



**HAL**  
open science

# Fonctionnement et structure des écosystèmes aquatiques en réponse aux perturbations anthropiques de type bottom-up et top-down

Florian Vincent

► **To cite this version:**

Florian Vincent. Fonctionnement et structure des écosystèmes aquatiques en réponse aux perturbations anthropiques de type bottom-up et top-down. *Ecologie, Environnement*. Sorbonne Université, 2019. Français. NNT : 2019SORUS472 . tel-03004766

**HAL Id: tel-03004766**

**<https://theses.hal.science/tel-03004766>**

Submitted on 13 Nov 2020

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

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

## Sorbonne Université

École Doctorale 227 "Science de la Nature et de l'Homme : écologie et évolution"

*Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement de Paris*

*Équipe Écologie et Évolution des Réseaux d'Interactions*

-----

# Fonctionnement et structure des écosystèmes aquatiques en réponse aux perturbations anthropiques de type bottom-up et top-down

-----

Par **Florian Vincent**

Thèse de doctorat d'Ecologie

Dirigée par **Maud Mouchet** et **Eric Edeline**

Présentée et soutenue publiquement le 18 décembre 2019



Devant un jury composé de :

<b>Luc Abbadie</b>	Professeur des universités (Sorbonne Université)	Président
<b>Jean-François Carrias</b>	Professeur des universités (Université Clermont)	Rapporteur
<b>Isabelle Domaizon</b>	Directrice de Recherche (INRA)	Rapporteuse
<b>Michael Danger</b>	Maître de conférence (Université de Lorraine)	Examineur
<b>Vincent Médoc</b>	Maître de conférence (Université Jean Monet)	Examineur
<b>Nathalie Niquil</b>	Directrice de Recherche (CNRS)	Examinatrice
<b>Maud Mouchet</b>	Maître de conférence (MNHN)	Directrice de Thèse
<b>Eric Edeline</b>	Chargé de Recherche (INRA)	Directeur de Thèse



# Remerciements

Je tiens à remercier les membres de mon jury d'avoir accepté de relire ce manuscrit et d'assister à ma soutenance de thèse : Jean-François Carrias, Isabelle Domaizon, Luc Abbadie, Michael Danger, Vincent Médoc, Nathalie Niquil, Maud Mouchet et Eric Edeline.

Je remercie chaleureusement Maud et Eric mes directeurs de thèse pour la confiance que vous m'avez accordée et pour le soutiens tout au long de ce parcours. Notamment pendant l'écriture où les nombreux conseils et corrections m'ont apporté une aide très précieuse.

Je remercie Gérard pour son aide dans le travail de terrain, pour son immense apport théorique et conceptuel sur la limnologie, pour nous faire rire avec ses anecdotes passées, pour nos multiples échanges sur l'écologie quotidienne et sur le jardinage et aussi pour avoir porté le projet de la plateforme PLANAQUA sans laquelle ma thèse n'aurait pas été la même et sans laquelle l'étude répliquée des écosystèmes aquatiques ne serait pas la même non plus.

Michael Danger pour ses conseils et pour m'avoir orienté vers les manip de dégradation et de stœchiométrie, pour son accueil au sein du laboratoire LIEC à l'université de Metz et sa participation aux comités de thèse.

Andrea Bertolo pour m'avoir permis de travailler sur des données intéressantes et pour avoir participé à l'écriture de l'article qui en a suivi. Merci aussi pour son bon accueil à Trois-Rivière au Québec, merci pour les dîners et le spectacle de leurs préparations sur un très subtil mélange italo-franco-québéco-colombien.

Simon Agostini sans qui je n'aurais tout simplement pas pu réaliser les expériences que nous avons menées sur les lacs, qui fait également un excellent testeur de bières et qui sait apprécier mon talent pour les mathématiques.

Jacques Meriguet pour son aide, ses blagues, ses conseils de lecture, ses anecdotes et sans qui le numéro 13 n'aurait pas la même valeur.

Béa pour son incroyable bonne humeur et son dynamisme même dans les moments difficiles, merci également pour les gâteaux et pains au chocolat.

Toute l'équipe du CEREEP-Ecotron IdF d'une manière générale pour leur disponibilité, leur efficacité et avec qui j'ai passé de très bons moments au cours de ces trois années.

Elisa Thébaud pour des discussions toujours pertinentes sur les réseaux trophiques.

Toute l'équipe EERI pour les interactions scientifiques que j'ai pu avoir et d'une manière générale à tout l'iEES Paris pour m'avoir fait découvrir un panel de recherches passionnant.

Emma Rochelle-Newall pour ses conseils sur les manip Biolog et ses éclairages sur les cyanobactéries.

Xavier Raynaud pour son aide et ses idées sur mon travail sur les zones littorales des lacs.

Isabelle Dajoz et Julien Gasparini pour avoir représentés l'école doctorale et avoir suivi le (long) processus d'écriture de ma thèse.

Thomas Tully pour m'avoir parlé et incité à prendre un Cloud (Zaclys petite pub au passage) et ce, deux jours avant que je me fasse voler mon ordinateur.

Tom Van Dooren aussi bien pour les discussions scientifiques de qualité que pour les discussions toujours intéressantes sur le low tech, le jardinage ou la bière.

Je remercie Sarah Garric et Marie Lamour que j'ai encadré en tant que « stagiaires » et qui ont réalisé un travail de qualité.

Lydie Blotière pour des discussions agréables et son aide lors de mes manips.

Claire Bertrand avec qui j'ai eu des échanges intéressants et qui développe de super projets avec son compagnon Rémi.

Un grand merci à Johana Azzi, Carole Bousquet, Clarisse Coquemont et Véronique Marciat, Catherine Muneghina, et Paola Paradisi qui rendent tout un institut fonctionnel et les démarches administratives agréables.

Merci également à toutes les personnes qui ont participé aux campagnes de pêche.

Merci à David Carmignac et Eric Motard pour être souvent venu sur le terrain m'aider et participer au bon déroulement des différentes manips mises en place.

Merci à toutes les personnes passées et présentes dans le bureau 413 mais également aux autres doctorants, post doctorants, stagiaires du labo.

Merci à tous les membres de iEES Paris avec qui j'ai eu des échanges ou qui, par leur présence scientifique anime un institut d'écologie complet et dynamique.

Alexandra Asanovna Elbakyan (en russe : Александра Асановна Элбакян) grâce à qui j'ai gagné beaucoup de temps dans ma recherche bibliographique et grâce à qui le slogan « To remove all barriers in the way of science » est plus que réaliste.

Les amis qui m'ont aidé à moins penser à ma thèse mais à qui je casse toujours un peu les pieds avec l'écologie, Fantin, Adrien, Marie, Arnaud, et tous les autres amis d'enfance, les copains de BTS et Licence Pro (même si c'est pas facile de se voir souvent).

Indiana et Mathieu pour leurs accueils à Londres et pour des belles découvertes de bières.

André mon grand-père parti trop tôt mais qui m'a donné le goût de la nature dès le plus jeune âge et qui m'a fait pêcher mes premiers brochets. Josette ma grand-mère qui suit de près mon parcours.

A mes parents sans qui je n'aurais jamais pu réaliser mes études et qui m'ont toujours soutenu sans toutefois toujours comprendre ce que je faisais, merci beaucoup. Je remercie aussi mon frère ainsi que les autres membres de ma famille. Je remercie également Alban pour son accueil à Berlin et pour sa vision éclairante sur le fonctionnement politique en échange de mon lobbying environnemental.

Je remercie également ceux qui sont aussi devenus ma famille depuis plus de trois ans maintenant et notamment Antoinette pour son accueil.

Et bien sûr je remercie ma femme Camille qui malgré les choix de vie compliqués qu'imposait de commencer cette thèse en France alors que nous vivions à New York, et qui m'a toujours soutenu et m'a fait confiance. Tu as su me motiver, me remotiver, m'encourager et me corriger, merci.

<b>Introduction générale.....</b>	<b>11</b>
<b>1. Contexte général.....</b>	<b>11</b>
<b>2. Le fonctionnement des écosystèmes et la structuration des réseaux trophiques .....</b>	<b>13</b>
<b>3. Structuration des communautés au sein des écosystèmes .....</b>	<b>15</b>
<b>4. Les milieux aquatiques en tant que modèles expérimentaux.....</b>	<b>17</b>
<b>5. Objectifs et organisation de la thèse.....</b>	<b>18</b>
5.1 Effets des top-prédateurs sur la structure du réseau trophique .....	19
5.2 Effets de l'enrichissement sur la structure du réseau .....	20
5.3 Effets de l'enrichissement sur le fonctionnement de l'écosystème .....	20
<b>Chapitre 1 : Trait-dependency of trophic interactions in zooplankton food webs.....</b>	<b>22</b>
<b>Chapitre 2 : Effets de l'enrichissement sur la structure du réseau trophique des lacs .....</b>	<b>60</b>
<b>1. Introduction.....</b>	<b>60</b>
<b>2. Matériel et méthode .....</b>	<b>66</b>
2.1 Design expérimental : les lacs.....	66
2.2 Nutriments .....	68
2.2.1 Protocole.....	68
2.2.2 Analyse de données.....	69
2.3 Phytoplancton .....	69
2.3.1 Protocole.....	69
2.3.2 Analyse de données.....	70
2.4 Biofilms.....	70
2.4.1 Protocole.....	70
2.4.2 Analyse de données.....	71
2.5 Zooplancton .....	72
2.5.1 Protocole.....	72
2.5.2 Analyse de données.....	73
2.6 Algues filamenteuses .....	73
2.6.1 Protocole.....	73

2.6.2	Analyse de données .....	75
<b>2.7</b>	<b>Macrophytes littoraux .....</b>	<b>75</b>
2.7.1	Protocole .....	77
2.7.2	Analyse de données .....	78
<b>2.8</b>	<b>Poissons.....</b>	<b>79</b>
2.8.1	Introduction marquage.....	79
2.8.2	Recapture.....	81
2.8.3	Analyse de données .....	83
<b>3.</b>	<b>Résultats.....</b>	<b>84</b>
<b>3.1</b>	<b>Nutriments .....</b>	<b>84</b>
<b>3.2</b>	<b>Phytoplancton .....</b>	<b>85</b>
3.2.1	Algues vertes .....	85
3.2.2	Cyanobactéries .....	87
3.2.3	Diatomées .....	88
<b>3.3</b>	<b>Biofilm.....</b>	<b>89</b>
3.3.1	Biomasse .....	89
3.3.2	Algues vertes .....	89
3.3.3	Cyanobactéries .....	90
3.3.4	Diatomées .....	91
<b>3.4</b>	<b>Zooplancton .....</b>	<b>92</b>
<b>3.5</b>	<b>Algues filamenteuses .....</b>	<b>93</b>
<b>3.6</b>	<b>Macrophytes littoraux.....</b>	<b>95</b>
<b>3.7</b>	<b>Poissons.....</b>	<b>97</b>
3.7.1	Recapture 2017 .....	97
3.7.2	Recapture 2018.....	100
3.7.3	Biomasse .....	102
<b>4.</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>104</b>
<b>4.1</b>	<b>Réponse du compartiment pélagique à l'enrichissement.....</b>	<b>104</b>
<b>4.2</b>	<b>Réponses des compartiments littoraux et benthiques à l'enrichissement .....</b>	<b>106</b>
<b>Chapitre 3 : Effet bottom-up sur le fonctionnement de l'écosystème des lacs PLANAQUA108</b>		
<b>1.</b>	<b>Introduction.....</b>	<b>108</b>
<b>2.</b>	<b>Matériel et méthode .....</b>	<b>115</b>

<b>2.1</b>	<b>Les paramètres physico-chimiques .....</b>	<b>115</b>
2.1.1	Protocole .....	115
2.1.2	Analyse de données .....	115
<b>2.2</b>	<b>Dégradation de la matière organique .....</b>	<b>116</b>
2.2.1	Dégradation de <i>Typha latifolia</i> .....	116
2.2.2	Activité bactérienne : Biolog.....	118
2.2.3	Analyse de données .....	119
<b>2.3</b>	<b>Stœchiométrie.....</b>	<b>119</b>
2.3.1	Phytoplancton.....	119
2.3.2	Zooplancton .....	120
2.3.3	Biofilm .....	120
2.3.4	Macrophytes littoraux.....	121
2.3.5	Sédiments zones littorales.....	121
2.3.6	Dégradation <i>Typha latifolia</i> .....	122
2.3.7	Méthode de dosage C : N : P .....	122
2.3.8	Analyse de données .....	122
<b>3.</b>	<b>Résultats.....</b>	<b>123</b>
<b>3.1</b>	<b>Les paramètres physico-chimiques .....</b>	<b>123</b>
<b>3.2</b>	<b>Dégradation de la matière organique .....</b>	<b>129</b>
3.2.1	Dégradation de la litière de <i>Typha latifolia</i> .....	129
3.2.2	Activité bactérienne .....	130
<b>3.3</b>	<b>Stœchiométrie.....</b>	<b>133</b>
3.3.1	Phytoplancton.....	133
3.3.2	Zooplancton .....	134
3.3.3	Biofilm .....	135
3.3.4	Macrophytes littoraux : feuilles et rhizomes .....	137
3.3.5	Sédiments littoraux .....	140
3.3.6	Dégradation <i>typha latifolia</i> .....	142
<b>4.</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>144</b>
	<b>Discussion générale .....</b>	<b>149</b>
<b>1.</b>	<b>Effets des forçages top-down et bottom-up.....</b>	<b>149</b>
<b>2.</b>	<b>Perspectives .....</b>	<b>158</b>

<b>Bibliographie .....</b>	<b>163</b>
<b>Table des Figures .....</b>	<b>178</b>
<b>Table des tableaux.....</b>	<b>183</b>
<b>Table des photos.....</b>	<b>184</b>

# Introduction générale

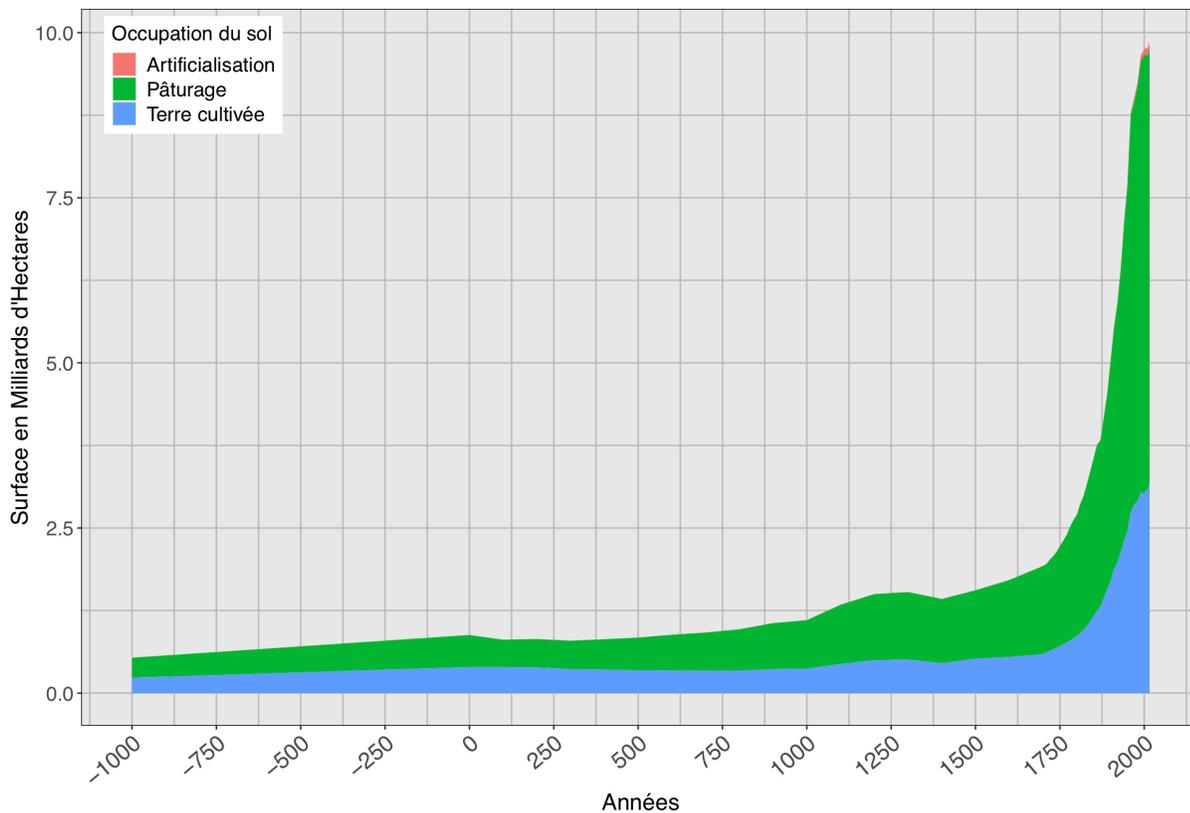
## 1. Contexte général

Les activités humaines, à travers l'agriculture et le pâturage, ont profondément modifié l'occupation du sol et les écosystèmes sur la planète (Figure 1).

Au cours des trois derniers siècles (de 1700 à 1980), les surfaces agricoles ont augmenté de 466% à travers le monde (Meyer and Turner 1992). En 2000, 34% de la surface terrestre était occupée par des cultures et prairies (Ramankutty et al. 2008). De plus, en Europe, près de la moitié de la surface est allouée aux cultures et à l'élevage, faisant ainsi des milieux agricoles l'écosystème continental majoritaire (Stoate et al. 2001). Débutant à la fin du 18<sup>ème</sup> siècle, la période industrielle a permis une forte croissance démographique qui s'est accentuée à partir de 1950 et a entraîné une forte exploitation des ressources ainsi qu'une consommation très importante d'énergie. La spécialisation croissante, l'intensification et la mécanisation de l'agriculture depuis la fin de la seconde guerre mondiale a favorisé un agrandissement des parcelles, une diminution des espaces boisés (haies, bosquets, ripisylves), un recalibrage des cours d'eau et l'utilisation intense de fertilisants et de produits phytosanitaires (Stoate et al. 2009).

Dans le même temps, l'utilisation importante d'énergie fossile par l'industrie et le transport ont conduit les émissions de CO<sub>2</sub> à des niveaux records qui ont un effet irrémédiable, qui ne fait que s'accroître, sur le changement climatique (Solomon et al. 2009). Les activités humaines ont également engendré de grands bouleversements dans les cycles biogéochimiques. Les flux des principaux nutriments ont été fortement modifiés par les activités humaines, comme les résidus de l'agriculture ou des eaux usées, les émissions des énergies fossiles ou encore l'exploitation minière (Falkowski et al. 2000). A titre d'exemple, les flux anthropiques d'azote (N) et de phosphore (P) à l'échelle planétaire sont 108 % et 400 % plus élevés que les flux d'origines naturels.

Ces perturbations d'origine anthropique ont eu pour conséquence de rapides changements climatiques, des perturbations du fonctionnement des écosystèmes terrestres et d'eau douce, ainsi qu'une forte érosion de la biodiversité (Mooney et al. 2009).



**Figure 1 Surface totale utilisées pour les cultures, le pâturage et les zones artificialisées (villages, villes et infrastructure). (Source : Klein Goldewijk, Beusen, Doelman, & Stehfest, 2017)**

L'érosion de la biodiversité est très forte depuis le début du 20<sup>ème</sup> siècle. Le dernier rapport l'IPBES (Plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques) dénombre environ 1 million d'espèces animales et végétales aujourd'hui menacées d'extinction, notamment au cours des prochaines décennies (IPBES, 2019). La baisse de biodiversité a également un impact négatif sur les capacités de résilience des écosystèmes, sur leur fonctionnement et les services écosystémiques associés, par exemple, en cas d'évènements climatiques intenses (Isbell et al. 2015, Oliver et al. 2015).

Dans la diversité des écosystèmes impactés par l'Homme, les milieux aquatiques d'eau douce ne font pas exception. Ils connaissent diverses menaces comme la surexploitation de la ressource en eau et des espèces, la pollution par les métaux lourds, des flux importants en nutriments (phosphore et en azote, notamment) ou encore les pesticides (Colborn et al. 1997, Mekonnen and Hoekstra 2018). L'augmentation des stocks de nutriments provoque le phénomène d'eutrophisation des milieux aquatiques, qui peut très fortement perturber leur

fonctionnement et leur biodiversité (Smith 2003). En parallèle des phénomènes d'eutrophisation, des pressions humaines directes (chasse) et indirectes (réduction d'habitats, transmissions de maladies des animaux d'élevages, réduction du nombre de proies) ont pour conséquence une baisse de la diversité et de l'abondance des prédateurs de sommet de chaîne trophique. Ces perturbations peuvent fortement modifier à la fois la structure mais aussi le fonctionnement des écosystèmes comme la production primaire, le taux de décomposition de la matière organique ou encore la vitesse de recyclage des éléments (Dudgeon et al. 2006, Schmitz 2008).

## **2. Le fonctionnement des écosystèmes et la structuration des réseaux trophiques**

En écologie, l'étude des écosystèmes peut faire l'objet de plusieurs approches. L'écologie des communautés étudie l'effet de divers facteurs biotiques et abiotiques sur les interactions entre organismes et sur la structuration des communautés (Holyoak et al. 2005). Elle utilise notamment les traits comme la taille, le comportement alimentaire, la morphologie pour caractériser les interactions entre organismes. Elle cherche, par exemple, à décrire les relations prédateurs-proies à travers les mécanismes de prédation, de compétition et de mutualisme et représente les écosystèmes sous forme de réseaux d'interactions entre espèces ou groupes d'espèces, particulièrement sous forme de réseaux trophiques caractérisant les relations prédateurs-proies.

La notion d'écosystème a été proposée en 1935 par Tansley comme étant la totalité d'un système incluant, non seulement le complexe des organismes mais aussi les facteurs physiques intégrant l'habitat au sens large. Ces systèmes forment alors l'unité de base de la nature et offrent une très grande diversité de type et de taille (Tansley 1935). L'approche fonctionnelle en écologie, s'intéresse plus aux phénomènes relatifs au fonctionnement global de l'écosystème. Elle cherche à caractériser les mécanismes de production, de transfert et de décomposition de la matière organique et ce notamment à travers l'étude des cycles biogéochimiques d'une échelle allant de l'interaction entre organismes à celle intégrant les changements globaux.

La production de matière organique via la photosynthèse puis le transfert de cette matière à une série de consommateurs, est le fondement de ce qui est appelé chaîne alimentaire. Les organismes autotrophes grâce à la photosynthèse, sont la principale source d'énergie des chaînes trophiques. Les consommateurs et les décomposeurs, hétérotrophes, utilisent soit l'énergie des producteurs primaires de façon directe en consommant les organismes autotrophes soit de façon indirecte, à travers son accumulation le long de la chaîne trophique. Le concept de chaîne trophique a été développé par Elton en 1927, selon qui les relations entre les organismes d'une communauté sont essentiellement d'ordre trophique (Elton 1927). Lindeman précise alors en 1942 qu'un écosystème est un ensemble formé par des éléments biotiques et abiotiques qui sont soumis à des flux énergétiques et à des relations trophiques (Lindeman 1942). Au sein des écosystèmes, les relations trophiques sont souvent complexes et pas seulement constituées d'une unique chaîne mais plutôt d'une multitude de chaînes interconnectées appelée réseau trophique.

En écologie une approche dite stœchiométrique, étudie l'équilibre des éléments chimiques dans les interactions et les processus écologiques (Sterner and Elser 2002). Les organismes vivants sont principalement composés de carbone (C), d'azote (N) et de phosphore (P). D'autres éléments ont des rôles essentiels mais ceux sont ces trois principaux qui influent le plus sur les processus écologiques. L'étude des éléments chimiques est principalement basée sur les travaux de Redfield (1934, 1958) qui a montré que le ratio C:N:P est constant et égal à 106:16:1 sur un grand nombre d'échantillons euphotiques (zone photosynthétique du compartiment pélagique) marins à travers le monde. Il est l'un des premiers à avoir fait le lien entre la disponibilité de l'azote et du phosphore dans le milieu et les quantités d'éléments présents dans le plancton. Le ratio N:P = 16 est aujourd'hui plutôt décrit comme une moyenne des espèces vivant dans le milieu avec des stratégies relatives à l'azote et au phosphore, différentes. Chacune des espèces ayant un ratio N :P oscillant de 8,2 à 45,0 en fonction des conditions (Klausmeier et al. 2004). Dans une communauté phytoplanctonique, les éléments N ou P qui limitent la croissance du phytoplancton changent en fonction de la composition en espèces de la communauté (Elser et al. 1988). Cela a démontré qu'un flux de nutriments donné pouvait structurer un compartiment biotique. Il a ensuite été théoriquement démontré que ce changement de limitation pouvait être dû au recyclage différentiel des nutriments par les espèces zooplanctoniques. En effet, les différentes espèces de zooplancton ne sont pas toutes constituées des mêmes ratio N:P et ne recyclent donc pas le phytoplancton avec les mêmes ratios (Sterner et al. 1992). Depuis lors,

l'étude de la stœchiométrie des organismes participe à une meilleure compréhension de la structuration des communautés et du fonctionnement des écosystèmes.

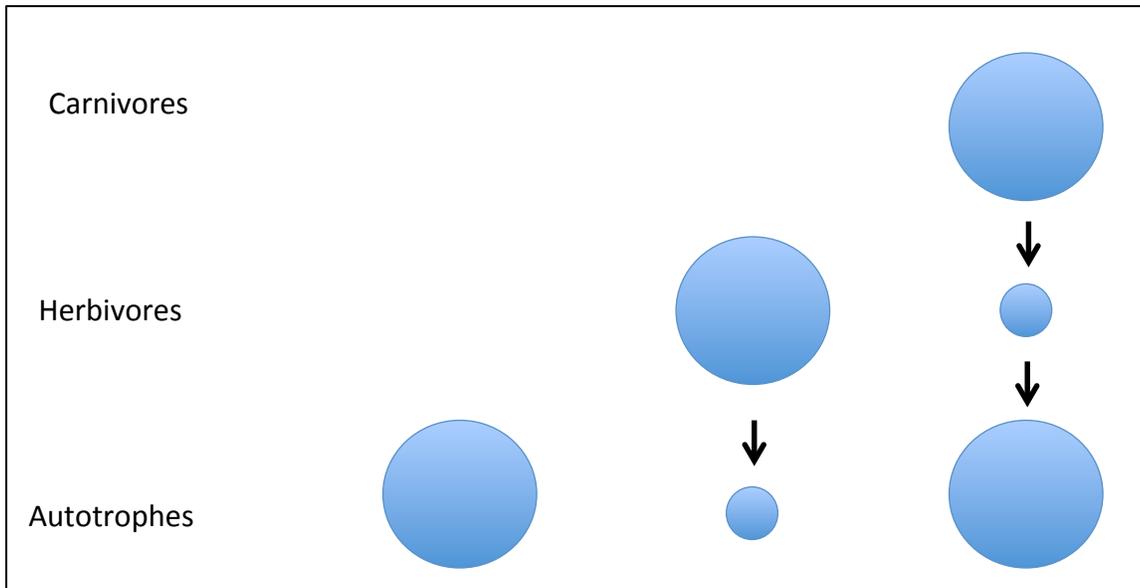
Une complémentarité des approches utilisées en écologie semble nécessaire afin d'appréhender au mieux l'impact des perturbations actuelles sur le fonctionnement des écosystèmes et sur la structuration des communautés.

### **3. Structuration des communautés au sein des écosystèmes**

Un des enjeux de l'écologie est de comprendre quels sont les mécanismes qui participent à la structuration des réseaux trophiques. Des théories ont été émises afin d'expliquer comment la biomasse est répartie le long des différents niveaux trophiques. Deux hypothèses ont longtemps été opposées afin d'expliquer quels sont les mécanismes qui structurent les réseaux trophiques.

Une première hypothèse est basée sur des mécanismes ayant des effets ascendants le long de la chaîne trophique (« bottom-up »), elle est principalement basée sur la disponibilité des ressources (Lindeman 1942, McQueen et al. 1986). Cette hypothèse suggère que la biomasse de chaque niveau trophique est dépendante du niveau trophique duquel il tire ses ressources. Ces théories bottom-up postulent qu'une augmentation de la productivité primaire stimulera la production de biomasse des niveaux trophiques supérieurs. Dans ce cadre, plus l'écosystème a une productivité importante, plus il devrait soutenir de niveaux trophiques et de biomasse à chaque niveau trophique.

A l'inverse, la deuxième hypothèse repose sur une vision « top-down » basée sur la régulation des différents niveaux trophiques par les consommateurs. Elle est principalement basée sur la théorie du « Green World Hypothesis » (HSS, Hairston Smith and Slobodkin)(Hairston et al. 1960). Cette hypothèse prédit que le nombre de niveaux trophiques dans un écosystème détermine la répartition de la biomasse au sein de chaque niveau trophique. Les producteurs primaires devraient alors dominer dans l'écosystème dans le cas d'un nombre impair de niveaux trophiques, tandis que les herbivores devraient prendre le dessus dans le cas d'un nombre pair de niveaux trophiques (Figure 2).



**Figure 2** Contrôle top-down dans des chaînes trophiques de différentes longueurs comme suggéré par l'hypothèse HSS qui établit que les producteurs primaires sont contrôlés seulement dans des chaînes avec un nombre impair de niveaux. La biomasse à chaque niveau trophique est représentée par la taille des cercles.

