophytes. *Ecology* 88: 2199-2210.
- Dodson, S.I., Amott, S.E. and Cottingham, K.L. 2000 The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81: 2662-2679.
- Finlay, B.J. 2002 Global dispersal of free-living microbial Eukaryote species. *Science* 296: 1061-1063.
- Gauss, G.F. 1934 The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gillman, Len N., and Shane D. Wright. 2006. The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology* 87: 1234-1243.
- Grace, J. B. 1999 The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspect. Plant Ecol. Evol. and Syst* 2: 1-28.
- Grime, J.P. 2002. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Second edition. - John Wiley and Sons.
- Grover, J.P. and Chrzanowski, T.H. Limiting resources, disturbance, and diversity in phytoplankton communities. *Ecol. Monogr.* 74: 533-551.
- Gulati, R.D. 1983 Zooplankton and its grazing as indicators of trophic status in Dutch lakes. *Environ. Monit. and Assess.* 3: 343-354.
- Haberman, J. Laugaste, R. and N ges, T. 2007 The role of cladocerans reflecting the trophic status of two large and shallow Estonian lakes. *Hydrobiologia* 584: 157-166.
- Hansson, L.-A., Annadotter, H., Bergman, E., Hamrin, S.F., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Luokkanen, E., Nilsson, P.- ., S ndergaard, M. and Strand, J. 1998 Biomanipulation as an Application of Food-Chain Theory: Constraints, Synthesis, and Recommendations for Temperate Lakes. *Ecosystems*, 1: 558-574.

- Hambright, K.D. and Zohary, T. Phytoplankton species diversity control through competitive exclusion and physical disturbances. *Limnol. and Oceanogr.* 45: 110-122.
- Huot, Y., Babin, M., Bruyant, F., Grob, C., Twardowski, M.S. and Claustre, H. 2007 Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies? *Biogeosciences Discuss.* 4: 707-745.
- Huston, M. 1979 A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.
- Huston, M. 1994 *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes.* Cambridge University Press.
- Hutchinson, G.E. 1961 The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95: 137-145.
- Interlandi, S.J., and Kilham, S.S. 2001. Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. *Ecology* 82:1270-1282.
- Jensen, J.P., Jeppesen, E., Orlík, K. and Kristensen P. 1994 Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1692-1699.
- Jeppesen, E., Jensen J. P., Søndergaard M., Lauridsen T., Pedersen L. J., and Jensen L. 1997. Top-Down Control in Freshwater Lakes: the Role of Nutrient State, Submerged Macrophytes and Water Depth. *Hydrobiologia* 342: 151-64.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M., Lauridsen, T. and Landkildehus, F. 2000 Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Fresh. Biol.* 45: 201-218.
- Kasprzak, P., Padiśak, J., Koschel, R., Krienitz, L. and Gervais, F. 2008 Chlorophyll a concentration across a trophic gradient of lakes : An estimator of phytoplankton biomass ? *Limnologica* 38: 327-338.
- Kristiansen, J. 1996 Dispersal of freshwater algae - a review. *Hydrobiologia* 366: 151-157.
- Lake, J.L., McKinney, R.A., Osterman, F.A., Pruell, R.J., Kiddon, J., Ryba, S.A. and Libby, A.D. 2001 Stable nitrogen isotopes as indicators of anthropogenic activities in small freshwater systems *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 870-878.
- Lau, S.S.S. and Lane, S.N. 2002 Biological and chemical factors influencing shallow lake eutrophication: a long-term study. *Sci. Tot. Environ.* 288: 167-181.
- Leibold, M.A. 1996 A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. *Am. Nat.* 147: 784-812.
- Leibold, M.A. 1999 Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evol. Ecol. Res.* 1:73-95.
- Levine, S.N. and Schindler, D.W. 1999 Influence of nitrogen to phosphorus supply ratios and physicochemical conditions on cyanobacteria and phytoplankton species composition in the Experimental Lakes Area, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 451-466.
- Lewontin, R. C. 1969. The meaning of stability. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 13-23.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I. and Gough, L. 2001 What is the observed relationship between species richness and productivity ? *Ecology* 82: 2381-2396.
- Mouquet, N. and Loreau, M. 2002 Coexistence in metacommunities : the regional similarity hypothesis. *Am. Nat.* 159: 420-426.
- Olding, D.O., Hellebust, J.A. and Douglas, M.S.V. 2000. Phytoplankton community composition in relation to water quality and water-body morphometry in urban lakes, reservoirs, and ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 2163-2174.
- Parsons, T.R. and Strickland, J.D.H. 1963 Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *Jour. Mar. Res.* 21: 155-163.
- Passarge, Jutta, Suzanne Hol, Marieke Escher, and Jef Huisman. 2006. Competition for nutrients and light: Stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion? *Ecological Monographs* 76: 57Ð 72.
- Reynolds, C.S. 1984 The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds, C.S. 1997 What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status ? *Hydrobiologia* 369/370: 11-26.
- Rosenzweig, M.L. 1995 *Species diversity in space and time.* Cambridge University Press.
- Roy, S. and Chattopadhyay, J. 2007 Towards a resolution of the paradox of the plankton: a brief overview of the proposed mechanisms. *Ecological Complexity* 4,: 26-33.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. and Jeppesen, E. 1993 Alternative Equilibria in Shallow Lakes. *Trends Ecol. Evol.* 8: 175-279.
- Scheffer, M., Rinaldi, A. Gragnani, L. R. Mur and E. H. Van Nes, 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* 78: 272Ð 282.
- Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J. And Weissing, F.J. 2003 Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491: 9-18.
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Jensen, J.-P. and Amsinck, S.L. 2005 Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. *J. Appl. Ecol.* 42: 616-629.
- Souchu, P., Bec B., Smith, V.H., Laugier, T., Fiandrino, A., Laurent B., Valérie, O., Collos, Y. and Vaquer A. 2010 Patterns in nutrient limitation and chlorophyll a along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64: 743-753.

- Steiner, C.F. 2003 Keystone predator effects and grazer control of planktonic primary production. *Oikos*, **101**: 569-577.
- Tilman, D. 1982 Resource competition and community structure. Princeton University Press.
- Watson, S.B., Mccauley, E. and Downing, J.A. 1997 Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnol. and Oceanogr.*, 42: 487-495.
- Zhong, Y. and Power, G. 1999 Fisheries in China: progress, problems and prospects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 224-238.

3.3 Eutrophisation, perturbations anthropiques et communautés de plantes aquatiques

3.3.1 Eutrophisation, perturbations anthropiques et richesse spécifique

MANUSCRIT C : Arthaud F., Vallod D., Robin J., Wezel A. & Bornette G. Disturbances control plant species richness along productivity and dispersal gradients in shallow lakes.

Question posée

La relation entre richesse spécifique et fréquence de perturbations (RS-FP) a été le sujet de nombreux travaux théoriques et expérimentaux, mais peu se sont intéressés à l'effet de contraintes comme la productivité ou la connectivité sur cette relation. Indépendamment des autres contraintes, la relation entre richesse spécifique et fréquence de perturbations forme une courbe en cloche (figure 3.1). Les travaux concernant la productivité prédisent qu'une faible productivité ralentit la succession et tronque la partie droite de la courbe en cloche (relation RS-FP positive) tandis qu'une forte productivité accroît l'exclusion compétitive et tronque la partie gauche de la courbe (relation RS-FP négative). L'augmentation de la probabilité d'immigration accroît la succession via une forte colonisation des espèces et tronque la partie gauche de la courbe (relation RS-FP positive).

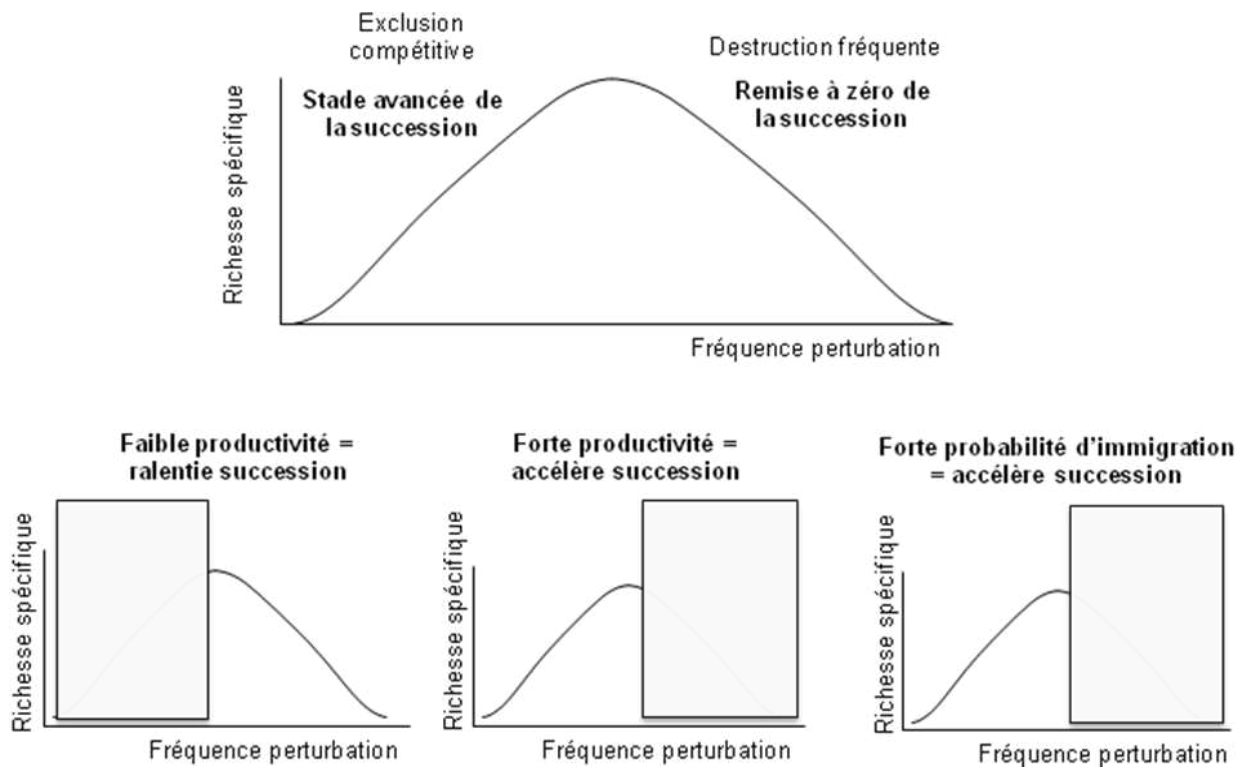


Figure 3.1 : Schéma des hypothèses concernant l'effet de la productivité et de la connectivité sur la relation entre richesse spécifique et fréquence de perturbation

Méthodes :

Ces prédictions ont été testées en confrontant la richesse spécifique des plantes aquatiques recensées dans 60 étangs avec la date du dernier assec (fréquence de perturbations), la concentration en chlorophylle *a* (productivité) et le nombre d'étangs en amont (probabilité d'immigration).

Résultats :

La richesse spécifique est maximale à une fréquence de perturbations intermédiaire pour les plus faibles concentrations de chlorophylle *a* qui correspondent à des écosystèmes mésotrophes. L'augmentation de la concentration en chlorophylle *a* diminue la richesse spécifique qui devient corrélée positivement avec la fréquence de perturbations. La richesse spécifique est la plus faible pour les fréquences de perturbations les plus faibles et lorsque le nombre d'étangs en amont augmente.

Discussion :

Les hypothèses concernant la relation entre richesse spécifique et fréquence de perturbations ont été validées pour les productivités fortes et intermédiaires, le jeu de données ne permettant pas de tester pour les faibles productivités (oligotrophes). Concernant la connectivité, les résultats obtenus sont contraires aux hypothèses, suggérant que le gradient amont-aval intègre d'autres processus en plus de la dispersion des individus.

Disturbances control plant species richness along productivity and dispersal gradients in shallow lakes

Florent Arthaud, Dominique Vallod, Joël Robin, Alexander Wezel & Gudrun Bornette

Arthaud F. (Corresponding author, florent.arthaud@univ-lyon1.fr) & Bornette G. (gudrun.bornette@univ-lyon1.fr): University of Lyon, F-69622, Lyon, France; University Lyon 1, Villeurbanne; CNRS, UMR5023, LEHNA-Ecology of Natural and Man-Impacted Hydrosystems. Vallod D. (vallod@isara.fr), Robin J. (robin@isara.fr) & Wezel A. (wezel@isara.fr): ISARA-Lyon, Research Group Ecosystems and Aquatic Resources, 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon Cedex 07, France.

Abstract

Question: The intermediate disturbance hypothesis (IDH) predicts the highest species richness at intermediate levels of disturbance, but some studies have shown that productivity and dispersal may both modify this pattern, outlining the need for further studies on the effects of disturbances along productivity and dispersal gradients. In this paper, we analysed plant species richness in relation to (1) the disturbance frequency that affects the ecosystems, measured as the years since the last disturbance, (2) productivity and (3) the connectivity to similar nearby ecosystems, a proxy for the potential inputs of diaspores.

Location: Shallow lakes of the Dombes region, France

Methods: Every 5-7 years, the shallow lakes are emptied and left to dry out for one year. These drought disturbances lead to the complete destruction of submerged aquatic plant communities. Sixty lakes arranged along a gradient of productivity were selected for this study. The probability of diaspore inputs was considered to increase from upstream to downstream, as lakes are organised in hydrologically connected networks via ditches in which downstream lakes receive water from upstream lakes. Aquatic plant species richness (through systematic summer vegetation sampling), time since last disturbance (last summer drying), productivity (estimated through chlorophyll *a* concentration) and the probability of diaspore inputs (assessed through the position in network) were recorded.

Results: Species richness decreased with the time since the last disturbance for all lakes, but there was a significant interaction with the chlorophyll *a* concentration and with the position of the lake in the network. At the lowest productivities, the relationship between disturbance and species richness was hump-shaped whereas when productivity increased, species richness decreased with decreasing disturbance frequency. A lake's position in the network did not influence species richness during the first two years after disturbance, but from the 3rd year onwards, an increasing number of upstream lakes showed decreased species richness, contradicting the expected trend of increasing species richness with diaspore inputs.

Conclusion: This study indicates that the relationship between species richness and disturbance is strongly affected by both productivity and connectivity and that these factors should be taken into account in further developments of the IDH theory.

Keywords: Macrophyte; Dry period; Temporary water; Nutrient; Eutrophication; Metacommunity; Connectivity

Introduction

Disturbances are unpredictable events causing partial or total destruction of biomass and are considered to be key processes ruling diversity patterns (Huston 1979; Pickett and White 1985; Grime 2002). Disturbances are mainly characterised by their nature, frequency and intensity. Theoretically, very high disturbance frequencies and/or intensities decrease species richness because few species may tolerate the events. Low disturbance frequencies and/or intensities allow the more competitive species to dominate the community, also resulting in a decrease of species richness. The intermediate disturbance hypothesis (IDH) thus postulates that a peak in species richness should occur at intermediate intensities and frequencies of disturbance, allowing the coexistence of both competitive species and disturbance tolerant species (Connell and Slatyer 1977). Although this model is currently accepted, it is under discussion because some studies of the relationship between disturbance and species richness have had conflicting findings (e.g. increasing or decreasing, reviews in Mackey and Currie 2001; Shea et al. 2004; Randall et al. 2007).

Such contrasting trends may relate to productivity levels (Huston 1979) or between-patch dynamics (Pickett 1980) that may vary among ecosystems.

Concerning productivity, experiments and modelling suggest that the effect of disturbances may be higher at low productivity levels because of lower growth rates and subsequent competition pressure, and lower at high productivity levels where growth rate and competition are potentially high (Pollock et al. 1998; Kondoh 2001; Wilson and Tilman 2002; Cardinale et al. 2006). These results suggest that the relationship between disturbance and species richness may occur in three forms: negative relationships at low productivity, unimodal at intermediate productivity and positive relationships at high productivity.

The effects of disturbance on species richness are also related to the ability of species to reach the disturbed patches (Wilson 1994). High disturbance frequencies favour ruderal species that generally have a high fecundity and good dispersability, but are unfavourable for the best competitors, because the recurrence of disturbance events does not allow them to reach reproductive maturity and because their diaspore abundance and dispersability tend to be low. In contrast, low disturbance frequencies favour competitive species to the detriment of the ruderal species that tend to disappear (Grime 2002; Roxburgh et al. 2004; Cadotte 2007). In isolated habitats, characterised by low dispersal between

patches, disturbances may have a stronger negative effect on species richness because adapted species may have difficulty reaching the newly disturbed patches. In contrast, in connected habitats, disturbance-intolerant species may be able to persist at the regional community scale and to recolonise disturbed patches from adjacent undisturbed ecosystems (□stman et al. 2006; Matthiessen et al. 2010).

Studies that explicitly considered either the effect of productivity or the role of dispersal on the relationship between disturbances and species richness are few and often show contrasting results. Furthermore, the roles of productivity and dispersal rate are usually not considered simultaneously. One exception is Dickson & Foster (2008) who demonstrated that plant species richness following disturbances in grasslands was higher both with richer seed pool and with lower productivity.

Shallow lakes are good model systems for testing such hypotheses. Indeed, lakes are spatially delineated, being aquatic islands in a terrestrial landscape (Cottenie et al. 2003). Among aquatic communities, previous studies have demonstrated that aquatic plants are strongly affected by disturbances, connectivity and productivity when considered separately (Bornette et al. 2001).

Human management of shallow lakes often involves an alternation between wet and dry periods, the frequency of which generates a hydroperiod gradient from ephemeral to near permanent (De Meester et al. 2005; Williams 2005). Such long-lasting drought disturbances may lead to the destruction of vegetative parts of all submerged aquatic plants (including subterranean organs) that grow naturally in the lakes during the period with water and have a strong effect on species richness and succession (Wilcox and Meeker 1991; Casanova and Brock 2000; Van Geest et al. 2007). The nutrient content of water is influenced by agricultural practices around the lakes and management practices on the lakes. These factors lead to great variations in productivity among lakes within the same landscape, ranging from mesotrophic to hypertrophic situations (Hansson et al. 1998, Wezel et al. submitted). Increasing nutrient concentrations increases competition not only among aquatic plants but also between aquatic plants and phytoplankton, whose biomass is also ruled by productivity, leading ultimately to plant disappearance (Declerck et al. 2005). In addition, human-controlled lakes are often organised in hydrologically connected networks, and those located downstream in the network are partially filled by a network of ditches bringing water from lakes

located upstream or from the respective catchments of the lake. Water is a major dispersal vector for vegetation (Boedeltje et al. 2004; Nilsson et al. 2010), and increased hydrological connectivity increases species richness (Bornette et al. 1998; Coops et al. 1999). The probability of diaspore inputs, consequently, should be higher in the downstream lakes that receive diaspores from upstream lakes when these lakes are emptied. In contrast, the most upstream lake in a network is filled exclusively with water drained from terrestrial areas of its catchments, and thus diaspore input is potentially the lowest.

In this paper, we studied aquatic plant communities in periodically drought-disturbed shallow lakes that vary according to productivity and connectivity in order to relate species richness to (1) the disturbance frequency that affect ecosystems, (2) the productivity of the lakes, and (3) their connectivity to similar nearby ecosystems, a proxy for the probable input of diaspores. The frequency of disturbance is defined as how often a disturbance event occurs and is the reciprocal of the time between disturbances, which is commonly measured as the time since last disturbance (Shea et al. 2004). In our study, this corresponds to the time since the last dry year of the lake.

The following hypotheses were tested: (1) the relationship between disturbances and species

richness is hump-shaped with maximal values for intermediate disturbance frequency; (2) at the lowest productivity and/or connectivity, species richness decreases with increasing disturbance frequency, whereas at the highest values of either one of these two parameters, or both acting simultaneously, species richness increases with increasing disturbance frequency.

Methods

Study sites

The study was conducted in the Dombes region of southeastern France, characterised by more than 1000 man-made shallow lakes organised in connected networks. Their surface area varies considerably from less than 1 ha for small, shallow lakes to more than 100 ha for the largest lakes. Their average depth is approximately 1 m. The management of the lakes consists of alternating fish farming and crop production in the same area. The lakes are emptied completely every 5-7 years for 1 year either for cereal cultivation or for the lake bottom to lie fallow. Thus, a drought period coupled in most cases with tillage of the soil bed in preparation for cropping, is a disturbance for natural aquatic plant communities, as all vegetative individuals disappear during this period. Sixty shallow lakes were selected and surveyed during 1 year, either in 2008 (28 lakes)

or 2009 (32 lakes). In 11 lakes, the last dry year was 1 year prior to the sampling, in 18 lakes 2 years prior, in 15 lakes 3 years prior and in 16 lakes 4 years prior or more (Table 1). After a dry year, lakes are filled with water coming from either the lake network upstream, or from rainfall in the catchment. Therefore, the number of lakes located upstream of the studied lake was determined by a ground survey combined with hydrographical and topographic maps of the study region and aerial photographs. The latter were also used to determine the lake area.

Aquatic plant species richness

The established lake vegetation was sampled in the second half of June. Quadrats of four square-metres, dispatched along 5 transects parallel to the flow direction were sampled (Figure 1). In all lakes, the 5 transects were located along the right and the left sides of the lake (along helophyte belts), in the centre of the lake, and between the central transect and the side transects. Along each transect, the sampled quadrats were separated by 50 metres, so that the number of quadrats sampled was proportional to the lake area. For each quadrat, the submerged and floating aquatic plants (angiosperms and Characeae) were identified to the species level. Helophytes were not recorded because they do not

suffer in the same way from drought disturbances and nutrient constraints as aquatic vegetation does.

Lake productivity

Phytoplankton biomass, estimated from the concentration of chlorophyll a, is strongly linked to nutrient content and is a good indicator of productivity in shallow lakes (Huot et al. 2007, Arthaud et al. submitted).

Chlorophyll a concentration was measured in water samples collected from April to June 2008 or 2009 in all lakes when the recruitment and growth of aquatic plants took place. The sampling was done every two weeks in April and every week from May to June. Samples were collected at the deepest location, i.e., near the outlet of each lake, in the upper 50 cm of the water column with a Van Dom water sampler. After extraction over 24h in a 90% acetone solution, chlorophyll a was measured with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 PC (Shimadzu Cor.) at 630, 645, 663 and 750 nm. The chlorophyll a concentration per unit volume was then calculated using the Parsons & Strickland's method (1963).

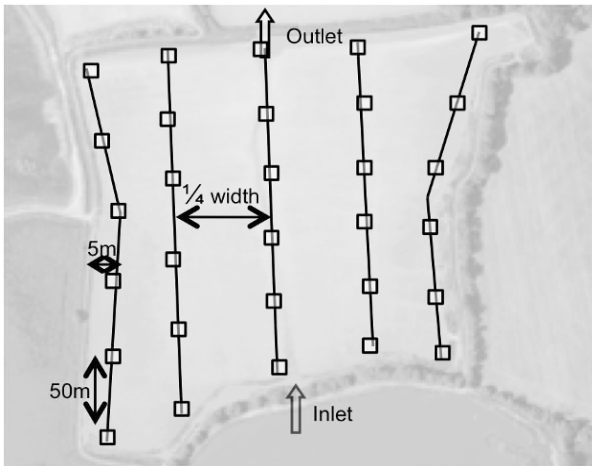


Figure 1. Sampling design of the established vegetation

Data analyses

Species richness is affected by the sampling effort, as area or sample size affects the number of species recorded (Connor and McCoy 1979). To test this effect, we tested the measured species richness against estimators. No such significant differences were found using three estimators: Jackknife, Chao and Bootstrap, (calculated using the `vegan` package for R software). We therefore considered that our vegetation survey procedure was adequate for measuring the species richness of the lakes.

Lake areas and chlorophyll a concentrations were \log_{10} transformed before statistical analyses to meet assumptions of normality (validated using Shapiro tests). The relationships between species richness and environmental parameters (area, disturbance frequency, productivity and connectivity) were assessed using the general linear models analysis of covariance (GLM ANCOVA) with a

Poisson model (the statistical distribution was checked using Pearson's χ^2 test). The independence of the covariates, a necessary assumption for a ANCOVA, was verified. Chlorophyll a concentration did not differ among the number of years since the last dry year (Analysis of Variance: $F_{3,60}=10.1$ $p=0.12$), although it tends to be lower the first year after summer drying. Chlorophyll a concentration was not correlated with the number of upstream lakes (linear regression analysis: $F_{1,60}=0.001$ $p=0.98$).

Results

A total of 55 aquatic plant species was recorded for all lakes surveyed. The species richness per lake ranged from 0 to 29 species, with an average of 11.5 species. Lake area was positively correlated with species richness (Table 1) and was consequently included in the GLM ANCOVA. Disturbance frequency, productivity and number of upstream lakes were also significantly correlated with species richness and their interaction tends to be significant.

Species richness significantly differs according to the numbers of years since the last dry year (Table 1). It was highest the 1st year ($p=0.002$), it did not significantly differ between the 2nd and 3rd years, and it was significantly lower after 4 or more years ($p=0.013$; figure 2a).

Table 1. Results of the ANCOVA relating environmental variables and species richness

	df	devianc e	p-value
Area	1	10.08	1.5×10^{-3}
D (disturbance frequency)	3	40.52	8.3×10^{-9}
P (productivity)	1	135.60	2.4×10^{-31}
N (number of upstream lakes)	1	21.26	4×10^{-6}
D x P	3	9.01	0.03
D x N	3	8.93	0.03
P x N	1	1.39	0.24
D x P x N	3	7	0.07

Species richness was strongly and negatively correlated with chlorophyll *a* concentration (table 1; figure 2b), and there was a significant interaction between disturbance frequency and chlorophyll *a* concentration (figure 2). The 1st year after a dry year, species richness was not correlated with chlorophyll *a* concentration. In contrast, for all the following years, species richness was negatively correlated with chlorophyll *a* concentration. The slope of the regression was higher the 2nd year and did not significantly differ between the 3rd year and the following years. To summarise, at lower productivity (chlorophyll *a* concentration < 10µg.L⁻¹, n=16), species richness and disturbance frequency relationship were related through an unimodal relationship, with the highest species richness in the 2nd year after the last dry year. At intermediate and

high productivity (chlorophyll *a* concentration 15-45µg.L⁻¹, n=15 and > 75µg.L⁻¹, n=15, respectively), species richness decreased with decreasing disturbance frequency, with species richness being lower in lakes with higher productivity (figure 3).

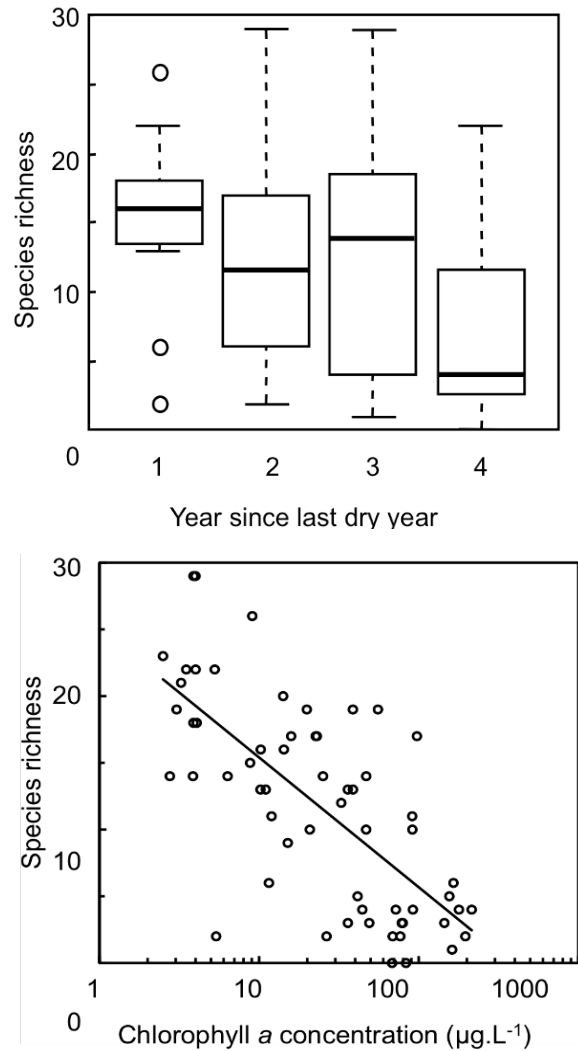


Figure 2. Relationships between species richness and number of years since last dry year (top) and chlorophyll *a* concentration (bottom).

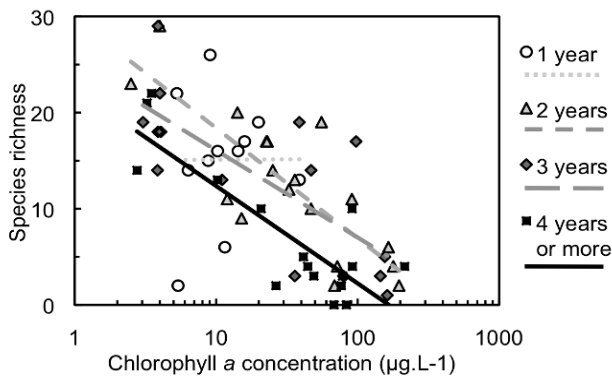


Figure 3. Relationships between species richness and chlorophyll a concentration by the number of years since the last dry year.

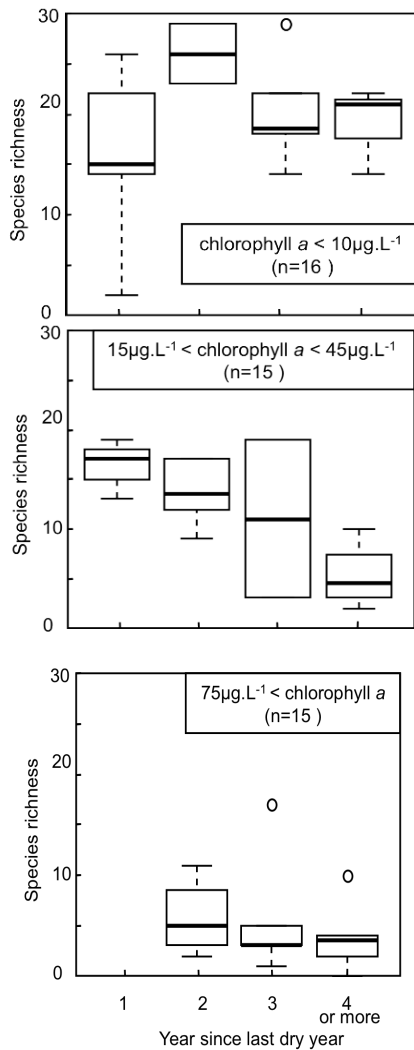


Figure 4. Relationships between species richness and number of years since last dry year by chlorophyll a concentration.

There was also a significant interaction between disturbance frequency and connectivity as assessed

by the number of upstream lakes (table 1). Species richness was not correlated to the number of upstream lakes the 1st and 2nd year after drying, but was negatively correlated from the 3rd year onwards (figure 5). No significant interaction between chlorophyll a concentration and the number of upstream lakes was found (table 1).

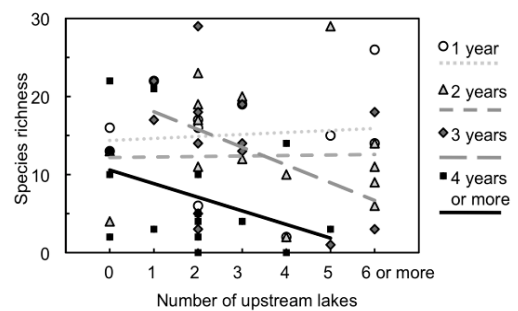


Figure 5. Relationships between species richness and number of upstream lakes by number of years since the last dry year.

Discussion

Contrary to IDH and our first hypothesis, we found that species richness was highest immediately after disturbance and then decreased with lower disturbance frequency. High species richness of the lakes immediately after a dry year may be explained by the fact that drought and subsequent reflooding may act as a germination triggers (Juttila 2001; Brock et al. 2003; Hölzel and Otte 2004), especially in wetlands which are characterised by high seed

density (Bossuyt and Honnay 2008, Arthaud et al., submitted).

A hump-shaped relationship between species richness and disturbance frequency occurred at the lowest productivities was observed, contrary to our hypothesis that there would be a negative relationship. This is likely because oligotrophic lakes did not specifically occur in our sampling design, so the first part of the productivity gradient is not present. Species richness was significantly and negatively related to disturbance frequency at intermediate and high productivity levels. High productivity is characterised by high phytoplankton biomass, which reduces light availability for submerged aquatic vegetation, and ultimately leads to its competitive exclusion and a phytoplankton-dominated stage (Scheffer et al. 1993).

The number of upstream lakes did not influence species richness immediately after disturbance (the 1st and 2nd years), but from 3 years later and onwards, species richness decreased along the upstream-downstream gradient. This result suggests either that hydrochory (water dispersal through ditches networks) may not be the only method of aquatic plant dispersal between lakes or that other factors limit plant recruitment in the downstream lakes. Other dispersal agents, such as waterbirds, may also contribute to plant dispersal (Figuerola and

Green 2002; Soons et al. 2008). Lake density and proximity in the landscape can also increase dispersal and, therefore, species richness at local scales (Linton and Goulder 2000; Dahlgren and Ehrlich 2005; Capers et al. 2010). Some factors related to the upstream-downstream gradient may negatively affect species richness. The runoffs from agriculture lands and ditch networks may increase the herbicide concentration in the lakes located downstream in the networks (review in Krutz et al. 2005). Indeed, plant species may have differing herbicide sensitivities leading to a decrease in species richness rather than to the disappearance of all species at critical thresholds (Mohr et al. 2007; Coutris et al. 2010). Drought may also favour herbicide degradation, possibly explaining why species richness decreases only from the 3rd year onwards after dry year.

The study of the combined effects of all factors acting on plant richness may provide a better understanding of mechanisms because it permits us to determine whether the factors act antagonistically or additively on species richness. In our study, we found that plant species richness in a given year is determined by interactions between disturbance frequency and both lake productivity and connectivity, the latter seeming to affect more than just propagule emigration. These results suggests

that aquatic plant metacommunities may be better described by species sorting perspective, as dispersal may not be sufficient to alter their distribution (Leibold et al. 2004).

The present study indicates that the relationship between species richness and disturbance may be strongly altered by productivity and connectivity, and helps explain why previous studies sometimes contradicted IDH theory (Randall et al., 2007). In our case, unexpected hump-shaped relationships between richness and disturbances for low productivities may be either related to the absence of strictly oligotrophic lakes or to the very high and similar disturbance intensity that affected these lakes. Indeed, in the present study, disturbances resulted in the complete destruction of all submerged species (both above and below ground vegetative organs). The recovery of plant communities thus relies exclusively on seeds stored in the seed bank, i.e., ruderal species (Arthaud et al., submitted). The intensity and frequency of disturbances are usually considered to be spatially correlated, consequently only a few studies have assessed how these parameters interact (Collins et al. 2001; Shea et al. 2004). However, these two parameters may interact and affect community richness in different ways. Increasing disturbance frequency may increasingly

affect long-lived species, whereas disturbance intensity may affect the degree of competitive release in communities after disturbance (Collins et al. 2001). In the same way, a high disturbance frequency may limit sexual reproduction but allow regeneration from vegetative organs, whereas a high disturbance intensity, as in the present study, may lead to the total destruction of vegetative organs and a recovery reliant essentially on resilience (Connell and Slatyer 1977). Further refinement of the IDH model may clarify the relative effects of disturbance frequency and intensity on species richness, as well as the ways they may interact, leading to different curve shapes.

Acknowledgments

This study was carried out under the aegis of the Zone Atelier Bassin du Rhône and was supported by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development (through the DIVA2 program), the Water Agency (Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse) and the Rhône-Alpes Region. The authors gratefully acknowledge F. Vallier, M. Guerin, T. Lhuillery and S. Prestoz for their technical organisation and support during this study. Several students, including B. Ezzouaouy, E. Girard and D. Nadal provided fieldwork assistance and are also gratefully acknowledged.

References

- Boedeltje, G.E.R., Bakker, J.P., Ten Brinke, A., Van Groenendael, J.M. & Soesbergen, M. 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92: 786-796.
- Bomette, G., Amoros, C. & Lamouroux, N. 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* 39: 267-283.
- Bomette, G., Piegay, H., Cittero, A., Amoros, C. & Godreau, V. 2001. Aquatic plant diversity in four river floodplains : a comparison at two hierarchical levels. *Biodiversity and Conservation* 10: 1693-1701.
- Bossuyt, B. & Honnay, O. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science* 19: 875-884.
- Brock, M.A., Nielsen, D.L., Shiel, R.J., Green, J.D. & Langley, J.D. 2003. Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology* 48: 1207-1218.
- Cadotte, M.W. 2007. Competition-colonization trade offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88: 823-829.
- Capers, R.S., Selsky, R. & Bugbee, G.J. 2010. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology* 55: 952-966.
- Cardinale, B.J., Hillebrand, H. & Charles, D.F. 2006. Geographic patterns of diversity in streams are predicted by a multivariate model of disturbance and productivity. *Journal of Ecology* 94: 609-618.
- Casanova, M.T. & Brock, M.A. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147: 237-250.
- Collins, B., Wein, G. & Philippi, T. 2001. Effects of disturbance intensity and frequency on early old-field succession. *Journal of Vegetation Science* 12: 721-728.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Connor, E.F. & McCoy, E.D. 1979. The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. *The American Naturalist* 113: 791.
- Coops, H., Hanganu, J., Tudor, M. & Oosterberg, W. 1999. Classification of Danube Delta lakes based on aquatic vegetation and turbidity *Hydrobiologia* 415: 187-191.
- Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N. & De Meester, L. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84: 991-1000.
- Coutris, C., Merlina, G., Silvestre, J., Pinelli, E. & Elger, A. 2010. Can we predict community-wide effects of herbicides from toxicity tests on macrophyte species? *Aquatic Toxicology* In Press, Corrected Proof.
- Dahlgren, J.P. & Ehrlén, J. 2005. Distribution patterns of vascular plants in lakes & the role of metapopulation dynamics. *Ecography* 28: 49-58.
- De Meester, L., Declerck, S., Stoks, R., Louette, G., Van De Meutter, F., De Bie, T., Michels, E. & Brendonck, L. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 715-725.
- Declerck, S., Vandekerckhove, J., Johansson, L., Muylaert, K., Conde-Porcuna, J.M., van der Gucht, K., Perez-Martinez, C., Lauridsen, T., Schwenk, K., Zwart, G., Rommens, W., Lopez-Ramos, J., Jeppesen, E., Vyverman, W., Brendonck, L. & De meester, L. 2005. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86: 1905-1915.
- Dickson, T.L. & Foster, B.L. 2008. The relative importance of the species pool, productivity and disturbance in regulating grassland plant species richness : a field experiment. *Journal of Ecology* 96: 937-946.
- Figuerola, J. & Green, A.J. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47: 483-494.
- Grime, J.P. 2002. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Second edition.* John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Hansson, L.-A., Annadotter, H., Bergman, E., Hamrin, S.F., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Luokkanen, E., Nilsson, P.-O., Sjöndergaard, M. & Strand, J. 1998. Biomanipulation as an Application of Food-Chain Theory: Constraints, Synthesis, and Recommendations for Temperate Lakes. *Ecosystems* 1: 558-574.
- Hilzel, N. & Otte, A. 2004. Inter-annual variation in the soil seed bank of flood-meadows over two years with different flooding patterns *Plant Ecology* 174: 279-291.
- Huot, Y., Babin, M., Bruyant, F., Grob, C., Twardowski, M.S. & Claustre, H. 2007. Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies ? *Biogeosciences Discussions* 4: 707-745.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113: 81-101.
- Jutila, H.M. 2001. Effect of flooding and draw-down disturbance on germination from a seashore meadow seed bank. *Journal of Vegetation Science* 12: 729-738.
- Kondoh, M. 2001. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the Royal Society of London* 268: 269-271.
- Krutz, L.J., Sensemah, S.A., Zablutowicz, R.M. & Matocha, M.A. 2005. Reducing herbicide runoff from agricultural fields with vegetative filter strips: a review *Weed Science* 53: 353-367.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.

- Linton, S. & Goulder, R. 2000. Botanical conservation value related to origin and management of ponds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 10: 77-91.
- Mackey, R.L. & Currie, D.J. 2001. The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology* 82: 3479-3492.
- Matthiessen, B., Ptacnik, R. & Hillebrand, H. 2010. Diversity and community biomass depend on dispersal and disturbance in microalgal communities. *Hydrobiologia* 653: 65-78.
- Mohr, S., Berghahn, R., Feibicke, M., Meinecke, S., Ottenstr er, T., Schmiedling, I., Schmiediche, R. & Schmidt, R. 2007. Effects of the herbicide metazachlor on macrophytes and ecosystem function in freshwater pond and stream mesocosms. *Aquatic Toxicology* 82: 73-84.
- Nilsson, C., Brown, R.L., Jansson, R. & Merritt, D.M. 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85: 837-858.
- stman, □., Kneitel, J.M. & Chase, J.M. 2006. Disturbance alters habitat isolation's effect on biodiversity in aquatic microcosms. *Oikos* 114: 360-366.
- Parsons, T.R. & Strickland, J.D.H. 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *Journal of Marine Research* 21: 155-163.
- Pickett, S.T.A. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 238-248.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. 1985. *Natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, California, USA.
- Pollock, M.M., Naiman, R.J. & Hanley, T.A. 1998. Plant species richness in riparian wetlands : a test of biodiversity theory. *Ecology* 79: 94-105.
- Randall, H., A., Bymes, J.E., Kimbro, D.L. & Stachowicz, J.J. 2007. Reciprocal relationships and potential feedbacks between biodiversity and disturbance. *Ecology Letters* 10: 849-864.
- Roxburgh, S.H., Shea, K. & Wilson, J.B. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85: 359-371.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. & Jeppesen, E. 1993. Alternative Equilibria in Shallow Lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 175-279.
- Shea, K., Roxburgh, S.H. & Rauschert, E.S.J. 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7: 491-508.
- Soons, M.B., Van Der Vlugt, C., Van Lith, B., Heil, G.W. & Klaassen, M. 2008. Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology* 96: 619-627.
- Van Geest, G., Coops, H., Scheffer, M. & van Nes, E. 2007. Long Transients Near the Ghost of a Stable State in Eutrophic Shallow Lakes with Fluctuating Water Levels. *Ecosystems* 10: 37-47.
- White, P.S. & Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-450.
- Wilcox, D.A. & Meeker, J.E. 1991. Disturbance Effects on Aquatic Vegetation in Regulated and Unregulated Lakes in Northern Minnesota. *Canadian Journal of Botany* 69: 1542-1551.
- Williams, D.D. 2005. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, New York.
- Wilson, J.B. 1994. The intermediate disturbance hypothesis of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* 18: 176-181.
- Wilson, S.D. & Tilman, D. 2002. Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology* 83: 492-504.

3.3.2 Eutrophisation, perturbations anthropiques et diversité fonctionnelle

MANUSCRIT D :

Arthaud F., Vallod D., Robin J., & Bornette G. Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of plants in shallow lakes.

Question :

Les stratégies des plantes, en fonction des contraintes de l'environnement, ont été beaucoup décrites mais peu étudiées empiriquement. Parmi les modèles les plus cités, ceux de Grime (1979) et Kautsky (1988) décrivent les stratégies attendues en fonction du niveau de productivité et de stabilité des écosystèmes (fréquence de perturbations) (figure 3.2a). La diversité fonctionnelle est supposée maximale pour une productivité et une fréquence de perturbations intermédiaire, la communauté contenant à ce niveau une combinaison d'espèces caractéristiques de chacune des 4 stratégies et de stratégies intermédiaires.

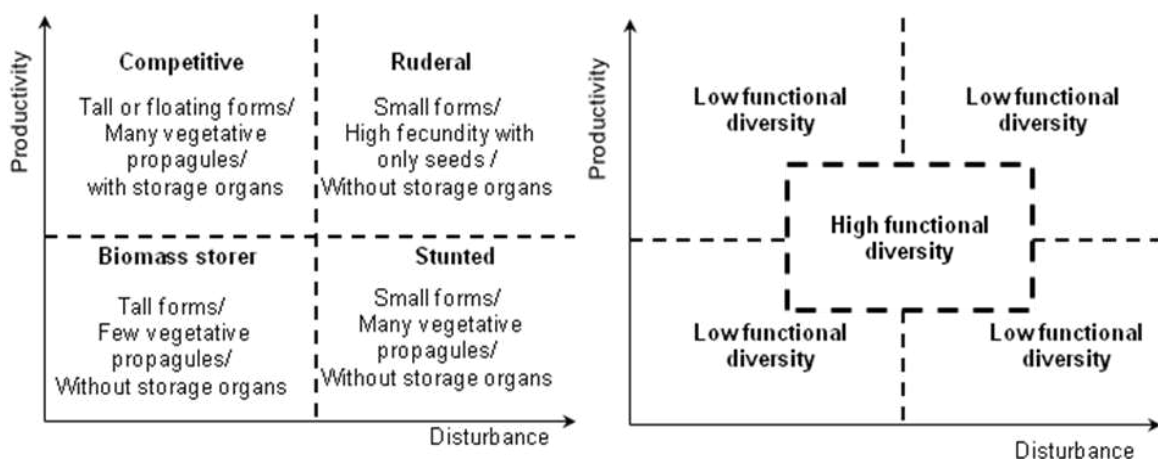


Figure 3.2a : Stratégies (gauche) et diversité fonctionnelle (droite) attendues le long des gradients de productivité et de perturbations.

Méthodes :

Ces prédictions ont été testées en utilisant les données de diversité et d'abondance relative des plantes aquatiques, recensées dans 60 étangs, combinées à leurs traits d'histoire de vie relatifs à leur morphologie, leur longévité et leur fécondité. La fréquence de perturbations est mesurée par la date du dernier assec et la productivité par la concentration en chlorophylle *a*.

Résultats :

La diversité fonctionnelle est corrélée négativement avec la concentration en chlorophylle *a*, quelle que soit la date du dernier assec (figure 3.2b). Les fortes productivités et faibles fréquences de perturbations favorisent les espèces flottantes avec organes de réserves pratiquant une reproduction végétative. Les faibles productivités, quelle que soit la fréquence de perturbations, favorisent les petites espèces sans organes de réserves et ne pratiquant pas de reproduction végétative. Le jeu de données n'a pas permis de tester les hypothèses concernant les fortes productivités et fortes fréquences de perturbations.

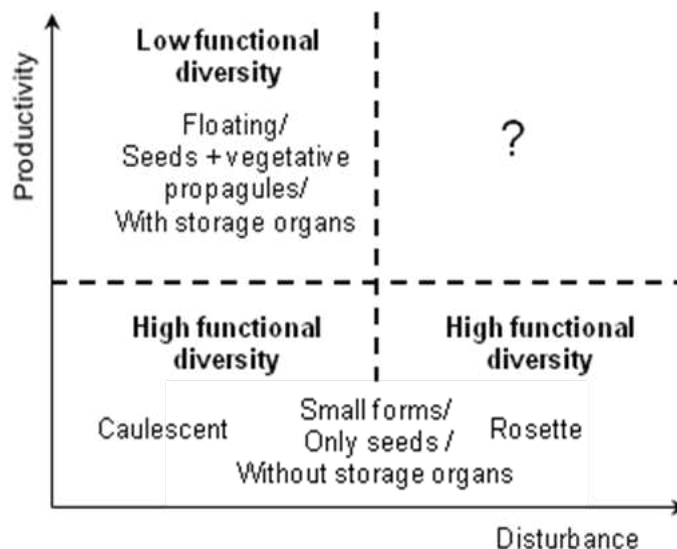


Figure 3.2b : Diversité fonctionnelle et distribution des traits d'histoire de vie observés le long des gradients de productivité et de fréquence de perturbations.

Discussion :

L'hypothèse concernant la diversité fonctionnelle n'est pas entièrement validée, car la diversité fonctionnelle diminue fortement pour les fortes productivités. Dans un système non limitant en nutriments, les plantes aquatiques sont peu compétitives pour la lumière vis-à-vis du phytoplancton. Les hypothèses concernant les traits d'histoire de vie des plantes ont été validées pour les fortes productivités et faibles fréquences de perturbations, mais seulement partiellement validées pour les faibles productivités, quelle que soit la fréquence des perturbations. Les plantes aquatiques possèdent certaines caractéristiques qui pourraient complexifier la construction d'un modèle statique des stratégies adaptatives, comme une forte plasticité phénotypique ou le développement d'organes de réserves pouvant servir à la reproduction végétative.

Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of plants in shallow lakes.

Florent Arthaud - Dominique Vallod - Joël Robin - Gudrun Bornette

F.Arthaud - G. Bornette,
Université de Lyon, F-69622,
Lyon, France; Université Lyon 1, Villeurbanne
UMR CNRS 5023 LEHNA-Ecology of Natural and Man-Impacted Hydrosystems

F. Athaud - D. Vallod - J. Robin
ISARA-Lyon, Ecosystems and Aquatic Resources,
23 rue Jean Baldassini
69364 Lyon Cedex 07, France.

F. Athaud (✉)
43, Boulevard du 11 novembre 1918
Université Claude Bernard - LYON I
UMR CNRS 5023 - LEHNA-Ecology of Natural and Man-Impacted Hydrosystems
Bât. Forel
F-69622 VILLEURBANNE Cedex FRANCE
Tel. : +33 4 72 43 13 30
Fax : +33 4 72 43 11 41
e-mail: florent.arthaud@univ-lyon1.fr

Abstract Theories that link plant strategies and abiotic filters discriminate three main strategies: competitive, ruderal or stress-tolerant species in the productivity-disturbance framework, and suggest that functional diversity is higher at intermediate productivity and disturbance. The way such abiotic filters screen plant traits in aquatic plant communities has been poorly tested, despite the interest of such material (lack of support tissue and mechanical resistance, high sensibility to nutrient availability). Furthermore, the tests led to contrasting results, probably because some of them were tested only an short part of the stress or disturbance gradients. We tested if functional diversity and abundance of life history traits corresponding to morphology, fecundity and longevity of aquatic plants were shaped by disturbance and productivity.

Fifty-nine shallow lakes arranged along a gradient of productivity (estimated through chlorophyll a concentration) and disturbance frequency (drought) were selected. Every 4-7 years, the shallow lakes are emptied and left to dry out for one year, lead to the complete destruction of submerged aquatic plant communities. Aquatic species were sampled in all lakes, and life history traits were documented for each species (morphology, fecundity and longevity). Indices of functional diversity were then calculated (richness, dispersion and evenness).

Increasing chlorophyll a concentration decreased functional richness and dispersion but not functional evenness. Functional diversity, whatever the index used, did not differ according to disturbance frequency. High productivity and low disturbance frequency favoured floating species with storage organs and vegetative reproduction. Low productivity whatever the disturbance frequency, favoured small species without storage organs and sexual reproduction. Lakes with high disturbance frequency and productivity did not occur in our sampled design.

The present study partly supports the Kautsky's model of plant strategies. Functional richness appeared strongly affected by productivity, but less by disturbance frequency. Increasing productivity induces increasing phytoplankton biomass, and phytoplankton is a better competitor for light than aquatic plants, strongly screening plant traits: the high turbidity at high productivity levels favours storage organs and vegetative reproduction, allowing aquatic plants to reach the photic zone.

Introduction

Several sets of plant life-history traits have been proposed as adaptations to factors of environmental disturbances and productivity (e.g. Southwood 1977; Paine and Levin 1981; Grime 2002). CSR theory predicts 3 strategies, ruderal, stress-tolerant and competitive, excluding the possibility of plant species to grow in an environment characterized by both a high degree of disturbance and a low productivity (Grime 2002). However, the exclusion of plant species in case of simultaneous disturbance and limitation of resources is highly questionable (Grubb 1985; Westoby 1998). The Kautsky model (1988), drawn from observations on aquatic macrophytes led to define not only three but four strategies (CSR_B), splitting the stress-tolerant strategy into "stunted" and "biomass-storer" species, according to high or low disturbance respectively. Ruderal species are characterized by small growth forms with a low longevity and a large production of seeds, these latter being the main type of perenniating organs. Competitive species are characterised by growth forms optimizing the access to light (tall or floating), a long or relatively short longevity, a small production of seeds and dormant buds as alternative perenniating organs. Stunted and biomass-storer species are characterised by a high longevity, a low seed production and storage systems in stems or roots.

Stunted species tend to be very small, whereas biomass-storer are large species.

As a result, Grime (1973) postulated that functional diversity had a humpbacked relation to stress and to disturbance. At a low stress or disturbance level, competitors may dominate communities. At high level of disturbances or stress, most species are supposed to be respectively of type R (ruderals) or S (stress tolerant). In all these situations, functional diversity is thus supposed to be low. In contrast, for moderate disturbance and productivity, several functional types may coexist. Modelling corroborated these patterns of functional diversity in response to environmental strains (Colasanti et al. 2001). However we know little about how far environmental factors effectively impact functional diversity (Petchey and Gaston 2007).

Wilson and Lee in their review (2000), claimed that few studies really tested CSR or CSR_B theory, which partly failed as a predictive model at the community level. At our knowledge it is still true now. Moreover, conceptual models have been very rarely tested at the community scale for aquatic plants (but see Bornette et al. 1994; Willby et al. 2000; Riis et al. 2001), such studies suggesting that aquatic plant traits may fit better with the predictions than what is observed among terrestrial plants. One possible

reason is the low gravity that prevails in aquatic ecosystems. In such situations, most aquatic species are characterized by few support tissues (Rascio 2002), and thus may be more vulnerable to disturbances (Bornette et al. 2008). In the same way, decreasing nutrient stress increases competition among aquatic plants but also between aquatic plants and phytoplankton, whose biomass is also ruled by productivity, leading ultimately to plant disappearance (Declerck et al. 2005). Consequently, we suggest that aquatic plants may be a good material for testing the conceptual models linking stress, disturbances and plant traits, and we aimed in the present paper to determine whether key aquatic plant traits are shaped by nutrient stress and disturbance, and how such strains rule functional diversity.

For this purpose, we studied how life history traits of aquatic plant communities were shaped by productivity and disturbance frequency gradients. The selected life-history traits were key traits involved in plant fitness, i.e. those related to morphology, longevity and fecundity. Firstly, we tested whether functional diversity was higher at intermediate productivity and disturbance frequency. Secondly we hypothesized that life history traits were shaped by disturbance and productivity, in a way of validating

the hypotheses suggested by the conceptual models of Grime and Kautsky, i.e.:

i) concerning morphology, species with leaf arrangement allowing a better availability of light (tall form or floating) were hypothesized to be more abundant at high productivity and tall forms to be more abundant at low disturbance frequencies; ii) concerning longevity we assumed that perennial species were more abundant at low disturbance frequencies and at low productivity; iii) concerning fecundity we assumed that species with a high number of reproductive organs were more abundant at high disturbance frequencies and high productivity.

Shallow lakes appear good systems for testing such hypotheses. The nutrient content of lakes is influenced by management practices around and on the lakes, and consequently, varies greatly among lakes within the same landscape, ranging from mesotrophic to hypertrophic (Hansson et al. 1998; Wezel et al. submitted). Human management of shallow lakes often involves an alternation between wet and dry periods, the frequency of which generating a hydroperiod gradient from ephemeral to near permanent, leading to a gradient of disturbance frequencies among lakes (De Meester et al. 2005; Williams 2005).

Methods

Studies sites

The study was conducted in the Dombes region of southeastern France (46°00'N, 05°01'W), which is characterised by more than 1000 man-made shallow lakes. Their average depth is approximately 1 m. The management of the lakes consists in alternating fish farming and crop production in the same area. The lakes are emptied completely every 4-7 years for 1 year for cereal cultivation on the lake bottom. Cropping is a very high disturbance for natural aquatic plant communities, as all vegetative individuals are destroyed during this period. After this dry year, lakes are filled again with water drained from the lake catchment.