La vision « top-down » de la structuration des écosystèmes a été soutenue par l'approche expérimentale de Carpenter (Carpenter et al. 1985) montrant que l'apport en nutriments n'expliquait pas toutes les variations de biomasses de plantes et que les prédateurs avaient des effets en cascade sur les chaînes trophiques. Carpenter et ses collaborateurs ont en effet démontré que l'augmentation de la charge en poissons piscivores faisait baisser la quantité de poissons planctivores, ce qui génère une augmentation du zooplancton herbivore faisant ainsi baisser la biomasse de phytoplancton.

Les résultats des données expérimentales plus récentes apportent plus d'éléments étayant l'hypothèse que ce sont à la fois les ressources et les consommateurs qui structurent les abondances, les biomasses et la diversité des communautés et des écosystèmes (Brett and Goldman 1996, Polis 1999, Borer et al. 2006, Gruner et al. 2008, Polishchuk et al. 2013, Hulot et al. 2014). Cela est en accord avec la théorie d'Oksanen selon laquelle la longueur des chaînes trophiques est dépendante de la productivité des milieux (Oksanen et al. 1981).

Un des enjeux actuels de l'écologie est de déterminer comment les perturbations d'origine anthropique liées aux ressources (ex : ajouts d'azote et phosphore dans les écosystèmes) et aux

consommateurs (ex : exploitation ou invasion d'un prédateur généraliste ou non, de sommet de chaîne trophique ou non) affectent la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

Pour répondre à cet enjeu majeur, j'ai utilisé une approche couplant l'écologie des réseaux trophiques et la stœchiométrie. Ces deux approches permettent d'utiliser les cadres méthodologiques les plus intégrateurs et ainsi d'appréhender l'effet des perturbations bottom-up et top-down sur l'organisation du réseau trophique et sur les stocks en éléments qui représentent les différents compartiments des écosystèmes.

## **4. Les milieux aquatiques en tant que modèles expérimentaux**

A l'échelle mondiale, une très grande majorité (98%) des plans d'eau a une surface plutôt faible, comprise entre 0,01 et 1 km<sup>2</sup> ainsi qu'une faible profondeur (Downing et al. 2006). Ces écosystèmes aquatiques ont un rôle fonctionnel majeur car ils possèdent un taux de fixation et de stockage du CO<sub>2</sub> sous forme organique, des taux de renouvellement de leurs eaux et de leurs nutriments, et des taux d'activité biologique plus élevés que les grands lacs profonds (Smith et al. 2002, Downing 2010). Les petits milieux d'eau douce accueillent également une faune et une flore riche et contribuent au maintien d'une diversité d'habitats dans le paysage régional (Nicolet et al. 2004, Davies et al. 2008).

Etudier les milieux aquatiques grâce aux systèmes expérimentaux (microcosmes et mésocosmes) et naturels a permis, depuis les années 70, à la fois une meilleure compréhension des phénomènes perturbants leur fonctionnement comme le processus d'eutrophisation mais également de mieux appréhender les mécanismes d'interactions entre espèces ou groupes d'espèces au sein des réseaux trophiques (Blanchfield et al. 2009). Les milieux aquatiques sont donc un bon outil pour comprendre les phénomènes qui lui sont propres mais également pour améliorer les connaissances globales sur le fonctionnement des écosystèmes. C'est pourquoi les théories sur les effets bottom-up et top-down, et plus récemment sur le rôle combiné de ces effets sur la structuration des écosystèmes, se sont largement appuyées sur des tests en milieux aquatiques (Dillon and Rigler 1974, Schindler 1978, Carpenter et al. 1985, McQueen et al. 1986,

Carpenter et al. 1987, Vanni 1987, Brett and Goldman 1996, Schindler et al. 1996, Jeppesen et al. 1997, Vanni and Layne 1997, Hulot et al. 2000, Ward et al. 2006).

L'étude expérimentale des effets croisés bottom-up et top-down sur les écosystèmes aquatiques a surtout eu lieu en mésocosmes (volume souvent compris entre 0,5 et 10 m<sup>3</sup>), dans un environnement pélagique souvent dominé par le plancton ou dans des écosystèmes naturels peu ou difficilement répliqués (Petersen et al. 1999). Le couplage entre habitats littoral, benthique et pélagique est souvent négligé au profit de l'étude du seul compartiment pélagique. Pourtant, l'effet des zones littorales végétalisées et de l'influence du compartiment benthique notamment dans les lacs peu profonds peut être très important, et la production primaire de ces compartiments peut égaler ou dépasser la production primaire de la zone pélagique (Vadeboncoeur et al. 2002).

Pour conclure, une complémentarité des méthodes expérimentales à la fois en microcosmes et en macrocosmes complexes spatialement est donc nécessaire pour comprendre la totalité de la structuration et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques. En particulier, une meilleure prise en compte des zones non pélagiques apparaît nécessaire pour comprendre le rôle qu'elles peuvent avoir notamment sous l'influence de forçages de type bottom-up et top-down.

## **5. Objectifs et organisation de la thèse**

Dans une première partie de la thèse, j'ai utilisé des données issues d'une expérience en mésocosmes strictement pélagiques (9,5m<sup>3</sup>) pour étudier l'effet de forçages de type top-down induits par deux espèces de poissons sur la structuration du réseau planctonique. J'ai pour cela utilisé une approche basée sur les traits phénotypiques des espèces et la phylogénie.

Dans une deuxième partie, j'ai étudié la structure et le fonctionnement d'un milieu aquatique complexe sous l'influence d'un forçage de type bottom-up. L'ensemble de mes expériences a eu lieu au sein de la plateforme PLANAQUA dont les enceintes expérimentales sont plus grandes et plus proches des conditions naturelles que la plupart des systèmes expérimentaux utilisés jusqu'à maintenant. Ces macrocosmes aquatiques (dits « lacs ») ont un volume unitaire de 750m<sup>3</sup>, ils ont la caractéristique unique d'être représentatifs des petits

écosystèmes d'eau douce par la complexité de leur milieu composé de zones littorales végétalisées, d'une zone centrale pélagique et d'une partie benthique avec du sédiment.

Dans les trois sous-parties ci-après (5.1 - 5.3), je donne une pré introduction amenant les éléments contextuels principaux et les grands objectifs pour chacun des trois grands chapitres de la thèse. Ces parties introductives n'ont pas vocation à être exhaustives car les introductions et les hypothèses à l'intérieur des chapitres amènent les éléments par la suite.

## **5.1 Effets des top-prédateurs sur la structure du réseau trophique**

Les traits des espèces associés à leurs niveaux trophiques sont connus pour influencer la dynamique et la structure de la communauté (DeWitt and Langerhans 2003, Werner and Peacor 2003, Bolnick et al. 2011). La taille corporelle en particulier, est largement reconnue comme jouant un rôle majeur sur la structuration des interactions trophiques (Peters 1983, Werner 1984, Claessen et al. 2002). Ce trait est souvent un bon prédicteur de la position trophique des organismes et des relations entre prédateurs et proies, notamment dans les écosystèmes aquatiques (Webb 1976, Blaxter and Hubbs 1986).

La taille corporelle n'est pas le seul trait phénotypique déterminant la présence ou la force des interactions trophiques (Cohen et al. 1990, Leaper and Huxham 2002). Le comportement des prédateurs et des proies notamment peut être déterminant dans les forces d'interactions trophiques (Schmitz et al. 1997, Lazzaro et al. 2009, Belgrad and Griffen 2016). La non concordance des comportements alimentaires des prédateurs et des stratégies d'évitement des proies peut déterminer les probabilités de rencontre et la force des interactions au sein des réseaux trophiques (Peterka and Matěna 2009, 2011). Cependant, ceux-ci ont rarement été pris en compte dans les études de réseaux complexes. Les prédateurs utilisent souvent différentes techniques de chasse, par conséquent, les proies ont développé différentes adaptations anti-prédateurs (ex : comportement de fuite, réduction des probabilités de rencontre par des périodes d'activités spécifiques ou des usages de micro-habitats spécifiques). Les effets respectifs de la taille, des modes de chasses des prédateurs et des mécanismes anti-prédateurs des proies sur la structuration des réseaux trophiques restent mal connus. Les différents modes de chasses des prédateurs pourraient également modifier la force des effets en cascade (effets indirects du type de prédateur sur les producteurs primaires).

Afin de mieux comprendre le rôle respectif de la taille corporelle et du mode de chasse, j'ai utilisé des données issues d'une manipulation en mésocosmes pélagiques de la taille corporelle et de l'espèce de poissons planctonophages (le gardon *Rutilus rutilus* et la perche *Perca fluviatilis*). J'ai pu montrer que la réponse du zooplancton dépend de sa taille corporelle en interaction avec son comportement antiprédateur, mais que c'est la phylogénie du zooplancton qui permet de mieux prédire sa réponse aux poissons. Ce travail est présenté dans le Chapitre 1.

## **5.2 Effets de l'enrichissement sur la structure du réseau**

La structure des réseaux trophiques dans les écosystèmes aquatiques est à la fois influencée par des effets bottom-up et top-down. Cela a été démontré dans de nombreux travaux empiriques et expérimentaux, notamment en microcosmes et en mésocosmes simples, en général pélagiques et avec peu d'espèces en interaction (Brett and Goldman 1996). Cependant, les effets des perturbations bottom-up et top-down sur les écosystèmes aquatiques réalistes et complexes couplant habitats pélagique, benthique et littoral restent mal compris. Grâce à la plateforme PLANAQUA et son dispositif de lacs expérimentaux, j'ai pu mesurer l'effet de l'ajout de nutriments sur de tels écosystèmes complexes. Le protocole prévoyait initialement de faire également varier la présence d'un top-prédateur (brochet) dans les lacs expérimentaux. Hélas, les brochets n'ont pas réussi à se maintenir et l'expérience est donc devenue strictement de type « bottom-up ». Plus précisément, dans le chapitre 2 j'ai mesuré l'effet de l'enrichissement sur les biomasses, les concentrations et les abondances du phytoplancton, du zooplancton, du biofilms, des algues filamenteuses, des plantes des zones littorales et des poissons dans les lacs PLANAQUA.

## **5.3 Effets de l'enrichissement sur le fonctionnement de l'écosystème**

Les perturbations bottom-up et top-down peuvent modifier la structure, mais aussi le fonctionnement de l'écosystème. Un grand nombre de travaux empiriques et théoriques ont démontré que les biomasses et les compositions spécifiques du réseau trophique peuvent être modifiées à des degrés divers par l'enrichissement (Brett and Goldman 1996, Hulot et al. 2000, Wollrab et al. 2012). Cependant peu de travaux ont utilisé la stœchiométrie pour apprécier l'effet de l'enrichissement des différents compartiments d'un écosystème aquatique. Dans le cadre de

l'expérimentation réalisée sur les lacs, j'ai mesuré l'effet de l'enrichissement sur la stœchiométrie des compartiments de l'écosystème. J'ai également cherché à voir si la dégradation de la matière végétale composant les zones littorales, et donc les cycles des éléments (dont carbone, azote et phosphore), peut être modifiée par l'ajout de nutriments.

Enfin, j'ai également mesuré l'activité des communautés bactériennes participant à la dégradation de la matière organique (approche Biolog).

Ces approches ont été également réalisées sur les lacs PLANAQUA et sont présentées dans le chapitre 3.

# Chapitre 1 : Trait-dependency of trophic interactions in

## 2 zooplankton food webs

Florian Vincent<sup>1</sup>, Andrea Bertolo<sup>2</sup>, Gérard Lacroix<sup>1,3</sup>, Maud Mouchet<sup>4</sup>, Eric Edeline<sup>1,5\*</sup>

4

### **Abstract**

6 Anthropogenic change in the abundance or identity of dominant top predators may induce  
reorganizations in whole food webs. Predicting these reorganizations requires identifying the  
8 biological rules that govern trophic niches. However, we still lack a detailed understanding of the  
respective contributions of body size, behaviour (e.g., match between predator hunting mode and  
10 prey antipredator strategy), phylogeny and/or ontogeny in determining both the presence and  
strength of trophic interactions. Here, we address this question by measuring zooplankton  
12 numerical response to fish predators in lake enclosures. We compared the fit to zooplankton  
count data of models grouping zooplankters based either on (i) body sizes, (ii) antipredator  
14 behaviour, (iii) body size combined with antipredator behaviour, or on (iv) phylogeny combined  
with ontogeny (i.e., different life stages of copepods). Body size was a better predictor of  
16 zooplankton numerical response to fish than antipredator behaviour, but combining body size  
and behaviour provided even better predictions. Models based on phylogeny combined with  
18 ontogeny clearly outperformed those based on other zooplankton grouping rules, except when  
phylogeny was poorly resolved. Removing ontogenetic information plagued the predictive power  
20 of the highly-resolved (genus-level) phylogenetic grouping but not of medium-resolved or  
poorly-resolved phylogenetic grouping. Our results support the recent use of phylogeny as a  
22 superior surrogate for traits controlling trophic niches, and further highlight the added value of  
combining phylogeny with ontogenetic traits. Further improvements in our mechanistic  
24 understanding of how trophic networks are shaped are bound to uncovering the trophic traits  
captured by phylogeny and ontogeny, but that currently remain hidden to us.

26

28

1: Sorbonne Université, Université Paris Diderot, UPEC, CNRS, INRA, IRD, Institut d'Ecologie et  
30 des Sciences de l'Environnement de Paris (iEES-Paris), Paris, France. Email:  
[fvincent.world@gmail.com](mailto:fvincent.world@gmail.com)

32 2: Département de sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières, 3351  
Boul. des Forges, CP 500, Trois-Rivières, Québec G9A 5H7 Canada. Email:  
34 [andrea.bertolo@uqtr.ca](mailto:andrea.bertolo@uqtr.ca), ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6018-816X>

3 : Ecole Normale Supérieure, PSL Research University, CNRS, Centre de recherche en écologie  
36 expérimentale et prédictive (CEREPE-ECOTRON IleDeFrance), UMS 3194, 11 chemin de Busseau,  
77140 Saint-Pierre-lès-Nemours, France. Email: [gerard.lacroix@upmc.fr](mailto:gerard.lacroix@upmc.fr)

38 4: Maud Mouchet, UMR MNHN-CNRS-SU 7204 CESCO, 43 rue Buffon, CP 135, 75005 Paris. Email:  
[maud.mouchet@mnhn.fr](mailto:maud.mouchet@mnhn.fr)

40 5: INRA, Ecology and Ecosystem Health, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France.  
Email: [eric.edeline@inra.fr](mailto:eric.edeline@inra.fr)

42

\* Corresponding author:

44 Email: [eric.edeline@inra.fr](mailto:eric.edeline@inra.fr),

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4963-4453>

46

## **Declarations**

48 Acknowledgements – AB and GL warmly thank Françoise Lescher-Moutoué for her contribution  
in conceiving the experimental design and for her contribution to the experiment.

50 Funding – FV was funded by a grant from Sorbonne Université (CARESE-SU J15R323). GL and FV  
were supported by the International Program For Scientific Cooperation (project PICS06763) of  
52 the French National Center of Scientific Research. AB was funded by a NSERC Discovery grant  
(RGPIN-2017-05451). EE was supported by a research grant from Rennes Métropole (AIS  
54 program – project number 18C0356).

Author contributions – All authors designed the study, AB and GL performed the experiment and  
56 produced the data, FV and EE analysed the data, all authors wrote the paper.

Conflicts of interest – The authors declare no conflict of interest.

58 Permit(s) – Fish manipulations were performed under the control of authorities and in  
compliance with applicable laws.

60

62

64

66

68

70

72

74

76

78

80

82

84

86

88

90

## Introduction

92 Trophic interactions determine population dynamics, evolutionary trajectories and the stocks  
and fluxes of energy in ecosystems (Polis and Winemiller 1996). Therefore, uncovering general  
94 rules that shape trophic interactions represents a central objective of ecological research. To  
reach this goal, researchers classically either use *a priori*-built models whose predictions are  
96 compared to observed food webs, or infer general rules *a posteriori* through mechanistic or  
statistical models fitted to observed networks (Rohr et al. 2017). Both approaches require high-  
98 quality, detailed food-web data built from direct observations. Such data are scarce and costly to  
acquire. A third, cost-effective but indirect approach to inferring trophic interactions is to  
100 experimentally measure community response to manipulating presence-absence of particular  
predators in the food web (Hulot et al. 2014).

102

Experimental manipulations of predator-prey systems have a long history in ecological research  
104 and, in particular, have proven powerful to reveal whether and how trophic interactions are  
predictable from single-trait phenotypes (Bolker et al. 2003, Werner and Peacor 2003, Schmitz  
106 2008). Such studies have, for instance, confirmed the major role played by body size in  
structuring trophic interactions (Emmerson and Raffaelli 2004), a role that was already  
108 envisioned by Elton (1927) and robustly explored since then (Cohen et al. 1993, Woodward et al.  
2005, Brose et al. 2006). Recently, such manipulative experiments have demonstrated that  
110 predator hunting mode interacts with prey antipredator behaviour in controlling predator-prey  
interactions and, from there, in determining both the strength of trophic cascades (Schmitz et al.  
112 2004, Schmitz 2008) as well as the architecture of whole food webs (Lazzaro et al. 2009).

114 Besides body size, hunting mode and antipredator behaviour, other phenotypic traits may be  
involved in controlling the occurrence and strength of trophic links (e.g. palatability, chemical  
116 defences or mimicry). However, these other traits are often difficult to identify or measure, and  
are poorly reported in the literature. To tackle this complexity issue, phylogeny may be used as a  
118 “holistic trait” encapsulating the complex phenotypes that determine trophic niches. Accordingly,  
several studies suggest that phylogeny (using taxonomy as a proxy) has a higher power than  
120 body size in predicting trophic links in observed terrestrial and aquatic food webs (Cattin et al.  
2004, Naisbit et al. 2012). Recently, some authors have further suggested that even a coarse  
122 phylogenetic resolution might still retain enough information to efficiently predict trophic links  
(Gauzens et al. 2013).

124

To our knowledge, however, no study has quantified the respective contributions of body size,  
126 antipredator behaviour, and phylogeny at different resolutions in driving the presence and  
strength of trophic interactions in complex food webs. To contribute bridging this knowledge  
128 gap, we measured the numerical response of a zooplankton community to the experimental  
manipulation of their fish predators in lake enclosures. We predicted fish predation to have both  
130 direct effects through fish-zooplankton trophic interactions, and indirect effects through  
reorganizations of zooplankton-zooplankton and zooplankton-phytoplankton trophic  
132 interactions. To investigate the role of zooplankton traits in driving both these direct and indirect  
effects, we grouped zooplankters based on their body size, antipredator behaviour or on both  
134 their body size and antipredator behaviour, and we made qualitative predictions on whether and  
how each zooplankton group should numerically respond to fish. We compared our qualitative  
136 predictions with observed effect sizes and, additionally, we adopted a model selection procedure

that quantified the relative power of size- and behaviour-based zooplankton groups to predict  
138 zooplankton response to fish manipulation. We further grouped zooplankters based on  
phylogeny at a low, medium or high resolution, and included these phylogeny-based groups into  
140 the model selection procedure. In doing so, we combined phylogeny-based grouping with  
ontogeny-based grouping among Copepods (i.e., nauplii vs. copepodites and adults), as is usual  
142 when describing zooplankton communities.

144 We show that body size-based zooplankton grouping outperformed behaviour-based  
zooplankton grouping in predicting zooplankton numerical response to fish, but performed less  
146 well than a grouping structure combining both zooplankton body size and behaviour. A  
phylogeny-based zooplankton grouping structure provided the overall best and most  
148 parsimonious fit to the data, and was therefore most powerful at predicting zooplankton  
numerical response to fish predators, but only at a high to medium phylogenetic resolution and  
150 when ontogeny was also accounted for.

## 152 **Materials and Methods**

### 154 **Experimental setup**

Nine enclosures made of translucent polyethylene were installed on a floating pontoon on Lake  
156 Créteil, a 42-ha shallow lake of 4 m mean depth (max depth 6m). Whereas they do not include  
lake sediments, our enclosures were 1.5 m x 1.5 m x 4.5 m deep (9.5 m<sup>3</sup>) and, hence, realistically  
158 reproduced lake vertical heterogeneity. Enclosures were filled with lake water pumped from a  
1.5-meter depth from June 29<sup>th</sup> to July 3<sup>rd</sup> 1995. After filling, enclosures were enriched with living

160 zooplankton sampled from the pelagic area of the lake. In order to avoid nutrient limitation of  
phytoplankton, inorganic nutrients were added twice a week with a liquid mixture of potassium  
162 phosphate ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ) and ammonium nitrate ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) with a N:P ratio of 20:1 by weight, for a  
load of phosphorus of  $3.16 \mu\text{g L}^{-1} \text{d}^{-1}$ . At the start of the experiment (July 13<sup>th</sup>), the zooplankton  
164 biomass was  $> 200 \mu\text{g dry weight L}^{-1}$ . Additional details on the experimental setup can be found  
in Bertolo et al. (1999b) and in Bertolo et al. (2000).

166

On July 13<sup>th</sup>, three different triplicate treatments were applied randomly to the enclosures: (i)  
168 “Control”: fishless; (ii) “Perch”: 18 planktivorous perch (aged 0+), measuring  $5.97\text{cm} \pm 0.55 \text{ cm}$   
(fork length) and weighting  $2.45 \pm 0.76 \text{ g}$  (fresh weight); (iii) “Roach”: six roach aged of at least a  
170 year (1+), measuring on average  $8.13 \pm 0.37 \text{ cm}$  and weighting on average  $7.50 \pm 0.50 \text{ g}$ . The  
different numbers of roach and perch per enclosure were used to standardize fish biomass at 20  
172  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ , which can be considered as a moderate stocking rate (Williams and Moss 2003). Hence, in  
our design fish identity is confounded with fish density, body size and hunting mode (see below),  
174 and we could thus not identify which fish traits would actually determine different zooplankton  
response when comparing perch to roach. For this reason, our study is based on exploring  
176 zooplankton rather than fish traits and how these influence zooplankton response to fish.

## 178 **Sampling**

In order to alleviate constraints inherent to mesocosms (higher fish biomass than in natural  
180 systems, limited movements of zooplankters, and severe prey depletion), we limited the duration  
of the experiments to 20 days. Water was sampled at every 30-cm depth in each enclosure using  
182 a 2-L Friedinger bottle on three dates (July 18<sup>th</sup> and 25<sup>th</sup>, August 1<sup>st</sup> 1995). All samples from the

same enclosure were pooled (24 L in total). Zooplankton of the pooled sample was filtered  
184 through a 50  $\mu\text{m}$  sieve and fixed in 4% formalin. One to two litres of 50  $\mu\text{m}$ -sieved water  
(depending on filter clogging) were filtered on a GF/C glass fiber filter (nominal cut-off: 1.2  $\mu\text{m}$ )  
186 for estimation of chlorophyll *a* content. Algal cells were strongly dominated by small algae (< 25  
 $\mu\text{m}$ ) mainly belonging to Chlorophyceae, Cryptophyceae and diatoms (Bertolo et al. 1999b,  
188 2000), and a negligible fraction was retained on the 50  $\mu\text{m}$  sieve. Chlorophyll *a* was measured  
spectrophotometrically ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) after grinding the samples in 90% acetone and centrifugation  
190 (AFNOR 1990).

192 Before being analysed under a stereomicroscope, each zooplankton sample was subsampled and  
diluted so as to standardize abundances. Zooplankton counts from diluted subsamples were then  
194 transformed to zooplankton concentration (mean count  $\text{L}^{-1}$ ) in each enclosure. Zooplankton  
individuals were identified at the species level when only one species was present and at the  
196 genus level when two congeneric species co-occurred. Copepods were present in two  
development stages, specifically as nauplii vs. copepodites and adults (Reid and Williamson  
198 2010). Copepod nauplii were segregated into nauplii of Calanoids and nauplii of Cyclopoids.  
Cladocera, and copepodites of Copepods were measured for body length (in mm, 40 individuals  
200 per zooplankton category and per sample).

## 202 **Zooplankton taxa**

We identified five herbivorous cladoceran genera: *Ceriodaphnia* [*C. pulchella* Sars 1862 and *C.*  
204 *quadrangula* (O.F. Müller 1785)], *Bosmina* [*B. longirostris* (O.F. Müller 1785)], *Diaphanosoma* [*D.*  
*brachyurum* (Liévin 1848)] and *Daphnia* (*D. longispina* complex), listed according to their relative

206 abundance. The omnivorous copepods were represented by the Calanoid species *Eudiaptomus*  
*gracilis* (Sars 1863) and the Cyclopoid species *Acanthocyclops robustus* (Sars 1863),  
208 *Thermocyclops crassus* (Fischer 1853), and *Th. oithonoides* (Sars 1863). The herbivorous rotifers  
were dominated by *Polyarthra* sp. and *Hexarthra mira* (Hudson 1871), while the predatory genus  
210 *Asplanchna* (*A. girodi* De Guerne, 1888, *A. priodonta* Gosse, 1850) represented the carnivorous  
rotifers. Other zooplankton taxa, such as undetermined Chydorids, the calanoid Copepod  
212 *Eurytemora velox* (Lilljeborg 1853), and the rotifers *Keratella quadrata* (O.F. Müller 1786), *K.*  
*cochlearis* (Gosse 1851), and *Lecane* spp., were only found very occasionally and were not taken  
214 into account in the subsequent analyses.

#### 216 **Assigning zooplankton taxa to trophic groups from prior knowledge**

We assumed that the assembly of zooplankton trophic groups (and associated trophic  
218 interactions with fish and other zooplankters) was controlled by zooplankton (i) body size only,  
(ii) antipredator behaviour only, (iii) body size and behaviour combined, and (iv) phylogeny  
220 (using taxonomy as a proxy) at different resolutions and combined with ontogeny for Copepod  
taxa. Below, we present the criteria used to assign zooplankton taxa into trophic groups and  
222 predict their associated numerical response to perch and roach (summarized in Table 1).

#### 224 *Body size-based zooplankton trophic groups*

During summer, zooplankton in Lake Créteil include few large-bodied organisms and thus have a  
226 relatively narrow body-size range. They may be separated among small-bodied organisms (50-  
200  $\mu\text{m}$ ), which include mainly herbivores (Rotifers and nauplii of Copepods), and medium to  
228 large-bodied organisms (200-2000  $\mu\text{m}$ , among which 8.7 % were > 1000  $\mu\text{m}$ ), which include both

herbivorous or omnivorous/carnivorous microcrustaceans and carnivorous Rotifera (Bertolo et al. 1999a). In order to take into account other realistic ways of classifying zooplankton, we split it into three size classes: 50-200  $\mu\text{m}$  (Rotifers and nauplii of Copepods), 200-600  $\mu\text{m}$  (*Bosmina*, *Ceriodaphnia* and *Thermocyclops*) and 600-2000  $\mu\text{m}$  organisms (*Asplanchna*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Eudiaptomus*, *Acanthocyclops*). When fitting models to zooplankton count data (see below), however, this three size-class grouping structure did not perform better than the two size-class grouping structure (LR test: Chi-square = 2.5382, Df = 3, p = 0.4684), and was penalized in terms of Akaike's information criterion (AIC, 2674.1 vs. 2670.6). We therefore retained the two-size-classes grouping structure for further analyses.

238

Fish preferentially consume large-bodied zooplankters, while small-bodied zooplankters are both dominated competitors and prey for larger zooplankton (Brooks and Dodson 1965). Hence, we predicted that small-bodied zooplankton abundance should increase in the presence of fish (Table 1, Body size). Moreover, based on perch and roach differences in body size, we predicted perch to impose a stronger predation pressure than roach and thus, in turn, to have a larger positive effect on small-bodied zooplankton (Table 1, Body size). This prediction emerges from general body-mass scaling rules, where average attack rate for freshwater vertebrate ectotherms equals  $8.2 \cdot 10^{-6} m^{0.31}$  (where  $m$  is individual body mass, Rall et al. 2012). Using this relationship, cumulated attack rate on zooplankton from 18 perch weighing 2.45 g is predicted to be twice as large than that from six roach weighing 7.50 g. Finally, we predicted this higher cumulated attack rate from perch to result in a stronger trophic cascade (i.e. increase in phytoplankton abundance) than in the presence of roach (Table 1, Body size).

252 *Behaviour-based zooplankton trophic groups*

Possible behavioural responses of zooplankters facing predation from fish or from other  
254 invertebrates may be either (i) “fleeing” reaction, (ii) hiding in a spatial refuge or (iii) no escape.  
Whereas these behaviour-based zooplankton trophic groups are not mutually exclusive, we  
256 assigned each zooplankton organism to only one group based on prior literature knowledge  
about their predominant behaviour.

258

Specifically, nauplii of both Calanoid and Cyclopid copepods have limited escape capabilities,  
260 while copepodite stages of are often equally categorized as “flee” strategists due to their jump-  
swimming behaviour. However, Calanoids occupy the upper water layers at both the nauplius  
262 and copepodite stages (Angeli et al. 1995, Lacroix and Lescher-Moutoué 1995, Lieschke and Closs  
1999, Bertolo et al. 1999a, Titelman and Fiksen 2004, Doulka and Kehayias 2011), and thus can  
264 not avoid encounters with fish. Hence, we categorized Calanoids as “no escape” strategists at the  
nauplius stage and as “flee” strategists at the copepodite stage. In contrast, Cyclopoids prefer the  
266 deep layers of the water column in Lake Créteil (Lacroix and Lescher-Moutoué 1995) and may  
even be regularly found in near-bottom habitats at both the nauplius and copepodite stages  
268 (Papińska and Prejs 1979, Papińska 1981). Hence, Cyclopoids may efficiently hide from fish  
predators by preferentially occupying deep water layers. We considered hiding as a more  
270 efficient antipredator strategy than fleeing, and we categorized Cyclopoids as “hide” strategists at  
both the nauplius and copepodite stages.

272

We also categorized as “flee” strategists *Diaphanosoma* spp., a jump-swimmer rapidly alternating  
274 sinking with powerful strokes of antennae (Williamson 1983, Chang and Hanazato 2003), but

also *Bosmina* spp., which use a “dead-man response” (in addition to having a hard carapace) to  
276 deter predation from copepods (Kerfoot 1978, Williamson 1983, Sakamoto and Hanazato 2008).  
Although jumping and a dead-man response are sharply different behaviours, we grouped them  
278 in a common “flee” category because their common purpose is to reduce mortality from  
unavoidable predator encounters. This choice was further justified *a posteriori* by fitting  
280 statistical models to zooplankton count data. A model considering *Bosmina* separately as a  
“passive escape” strategist did not fit the data better than a model grouping *Bosmina* together  
282 with *Diaphanosoma* and copepodites of Calanoids (LR test: Chi-square = 3.8594, Df = 3, p =  
0.2771), and was penalized in terms of AIC (2688.7 vs. 2686.6).

284

Finally, Daphnids have a reduced ability to escape by jumping. Additionally, in Lake Créteil both  
286 *Ceriodaphnia* spp. and *Daphnia* spp. preferentially use the upper layers of the water column  
(Lacroix and Lescher-Moutoué 1995), and thus are highly susceptible to predation by  
288 planktivorous fish. We thus categorized Daphnids as “no escape” strategists, together with  
Rotifers.

290

Perch and roach also have contrasted hunting modes. Planktivorous perch are typical visual  
292 feeders (Lacroix et al. 1996) able to feed on zooplankton only when light intensity is relatively  
high (Nurminen et al. 2010, Kestemont et al. 2015). They are stimulated by conspicuous prey,  
294 and prey movement can trigger an attack (Peterka and Matěna 2009). Perch are stop-and-burst  
predators that can repeatedly strike, particularly so when feeding on evasive copepods (Peterka  
296 and Matěna 2011). Hence, we predicted perch to efficiently deplete both “no escape” and

“fleeing” zooplankton strategists, but to be less efficient on “hide” strategists (Table 1,  
298 Behaviour).

300 In contrast with perch, roach are cruising foragers that use continuous and rapid swimming,  
punctuated by slowdowns (Peterka and Matěna 2011, Helenius et al. 2015). They are able to  
302 switch between particulate feeding and gulping, depending on zooplankton body size, abundance  
and light conditions (Van Den Berg et al. 1993, Helenius et al. 2015). Roach foraging efficiency is  
304 almost independent of the light intensity (Diehl 1988, Nurminen et al. 2010), indicating that they  
only optionally rely on visual cues to locate their prey. Moreover, even when light intensity is  
306 relatively high, roach are poorly capable to prey on “fleeing” zooplankton strategists like  
copepods (Lacroix et al. 1996, Peterka and Matěna 2009, 2011). Hence, we expected roach in our  
308 experiment to deplete “no escape” zooplankters, but not “fleeing” or “hide” strategists (Table 1,  
Behaviour).

310

#### *Mixture of size- and behaviour-based zooplankton trophic groups*

312 Body size should be important to predict zooplankton-fish trophic links only for zooplankters  
that are unable to behaviourally avoid encounters with fish. Hence, we separated “no escape”  
314 zooplankton strategists into “large-bodied” and “small-bodied” zooplankton trophic groups.  
“Fleeing” strategists were similar in body sizes and were thus not partitioned into different body  
316 size-based zooplankton trophic groups. Finally, “hide” strategists, by efficiently avoiding  
predation from both perch and roach, were free from any size-dependency in their response to  
318 fish and were also not partitioned into different body size-based zooplankton trophic groups.  
Because they are omnivorous, however, we predicted “hide” strategists to increase in parallel

320 with the increasing abundance of “small, no escape” strategists on which they feed. The  
predictions resulting from this zooplankton grouping structure are summarized in Table 1 (Body  
322 size and behaviour).

#### 324 *Phylogeny-based zooplankton trophic groups*

We identified 12 genera or species and two development stages for copepods (see above),  
326 yielding a total of 14 trophic groups. Reaching this taxonomic resolution in zooplankton counts,  
however, is a time-consuming task which is relieved if taxa may be lumped. It is therefore  
328 important to quantify the effect of taxonomic lumping on information loss in predicting food-web  
structure (Gauzens et al. 2013). Accordingly, we varied zooplankton lumping in our dataset from  
330 low to high to reach a (i) low-level lumping (12 trophic groups: *Ceriodaphnia*, *Bosmina*,  
*Diaphanosoma*, *Daphnia*, *Eudiaptomus*, *Acanthocyclops*, *Thermocyclops*, nauplii of Calanoids,  
332 nauplii of Cyclopoids, *Polyarthra*, *Hexarthra*, *Asplanchna*), (ii) medium-level lumping (10 trophic  
groups: *Daphnidae*, *Bosminidae*, *Sididae*, *Diaptomidae*, *Cyclopidae*, nauplii of copepods,  
334 *Hexarthridae*, *Synchaetidae*, *Asplanchnidae*) and (iii) high-level lumping (4 trophic groups:  
Cladocera, copepodite of copepods, nauplii of copepods, and Rotifera).

336

### **Data analysis**

#### 338 *Zooplankton counts*

Our analysis of zooplankton count data aimed at (i) quantifying the numerical response of the  
340 different zooplankton trophic groups to the fish treatments, (ii) identifying which zooplankton  
grouping structure provided the best and most parsimonious fit to the data, and (iii) quantifying,  
342 for each zooplankton grouping structure, the importance of considering perch and roach as

having different effects on zooplankton numbers. We based our analysis on comparing the fit to  
 344 zooplankton count data of the resulting 12 different generalized linear mixed models (Table 2),  
 which corresponded to the six zooplankton grouping structures described above times two  
 346 different fish effects: fish absent vs. fish present or fish absent vs. perch present vs. roach present.  
 We provide below more details on the analyses.

348

Zooplankton counts  $C$  included a high proportion (25 %) of zeros, and positive counts were  
 350 highly overdispersed. We thus modelled this data using a zero-inflated negative binomial model  
 (Ntzoufras 2009):

352

$$\begin{aligned}
 C_i &\sim NB(\varphi_i, r_i) \\
 \varphi_i &= \frac{r_i}{r_i + \lambda_i(1 - \theta_i)} \\
 \theta_i &\sim B(\psi_i) \\
 \ln(\lambda_i) &= \alpha + \beta_{Z[i]} + \gamma_{F[i]} + \delta_{Z[i], F[i]} + \epsilon_{E[i], D[i]} + \zeta_{T[i]} \\
 \epsilon_{E[i], D[i]} &\sim N(0, \sigma_\epsilon^2) \\
 \zeta_{T[i]} &\sim N(0, \sigma_\zeta^2)
 \end{aligned} \tag{1},$$

354

where subscript  $i$  indexes sampling events corresponding to a taxon (low-level phylogenetic  
 356 lumping, 12 groups) in a given enclosure on a given sampling day (n = 324 sampling events),  $\sim$   
 means “follows distribution”, and  $NB$  is the negative binomial distribution with success  
 358 probability  $\varphi$  and number of failures  $r$ . The  $\theta$  latent variable for absence of organisms was  
 modelled as a Bernoulli process (B distribution) with probability  $\psi$ .

360

Line 4 in Eq. (1) shows that we modelled positive (non-zero) counts  $\lambda_i$  with a GLM including a  
362 natural logarithm (ln) link and a linear predictor in which  $\alpha$  was an intercept, and  $\beta$  described  
deviations from the intercept associated with zooplankton trophic group  $Z$ , which corresponded  
364 to the six different grouping structures based on (i) body size (two  $Z$  groups), (ii) antipredator  
behaviour (four  $Z$  groups), (iii) body size and behaviour combined (five  $Z$  groups), (iv) low-level  
366 phylogenetic lumping (12  $Z$  groups), (v) medium-level phylogenetic lumping (10  $Z$  groups) and  
(vi) high-level phylogenetic lumping (four  $Z$  groups).

368

$\nu$  described deviations from the intercept associated with fish treatment  $F$ , which took either  
370 two levels (fish absent vs. present) or 3 levels (fish absent vs. perch present vs. roach present).  $\delta$   
described deviations from the intercept due to the interaction between  $Z$  and  $F$ . The model also  
372 accounted for non-independence of observations by including the normally-distributed random  
effect of enclosures  $E$  on a given sampling date  $D$  ( $\epsilon$  effect,  $n = 9 \times 3 = 27$  levels), and of the low-  
374 level phylogenetic lumping  $T$  ( $\zeta$  effect,  $n = 12$  levels). Note that  $T$  was confounded with  $Z$  for the  
low-level (12-group) phylogenetic lumping model, and  $\zeta$  was thus omitted from this particular  
376 model.

378 We assessed the relative fit of the 12 different candidate models (six different  $Z$  times two  
different  $F$ ) to the count data using statistical model selection. Specifically, we ranked models  
380 based on their parsimony, as measured by AIC computed as  $AIC = -2\ln(L) + 2k$  and Bayesian  
information criterion (BIC, also known as Schwarz's Bayesian criterion) computed as  
382  $BIC = -2\ln(L) + \ln(n_{obs})k$ , where  $L$  is the likelihood of the estimated model,  $k$  is the total number

of parameters that are estimated in the model and  $n_{obs}$  is the number of observations to which the  
 384 model was fitted ( $n = 324$ ). The pseudo  $R^2$  of each model was computed from the linear  
 regression of observations on fitted model values. The statistical significance of fixed effect terms  
 386 in the most parsimonious model (Table 3) was tested using likelihood ratio tests comparing the  
 likelihood of the full model with that of a model omitting the focal term.

388

### *Zooplankton body sizes*

390 In addition to zooplankton counts, our dataset included body size measurements for crustaceans  
 (see above). We predicted fish predation to select for decreased body sizes in zooplankton, with  
 392 the amplitude of body downsizing being proportional to the intensity of predation (Brooks and  
 Dodson 1965). To test this prediction, we modelled the effect of fish on natural log-transformed,  
 394 individual zooplankton body sizes  $S$  using a linear mixed model:

$$\begin{aligned}
 S_i &\sim N(\mu_i, \sigma^2) \\
 \mu_i &= \alpha + \beta_{Z[i]} + \gamma_{F[i]} + \delta_{Z[i], F[i]} + \epsilon_{E[i], D[i]} \\
 \epsilon_{E[i], D[i]} &\sim N(0, \sigma_\epsilon^2)
 \end{aligned}
 \tag{Eq. 2}$$

396

398 where subscript  $i$  indexes zooplankton individuals ( $n = 3291$  individuals),  $N$  is the normal  
 (Gaussian) distribution, and  $\mu$  and  $\sigma^2$  are the mean and variance of  $S_i$ , respectively. Other  
 400 parameters are as described in Eq. 1 and the grouping structure for  $Z$  was that yielding the  
 lowest AIC in fitting model 1 to the count data. This structure was provided by the low-level  
 402 taxonomic lumping (see Results) which explains why, compared to Eq. 1, the  $\zeta_{T[i]}$  term is lacking  
 in Eq. 2.

404

*Phytoplankton concentration*

406 We modelled chlorophyll *a* concentration  $P$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ), a proxy for phytoplankton concentration,  
using a linear mixed model:

$$\begin{aligned} P_i &\sim N(\mu_i, \sigma^2) \\ \mu_i &= \alpha + \beta_{F[i]} + \delta_{D[i]} \\ \delta_{D[i]} &\sim N(0, \sigma_\delta^2) \end{aligned} \quad (\text{Eq. 3}),$$

408 where subscript  $i$  indexes a lake enclosure ( $n = 9$  enclosures) on a given sampling date ( $n = 2$   
410 sampling dates). The  $F$  index had 3 levels (fish absent vs. perch present vs. roach present), which  
yielded the lowest AIC in fitting model 1 to the count data (see Results). Other subscripts are as  
412 described in Eq. 1.

414 All statistics were performed in R version 3.6.0 (R Core Team 2019). We fitted model 1 using the  
glmmTMB() function from the glmmTMB package (Brooks et al. 2017). Predictions with  
416 confidence intervals for model 1 were obtained using the predict.glmmTMB() function with a  
family = nbinom2 argument. We fitted models 2 and 3 using the lmer() function from the lme4  
418 package (Bates et al. 2015) and obtained predictions with confidence intervals for these models  
using the function sim() from the arm package (Gelman and Hill 2007). Significance tests of each  
420 term in the best-fitting version of model 1 (Table 3) were performed using the default anova()  
function.

422

424

## Results

### 426 *Zooplankton abundances and zooplankton trophic groups*

Overall, we found a relatively good agreement between our qualitative predictions and observed  
428 response of zooplankton abundance to perch and roach (Table 1), indicating that prior literature  
knowledge is a reliable source of information to roughly predict trophic interactions. In  
430 particular, perch and roach had remarkably different effects on zooplankton counts. For all of the  
six different zooplankton grouping structures, considering perch and roach as having different  
432 effects on zooplankton counts strongly improved model fit (Table 2).

434 Our qualitative predictions of the effects of perch and roach on body-size based and behaviour-  
based zooplankton trophic groups were also relatively well supported by observations, except  
436 for the “Hide” trophic group, which largely increased in response to roach when we predicted no  
response (Table 1, Behaviour-based – an increase which was mainly driven by *Acanthocyclops*,  
438 Fig. 1). This mismatch between predictions and observations suggests that body size was a more  
parsimonious predictor of zooplankton numerical response to fish than behaviour. Accordingly,  
440 the body size-based zooplankton grouping structure ( $n =$  two zooplankton trophic groups)  
ranked better than the behaviour-based one ( $n =$  three zooplankton trophic groups) in terms of  
442 both pseudo  $R^2$  and parsimony (Table 2).

444 Interestingly, the combined body size- and behaviour-based zooplankton grouping structure, in  
which “no escape” zooplankters were categorized as either large- or small-bodied ( $n =$  four  
446 zooplankton trophic groups), was sharply more parsimonious in terms of both AIC and BIC than  
the size-dependent model (Table 2), indicating that body size becomes a more important

448 predictor of trophic interactions when behaviour can not deter predators. However, here also our  
predictions were poorly validated for “hide” zooplankton strategists, which abundances were  
450 mainly unchanged by perch when we predicted a strong increase, and were strongly increased by  
roach when we predicted a moderate increase (Table 1, Body size- and Behaviour-based).

452

Body size- or/and behaviour-based zooplankton grouping structures were largely outperformed  
454 by phylogeny-based structures in terms of both pseudo  $R^2$  and parsimony (Table 2). This was  
true for both the low (12 zooplankton trophic groups) and medium taxonomic-lumping models  
456 (10 zooplankton trophic groups), but not for the high taxonomic-lumping model (four  
zooplankton trophic groups), which was outperformed by the combined size- and behaviour-  
458 based zooplankton grouping structure (Table 2).

460 A significant fish treatment-by-zooplankton group interaction (Table 3) indicated that the high  
performance of phylogeny in predicting zooplankton response to fish was explained by taxon-  
462 specific patterns that could not accurately fit into body size- and behaviour-based trophic groups.  
Accordingly, among large-bodied zooplankters some decreased in response to fish (e.g.,  
464 *Ceriodaphnia*, *Daphnia*), while others increased (e.g., *Acanthocyclops*) or were unaffected (e.g.,  
*Diaphanosoma*, Fig. 1). Similarly, among “hide” strategists the strongly positive effect of fish on  
466 *Ancanthocyclops* did not match with the absence of any effect on *Thermocyclops* (Fig. 1),  
indicating that similarly-behaving prey genera did not respond similarly to their joint predators.

468

Finally, we found that accounting for copepod ontogenetic stages was crucial to the performance  
470 of phylogeny at a high resolution, but not at a medium or low resolution (Table S1), indicating

ontogeny-by-phylogeny interactions in copepod response to fish. Accordingly, Calanoids (i.e. 472 *Eudiaptomus*) were similarly affected by fish at the nauplius and copepodite stages, *Thermocyclops* were unaffected at either stage, while *Acanthocyclops* responded to fish at the 474 copepodite but not at the nauplius stage (Fig. 1).

#### 476 *Crustacean zooplankton body size*

Overall, crustacean zooplankton body size response to fish tended to mirror their numerical 478 response. Fish tended to decrease zooplankton body size but, as for abundances (Fig. 1), responses were often taxon-specific (Fig. 2). Specifically, pairwise *t*-tests (not shown) revealed 480 that perch significantly decreased body sizes in all the seven crustacean genera but *Daphnia* (which were too few in fish treatments to draw statistical inference), while roach significantly 482 reduced body sizes in *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma* and *Acanthocyclops* only (Fig. 2).

#### 484 *Phytoplankton*

Fish induced a trophic cascade in which chlorophyll *a* concentration almost doubled in presence 486 of roach and almost tripled in presence of perch (Table 1, Fig. 3). This result fits with the *a priori* predictions that both body size and hunting mode were making perch more efficient zooplankton 488 predators than roach under the conditions of our experiment (Table 1).

490

## Discussion

492 To our knowledge, the relative contributions of body size, antipredator behaviour, and phylogeny in determining trophic interactions has not been previously assessed in a particular system. By

494 using freshwater zooplankton communities as model, we showed that body size alone is a better  
predictor of trophic interactions than behaviour alone, but that prey body size and behaviour  
496 combined outperformed both. We further found that zooplankton phylogeny was a far better  
predictor of zooplankton trophic interactions than body size and behaviour combined when  
498 phylogeny was informed at a high (genus-level) to medium (family-level) resolution, but not at a  
low resolution (high-level taxonomic groups). These results have several general implications for  
500 food-web research.

502 Recent studies have highlighted that the interplay between predator hunting mode and prey  
antipredator behaviour is an important driver of trophic interactions (Schmitz 2008, Belgrad and  
504 Griffen 2016). Our results suggest, however, that behaviour is less important than body size in  
driving trophic interactions in freshwater zooplankton food webs. Our results are in line with the  
506 well-known importance of body size in driving trophic interactions in aquatic systems (Elton  
1927, Cohen et al. 2003, Emmerson and Raffaelli 2004, Woodward et al. 2005, Brose et al. 2006).  
508 Further studies would be needed to test whether our results hold true also in terrestrial systems,  
where body size is expected to be less important than in aquatic communities to determining  
510 trophic interactions (Shurin et al. 2006).

512 Our results testify for the importance of phenotypic traits in driving the strength of trophic  
interactions and ecosystem function at the plankton level. At the fish level also, traits were  
514 involved in driving the differential effects of perch and roach. Despite identical biomasses, perch  
more severely depleted zooplankters than roach, and induced a trophic cascade that was more  
516 than twice as large as the trophic cascade induced by roach (Table 1 effect sizes, Fig. 3). Our

experimental design, however, varied fish identity in parallel with fish density and body size  
518 (owing to a constant fish biomass), but also in parallel with fish hunting mode. Hence, we could  
not rank the contributions of body size (and related fish density) and hunting modes in  
520 controlling the differential predatory effects of perch and roach on zooplankters. The strength of  
ecological interactions is classically considered as driven by the biomass of interacting species  
522 (Oksanen et al. 1981, Carpenter et al. 1985, Brett and Goldman 1996, Jeppesen et al. 2003), a rule  
dubbed “law of mass action”. Our result demonstrate that this paradigm is not sufficient to  
524 predict the strength of ecological interactions, in line with previous studies that demonstrated  
the importance of fish body size in determining the strength of their induced trophic cascades  
526 (Persson et al. 2003, Shackell et al. 2010, Renneville et al. 2016).

528 Despite the important role of body size and behaviour in determining zooplankton trophic  
groups, our results bring support to the previous contention that phylogeny is an even more  
530 powerful predictor of food-web structure (Cattin et al. 2004, Naisbit et al. 2012). Phylogenetic  
relatedness is a surrogate for a host of unknown or poorly documented traits that potentially  
532 influence trophic interactions, but that are not captured by body size or behavioural strategies  
such as, for instance, food preferences, diel activity cycles, body shape, mechanical defences (e.g.  
534 spines, helmets, carapaces), colouration or camouflages (Boukal 2014). However, in our study  
phylogeny at a high resolution was the best predictor of the trophic structure only when  
536 combined with copepod ontogeny (i.e., nauplius vs. copepodite stages, Table S1), which is another  
synthetic proxy encapsulating information on body-size, behaviour or feeding preferences  
538 (Werner and Gilliam 1984). Ontogeny further accounts for the fact that juveniles are often more  
abundant than adults. Hence, phylogeny does not capture *all* the traits that determine trophic

540 niches, which are probably best predicted by combining phylogeny with other, non-redundant  
and synthetic sources of information. We further found that the power of phylogeny in predicting  
542 trophic structure degraded at a low resolution, indicating that body size combined with  
behaviour (but not alone) should be preferred predictors of trophic niches when information on  
544 phylogenetic resolution is limited. However, information on hunting mode or antipredator  
behaviour may also be limited, or dependent on detailed phylogenetic information (e.g., species  
546 among the same genus may vary in behaviour), in which case the most readily implementable  
predictor of trophic niches remains body size.

548

Our study illustrates how food-web perturbation experiments may be used to infer trophic  
550 interactions. Our approach included two steps. First, we formed qualitative predictions from  
literature knowledge for the effects of fish manipulation on the abundance of planktonic  
552 organisms while assuming trophic interactions to be dependent on body size only, on  
antipredator behaviour only, or on body size and behaviour combined (Table 1). Second, we  
554 statistically modelled the effects of fish manipulation on plankton grouped into body size- and  
behavioural trophic groups (alone or mixed) and into phylogenetic trophic groups (combined  
556 with ontogeny). This modelling step allowed us to (i) compute effect sizes to which our  
qualitative predictions could be compared (Table 1), and (ii) to quantify the relative efficiencies  
558 of body size, behaviour and phylogeny in predicting plankton response to fish manipulation  
(Table 2).

560

Compared to classical approaches to study food-web structure, this experimental approach has  
562 the strong advantage not to require any *a priori* data on observed trophic networks. High-quality

of such food-web data are costly to acquire and, often, only report presence or absence of  
564 pairwise trophic links with no information on the strength or potential transience of the links. In  
contrast, our approach allowed us to quantify the *realized* effects of controlled changes in the  
566 trophic structure. A drawback of our approach, however, is that realized effects do not separate  
direct from indirect effects of trophic interactions. Additionally, our approach still required prior  
568 knowledge to group organisms into separate body size and behavioural trophic groups. Body size  
data are readily available, but pertinent cutoffs for body size binning values are not necessarily  
570 easy to define. Here, we defined these cutoff values for zooplankton body sizes arbitrarily, based  
on the observed body-size distributions. Predator hunting mode and prey antipredator  
572 behaviour might also not be readily available from the literature, or simply for the taxonomic  
level at which organisms were determined. Therefore, just as approaches relying on *a priori* food-  
574 web data, our approach might be limited to organisms for which substantial prior knowledge is  
available.

576

To conclude, our results illustrate how experiments aiming at exploring community response to  
578 top-down perturbations may also be used to infer the rules that control food-web assembly. In  
taking this approach, we found that body size, behaviour, phylogeny and ontogeny were all  
580 pertinent predictors of trophic niches in zooplankton food webs of Lake Créteil, but that  
phylogeny combined with ontogeny was most powerful. This result highlights that, beyond the  
582 important roles of body size and behaviour, other traits are involved in structuring food webs.  
Uncovering these traits remains highly needed if we are to understand the ecological  
584 mechanisms that shape trophic networks and support biodiversity.

## References

- AFNOR 1990. Eaux: méthodes d'essai. - Association française de normalisation.
- Angeli, N. et al. 1995. Diel patterns of feeding and vertical migration in daphnids and diptomids during the clear water phase in Lake Geneva (France). - *Hydrobiologia* 300: 163–184.
- Bates, D. et al. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. - *J. Stat. Softw.* 67: 1–48.
- Belgrad, B. A. and Griffen, B. D. 2016. Predator–prey interactions mediated by prey personality and predator hunting mode. - *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283: 20160408.
- Bertolo, A. et al. 1999a. Effects of physical refuges on fish–plankton interactions. - *Freshw. Biol.* 41: 795–808.
- Bertolo, A. et al. 1999b. Scaling food chains in aquatic mesocosms: do the effects of depth override the effects of planktivory? - *Oecologia* 121: 55–65.
- Bertolo, A. et al. 2000. Plankton dynamics in planktivore- and piscivore-dominated mesocosms. - *Arch. Für Hydrobiol.* 147: 327–349.
- Bolker, B. et al. 2003. Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions. - *Ecology* 84: 1101–1114.
- Boukal, D. S. 2014. Trait- and size-based descriptions of trophic links in freshwater food webs: current status and perspectives. - *J. Limnol.* s1: 171–185.
- Brett, M. T. and Goldman, C. R. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 93: 7723–7726.
- Brooks, J. L. and Dodson, S. I. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. - *Science* 150: 28.
- Brooks, M. E. et al. 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. - *R J.* 9: 378–400.
- Brose, U. et al. 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. - *Ecology* 87: 2411–2417.
- Carpenter, S. R. et al. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. - *BioScience* 35: 634–639.
- Cattin, M.-F. et al. 2004. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. - *Nature* 427: 835–839.
- Chang, K.-H. and Hanazato, T. 2003. Vulnerability of cladoceran species to predation by the copepod *Mesocyclops leuckarti*: laboratory observations on the behavioural interactions between predator and prey. - *Freshw. Biol.* 48: 476–484.

- Cohen, J. E. et al. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. - *J. Anim. Ecol.* 62: 67–78.
- Cohen, J. E. et al. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 1781–1786.
- Diehl, S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. - *Oikos* 53: 207–214.
- Doulka, E. and Kehayias, G. 2011. Seasonal vertical distribution and diel migration of zooplankton in a temperate stratified lake. - *Biologia (Bratisl.)* 66: 308–319.
- Elton, C. S. 1927. *Animal ecology*. - Macmillan Co.
- Emmerson, M. C. and Raffaelli, D. 2004. Predator–prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. - *J. Anim. Ecol.* 73: 399–409.
- Gauzens, B. et al. 2013. Food-web aggregation, methodological and functional issues. - *Oikos* 122: 1606–1615.
- Gelman, A. and Hill, J. 2007. *Data analysis using regression and multilevel-hierarchical models*. - Cambridge University Press.
- Helenius, L. K. et al. 2015. Strategies of zooplanktivory shape the dynamics and diversity of littoral plankton communities: a mesocosm approach. - *Ecol. Evol.* 5: 2021–2035.
- Hulot, F. D. et al. 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom–up and top–down perturbations in pelagic food webs: a meta-analysis. - *Oikos* 123: 1291–1300.
- Jeppesen, E. et al. 2003. The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the Arctic. - *Ecosystems* 6: 313–325.
- Kerfoot, W. C. 1978. Combat between predatory copepods and their prey: Cyclops, Epischura, and Bosmina. - *Limnol. Oceanogr.* 23: 1089–1102.
- Kestemont, P. et al. 2015. *Biology and culture of percid fishes*. - Springer.
- Lacroix, G. and Lescher-Moutoué, F. 1995. Spatial patterns of planktonic microcrustaceans in a small shallow lake. - *Hydrobiologia* 300: 205–217.
- Lacroix, G. et al. 1996. Trophic interactions, nutrient supply, and the structure of freshwater pelagic food webs. - In: Hochberg, M. E. and Barbault, R. (eds), *Aspects of the genesis and maintenance of biological diversity*. 1st ed.n. Oxford University Press, pp. 162–179.
- Lazzaro, X. et al. 2009. Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. - *J. Anim. Ecol.* 78: 1307–1317.

- Lieschke, J. A. and Closs, G. P. 1999. Regulation of zooplankton composition and distribution by a zooplanktivorous fish in a shallow, eutrophic floodplain lake in south east Australia. - Arch. Für Hydrobiol. 146: 397–412.
- Naisbit, R. E. et al. 2012. Phylogeny versus body size as determinants of food web structure. - Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 279: 3291.
- Ntzoufras, I. 2009. Bayesian modeling using WinBUGS. - Wiley.
- Nurminen, L. et al. 2010. Feeding efficiency of planktivorous perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* in varying turbidity: an individual-based approach. - J. Fish Biol. 76: 1848–1855.
- Oksanen, L. et al. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. - Am. Nat. 118: 240–261.
- Papińska, K. 1981. Occurrence of filtering crustacea in the near-bottom and pelagial waters of the Mikolajskie Lake. - Hydrobiologia 83: 411–418.
- Papińska, K. and Prejs, K. 1979. Crustaceans of the near-bottom water and bottom sediments in 24 Masurian Lakes with special consideration to cyclopoid copepods. - Ekol. Pol. 28: 219–230.
- Persson, L. et al. 2003. Gigantic cannibals driving a whole-lake trophic cascade. - Proc. Natl. Acad. Sci. 100: 4035–4039.
- Peterka, J. and Matěna, J. 2009. Differences in feeding selectivity and efficiency between young-of-the-year European perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) — field observations and laboratory experiments on the importance of prey movement apparency vs. evasiveness. - Biologia (Bratisl.) 64: 786–794.
- Peterka, J. and Matěna, J. 2011. Feeding behaviour determining differential capture success of evasive prey in underyearling European perch (*Perca fluviatilis* L.) and roach (*Rutilus rutilus* (L.)). - Hydrobiologia 661: 113–121.
- Polis, G. A. and Winemiller, K. O. 1996. Food webs: integration of patterns & dynamics. - Springer US.
- R Core Team 2019. R: a language and environment for statistical computing. - R Foundation for Statistical Computing.
- Rall, B. C. et al. 2012. Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. - Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 367: 2923–2934.
- Reid, J. W. and Williamson, C. E. 2010. Copepoda. - In: Thorp, J. H. and Covich, A. P. (eds), Ecology and classification of north American freshwater invertebrates. Academic Press, pp. 829–899.
- Renneville, C. et al. 2016. Morphological drivers of trophic cascades. - Oikos 125: 1193–1202.