Fifty-nine shallow lakes were randomly selected and sampled, either in 2008 (29 lakes) or 2009 (30 lakes). Their surface area varies from 2.5 ha for the smallest lake to 79 ha for the largest ones. Disturbance frequency was defined as how often a disturbance event occurred, which is commonly measured as the time since last disturbance (Shea et al. 2004). In the present set of lakes, the last dry year was 1 year prior sampling for 11 lakes, 2 years prior sampling for 18 lakes, 3 years prior sampling for 15 lakes and 4 years prior sampling or more for 15 lakes.

Sampling of established vegetation

The established vegetation was sampled in summer, during the second half of June in both years. For all lakes, aquatic vegetation was systematically sampled in the aquatic zone along five transects parallel to the flow direction. Two were located along the helophyte belts on each side of the lake, one in the centre of the lake, and two between the central transect and each side transect. Side transects were positioned in the open water zone, at a distance of 5 m from the helophyte belts, in order to avoid shade by riparian vegetation. Quadrats of 4 m² separated by 50 m were regularly distributed along each transect, so that the number of quadrats sampled increased proportionally with the lake area. For each quadrat, the percentage cover of submerged and floating aquatic plants (angiosperms and Characeae) was recorded using Braun-Blanquet cover-abundance estimates (1 = 0 to 5%; 2 = 5 to 25%; 3 = 25 to 50%; 4 = 50 to 75%; 5 = 75 to 100%). The Braun-Blanquet scores for each species were then converted to mean values of percentage cover (2.5%; 15%; 37.5%; 62.5% and 87.5%) for allowing statistical analyses (van der Maarel 2009).

Helophytes were not recorded because they do not encounter in the same way drought disturbances

and nutrient constraints as aquatic vegetation that occurred in open water does.

Species traits

Information on the species traits was obtained from Grime et al. (1990), Willby et al. (2000) and personal information (concerning leaf arrangement). Morphology was characterised by leaf arrangement (rosette, caulescent or floating) and size (small, i.e. average size approx. <30cm, medium, i.e. average size approximately comprised between 30 and 60 cm or tall, i.e. size ranging from 60 cm to more than 1 m). Floating species were separated between free-floating species and tall rooted species with floating leaves, the latter being called tall floating. Species longevity discriminated annual species, and perennial species with or without storage organs (dormant buds for pseudo-annuals and rhizomes or tubers for true perennials). Fecundity was the number of reproductive organs year⁻¹ individual⁻¹, and ranged from medium (10-100) to high fecundity (100-1000). The reproductive pattern was also identified by distinguishing species reproducing only sexually (seeds) or both by sexual and vegetative reproduction (seed + rhizomes, stolons, dormant buds, turions or fragmentation).

Lake productivity

Phytoplankton biomass, estimated by the concentration of chlorophyll a, is strongly linked to nutrient content, and is a good indicator of productivity in shallow lakes (Huot et al. 2007; Arthaud et al. submitted). Chlorophyll a concentration was measured in water samples collected from April to June 2008 or 2009 in all lakes where the recruitment and growth of aquatic plants took place. The sampling was done every two weeks in April and every week from May to June. Samples were collected at the deepest location, i.e. near the outlet of each lake, in the upper 50 cm of the water column, with a Van Dorn water sampler. After extraction over 24h in a 90% acetone solution, chlorophyll a was measured with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 PC (Shimadzu Corporation, Kyoto, Japan) at 630, 645, 663 and 750 nm. The chlorophyll a concentration per unit volume was then calculated using the Parsons & Strickland's method (1963).

Data analyse

Functional diversity indices

The functional diversity of a community is usually approached through the measurements of traits and

described by three kinds of indices, that can be combined to calculate different facets of functional diversity: functional richness, functional evenness, and functional divergence (Mason et al. 2005). Many ways to measure each indices of functional diversity have been proposed in the literature (see the reviews of Mouchet et al. 2010; Schleuter et al. 2010). In the present study we used indices developed by (Villiger et al. 2008), considered as appropriate to revealing assembly rules that underlie community structure (Mouchet et al. 2010). Their functional richness indice ΦRic efficiently differentiates assembly rules whatever the species richness, their functional divergence indice ΦDiv has the highest power value whatever the assembly rule or the richness value and their functional evenness indice ΦEve is the only one allowing to consider simultaneously several life history traits (Schleuter et al. 2010).

The index of functional richness FRic for categorical traits was measured as the number of unique trait combinations (Laliberté and Legendre 2010). The index of functional divergence FDiv cannot be computed for categorical traits, so it was replaced by the FDis index developed by (2010) that summarizes both functional richness and FDiv. FDis equals 0 in communities with only one functionally singular species.

Relative abundance of life history traits

We used an individual trait approach where the relative abundance of each trait was studied individually. The relative abundance of a given trait corresponds to the sum of the relative abundance of all species carrying this trait.

Statistical tests

Chlorophyll *a* concentrations were \log_{10} transformed before statistical analyses to meet assumptions of normality (validated using Shapiro tests). The relationships between species richness and environmental parameters (area, disturbance frequency, productivity and connectivity) were assessed using the general linear models analysis of covariance (GLM ANCOVA) with a binomial model (values of the three indexes of functional diversity and data of relative abundance being ranged between 0 and 1). The assumption of independence of the 2 covariates (productivity and disturbance frequency) was verified prior to the ANCOVA; chlorophyll *a* concentration did not differ among the number of years since the last summer drying (Analysis of Variance: $F_{3,60}=10.1$ $p=0.12$), although it tends to be lower the first year after summer drying.

R software was used for all statistical analyses (R Development Core Team, Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2008) and ΦD

R package was used to implement distance-based FD Framework (Laliberté and Shipley 2010).

Results

Relationships between functional diversity and environmental parameters

In order to test whether there was a possible bias due to the effect of lake area on diversity, we added lake area in the GLM ANCOVA. Lake area was neither correlated with functional richness nor functional diversity ($F_{1,59}=0.90$ $p=0.35$, $F_{1,59}=1.84$ $p=0.18$; respectively), and was consequently deleted from the model.

The model demonstrated a significant interaction

between disturbance frequency and chlorophyll *a* concentration for functional richness (Table 1, figure 1). The 1st year after summer drying, functional richness was not correlated with chlorophyll *a* concentration. For all the following years, functional richness was strongly and negatively correlated with chlorophyll *a* concentration. Functional richness did not significantly differ according to the numbers of years since the last summer drying.

Functional dispersion was strongly and negatively correlated with chlorophyll *a* concentration and did not differ according to the numbers of years since the last summer drying (Table 1). Functional evenness was not correlated with chlorophyll *a* concentration and did not differ according to the number of years since summer drying (Table 1).

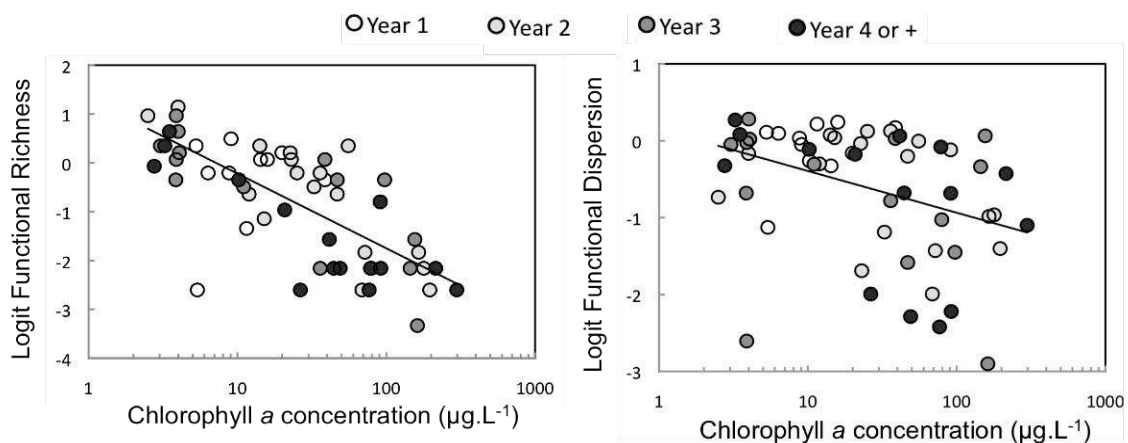


Figure 1. Relationships between functional richness (left), functional dispersion (right) and chlorophyll *a* concentration by the number of years since summer drying (indicated by a shaded point for each lake). Lines correspond to significant negative relationship between functional richness and chlorophyll *a* concentration, excepting for the first year after summer drying (open circles, no relationship), and between functional dispersion and chlorophyll *a* concentration.

Table 1: Results of the GLM ANCOVA relating environmental variables, functional diversity and relative abundance of life history traits.

		Chlorophyll a concentration		Summer drying		Chlorophyll a concentration x Summer drying	
Functional diversity							
Functional Richness		F_{1,59}=70.71	p=3.10⁻¹¹	F_{3,59}=2.79	p=0.049	F _{3,59} =2.38	p=0.08
Functional dispersion		F_{1,59}=10.6	p=0.0026	F _{3,59} =1.16	p=0.33	F _{3,59} =0.44	p=0.73
Functional evenness		F _{1,59} =2.29	p=0.14	F _{3,59} =0.47	p=0.71	F _{3,59} =0.69	p=0.57
Morphology							
Free floating		F_{1,59}=7.58	p=0.008	F _{3,59} =0.27	p=0.85	F _{3,59} =1.44	p=0.24
Tall floating		F_{1,59}=21.19	p=3.10⁻⁵	F _{3,59} =1.15	p=0.34	F _{3,59} =1.47	p=0.23
Tall caul.		F_{1,59}=7.88	p=0.007	F_{3,59}=3.67	p=0.018	F _{3,59} =0.52	p=0.67
Tall caul.: polynomial		F_{1,59}=4.87	p=0.032				
Medium caul.		F_{1,59}=21.49	p=3.10⁻⁵	F _{3,59} =1.79	p=0.16	F_{3,59}=3.03	p=0.037
Small caul.		F_{1,59}=22.86	p=2.10⁻⁵	F _{3,59} =0.06	p=0.98	F_{3,59}=5.64	p=0.002
Medium ros.		F_{1,59}=19.44	p=5.10⁻⁵	F_{3,59}=5.18	p=0.003	F _{3,59} =0.33	p=0.81
Small ros.		F_{1,59}=7.24	p=0.0096	F _{3,59} =0.32	p=0.81	F _{3,59} =0.86	p=0.47
Longevity							
Annual	without storage organs	F_{1,59}=20.5	p=4.10⁻⁵	F _{3,59} =1.62	p=0.2	F _{3,59} =2.35	p=0.08
	with storage organs	F _{1,59} =3.5	p=0.067	F _{3,59} =0.05	p=0.98	F _{3,59} =0.87	p=0.47
Perennial	without storage organs	F_{1,59}=24.2	p=9.10⁻⁶	F_{3,59}=3.98	p=0.013	F _{3,59} =1.74	p=0.17
	with storage organs	F_{1,59}=9.56	p=0.003	F _{3,59} =0.19	p=0.9	F _{3,59} =1.14	p=0.34
Fecundity							
Medium number of reproductive organs	only seed	F_{1,59}=19	p=6.10⁻⁵	F _{3,59} =1.6	p=0.2	F _{3,59} =1.22	p=0.31
	seed + vegetative propagules	F_{1,59}=8.51	p=0.0053	F _{3,59} =0.41	p=0.75	F _{3,59} =2.27	p=0.092
High number of reproductive organs	only seed	F_{1,59}=9.49	p=0.003	F_{3,59}=7.07	p=0.0005	F _{3,59} =0.28	p=0.84
	seed + vegetative propagules	F _{1,59} =0.07	p=0.79	F _{3,59} =1.25	p=0.3	F _{3,59} =1.12	p=0.35

Relationship between relative abundance of life history traits and stress and disturbances

Morphology

Relative abundance of tall floating and free-floating species was positively correlated with chlorophyll *a* concentration, but did not differ according to the number of years since the last summer drying (Table 1). The relationship between relative abundance of tall caulescent species and chlorophyll *a* concentration was hump-shaped; lower the first years and from 4th years onwards, and was higher the 2nd and 3rd years. The 1st year after a drought, the relative abundance of small and medium caulescent species was positively correlated with chlorophyll *a* concentration, while species richness was negatively correlated with chlorophyll *a* concentration the following years. The relative abundance of medium rosette species was negatively correlated with chlorophyll *a* concentration and was higher the 1st year after summer drying, but did not significantly differ among the following years. The relative abundance of small rosette species was negatively correlated with chlorophyll *a* concentration, and did not differ according to the number of years since summer drying.

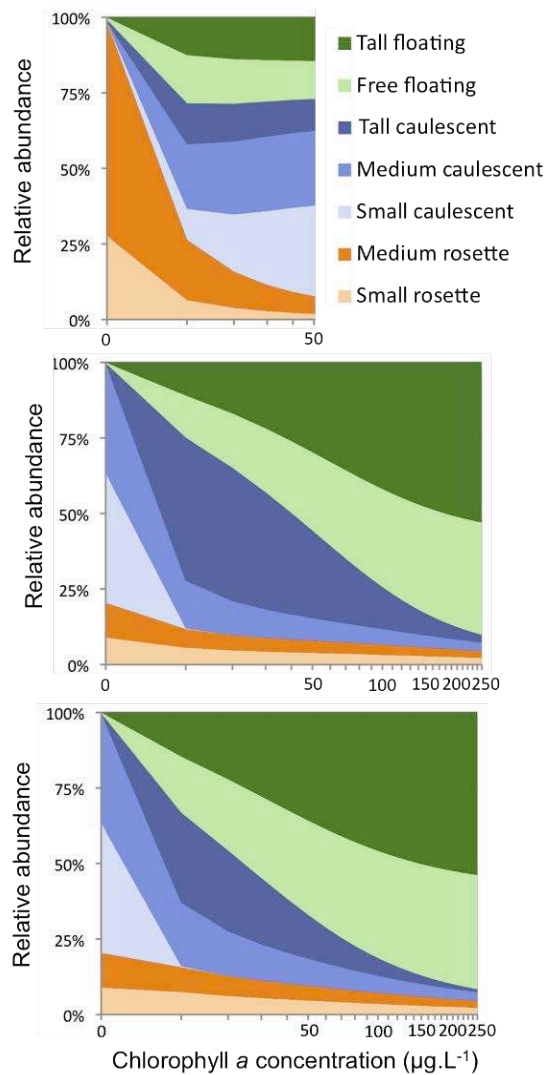


Figure 2. Modelling of the relative abundance of plant growth forms according to chlorophyll *a* concentration the 1st years after summer drying (top), 2nd year and 3rd years (middle) and the 4th year or more after summer drying (bottom).

The modelling of the distribution of morphology trait was based on significant relationships between traits and abiotic strains and shown the distribution of traits along the productivity and disturbance gradients (Figure 2). Small and medium rosette species were

dominant the 1st years at low chlorophyll *a* concentration. Small and medium caulescent species were dominant the 1st years at intermediate chlorophyll *a* concentration and from 2nd year onwards at low chlorophyll *a* concentration. Tall caulescent species were dominant the 2nd and 3rd years at intermediate chlorophyll *a* concentration. Tall floating and free-floating species were dominant from 2nd year onwards at high chlorophyll *a* concentration and from 4th year onwards at intermediate chlorophyll *a* concentration. Dominant traits related to high chlorophyll *a* concentration the first year may not be predicted, because chlorophyll *a* concentration did not reach high values the first year after summer drying (not higher than 50µg.L⁻¹).

Longevity

The relative abundance of annual species without storage organs was negatively correlated to chlorophyll *a* concentration, whereas the relative abundance of annual species with storage organs (perenniating through turions as storage organs) tended to be positively correlated to chlorophyll *a*

concentration. The relative abundance of both categories of species did not differ according to the number of years since summer drying.

The relative abundance of perennial species without storage organs was negatively correlated to chlorophyll *a* concentration and was higher the first year after summer drying, but did not differ among the following years. The relative abundance of perennial species with storage organs was positively correlated to chlorophyll *a* concentration and did not differ according to the numbers of years after summer drying.

The modelling of the distribution of longevity traits based on significant relationship between traits and abiotic strains is presented on Figure 3. The abundance of annual and perennial species was similar whatever disturbance frequency and productivity. Species without storage organs were dominant at low chlorophyll *a* concentrations, especially the 1st year for perennial species, whereas species with storage organs were dominant at high chlorophyll *a* concentrations.

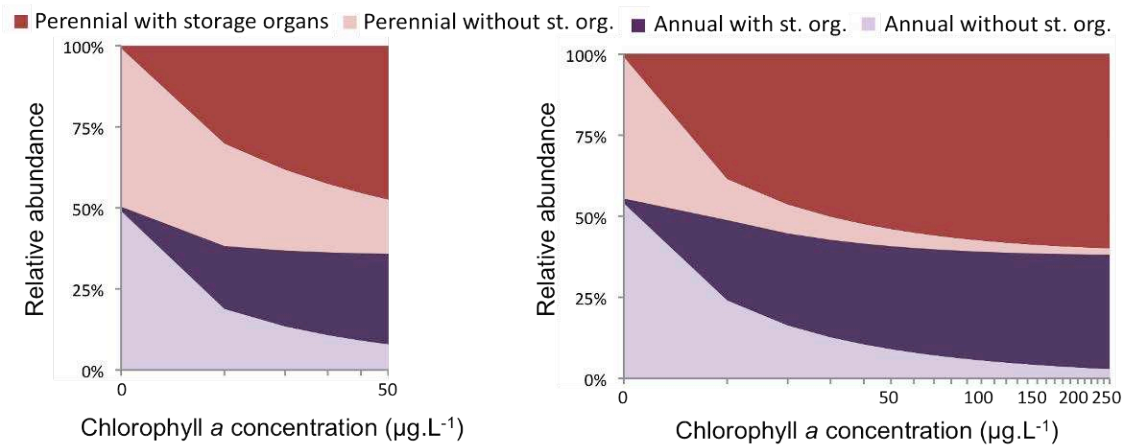


Figure 3. Modelling of the relative abundance of the different modalities of species longevity according to chlorophyll a concentration the 1st year after summer drying (left), and from the 2nd year onwards (right).

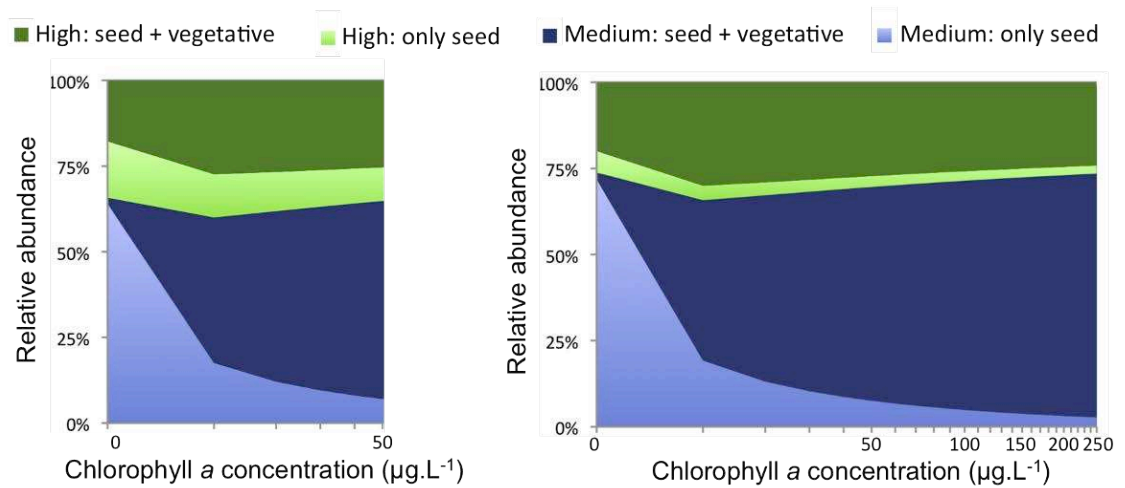


Figure 4. Modelling of the relative abundance of the different modalities of species fecundity according to chlorophyll a concentration the 1st year after summer drying (left), and from the 2nd year onwards (right).

Fecundity

The relative abundance of species reproducing only with seeds, whatever the number of reproductive organs was negatively correlated to chlorophyll a concentration. Those having a high number of reproductive organs were more abundant the first year after summer drying, whereas the abundance of those with a medium number of reproductive organs

did not differ according to the number of years after summer drying.

Concerning species that reproduce with both seeds and vegetative propagules, the relative abundance of species with a high number of reproductive organs tended to be positively correlated to chlorophyll a concentration, whereas the one of species with a medium number was not

correlated to chlorophyll *a* concentration. The relative abundance of both types of species did not differ according to the number of years after summer drying.

The modelling of the distribution of fecundity traits along productivity and disturbance gradients is presented on figure 4. Species with a medium number of reproductive organs were dominant throughout both gradients. Among these species, those with only sexual reproduction were dominant at low chlorophyll *a* concentration, whereas those with vegetative and sexual reproduction were dominant at high chlorophyll *a* concentration.

Discussion

Functional diversity in the productivity-disturbance framework

Functional richness, dispersion and evenness were not related in the same way with productivity and disturbance frequency. Functional richness and dispersion did not fit the hypothesis. Indeed, they were not lower at the extremity of productivity and disturbance gradients, but did not differ according to disturbance frequency and were negatively correlated with productivity (except for richness that was not correlated with productivity the first year after

disturbance). Functional evenness did not fit also the hypothesis because it did not differ according to disturbance frequency and productivity.

The first result suggests that increasing productivity selects for the more competitive species, leading to low functional richness and functional dispersion at high productivity levels. A low diversity was not observed for low productivity but it may be due to a lack of oligotrophic lakes in our sampling design. The absence of trend for evenness suggests that whatever functional richness and dispersion, the life history traits that occur at a given level of productivity are equally abundant in the communities.

Disturbance frequency did not correlate with functional diversity, whatever the index tested. In our sampling design, disturbances are highly homogeneous among ecosystems, and consist in a long-term drought (1 year long) and crop cultivation. This technique is used since several centuries, at the scale of the whole region, and has potentially screened a common set of species able to face these events, whatever their frequency. The range of disturbance frequencies may also not be sufficiently high for observing any variation through time in trait content.

Our results contrast with the theory, which predicts a humped back relationship between indices and strains (Grime 2002). The only one study

available (Nielsen 2003) also contradicts the theory, but did not exhibit the same pattern as the one demonstrated in the present study. Indeed, this author demonstrated that functional richness, diversity and evenness of coastal macrophytes colonizing intertidal rocks were lower for high disturbance (assessed through the biomass of herbivores) and that functional evenness was higher for high productivity (only where herbivore biomass was low).

Distribution of life-history traits in the productivity-disturbance framework

Some life history traits that were abundant at both high productivity and low disturbance frequency relate to the competitive strategy, i.e. tall species with floating leaves, or free floating species, both optimizing light uptake. At high productivity, the present results demonstrated that species allocating more energy to storage organs were strongly favoured, contrary to what is expected for competitive species. In aquatic ecosystems, increasing productivity leads to increasing competition pressure by phytoplankton and to the necessity for aquatic plants to reach the photic zone, close to the water surface. As increasing productivity correlates with increasing light stress, it may explain the increasing

allocation to storage organs, as such trait is usually associated to stress-tolerators (Grime 2002). Increasing productivity also favoured species with a medium fecundity and various reproductive strategies (both vegetative and sexuete). The performance of vegetative propagules (e.g. turions, dormant apices) may be higher than the one of seeds to reach the photic zone and to be recruited when the light availability decreases, because vegetative propagules may store more reserves (Klimešová and Klimeš 2007). Storage organs and vegetative reproduction seem consequently to be key traits increasing the competitive ability of aquatic plants in eutrophic situations, even if turions may be inhibited by high turbidity values (Jian et al. 2003).

At low productivity, and whatever the disturbance frequency, the results were poorly consistent with what was expected from the stress-tolerant strategy, i.e. a long established phase, and the occurrence of storage organs (Kautsky 1988). Indeed, species without storage organs were the most abundant, and perennial species were as abundant as annual species. In shallow lakes, above ground plant biomass strongly decreases in early autumn and is low or absent in winter (Pourriot and Meybeck 1995; Sayer et al. 2010b). This pattern is probably due to the strong temperature decrease in winter in shallow lakes, which does not allow the survival of vegetative

aboveground parts of the plants to survive, contrary to what is observed in some other aquatic ecosystems (e.g. groundwater supplied riverine, wetlands Bornette and Large 1995). As a consequence, the competitive hierarchy is reset each spring, allowing the maintenance of annual, usually small and poorly competitive species in the community if the trophic level remains low, and that even at low disturbance frequency. The dominance of species only reproducing sexually and with a medium number of reproductive organs was consistent with what was expected from the *biomass storer* strategy, but not with the *stunted* strategy, which was supposed to be characterized by medium fecundity and many various types of vegetative diaspores, in the CSBR model of Kautsky (1988). The aquatic species able to reproduce vegetatively without storage organs, corresponding to the *stunted* strategy, may be disfavoured by drought disturbances, as vegetative propagules lie at the sediment surface, and are probably easily destroyed by drought (Klimešová and Klimeš 2007).

At low productivity, plant morphology differed according to disturbance frequency. For high disturbance frequency, our results were consistent to what was expected by the *stunted* strategy, i.e. the dominance of small and medium rosettes. However, at low disturbance frequency, small and medium

caulescent species dominated, contrary to what was expected by the model, as *biomass storers* are supposed to be large species. These results partly confirm those of Willby et al. (2000), who also found the dominance of species having medium rosettes in disturbed habitats, whatever the productivity level. They however contradict those of Van Geest et al. (2005) who found tall floating perennial in lakes that are temporary dewatered. However, in this last situation, the disturbance intensity was probably low, as it did not induce sediment drying.

In our sampling design, we did not surveyed lakes with high disturbance frequency and productivity. However, the relative abundance of species with high number of only sexual reproduction increased when the disturbance intensity increased, in accordance with what is expected from the ruderal strategy. For hydraulic disturbances, previous studies demonstrated that vegetative reproduction was favoured (Combroux et al. 2001; Combroux et al. 2002; Boedeltje et al. 2003), but the present study demonstrated that drought disturbances seems to favoured species that invest in high seed production, similarly to what is frequently observed in terrestrial herbaceous communities (Grime 2002). In fact, drought destroys all vegetative individuals, whereas seeds of many species may persist and support

desiccation (Klimešová and Klimeš 2007), which result being consistent with the particularly high density of seeds found in these ecosystems (Arthaud et al. submitted).

Concluding remarks

The present study partly supported the CSR model (Kautsky 1988), even if the whole range of productivity and disturbance gradients were probably not represented in the studied ecosystems. However, our results suggest that strategies may be screened not only by disturbance frequency, but also by the nature of the disturbing event. Indeed, drought kills all vegetative parts of aquatic plants. For such disturbances, the recovery of aquatic plant communities does not rely on plant resistance, but only on resilience through seeds tolerating drought (Combroux and Bornette 2004). In the present study, the drought disturbance was of very high intensity in all cases (1 year of complete drought). However, in natural ecosystems, the drought intensity may vary, allowing, if the disturbance intensity is low, some plants to resist the disturbing event, through dormancy (deep anchored rhizomes) or phenotypic plasticity (Barko and James 1998; Greulich et al. 2001; Pujalon and Bornette 2006). Such plasticity may result in an enhanced resistance to drought if

the species is able to produce an emerged growth form (as many rosette growth forms does). Plasticity may also induce a better resilience, if species are able to switch from sexual to vegetative reproduction depending on the disturbance nature or intensity (Combroux and Bornette 2004; Stöcklin and Winkler 2004).

Several traits were not considered in the present study, but may be considered in further studies on plant survival strategies along productivity gradients, as they may greatly affect the tolerance of species to productivity. During the recruitment phase, seedlings must tolerate the competitive pressure of phytoplankton until they have reached the photic zone. Two traits may inform on this tolerance: the quantity of resources stored in the seed, and the seedling extension ability in shade (Ganade and Westoby 1999). The light compensation point of species may also strongly determine the species tolerance to light stress induced by competition between aquatic plants and with phytoplankton (Spencer and Rejmánek 2010) and the question of a disconnection between juveniles and adults for this trait is opened.