- Rohr, R. P. et al. 2017. Statistical approaches for inferring and predicting food-web architecture. - In: Moore, J. C. et al. (eds), Adaptive food webs: stability and transitions of real and model ecosystems. Cambridge University Press, pp. 178–192.
- Sakamoto, M. and Hanazato, T. 2008. Antennule shape and body size of *Bosmina*: key factors determining its vulnerability to predacious Copepoda. - *Limnology* 9: 27–34.
- Schmitz, O. J. 2008. Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. - *Science* 319: 952.
- Schmitz, O. J. et al. 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. - *Ecol. Lett.* 7: 153–163.
- Shackell, N. L. et al. 2010. Decline in top predator body size and changing climate alter trophic structure in an oceanic ecosystem. - *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 277: 1353–1360.
- Shurin, J. B. et al. 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. - *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 273: 1–9.
- Titelman, J. and Fiksen, Ø. 2004. Ontogenetic vertical distribution patterns in small copepods: field observations and model predictions. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 284: 49–63.
- Van Den Berg, C. et al. 1993. Zooplankton feeding in common bream (*Abramis Brama*), white bream (*Blicca Bjoerkna*) and roach (*Rutilus Rutilus*): experiments, models and energy Intake. - *Neth. J. Zool.* 44: 15–42.
- Werner, E. E. and Gilliam, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393–425.
- Werner, E. E. and Peacor, S. D. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. - *Ecology* 84: 1083–1100.
- Williams, A. E. and Moss, B. 2003. Effects of different fish species and biomass on plankton interactions in a shallow lake. - *Hydrobiologia* 491: 331–346.
- Williamson, C. E. 1983. Behavioral interactions between a cyclopoid copepod predator and its prey. - *J. Plankton Res.* 5: 701–711.
- Woodward, G. et al. 2005. Body size in ecological networks. - *Trends Ecol. Evol.* 20: 402–409.

588 **Table 1. Qualitative predictions and observed effect sizes for the numerical response to**  
590 **perch and roach of zooplankton taxa assigned to trophic groups, based either on body size**  
592 **only, on antipredator behaviour only, or on body size and behaviour combined.** Qualitative  
594 predictions were formed based on prior literature knowledge. Predicted - (- -), + (+ +) or = represent a negative (very negative), positive (very positive) or non-existent numerical response by zooplankton to fish, respectively. Observed % effects sizes were computed as  $100(\mu_F - \mu_C)/\mu_C$ , where  $\mu_F$  and  $\mu_C$  are mean plankton abundances in fish and control treatments, respectively, as estimated from statistical models described in Eq. 1 (zooplankton) and Eq. 3 (phytoplankton).

Basis for trophic groups	Zooplankton groups	Zooplankton Phyla	Predicted Perch effect	Observed Perch effect (%)	Predicted Roach effect	Observed Roach effect (%)	Explanation of predicted fish effects
Body size	Large zooplankton	<i>Asplanchna, Ceriodaphnia, Daphnia, Diaphanosoma, Bosmina, Acanthocyclops, Thermocyclops, Eudiaptomus</i>	- -	-81.3	-	-22.6	Higher cumulated attack rate in perch than roach.
	Small zooplankton	<i>Hexarthra, Polyarthra</i> , nauplii of Calanoids, nauplii of Cyclopoids	+ +	39.5	+	23.1	Depletion of large-bodied zooplankton favours competitively dominated smaller zooplankton.
	Phytoplankton		+ +	190.0	+	82.2	Trophic cascade driven by decreased grazing from large-bodied zooplankton.
Behaviour	Flee	<i>Bosmina, Diaphanosoma, Eudiaptomus</i>	- -	-91.2	=	6.7	Fleeing strategy by zooplankton inefficient against perch but efficient against roach.
	Hide	<i>Acanthocyclops, Thermocyclops</i> , nauplii of Cyclopoids	=	8.3	=	72.2	"Hide" strategy by zooplankton efficient against both perch and roach.
	No escape	<i>Asplanchna, Ceriodaphnia, Daphnia, Hexarthra, Polyarthra</i> , nauplii of Calanoids	- -	-58.8	- -	-42.1	"No escape" zooplankton strategists are similarly depleted by perch and roach.
	Phytoplankton		+ +	190.0	+	82.2	Stronger trophic cascade when both "no escape" and "fleeing" strategists are depleted.
	Flee	<i>Bosmina, Diaphanosoma, Eudiaptomus</i>	- -	-90.9	=	9.2	Response of "fleeing" zooplankton strategists is driven by behaviour only.
Body size and Behaviour	Hide	<i>Acanthocyclops, Thermocyclops</i> , nauplii of Cyclopoids	+ +	8.3	+	70.8	"Hide" zooplankton strategists are carnivorous and benefit from increasing abundances of small, no escape zooplankters on which they feed.
	Large, no escape	<i>Asplanchna, Daphnia, Ceriodaphnia</i>	- -	-92.1	-	-69.0	Response of "no escape" plankton strategists reflects body size-based assembly rules.
	Small, no escape	<i>Hexarthra, Polyarthra</i> , nauplii of Calanoids	+ +	70.4	+	39.1	Response of "no escape" plankton strategists reflects body size-based assembly rules.
	Phytoplankton		+ +	190.0	+	82.2	Trophic cascade driven by decreased grazing from large-bodied zooplankton and stronger when both "no escape" and "fleeing" zooplankters are depleted.

596

598 **Table 2. Fit of the 12 candidate models to zooplankton count data.** Columns “Candidate  
grouping structure” and “Separate perch-roach effects” correspond to zooplankton trophic  
600 groups  $Z$  and fish groups  $F$ , respectively, as described in Eq. 1. Non-shaded lines correspond to  
models that included a separate effect for perch and roach (i.e., three-level  $F$ ). Shaded lines  
602 correspond to models that did not include a separate effect for perch and roach (i.e., two-level  $F$   
). Df gives the number of parameters in the model. Delta AIC compares each model to the lowest-  
604 AIC model.

Candidate zooplankton grouping structure	Separate Perch-Roach effects	df	Deviance	Pseudo $R^2$	BIC	AIC	Delta AIC
Phylogeny and ontogeny High resolution	Yes	39	2456.0	0.67	2681	2534	0
	No	27	2567.6	0.50	2724	2622	88
Phylogeny and ontogeny Medium resolution	Yes	31	2507.1	0.66	2704	2575	41
	No	24	2612.2	0.50	2751	2660	126
Body size x Behaviour	Yes	16	2597.2	0.59	2690	2629	95
	No	12	2660.9	0.50	2730	2685	151
Phylogeny and ontogeny Low resolution	Yes	16	2638.1	0.57	2731	2670	136
	No	12	2675.3	0.52	2745	2699	165
Body size	Yes	10	2650.6	0.59	2708	2671	137
	No	8	2691.2	0.50	2737	2707	173
Behaviour	Yes	13	2660.6	0.50	2736	2687	153
	No	10	2704.7	0.46	2762	2725	191

606

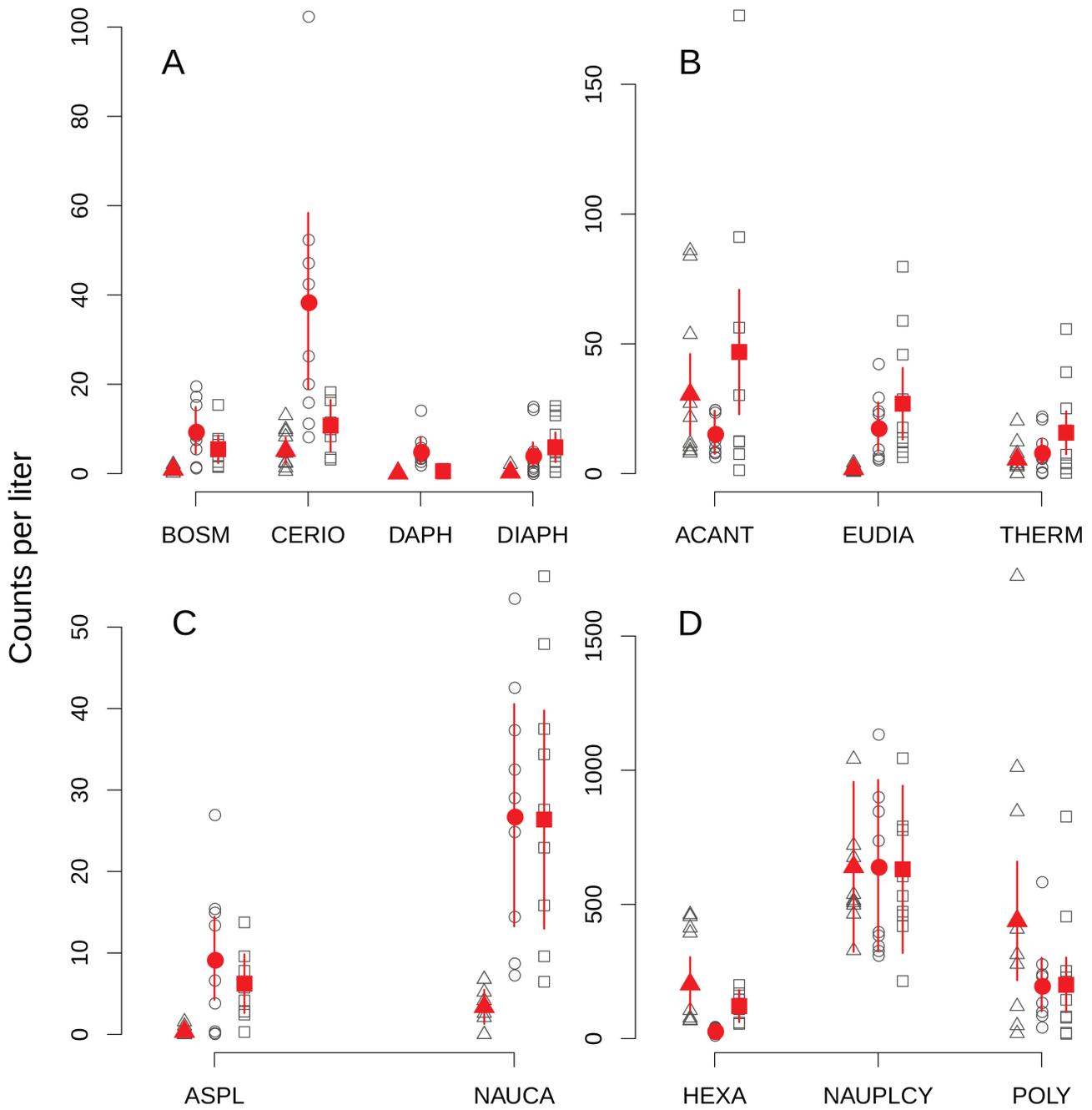
608

610 **Table 3. Significance tests for focal terms in models 1 (zooplankton counts) and 2**  
**(crustacean zooplankton body sizes).** In fitting models 1 and 2, we used the zooplankton  
612 grouping structure<sup>Z</sup> that provided the best fit (i.e., 12 groups from a low-level lumping, high  
resolution phylogeny combined with copepod ontogeny, see Table 2).

614

<b>E ffect</b>	<b>P arameter</b>	<b>M odel</b>	<b>C hisq</b>	<b>Df</b>	<b>P -value</b>
Zooplankton group	$\beta$	1	676.0	33	<b>&lt;0.0001</b>
		2	2772.1	18	<b>&lt;0.0001</b>
Fis h treatment	$\gamma$	1	205.9	24	<b>&lt;0.0001</b>
		2	230.4	14	<b>&lt;0.0001</b>
Fis h treatment x Zooplankton group	$\delta$	1	190.4	22	<b>&lt;0.0001</b>
		2	189.9	12	<b>&lt;0.0001</b>

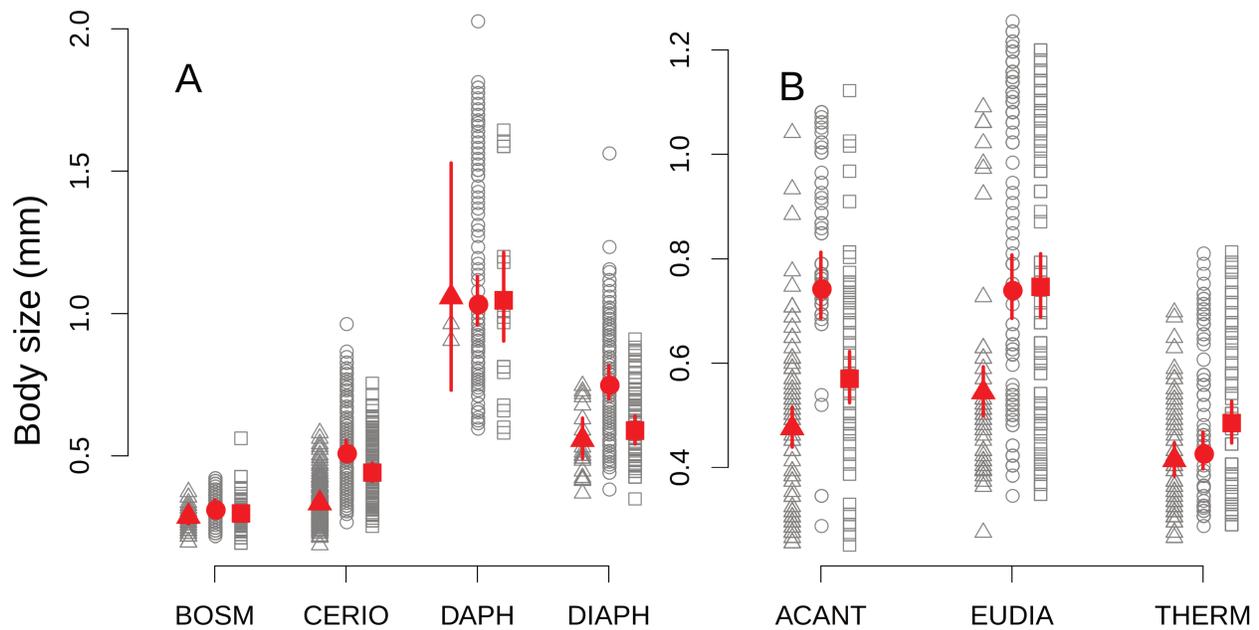
616



618

**Fig. 1. Zooplankton numerical response to fish treatments.** Filled, red symbols show mean predicted counts with 95% confidence intervals as predicted from model 1. For a sampling date-specific equivalent of this figure, see Fig. S1. Circles: fishless control treatment; triangles: perch treatment, squares: roach treatment. Open, gray symbols show the raw data. Zooplankton taxa

were separated among A: Cladocerans (BOSM = *Bosmina longirostris*, CERIO = *Ceriodaphnia*  
 624 *pulchella* and *C. quadrangula*, DAPH = *Daphnia longispina* complex, DIAPH = *Diaphanosoma*  
 626 *brachyurum*), B: Copepodite stages (ACANT = *Acanthocyclops robustus*, EUDIA: *Eudiaptomus*  
*gracilis*, THERM = *Thermocyclops crassus* and *T. oithonoides*), C: NAUCA = nauplii of Calanoids,  
 ASPL = *Asplanchna girodi* and *A. priodonta*, D: NAUPLCY = nauplii of Cyclopoids, HEXA =  
 628 *Hexarthra mira*, POLY = *Polyarthra* sp.

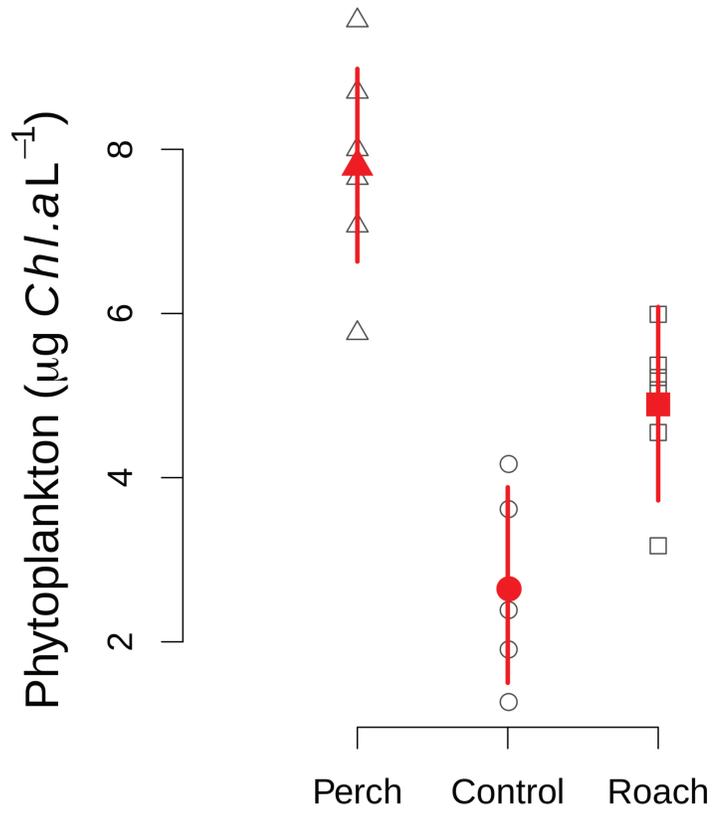


630

632 **Fig. 2. Body-size response of crustacean zooplankton to fish treatments.** Symbols are as in  
 Fig. 1.

634

636



638

**Fig. 3. Phytoplankton response to fish treatments.** Symbols are as in Fig. 1.

640

SUPPLEMENTARY MATERIAL

642

**Table S1. Fit of ontogeny-free phylogeny-based models to zooplankton count data.** Other  
 644 models appear shaded, are as in Table 2 and are provided to ease comparison. Models were  
 ranked according to their AIC score. All models included a 3-level fish treatment considering  
 646 fish absent vs. perch present vs. roach present.

648

650

<b>Candidate food-web Model</b>	<b>df</b>	<b>Deviance</b>	<b>Pseudo R<sup>2</sup></b>	<b>BIC</b>	<b>AIC</b>	<b>Delta AIC</b>
Phylogeny and ontogeny High resolution	39	2456	0.67	2681	2534	0
Phylogeny and ontogeny Medium resolution	34	2507	0.66	2704	2575	41
Phylogeny alone Medium resolution	28	2528	0.62	2690	2584	50
Body size x Behaviour	16	2597	0.59	2690	2629	95
Phylogeny alone High resolution	33	2598	0.41	2789	2664	130
Phylogeny alone Low resolution	13	2644	0.54	2719	2670	136
Phylogeny and ontogeny Low resolution	16	2638	0.57	2731	2670	136
Body size	10	2651	0.59	2708	2671	137
Behaviour	13	2661	0.50	2736	2687	153

660

662

664

666 **Fig. S1. Zooplankton numerical**  
666 **response to fish treatments at each**  
666 **sampling date.** Symbols are as in Fig. 1.

668

670

672

674

676

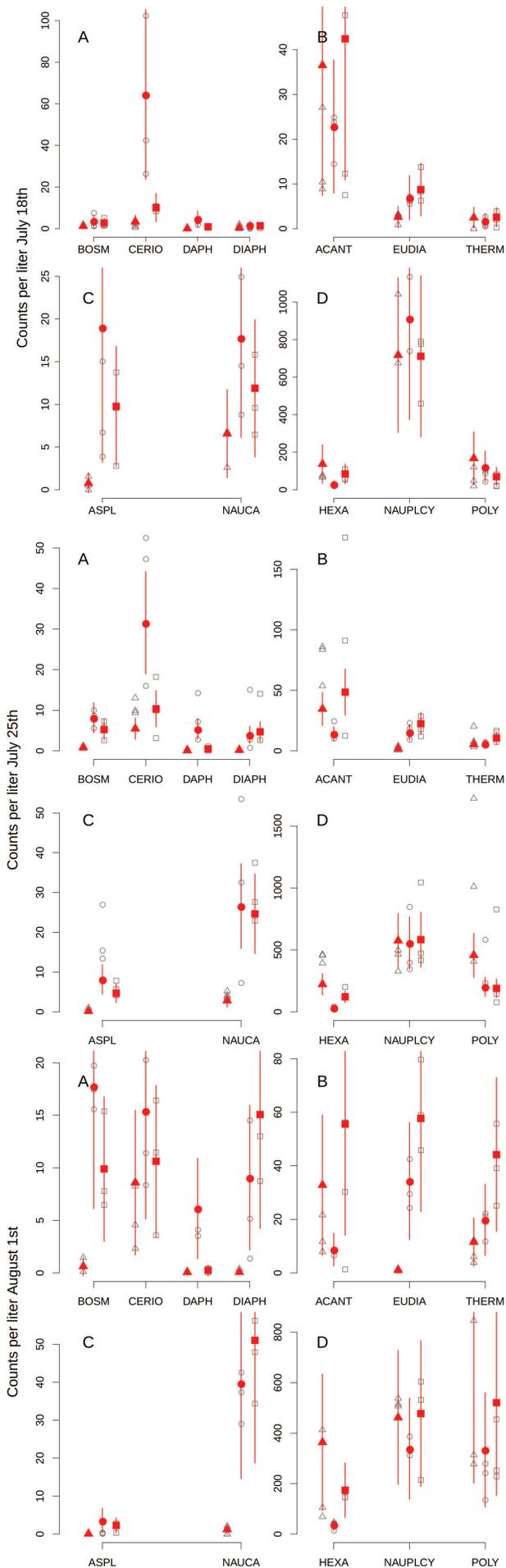
678

680

682

684

686





# Chapitre 2 : Effets de l'enrichissement sur la structure du réseau trophique des lacs

## 1. Introduction

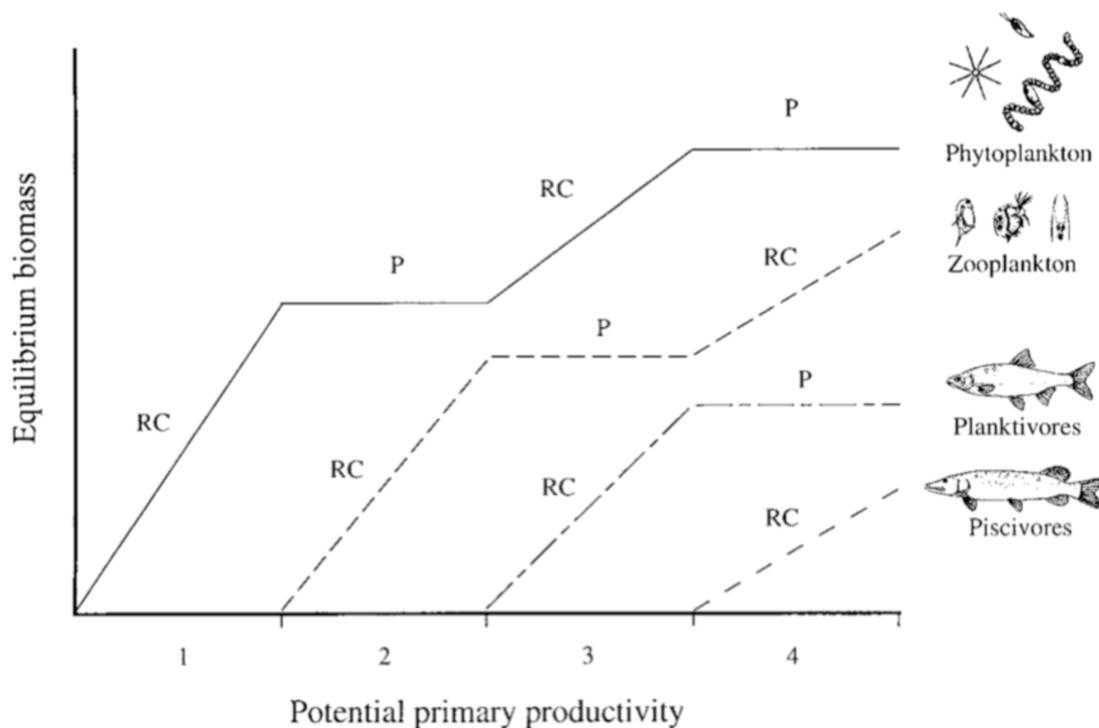
Les contributions relatives des ressources et des consommateurs dans la structuration des écosystèmes sont source de débats depuis longtemps en écologie (Lehman 1980, Carpenter and Kitchell 1984, Brett and Goldman 1996, Rothhaupt 2000). L'influence des variations de charges de nutriments ainsi que la présence ou l'absence de grands prédateurs généralistes sur la structuration des réseaux trophiques ont fait l'objet de nombreuses expériences et de modélisations depuis une quarantaine d'années (Hulot et al. 2014).

Regroupées sous les termes de « bottom-up » et « top-down » (McQueen et al. 1986), deux visions théoriques ont été utilisées dans la prédiction de l'abondance et des biomasses des différents niveaux trophiques (Oksanen and Oksanen 2000, Gruner et al. 2008) :

- La théorie « top-down » est basée sur l'idée que le fonctionnement des écosystèmes est déterminé par l'abondance des consommateurs herbivores et prédateurs (piscivores) (Hairston et al. 1960, Shapiro and Wright 1984).
- La théorie « bottom-up » est basée sur l'idée que le fonctionnement des écosystèmes est déterminé par les ressources (nutriments) comme l'azote inorganique et le phosphore ou encore l'abondance des producteurs primaires (Lindeman 1942, White 1978)

La vision « top-down », basée sur la régulation des différents niveaux trophiques par les consommateurs, est principalement fondée sur l'hypothèse « Exploitation Ecosystem Hypothesis » (ou EEH) (Oksanen et al. 1981). Cette théorie est issue de la théorie du « Green World Hypothesis » (HSS, Hairston Smith and Slobodkin) qui soutient que sans les prédateurs carnivores qui régulent les herbivores, la pression de pâturage est trop forte pour les écosystèmes (Hairston et al. 1960).

L'hypothèse EEH repose sur le fait que les différents consommateurs (herbivores et carnivores) exercent un contrôle des flux d'énergie et de biomasse variant en fonction d'un gradient de productivité des écosystèmes. Dans les écosystèmes où la productivité est très faible, l'installation des niveaux trophiques supérieurs aux autotrophes est alors impossible. Dans les écosystèmes où la productivité est un peu plus forte, l'installation des herbivores est possible. Par ailleurs, plus le milieu aura une productivité importante, moins l'impact des herbivores sur les producteurs primaires sera important. De plus, un milieu riche permet l'installation de niveaux trophiques supérieurs tels que plusieurs niveaux de carnivores qui réguleront à leurs tours les niveaux inférieurs (Figure 3). Dans l'étude d'Oksanen, (Oksanen et al. 1981) les chercheurs prédisent que, plus les écosystèmes ont une productivité importante, plus ils permettent l'établissement de maillons dans la chaîne trophique. Cette théorie tient donc compte à la fois d'un effet bottom-up (gradient de productivité) et d'un effet top-down (régulation du niveau inférieur par les consommateurs).



**Figure 3** Relation entre la biomasse du phytoplankton, du zooplankton, des planctonivores et des piscivores et l'augmentation de la productivité primaire potentielle dans les chaînes alimentaires de longueur croissante (1-4 niveaux trophiques). La figure est basée sur la théorie « ecosysteme exploitation hypothesis » (Oksanen et al. 1981). Modifié de (Mittelbach 1988)

La vision « top-down » sur la structuration des écosystèmes a été soutenue par l'approche expérimentale en milieu aquatique de Carpenter et al. 1985 montrant que l'apport en nutriments n'explique pas toutes les variations de biomasses de plantes et que les prédateurs ont des effets en cascade sur les chaînes trophiques. La présence des prédateurs piscivores faisant baisser la densité des planctivores ce qui, en retour, augmente la densité du zooplancton herbivore et baisse le taux de chlorophylle. Les effets en cascades dus à la perte de grands prédateurs sont également effectifs au sein d'autres milieux que ceux aquatiques d'eau douce. En effet, des travaux ont démontré qu'ils intervenaient également en milieux marins et terrestres (Knight et al. 2005). Outre les modifications sur les producteurs primaires, les effets en cascade peuvent également avoir des impacts sur les régimes d'incendies, la capacité de stockage de carbone, l'impact des espèces invasives ou encore sur les cycles biogéochimiques (Estes et al. 2011).

Dans les années 1970 et 1980, plusieurs travaux ont confronté les effets top-down et bottom-up pour tenter de démontrer la prévalence de l'un sur l'autre ou d'expliquer à quel niveau trophique ils agissaient le plus fortement. Il est maintenant communément admis que les nutriments régulent la biomasse des producteurs primaires et que les herbivores sont contrôlés par les carnivores. Les deux effets bottom-up et top-down auraient alors tendance à dominer les processus de fonctionnement respectivement à la base et au sommet de la chaîne trophique (White 1978, McQueen et al. 1986).