Acknowledgements This project was funded by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development (through the DIVA2 program), the Water Agency (Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse) and the Rhône-

Alpes Region. It was done under the Aegis of the LTER Zone Atelier Bassin du Rhône of the CNRS. The authors gratefully acknowledge F. Vallier, M. Guerin, T. Lhuillery and S. Prestoz for their technical organisation and support during this study. Several students, including B. Ezzouaouy, E. Girard and D. Nadal provided fieldwork assistance and are also gratefully acknowledged.

References

- Barko JW, James WF (1998) Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. *Ecol Stud* 131:197-214.
- Boedeltje G, Bakker JP, Bekker RM, Van Groenendael JM, Soesbergen M (2003) Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *J Ecol* 91:855-866.
- Bornette G, Henry C, Barrat M-H, Amoros C (1994) Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshw Biol* 31:487-505.
- Bornette G, Large A (1995) Groundwater-surface water ecotones at the upstream part of confluences in former river channels. *Hydrobiologia* 310:123-137.
- Bornette G, Tabacchi E, Hupp C, Pujalon S, Rostan JC (2008) A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshw Biol* 53:1692-1705.
- Colasanti RL, Hunt R, Askew AP (2001) A self-assembling model of resource dynamics and plant growth incorporating plant functional types. *Funct Ecol* 15:676-687.
- Combroux I, Bornette G, Amoros C (2002) Plant regenerative strategies after a major disturbance: The case of a riverine wetland restoration. *Wetlands* 22:234-246.
- Combroux I, Bornette G, Willby N, Amoros C (2001) Regenerative strategies of aquatic macrophytes in flood disturbed habitats: the role of the propagule bank. *Archiv für Hydrobiologie* 152:215-235.
- Combroux ICS, Bornette G (2004) Propagule banks and regenerative strategies of aquatic plants. *J Veg Sci* 14:13-20.
- De Meester L, Declerck S, Stoks R, Louette G, Van De Meutter F, De Bie T, Michels E, Brendonck L (2005) Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15:715-725.
- Declerck S, Vandekerckhove J, Johansson L, Muylaert K, Conde-Porcuna JM, van der Gucht K, Perez-Martinez C, Lauridsen T, Schwenk K, Zwart G, Rommens W, Lopez-Ramos J, Jeppesen E, Vyverman W, Brendonck L, De meester L (2005) Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86:1905-1915.
- Ganade G, Westoby M (1999) Seed mass and the evolution of early-seedling etiolation. *Am Nat* 154:469-480.
- Greulich S, Barrat-Segretain M-H, Bornette G (2001) Basal rosette or floating leaf canopy: an example of plasticity in a rare aquatic macrophyte. *Hydrobiologia* 448:53-59.
- Grime JP (1973) Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242:344-347.
- Grime JP (2002) Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Second edition. John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (1990) The abridged comparative plant ecology. A functional approach to common British species. Unwin Hyman, London, U.K.
- Grubb PJ (1985) Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. In: White J (ed) The population structure of vegetation. Junk, Dordrecht, The Netherlands, pp 595-620.
- Hansson L-A, Annadotter H, Bergman E, Hamrin SF, Jeppesen E, Kairesalo T, Luokkanen E, Nilsson P-Å, Sjöndergaard M, Strand J (1998) Biomanipulation as an Application of Food-Chain Theory: Constraints, Synthesis, and Recommendations for Temperate Lakes. *Ecosystems* 1:558-574.
- Huot Y, Babin M, Bruyant F, Grob C, Twardowski MS, Claustre H (2007) Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies? *Biogeosciences Discussions* 4:707-745.
- Jian Y, Li B, Wang J, Chen J (2003) Control of turion germination in *Potamogeton crispus*. *Aquat Bot* 75:59-69.
- Kautsky L (1988) Life strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos* 53:126-135.
- Klimeš J, Klimeš L (2007) Bud banks and their role in vegetative regeneration- A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 8:115-129.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305.
- Laliberté E, Shipley B (2010) FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-9.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118.
- Mouchet MA, Villiger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct Ecol* 24:867-876.
- Nielsen KJ (2003) Nutrient loading and consumers: Agents of change in open-coast macrophyte assemblages. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:7660-7665.

- Paine RT, Levin SA (1981) Intertidal Landscapes: Disturbance and the Dynamics of Pattern. *Ecol Monogr* 51:145-178.
- Parsons TR, Strickland JDH (1963) Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *Journal of Marine Research* 21:155-163.
- Petchey OL, Gaston KJ (2007) Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116:1422-1426.
- Pourriot R, Meybeck M (1995) *Limnologie générale*. Masson, Paris, France.
- Puijalon S, Borrette G (2006) Phenotypic plasticity and mechanical stress: biomass partitioning and clonal growth of an aquatic plant species. *Am J Bot* 93:1090-1099.
- Rascio N (2002) The underwater life of secondarily aquatic plants: Some problems and solutions. *Crit Rev Plant Sci* 21:401-407.
- Riis T, Sand-Jensen K, Larsen SE (2001) Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. *Hydrobiologia* 448:217-228.
- Sayer CD, Davidson TA, Jones JI (2010) Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton? *Freshw Biol* 55:500-513.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecol Monogr* 80:469-484.
- Shea K, Roxburgh SH, Rauschert ESJ (2004) Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecol Lett* 7:491-508.
- Southwood TRE (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *J Anim Ecol* 46:337-365.
- Spencer DF, Rejmánek M (2010) Competition between two submersed aquatic macrophytes, *Potamogeton pectinatus* and *Potamogeton gramineus*, across a light gradient. *Aquat Bot* 92:239-244.
- Stöcklin J, Winkler E (2004) Optimum reproduction and dispersal strategies of a clonal plant in a metapopulation: a simulation study with *Hieracium pilosella*. *Evol Ecol* 18:563-584.
- van der Maarel E (2009) Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment - Alternatives to the proposals by Podani. *J Veg Sci* 18:767-770.
- Van Geest GJ, Coops H, Roijackers RMM, Buijse AD, Scheffer M (2005) Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *J Appl Ecol* 42:251-260.
- Villéger S, Mason NWH, Moullot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290-2301.
- Westoby M (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199:213-227.
- Willby NJ, Abernethy VJ, Demars B, et al (2000) Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshw Biol* 43:43-74.
- Williams DD (2005) *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, New York.
- Wilson JB, Lee WG (2000) C-S-R triangle theory: community-level prediction, tests, evaluation of criticism, and relation to other theories. *Oikos* 91:77-96.

3.3.3 Eutrophisation et relation entre plantes aquatiques et banque de propagules

MANUSCRIT E : Arthaud F., Mousset M., Vallod D., Robin J., Wezel A. & Bornette G. Vegetation-propagule bank relationships along a light stress gradient.

Question posée :

Nos résultats ont démontré que les communautés de plantes aquatiques sont fortement régies par l'eutrophisation qui induit un stress lumineux lié à la biomasse phytoplanctonique. Peu d'études se sont intéressées, in situ, à l'effet du stress lumineux sur l'établissement des communautés et sur la relation entre végétation émergente et banque de propagules. Le stress lumineux devrait diminuer la richesse et l'abondance de la banque de propagules ainsi que son recrutement et sa contribution à la végétation émergente.

Méthodes :

Ces hypothèses ont été testées en utilisant les données de diversité et d'abondance de la végétation émergente et de la banque de propagules et la similarité entre les deux compartiments, pour 25 étangs. Le stress lumineux a été mesuré par la concentration en chlorophylle *a*.

Résultats :

La concentration en chlorophylle *a* diminue fortement la richesse et l'abondance de la végétation émergente, mais n'est pas corrélée à ces mêmes paramètres de la banque de propagules. L'indice de similarité entre végétation émergente et banque de propagules est négativement corrélé à l'augmentation de la chlorophylle *a*.

Discussion :

L'eutrophisation n'a pas d'effet sur le contenu de la banque de propagules, mais limite son recrutement. Dans les étangs hyper-eutrophes, la constitution de la banque de propagules pourrait se faire par deux processus : soit par la dispersion temporelle, l'assez étant initiateur

RESULTATS

de succession cyclique avec alternance entre des états clairs (développement de plantes aquatiques et production de propagules) et des états turbides (pas de plantes aquatiques et banque de propagules en dormance); soit par la dispersion spatiale, les propagules contenues dans la banque des étangs hyper-eutrophes (puits de propagules) pourraient provenir des étangs voisins à fort développement de plantes aquatiques (sources de propagules). Ces deux processus seraient l'origine de la diversité potentielle liée à la banque de propagules, pouvant s'exprimer si le niveau trophique des étangs diminue.

Vegetation-propagule bank relationships along a light stress gradient

Florent Arthaud, Mathilde Mousset, Dominique Vallod, Joël Robin, Alexander Wezel, Gudrun Bornette

F.Arthaud (florent.arthaud@univ-lyon1.fr), M. Mousset, G. Bornette, Université de Lyon, F-69622, Lyon, France; Université Lyon 1, Villeurbanne; UMR CNRS 5023 ŒEHNA-Ecology of Natural and Man-Impacted HydrosystemsŒF. Arthaud, D. Vallod, J. Robin, A. Wezel, ISARA-Lyon, Ecosystems and Aquatic Resources, 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon Cedex 07, France.

ABSTRACT

The way light stress control plant species during the recruitment phase is a key process controlling plant biodiversity. However, light stress is still under-studied, despite it probably shapes strongly plant species according to their shade tolerance during the recruitment phase. Furthermore, such studies usually consider endogenous light stress, produced by the plant cover itself, and not exogenous light stress, produced by any factor independent from the plant community. The aim of the present study was to investigate how light stress induced by phytoplankton biomass, i.e. independent from vegetation, rules the recruitment and establishment of plant species from the propagule bank. The hypothesis was that the increase in light stress decreases 1) aquatic plants and propagule bank abundance and diversity and 2) the recruitment success of plants from this bank. This hypothesis was tested by sampling in 25 lakes organized along a light stress gradient: 1) propagule banks before the recruitment phase, when the lakes are devoided of vegetation (i.e. at the end of winter), and 2) established vegetation at the beginning of summer, and 3) phytoplankton biomass during the recruitment and establishment phase. The phytoplankton biomass was negatively correlated with the richness and abundance of established vegetation, but was not correlated with the propagule bank (neither species richness nor propagule abundance). The similarity between propagule bank and established vegetation decreased significantly with increasing phytoplankton biomass. The contrast in species content between vegetation and propagule bank for the highest light stress suggests a very low recruitment rate of species in such situations, but ask the question of the origin of the bank species richness. It may result from dispersal of propagules from other surrounding aquatic ecosystems. Propagules may also have been produced within the lake, suggesting a persistent propagule bank and strong year-to-year variation in light stress intensity and recruitment success.

Introduction

Vegetation-propagule bank relationships are frequently used for measuring the potential biodiversity of ecosystems (Hopfensperger 2007), to understand how environmental variations affect reproductive success and plant establishment (Bonis et al. 1995; Caballero et al. 2008; Gioria et al. 2010), or for providing indications of ecosystem functioning for management and restoration purposes (Bakker et al. 1996; Bossuyt and Honnay 2008; Klimkowska et al. 2010). Studies that focus on vegetation-propagule bank relationships have demonstrated the great variations that occur among ecosystems (Hopfensperger 2007; Bossuyt and Honnay 2008).

Stress and disturbances strongly affect propagule abundance in the bank and vegetation-propagule bank relationships. Disturbances frequently favour ruderal species that usually produce more seeds than plants of later successional stages (Grime 2001). Disturbed habitats are consequently, in most cases, characterized by an abundant propagule bank (Schippers et al. 2001; Klimkowska et al. 2009). The nature of disturbances also affects directly (through the impact on reproduction) or indirectly (through any impact on the bank) propagule abundance in the bank, and consequently vegetation-propagule bank

relationships (Sletvold and Rydgren 2007; Klimkowska et al. 2009).

Biotic and abiotic stress factors can have a major influence on vegetation-propagule bank relationships. Stress limits available resources for flower production (Jiang and Kadono 2001; Wise et al. 2008) and is likely to reduce the probability of regeneration from propagules (Keddy 2007). Consequently, stress is considered to disfavour seed production (Grime 2002), but favours vegetative reproduction (Onipchenko et al. 1998). Beside seed production, the similarity between vegetation and propagules in the bank also differs according to the nature of the stress and to the ecosystem considered. Altitude for instance, either decreases (Peco et al. 1998) or has no effect (Funes et al. 2001) on vegetation-propagule bank similarity. Kitajima and Tilman (1996) also demonstrated experimentally that vegetation-propagule bank similarity decreased along an increasing nitrogen gradient. However, other results showed that similarity increased with nitrogen increases under natural conditions (Osem et al. 2006). Light availability (frequently driven by canopy density) is considered to have a great effect on propagule bank expression (Rico-Gray and Garcia-Franco 1992; Bossuyt and Hermy 2001; Bossuyt et al. 2002; Devlaeminck et al. 2005;

Hopfensperger 2007). However, these authors usually considered two contrasting situations (open and closed canopy), in which light attenuation was due to shade induced by the vegetation itself. In this situation, some long-lived (e.g. trees) may dominate the established vegetation but poorly contribute to the bank (Bossuyt and Hermy 2001; Thompson et al. 2002). The way increasing light availability (disconnected from canopy density and other competition effects due to the vegetation itself) affects vegetation-propagule bank relationships has never been explicitly tested. New studies are consequently necessary to elucidate how a light gradient affects propagule bank and vegetation-propagule bank relationships.

Shallow lakes are particularly valuable ecosystems to study how light availability affects the relationship between propagule bank and vegetation. These ecosystems are frequently abundant on the landscape scale, and clearly spatially delimited. They are often eutrophic, and when influenced by human activities, they present diverse nutrient levels (Søndergaard et al. 2005). In such lakes, the nutrient level is consequently not a limiting factor for plant growth, but high eutrophication leads to high phytoplankton biomass and low light availability, and consequently affects the recruitment and the growth of all submerged aquatic vegetation (Scheffer et al.

1993). The aim of the present paper was to analyse the effect of light attenuation due to phytoplankton biomass on aquatic vegetation and propagule bank richness and abundance, and the relationship between them.

The first hypothesis was that increasing light attenuation due to increasing phytoplankton biomass would lead to the decrease of species richness and abundance of established vegetation. Indeed, only species tolerant to low light availability may be recruited and high light limitation may decrease plant growth, leading to a low plant abundance in summer.

The second hypothesis was that increasing light attenuation due to increasing phytoplankton biomass would lead to the decrease of recruitment success of plants from the banks, and consequently to the disjunction between species richness and abundance of propagule bank sampled in winter and of species richness and abundance of vegetation that established the following summer.

To test these hypotheses, the present study assessed:

- the correlation between phytoplankton biomass and light attenuation, to validate the fact that phytoplankton biomass governs light availability.
- the correlation between phytoplankton biomass with 1) species richness and abundance in the established vegetation and 2) the relationship

between propagule bank and established vegetation, in terms of both species content and abundance.

Material and methods

Study sites

The study was conducted in the Dombes area in South-East of France (46°00'00"N, 05°01'00"E), characterized by about 1,100 man-made shallow lakes organized into connected networks (from 2 to 20 lakes connected in a chain for draining and/or filling). According to Søndergaard's typology of shallow lakes, their water quality ranges from eutrophic to hypertrophic, depending on the nutrient level and chlorophyll *a* concentration (Søndergaard et al. 2005). Their surface areas varied greatly from less than 1 ha up to more than 100 ha for the largest one (Saint-Cyr et al. 1977). For the present study, 25 lakes were studied (13 in 2008 and 12 in 2009). We randomly selected lakes of similar size (4-12 ha) in order to avoid any size effect on species richness (MacArthur and Wilson 1967; Müller and Rørdam 1985). This absence of size effect was tested and validated (see following section and table 1).

Sampling of established vegetation

The established vegetation was sampled in summer, during the second half of June in both years. In all

lakes, aquatic vegetation was systematically sampled in the aquatic zone along five transects, parallel to the flow direction. Two were located along the helophyte belts on each side of the lake, one in the centre of the lake, and two between the central transect and each side transect (Figure 1, left). Side transects were positioned 5 m from the helophyte belts to avoid shade by riparian vegetation. Quadrats of 4 m² separated by 50 m were regularly distributed along each transect, so that the number of quadrats sampled increased proportionally with the lake area (25-40 quadrats). For each quadrat, the percentage cover of submerged and floating aquatic plants was recorded using Braun-Blanquet cover-abundance estimates (1 = 0 to 5%; 2 = 5 to 25%; 3 = 25 to 50%; 4 = 50 to 75%; 5 = 75 to 100%). The Braun-Blanquet scores for each species were then converted to mean values of percentage cover (2.5%; 15%; 37.5%; 62.5% and 87.5%) for allowing statistical analyses (van der Maarel 2009). Lakes are bordered by perennial helophytes that are never submerged. These species were not recorded because they did not suffer the constraints of water turbidity with the same intensity as aquatic vegetation. Only species that occurred in open water and that are mostly submerged were considered (hydrophytes and amphiphytes). Water depth of the lake was measured in each quadrat of established vegetation.

The bottom of the lakes was relatively flat with a median depth of about 60 cm.

Propagule bank sampling

Propagules are considered as any structure having a dispersal or propagation function, e.g. seeds, spores or vegetative parts able to grow when separated from the parent plant. In our study, the propagule bank therefore referred to all viable sexual and vegetative propagules (e.g. dormant apices, rhizomes, turions) of aquatic plants, including oospores of Charophytes, present in the lake sediments.

As there is no aquatic vegetation during winter in shallow lakes (Sayer et al. 2010a; personal observation), to quantify the propagule banks that may potentially contribute to the established vegetation the following summer, substrate samples were collected in March, the same year as vegetation sampling. For this purpose, the water-body was divided into three sections and was sampled in one half along an upstream-downstream

gradient (Figure 1, right). For each section, three transects were selected, separated by ten meters and positioned perpendicularly to the axis linking the upstream inlet to the downstream outlet. Samples were collected at three water depths (40, 70 and 80 cm) along each transect. In total 27 samples were collected in each lake. Each sample corresponded to three sediment cores collected using a 5 cm internal diameter-coring device, randomly collected within a 1 meter-diameter circle. As we aimed to identify the propagules that may be potentially recruited during the following spring, only the top five centimetres of sediment were kept, as this was considered to be the maximum depth at which germination can take place (Dugdale et al. 2001).

Propagule bank composition and abundance were assessed by the emergence method. While failing to take into account all the propagules present in the bank, this method is considered to be an accurate measurement of the active part of the bank (van der Valk and Davis 1978). Seedling emergence was monitored in a climate-controlled room providing environmental conditions adapted to aquatic plants

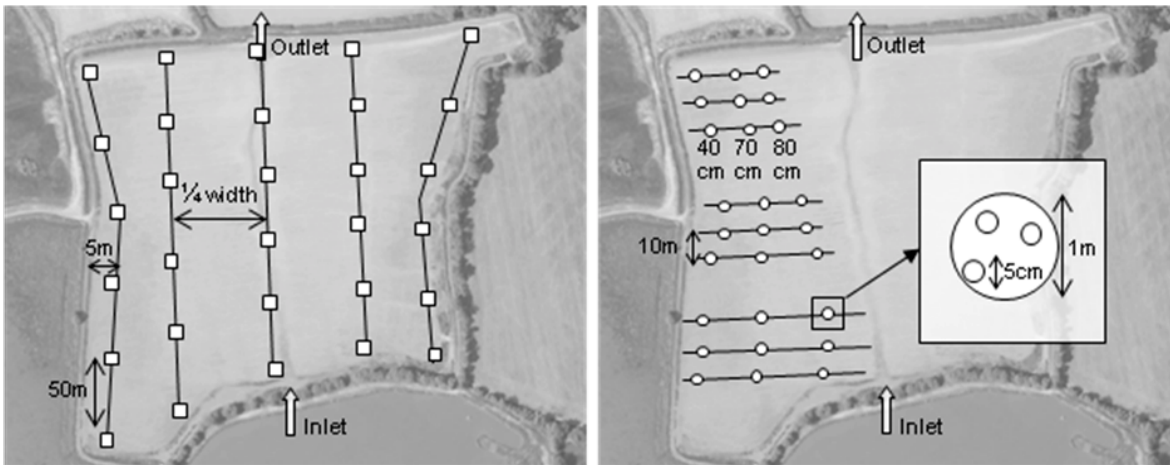


Fig. 1. Sampling design of the established vegetation (left) and the propagule bank (right).

growing in such ecosystems: an average air temperature of 20°C and a photoperiod of LD 10:14. All samples were independently spread in plastic trays (235 x 175 x 90 mm) filled with 3 cm of river-washed sand to allow sufficient depth for seedlings to root. Each sample (a mixture of the three cores) was carefully mixed and spread homogeneously on the top of the sand within one box (final depth of spread substrate approximately 1 cm). All trays were then filled to the top with rainwater. Rainwater was used, as it had a similar pH to the water filling the lakes (slightly acid due to the clay sediments) and was devoid of any seed. Only one treatment (inundated) was used, because propagules establish themselves after the winter filling of the lake, and no aquatic vegetation remains in the lake during the dewatering period in autumn (personal observation). The sprouting of seeds was monitored from March 2008 to February 2009 and from March 2009 to February

2010, respectively, for the two sets of lakes. Seedlings were recorded monthly, identified, counted, and then removed from the tray in order to avoid competition and allelopathic effects. Most seedlings were identified to the species level, some to the genera level. Helophytes present in the bank were not included in the data set, in accordance with the strategy employed for established vegetation.

Phytoplankton biomass and light gradient

Chlorophyll *a* was used as a proxy of phytoplankton biomass, which is directly related to light attenuation. Water samples were collected from all lakes every week from May to June, i.e. when the recruitment and growth of aquatic plants took place, in the same year as the corresponding propagule banks and vegetation were sampled. Depth-integrated samples were collected in the upper 50 cm of the water

column zone with a water sampler (Uwitech, Austria) at the deepest-lake station. After extraction over 24h in a 95% acetone solution, chlorophyll *a* was measured with a Shimadzu UV/VIS spectrophotometer UV-2101 PC (Shimadzu Corporation, Kyoto, Japan) at 630, 645, 663 and 750 nm. The chlorophyll *a* concentration per unit volume was then calculated using the Parsons and Strickland formula (1963).

In the 12 lakes monitored in 2009, water transparency was measured using a Secchi Disc in the same place and at the same time as water samples, to measure light attenuation.

Data analysis

For a given lake, species richness was the total number of species recorded respectively in the established vegetation and in the propagule bank. Species richness measured using a non-exhaustive sampling programme is affected by the sampling effort, as the area or sample size affects the number of species recorded (Connor and McCoy 1979). For each lake, difference between observed species richness and predicted species richness were tested with student conformity test by means of three different estimators, Jackknife, Chao and Bootstrap, whose their theoretical values and standard error

were calculated using the *ÒeganÓ* package for R software. In the present datasets (established vegetation and propagule bank) and for each lake, the species richness measured was not significantly different from species richness predicted, meaning the sampling pressure used (in terms of number of samples) was accurate for assessing species richness at the lake scale, both in the bank and in the established vegetation.

For each sampling plot, cumulated species abundance was calculated for both established vegetation (cover) and propagule bank (density). Secondly the values were averaged per lake, providing for each lake two values, averaged plant abundance in the established vegetation and averaged propagule bank density.

Median chlorophyll *a* values were used in all statistical analyses to reduce the bias due to the few extreme values that may occur within datasets (Dagnelie 2007). The Bonferroni correction was used to address the problem of multiple comparisons. Bonferroni adjusted p-value is the normal p-value multiplied by the number of dependent or independent hypotheses tested on the whole dataset (Dagnelie 2007). The normality of the distribution was checked using Shapiro-Wilk normality tests and the Poisson distribution was checked with the corresponding chi-squared statistics (dispersal test).

Chlorophyll *a* concentrations and Secchi Disc transparency were Log_{10} transformed to reach normality. Linear regressions were used to test the relationships between phytoplankton biomass and light availability. As expected, the Logarithm of Secchi Disc transparency was linearly and negatively related to the logarithm of chlorophyll *a* ($R^2 = 0.62$, Bonferroni adjusted p -value = 0.003). We tested that no relationship existed between lake depth and phytoplankton biomass ($\rho=0.03$, Bonferroni adjusted p -value = n.s.), in order to avoid any confounding effect of depth on light attenuation. The factor that prevented light from reaching the bottom of shallow lakes was thus chlorophyll *a* and not their depth.

Abundance in established vegetation and propagule bank did not follow a normal statistical distribution, even after log-transformation, neither was a Poisson distribution observed for species richness. We therefore had to use Spearman's rho correlation coefficients to test the correlation between parameters. As expected there was no significant relationship between lake size and species richness, either in the vegetation or in the bank (Table 1).

In order to compare species composition between the propagule bank and the established vegetation, we calculated Sørensen's coefficients of similarity (Sørensen 1948). This coefficient is based

on the presence/absence of species: $S = 2c/(a+b)$, where a and b stand for the total number of species in the bank and the established vegetation, respectively, and c stands for the number of common species in the bank and in the vegetation. A value of 1 indicates an identical composition while a value of 0 indicates that the two datasets have no species in common. Statistical analyses were performed using R software.

Two other possible biases linked to the management of these lakes had to be considered to avoid any confounding effect between these practices and the tested light gradient. The first one concerned extensive fish production, as fish may affect vegetation and propagule bank at high densities (grazing and foraging activities, or sediment re-suspension, Zambrano et al. 2001; Scheffer and Van Geest 2006; Xiao et al. 2010). Fish producers were interviewed about quantities stocked in each lake for each species. Fish density was not correlated with chlorophyll *a* ($\rho=0.11$, Bonferroni adjusted p -value = n.s.), nor with plant cover or propagule abundance (Table 1). It was thus considered that lakes did not differ with regard to fish impact. The second bias was linked to the possible effect of dewatering on vegetation. All the lakes were emptied, fished, and refilled each winter, so they did

not differ for this particular parameter. Approximately every four years, they are left empty for a year for crop cultivation. Managers were interviewed about the number of years since the last drought, and the possible effect of this parameter on chlorophyll *a* was tested, but appeared not to be significant ($K=3.42$, Bonferroni adjusted p -value = n.s.).

Results

A total of 47 aquatic plant species was recorded in the established vegetation (Appendix 1). Species richness per lake ranged from 0 to 22 species, with an average of 10 species. The mean plant cover per lake was 30%, with a minimum of 0% and a maximum of 110%. Species richness and plant cover in established vegetation decreased strongly with increasing median chlorophyll *a* concentrations in the water (Table 1; Figure 2).

Forty-three species were identified in the propagule banks and the species richness per lake ranged from 4 to 24 species, with an average of 16. The mean propagule bank density per lake was 3,524 propagules per m^2 , with a minimum of 75 and a maximum of 14,000 propagules per m^2 . Propagule density and species richness in the bank were not correlated with median chlorophyll *a* concentrations (Table 1; Figure 2).

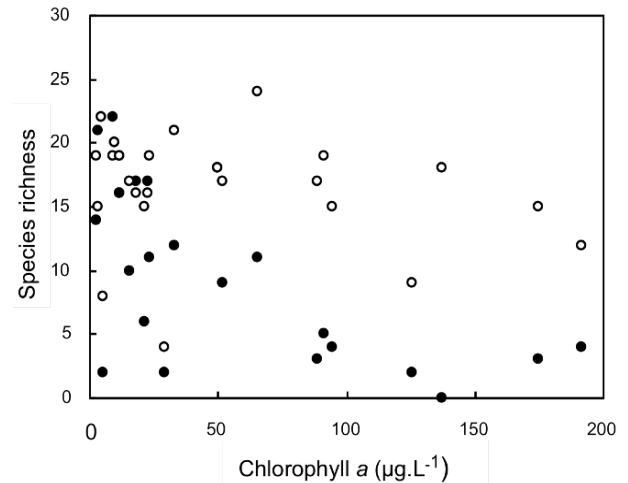


Fig. 2. Species richness in established vegetation (black dots) and in the propagule bank (empty dots) against median chlorophyll *a* concentration.