Les résultats d'expérimentations plus récentes apportent des éléments étayant l'hypothèse que ce sont à la fois les ressources et les consommateurs qui structurent les abondances, les biomasses et la diversité des communautés et des écosystèmes (Brett and Goldman 1996, Polis 1999, Borer et al. 2006, Gruner et al. 2008, Polishchuk et al. 2013, Hulot et al. 2014).

Les multiples expériences conduites suggèrent que la biomasse des producteurs primaires augmente avec l'ajout de nutriments dans tous les écosystèmes et plus particulièrement dans les écosystèmes d'eau douce (cf. la méta-analyse de (Gruner et al. 2008)). De même, la réduction de l'abondance des herbivores tend à augmenter la biomasse des producteurs primaires. Cette méta-analyse conclut que ce n'est pas l'une ou l'autre des forces bottom-up ou top-down qui prédomine dans le contrôle de la biomasse des producteurs primaires. Ces résultats ont tendance à rejoindre les prédictions de Oksanen et al. 1981. Cependant, la vision théorique des chaînes trophiques et des effets en cascades principalement portée par Oksanen et al. 1981, et soutenue notamment par Carpenter and Kitchell 1996, est quelque peu controversée notamment pour sa

simplification des interactions trophiques. En effet, Oksanen et al. 1981 basent principalement leur théorie sur une chaîne simple et unique dans laquelle les producteurs primaires n'ont pas de « défenses ». Cependant, les écosystèmes naturels sont souvent constitués de chaînes multiples interconnectées entre elles où des mécanismes comme l'omnivorie ou encore de recyclage de la matière organique peuvent fausser les visions développer dans les théories simplifiées (Polis and Strong 1996). D'autres mécanismes peuvent également moduler la réponse classique en chaîne, la compétition pour les ressources entre les prédateurs et les proies, dite prédation intra-guilde, qui peut limiter l'abondance des prédateurs notamment dans les écosystèmes peu productifs. La relation de compétition entre un prédateur et sa proie peut alors fortement changer la réponse de l'écosystème à l'enrichissement en générant des états stables alternatifs associés à des extinctions du prédateur ou de la proie (Holt and Polis 1997).

La théorie des chaînes trophiques prédit que l'ajout de nutriments devrait faciliter l'établissement de nouveaux prédateurs de sommet de réseau ce qui induirait, en retour, des effets en cascade sur les niveaux trophiques inférieurs (Oksanen et al. 1981). Cependant la prédiction simple de la théorie des chaînes trophiques ne sera pas forcément validée car les communautés ne respectent pas toujours ces règles. Dans les écosystèmes naturels présentant une complexité spatiale (benthique, littoral et pélagique), il est nécessaire de considérer non pas une chaîne unique mais plusieurs chaînes connectées par des ressources communes à la base et des prédateurs généralistes au sommet (Polis and Strong 1996, Wollrab et al. 2012). On peut par exemple retrouver au sein du réseau une chaîne basée sur les détritits dite « chaîne brune » et une autre basée sur la photosynthèse dite « chaîne verte ». La complexité spatiale des petits lacs peu profonds et les producteurs primaires non pélagiques pourraient entraîner une compétition pour les nutriments.

Les recherches plus récentes s'intéressent à l'interaction des effets bottom-up et top-down sur les variations de biomasse et de structure de communautés au sein des réseaux complexes et sur de longues périodes. Le rôle des consommateurs sur le recyclage de la matière organique et des nutriments sur le fonctionnement des écosystèmes est également de plus en plus exploré (Glibert 1997, De Mazancourt et al. 1999, Leroux and Loreau 2010). Il a été démontré que les consommateurs pouvaient indirectement influencer la production primaire via le cycle et les flux de nutriments, en parallèle de la cascade trophique (Vanni 2002, Schmitz et al. 2010). Le rôle important des consommateurs dans le recyclage et la redistribution des nutriments renforce

l'hypothèse de l'interconnexion des effets bottom-up et top-down. En effet, les consommateurs émettent des éléments organiques qui sont ensuite minéralisés par des microorganismes, ce qui les rend à nouveau disponibles pour les producteurs primaires. Cela suggère que les théories bottom-up et top-down ne sont pas mutuellement exclusives car le recyclage des éléments nutritifs libérés par les consommateurs génère toujours un effet bottom-up positif sur les producteurs primaires. En revanche, l'impact des effets top-down sur les producteurs primaires sera positif ou négatif selon le niveau trophique du consommateur (Oksanen et al. 1981, Glaholt and Vanni 2005, Northcote 2009). Au sein des théories bottom-up et top-down, des perspectives plus récentes considèrent les flux d'énergies selon des trajectoires séparées appelées « brown and green webs » (réseaux vert et réseaux bruns) avec en parallèle une chaîne brune (basée sur les détritiques) et une chaîne verte (basée sur la photosynthèse), connectées à la base par les nutriments inorganiques et au sommet par les grands prédateurs (Moore et al. 2004, Rooney et al. 2006, Wollrab et al. 2012, Zou et al. 2016, Quévieux et al. 2018).

Les effets croisés des perturbations de type bottom-up et top-down sur la structure des écosystèmes a été étudié notamment dans des mésocosmes (Drenner et al. 1990, Lacroix et al. 1996, Vanni et al. 1997, Bystrom and Garcia-Berthou 1999, Lazzaro et al. 2009), mais ceux-ci ont pour inconvénient de ne pas représenter la complexité structurelle ni l'échelle spatiale d'un écosystème aquatique naturel. D'autres expériences ont été menées sur plusieurs lacs et ont montré des effets contrastés de l'ajout de nutriments ou d'actions en cascades des prédateurs, certains mettant en avant de forts effets et d'autres des effets plus faibles (Carpenter et al. 1987, 2001, 2011, Schindler et al. 1993, Bystrom et al. 1998, Persson et al. 2003, Jeppesen et al. 2003, Bertolo et al. 2005).

Les lacs artificiels de la plateforme PLANQUA ont été mis en place afin de répondre à la problématique de la faible complexité spatiale des mésocosmes et de la non réplique des écosystèmes naturels. Les lacs artificiels sont constitués d'une zone pélagique de 750m<sup>3</sup>, d'une zone benthique aillant fait l'objet d'un apport de 30cm de sable et de deux zones littorales végétalisées reproduisant les zones typiques des petits lacs peu profonds. Grâce à cette plateforme de lacs artificiels, j'ai pu étudier au cours de ma thèse, l'effet de l'ajout de nutriments et de la présence de top-prédateurs sur des écosystèmes artificiels identiques et complexes représentatifs des écosystèmes naturels. J'ai notamment réalisé cela via une série d'ajouts de

nutriments (azote et phosphore) ainsi que de la présence de brochets en tant que top-prédateur sur la structure de l'écosystème.

Les résultats théoriques et empiriques prédisent des réponses contrastées de l'ajout de nutriments et de la manipulation de prédateurs de sommet de réseau. Dans ce chapitre, sont présentés les effets de l'ajout de nutriments sur la structuration du réseau d'un écosystème aquatique complexe à travers une approche expérimentale répliquée dans des macrocosmes réalistes et complexes.

Hypothèses :

Les ajouts de nutriments devraient augmenter la biomasse de certains compartiments des lacs surtout des producteurs primaires en l'absence de top-prédateur. Dans les lacs enrichis, la communauté piscicole devrait se structurer différemment, notamment par l'établissement de top-prédateurs.

La compétition entre gardons et perches peut modifier la structure de l'écosystème et entraîner des effets en cascade dans la chaîne pélagique, les ajouts de nutriments pourraient modifier cette compétition et favoriser une des deux espèces qui pourrait alors avoir des effets sur les niveaux trophiques inférieurs de la chaîne pélagique. La présence d'un top prédateur dans le milieu pourrait rééquilibrer l'abondance de l'espèce dominante et ainsi favoriser plus de stabilité dans l'écosystème en évitant des états alternatifs de dominance de perche ou de gardon.

Dans les écosystèmes des petits lacs peu profonds, spatialement structurés, la végétation des zones littorales est fortement dominée par des macrophytes, la compétition pour les nutriments entre les macrophytes (*Typha* spp, *Juncus* spp) et le phytoplancton pourrait donc être forte et limiter les effets bottom-up classiquement observés en mésocosmes sur le phytoplancton. Ces producteurs primaires littoraux ayant en effet de fortes capacités de développement de biomasse et de stockage de nutriments.

En observant les modifications d'abondances ou de biomasses des niveaux trophiques des différentes chaînes qui coexistent dans les lacs, je vais chercher à mettre en évidence l'impact de l'enrichissement en nutriments et de la présence de top-prédateurs sur la structure de l'écosystème de petits lacs peu profonds.

La présence de brochets en tant que top-prédateurs a été prévue et mise en place au début de ma thèse. Ceux-ci ne s'étant malheureusement pas maintenus dans les lacs PLANAQUA malgré une seconde ré-introduction, leur effet top-down n'a pas pu être testé. Les chapitres 2 et 3 ont donc fait l'objet d'une analyse uniquement orientée sur les effets bottom-up.

## 2. Matériel et méthode

### 2.1 Design expérimental : les lacs

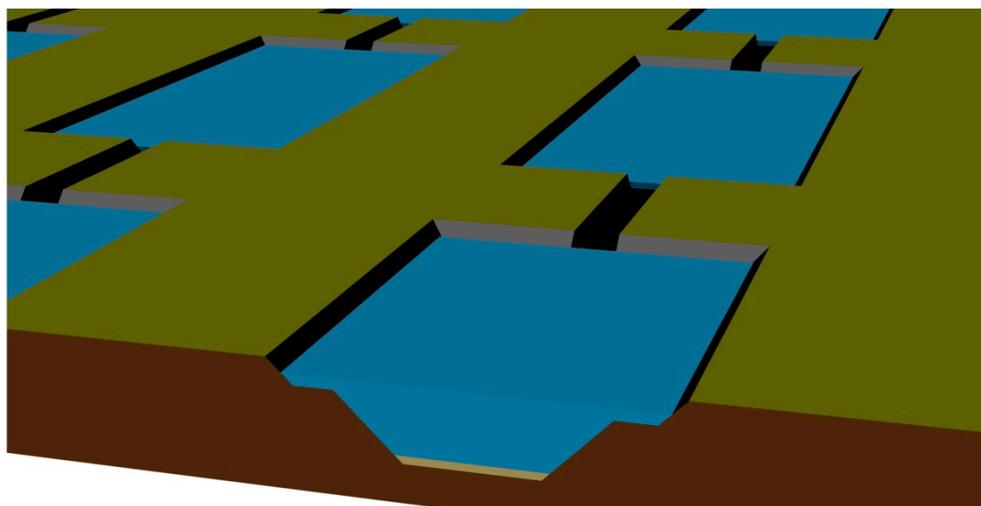
Dans ce manuscrit de thèse, le terme « lacs » désignera les macrocosmes aquatiques de la plateforme PLANAQUA du CEREEP Ecotron IdF située à Saint-Pierre-lès-Nemours dans le département de Seine-et-Marne en région Île-de-France (Photo 1). Les différentes expérimentations décrites dans les chapitres 2 et 3 se sont toutes déroulées au sein des macrocosmes de cette plateforme.



**Photo 1** Vue aérienne de la plateforme PLANAQUA

La plateforme PLANAQUA comprend seize lacs artificiels rectangulaires répartis en 4 rangées de 4 lacs reliés entre eux par des écluses (fermées au cours de l'expérimentation) d'une surface unitaire de 450m<sup>2</sup> (Figure 4). Ces lacs, ont une largeur de 15m et une longueur de 30m

pour un volume individuel d'eau d'environ 700m<sup>3</sup>. Ils sont composés d'une zone centrale dite **zone pélagique**, atteignant une profondeur de 3m et au fond de laquelle repose 30cm de sable de Loire constituant la zone dite **zone benthique**. La zone benthique comprend également deux parois à 45 degrés faites en bâche EPDM servant à l'étanchéité des lacs et recouverts d'un biofilm. Deux **zones littorales** peu profondes (30cm d'eau et 30cm de sédiments) encadrent la partie pélagique, de part et d'autre de chaque lac. Ces zones littorales ont été couvertes de terre végétale qui est à présent immergée dans l'eau du lac, elle a été colonisée par une végétation spontanée dominée par les genres *Typha spp* et *Juncus spp*.



**Figure 4 Lacs modélisés en coupe transversale en perspective**

Cette structuration spatiale complexe (pélagique, benthique, littoral), bien que typique des écosystèmes naturels, n'est que très rarement reproduite expérimentalement. Ainsi, les lacs de la plateforme PLANAQUA représentent un outil quasi unique pour expérimenter sur des écosystèmes de structuration et de taille hautement réalistes.

Afin de simuler une perturbation de type bottom-up, la moitié des lacs a subi un enrichissement en nutriments. En 2015 et 2016, nous avons introduit l'équivalent de 100 µg de phosphore par litre d'eau et par an, quantité théoriquement suffisante pour transformer des eaux oligotrophes en eaux très eutrophes. On considère en effet qu'un lac est oligotrophe en dessous de 10 µg/L de phosphore (P) total, et qu'il est eutrophe entre 30 et 100 µg/L de P total (Dodds and Whiles 2010). Après avoir ajouté 200 µg/L de P sur 2 ans, aucun apport n'a été réalisé en 2017 afin d'éviter qu'un éventuel effet retard du phosphore ne vienne s'ajouter à celui d'un nouvel apport (par exemple : libération *via* une éventuelle anoxie du sédiment ou *via* la dégradation des typhas des zones littorales).

Compte tenu de l'absence d'effet marqué et persistant des enrichissements ainsi que du très faible niveau de N (azote) et P à la fin de l'hiver 2018 dans les lacs (Tableau 1), nous avons décidé d'enrichir à nouveau en 2018 avec le même apport de phosphore qu'en 2015 et 2016 (100 µg/L en 20 apports hebdomadaires de 5 µg/L).

Par ailleurs, N qui était initialement présent en concentration importante (l'eau potable contenait de 25 à 30 mg/L de NO<sub>3</sub>, soit de 5,6 à 6,8 mg de N par litre), a très fortement diminué dans tous les lacs. Un apport de P pouvait donc s'avérer sans effet visible si l'azote était trop limitant.

De mai à août 2018, nous avons donc simultanément ajouté du N et du P avec un ratio en poids N/P de 10 (ratio standard en limnologie). L'apport de phosphore s'est fait sous forme de KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> à un niveau de 21,97µg/L et l'apport d'azote s'est fait sous forme de NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> à un niveau de 142,97 µg/L.

**Tableau 1 Dosage du phosphore et de l'azote en mars 2018. Les moyennes et écarts types sont données pour les lacs ayant reçu des apports en nutriments (n=8) et pour ceux qui n'en ont pas reçu (n=8).**

Nutriment	Forme chimique	Date	Lac enrichi	Moyenne µg/L	Ecart-type µg/L
Phosphore	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	01/03/18	Non	3,94	0,30
		01/03/18	Oui	4,12	0,28
Azote	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	01/03/18	Non	3,69	2,54
		01/03/18	Oui	1,65	0,26
Azote	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	01/03/18	Non	0,49	0,09
		01/03/18	Oui	0,48	0,06
Azote	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	01/03/18	Non	4,68	1,30
		01/03/18	Oui	4,24	0,73

## 2.2 Nutriments

### 2.2.1 Protocole

Afin d'observer l'effet des ajouts de nutriments sur leur concentration dans l'eau au cours du temps, j'ai analysé les résultats des dosages de PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; NO<sub>2</sub><sup>-</sup> et NH<sub>4</sub><sup>+</sup> de janvier 2016 à décembre 2018. La méthode de prélèvement pour chaque lac consiste à prélever 18 litres avec une bouteille à prélèvement de 2 litres de la marque Uwitec sur 9 points le long d'un transect

parcourant l'axe central du lac, ce qui permet d'obtenir un échantillon représentatif de la diversité à l'intérieur de chaque lac.

Chaque échantillon de 18L d'eau est homogénéisé et filtré à 400 $\mu$ m pour enlever les particules grossières. Ensuite, 1L est sous-échantillonné dont 50ml sont prélevés avec une seringue à usage unique. Grâce à ces 50ml, un échantillon de 12ml est filtré à 50 $\mu$ m pour le dosage de  $\text{PO}_4^{3-}$  et 3 échantillons de 12ml sont filtrés à 0,2 $\mu$ m pour le dosage de nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) ; nitrite ( $\text{NO}_2^-$ ) et ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ). Le  $\text{PO}_4^{3-}$  (phosphate) est la forme qui permet de doser le phosphore dans les lacs.

### 2.2.2 Analyse de données

L'analyse de la concentration de nutriments a été réalisée à l'aide d'un modèle linéaire à effet mixte. La variable de réponse est le log de la concentration (soit  $\text{PO}_4^{3-}$  soit  $\text{NO}_3^-$ , soit  $\text{NO}_2^-$ , soit  $\text{NH}_4^+$ ) et la variable explicative est la condition d'enrichissement. J'ai utilisé comme effets aléatoires indépendamment le numéro de lac et la date. L'analyse a été faite avec la fonction lmer du package lme4 dans R (Bates et al. 2014, R Core Team 2019).

## 2.3 Phytoplancton

### 2.3.1 Protocole

Afin de caractériser la teneur des principales composantes du phytoplancton, des mesures mensuelles sont réalisées avec une sonde FluoroProbe BBE. Elle a pour principe d'exciter, grâce à des LED, à différentes longueurs d'ondes auxquelles répondent les algues constituant le phytoplancton. Cela m'a permis d'obtenir des informations sur les catégories d'algues suivantes :

- Algues vertes [ $\mu\text{g chl-a/l}$ ]
- Cyanobactérie [ $\mu\text{g chl-a/l}$ ]
- Diatomées [ $\mu\text{g chl-a/l}$ ]

Dans chaque lac, trois prélèvements de 2 litres chacun sont réalisés à 0,5m 1,5m et 2,5m. Ces prélèvements sont ensuite homogénéisés et un sous-échantillon de 25ml est analysé à la sonde FluoroProbe BBE.

### **2.3.2 Analyse de données**

La méthode d'analyse a cherché à tester un effet de l'enrichissement en nutriments sur la concentration en algues vertes, cyanobactéries et diatomées. Pour cela, j'ai utilisé un modèle linéaire à effet mixte incluant un effet aléatoire du numéro de lac sur la période totale de données. Les données suivant une distribution log-normale et présentant 3,7% de mesures égales à zéro, j'ai d'abord vérifié que l'enrichissement n'avait pas d'effet significatif sur la probabilité d'une mesure à 0, puis j'ai analysé et transformé les valeurs nulles en 0,1 afin d'analyser le logarithme des concentrations de chlorophylle représentatives des algues vertes, des cyanobactéries et des diatomées. Des sous-échantillons temporels ont été utilisés pour analyser des réponses sur des périodes précises selon la même méthode. Le modèle a été réalisé avec la fonction lme du package nlme (Pinheiro et al. 2019, R Core Team 2019)

## **2.4 Biofilms**

### **2.4.1 Protocole**

Les biofilms sont constitués d'un assemblage complexe de bactéries, d'algues (vertes, bleues ou diatomées) et de champignons filamenteux (Roman and Sabater 1999). Sous l'influence de la lumière, les algues photosynthétiques présentes dans le biofilm produisent de la matière organique dont se nourrissent les organismes brouteurs (gastéropodes et certains poissons). Les bactéries et les champignons, non photosynthétiques, participent à la dégradation et au recyclage de la matière organique jouant ainsi un rôle fonctionnel dans le cycle du carbone, de l'azote et du phosphore.

Afin de caractériser l'effet de l'enrichissement sur le biofilm présent sur les parois des lacs, j'ai mesuré les concentrations en algues vertes, des algues bleues (ou cyanobactéries) et des diatomées au cours du temps. Les supports équipés de bandelettes détachables sont situés à deux profondeurs distinctes (40cm et 150cm appelées ci-après Top et Deep) et également à deux expositions différentes (South étant le biofilm exposé vers le sud et North le biofilm exposé vers le Nord). J'ai également mesuré la biomasse par bandelette. Cette mesure a ensuite été extrapolée à l'échelle du lac grâce aux deux niveaux de profondeur en Septembre 2018. Les systèmes ont été installés en janvier 2018 et on fait l'objet d'un échantillonnage trimestriel. Les

bandelettes détachées de chaque support ont été exposées à une BenthosTorch (BBE-Modaenke) fonctionnant sur le principe d'excitation de différentes longueurs d'ondes par des LED. Elle permet d'obtenir les informations suivantes :

- Algues Verte [ $\mu\text{g chl-a/cm}^2$ ]
- Cyanobactérie [ $\mu\text{g chl-a/cm}^2$ ]
- Diatomées [ $\mu\text{g chl-a/cm}^2$ ]

Les bandelettes détachables sont ensuite coupées en 3 parties égales servant à différents types d'analyses : une première partie est stockée dans un pot individuel d'éthanol pour des analyses potentielles futures (non utilisée dans ma thèse), une deuxième partie est fixée sur un filtre GF/C et congelée à  $-80^\circ\text{C}$  pour la détermination de la chlorophylle (non utilisée dans ma thèse) et la dernière partie est utilisée pour la détermination de la biomasse. Un prélèvement total est effectué en raclant la bandelette pour être filtré sur un filtre GF/C de 47 mm de diamètre retenant des particules de  $1,2\mu\text{m}$  (filtre préalablement pesé suite à un passage de 24h en étuve à  $65^\circ\text{C}$ ). Les filtres chargés de biofilm sont ensuite séchés 48 heures en étuve à  $65^\circ\text{C}$  et repesés pour obtenir le poids sec de zooplancton.

Chaque bandelette échantillonnée est photographiée puis analysée avec le logiciel ImageJ afin d'en mesurer précisément la surface. J'ai obtenu alors un poids sec de biofilm par unité de surface en divisant le poids sec total par la surface.

#### **2.4.2 Analyse de données**

Afin de tester la significativité de l'effet de l'enrichissement sur le biofilm (concentration des différentes classes pigmentaires), j'ai utilisé deux modèles linéaires mixtes pour chaque catégorie d'algues incluant un effet aléatoire lié au lac, et un effet fixe de l'enrichissement, tous les deux ajustés sur les données log-transformées. Lorsqu'une proportion importante ( $>10\%$ ) de mesures de concentrations à 0 était présente, j'ai d'abord testé l'effet de l'enrichissement sur la probabilité d'un 0 dans un modèle binomial et, en cas d'absence d'effet, inclus uniquement les concentrations positives dans le modèle mixte linéaire. J'ai réalisé les analyses des valeurs supérieures à 0 avec la fonction `lme` du paquet `nlme` et de la présence de 0 avec la fonction `glm` du paquet `stats` dans R (Pinheiro et al. 2019, R Core Team 2019).

Pour l'analyse des biomasses de biofilm prélevées en septembre 2018, j'ai utilisé un modèle linéaire avec comme variable de réponse le log de la biomasse par  $\text{cm}^2$  et comme variable

explicative l'enrichissement et la hauteur de prélèvement (haute ou basse). Cette analyse a été faite avec la fonction `lm` du package `stats` dans R (R Core Team 2019).

## 2.5 Zooplancton

### 2.5.1 Protocole

Pour évaluer l'effet bottom-up de l'enrichissement en nutriments sur la biomasse de zooplancton présente dans le compartiment pélagique, j'ai réalisé des prélèvements de grands volumes d'eau avant et après la période d'enrichissement de l'été 2018. La première série de prélèvement a été réalisée les 16 et 17 mai 2018. La deuxième série de prélèvements post-enrichissement a été réalisée le 6, 7 et 8 août 2018.

Pour ce faire, j'ai réalisé un prélèvement de 300 litres d'eau pélagique sur toutes les hauteurs de la colonne d'eau et en parcourant les 2/3 de la surface des lacs. Le prélèvement a été réalisé avec une pompe de modèle *Pompe vide cave Flowmax 750 Multi* (Tecnomax) sur laquelle j'ai installé un préfiltre de maille 5mm afin d'éviter de prélever des algues filamenteuses. Un débitmètre a été utilisé pour mesurer la quantité d'eau prélevée. Les 300 litres d'eau pompés passent par un filtre de 50  $\mu\text{m}$  (taille de maille classique dans la récolte du zooplancton d'eau douce) qui permet de séparer le zooplancton de l'eau pompée. Ce qui est récolté sur ce filtre de 50 $\mu\text{m}$  est ensuite collecté et passé sur des filtres GF/C retenant des particules de 1,2 $\mu\text{m}$ , préalablement pesées suite à un passage de 24h en étuve à 65°C. Les filtres GF/C chargés de zooplancton sont ensuite séchés 48 heures en étuve à 65°C et repesés pour obtenir le poids sec de zooplancton.

Lors de la deuxième série de prélèvements, seulement 150 litres d'eau ont été prélevés (contre 300 litres à la première série) en raison de difficultés techniques lors de la filtration dues à une surcharge en plancton. Le poids sec obtenu a ensuite été multiplié par deux pour comparaison avec la première date.

Une donnée (un prélèvement sur un lac) de la deuxième date n'a pas pu être utilisée pour des raisons techniques en raison d'une erreur de pesée, par conséquent, j'ai éliminé un lac enrichi de l'analyse.

### 2.5.2 Analyse de données

Afin de tester la significativité de l'effet de l'enrichissement sur la biomasse de zooplancton à la fois avant et après l'enrichissement de l'été 2018, j'ai utilisé un modèle linéaire mixte pour chaque période de prélèvement (avant ou après enrichissement) incluant un effet aléatoire du lac, et un effet fixe de l'enrichissement et de la date. J'ai réalisé les analyses avec la fonction lmer du paquet lme4 dans R (Bates et al. 2014, R Core Team 2019)

## 2.6 Algues filamenteuses

A partir de l'été 2017, un développement saisonnier d'algues dites filamenteuses a été observé sur les lacs de la plateforme PLANAQUA. Une identification précise n'a pas pu être réalisée nous émettons cependant l'hypothèse qu'il s'agit d'algues de la famille des Zygnemataceae probablement des genres *Mougeotia*, *Spirogyra*, ou *Zygnema*. Ces algues représentent une biomasse potentielle importante ainsi qu'une concurrence sur les ressources pour le phytoplancton, le biofilm et les macrophytes littoraux. De la même façon que pour les autres producteurs primaires, je me suis intéressé à l'effet de l'enrichissement en nutriments sur le taux d'occupation de ces algues filamenteuses.

### 2.6.1 Protocole

Le développement des algues filamenteuses a été suivi via des photos aériennes faites avec un drone (DJI Phantom 4 pro). L'analyse des images de drone utilisées pour caractériser le développement des algues filamenteuses a fait l'objet d'un stage de Master 1 (effectué par Marie Lamour d'avril à mai 2019). Les données de pourcentage de couverture utilisées dans cette partie sont issues de son travail.

En 2017, une série de photos de chaque lac a été réalisée mensuellement entre mai et juillet. En 2018, deux séries de photos distantes de 15 jours ont été réalisées chaque mois de mai à juillet. Pour obtenir une meilleure luminosité, les photos ont été réalisées entre 11 heures et 15 heures, moment de luminosité maximale, afin de palier aux problèmes de contraste pouvant nuire à l'analyse d'image). Sur les deux années, 192 photos ont été réalisées.

Les photos ont ensuite été recadrées à l'aide du logiciel Gimp (version 2.8.22). L'objectif du recadrage était d'exclure les bordures et la zones littorales afin d'obtenir une photo comprenant uniquement la zone pélagique (Photo 2 et Photo 3)



**Photo 2** Photo aérienne d'algues filamenteuses avant recadrage



**Photo 3** Photo aérienne d'algues filamenteuses après recadrage

Le taux de couverture d'algue a été mesuré à l'aide du logiciel ImageJ (version 1.8.0\_112). La méthode de mesure consiste à utiliser une photo type servant d'étalon pour entraîner le logiciel à reconnaître les spécificités de chaque zone selon 3 catégories : algue, eau et autre (correspondant

à la passerelle et aux zones où le liner est visible) en les sélectionnant manuellement. Ensuite, via un plugin « Macros », qui permet d'ouvrir un programme appelé « segmentation\_auto », les zones type sont utilisées pour caractériser la totalité de l'image (Figure 5). Puis, la quantification de la surface est réalisée avec « segmented\_to\_area », toujours via le plugin « Macros », qui permet de calculer les proportions des 3 catégories utilisées dans la reconnaissance automatisée. J'obtiens ainsi un taux de couverture d'algues filamenteuses par lac pour chaque date de prise de photo.