In all lakes except four, the richness in the propagule bank was similar or higher than the one in the established vegetation (Figure 3). The S_{Jensen} index of similarity between the propagule bank and the vegetation ranged from 0 to 61%, with an average of 35%. For two lakes, the S_{Jensen} index was equal to zero, and the established vegetation comprised zero and two species, respectively. There

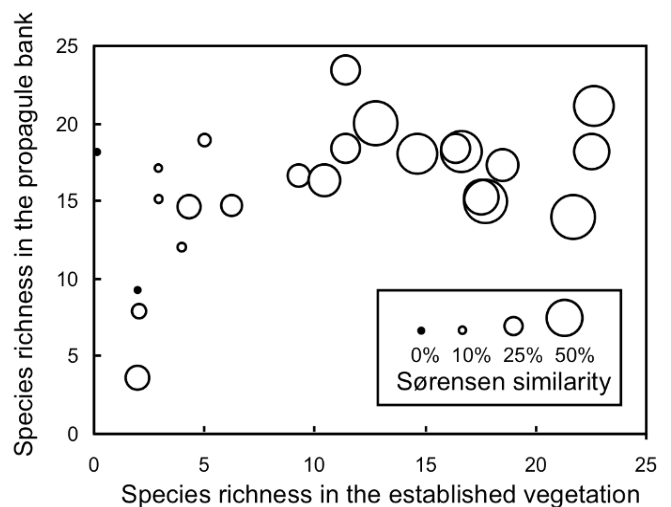


Fig. 3. Species richness in the bank against species richness in the vegetation.

Table 1. Correlation between vegetation and lake characteristics

	Established vegetation		Propagule bank		Sørensen similarity	
	rh	Bonferroni	rh	Bonferroni	rh	Bonferroni
	o	adjusted	o	adjusted	o	adjusted
Species richness						
lake area	0.1	n.s.	0.1	n.s.		
chlorophyll <i>a</i>	-	0.002	-	n.s.	-	0.002
fish density	-	n.s.	-	n.s.	-	n.s.
Cumulated						
chlorophyll <i>a</i>	-	0.004	-	n.s.		
fish density	-	n.s.		n.s.		

n.s. = non significant

was no correlation between the density of propagules in the bank and the plant cover in the lake ($\rho=0.32$, Bonferroni adjusted p-value = n.s.), but species richness in the bank and in the vegetation were correlated ($\rho=0.60$, Bonferroni adjusted p-value = 0.025). The Sørensen index was strongly and negatively correlated with median chlorophyll *a* concentrations (Table 1; Figure 4).

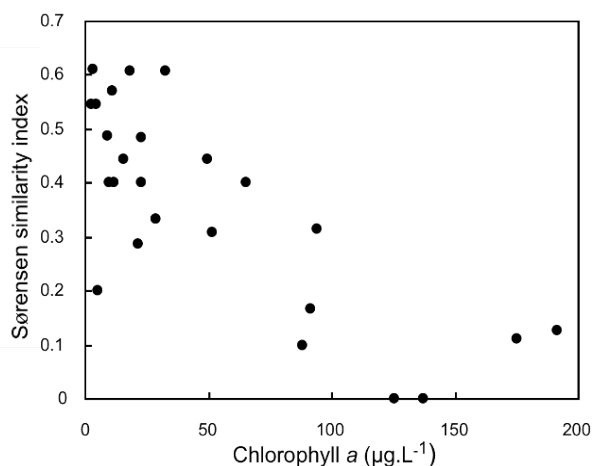


Fig. 4. Sørensen similarity index between the established vegetation and the propagule bank against the median chlorophyll *a* concentration.

Discussion

The present results confirmed a previously shown negative relationship between chlorophyll *a* and aquatic plant richness and abundance (Scheffer et al. 1993; Jeppesen et al. 2000; Declerck et al. 2005). Other studies, based on artificial shading experiments, showed that the growth, abundance, and diversity of submerged aquatic plants decreased strongly when irradiance decreased (Dawson and Kern-Hansen 1979; Zhu et al. 2008). Contrary to our hypotheses, chlorophyll *a* concentrations were not correlated with propagule bank species richness and density. However, as expected, the similarity between propagule bank and established vegetation diminished when light stress increased. In all lakes except four, there were fewer species in the established vegetation than in the bank. The propagule banks were species rich but differed little

between lakes. Thus, light attenuation, through high phytoplankton biomass, limited species recruitment from the bank in situ, leading to low vegetation cover. In contrast, emergence conditions in the climate-controlled room were not light limited, thus allowing plant recruitment from the bank. We observed two distinct patterns along the light stress gradient. For the lowest light stress, species richness was relatively high in both vegetation and propagule bank and the similarity between both was also high and similar to what is usually observed in aquatic ecosystems (Hopfensperger 2007). With greater light stress, species richness was high in the propagule bank and very low in the established vegetation, and consequently the similarity between them was low.

Temporal or spatial propagule dispersal potentially maintains species richness, with abundant propagules in the bank. Year-to-year variations in phytoplankton biomass may induce such a pattern. Several turbid lakes had low plant cover but high seed density and richness the year of sampling, suggesting that plant growth and reproduction may vary strongly from year to year. The light status of a given lake may oscillate from a clear water state, in which propagules are abundantly recruited from the bank, to a light limited state unfavourable to propagule recruitment, plant growth and reproduction. Previous results suggest that shallow

lakes may switch repeatedly back and forth between a vegetation-dominated clear water state and a turbid state (Hargeby et al. 2004; van Nes and Scheffer 2007). Most propagules may consequently be long lived (Grime 2001), and not germinate during unfavourable years, leading to a persistent and species-rich propagule bank. Our own results appear contradictory to the few papers dealing with the effect of light limitation: in forested areas, where most studies have been done, high species richness occurs both in vegetation and in propagule banks (Bossuyt and Hermy 2001; Hopfensperger 2007). Furthermore, propagule banks are composed mainly of ruderal and shade intolerant species (Bossuyt and Hermy 2001; Devlaeminck et al. 2005), inducing a low similarity between established vegetation and propagule banks. The absence of a persistent propagule bank issued from established shade tolerant species may be explained by selection pressure. Such species may produce few short-lived seeds (Hermy et al. 1999; Bossuyt and Hermy 2001; Devlaeminck et al. 2005) rather than long-lived seeds with a high ability to disperse over time (Hermy et al. 1999).

Spatial dispersal, through either hydrochory or zoochory may also contribute to propagule bank enrichment in lakes. Shallow Dombes lakes show a high degree of connectivity compared to other lake

systems, both because of the high lake density in the one area and the presence of direct connections by means of ditches. Little is known about the effectiveness of spatial dispersal, but birds may contribute significantly to plant dispersal (Figuerola and Green 2002). Some species with high buoyancy (van den Broek et al. 2005) may also disperse spatially within lake networks during the yearly emptying and refilling processes (Merritt and Wohl 2002), but may not be recruited due to low light availability in turbid lakes acting as sink.

The present study shows that decreasing light availability in shallow lakes leads to an increasing contrast between propagule bank and established vegetation, and that a rich and dense propagule bank persists despite high light stress and scarce established vegetation. The environmental factors that lead to the occurrence of a persistent propagule bank have yet to be elucidated. Temporal dispersal of propagules in the soil, or spatial dispersal of propagules from other ecosystems could potentially contribute to propagule bank enrichment in such light-stressed ecosystems. It is also necessary to understand which life history traits are required for propagule recruitment and adult success. Indeed the stress intensity may cause sufficiently strong differences in local species demography to affect local community composition, from the species

sorting process (Leibold et al. 2004). In this context, propagule recruitment may be related to a high seedling tolerance to light limitation involving several traits, such as stem elongation rate, stored resources and the minimum light requirement and compensation point of seedlings (Baraloto and Forget 2007; Valladares and Niinemets 2008). Adult performance may be related to high competitive ability (allowing the plant to reach the water surface) or to high reproduction rates (allowing the plant to reach favourable patches) (Grime 2001; Lamb and Cahill 2006). This selection pressure may lead to a strong trade-off between traits encouraging seed dispersal and those promoting adult performance (Levins and Culver 1971; Cadotte 2007).

Acknowledgments - This study was supported by the French Ministry of the Environment and Sustainable Development through the DIVA2 programme, the Water Agency (Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse) and the Rhône-Alpes Region. The authors gratefully acknowledge M.-R. Viricel, F. Vallier, M. Guerin, T. Lhuillery and S. Prestoz for their technical organisation and support during this study. Several students, including B. Ezzouaouy, E. Girard and D. Nadal provided assistance with fieldwork and are also gratefully acknowledged. We also thank S. Puijalon for suggestions on improving a previous version of the manuscript.

References

- Bakker, J. P. et al. 1996. Seed bank and seed dispersal: important topics in restoration ecology. - *Acta Botanica Neerlandica* 45: 461-490.
- Baraloto, C. and Forget, P. 2007. Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. - *American Journal of Botany* 94: 901-911.
- Bonis, A. et al. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. - *Oikos* 74: 81-92.
- Bossuyt, B. and Hermy, M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. - *Ecography* 24: 225-238.
- Bossuyt, B. et al. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. - *Plant Ecology* 162: 33-48.
- Bossuyt, B. and Honnay, O. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. - *Journal of Vegetation Science* 19: 875-884.
- Caballero, I. et al. 2008. A model for small-scale seed bank and standing vegetation connection along time. - *Oikos* 117: 1788-1795.
- Cadotte, M. W. 2007. Competition-colonization trade offs and disturbance effects at multiple scales. - *Ecology* 88: 823-829.
- Connor, E. F. and McCoy, E. D. 1979. The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. - *The American Naturalist* 113: 791.
- Dagnelie, P. 2007. *Statistique théorique et appliquée : Tome 2, Inférence statistique à une et à deux dimensions*. - De Boeck Université.
- Dawson, F. H. and Kern-Hansen, U. 1979. The effect of natural and artificial shade on the macrophyte of lowland streams and the use of shade as a management technique. - *Internationale. - Revue gesamten Hydrobiologie* 64: 437-455.
- Declerck, S. et al. 2005. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. - *Ecology* 86: 1905-1915.
- Devlaeminck, R. et al. 2005. Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. - *Plant Ecology* 176: 1-17.
- Dugdale, T. M. et al. 2001. Burial limits to the emergence of aquatic plant propagules. - *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 147-153.
- Figuerola, J. and Green, A. J. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. - *Freshwater Biology* 47: 483-494.
- Funes, G. et al. 2001. Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. - *Austral Ecology* 26: 205-212.
- Gioria, M. et al. 2010. The conservation value of farmland ponds: Predicting water beetle assemblages using vascular plants as a surrogate group. - *Biological Conservation* 143: 1125-1133.
- Grime, J. P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Second edition. - John Wiley and Sons.
- Hargeby, A. et al. 2004. Shifts between clear and turbid states in a shallow lake: multi-causal stress from climate, nutrients and biotic interactions. - *Archiv für Hydrobiologie* 161: 433-454.
- Hermy, M. et al. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. - *Biological Conservation* 91: 9-22.
- Hopfensperger, K. N. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. - *Oikos* 116: 1438-1448.
- Jeppesen, E. et al. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. - *Freshwater Biology* 45: 201-218.
- Jiang, M. and Kadono, Y. 2001. Seasonal growth and reproductive ecology of two threatened aquatic macrophytes, *Blyxa aubertii* and *B. echinosperma* (Hydrocharitaceae), in irrigation ponds of south-western Japan. - *Ecological Research* 16: 249-256.
- Keddy, P. A. 2007. *Plant and Vegetation, Origins, Processes, Consequences*. - Cambridge University Press.
- Kitajima, K. and Tilman, D. 1996. Seed banks and seedling establishment on an experimental productivity gradient. - *Oikos* 76: 381-391.
- Klimkowska, A. et al. 2010. Species trait shifts in vegetation and soil seed bank during fen degradation. - *Plant Ecology* 206: 59-82.
- Klimkowska, A. et al. 2009. Seed production in fens and fen meadows along a disturbance gradient. - *Applied Vegetation Science* 12: 304-315.
- Lamb, E. G. and Cahill, J. E. 2006. Consequences of differing competitive abilities between juvenile and adult plants. - *Oikos* 112: 502-512.
- Leibold, M. A. et al. 2004. The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. - *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Levins, R. and Culver, D. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 68: 1246-1248.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. - Princeton University Press.
- Merritt, D. M. and Wohl, E. E. 2002. Processes governing hydrochory along rivers: hydraulics, hydrology, and dispersal phenology. - *Ecological Applications* 12: 1071-1087.
- Møller, T. R. and Rørdam, C. P. 1985. Species numbers of vascular plants in relation to area, isolation and age of ponds in Denmark. - *Oikos* 45: 8-16.
- Onipchenko, V. G. et al. 1998. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus. - *Journal of Vegetation Science* 9: 27-40.
- Osem, Y. et al. 2006. Similarity between seed bank and vegetation in a semi-arid annual plant community: The role of productivity and grazing. - *Journal of Vegetation Science* 17: 29-36.

- Parsons, T. R. and Strickland, J. D. H. 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. - *Journal of Marine Research* 21: 155-163.
- Peco, B. et al. 1998. Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. - *Journal of Vegetation Science* 9: 815-828.
- Rico-Gray, V. and García-Franco, J. G. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. - *Journal of Vegetation Science* 3: 617-624.
- Saint-Cyr, J. et al. 1977. La Dombes 1900-1975. - SIRL Rhône-Alpes.
- Sayer, C. D. et al. 2010. Long-term dynamics of submerged macrophytes and algae in a small and shallow, eutrophic lake: implications for the stability of macrophyte-dominance. - *Freshwater Biology* 55: 565-583.
- Scheffer, M. et al. 1993. Alternative Equilibria in Shallow Lakes. - *Trends in Ecology and Evolution* 8: 175-279.
- Scheffer, M. and Van Geest, G. J. 2006. Small habitat size and isolation can promote species richness : second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. - *Oikos* 112: 227-231.
- Schippers, P. et al. 2001. Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. - *Oikos* 95: 198-210.
- Sletvold, N. and Rydgren, K. 2007. Population dynamics in *Digitalis purpurea*: the interaction of disturbance and seed bank dynamics. - *Journal of Ecology* 95: 1346-1359.
- Søndergaard, M. et al. 2005. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. - *Journal of Applied Ecology* 42: 616-629.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. - *Biologiske Skrifter / Kongelige Danske Videnskaberne Selskab* 5: 1-34.
- Thompson, K. et al. 2002. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. - *Journal of Ecology* 86: 163-169.
- Valladares, F. and Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. - *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 237-257.
- van den Broek, T. et al. 2005. Variation in seed buoyancy of species in wetland ecosystems with different flooding dynamics. - *Journal of Vegetation Science* 16: 579-586.
- van der Maarel, E. 2009. Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment - Alternatives to the proposals by Podani. - *Journal of Vegetation Science* 18: 767-770.
- van der Valk, A. G. and Davis, C. B. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. - *Ecology* 59: 322-335.
- van Nes, E. H. and Scheffer, M. 2007. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. - University of Chicago Press.
- Wise, M. J. et al. 2008. Nutrient stress and gall flies interact to affect floral-sex ratio in gynodioecious *Solidago altissima* (Asteraceae). - *American Journal of Botany* 95: 1233-1239.
- Xiao, C. et al. 2010. Variation in vegetation and seed banks of freshwater lakes with contrasting intensity of aquaculture along the Yangtze River, China. - *Aquatic Botany* 92: 195-199.
- Zambrano, L. et al. 2001. Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. - *Oikos* 94: 344-350.
- Zhu, B. et al. 2008. A comparison of irradiance and phosphorus effects on the growth of three submerged macrophytes. - *Aquatic Botany* 88: 358-362.

RESULTATS

Appendix 1. Every species sampled in established vegetation or propagule banks

Specie	Number of lakes in which it occurs in the established vegetation	Average plant cover (%) in established vegetation	Number of lakes in which it occurs in the propagule bank	Average number of propagules in the bank per m2
<i>Alisma gramineum</i>	1	0.01	0	0
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	11	0.71	24	561
<i>Callitriche brutia</i>	0	0	2	2
<i>Callitriche hamulata</i>	2	0.33	21	234
<i>Ceratophyllum demersum</i>	9	0.71	5	8
<i>Chara braunii</i>	5	0.67	25	412
<i>Chara globularis</i>	0	0	1	1
<i>Chara vulgaris</i>	0	0	1	0.5
<i>Damasonium alisma</i>	1	0.003	0	0
<i>Elatine alsinastrum</i>	7	1.25	15	58
<i>Elatine hexandra</i>	2	0.10	17	494
<i>Elatine hydropiper</i>	2	0.30	12	144
<i>Eleocharis acicularis</i>	6	0.79	24	263
<i>Glyceria fluitans</i>	4	0.12	3	1
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	2	0.01	1	0.5
<i>Juncus articulatus</i>	0	0	15	75
<i>Lemna minor</i>	15	0.59	21	212
<i>Lindernia procumbens</i>	0	0	1	2
<i>Ludwigia palustris</i>	10	0.81	14	286
<i>Luronium natans</i>	1	0.09	0	0
<i>Marsilea quadrifolia</i>	1	0.02	0	0
<i>Mentha aquatica</i>	4	0.03	0	0
<i>Myriophyllum spicatum</i>	9	4.48	6	4
<i>Najas marina</i>	15	7.12	15	40
<i>Najas minor</i>	13	0.78	16	66
<i>Nitella flexilis</i>	4	0.17	7	16
<i>Nitella gracilis</i>	1	0.04	6	78
<i>Nitella tenuissima</i>	1	0.12	11	43
<i>Nymphoides peltata</i>	6	2.23	1	1
<i>Oenanthe aquatica</i>	6	1.24	20	55
<i>Polygonum amphibium</i>	18	0.94	0	0
<i>Potamogeton acutifolius</i>	4	0.77	3	6
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	0	0	3	2
<i>Potamogeton crispus</i>	12	0.80	5	3
<i>Potamogeton gramineus</i>	6	0.31	0	0
<i>Potamogeton lucens</i>	6	0.24	1	0.5
<i>Potamogeton natans</i>	2	0.10	0	0
<i>Potamogeton nodosus</i>	11	1.00	6	13
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	5	0.59	11	12
<i>Potamogeton trichoides</i>	5	0.40	5	4
<i>Potamogeton x angustifolius</i>	2	0.06	0	0
<i>Ranunculus flammula</i>	6	0.27	5	4
<i>Ranunculus peltatus</i>	10	1.85	13	10
<i>Ranunculus sceleratus</i>	0	0	8	14
<i>Riccia fluitans</i>	4	0.01	9	236
<i>Rorripa amphibia</i>	2	0.12	8	4
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	6	0.48	9	22
<i>Samolus valerandi</i>	0	0	2	0.5
<i>Sparganium angustifolium</i>	1	0.003	0	0
<i>Sparganium emersum</i>	1	0.01	22	79
<i>Spirodela polyrhiza</i>	8	0.23	8	41
<i>Trapa natans</i>	3	0.01	0	0
<i>Utricularia intermedia</i>	1	0.01	0	0
<i>Utricularia vulgaris</i> or <i>U. australis</i>	16	2.04	10	12
<i>Zannichellia palustris</i>	2	0.07	5	4

3.3.4 Relation richesse spécifique et richesse fonctionnelle

L'étude des réponses en termes de diversité spécifique et fonctionnelle aux contraintes environnementales améliore la compréhension de la relation entre habitats et communautés végétales. La richesse fonctionnelle et la richesse spécifique sont corrélées négativement avec le niveau trophique, suggérant que la compétition avec le phytoplancton exclut toutes les espèces appartenant à un même groupe fonctionnel. La richesse spécifique est corrélée positivement avec la superficie de l'étang alors que la richesse fonctionnelle ne varie pas. Cela suggère que pour un niveau trophique donné, chaque groupe fonctionnel associé est présent quelle que soit la superficie mais serait représenté par peu d'espèces dans les étangs de petite superficie et par beaucoup d'espèces dans les étangs de grande superficie. De même la richesse spécifique diminue avec l'augmentation du délai écoulé depuis le dernier assec alors que la richesse fonctionnelle ne varie pas. Cela suggère que pour un niveau trophique donné, chaque groupe fonctionnel associé est présent quelle que soit la date du dernier assec mais serait représenté par beaucoup d'espèces dans les étangs récemment asséchés et par peu d'espèces dans les étangs asséchés depuis longtemps.

La compétition entre les espèces de plantes aquatiques d'un même groupe fonctionnel serait plus forte dans les petits étangs et à un stade de succession de plusieurs années après assec, entraînant une diminution de la richesse spécifique au sein des groupes fonctionnels. L'augmentation de la compétition entre le phytoplancton et les plantes aquatiques entraînerait quant à elle, l'exclusion de la totalité des espèces du groupe fonctionnel et sa disparition de la communauté. Dans la suite de ce travail, il apparaît indispensable de tester les hypothèses présentées de manière schématique sur la figure ci-dessous (figure 13) :

Hypothèse 1 : L'augmentation de la productivité augmente la pression de compétition du phytoplancton sur les plantes aquatiques et entraîne l'exclusion de toutes les espèces appartenant à un même groupe fonctionnel.

RESULTATS

Hypothèse 2 : La succession et la diminution de la superficie augmente la pression de compétition au sein de chaque groupe fonctionnel, entraînant l'exclusion progressive d'espèces et la diminution de la richesse spécifique au sein de ce groupe.

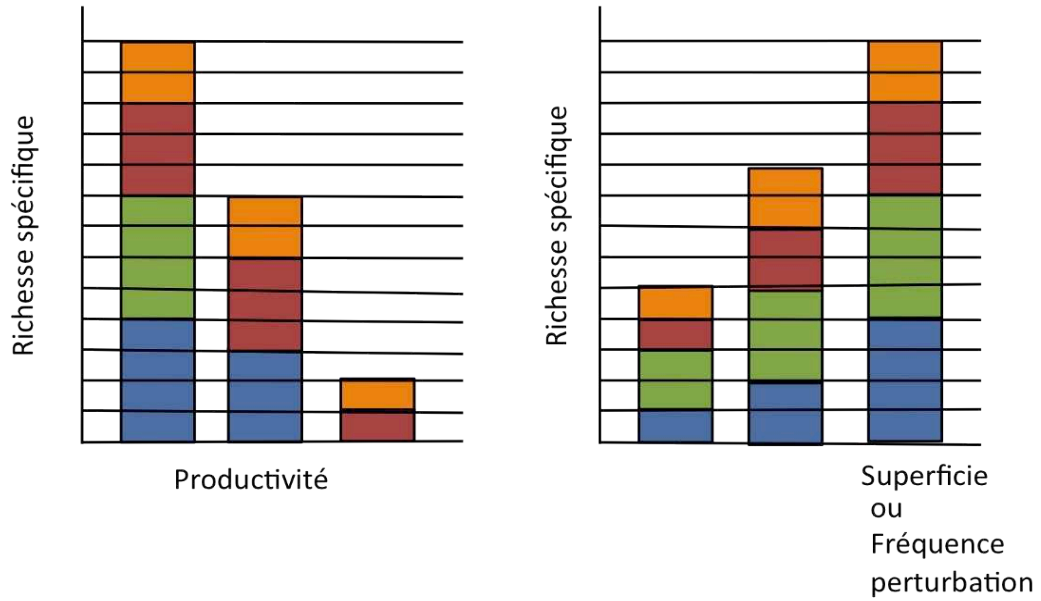


Figure 13 : Représentation hypothétique des liens entre richesse spécifique et productivité d'une part, et superficie ou fréquence des perturbations d'autre part. Chaque couleur identifie un groupe fonctionnel donné.

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

4.1 Fonctionnement des étangs

Les résultats que j'ai obtenus au cours de ma thèse concernant le fonctionnement des étangs et des communautés végétales m'ont permis de consolider un cadre conceptuel jusque-là alimenté par des études réalisées essentiellement en milieu semi-naturel, en l'enrichissant de données concernant l'impact de stress et de perturbations d'origine anthropique (figure 14).

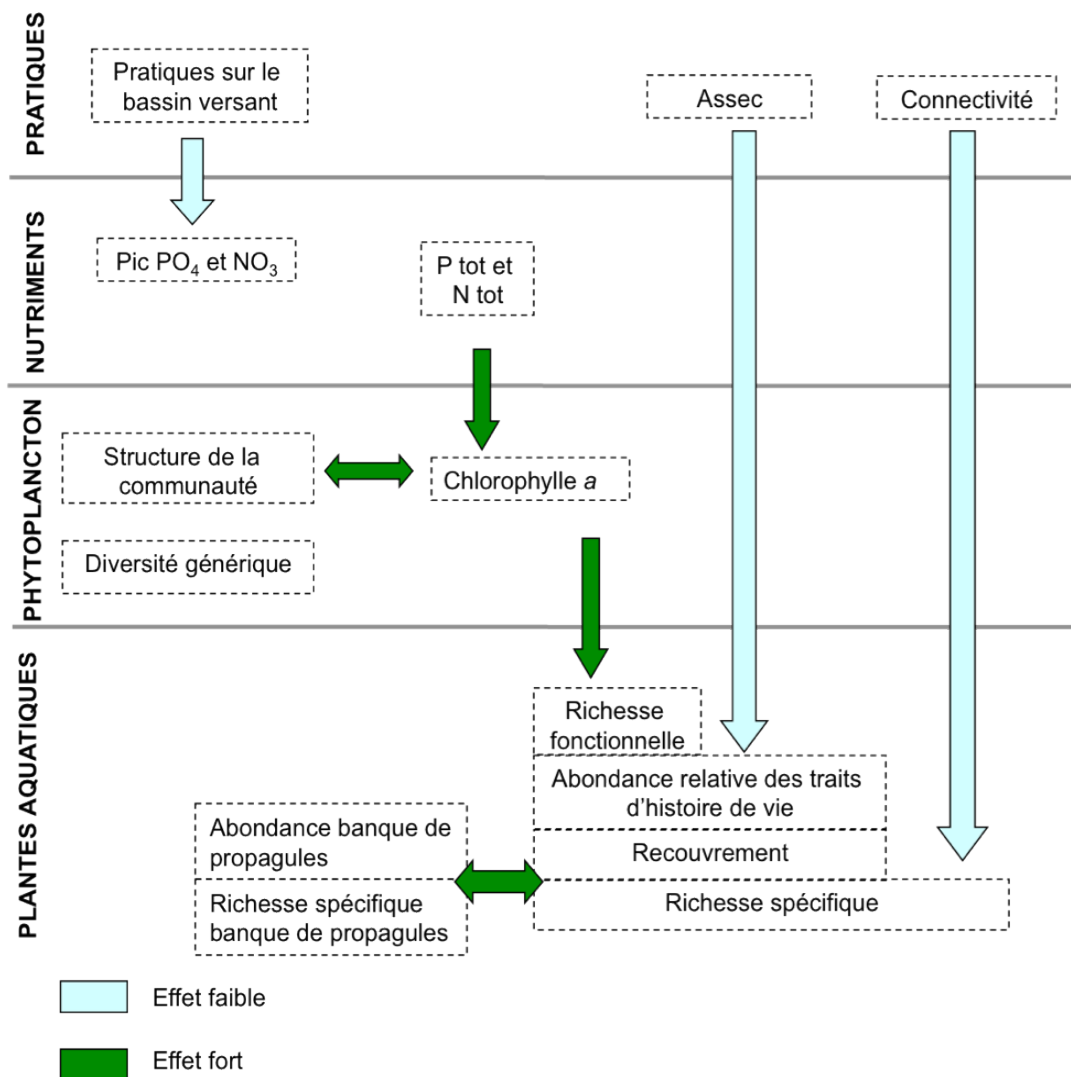


Figure 14 : Synthèse des résultats présentés dans les différents manuscrits.

J'ai contribué à démontrer que l'eutrophisation n'est pas liée de façon simple aux pratiques anthropiques du bassin versant. La principale difficulté réside dans la complexité des paysages agricoles et la détermination d'une échelle pertinente. Pour identifier le rôle de ces pratiques sur l'eutrophisation, la prise en compte du bassin versant dans son ensemble semble préférable à la considération uniquement de la zone bordant l'étang, car elle permet de mieux intégrer les pollutions potentielles (Declerck et al. 2006 ; Manuscrit A). Néanmoins, cette prise en compte se heurte à la difficulté de considérer avec précision le rôle des connexions hydriques, du fait des activités anthropiques (systèmes permettant l'ouverture, la fermeture ou la déviation des canaux ; drainages souterrains ; hauteur d'eau régissant le sens d'écoulement lorsque les pentes sont faibles).

Ces résultats ont initié de nouveaux travaux, qui intègrent les systèmes de fossés et leur rôle dans les apports en nutriments à l'échelle des réseaux d'étangs et de leur bassin versant dans sa globalité. L'étude des pollutions liées aux produits phytosanitaires permettrait d'intégrer le rôle des herbicides sur les communautés végétales, même si des résultats préliminaires ont relevé la difficulté de détecter et de tracer de tels composés dans le paysage complexe de La Dombes.

Le rôle des pratiques piscicoles n'a pas été traité de manière fine dans ce travail. Toutefois, l'impact du nourrissage complémentaire, de la fertilisation et du chaulage sur les processus d'eutrophisation fait l'objet d'une publication en cours de rédaction et montre en particulier que ces pratiques augmentent la concentration en phosphore dans le sédiment (Wezel A., Robin J., Guerin M., Arthaud F., Vallod D. Effects of shallow lake management on water quality, sediment and fish production in extensive fish culture in the Dombes region, France).

L'eutrophisation apparaît comme un facteur fortement structurant des communautés végétales.

L'augmentation de la biomasse du phytoplancton est accompagnée d'un changement de la communauté phytoplanctonique qui cependant ne modifie pas la richesse et l'équitabilité au sein des communautés. La prise en considération des dynamiques saisonnières devrait permettre une meilleure compréhension de la relation entre biomasse et diversité selon que le système atteigne ou non un équilibre (Hutchinson 1961; Roy and Chattopadhyay 2007).

Les traits fonctionnels impliqués dans l'établissement des plantes aquatiques dans des conditions de très forte turbidité induite par l'eutrophisation restent à identifier. Les graines avec beaucoup de réserves devraient augmenter l'autonomie des germinules, leur permettant de supporter plus longtemps la carence lumineuse. De même, les espèces présentant une croissance rapide et érigée des germinules pourraient atteindre plus rapidement la zone photique. Une autre stratégie pourrait consister à présenter un point de compensation faible vis à vis de la lumière (Binzer et al. 2006; Middelboe et al. 2006). Les deux premières stratégies peuvent se rapprocher de la stratégie compétitive, tandis que la dernière est plutôt caractéristique des espèces stress-tolérantes. Une approche écophysiological visant à mesurer ces 3 traits de performance des espèces avec les patrons observés des communautés est envisagée.

Mes résultats ont montré que la pratique de l'assec initie une succession des communautés des plantes aquatiques. De plus l'assec pourrait constituer une étape clef de cette succession, permettant la reproduction des espèces amphiphytes (figure 15). L'alternance de communautés d'espèces strictement aquatiques et de communautés amphiphytes générée par les assecs augmente la diversité spécifique et fonctionnelle comparativement à un système stable (Riis and Hawes 2002; Van Geest et al. 2005). La reconstitution de la banque de propagules de certaines espèces pourrait reposer sur la

phase d'assec. En effet, certaines espèces se développent abondamment en condition d'assec et produisent une grande quantité de graines (*Oenanthe aquatica*, *Juncus articulatus*, *Eleocharis ssp.*, observations personnelles). L'alternance de phases d'assec et de phases en eau pourrait être assimilée à un système source-puits non pas spatial, mais temporel, avec une forte croissance et une forte reproduction pendant la phase d'assec (source) puis une croissance faible et peu de reproduction pendant la phase en eau (puits).

Il est ainsi prévu de considérer plus systématiquement la phase d'assec dans la suite de cette étude, ce qui a déjà été fait pour certains étangs suivis de façon pluriannuelle. Quantifier la reproduction sexuée et végétative ainsi que le recrutement à partir de cette banque au cours de la succession permettrait de comprendre les mécanismes impliqués dans la dynamique temporelle de la banque de propagules.



Figure 15 : Exemple d'un étang en assec montrant la colonisation par des espèces amphiphytes (A : *Ranunculus sceleratus*, *Rorippa palustris*, É ; B : *Carex spp.*, *Juncus articulatus*, É ; C : *Polygonium spp.*, É ; © Florent Arthaud)

Les résultats de ce travail peuvent s'appliquer à de nombreux autres écosystèmes aquatiques, outre les étangs agro-piscicoles soumis à l'assèchement. Des plans d'eau caractérisés par de fortes fluctuations du niveau d'eau d'origine naturelle ou anthropique existent également en région méditerranéenne (Grèce, Turquie, Espagne) ou tempérée (Pays-Bas ; (Coops et al. 2003). Le changement climatique devrait également accentuer les fluctuations de niveau d'eau et contribuer à étendre ce phénomène à de nombreux types de zones humides, dont on ne connaît pas la vulnérabilité relative aux inondations et aux sécheresses (Scheffer and van Nes 2007; Erwin 2009).

4.2 Dynamique spatiale et temporelle : une question de référentiel

4.2.1 Dynamique temporelle : approche diachronique versus synchronique

Ce travail a permis de démontrer que la richesse spécifique des plantes aquatiques diminue au cours du temps après l'assèchement. L'assèchement agit vraisemblablement comme une perturbation initiant une succession cyclique et permet le recrutement de nombreuses espèces rudérales immédiatement après l'envolement. Au delà du patron successional moyen mis en évidence par l'analyse synchronique d'un grand nombre d'étangs, l'étude pluriannuelle de quelques étangs montre qu'il existe une variabilité autour de cette tendance moyenne, en particulier en ce qui concerne la richesse spécifique, le recouvrement des plantes aquatiques et la concentration en chlorophylle *a* (figure 16). Dans certains étangs, on observe ainsi, grâce aux suivis diachroniques dont on dispose, qu'une année floristiquement riche peut succéder à une année pauvre en espèces. Ceci suggère que d'autres facteurs, potentiellement liés aux modalités de gestion annuelle des étangs (densité de poissons, fertilisation, nourrissage), ou à la variabilité climatique interannuelle

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

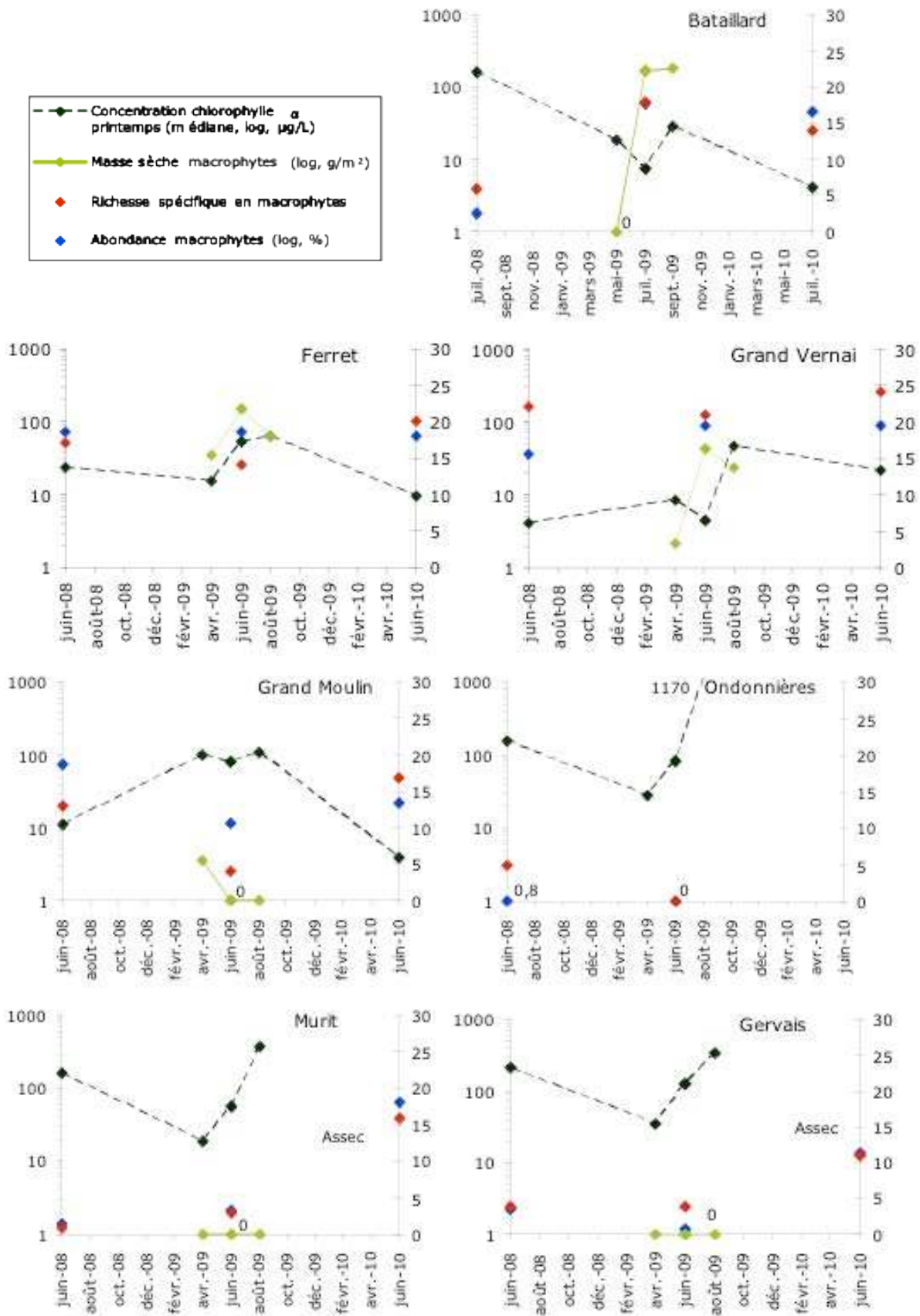


Figure 16 : Variabilité de la concentration en chlorophylle a, de la richesse spécifique et du recouvrement des plantes aquatiques dans des étangs suivis pendant plusieurs années.

(températures printanières et estivales, vent) pourraient générer de la variabilité autour du patron moyen identifié dans cette étude, et contribuer à augmenter ou diminuer la richesse spécifique une année donnée.

4.2.2 Dynamique spatiale : approche à l'échelle de la région ou du réseau

Mes résultats ont montré une diminution de la richesse spécifique des plantes aquatiques dans les étangs situés le plus en aval dans les réseaux d'étangs. Or l'hypothèse était une plus grande diversité en aval, du fait de l'augmentation de la superficie du bassin versant de l'étang et donc de l'abondance et de la diversité potentielle des propagules. Une première étude, visant à mesurer la richesse spécifique de la banque de propagules entre des étangs connectés semble montrer qu'elle est stable ou augmente d'amont en aval (sauf en fin des 2 chaînes présentées en haut de la figure 17), suggérant une dispersion croissante des propagules de l'amont vers l'aval. La dispersion pourrait être efficace, mais le recrutement des propagules dispersées pourrait être limité de manière croissante vers l'aval, du fait par exemple d'une accumulation croissante de nutriments (non démontrée à l'échelle de l'étude) ou de produits phytosanitaires, tels les herbicides (non démontrée également).

Il apparaît donc nécessaire, suite à ces premiers résultats, de suivre la dynamique successionale au sein de réseaux d'étangs, afin de mesurer l'importance des processus de dispersion spatiale et temporelle impliqués dans la structure des communautés végétales à l'échelle du paysage.

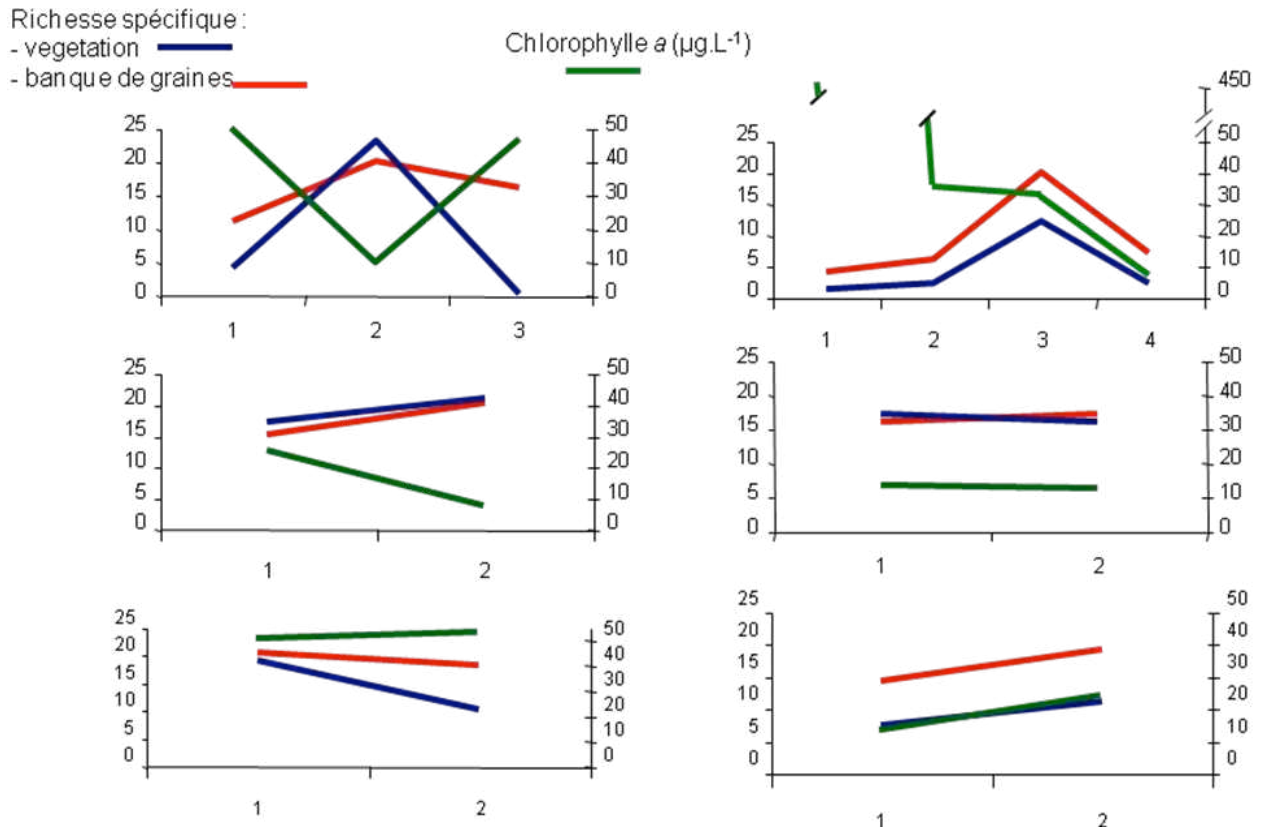


Figure 17 : Variabilité de la concentration en chlorophylle a, de la richesse spécifique des plantes aquatiques et de la banque de propagules dans des étangs appartenant à la même chaîne selon le gradient amont-aval.

4.3 Implications en termes de gestion et conservation

Les étangs d'origine anthropique sont gérés traditionnellement depuis plusieurs siècles pour répondre à l'attente des pisciculteurs, des agriculteurs et des chasseurs. A ces usages divers s'est ajouté un rôle de préservation de la biodiversité avec notamment des enjeux formalisés pour certaines régions dans le cadre de Natura 2000. De plus, en 2000, les états de l'Union européenne ont signé une directive cadre sur l'eau (DCE) qui vise à rétablir le bon état écologique de tous les milieux aquatiques d'ici 2015, sauf dérogations justifiées par des raisons techniques ou économiques. Les étangs piscicoles relèvent des masses d'eau fortement modifiées ou artificielles, pour lesquelles est demandé d'atteindre le bon potentiel

écologique (état écologique prenant en compte les pratiques anthropiques associées). En tenant compte de ce cadre réglementaire, et face à une demande sociale croissante, il convient de développer des travaux de recherche sur les outils de diagnostic de l'état des écosystèmes de type étang.

Aujourd'hui, il n'existe pas de liste définie d'indicateurs pertinents pour évaluer l'état écologique des étangs. Les connaissances manquent particulièrement sur la mise en relation d'indicateurs traduisant le fonctionnement trophique et écologique d'un étang, afin d'optimiser la biodiversité végétale et animale. En effet, les rares travaux sur ce type de plans d'eau traitent les problématiques de fonctionnement trophique (Hansson et al. 1998; Gulati and van Donk 2002; Danger et al. 2009), souvent indépendamment des indicateurs de biodiversité (Gee et al. 1997; Declerck et al. 2005; Scheffer and Van Geest 2006).

Parmi les indicateurs du niveau trophique des écosystèmes aquatiques, le dosage des nutriments dans l'eau et les sédiments (azote, phosphore, matières organiques) et de certains paramètres abiotiques (pH, oxygène dissous, calcium, sulfates) permettent de mesurer l'abondance et la biodisponibilité potentielle des éléments nutritifs (Michelutti et al. 2002; Smolders et al. 2006; Jones and Elliott 2007). Au sein des indicateurs biologiques, la caractérisation des communautés phytoplanctoniques apparaît également incontournable comme integrateur instantané du niveau trophique d'un plan d'eau, du fait de la liaison directe entre les caractéristiques physico-chimiques de la masse d'eau et la structure des communautés (Dickman et al. 2006 ; Manuscrit B). Par ailleurs, l'abondance du phytoplancton affecte fortement les plantes aquatiques (Blindow et al. 1993; Scheffer et al. 1993) qui sont des indicateurs considérés comme très pertinents pour caractériser les écosystèmes aquatiques, du fait en particulier de leur capacité à informer sur la qualité de l'eau (Schneider and Melzer 2003; Stelzer et al. 2005). De plus, les végétaux aquatiques sont des acteurs clés du fonctionnement des étangs. En tant que producteurs primaires ils fournissent de la nourriture (Lauridsen et al. 1993; Gross et al. 2001) et peuvent de plus

servir d'habitat et de refuge à beaucoup d'espèces animales (Dvořák and Bestz 1982; Stansfield et al. 1997). Les plantes aquatiques peuvent donc être considérées comme un groupe indicateur intégrateur de la biodiversité animale car la structure des différentes strates végétales caractérise chaque habitat ou mosaïque d'habitats, qui abritent eux mêmes une faune particulière.

Les résultats obtenus permettent d'approfondir les connaissances sur le fonctionnement écologique de tels milieux et de mesurer la capacité des communautés végétales à intégrer le fonctionnement écologique de ces écosystèmes. Ces indicateurs, pour être pertinents, doivent en particulier intégrer la dynamique spatiale et surtout temporelle de ces étangs, afin de donner la variabilité interannuelle liée à la succession cyclique et à l'impact des pratiques d'une année sur l'autre.

- Des indicateurs de l'impact du temps :

Les fortes variations d'une année sur l'autre, conduisent à intégrer l'étude de plusieurs indicateurs permettant d'apporter des informations sur l'ensemble des pas de temps pertinents par rapport à la dynamique de l'écosystème. L'ensemble de ces indicateurs est schématisé dans le tableau ci dessous :

Pas de temps	Court : journalier, saisonnier	Intermédiaire : annuel	Long : pluriannuel
Indicateur de dysfonctionnement écologique	- Forte concentration en chlorophylle <i>a</i> -Communauté du phytoplancton dominée par les cyanobactéries	- Forte concentration printanière en chlorophylle <i>a</i> - Faible abondance et faible richesse des plantes aquatiques	- Faible abondance et faible richesse de la banque de propagules - Abondance des groupes fonctionnels des plantes aquatiques différente de celle prédite par le niveau trophique et la dernière année d'assec
Risque d'altération écologique	Bloom phytoplanctonique → disparition des plantes aquatiques établies → mortalité des poissons	Pas de contribution à la banque de propagules → diminution du potentiel écologique	Etat d'équilibre très critique
Solution et période d'action	Immédiate - Limitation immédiate des intrants (arrêter ou diminuer le nourrissage et la fertilisation) - Aération	L'année suivante - Limitation à moyen terme des intrants (arrêter ou diminuer la fertilisation par fumier ou autre) - Mettre en assec - Diminuer la densité de poissons (et les classes de taille ou les espèces de type fouisseur)	Pendant plusieurs années - Limitation à long terme des intrants (modifier les pratiques de fertilisation et de traitement phytosanitaire sur le bassin versant) - Augmenter le rythme des assecs - Favoriser la dispersion de propagules pour rétablir un potentiel écologique - Limiter la colonisation aviaire

La banque de propagules apparaît comme un paramètre biologique plus informatif du fonctionnement des écosystèmes sur le long terme, car son contenu fait abstraction des fluctuations interannuelles de biodiversité (Bossuyt and Honnay 2006). En effet, j'ai démontré que des étangs pouvaient présenter une abondance et une richesse en plantes très faibles, mais une banque de propagules riche, et ce pour différents niveaux de chlorophylle *a*. La banque de propagules constituée peut contribuer à un retour de la biodiversité dans les sites qui apparaissent pauvres une année donnée. On peut ainsi distinguer 3 situations (Figure 18) :

- 1) Une situation où la banque et la végétation sont pauvres en espèces, ce qui témoigne d'une forte charge trophique chronique, liée à des mauvaises pratiques régulières, à l'absence d'assècs, ou à la dégradation de l'écosystème (trop d'intrants phosphatés et/ou de résidus d'herbicides résultant de l'agriculture pratiquée sur le bassin versant). Dans ces étangs, un diagnostic plus précis des causes du dysfonctionnement est à envisager par le gestionnaire.
- 2) Une situation où la banque est diversifiée, mais où la végétation en place l'année d'échantillonnage est pauvre en espèces. Il faut alors pouvoir distinguer entre 2 situations ; soit la banque est entretenue par la dispersion temporelle à partir de pics de reproduction les années favorables, soit la banque est alimentée par la dispersion spatiale (étang puits) à partir de diaspores provenant de l'amont. Dans la 1^{re} situation on peut considérer que l'étang est en bon état mais que la banque ne peut s'exprimer l'année d'échantillonnage du fait d'un ou plusieurs facteurs ayant contribué à favoriser la production phytoplanctonique et à asseoir sa dominance avant la germination de la végétation. Dans la 2^{me} situation, on peut considérer que l'étang a une forte biodiversité potentielle qui peut éventuellement s'exprimer, si le dysfonctionnement est diagnostiqué et résolu.
- 3) Une situation où la richesse spécifique est élevée dans la banque et dans la végétation. Dans cette situation, la biodiversité recensée l'année d'échantillonnage est représentative de la biodiversité potentielle du plan d'eau, et elle fournit un diagnostic pertinent de l'état écologique du plan d'eau.

Ces résultats soulignent donc l'importance, pour des étangs dont la biodiversité varie fortement d'une année sur l'autre du fait des successions liées à l'assèc et de la variabilité interannuelle liée potentiellement aux pratiques, de disposer d'un indicateur qui transcende ces variations interannuelles et donne une image à long terme de l'état de l'écosystème.

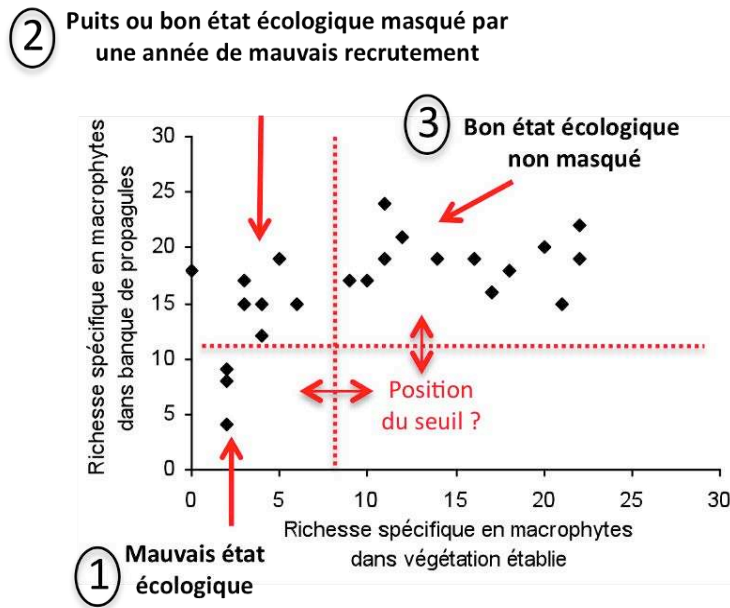


Figure 18 : Synthèse de l'approche du bon état écologique par la relation entre végétation établie et banque de propagules

- Indicateurs d'épreuve de l'espace :

Les facteurs régissant la biodiversité dans les méta-écosystèmes d'otangs agissent à 3 échelles spatiales (otangs, réseaux d'otangs et paysage ; Table 1). Par exemple α , γ_1 et γ_2 caractérisent respectivement la richesse spécifique au sein d'un otang, d'un réseau, ou d'un paysage. À l'échelle de l'otang, la richesse α dépend des pratiques de cet otang. Les contrastes de biodiversité entre réseaux (β_2) résultent des différences de pratiques, de gestion du bassin versant à l'échelle du paysage ou de la région. Parmi les otangs d'un réseau, les contrastes de biodiversité inter-otangs (β_1) résultent des différences de pratiques, de gestion du bassin versant et des différences de morphologie entre otangs du réseau.

	Etang	Réseau d'étangs	Paysage
Diversité intra	α	γ_1	γ_2
Diversité inter	β_1	β_2	
Facteurs régissant la biodiversité	Fréquence d'assec Morphologie de l'étang et contexte environnemental	Pratiques sur le bassin versant	Histoire des pratiques
	Pratiques piscicoles et agricoles	Hydrologie et connectivité	Climat

Table 1 : Relation facteurs de contrôle et biodiversité dans les étangs à différentes échelles spatiales. La diversité observée dans un étang donne résulte de l'addition des facteurs agissant à cette échelle et aux échelles supérieures.

La prise en compte de la banque de propagules comme indicateur du potentiel écologique peut s'appliquer aux 3 entités spatiales en fonction de l'effet de la connectivité sur la dispersion des propagules (figure 19) :

1) Le potentiel écologique peut s'exprimer à l'échelle de l'étang dans le cas où il y a peu de dispersion de propagules entre les étangs. L'étang est défini avec un mauvais potentiel écologique lorsque la richesse de la banque est faible (α), indépendamment de l'état écologique des étangs à proximité.

2) Le potentiel écologique peut s'exprimer à l'échelle du réseau dans le cas où il y a une forte dispersion entre les étangs d'un même réseau mais pas entre réseaux. Le réseau est considéré comme ayant un mauvais potentiel écologique lorsque la totalité des étangs du réseau présentent une faible richesse de leur banque de propagules (γ_1).

3) Le potentiel écologique peut s'exprimer à l'échelle de la région dans le cas où il y a une forte dispersion entre les réseaux d'étangs. La région a un mauvais potentiel écologique,

lorsque la totalité des étangs de la région ont une faible richesse de leur banque de propagules (γ_2).