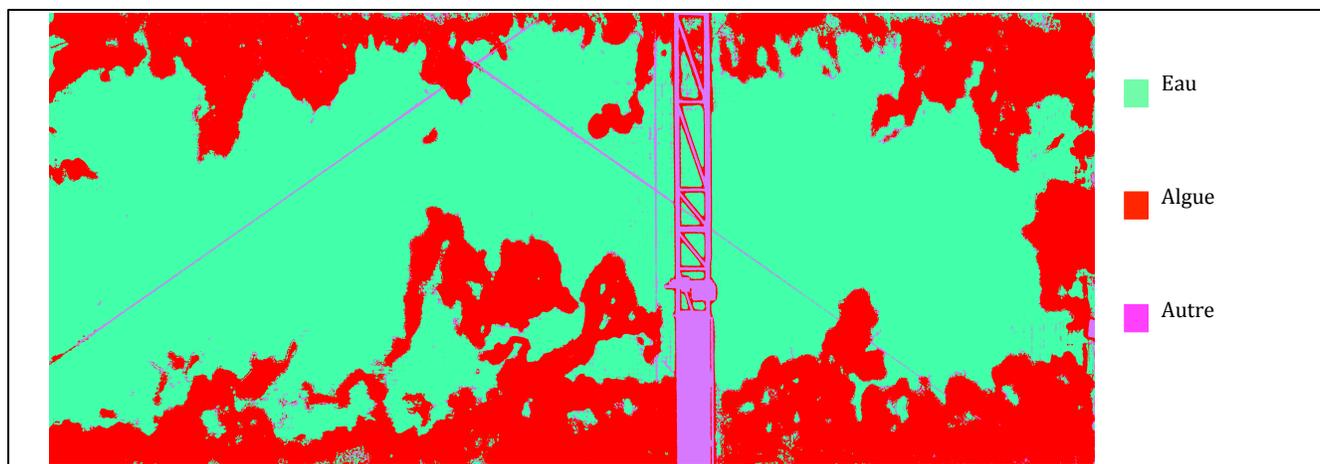


Figure 5 Exemple de caractérisation des surfaces d'algues filamenteuses avec ImageJ

### 2.6.2 Analyse de données

L'analyse du taux de couverture d'algues filamenteuses a été réalisée à l'aide d'un modèle linéaire à effet mixte. La variable de réponse est le log du taux de couverture et la variable explicative est la condition d'enrichissement. J'ai utilisé comme effets aléatoires le numéro de lac et la date. J'ai également utilisé la taille d'effet (Cohen's d) pour comparer la différence de taux de couverture entre les traitements, de formule : moyenne du traitement 1 moins moyenne du traitement 2 divisé par l'écart type des deux traitements combinés (Cohen 1988). L'analyse a été faite avec la fonction lmer du package lme4 dans R (Bates et al. 2014, R Core Team 2019).

## 2.7 Macrophytes littoraux

Les lacs de la plateforme PLANAQUA intègrent une zone littorale végétalisée dans leur constitution (Photo 4 et Photo 5). Cette zone végétalisée, fortement colonisée par les plantes notamment des espèces des genres *Typha* spp. et *Juncus* spp., représente un élément important

du fonctionnement de l'écosystème des lacs expérimentaux. Je me suis attaché à caractériser la densité (nombre d'individus) et la biomasse des deux genres qui la constituent. Dans un premier protocole j'ai acquis des données sur la densité de tiges et la hauteur maximum des genres *Typha* spp. et *Juncus* spp. et j'ai comparés ces densités en fonction de l'enrichissement. Dans un deuxième protocole indépendant, j'ai prélevé des carrés de végétation afin d'obtenir des informations sur les biomasses des deux genres de plantes dominant les zones littorales. J'ai ensuite relié ces informations à des taux de couverture mesurés par photos aériennes pour pouvoir estimer la biomasse totale de plante. L'objectif est d'observer si l'enrichissement a eu un effet sur la densité des tiges de ces deux espèces et sur leurs biomasses. Ces protocoles sont détaillés ci-dessous.



**Photo 4** Photo aérienne d'un lac PLANQUA. On peut observer les deux zones littorales peu profondes et végétalisées de part et d'autres du lac.



**Photo 5** Vue d'un lac PLANAQUA où l'on peut voir les deux zones littorales composées majoritairement de *Typha* spp. (bande littorale de gauche) et *Juncus* spp (bande littorale de droite au premier plan sur la photo)

### **2.7.1 Protocole**

#### a/ Densité de tiges

Pour caractériser la densité (nombre de tige par unité de surface) des deux genres dominants présents dans les zones littorales des lacs PLANAQUA, j'ai défini 6 placettes d'échantillonnage par zone littorale, soit 12 placettes par lac. Chaque placette mesurait 1 mètre de largeur et avait une longueur égale à la largeur de la zone littorale soit (161,3 centimètres en moyenne). Au cours de la semaine du 20 au 24 mai 2019, sur chaque placette, le nombre de tige du genre *Typha* spp. a été compté (98,4% de *Typha latifolia*). La hauteur maximum des individus sur la placette a aussi été mesurée. Pour le genre *Juncus*, un score de densité par placette a été utilisé allant de 0 à 5 (0 étant une absence totale du genre sur la placette et 5 une abondance élevée et fortement dominée par le genre *Juncus*). Ce score a été décidé car les genres *Juncus* présents ont un très grand nombre de tige et rend l'opération de comptage trop fastidieuse pour le nombre de placettes inventoriées. Ce score de densité du genre *Juncus* a été donné indépendamment par deux personnes. Un comptage exhaustif des tiges des *Juncus* spp. a ensuite été réalisé sur un total de 14 placettes pour estimer la densité du classement par score.

#### b/Biomasse

Dans un deuxième temps, afin de d'estimer la biomasse que représentaient les macrophytes des zones littorales des lacs, un protocole indépendant de celui des densité a été réalisé. Un prélèvement des parties aériennes et immergées (rhizomes et racines) des plantes a été fait. Pour cela, j'ai réalisé deux carrés de prélèvement de 20cm de côtés dans chaque lac avec un carré dominé par *Typha* spp. et un autre carré dominé par *Juncus* spp.

Ces prélèvements ont ensuite été rincés dans trois bains successifs et passés sur un tamis de 2mm afin d'éliminer toutes les parties minérales (sables et graviers) présent dans le prélèvement. Une fois les parties minérales enlevées, la matière organique (tous les fragments supérieurs à 2 mm) est stockée et mise en étuve à 65°C pendant 3 jours. La pesée est réalisée à la suite du séchage en étuve pour obtenir le poids sec correspondant aux zones de *Typha* spp. et aux zones de *Juncus* spp. dans chaque lac.

J'ai ensuite fait correspondre ces mesures de biomasses au taux de couvertures relatifs à chacun de ces deux genres estimés grâce à des photos aériennes des zones littorales.

La longueur et la largeur de végétation ont été mesurées afin d'obtenir la surface exacte végétalisée. Grâce aux photos aériennes de chaque lac, le taux d'occupation de *Typha* spp. et de *Juncus* spp. a été déterminé grâce au logiciel Fiji et au plugin « Trainable Weka Segmentation » selon la même méthode que pour les algues filamenteuses (cf. Chapitre 2 2.6.1). La surface occupée par chaque espèce a ensuite été proportionnellement rapportée aux mesures de biomasse réalisées par les carrés de prélèvement dans chaque lac. Les biomasses totales pour chacune des deux espèces estimées ont ensuite été comparées en fonction de l'enrichissement.

### **2.7.2 Analyse de données**

La méthode d'analyse a cherché à mettre en évidence l'effet de l'enrichissement en nutriments sur l'abondance de tige de typha et sur la hauteur maximum des typhas sur la placette. Pour l'analyse de la hauteur, seules les parties aériennes ayant une taille supérieure à 10 centimètres sont retenues dans l'analyse afin d'exclure les hauteurs maximum égale à zéro déjà prises en compte dans le modèle des densités (nombre de tiges égale à zéro). Le modèle utilisé est un modèle linéaire à effet mixte. La variable explicative est la condition d'enrichissement (0 ou 1) correspondant aux huit lacs non enrichis et enrichis avec le numéro de lac en effet aléatoire. L'analyse de la hauteur maximum a été faite avec la fonction lmer du paquet lme4 dans R. L'analyse de la densité des tiges de typha a été réalisée avec un modèle linéaire à effet mixte avec

la condition d'enrichissement en variable explicative et le numéro du lac en variable aléatoire. L'analyse a été réalisée avec la fonction lmer du package lme4 dans R (Bates et al. 2014, R Core Team 2019).

L'analyse du score de densité de Juncus a été réalisée grâce à un modèle logistique ordinal avec comme variable explicative la condition d'enrichissement et l'effet expérimentateur (chaque placette a été notée par les deux expérimentateurs à chaque fois). L'analyse a été réalisée avec la fonction polr du package MASS dans R (Venables and Ripley 2002, R Core Team 2019).

Pour l'analyse de la biomasse j'ai utilisé un modèle linéaire pour chacune des espèces avec la condition d'enrichissement en variable explicative. J'ai utilisé la fonction lm du package stats dans R (R Core Team 2019)

## 2.8 Poissons

### 2.8.1 Introduction marquage

Une communauté piscicole composée de perches, gardons, ables et goujons a été introduite en décembre 2016. En février 2017, deux brochets ont été introduits dans la moitié des lacs (soit 8 lacs) pour obtenir le forçage de haut de chaîne (top-down). Ces différentes espèces piscicoles ont été fournies par un pisciculteur élevant des poissons d'eau douce en étangs dans le département de la Côte-d'Or.

Le Tableau 2 récapitule le nombre d'individus introduits dans chaque lac et les espèces faisant l'objet d'un marquage individuel (PIT Tag).

**Tableau 2** Détail des espèces et des nombres d'individus introduits dans les lacs

Date	Espèce	Nb/lac	Nb lac	PIT Tag
Octobre 2016	Epinochette	10	16	Non
Décembre 2016	Able	35	16	Non
Décembre 2016	Gardon	120	16	Oui
Décembre 2016	Goujon	35	16	Non
Décembre 2016	Perche	25	16	Oui
Février 2017	Brochet	2	8	Oui
Décembre 2017	Brochet	1	8	Oui
Décembre 2017	Able	30	16	Non
Décembre 2017	Goujon	30	16	Non

Les goujons, ables et épinochettes n'ont pas fait l'objet d'un marquage car leur taille ne le permettait pas. Les brochets, gardons et perches ont été marqués par une puce RFID (*radio frequency identification*) du fournisseur Biomark, modèle HDX12, d'une longueur de 12 mm. Cette technologie permet d'avoir un numéro d'identification individuel et fonctionne grâce à une antenne intégrée associée à une puce électronique qui lui permet de recevoir et répondre aux requêtes émises depuis un émetteur-récepteur.

Les puces d'identification individuelles sont pré-chargées dans des aiguilles à usage unique et sont introduites dans la cavité abdominale des poissons après anesthésie.

L'anesthésie est réalisée à l'Eugénol ( $C_{10}H_{12}O_2$ ) à une concentration de 50  $\mu$ l/L. L'Eugénol est d'abord dilué dans l'éthanol 99% (en raison de son état huileux) et ensuite ajouté à l'eau (Hoskonen and Pirhonen 2004, Kennedy et al. 2009). Pour chaque anesthésie, nous avons utilisé 2,5 ml d'eugénol diluée dans 25 ml d'éthanol pour un bac d'anesthésie de 50 litres d'eau.

Les poissons ont ensuite été mis dans un bac de réveil avec aérateurs et introduits dans les lacs une fois que leur état d'activité était considéré comme normal. Une mortalité < 1% a été constatée suite à la procédure d'anesthésie et injection du Tag RFID d'identification.

Les poissons marqués individuellement (gardons et perches) ont été mesurés et pesés à leur introduction. Les poissons non marqués individuellement ont fait l'objet d'un protocole de mesure et pesé via un sous-échantillon de 10% du nombre de poissons introduits par espèces.

La procédure pour l'introduction des brochets était la même que pour les gardons et perches. Un stockage de 2 jours post-marquage a toutefois été réalisé avant l'introduction dans les lacs en vue d'observer la réaction des poissons à l'anesthésie et à l'introduction du Tag RFID de marquage individuel du fait de leur importance en tant qu'agents de la perturbation top-down de nos systèmes.

Aucun des brochets introduits en 2017 n'a été capturé lors de la campagne de recapture réalisée en octobre 2017 (méthode détaillée en partie Chapitre 2 2.8.2). En concertation avec les autres membres du projet, il a été décidé d'effectuer une deuxième introduction de brochets pour remplacer ceux supposés morts. L'hypothèse privilégiée pour expliquer cette absence de brochets est une forte compétition entre les deux brochets et un rapide épuisement de la gamme de taille des proies potentielles les conduisant à la famine. Par ailleurs, la forte densité de la

végétation des zones littorales devenues quasi impénétrables, a privé les brochets des cachettes dont ils ont besoin pour chasser en embuscade. Sachant que deux individus ont été introduits lors de la première introduction, nous avons préféré en réintroduire un seul par lac pour limiter une éventuelle compétition. Il a également été décidé, en concertation avec les autres membres du projet, de réintroduire simultanément 30 ables et 30 goujons dans chaque lac suivant la procédure décrite ci-dessus pour les poissons trop petits pour recevoir une puce RFID.

### **2.8.2 Recapture**

Deux campagnes de recapture ont eu lieu au cours de cette thèse, en octobre 2017 puis en octobre 2018.

La recapture des poissons a été réalisée à l'aide d'un filet fabriqué sur mesure par la COFA (Coopérative Française de l'Aquaculture). Ce filet, dont la forme est inspirée de celle d'un chalut, a une largeur et une hauteur qui correspondent aux dimensions de la zone pélagique d'un lac. Il a une maille de 10mm. Il est lesté sur la partie basse et possède des flotteurs sur la partie haute. Il possède une poche à l'arrière permettant de regrouper les poissons pendant la pêche.

Le filet est tracté manuellement le long des zones littorales dans le sens de la longueur du lac (Photo 6).



**Photo 6 Traction du filet lors de la session de recapture d'octobre 2017**

Trois passages de filets successifs sont réalisés afin d'estimer le taux de capture par « removal sampling » (méthode bayésienne d'estimation du taux de capture). A chaque passage, les poissons sont extraits du filet et mis en stockage dans des bacs avec aérateurs.

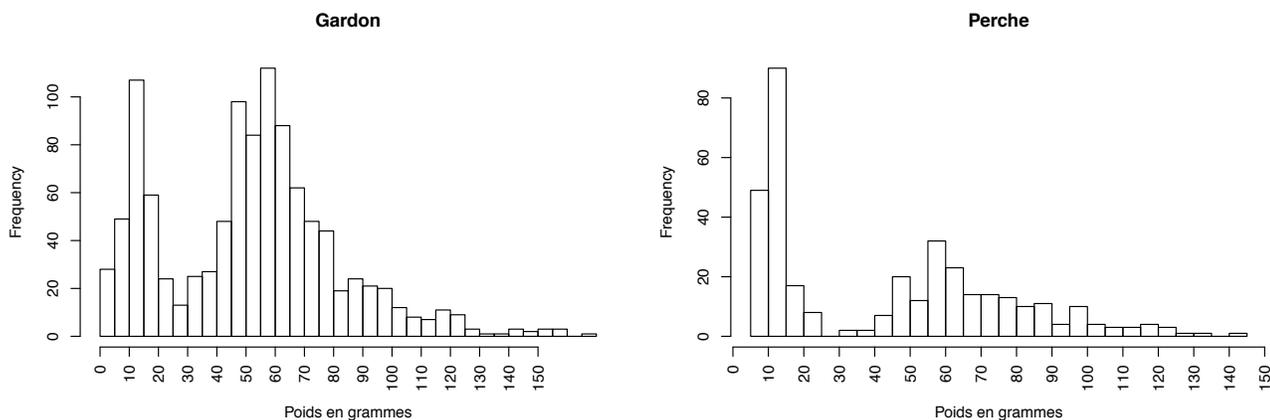
Ils sont ensuite anesthésiés (selon la procédure détaillée en partie 2.8.1) pour faciliter la procédure de lecture de la puce RFID et de mesures phénotypiques (longueur, masse).

L'espèce est identifiée, la puce est lue, en cas d'absence (nouvel individu ou perte de la puce) un nouveau Tag RFID est mis en place suivant la procédure utilisée à l'introduction des poissons. Ensuite, la taille et le poids sont enregistrés avant que les individus soient placés dans un bac de réveil.

Les individus de Perche (*Perca fluviatilis*) ont été catégorisés en « juvéniles » et « adultes » sur la base de la bibliographie (Sabetian et al. 2015) et sur la base de la distribution en taille des individus capturés en 2017, soit une valeur seuil de poids d'adulte de 30 g (Figure 6).

L'observation de la distribution en taille des gardons (*Rutilus rutilus*) de l'année 2018, semblable à celle des perches, à également mis en évidence un seuil de 30g entre les juvéniles et les adultes de Gardon.

On utilise les données de l'année 2017 pour les perches et 2018 pour les gardons car les jeunes perches de l'année sont capturables (maille 10mm) à l'automne de l'année d'éclosion alors que les gardons ne le sont uniquement l'année suivante (éclosion plus tardive et croissance plus lente).



**Figure 6** Histogramme des poids des Gardons (à gauche) en 2018 et des Perches (à droite) en 2017

### 2.8.3 Analyse de données

Les CPUE (Captures par unité d'effort) de perches et de gardons entre les lacs enrichis et non enrichis ont été comparées grâce à un modèle linéaire généralisé avec une loi de poisson de lien logarithme (ln) avec pour variable de réponse l'abondance de poisson d'une espèce donnée par lac et en variable explicative la condition d'enrichissement. La loi de poisson a été utilisée dans ce cas car ce sont des abondances. L'analyse a été réalisée avec R grâce à la fonction glm du package stats (R Core Team 2019).

Les CPUE par classe de poids ont été comparées selon les mêmes modalités avec un modèle linéaire généralisé suivant une loi de poisson.

Les biomasses totales par espèces de poissons introduites et les biomasses totales par espèces de poissons capturées ont été comparées entre les lacs enrichis et non enrichis grâce à un modèle linéaire avec la biomasse comme variable de réponse et la condition d'enrichissement comme

variable explicative. Le même modèle a été également réalisé sur les individus de plus et de moins de 30 g. L'analyse a été réalisée avec R grâce à la fonction `lm` du package `stats` (R Core Team 2019).

J'ai également comparé l'accroissement de biomasse individuel des gardons entre leur introduction et leur recapture de 2018. J'ai comparé l'accroissement de biomasse en fonction de l'enrichissement avec un modèle linéaire à effet mixte avec le numéro de lac, le numéro de Tag RFID et la biomasse à l'origine de l'individu en effets aléatoires. J'ai utilisé la fonction `lme` du package `nlme` du logiciel R (Pinheiro et al. 2019, R Core Team 2019).

Les analyses ont été réalisées avec R grâce au package `stats` et aux fonctions `glm` et `lm` (R Core Team 2019).

Les effets aléatoires relatifs aux lacs dans les différents modèles utilisés dans ce chapitre sont pris en compte quand plusieurs mesures sont réalisées par lac, dans le cas où une seule mesure est effectuée par lac, cet effet aléatoire n'est pas pris en compte.

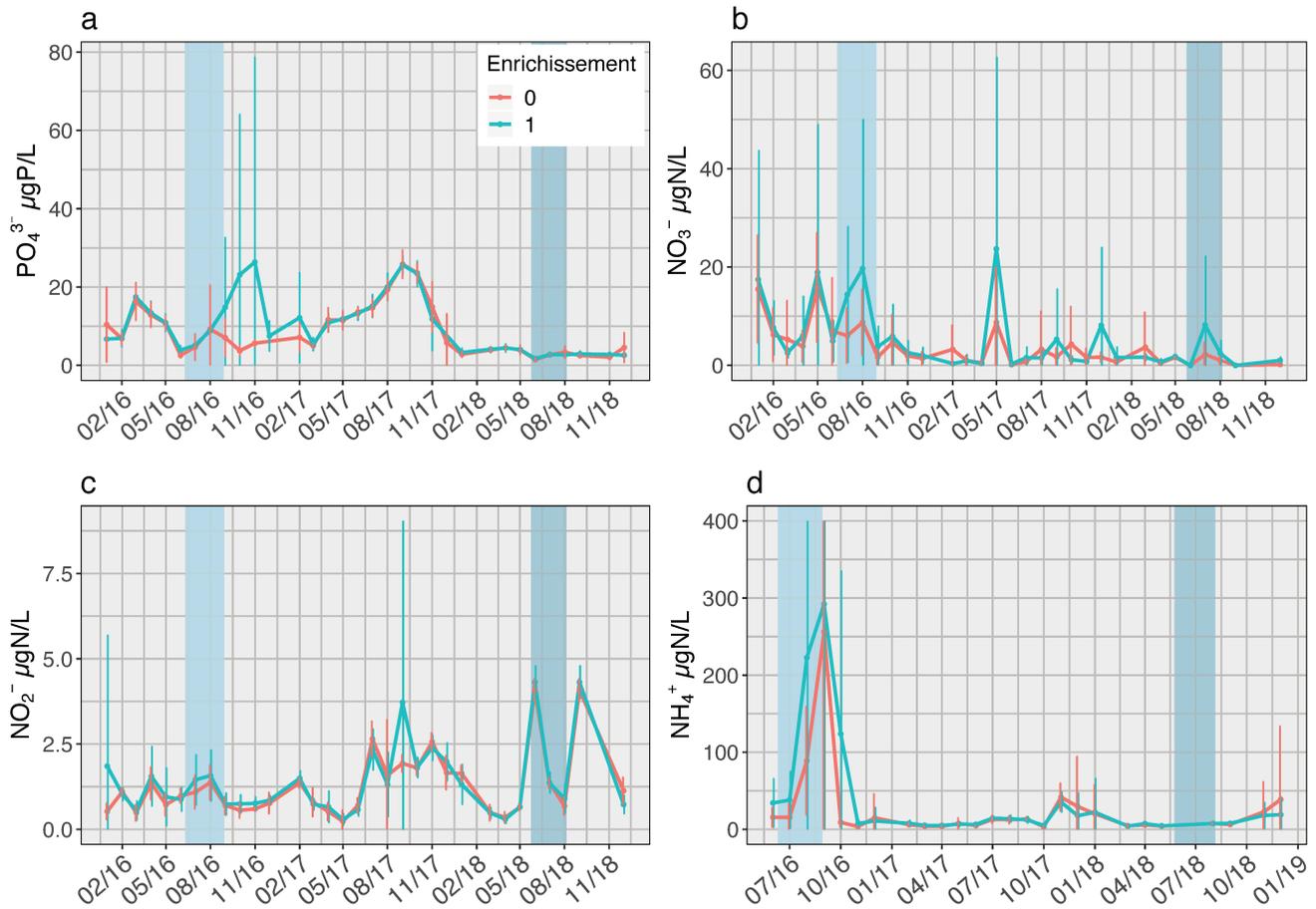
## 3. Résultats

### 3.1 Nutriments

Le dosage du phosphore ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) n'a pas révélé de différence significative de concentration moyenne entre les lacs enrichis et non enrichis entre janvier 2016 et Décembre 2018 ( $p= 0,111$ ), malgré l'observation d'une hausse du phosphore dans les lacs enrichis entre août et novembre 2016 ( $p= 0,0487$  sur ces 4 mois spécifiques) consécutive à l'enrichissement de l'été 2016 (zone bleu clair, Figure 7a). En revanche, on n'observe aucune augmentation du taux de phosphore ni pendant ni après la période d'enrichissement de l'été 2018 (Figure 7a).

Les dosages du nitrite ( $\text{NO}_2^-$ ), nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) et ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) n'ont pas révélé de différences significatives de concentration moyenne (avec respectivement  $p= 0,656$  et  $p= 0,176$ ) entre les lacs enrichis et non enrichis entre janvier 2016 et décembre 2018. Le taux d'ammonium montre

une très forte augmentation au moment de l'enrichissement en phosphore en 2016 (Figure 7d) alors que le taux reste très bas lors de l'enrichissement de 2018 (azote et phosphore).



**Figure 7** Dosage du phosphore total :  $PO_4^-$  (a) et des différentes formes d'azote Nitrate :  $NO_3^-$  (b); Nitrite :  $NO_2^-$  (c) ; Ammonium :  $NH_4^+$  (d). En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les données sont représentées en moyenne avec écart type (l'écart type a été plafonné à 400  $\mu\text{g/L}$  sur la Figure b pour une meilleure lisibilité)

## 3.2 Phytoplancton

### 3.2.1 Algues vertes

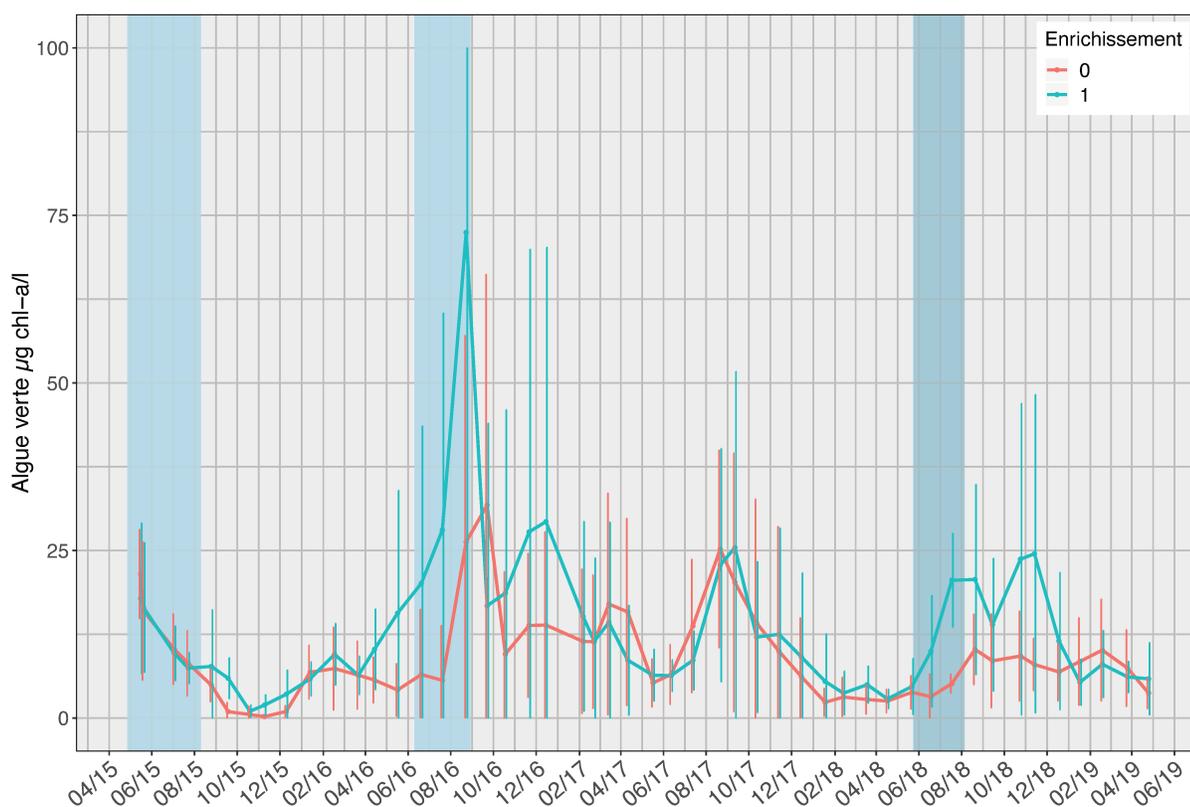
En moyenne et sur l'ensemble de la période (de mai 2015 à avril 2019), l'enrichissement n'a pas eu d'effet significatif sur le taux d'algues vertes ( $p = 0,0532$ ).

La première session d'enrichissement (uniquement en phosphore, du 27/04/2015 au 10/08/2015) n'a pas eu d'effet observable sur la quantité d'algues vertes (Figure 8). Au

printemps 2016, à partir avril, une différence se fait entre les lacs non enrichis et enrichis, cette différence est exacerbée sur les mois qui suivent notamment en août 2016 pendant la deuxième période d'enrichissement (uniquement en phosphore, du 10/06/2016 au 29/08/2016) jusqu'à atteindre un pic d'une moyenne de 72,46  $\mu\text{g chl-a/l}$  ( $\pm 91,22$  (écart type)  $\mu\text{g chl-a/l}$ ) pour les lacs enrichis contre une moyenne de 26,27  $\mu\text{g chl-a/l}$  ( $\pm 29,46 \mu\text{g chl-a/l}$ ) pour les lacs non enrichis. Mais si l'on considère les mois de juin, juillet et août 2016, la concentration d'algue verte n'est pas significativement modifiée entre les lacs enrichis et non enrichis ( $p= 0,1156$ ).

Au printemps 2017, une diminution progressive des algues vertes est observée pour les lacs non enrichis et enrichis jusqu'en mai avec respectivement 5,25  $\pm 3,46 \mu\text{g chl-a/l}$  et 6,37  $\pm 3,72 \mu\text{g chl-a/l}$  (Figure 8).