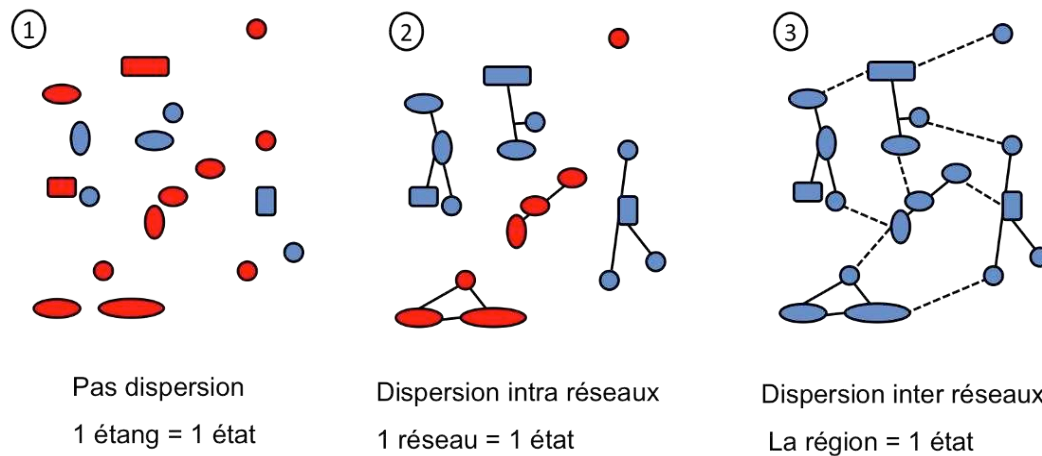


Figure 19 : Détermination de l'échelle spatiale pertinente pour exprimer le bon (bleu) ou le mauvais (rouge) potentiel écologique en fonction de la dispersion de propagules entre les étangs d'un même réseau (trait plein) et entre les étangs de réseaux différents (trait pointillé).

Rareté et statut de conservation des espèces

L'étude de la rareté n'est pas tout abordée dans notre travail car elle est reconnue comme peu indicatrice du fonctionnement des écosystèmes, même si les espèces rares peuvent intervenir dans le turn-over des communautés et favoriser leur stabilité et leur résilience (Lyons et al. 2005).

Cependant la compréhension des mécanismes régissant l'occurrence des espèces rares peut contribuer à mieux contrôler le risque d'extinction des espèces, dont les pratiques agricoles sont une cause majeure, en particulier dans les écosystèmes aquatiques qui abritent un grand nombre d'espèces dans de faibles superficies (MacAllsiter et al. 1997). La région d'étude, La Dombes, comporte une trentaine d'espèces considérées comme rares et associées aux milieux humides (espèces prioritaires au titre de Natura 2000 et espèces protégées par la législation française), dont une grande partie sont habituellement associées aux vasières oligotrophes (figure 20 ; Broyer et al. 1997).



Figure 20 : *Marsilea quadrifolia* (Marsilienne à quatre feuilles, gauche) et *Damasonium alisma* (Damasonium en toile, droite), deux espèces observées dans les étangs échantillonnés et faisant partie de l'Annexe 1 de la Protection nationale française (© Florent Arthaud)

La pratique de l'assèchement dans des systèmes eutrophes favorise la création de niches au sein desquelles la pression de compétition est faible, ce qui permettrait le maintien de telles espèces. La disjonction entre la niche décrite par les naturalistes, souvent sur des critères purement spatiaux et une échelle spatiale réduite, et celle décrite par les écologues qui intègrent la dimension temporelle de la niche, identifiée de manière théorique par les travaux de Keddy (Wisheu and Keddy 1992), a déjà été démontrée pour d'autres espèces rares aquatiques (Greulich et al. 2000a; Greulich et al. 2000b) et pourrait être vérifiée également pour certaines espèces rares des étangs de Dombes.

Des travaux en cours (collaboration avec des membres de la Haute Ecole du Paysage, d'Ingénierie et d'Architecture de Genève (Suisse) et de l'Université de Stellenbosch (Afrique du Sud)) abordent l'effet de l'intégration du statut de protection des espèces dans les indicateurs et la valeur de conservation chez les plantes aquatiques et les macro-invertébrés des étangs (Rosset V., Simaika J.P., Arthaud F., Bornette G., Samways M.J., Oertli B., Vallod D. Comparative performance of scoring methods used in the assessment of conservation value of biodiversity in ponds and small lakes).

Conclusion

Concilier biodiversité et activités agricoles

La conservation de la biodiversité est indissociable des activités agricoles en raison de leur rôle historique dans la structuration des milieux et la diversité des paysages. Le débat relatif à l'impact de l'agriculture sur la biodiversité se focalise principalement sur les effets de l'intensification des pratiques, associés à l'emploi de fertilisants minéraux et de pesticides de synthèse, et par une "simplification" des paysages agricoles résultant de la spécialisation des systèmes de production. De nombreuses études considérant les effets des pratiques agricoles et des caractéristiques des paysages sur la diversité d'une large gamme d'organismes vivants confirment l'impact important de l'agriculture sur la biodiversité à différentes échelles spatiales (Le Roux et al. 2008). Cependant, des modes de production moins intensifs peuvent avoir des effets bénéfiques sur la biodiversité qui s'expliquent par un régime de perturbations intermédiaire et une plus grande hétérogénéité des agro-systèmes.

Le maintien d'une mosaïque paysagère dynamique est donc un élément déterminant pour la préservation de la biodiversité dans les paysages agricoles, contrairement à une homogénéisation spatiale et temporelle des pratiques pouvant entraîner une diminution de la biodiversité qui devient difficilement réversible.

References

- Andersen RA (2005) *Algal culturing techniques: A book for all phycologists*. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- Bakker JP, Poschlod P, Strykstra RJ, Bekker RM, Thompson K (1996) Seed bank and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica* 45 (4):461-490.
- Baldwin DS, Mitchell AM (2000) The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems : a synthesis. *Regulated Rivers : Research & Management* 16:457-467.
- Baraloto C, Forget P (2007) Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *Am J Bot* 94:901-911.
- Barko JW, James WF (1998) Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. *Ecol Stud* 131:197-214.
- Barko JW, Smart RM (1981) Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquat Bot* 10:339-352.
- Barko JW, Smart RM (1986) Sediment-Related Mechanisms of Growth Limitation in Submersed Macrophytes. *Ecology* 67 (5):1328-1340.
- Barrat-Segretain M-H, Bornette G, Hering-Vilas-Bô as A (1998) Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquat Bot* 60 (3):201-211.
- Barrat-Segretain MH (1996) Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Plant Ecol* 123 (1):13-37.
- Barrat-Segretain MH (2004) Growth of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* in monocultures and mixture under different light and nutrient conditions. *Archiv für Hydrobiologie* 161:133-144.
- Beisner BE (2001) Plankton community structure in fluctuating environments and the role of productivity. *Oikos* 95 (3):496-510.
- Beisner BE, Peres-Neto PR, Lindström ES, Barnett A, Longhi ML (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87 (12):2985-2991.
- Beklioglu M, Moss B (1996) Mesocosm experiments on the interaction of sediment influence, fish predation and aquatic plants with the structure of phytoplankton and zooplankton communities. *Freshw Biol* 36 (2):315-325.
- Binzer T, Sand-Jensen K, Middelboe AL (2006) Community photosynthesis of aquatic macrophytes. *Limnol Oceanogr* 51:2722-2733.
- Blindow I (1987) The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes – the neutral substrate hypothesis tested. *Aquat Bot* 29 (2):157-168.
- Blindow I, Andersson G, Hargeby A, Johansson S (1993) Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshw Biol* 30 (1):159-167.
- Boedeltje G, Bakker JP, Bekker RM, Van Groenendael JM, Soesbergen M (2003) Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *J Ecol* 91 (5):855-866.
- Boedeltje G, Ozinga WA, Prinzing A (2008) The trade-off between vegetative and generative reproduction among angiosperms influences regional hydrochorous propagule pressure. *Glob Ecol Biogeogr* 17 (1):50-58.
- Boedeltje G, Smolders AJP, Roelofs JGM, Van Groenendael JM (2001) Constructed shallow zones along navigation canals: vegetation establishment and change in relation to environmental characteristics. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11 (6):453-471.
- Boedeltje GER, Bakker JP, Ten Brinke A, Van Groenendael JM, Soesbergen M (2004) Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92 (5):786-796.
- Bonis A, Lepart J, Grillas P (1995) Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74:81-92.
- Bornette G, Amoros C, Lamouroux N (1998) Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* 39 (2):267-283.

REFERENCES

- Bornette G, Henry C, Barrat M-H, Amoros C (1994) Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhine River and its floodplain. *Freshw Biol* 31 (3):487-505.
- Bornette G, Large A (1995) Groundwater-surface water ecotones at the upstream part of confluences in former river channels. *Hydrobiologia* 310 (2):123-137.
- Bornette G, Piegay H, Cittero A, Amoros C, Godreau V (2001) Aquatic plant diversity in four river floodplains : a comparison at two hierarchical levels. *Biodiversity and Conservation* 10:1693-1701.
- Bornette G, Puijalon S (2009) Macrophytes: Ecology of Aquatic Plants. *Encyclopedia of Life Sciences*.
- Bornette G, Tabacchi E, Hupp C, Puijalon S, Rostan JC (2008) A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshw Biol* 53 (8):1692-1705.
- Bossuyt B, Hermy M (2001) Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography* 24:225-238.
- Bossuyt B, Heyn M, Hermy M (2002) Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecol* 162 (1):33-48.
- Bossuyt B, Honnay O (2006) Interactions between plant life span, seed dispersal capacity and fecundity determine metapopulation viability in a dynamic landscape. *Landsc Ecol* 21 (8):1195-1205.
- Bossuyt B, Honnay O (2008) Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science* 19:875-884.
- Boylan CW, Sheldon RB (1976) Submergent Macrophytes: Growth Under Winter Ice Cover. *Science* 194 (4267):841-842.
- Breukelaar AW, Lammens E, Breteler J, Tatrai I (1994) Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll *a*. *Freshw Biol* 32 (1):113-121.
- Brock MA, Nielsen DL, Shiel RJ, Green JD, Langley JD (2003) Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology* 48 (7):1207-1218.
- Broyer J, Curtet L, Maillier S, Bove J-J (1997) Incidences de la gestion des étangs piscicoles de la Dombes sur la flore aquatique remarquable. *Ecologie* 28:323-336.
- Caballero I, Olano JM, Loidi J, Escudero A (2008) A model for small-scale seed bank and standing vegetation connection along time. *Oikos* 117:1788-1795.
- Cadotte MW (2007) Competition-colonization trade offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88 (4):823-829.
- Calcagno V, Mouquet N, Jarne P, David P (2006) Coexistence in a metacommunity: the competition-colonization trade-off is not dead. *Ecol Lett* 9 (8):897-907.
- Canfield DE, Langeland KA, Linda SB, Haller WT (1985) Relations between water transparency and maximum depth of macrophyte colonization in lakes. *J Aquat Plant Manag* 23:25-28.
- Capers RS, Selsky R, Bugbee GJ (2010) The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biology* 55 (5):952-966.
- Cardinale BJ, Hillebrand H, Charles DF (2006) Geographic patterns of diversity in streams are predicted by a multivariate model of disturbance and productivity. *Journal of Ecology* 94 (3):609-618.
- Carlsson P, Granéli E (1999) Effects of N:P:Si ratios and zooplankton grazing on phytoplankton communities in the northern Adriatic Sea. II. Phytoplankton species composition. *Aquat Microb Ecol* 18 (1):55-65.
- Casanova MT, Brock MA (2000) How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147 (2):237-250.
- Chambers PA (1987) Nearshore occurrence of submersed aquatic macrophytes in relation to wave action. *Can J Fish Aquat Sci* 44:1666-1669.
- Chambers PA, Kalff J (1985) The influence of sediment composition and irradiance on the growth and morphology of *Myriophyllum spicatum* L. *Aquat Bot* 22 (3-4):253-263.
- Chesson P (1994) Multispecies Competition in Variable Environments. *Theor Popul Biol* 45 (3):227-276.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31 (1):343-366.
- Chumchal MM, Nowlin WH, Drenner RW (2005) Biomass-dependent effects of common carp on water quality in shallow ponds. *Hydrobiologia* 545 (1):271-277.
- Colasanti RL, Hunt R, Askew AP (2001) A self-assembling model of resource dynamics and plant growth incorporating plant functional types. *Funct Ecol* 15 (5):676-687.
- Collins B, Wein G, Philippi T (2001) Effects of disturbance intensity and frequency on early old-field succession. *Journal of Vegetation Science* 12 (5):721-728.
- Combroux I, Bornette G, Amoros C (2002) Plant regenerative strategies after a major disturbance: The case of a riverine wetland restoration. *Wetlands* 22:234-246.

- Combroux I, Bomette G, Willby N, Amoros C (2001) Regenerative strategies of aquatic macrophytes in flood disturbed habitats: the role of the propagule bank. *Archiv fur Hydrobiologie* 152:215-235.
- Combroux ICS, Bomette G (2004) Propagule banks and regenerative strategies of aquatic plants. *J Veg Sci* 14:13-20.
- Connell JH (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42:710-723.
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144.
- Connor EF, McCoy ED (1979) The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. *The American Naturalist* 113 (6):791.
- Coops H, Beklioglu M, Crisman TL (2003) The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems-workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506-509:23-27.
- Coops H, Hanganu J, Tudor M, Oosterberg W (1999) Classification of Danube Delta lakes based on aquatic vegetation and turbidity *Hydrobiologia* 415:187-191.
- Cottenie K, Michels E, Nuytten N, De Meester L (2003) Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84 (4):991-1000.
- Cottingham KL, Knight SE, Carpenter SR, Cole JJ, Pace ML, Wagner AE (1997) Response of phytoplankton and bacteria to nutrients and zooplankton : a mesocosm experiment. *J Plankton Res* 19 (8):995-1010.
- Coutris C, Merlina G, Silvestre J, Pinelli E, Elger A (2010) Can we predict community-wide effects of herbicides from toxicity tests on macrophyte species? *Aquatic Toxicology* In Press, Corrected Proof.
- Crossley MN, Dennison WC, Williams RR, Wearing AH (2002) The interaction of water flow and nutrients on aquatic plant growth. *Hydrobiologia* 489 (1):63-70.
- Dagnelie P (2007) *Statistique théorique et appliquée : Tome 2, Inférence statistique à une et à deux dimensions*. De Boeck Université Bruxelles.
- Dahlgren JP, Ehrlén J (2005) Distribution patterns of vascular plants in lakes – the role of metapopulation dynamics. *Ecography* 28 (1):49-58.
- Dakos V, van Nes E, Donangelo R, Fort H, Scheffer M (2010) Spatial correlation as leading indicator of catastrophic shifts. *Theoretical Ecology* 3 (3):163-174.
- Danger M, Lacroix Gr, Křř S, Ndour EH, Corbin D, Lazzaro X (2009) Food-web structure and functioning of temperate and tropical lakes: A stoichiometric viewpoint. *Ann Limnol - Int J Lim* 45 (1):11-21.
- Davies B, Biggs J, Williams P, Whitfield M, Nicolet P, Sear D, Bray S, Maund S (2008) Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 125 (1-4):1-8.
- Dawson FH, Kern-Hansen U (1979) The effect of natural and artificial shade on the macrophyte of lowland streams and the use of shade as a management technique. - *Internationale. Revue gesamten Hydrobiologie* 64:437-455.
- De Meester L, Declerck S, Stoks R, Louette G, Van De Meutter F, De Bie T, Michels E, Brendonck L (2005) Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15 (6):715-725.
- Declerck S, De Bie T, Ercken D, Hampel H, Schrijvers S, Van Wichelen J, Gillard V, Mandiki R, Losson B, Bauwens D, Keijers S, Vyverman W, Goddeeris B, De meester L, Brendonck L, Martens K (2006) Ecological characteristics of small farmland ponds: Associations with land use practices at multiple spatial scales. *Biol Conserv* 131 (4):523-532.
- Declerck S, Vandekerkhove J, Johansson L, Muylaert K, Conde-Porcuna JM, van der Gucht K, Perez-Martinez C, Lauridsen T, Schwenk K, Zwart G, Rommens W, Lopez-Ramos J, Jeppesen E, Vyverman W, Brendonck L, De meester L (2005) Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86 (7):1905-1915.
- Dennison WC, Orth RJ, Moore KA, Stevenson JC, Carter V, Kollar S, Bergstrom PW, Batiuk RA (1993) Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. Habitat requirements as barometers of Chesapeake Bay health. *Bioscience* 43:86-94.
- Devlaeminck R, Bossuyt B, Hemy M (2005) Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecol* 176 (1):1-17.
- Dickman E, Vanni M, Horgan M (2006) Interactive effects of light and nutrients on phytoplankton stoichiometry. *Oecologia* 149 (4):676-689.
- Dickson TL, Foster BL (2008) The relative importance of the species pool, productivity and disturbance in regulating grassland plant species richness : a field experiment. *Journal of Ecology* 96 (5):937-946.

REFERENCES

- Dugdale TM, De Winton MD, Clayton JS (2001) Burial limits to the emergence of aquatic plant propagules. *N Z J Mar Freshw Res* 35:147-153.
- Dvořák J, Bestz EPH (1982) Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia* 95 (1):115-126.
- Elliott JA, Irish AE, Reynolds CS (2001) The effects of vertical mixing on a phytoplankton community : a modelling approach to the intermediate disturbance hypothesis. *Freshw Biol* 46:1291-1297.
- Elliott JA, Irish AE, Reynolds CS, Tett P (1999) Sensitivity analysis of PROTECH, a new approach in phytoplankton modelling. *Hydrobiologia* 414:45-51.
- Eriksson PG, Weisner SEB (1999) An experimental study on effects of submersed macrophytes on nitrification and denitrification in ammonium-rich aquatic systems. *Limnol Oceanogr* 44:1993-1999.
- Erwin K (2009) Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. *Wetl Ecol Manag* 17 (1):71-84.
- Figuerola J, Green AJ (2002) Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshw Biol* 47 (3):483-494.
- Finlay BJ (2002) Global dispersal of free-living microbial Eukaryote species. *Science* 296:1061-1063.
- Funes G, Basconcelo S, Díaz S, Cabido M (2001) Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. *Austral Ecol* 26 (2):205-212.
- Furey PC, Nordin RN, Mazumder A (2004) Water Level Drawdown Affects Physical and Biogeochemical Properties of Littoral Sediments of a Reservoir and a Natural Lake. *Lake Reservoir Manag* 20:280-295.
- Ganade G, Westoby M (1999) Seed mass and the evolution of early-seedling etiolation. *Am Nat* 154:469-480.
- Gauss GF (1934) *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Gee JHR, Smith BD, Lee KM, Griffiths SW (1997) The ecological basis of freshwater pond management for biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 7 (2):91-104.
- Gioria M, Schaffers A, Bacaro G, Feehan J (2010) The conservation value of farmland ponds: Predicting water beetle assemblages using vascular plants as a surrogate group. *Biol Conserv* 143:1125-1133.
- Gopal B, Sharma KP (1990) Ecology of plant populations. In: Gopal B (ed) *Ecology and management of aquatic vegetation in the Indian Subcontinent*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp 79-105.
- Greulich S, Barrat-Segretain M-H, Borette G (2001) Basal rosette or floating leaf canopy Ð an example of plasticity in a rare aquatic macrophyte. *Hydrobiologia* 448 (1):53-59.
- Greulich S, Borette G (1999) Competitive abilities and related strategies in four aquatic plant species from an intermediately disturbed habitat. *Freshw Biol* 41 (3):493-506.
- Greulich S, Borette G, Amoros C (2000a) Persistence of a rare aquatic species along gradients of disturbance and sediment richness. *J Veg Sci* 11 (3):415-424.
- Greulich S, Borette G, Amoros C, Roelofs JGM (2000b) Investigation on the fundamental niche of a rare species : an experiment on establishment of *Luronium natans*. *Aquat Bot* 66:209-224.
- Grime JP (1973) Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242 (5396):344-347.
- Grime JP (2001) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Second edition. John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Grime JP (2002) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Second edition. John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (1990) *The abridged comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London, U.K.
- Gross EM, Johnson RL, Hairston Jr NG (2001) Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore <small>Acentria ephemerella</small> (Lepidoptera). *Oecologia* 127 (1):105-114.
- Gross K, Cardinale BJ (2007) Does species richness drive community production or vice versa? Reconciling historical and contemporary paradigms in competitive communities, vol 170. University of Chicago Press, Chicago, IL, ETATS-UNIS.
- Grubb PJ (1985) Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. In: White J (ed) *The population structure of vegetation*. Junk, Dordrecht, The Netherlands, pp 595-620.
- Gulati RD, van Donk E (2002) Lakes in the Netherlands, their origin, eutrophication and restoration: state-of-the-art review. *Hydrobiologia* 478 (1):73-106.
- Halen H, Rosade Couoh J-L, Micha J-C, Meyer J (1991) Caractéristiques et fonctionnement d'un écosystème agro-piscicole aménagé dans les marais du Tabasco (Mexique). Projet " Camellones chontales " de Tuca. Presses universitaires de Namur, Namur, Belgium.

- Hanski I (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38:210-221.
- Hansson L-A, Annadotter H, Bergman E, Hamrin SF, Jeppesen E, Kairesalo T, Luokkanen E, Nilsson P-Å, Sjöndergaard M, Strand J (1998) Biomanipulation as an Application of Food-Chain Theory: Constraints, Synthesis, and Recommendations for Temperate Lakes. *Ecosystems* 1 (6):558-574.
- Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *Science* 131:1292-1297.
- Hargeby A, Andersson G, Blindow I, Johansson S (1994) Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 279/280:83-90.
- Hargeby A, Blindow I, Hansson L-A (2004) Shifts between clear and turbid states in a shallow lake: multi-causal stress from climate, nutrients and biotic interactions. *Archiv für Hydrobiologie* 161:433-454.
- Harris GD (1986) *Phytoplankton ecology: Structure, function and fluctuation*. Chapman & Hall, New York.
- Harris GP (1978) *Photosynthesis, productivity and growth, the physiological ecology of phytoplankton*. Schweizerbart, Stuttgart, German.
- Havens KE, Jin K-R, Rodusky AJ, Sharfstein B, Brady MA, East TL, Iricanin N, James RT, Harwell MC, Steinman AD (2001) Hurricane Effects on a Shallow Lake Ecosystem and Its Response to a Controlled Manipulation of Water Level. *TheScientificWorldJOURNAL* 1:44-70.
- Heaney SI, Butterwick C (1985) Comparative mechanisms of algal movement in relation to phytoplankton production. *Contrib Mar Sci* 27:114-134.
- Herb WR, Stefan HG (2006) Seasonal growth of submersed macrophytes in lakes: The effects of biomass density and light competition. *Ecol Model* 193 (3-4):560-574.
- Herny M, Honnay O, Firbank L, Grashof-Bokdam C, Lawesson JE (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biol Conserv* 91 (1):9-22.
- Hilt S, Gross EM (2008) Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes? *Basic Appl Ecol* 9 (4):422-432.
- Hözel N, Otte A (2004) Inter-annual variation in the soil seed bank of flood-meadows over two years with different flooding patterns *Plant Ecology* 174:279-291.
- Hoover RB, Hoyle F, Wickramasinghe NC, Hoover MJ, Al-Mufti S (1999) Diatoms on Earth, Comets, Europa and in Interstellar Space. *Astrophysics and space science* 268:197-224.
- Hopfensperger KN (2007) A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos* 116:1438-1448.
- Hubbel SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Huisman J, Jonker RR, Zonneveld C, Weissing FJ (1999) Competition for light between phytoplankton species: experimental tests of mechanistic theory. *Ecology* 80 (1):211-222.
- Huisman J, Sharples J, Stroom JM, Visser PM, Kardinaal WEA, Verspagen JMH, Sommeijer B (2004) Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology* 85 (11):2960-2970.
- Huisman J, Weissing FJ (1994) Light-Limited Growth and Competition for Light in Well-Mixed Aquatic Environments: An Elementary Model. *Ecology* 75 (2):507-520.
- Huot Y, Babin M, Bruyant F, Grob C, Twardowski MS, Claustre H (2007) Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies ? *Biogeosciences Discussions* 4:707-745.
- Huston M (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113:81-101.
- Huston MA (1994) *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University, Cambridge, U.K.
- Hutchinson GE (1961) The paradox of the plankton. *Am Nat* 882:137-145.
- Hutchinson GE (1975) *A Treatise on Limnology: Limnological botany*. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- James TR, Chimney MJ, Sharfstein BE, Daniel R, Schottler SP, East T, Jin K-R (2008) Hurricane effects on a shallow lake ecosystem, Lake Okeechobee, Florida (USA). *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 172:273-287.
- Jeppesen E, Jensen JP, Sjöndergaard M, Lauridsen T (1999) Trophic dynamics in turbid and clearwater lakes with special emphasis on the role of zooplankton for water clarity. *Hydrobiologia* 408-409 (0):217-231.
- Jeppesen E, Jensen JP, Sjöndergaard M, Lauridsen T, Landkildehus F (2000) Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshw Biol* 45:201-218.

REFERENCES

- Jian Y, Li B, Wang J, Chen J (2003) Control of turion germination in *Potamogeton crispus*. *Aquat Bot* 75 (1):59-69.
- Jiang M, Kadono Y (2001) Seasonal growth and reproductive ecology of two threatened aquatic macrophytes, *Blyxa aubertii* and *B. echinosperma* (Hydrocharitaceae), in irrigation ponds of south-western Japan. *Ecol Res* 16 (2):249-256.
- Johnson L, Gage S (1997) Landscape approaches to the analysis of aquatic ecosystems. *Freshw Biol* 37 (1):113-132.
- Jones ID, Elliott JA (2007) Modelling the effects of changing retention time on abundance and composition of phytoplankton species in a small lake. *Freshw Biol* 52:988-997.
- Jutila HM (2001) Effect of flooding and draw-down disturbance on germination from a seashore meadow seed bank. *Journal of Vegetation Science* 12 (5):729-738.
- Kardinaal WEA, Janse I, Kamst-van Agterveld MP, Meima M, Snoek J, Mur LR, Huisman J, Zwart G, Visser PM (2007) *Microcystis* genotype succession in relation to microcystin concentrations in freshwater lakes. *Aquat Microb Ecol* 48:1-12.
- Kautsky L (1988) Life strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos* 53:126-135.
- Kawecki TJ, Stearns SC (1993) The evolution of life histories in spatially heterogeneous environments: Optimal reaction norms revisited. *Evol Ecol* 7 (2):155-174.
- Keddy PA (1983) Shoreline Vegetation in Axe Lake, Ontario: Effects of Exposure on Zonation Patterns. *Ecology* 64 (2):331-344.
- Keddy PA (1992) A pragmatic approach to functional ecology. *Funct Ecol* 6:621-626.
- Keddy PA (2007) *Plant and Vegetation, Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Keeley J (1998) CAM photosynthesis in submerged aquatic plants. *The Botanical Review* 64 (2):121-175.
- Kilham P, Kilham SS, Hecky RE (1986) Hypothesized resource relationships among African planktonic diatoms. *Limnol Oceanogr* 31:1169-1181.
- Kilham SS, Kreeger DA, Lynn SG, Goulden CE, Herrera L (1998) COMBO : a defined freshwater culture medium for algae and zooplankton. *Hydrobiologia* 377:147-159.
- Kitajima K, Tilman D (1996) Seed banks and seedling establishment on an experimental productivity gradient. *Oikos* 76:381-391.
- Klausmeier CA, Litchman E (2001) Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnol Oceanogr* 46:1998-2007.
- Klimešová J, Klimeš L (2007) Bud banks and their role in vegetative regeneration- A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 8:115-129.
- Klimkowska A, Bekker RM, van Diggelen R, Kotowski W (2010) Species trait shifts in vegetation and soil seed bank during fen degradation. *Plant Ecol* 206:59-82.
- Klimkowska A, Van Diggelen R, Den Held S, Brienen R, Verbeek S, Vegelin K (2009) Seed production in fens and fen meadows along a disturbance gradient. *Appl Veg Sci* 12 (3):304-315.
- Koehl MA (1999) Ecological biomechanics of benthic organisms: life history, mechanical design and temporal patterns of mechanical stress. *J Exp Biol* 202:3469-3476.
- Kondoh M (2001) Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the Royal Society of London* 268:269-271.
- Kömer S, Nicklisch A (2002) Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes. *J Phycol* 38 (5):862-871.
- Kristiansen J (1996) Dispersal of freshwater algae - a review. *Hydrobiologia* 366:151-157.
- Kronvang B, Jeppesen E, Conley DJ, Martin S, Larsen SE, Ovesen NB, Carstensen J (2005) Nutrient pressures and ecological responses to nutrient loading reductions in Danish streams, lakes and coastal waters. *Journal of Hydrology* 304:274-288.
- Kruk C, Huszar VLM, Peeters ETHM, Bonilla S, Costa L, Lüring M, Reynolds CS, Scheffer M (2009) A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshw Biol* 55 (3):614-627.
- Krutz LJ, Sensemah SA, Zablutowicz RM, Matocha MA (2005) Reducing herbicide runoff from agricultural fields with vegetative filter strips: a review *Weed Science* 53:353-367.
- Kufel L, Kufel I (2002) *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes—a review. *Aquat Bot* 72 (3-4):249-260.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91 (1):299-305.
- Laliberté E, Shipley B (2010) FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-9.

- Lamb EG, Cahill JE (2006) Consequences of differing competitive abilities between juvenile and adult plants. *Oikos* 112:502-512.
- Lauridsen TL, Jeppesen E, Andersen F⁻ (1993) Colonization of submerged macrophytes in shallow fish manipulated Lake Væng: impact of sediment composition and waterfowl grazing. *Aquat Bot* 46 (1):1-15.
- Lauridsen TL, Jeppesen E, Søndergaard M (1994) Colonization and succession of submerged macrophytes in shallow Lake Væng during the first five years following fish manipulation. *Hydrobiologia* 275-276 (1):233-242.
- Lauridsen TL, Peder Jensen J, Jeppesen E, Søndergaard M (2003) Response of submerged macrophytes in Danish lakes to nutrient loading reductions and biomanipulation. *Hydrobiologia* 506-509 (1):641-649.
- Le Roux X, Barbault R, Baudry J, Burel F, Doussan I, Garnier E, Herzog F, Lavorel S, Lifran R, Roger-Estrade J, Sarthou JP, Trommetter M (2008) Agriculture et biodiversité □ Valoriser les synergies. . Expertise scientifique collective, INRA, France.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601-613.
- Lenssen JPM, Menting FBJ, Van der Putten WH (2003) Plant responses to simultaneous stress of waterlogging and shade: amplified or hierarchical effects? *New Phytol* 157 (2):281-290.
- Levin SA (1974) Dispersion and population interactions. *Am Nat* 108:207-228.
- Levins R, Culver D (1971) Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proc Natl Acad Sci U S A* 68:1246-1248.
- Lewontin RC, Cohen D (1969) On population growth in a randomly varying environment. *Proc Natl Acad Sci U S A* 62 (4):1056-1060.
- Li E-H, Li W, Liu G-H, Yuan L-Y (2008a) The effect of different submerged macrophyte species and biomass on sediment resuspension in a shallow freshwater lake. *Aquat Bot* 88 (2):121-126.
- Li H, Ni L (2007) The effects of chlorophyta on the growth of submersed macrophyte *Valisneria natans*: a laboratory experiment. *Journal of Lake Sciences* 19 (2):111-117.
- Li WEI, Zhang Z, Jeppesen E (2008b) The response of *Vallisneria spinulosa* (Hydrocharitaceae) to different loadings of ammonia and nitrate at moderate phosphorus concentration: a mesocosm approach. *Freshw Biol* 53 (11):2321-2330.
- Linton S, Goulder R (2000) Botanical conservation value related to origin and management of ponds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 10 (2):77-91.
- Litchman E (2003) Competition and coexistence of phytoplankton under fluctuating light: experiments with two cyanobacteria. *Aquat Microb Ecol* 31:241-248.
- Litchman E, Klausmeier CA (2008) Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39 (1):615-639.
- Lotka AJ (1932) The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 22:461-469.
- Lüring M, van Geest G, Scheffer M (2006) Importance of Nutrient Competition and Allelopathic Effects in Suppression of the Green Alga *Scenedesmus obliquus* by the Macrophytes *Chara*, *Elodea* and *Myriophyllum*. *Hydrobiologia* 556 (1):209-220.
- Lyons KG, Brigham CA, Traut BH, Schwartz MW (2005) Rare Species and Ecosystem Functioning *Especies Raras y Funcionamiento del Ecosistema*. *Conserv Biol* 19 (4):1019-1024.
- MacAllister DE, Hamilton AL, Harvey B (1997) Global freshwater biodiversity : striving for the integrity of freshwater ecosystems. *Ocean Voice International*, Ottawa, ON, Canada.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mackey RL, Currie DJ (2001) The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology* 82 (12):3479-3492.
- Madsen TV, Olesen B, Bagger J (2002) Carbon acquisition and carbon dynamics by aquatic isoetids. *Aquat Bot* 73 (4):351-371.
- Mémets H, Freiberg L (2007) Coverage and depth limit of macrophytes as tools for classification of lakes. *Proc Est Acad Sci Biol Ecol* 56:124-140.
- Magalhães VF, Marinho MM, Domingos P, Oliveira AC, Costa SM, Azevedo LO, Azevedo SMFO (2003) Microcystins (cyanobacteria hepatotoxins) bioaccumulation in fish and crustaceans from Sepetiba Bay (Brasil, RJ). *Toxicon* 42 (3):289-295.
- Margalef R (1978) Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanology Acta* 1:493-509.

REFERENCES

- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111 (1):112-118.
- Matsunaga H, Harada KI, Senma M, Ito Y, Yasuda N, Ushida S, Kimura Y (1999) Possible cause of unnatural mass death of wild birds in a pond in Nishinomiya, Japan: Sudden appearance of toxic cyanobacteria. *Nat Toxins* 7 (2):81-84.
- Matthiessen B, Ptacnik R, Hillebrand H (2010) Diversity and community biomass depend on dispersal and disturbance in microalgal communities. *Hydrobiologia* 653 (1):65-78.
- McKinnon SL, Mitchell SF (1994) Eutrophication and black swan (*Cygnus atratus* Latham) populations: tests of two simple relationships. *Hydrobiologia* 279-280 (1):163-170.
- Meijer M-L, de Boois I, Scheffer M, Portielje R, Houser H (1999) Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies. *Hydrobiologia* 408-409 (0):13-30.
- Merritt DM, Wohl EE (2002) Processes governing hydrochory along rivers: hydraulics, hydrology, and dispersal phenology. *Ecol Appl* 12:1071-1087.
- Michelutti N, Douglas MSV, Lean DRS, Smol JP (2002) Physical and chemical limnology of 34 ultra-oligotrophic lakes and ponds near Wynniatt Bay, Victoria Island, Arctic Canada. *Hydrobiologia* 482 (1):1-13.
- Middelboe A, Sand-Jensen K, Binzer T (2006) Highly predictable photosynthetic production in natural macroalgal communities from incoming and absorbed light. *Oecologia* 150 (3):464-476.
- Middelboe AL, Markager S (1997) Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshw Biol* 37 (3):553-568.
- Miller SA, Crowl TA (2006) Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on macrophytes and invertebrate communities in a shallow lake. *Freshw Biol* 51 (1):85-94.
- Mitrovic SM, Allis O, Furey A, James KJ (2005) Bioaccumulation and harmful effects of microcystin-LR in the aquatic plants *Lemna minor* and *Wolffia arrhiza* and the filamentous alga *Chladophora fracta*. *Ecotoxicol Environ Saf* 61 (3):345-352.
- Mittelbach GG, Turner AM, Hall DJ, Rettig JE, Osenberg CW (1995) Perturbation and Resilience: A Long-Term, Whole-Lake Study of Predator Extinction and Reintroduction. *Ecology* 76 (8):2347-2360.
- Moen RA, Cohen Y (1989) Growth and competition between *potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum exalbescens* fern. in experimental ecosystems. *Aquat Bot* 33 (3-4):257-270.
- Mohr S, Berghahn R, Feibicke M, Meinecke S, Ottenstr er T, Schmiedling I, Schmiediche R, Schmidt R (2007) Effects of the herbicide metazachlor on macrophytes and ecosystem function in freshwater pond and stream mesocosms. *Aquatic Toxicology* 82 (2):73-84.
- M ller TR, Rordam CP (1985) Species numbers of vascular plants in relation to area, isolation and age of ponds in Denmark. *Oikos* 45:8-16.
- Mouchet MA, Vill ger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct Ecol* 24 (4):867-876.
- Mulderij G, Mooij WM, Smolders AJP, Donk EV (2005) Allelopathic inhibition of phytoplankton by exudates from *Stratiotes aloides*. *Aquat Bot* 82 (4):284-296.
- Mulderij G, Smolders AJP, Van Donk E (2006) Allelopathic effect of the aquatic macrophyte, *Stratiotes aloides*, on natural phytoplankton. *Freshw Biol* 51 (3):554-561.
- Mulderij G, Van Donk E, Roelofs JGM (2003) Differential sensitivity of green algae to allelopathic substances from *Chara*. *Hydrobiologia* 491:261-271.
- Mulderij G, Van Nes EH, Van Donk E (2007) Macrophyte-phytoplankton interactions: The relative importance of allelopathy versus other factors. *Ecol Model* 204 (1-2):85-92.
- Murphy KJ (2002) Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquat Bot* 73 (4):287-324.
- Murphy KJ, R rslett Br, Springuel I (1990) Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities: an international example. *Aquat Bot* 36 (4):303-323.
- Nabout JC, Siqueira T, Bini LM, Nogueira IdS (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecol* 35 (5):720-726.
- Nielsen KJ (2003) Nutrient loading and consumers: Agents of change in open-coast macrophyte assemblages. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100 (13):7660-7665.
- Nilsson C, Brown RL, Jansson R, Merritt DM (2010) The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85 (4):837-858.
- Noordhuis R, van der Molen DT, van den Berg MS (2002) Response of herbivorous water-birds to the return of *Chara* in Lake Veluwemeer, The Netherlands. *Aquat Bot* 72 (3-4):349-367.

- Nurminen L (2003) Macrophyte species composition reflecting water quality changes in adjacent water bodies of lake Hiidenvesi, SW Finland. *Ann Bot Fennici* 40:199-208.
- Oertli B, Auderset Joye D, Castella E, Juge R, Cambin D, Lachavanne J-B (2002) Does size matter ? The relationship between pond area and biodiversity. *Biol Conserv* 104:59-70.
- Onipchenko VG, Semenova GV, van der Maarel E (1998) Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus. *J Veg Sci* 9 (1):27-40.
- Osem Y, Avi P, Jaime K (2006) Similarity between seed bank and vegetation in a semi-arid annual plant community: The role of productivity and grazing. *J Veg Sci* 17:29-36.
- Östman J, Kneitel JM, Chase JM (2006) Disturbance alters habitat isolation's effect on biodiversity in aquatic microcosms. *Oikos* 114 (2):360-366.
- Pacala SW, Crawley MJ (1992) Herbivores and plant diversity. *Am Nat* 140:243-260.
- Padisák J, Crossetti L, Naselli-Flores L (2009) Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621 (1):1-19.
- Paine RT, Levin SA (1981) Intertidal Landscapes: Disturbance and the Dynamics of Pattern. *Ecol Monogr* 51 (2):145-178.
- Pannard A, Bormans M, Lagadeuc Y (2008) Phytoplankton species turnover controlled by physical forcing at different time scales. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* 65:47-60.
- Parsons TR, Strickland JDH (1963) Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *Journal of Marine Research* 21:155-163.
- Passarge J, Hol S, Escher M, Huisman J (2006) Competition for nutrients and light: stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion? *Ecol Monogr* 76 (1):57-72.
- Peco B, Ortega M, Levassor C (1998) Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. *J Veg Sci* 9 (6):815-828.
- Petchey OL, Gaston KJ (2007) Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116 (8):1422-1426.
- Pickett STA (1980) Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107 (2):238-248.
- Pickett STA, White PS (1985) *Natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, California, USA.
- Pollock MM, Naiman RJ, Hanley TA (1998) Plant species richness in riparian wetlands : a test of biodiversity theory. *Ecology* 79 (1):94-105.
- Pourriot R, Meybeck M (1995) *Limnologie générale*. Masson, Paris, France.
- Puijalon S, Bomette G (2006) Phenotypic plasticity and mechanical stress: biomass partitioning and clonal growth of an aquatic plant species. *Am J Bot* 93 (8):1090-1099.
- Randall H, A., Byrnes JE, Kimbro DL, Stachowicz JJ (2007) Reciprocal relationships and potential feedbacks between biodiversity and disturbance. *Ecology Letters* 10 (9):849-864.
- Rascio N (2002) The underwater life of secondarily aquatic plants: Some problems and solutions. *Crit Rev Plant Sci* 21:401-407.
- Rejmánek E (1975) Comparison of *Lemna gibba* and *Lemna minor* from the production ecological viewpoint. *Aquat Bot* 1:423-427.
- Reynolds C (1993) Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia* 249 (1):157-171.
- Reynolds C (1998) What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? *Hydrobiologia* 369-370 (0):11-26.
- Reynolds C, Huszar V, Kruk C, Naselli-Flores L, Melo S (2002) Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J Plankton Res* 24:417-428.
- Reynolds CS (1984) *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds CS, Irish AE (1997) Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs : the problem of in-situ growth rates. *Hydrobiologia* 349:5-17.
- Rico-Gray V, García-Franco JG (1992) Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *J Veg Sci* 3 (5):617-624.
- Riis T, Hawes I (2002) Relationships between water level fluctuations and vegetation diversity in shallow water of new Zealand lakes *Aquat Bot* 74:133-148.
- Riis T, Sand-Jensen K, Larsen SE (2001) Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. *Hydrobiologia* 448 (1):217-228.
- Rodger HD, Turnbull T, Edwards C, Codd GA (1994) Cyanobacterial (blue-green algal) bloom associated pathology in brown trout, *Salmo trutta* L., in Loch Leven, Scotland. *J Fish Dis* 17 (2):177-181.

REFERENCES

- Roozen FCJM, L^orling M, Vlek H, Van Der Pouw Kraan EAJ, Ibelings BW, Scheffer M (2007) Resuspension of algal cells by benthivorous fish boosts phytoplankton biomass and alters community structure in shallow lakes. *Freshw Biol* 52 (6):977-987.
- R^orslett B (1991) Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. *Aquat Bot* 39 (1-2):173-193.
- Roxburgh SH, Shea K, Wilson JB (2004) The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85 (2):359-371.
- Roy S, Chattopadhyay J (2007) Towards a resolution of "the paradox of the plankton": A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecol Complex* 4 (1-2):26-33.
- Sabart M, Pobel D, Latour D, Robin J, Salen^on M-J, Humbert J-F (2009) Spatiotemporal changes in the genetic diversity in French bloom-forming populations of the toxic cyanobacterium, *Microcystis aeruginosa*. *Environmental Microbiology Reports* 1:263-272.
- Saint-Cyr J, Lamarche L, Limandas M, Damians J, Martin R, Perceveaux P, Malavieille R, Mas J, V^olien G, Maigrot B, Jan H, Fleurmont M, Segui B, P^orez J-C (1977) La Dombes 1900-1975. SIRD Rh^one-Alpes, France.
- Sand-Jensen K (2003) Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshw Biol* 48 (2):271-283.
- Sandgren CD (1988) Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Sayer CD, Burgess A, Kari K, Davidson TA, Peglar S, Yang H, Rose N (2010a) Long-term dynamics of submerged macrophytes and algae in a small and shallow, eutrophic lake: implications for the stability of macrophyte-dominance. *Freshw Biol* 55 (3):565-583.
- Sayer CD, Davidson TA, Jones JI (2010b) Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton? *Freshw Biol* 55 (3):500-513.
- Scheffer M (2004) Ecology of shallow lakes. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Scheffer M (2009) Critical transitions in nature and society. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Scheffer M, Hopper SH, Meijer ML, Moss B, Jeppesen E (1993) Alternative Equilibria in Shallow Lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8:175-279.
- Scheffer M, Rinaldi S, Gragnani A, Mur LR, van Nes EH (1997) On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* 78 (1):272-282.
- Scheffer M, Szab^oS, Gragnani A, van Nes EH, Rinaldi S, Kautsky N, Norberg J, Roijackers RMM, Franken RJM (2003) Floating plant dominance as a stable state. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100 (7):4040-4045.
- Scheffer M, Van Geest GJ (2006) Small habitat size and isolation can promote species richness : second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos* 112:227-231.
- Scheffer M, van Nes E (2007) Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584 (1):455-466.
- Scheffer M, van Nes EH (2006) Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (16):6230-6235.
- Schelske CL, Carrick HJ, Aldridge FJ (1995) Can wind-induced resuspension of meroplankton affect phytoplankton dynamics? *J North Am Benthol Soc* 14:616-630.
- Schippers P, Van Groenendael JM, Vleeshouwers LM, Hunt R (2001) Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. *Oikos* 95 (2):198-210.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecol Monogr* 80 (3):469-484.
- Schneider S, Melzer A (2003) The Trophic Index of Macrophytes (TIM) – a New Tool for Indicating the Trophic State of Running Waters. *International Review of Hydrobiology* 88 (1):49-67.
- Schr^over PER, B^o Gestrand J, Jeppesen E, S^ondergaard M (1995) Impact of submerged macrophytes on fish-zooplanl phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshw Biol* 33 (2):255-270.
- Schutten J, Dainty J, Davy AJ (2005) Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *J Ecol* 93 (3):556-571.
- Sevrin-Reyssac J (1997) L'instabilit^e du phytoplancton et le phenomene des eaux claires dans les etangs de pisciculture. *Environ Exp Bot* 38:211-221.
- Shea K, Roxburgh SH, Rauscher ESJ (2004) Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecol Lett* 7 (6):491-508.
- Shmida A, Ellner S (1984) Coexistence of plant species with similar niches. *Plant Ecol* 58 (1):29-55.

- Sletvold N, Rydgren K (2007) Population dynamics in *Digitalis purpurea*: the interaction of disturbance and seed bank dynamics. *J Ecol* 95:1346-1359.
- Smolders AJP, Lamers LPM, Lucassen ECHET, Van Der Velde G, Roelofs JGM (2006) Internal eutrophication: How it works and what to do about it a review. *Chemistry and Ecology* 22:93-111.
- Soininen J, Kokocinski M, Estlander S, Kotanen J, Heino J (2007) Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. *Ecoscience* 14 (2):146-154.
- Sommer U (1989) Nutrient status and nutrient competition of phytoplankton in a shallow, hypertrophic lake. *Limnol Oceanogr* 34:1162-1173.
- Sommer U (1993) Disturbance-diversity relationships in two lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes. *Hydrobiologia* 249:59-65.
- Sommer U, Gliwicz ZM, Lampert W, Duncan A (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie* 106:433-471.
- Søndergaard M, Jensen JP, Jeppesen E (2003) Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia* 506-509 (1):135-145.
- Søndergaard M, Jeppesen E, Berg S (1997) Pike (*Esox lucius* L.) stocking as a biomanipulation tool 2. Effects on lower trophic levels in Lake Lyng, Denmark. *Hydrobiologia* 342-343 (0):319-325.
- Søndergaard M, Jeppesen E, Jensen J-P, Amsinck SL (2005) Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. *J Appl Ecol* 42 (4):616-629.
- Søndergaard M, Moss B (1998) Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. *Ecol Stud* 131:115-132.
- Soons MB, Van Der Vlugt C, Van Lith B, Heil GW, Klaassen M (2008) Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology* 96 (4):619-627.
- Sørensen T (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter / Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 5:1-34.
- Sousa WP (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Southwood TRE (1977) Habitat, the templet for ecological strategies ? *J Anim Ecol* 46:337-365.
- Spencer DF, Ksander GG, Madsen JD, Owens CS (2000) Emergence of vegetative propagules of *Potamogeton nodosus*, *Potamogeton pectinatus*, *Vallisneria americana*, and *Hydrilla verticillata* based on accumulated degree-days. *Aquat Bot* 67 (3):237-249.
- Spencer DF, Rejmánek M (2010) Competition between two submersed aquatic macrophytes, *Potamogeton pectinatus* and *Potamogeton gramineus*, across a light gradient. *Aquat Bot* 92 (4):239-244.
- Spierenburg P, Lucassen ECHET, Lotter AF, Roelofs JGM (2009) Could rising aquatic carbon dioxide concentrations favour the invasion of elodeids in isoetid-dominated softwater lakes? *Freshw Biol* 54 (9):1819-1831.
- Squires MM, Lesack LFW, Huebert D (2002) The influence of water transparency on the distribution and abundance of macrophytes among lakes of the Mackenzie Delta, Western Canadian Arctic. *Freshw Biol* 47 (11):2123-2135.
- Stansfield JH, Perrow MR, Tench LD, Jowitt AJD, Taylor AAL (1997) Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia* 342-343 (0):229-240.
- Stelzer D, Schneider S, Melzer A (2005) Macrophyte-based assessment of lakes – a contribution to the implementation of the European Water Framework Directive in Germany. *International Review of Hydrobiology* 90 (2):223-237.
- Stöcklin J, Winkler E (2004) Optimum reproduction and dispersal strategies of a clonal plant in a metapopulation: a simulation study with *Hieracium pilosella*. *Evol Ecol* 18 (5):563-584.
- Suikkanen S, Fistarol GO, Granéli E (2004) Allelopathic effects of the Baltic cyanobacteria *Nodularia spumigena*, *Aphanizomenon flos-aquae* and *Anabaena lemmermannii* on algal monocultures. *J Exp Mar Biol Ecol* 308 (1):85-101.
- Taniguchi Y, Nakano S (2000) Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology* 81 (7):2027-2039.
- Taylor DR, Aarssen LW, Loehle C (1990) On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: A new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos* 58:239-250.
- Thompson K, Bakker JP, Bekker RM, Hodgson JG (2002) Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *J Ecol* 86:163-169.

REFERENCES

- Tilman D (1976) Ecological competition between algae: experimental confirmation of resource-based competition theory. *Science* 192:463-465.
- Tilman D (1990) Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In: Grace JB, Tilman D (eds) *Perspectives on plant competition*. Blackburn Press, New Jersey.
- Tilman D (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* 75 (1):2-16.
- Tilman D, Kiesling R, Sterner R, Kilham SS, Johnson FA (1986) Green, bluegreen and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. *Archiv für Hydrobiologie* 106:473-485.
- Tilman D, Kilham SS, Kilham P (1982) Phytoplankton Community Ecology: The Role of Limiting Nutrients. *Annu Rev Ecol Syst* 13 (1):349-372.
- Valladares F, Niinemets J (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:237-257.
- Valley RD, Newman RM (1998) Competitive Interactions between Eurasian Watermilfoil and Northern Watermilfoil in Experimental Tanks. *J Aquat Plant Manag* 36:121-126.
- Van den Berg MS, Coops H, Simons J, de Keizer A (1998) Competition between *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus* as a function of temperature and light. *Aquat Bot* 60 (3):241-250.
- Van den Berg MS, Scheffer M, Van Nes E, Coops H (1999) Dynamics and stability of *Chara* sp. and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing in eutrophication level. *Hydrobiologia* 408-409 (0):335-342.
- van den Broek T, van Diggelen R, Bobbink R (2005) Variation in seed buoyancy of species in wetland ecosystems with different flooding dynamics. *J Veg Sci* 16 (5):579-586.
- van der Maarel E (2009) Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment - Alternatives to the proposals by Podani. *J Veg Sci* 18 (5):767-770.
- Van der Molen DT, Portielje R (1999) Multi-lake studies in The Netherlands: trends in eutrophication. *Hydrobiologia* 408-409 (0):359-365.
- van der Valk AG, Davis CB (1978) The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59:322-335.
- Van Donk E (1998) Switches between clear and turbid water states in a biomanipulated lake (1986 - 1996): the role of herbivory on macrophytes. In: Jeppesen E (ed) *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Springer, New York, pp 290-297.
- Van Donk E, Grimm MP, Heuts PGM, Blom G, Everaards K, van Tongeren OFR (1994) Use of mesocosms in a shallow eutrophic lake to study the effects of different restoration measures. *Archiv für Hydrology Beih* 40:283-294.
- van Donk E, van de Bund WJ (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquat Bot* 72 (3-4):261-274.
- Van Geest G, Coops H, Scheffer M, van Nes E (2007) Long Transients Near the Ghost of a Stable State in Eutrophic Shallow Lakes with Fluctuating Water Levels. *Ecosystems* 10 (1):37-47.
- Van Geest GJ, Coops H, Roijackers RMM, Buijse AD, Scheffer M (2005) Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *J Appl Ecol* 42 (2):251-260.
- Van Geest GJ, Roozen FCJM, Coops H, Roijackers RMM, Buijse AD, Peeters ETHM, Scheffer M (2003) Vegetation abundance in lowland flood plan lakes determined by surface area, age and connectivity. *Freshw Biol* 48 (3):440-454.
- van Nes E, Rip W, Scheffer M (2007) A Theory for Cyclic Shifts between Alternative States in Shallow Lakes. *Ecosystems* 10 (1):17-28.
- Van Nes EH, Scheffer M (2005) A strategy to improve the contribution of complex simulation models to ecological theory. *Ecol Model* 185 (2-4):153-164.
- van Nes EH, Scheffer M (2007) Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift, vol 169. University of Chicago Press, Chicago, IL, ETATS-UNIS.
- van Nes EH, Scheffer M, van den Berg MS, Coops H (2002) Dominance of charophytes in eutrophic shallow lakes—when should we expect it to be an alternative stable state? *Aquat Bot* 72 (3-4):275-296.
- Vanormelingen P, Cottenie K, Michels E, Muylaert K, Vyverman W, de Meester L (2008) The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshw Biol* 53:2170-2183.
- Vestergaard O, Sand-Jensen K (2000) Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. *Can J Fish Aquat Sci* 57:2022-2031.

- Villiger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89 (8):2290-2301.
- Volterra V (1926) Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically. *Nature (Lond)* 118:558-560.
- Weisner SEB, Strand JA, Sandsten H (1997) Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. *Oecologia* 109 (4):592-599.
- Weissing FJ, Huisman J (1994) Growth and Competition in a Light Gradient. *J Theor Biol* 168 (3):323-336.
- Westoby M (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199 (2):213-227.
- Wetzel RG (1983) *Limnology*. W.B. Saunders, Philadelphia.
- Wetzel RG, Søndergaard M (1998) Role of submerged macrophytes for the microbial community and dynamics of dissolved organic carbon in aquatic ecosystems. *Ecol Stud* 131:133-148.
- White PS (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot Rev* 45:229-299.
- White PS, Jentsch A (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Prog Bot* 62:399-450.
- White PS, Pickett STA (1985) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press New York, New York.
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Wilcox DA, Meeker JE (1991) Disturbance Effects on Aquatic Vegetation in Regulated and Unregulated Lakes in Northern Minnesota. *Canadian Journal of Botany* 69 (7):1542-1551.
- Willby NJ, Abernethy VJ, Demars B, et al (2000) Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshw Biol* 43:43-74.
- Williams DD (2005) *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, New York.
- Wilson JB (1990) Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's Paradox of the plankton—evidence from New Zealand plant communities. *N Z J Ecol* 13:17-42.
- Wilson JB (1994) The intermediate disturbance hypothesis of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* 18 (2):176-181.
- Wilson JB, Lee WG (2000) C-S-R triangle theory: community-level prediction, tests, evaluation of criticism, and relation to other theories. *Oikos* 91:77-96.
- Wilson SD, Tilman D (2002) Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology* 83:492-504.
- Wise MJ, Coffey LE, Abrahamson WG (2008) Nutrient stress and gall flies interact to affect floral-sex ratio in gynomonocious *Solidago altissima* (Asteraceae). *Am J Bot* 95 (10):1233-1239.
- Wisheu IC, Keddy PA (1992) Competition and centrifugal organization of plant communities: theory and tests. *J Veg Sci* 3 (2):147-156.
- Yin L, Huang J, Li D, Liu Y (2005) Microcystin-RR uptake and its effects on the growth of submerged macrophyte *Vallisneria spiralis* L. *Environ Toxicol* 20 (3):308-313.
- Zambrano L, Scheffer M, M. M-R (2001) Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos* 94 (2):344-350.
- Zhonghua W, Dan Y, Manghui T, Qiang W, Wen X (2007) Interference between two floating-leaved aquatic plants: *Nymphaea peltata* and *Trapa bispinosa*. *Aquat Bot* 86 (4):316-320.
- Zhu B, Mayer CM, Rudstam LG, Mills EL, Ritchie ME (2008) A comparison of irradiance and phosphorus effects on the growth of three submerged macrophytes. *Aquat Bot* 88 (4):358-362.