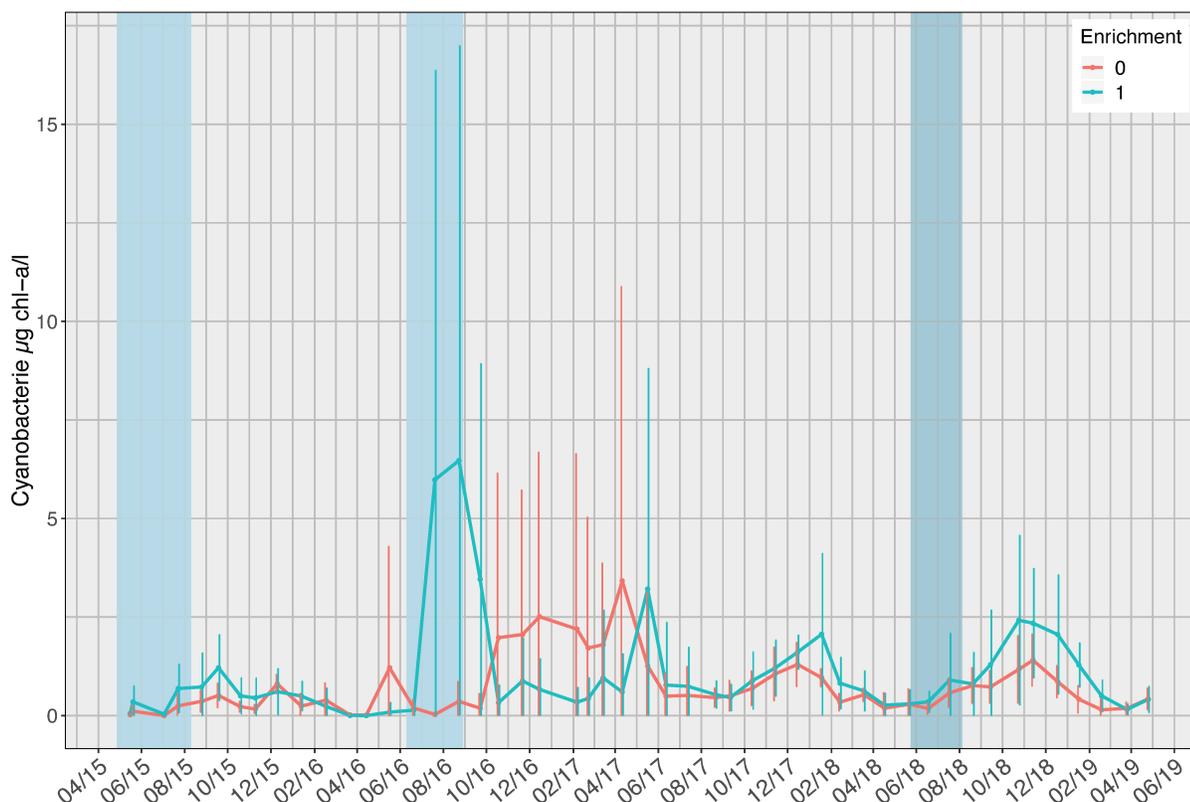
Cependant, spécifiquement durant les mois d'enrichissement en phosphore et en azote en 2018 (juin, juillet et août) les algues vertes sont significativement plus abondantes dans les lacs enrichis ( $p= 0,0012$ ).



**Figure 8 Taux d'algues vertes ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) en fonction de l'enrichissement. Les bandes bleu clair correspondent aux périodes d'enrichissement en phosphore et la bande bleu foncé correspond à la période**

d'enrichissement à la fois en azote et en phosphore. Les données représentent la moyenne  $\pm$  écart type, l'écart type a été plafonné à 100  $\mu\text{g chl-a/l}$  pour donner une meilleure visibilité des données

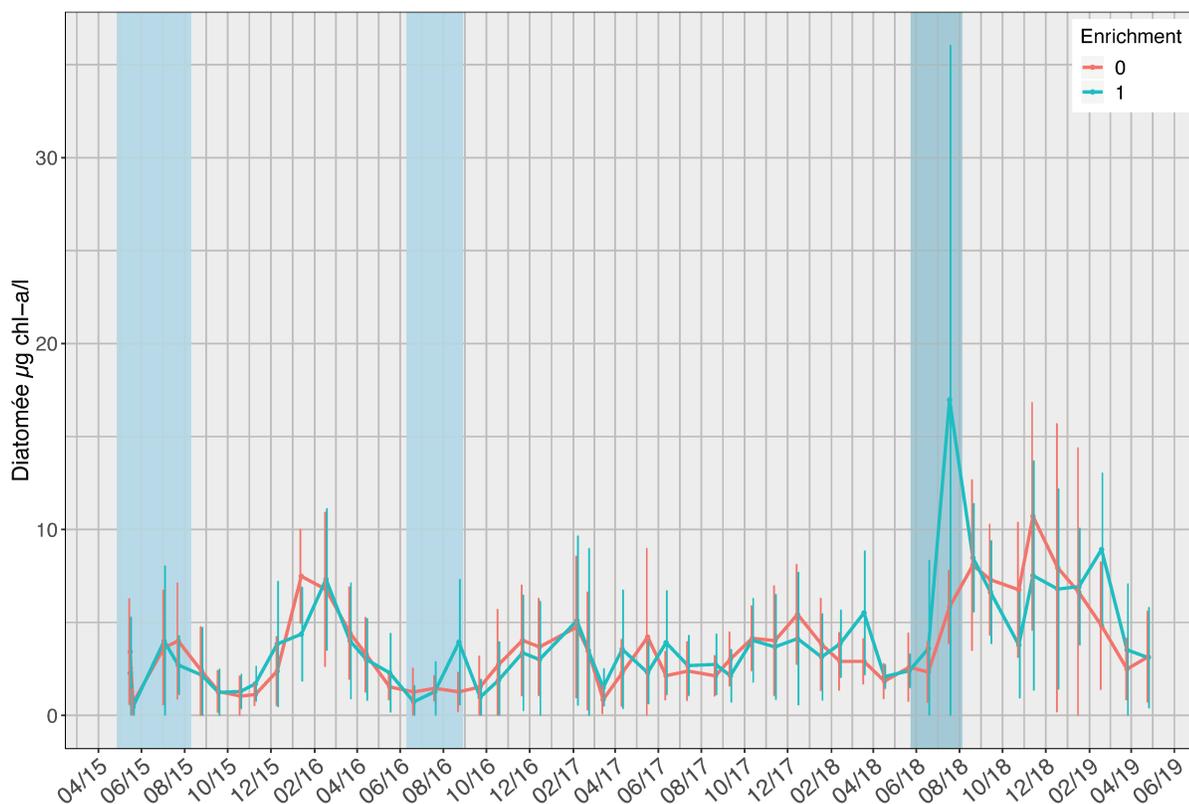
### 3.2.2 Cyanobactéries



**Figure 9 Taux de cyanobactérie ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) en fonction de l'enrichissement. Les bandes bleu clair correspondent aux périodes d'enrichissement en phosphore et la bande bleu foncé correspond à la période d'enrichissement à la fois en azote et en phosphore. Les données représentent la moyenne  $\pm$  écart type.**

Sur toute la période mesurée allant d'avril 2015 à juin 2019, il n'y a pas d'effet de l'enrichissement sur le taux de cyanobactérie ( $p= 0,134$ ). Les prélèvements effectués en juin, juillet et août 2016 (période d'enrichissement en phosphore, Figure 9) montrent graphiquement des concentrations plus élevées de cyanobactérie mais sur ces trois mois, elles sont significativement supérieures dans les lacs enrichis ( $p= 0,0193$ ). Sur la période postérieure à l'enrichissement en azote et en phosphore de l'été 2018, on observe une hausse de la concentration de cyanobactéries (Figure 9). Sur la période de septembre 2018 à avril 2019, la concentration est supérieure dans les lacs enrichis ( $p= 0,0455$ ).

### 3.2.3 Diatomées



**Figure 10 Taux de diatomée ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) en fonction de l'enrichissement. Les bandes bleu clair correspondent aux périodes d'enrichissement en phosphore et la bande bleu foncé correspond à la période d'enrichissement à la fois en azote et en phosphore. Les données représentées sont la moyenne  $\pm$  écart type.**

L'enrichissement en nutriments n'a pas significativement influencé la concentration en diatomées sur la période allant de mai 2016 à avril 2019 ( $p= 0,7336$ ). Pendant la période d'enrichissement de 2015 les prélèvements réalisés entre le 16 mai et le 25 août ne révèlent pas de différence de concentration de diatomée due à l'enrichissement ( $p= 0,2906$ ). Pendant la période d'enrichissement de 2016, on observe une augmentation de la concentration de diatomée en août (Figure 10), l'enrichissement induit une différence significative ( $p= 0,0484$ ). Au cours de la période d'enrichissement de l'été 2018, on observe une forte augmentation dans les lacs enrichis (Figure 10) mais la concentration de diatomée sur les mois de juin et juillet 2018 n'est pas significativement différente entre les lacs enrichis et non enrichis ( $p= 0,153$ ).

### **3.3 Biofilm**

#### **3.3.1 Biomasse**

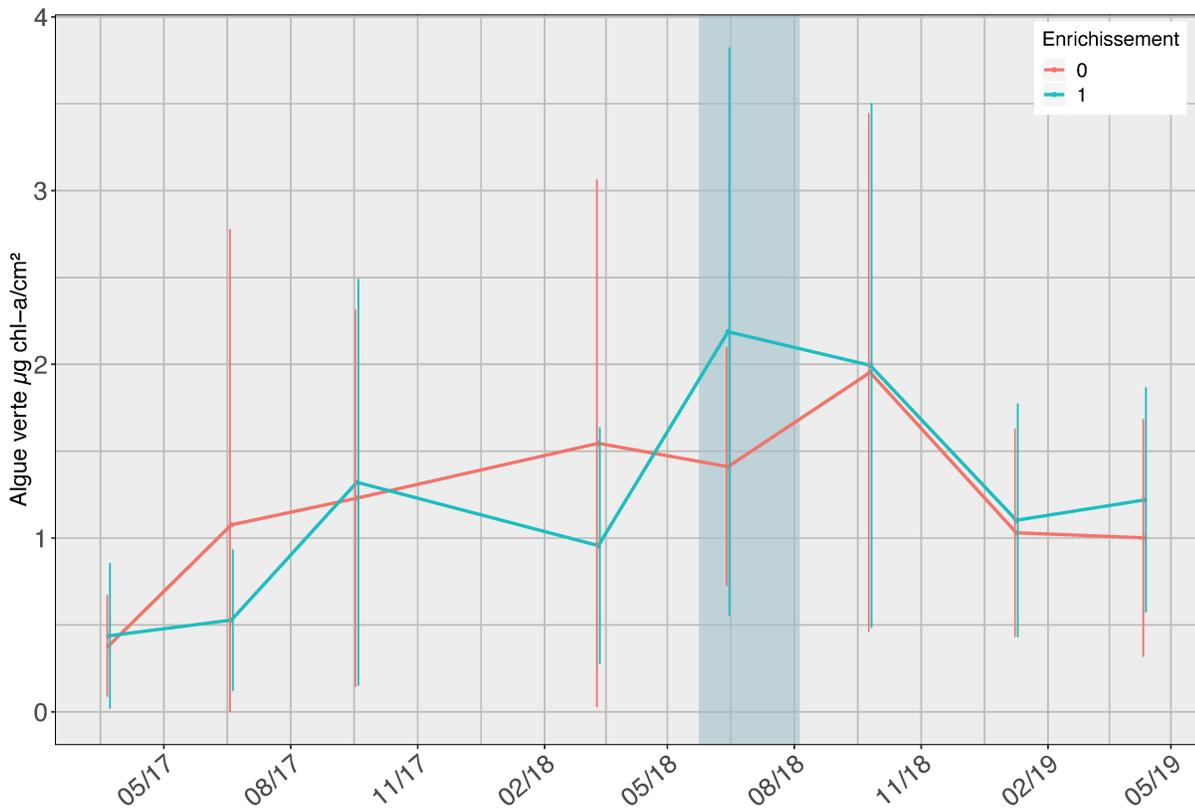
En septembre 2018, il y a une différence de biomasse significative entre les lacs enrichis et non enrichis ( $p= 0,0480$ ) et en fonction de la hauteur de prélèvement ( $p= 0,0002$ ).

En moyenne, la biomasse de biofilm a une densité de  $0,00529 \pm 0,00198$  g/cm<sup>2</sup> (mean  $\pm$  sd) sur la partie haute dans les lacs non enrichis et de  $0,00814 \pm 0,00632$  g/cm<sup>2</sup> dans les lacs enrichis. Pour la partie basse du biofilm, la biomasse a une densité de  $0,00370 \pm 0,00132$  g/cm<sup>2</sup> dans les lacs non enrichis et de  $0,00445 \pm 0,00205$  g/cm<sup>2</sup> dans les lacs enrichis. La partie haute est considérée représentative de 0 à 1m de profondeur et la partie basse de 1m à environ 2,8m de profondeur. Cela représente pour la partie haute 147m<sup>2</sup> de liner et pour la partie basse 152m<sup>2</sup> de liner. Si l'on extrapole la biomasse moyenne par unité de surface à la totalité de surface de liner dans les lacs, nous avons donc pour la partie haute des lacs non enrichis 7775 g et 11961 g pour les lacs enrichis.

Pour la partie basse la biomasse moyenne est de 5618 g pour les lacs non enrichis et de 6769 g pour les lacs enrichis. A l'échelle d'un lac la biomasse moyenne du biofilm est donc de 13 393 g dans les lacs non enrichis et de 18 730 g dans les lacs enrichis.

#### **3.3.2 Algues vertes**

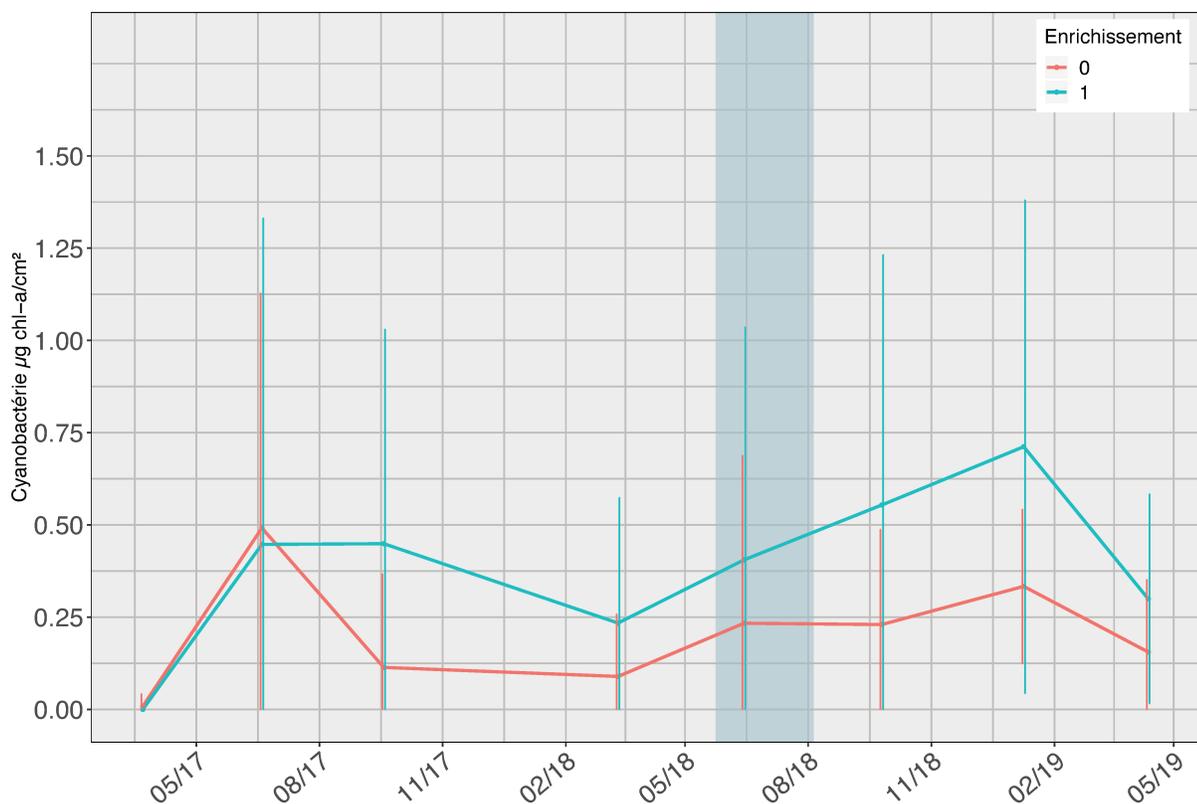
Sur la période allant de mars 2017 à avril 2019, l'enrichissement n'a pas induit de changement significatif d'abondance des algues vertes dans le biofilm ( $p= 0,7305$ ). On notera tout de même entre mars 2018 et juin 2017, une augmentation de  $0,96 \pm 0,68$  à  $2,18 \pm 1,63$  µg chl-a/cm<sup>2</sup> (mean  $\pm$  sd) pour les lacs enrichis alors que sur la même période les lacs non enrichis voient leurs taux diminuer de  $1,54 \pm 1,51$  à  $1,41 \pm 0,68$  µg chl-a/cm<sup>2</sup> (mean  $\pm$  sd). Cette augmentation correspond à la période d'enrichissement de l'année 2018 (zone bleue sur la Figure 11). On notera que les variations globales de teneur en algue verte sont relativement faible excepté une légère augmentation au moment de l'été 2018, les écarts types des lacs enrichis et non enrichis montre que la variation est assez forte mais il faut tenir compte du fait que les mesures sont réalisées à deux hauteurs et deux expositions différentes.



**Figure 11** Taux moyen d'algues vertes ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) dans le biofilm en fonction de l'enrichissement. La bande bleu clair correspond à la période d'enrichissement en azote et en phosphore. Les données représentées sont la moyenne  $\pm$  écart type.

### 3.3.3 Cyanobactéries

L'enrichissement a eu un effet significativement positif ( $p= 0,0042$ ) sur le taux moyen de cyanobactéries dans le biofilm. Sur la Figure 12, nous pouvons observer que les deux premiers prélèvements (suivant la mise en place du dispositif) ont des concentrations en cyanobactéries très similaires. Sur la Figure 12, nous pouvons également observer une augmentation progressive du taux de cyanobactérie des lacs enrichis par rapport aux lacs non enrichis à partir de septembre 2017. Aux mois de juin et septembre 2018 et janvier 2019 le taux de cyanobactéries est plus élevés dans les lacs enrichis ( $p= 0,0042$ ).



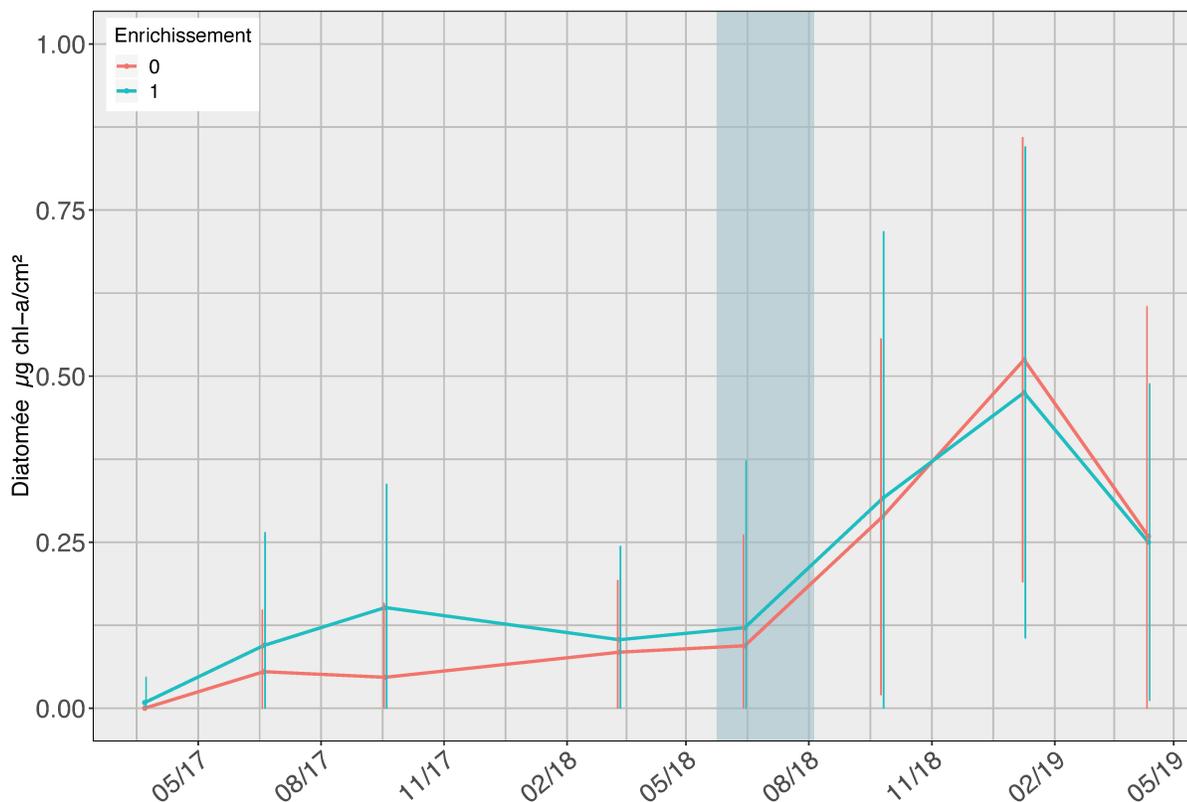
**Figure 12** Taux moyen de cyanobactéries ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) dans le biofilm en fonction de l'enrichissement. La bande bleu clair correspond à la période d'enrichissement en azote et en phosphore. Les données représentent la moyenne  $\pm$  écart type.

Si l'on considère uniquement les prélèvements de la zone Top-South (zone haute exposée Sud) sur la période allant de mars 2017 à avril 2019, l'enrichissement a aussi un effet significativement positif ( $p= 0,0013$ ) sur la concentration en cyanobactéries du biofilm. Pour la même période, dans les prélèvements de biofilm de la zone Top-North l'enrichissement a aussi un effet positif ( $p= 0,0196$ ) sur le taux de cyanobactéries. Le taux de cyanobactéries n'est en revanche pas significativement modifié par l'enrichissement en zone Deep-South et Deep-North. Il est donc important de noter que l'enrichissement a un effet positif sur le taux de cyanobactéries du biofilm uniquement en zone peu profonde.

### 3.3.4 Diatomées

En intégrant les données des 4 zones de prélèvement entre mars 2017 à avril 2019 dans la même analyse, j'observe que le nombre de données nulles du taux de diatomées dans le biofilm est significativement plus élevé dans les prélèvements en conditions non enrichies ( $p= 0,0105$ ).

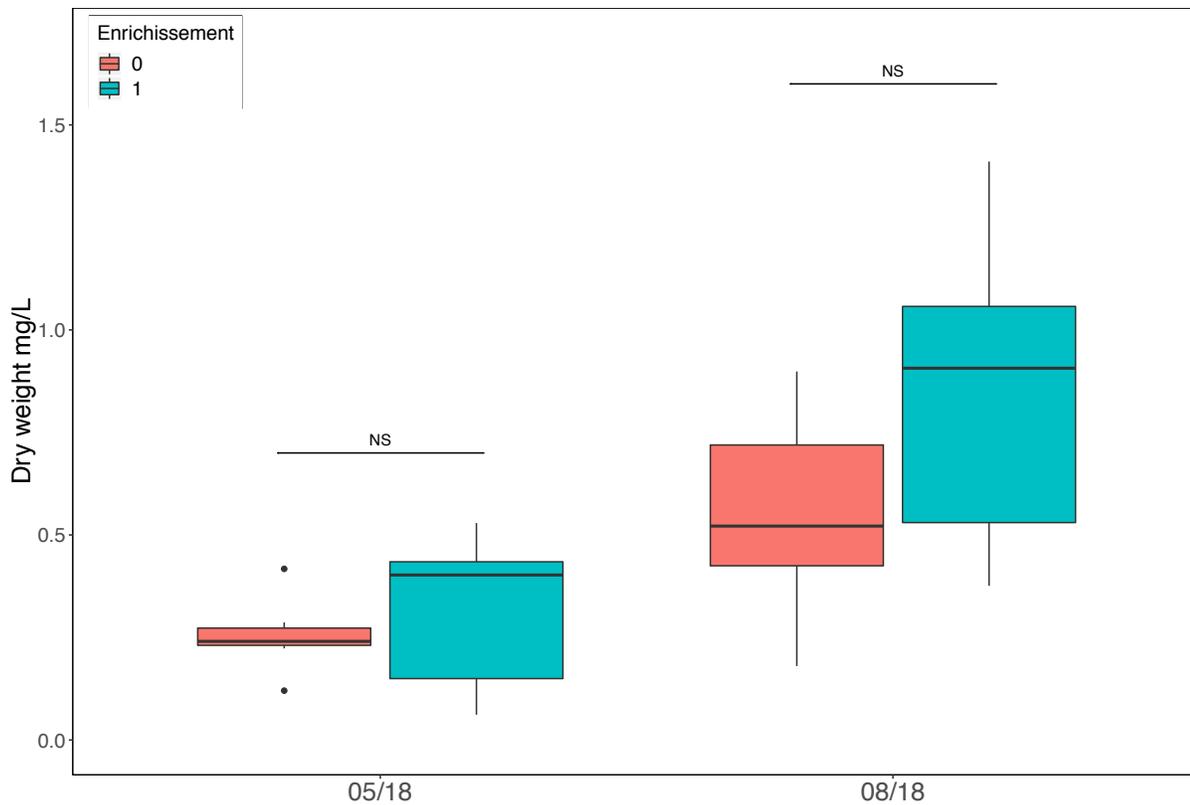
En revanche, les valeurs non nulles du taux de diatomées dans le biofilm ne montrent pas de différence due à la condition d'enrichissement ( $p= 0,605$ ). L'ajout de nutriments à l'été 2018 n'a pas modifié la tendance du taux de diatomées dans le biofilm entre les lacs enrichis et non enrichis (Figure 13).



**Figure 13** Taux moyen de diatomées ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) dans le biofilm en fonction de l'enrichissement. La bande bleu clair correspond à la période d'enrichissement en azote et en phosphore. Les données représentent la moyenne  $\pm$  écart type.

### 3.4 Zooplancton

Mes résultats montrent que la biomasse de zooplancton n'est pas significativement différente en mai 2018 entre les lacs enrichis et non enrichis (apports de nutriments réalisés en 2015 et 2016) (Figure 14). L'enrichissement en azote et phosphore réalisé pendant l'été 2018 n'induit pas de différence significative dans la biomasse de zooplancton prélevée en août 2018 ( $p = 0,0982$ ).



**Figure 14** Distribution des valeurs de poids sec de zooplancton en fonction de l'enrichissement en mai 2018 (05/2018) et août 2018 (08/18). "NS" : non significatif ( $p > 0,05$ ).

### 3.5 Algues filamenteuses

Les trois relevés réalisés en 2017 par photo aérienne montrent que l'enrichissement n'induit pas de différence dans le taux de couverture moyen d'algues filamenteuses ( $p = 0,6553$  ; Figure 15). Le taux de couverture n'est pas différent en mai et en juin (en moyenne 14,95%) mais est plus faible en juillet (5,75%) indépendamment de la condition d'enrichissement ( $p = 0,0008$ ). Cela reflète la dynamique saisonnière de ces algues qui apparaissent au printemps vers le mois d'avril et régressent au cours de l'été notamment au mois d'août et septembre.



**Figure 15** Taux de couverture d'algues filamenteuses relevé par photo de drone en 2017. Les données représentées sont la moyenne  $\pm$  écart type.

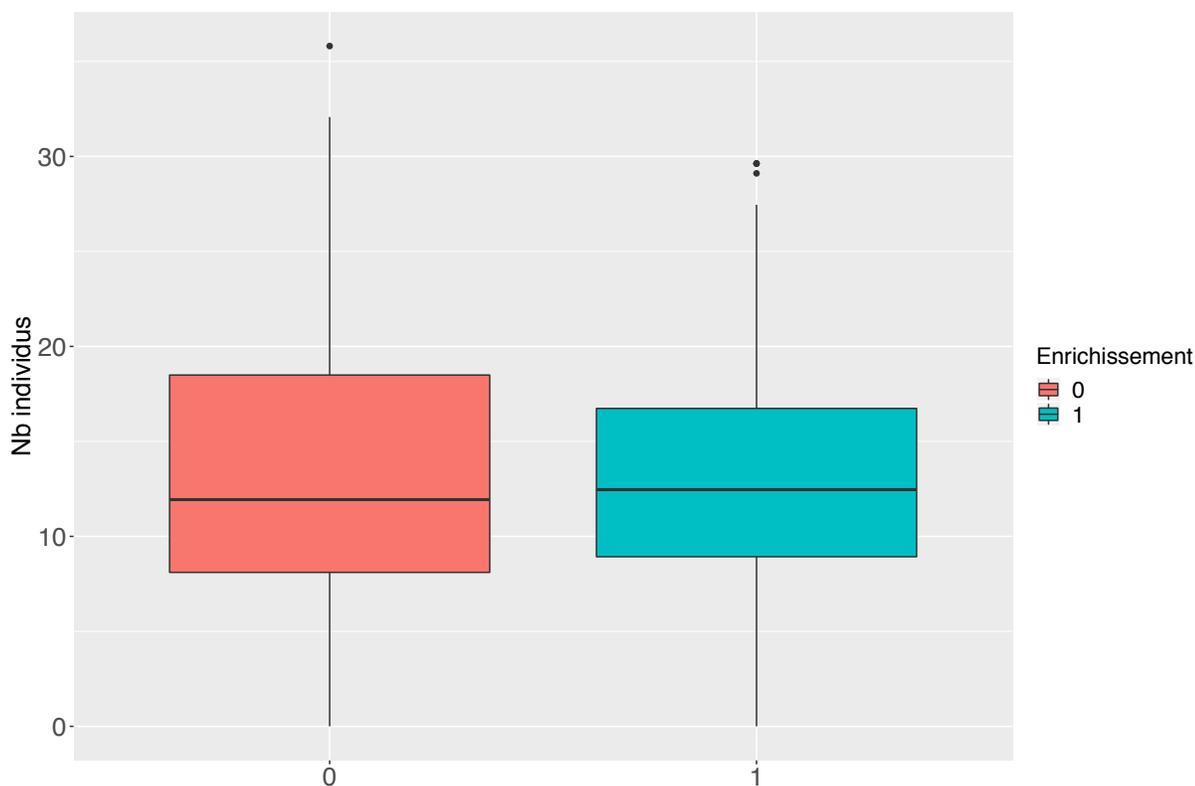
En 2018, une campagne de prises de photos plus longue et plus dense a permis d'affiner la caractérisation du taux de couverture des algues filamenteuses en fonction de l'enrichissement (Figure 16). Sur la période allant du 18 avril au 25 septembre, l'enrichissement n'a pas d'effet sur le taux d'algues filamenteuses ( $p= 0,342$ ). L'examen des données obtenues dans les 3 mois consécutifs à l'enrichissement (photos du 4 juin, 4 juillet, 25 juillet et du 8 août) n'indique pas d'effet de l'ajout des nutriments, il n'y a pas différence significative de la couverture d'algues entre les lacs enrichis et non enrichis ( $p= 0,137$ ). On notera tout de même une taille d'effet (Cohen's d) entre les lacs enrichis et non enrichis sur l'ensemble de la période de 0,45 et une taille d'effet de 0,71 pour la période du 4 juin au 8 août.



**Figure 16** Taux de couverture d'algues filamenteuses relevé par photo de drone en 2018. Les données représentées sont la moyenne  $\pm$  écart type. La zone de surbrillance bleue correspond à la période d'enrichissement de phosphore et d'azote.

### 3.6 Macrophytes littoraux

Le comptage du nombre d'individus du genre *Typha* par quadrat n'a pas montré de différence significative en lien avec l'enrichissement en nutriments ( $p= 0,636$ ). Le nombre de tiges est assez variable,  $13,1 \pm 7,0$  tiges/m<sup>2</sup> (moyenne  $\pm$  écart type), mais cette variabilité n'est pas influencée par l'effet de l'enrichissement (Figure 17). La hauteur maximum des tiges de *Typha* spp. n'est pas non plus influencée par l'enrichissement ( $p= 0,902$ ).



**Figure 17 Nombre de tiges de *Typha* spp. par mètre carré**

Pour le genre *Juncus*, l'enrichissement n'a pas non plus d'effet significatif sur l'abondance des tiges au sein des placettes ( $p= 0,1513$ ). Le score de densité de *Juncus* utilisé ayant été donné par deux expérimentateurs, je n'ai pas mis en évidence de différence dans l'attribution des notes ( $p= 0,2792$ ).

Dans les lacs enrichis la biomasse totale estimée de *Typha* spp. et de *Juncus* spp. est supérieure par rapport aux lacs non enrichis (Tableau 3). La taille d'effet due à l'enrichissement (Cohen's d) pour le *Typha* spp. est de 0,96 et de 0,78 pour *Juncus* spp. L'ajout de nutriments a donc favorisé le développement d'une biomasse plus importante par unité de surface dans les zones littorales même si les comptages de densité et de hauteur maximum n'ont pas montré de différences.

**Tableau 3 Biomasses totales de *Typha* spp et *Juncus* spp en fonction de l'enrichissement. Les p-values sont issues d'un modèle linéaire comparant les biomasses pour une espèce donnée en fonction de l'enrichissement.**

Espece	Lac Enrichis	Biomasse moy (kg)	Ecart type	P value
Typha	Oui	379,3	155,3	0,00484
Typha	Non	252,0	62,4	
Jonc	Oui	39,5	25,9	0,0237
Jonc	Non	22,7	11,2	

## 3.7 Poissons

### 3.7.1 Recapture 2017

Le taux de capture estimé des 3 passages de filet ( $0,780 \pm 0,039$  pour les gardons et  $0,752 \pm 0,049$  pour les perches) apparait satisfaisant avec, dans une majorité de cas, une forte diminution du nombre d'individus capturés entre le premier et le deuxième passage (Figure 18). Généralement, un nombre d'individus très faible (<10 individus) était capturé lors du troisième passage.

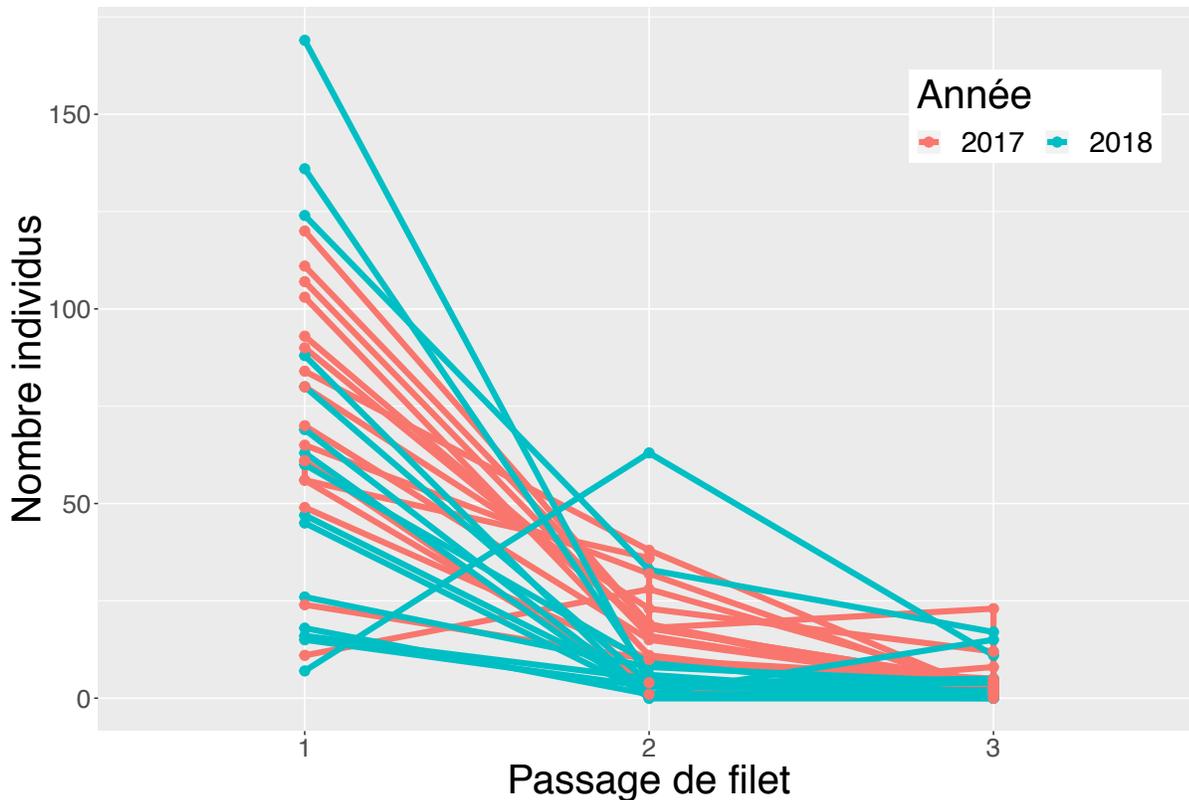


Figure 18 Représentation graphique du nombre de poissons capturés par passage de filet. Chaque ligne correspond à un lac avec en rouge la session de capture d'octobre 2017 et en bleu celle d'octobre 2018.

Lors de la campagne de recapture d'octobre 2017, **aucun des 16 brochets introduits n'a été recapturés**. Nous avons considéré qu'ils ne s'étaient pas maintenus et qu'ils étaient morts.

Lors de cette même campagne de recapture, très peu de juvéniles de gardons ont été capturés, contrairement aux juvéniles de perches, probablement en raison d'une reproduction tardive conduisant à des individus plus petits que la maille du filet de 10mm au moment de la campagne. Nous avons constaté un nombre important de rejet de TAG par les perches adultes (>30 grammes). Le détail du nombre de poissons capturés est présenté dans le Tableau 4. Aucune épinochette n'a été capturée à l'automne 2017, la taille de la maille du filet (10mm) ne permettait pas de capturer cette espèce dont la taille à l'âge adulte avoisine les 6,5 cm.

**Tableau 4 Détail du résultat des CPUE (capture par unité d'effort) de la session d'octobre 2017. Gardon 0+ correspond aux individus nés dans l'année (taille <4cm) Gardon 1+ correspond aux gardons à une taille supérieures à ceux nés dans l'années (soit ceux qui ont été introduits en Décembre 2016).**

Lac	Enrichissement	Gardon 0+	Gardon 1+	Perche < 30g	Perche > 30g	Goujon	Able	Total Gardon	Total Perche	Total Poisson
1	1	0	88	6	11	15	0	88	17	120
2	0	1	104	3	13	2	0	105	16	123
3	1	1	100	1	13	0	0	101	14	115
4	0	0	98	19	13	0	0	98	32	130
5	0	0	93	1	18	0	0	93	19	112
6	1	0	96	1	18	0	0	96	19	115
7	0	1	80	10	22	0	2	81	32	115
8	1	1	98	13	7	6	0	99	20	125
9	1	0	43	11	10	0	0	43	21	64
10	0	1	52	26	14	5	0	53	40	98
11	1	0	24	4	8	0	0	24	12	36
12	0	0	65	47	12	17	0	65	59	141
13	0	0	26	8	7	0	1	26	15	42
14	1	0	57	0	7	0	0	57	7	64
15	0	0	45	13	12	0	0	45	25	70
16	1	0	78	0	10	0	0	78	10	88
Total		5	1147	163	195	45	3	1152	358	1558
Moyenne		0.3	71.7	10.2	12.2	2.8	0.2	72.0	22.4	97.4
Ecart type		0.5	27.3	12.3	4.3	5.5	0.5	27.5	13.1	32.6

Les CPUE (capture par unité d'effort) **sont plus élevées dans les lacs non enrichis** ( $p=0,00847$ ). On retrouve en moyenne 103,9 individus dans les lacs non enrichis et 90,9 dans les lacs enrichis. Plus précisément, si le nombre de gardons n'est pas différent en fonction de l'enrichissement ( $p=0,556$ ), le nombre de perche est significativement plus important ( $p=9,58e-10$ ) dans les lacs non enrichis (29,75) que dans les lacs enrichis (15). Cette différence significative due à l'enrichissement est influencée par le nombre de perches juvéniles (<30g) ( $p=2,44e-11$ ) alors qu'il n'y a pas de différence pour les perches adultes (>30g) ( $p=0,0539$ ). On retrouve en effet en moyenne 15,9 perches juvéniles dans les lacs non enrichis et 4,5 dans les lacs non enrichis.

Les petites perches ont donc étaient favorablement maintenues dans les lacs non enrichis mais on ne retrouve pas de différences pour les poissons adultes.

### 3.7.2 Recapture 2018

**Tableau 5 Nombre d'individus capturés en 2018 en fonction de l'enrichissement et p-value associée à l'effet de ce traitement.**

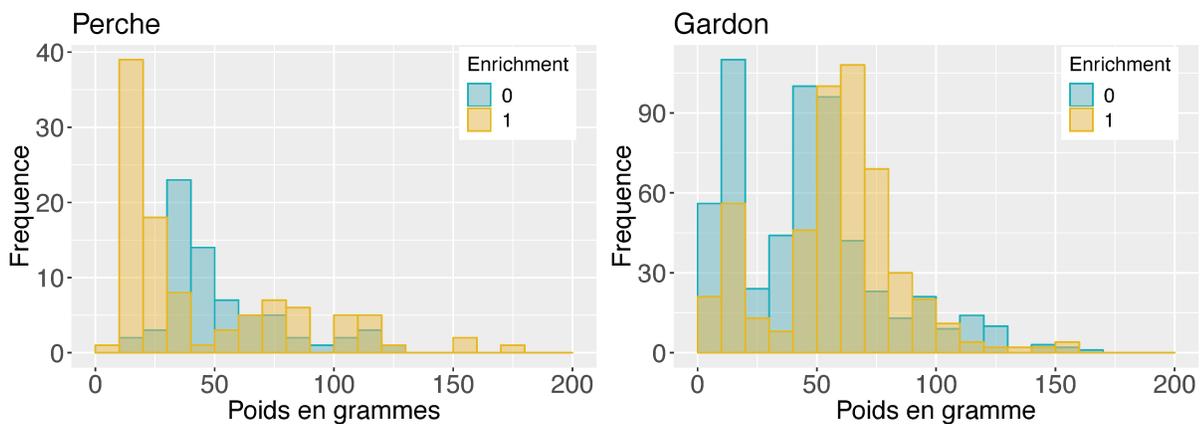
	Condition	Année	Nb individus moy	Ecart type	P value
Enrichissement	0	2018	79,9	54,2	0,307
Enrichissement	1	2018	75,4	44,1	

En octobre 2018, aucun goujon ni able n'a été capturé. L'abondance totale de poissons par lac n'est pas modifiée par l'enrichissement ( $p= 0,307$ ) avec  $77,6 \pm 47,7$  individus par lac (moyenne  $\pm$  écart type). Le Tableau 5 détaille l'effectif moyen capturé d'individus par lac et par traitement.

Concernant les perches, le nombre d'individus d'une masse supérieure à 30 grammes tend à diminuer par rapport à la recapture de 2017 et à être à un niveau plutôt faible (7,3 individus en moyenne contre 12,2 en 2017). Le nombre de perches de masse inférieure à 30g est supérieur dans les lacs enrichis ( $p=2,80e-07$ ), on retrouve  $0,5 \pm 0,8$  perche  $<30g$  dans les lacs non enrichis et alors qu'on en retrouve  $7,1, \pm 9,5$  dans les lacs enrichis.

Au contraire, le nombre de gardons inférieurs à 30g est moins important pour les ( $p=2,81e-09$ ) dans les lacs enrichis, on en retrouve  $23,5 \pm 35,2$  dans les lacs non enrichis et  $10,9 \pm 27,6$  dans les lacs enrichis.

Cela indique un recrutement accru de perches et réduit de gardons pour l'année 2018 (Figure 19). Le nombre de perches et de gardons d'un poids supérieur à 30 g n'est quant à lui pas modifié par l'enrichissement (respectivement  $p=0,139$  et  $p=0,302$ ).



**Figure 19** Histogrammes superposés du nombre d'individus par classe de poids de 10g en fonction de l'enrichissement.

En 2018, l'enrichissement semble favoriser une structuration différente des classes de poids pour les gardons et les perches (Tableau 6).

**Tableau 6** Abondance par classe de poids pour les perches et les gardons en fonction du facteur d'enrichissement (P-N- : Lacs non enrichis ; P+N+ : Lacs enrichis)

Classe de poids (g)	Perche		Gardon	
	P-N-	P+N+	P-N-	P+N+
0-10	0	1	56	21
10-20	2	39	110	56
20-30	3	18	24	13
30-40	23	8	44	8
40-60	21	4	196	146
60-100	13	18	99	227
100-150	6	11	36	21
150-200	0	3	3	4
200-350	2	5	0	0

Si on considère uniquement les individus de perches supérieurs à 100g, l'enrichissement a un effet positif sur le nombre d'individus ( $p= 0,0401$ ). On retrouve dans les lacs non enrichis en moyenne  $1,00 \pm 1,07$  perche de plus de 100g alors qu'on trouve  $2,38 \pm 2,72$  individus par lac en conditions enrichies (moyenne  $\pm$  écart type).

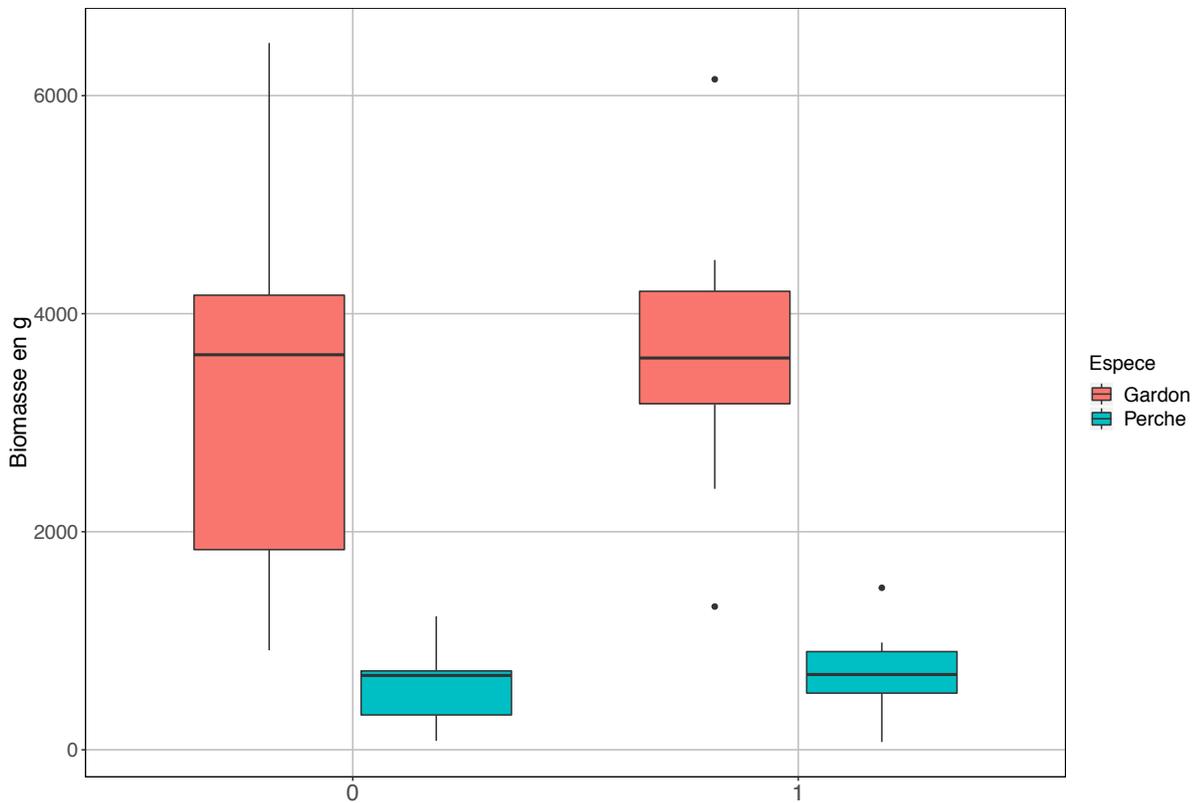
### 3.7.3 Biomasse

La biomasse des poissons introduits en Décembre 2016 dans lacs enrichis et non enrichis n'est pas significativement différente ni pour les perches, ni pour les gardons (avec respectivement  $p= 0,748$  et  $p=0,766$ ). Dans les lacs non enrichis, la biomasse introduite de gardons équivaut à  $2820 \pm 170$  g (moyenne  $\pm$  écart type). Dans les lacs enrichis, elle est de  $2840 \pm 90$  g. La biomasse de perches introduite dans les lacs enrichis s'élève à  $469 \pm 12$  g et à  $469 \pm 22$  g dans les lacs non enrichis.

En octobre 2017, la biomasse des CPUE de gardon dans les lacs non enrichis est de  $3690 \pm 1475$  g et de  $4121 \pm 1553$  g dans les lacs enrichis. L'enrichissement n'induit pas d'effet significatif sur ces biomasses ( $p= 0,578$ ). Pour les perches, la biomasse des CPUE était de  $1139 \pm 469$  g dans les lacs non enrichis et de  $844 \pm 293$  g dans les lacs enrichis. Ces biomasses ne sont pas non plus significativement différentes sous l'influences de l'enrichissement ( $p=0,178$ ).

En octobre 2018, presque deux ans après la première introduction, il n'y a pas de différences de biomasses sur les CPUE entre les lacs enrichis et non enrichis (Figure 20). Pour la biomasse de gardon en 2018, l'enrichissement n'entraîne pas d'effet significatif ( $p=0,696$ ), la biomasse pour les lacs non enrichis est de  $3297 \pm 1843$  g et de  $3635 \pm 1429$  g pour les lacs enrichis. La biomasse en perches n'est pas non plus influencée par l'enrichissement ( $p=0,497$ ), elle est de  $582 \pm 378$  g pour les lacs non enrichis et de  $727 \pm 413$  g pour les lacs enrichis.

En revanche la biomasse des perches inférieures à 30g est plus importantes dans les lacs enrichis ( $p= 0,0313$ ). Nous retrouvons en effet,  $9,3 \pm 19,1$  g de biomasse de CPUE de perches dans les lacs non enrichis alors que nous retrouvons  $145,3 \pm 170,8$  g dans les lacs enrichis. La biomasse des individus supérieurs à 30g n'est quant à elle pas modifiée par l'enrichissement ( $p= 0,86384$ ). La biomasse des individus de gardons inférieurs à 30g et de ceux supérieurs à 30g n'est pas modifiée par l'enrichissement (avec respectivement  $p= 0,6787$  et  $p= 0,479$ ).



**Figure 20** Biomasse des gardons (orange) et perches (bleu) en fonction de l'enrichissement.

J'ai cherché à mettre en évidence un effet de l'enrichissement sur l'accroissement en poids grâce au marquage individuel et aux données phénotypiques relevées lors de l'introduction et de la recapture. Si l'on considère la différence de masse individuelle des gardons entre l'introduction en décembre 2016 et la recapture en octobre 2018, il n'y a pas de différence significative ( $p=0,504$ ). Un trop grand nombre de perches allant rejetées leur Tag RFID, je n'ai pas pu comparer les biomasses d'origines à celles de 2018.

## 4. Discussion

### 4.1 Réponse du compartiment pélagique à l'enrichissement

L'ajout de nutriments (azote et phosphore sous forme de  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  et  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ) dans les lacs semble n'avoir eu que peu d'effet sur leurs concentrations pélagique. En effet, aucune des concentrations des nutriments dosés ( $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ;  $\text{NO}_2^-$  et  $\text{NH}_4^+$ ) n'est significativement influencée par l'ajout de nutriments sur la période allant de janvier 2016 à décembre 2018. L'ajout de phosphore en 2016 (l'azote n'a été ajouté qu'en 2018) semble avoir entraîné une légère hausse de la concentration de  $\text{PO}_4^{3-}$  lors des mois qui ont suivis. L'ajout combiné de phosphore et d'azote en 2018 n'a entraîné aucun changement dans les concentrations des nutriments dosés. Il semble donc que l'écosystème ait la capacité d'absorber rapidement les nutriments apportés surtout quand l'azote et le phosphore sont apportés en même temps. Cela pourrait être dû à une limitation en azote lorsque l'on apporte uniquement du phosphore (Harpole et al. 2011).

Par ailleurs, plusieurs compartiments biologiques sont connus pour capter les nutriments dissous, notamment la production primaire pélagique (Hulot et al. 2014). Cependant, mes résultats ne montrent pas d'augmentation globale, ni du taux d'algues vertes, ni de cyanobactéries ou de diatomées. Il faut toutefois noter des augmentations ponctuelles de ces concentrations au moment des ajouts de nutriments ou des quelques mois suivants. Ces augmentations sont toujours de courte durée et les concentrations retrouvent rapidement des taux similaires à celles des lacs non enrichis. Cela peut indiquer soit que la concurrence par les autres producteurs primaires est forte sur les ressources soit que les consommateurs (zooplancton) régulent rapidement les producteurs primaires (phytoplancton).

Le nombre d'algues filamenteuses, apparues en bloom aux printemps 2017 et 2018, a été quantifié par image aérienne mais l'enrichissement n'a pas significativement impacté leur taux d'occupation.

Les résultats obtenus sur les biomasses de zooplancton après l'épisode d'enrichissement en azote et en phosphore de l'été 2018 ne tendent pas à confirmer que les producteurs primaires sont régulés par ce niveau trophique. En effet, nous n'avons pas observé de différence significative dans les biomasses de zooplancton entre les lacs enrichis et non enrichis. Cependant,

nous ne pouvons pas rejeter cette hypothèse car pendant la période printanière et estivale de fortes activités des consommateurs planctoniques peuvent à leur tour réduire la biomasse de zooplancton. Notamment, les jeunes gardons et les jeunes perches consomment de grandes quantités de zooplancton (Oksanen et al. 1981, Hansson et al. 2011). Les jeunes perches ont d'ailleurs été retrouvées en plus grand nombre et leur biomasse cumulée était plus importante en 2018 dans les lacs enrichis, elles peuvent avoir un fort impact sur l'abondance du zooplancton notamment sur les gros taxons qui sont les principaux régulateurs du phytoplancton (Chapitre 1 : Vincent et al. 2019 in press). L'enrichissement de 2018 semble donc avoir favorisé les jeunes perches par un effet bottom-up à travers la chaîne pélagique et en réduisant potentiellement la compétition entre les perches et les gardons (Bystrom et al. 1998). Ce résultat est en accord avec les modèles théoriques de prédation intraguilde paramétrés pour la perche et le gardon, et prédisant que l'enrichissement favorise le prédateur intraguilde, c'est à dire la perche (Mylius et al. 2001).

En revanche, l'enrichissement n'a pas modifié les biomasses totales capturées en 2018. L'enrichissement n'a pas eu non plus d'effet sur la biomasse des individus inférieurs à 30g pour les gardons ni sur les individus supérieurs à 30 g pour les gardons et pour les perches. Les abondances des individus supérieurs à 30g n'ont également pas été modifiées ni pour les gardons ni pour les perches.

L'ajout de nutriments n'a pas favorisé l'établissement d'un niveau trophique supplémentaire car les brochets, en tant que top prédateur généraliste, n'ont pas été retrouvés vivants ni en 2017 ni en 2018 et ceci quelque soit la condition d'enrichissement. Ce résultat suggère que l'enrichissement n'était pas suffisant. De fait, très peu de variables de l'écosystème ont réagi à l'enrichissement. Il est aussi possible que l'habitat des lacs artificiels ne soit pas optimal pour l'établissement du brochet. La végétation des zones littorales était censée apporter aux brochets un abris, un support de ponte et des caches pour la chasse en embuscade. Nous n'avions pas prévu que la végétation formerait un mur très dense et quasi impénétrable, privant ainsi le brochet de toute structure d'habitat.

L'hypothèse selon laquelle l'ajout de nutriments devrait favoriser la présence de niveaux trophiques supérieurs n'est pas validée. L'enrichissement a tout de même des effets sur les juvéniles de perches ce qui pourrait à terme avoir des effets sur l'équilibre gardon-perche sous l'influence de l'enrichissement. Les différents niveaux trophiques du compartiment pélagique

n'ont tout de même pas ou peu montré de différences dues à l'enrichissement. Le phytoplancton et le zooplancton notamment, n'ont pas été modifiés dans leurs concentrations ou leurs biomasses suite à l'ajout de nutriments.

## **4.2 Réponses des compartiments littoraux et benthiques à l'enrichissement**

La réponse des producteurs primaires non pélagiques à l'enrichissement en nutriments a été est plus marquée. Le biofilm des parois de lacs qui peut être rattaché à un compartiment benthique a eu une réponse positive à l'enrichissement. Sa biomasse est plus élevée dans les lacs enrichis. A l'échelle d'un lac entier, on observe en moyenne un delta de biomasse de 5,4 kg soit une biomasse 40 % plus élevées dans les lacs enrichis que dans les lacs non enrichis. J'ai également observé une augmentation de la concentration en cyanobactéries dans la zone près de la surface (mais pas au fond). Ce résultat est un effet classique de l'eutrophisation, qui favorise les cyanobactéries par leur forte affinité pour le phosphore et leur capacité de stockage de celui-ci, elles ont aussi la capacité de fixer le N<sub>2</sub> et elles exploitent très bien la lumière, cela explique pourquoi nous les retrouvons déjà en plus grande quantité avant l'été 2018 (uniquement du phosphore est ajouté et 2015 et 2016) et à la surface où la lumière est plus forte (Carey et al. 2012). Il est intéressant de constater que les effets de l'eutrophisation sont généralement observés sur le phytoplancton, alors qu'ici dans les lacs PLANAQUA l'effet est apparent au niveau des biofilms. Cela suggère que les biofilms pourraient avoir un rôle plus important que le phytoplancton dans le fonctionnement de ces lacs expérimentaux comme cela a pu être montré dans de précédentes études empiriques notamment via les capacités du biofilm à absorber le phosphore (Dodds 2003, Jöbgen et al. 2004).

Les zones littorales végétalisées ont quant à elles fait l'objet d'une quantification assez détaillée car elles sont en majorité constituées de *Typha* spp. et *Juncus* spp, des espèces bien connues dans leur rôles dans l'absorption de nutriments notamment de l'azote et du phosphore (Biesboer 1984, Corstanje et al. 2006, Borin and Salvato 2012). Les analyses de densité et de hauteur n'ont pas révélé de changements induits par l'enrichissement en nutriments. Cependant les prélèvements réalisés pour quantifier la biomasse relative au taux d'occupation de ces deux

genres au sein des zones littorales des lacs ont mis en évidence des changements importants. L'enrichissement en nutriments a favorisé une biomasse de macrophytes plus importante, pour le *Typha* nous avons un delta de biomasse de 127,3 kg soit une biomasse 50% plus élevée dans les lacs enrichis que dans les lacs non enrichis. Pour le genre *Juncus*, le delta de biomasse est de 16,8 kg soit une biomasse de 74% plus élevée dans les lacs enrichis que dans les lacs non enrichis.

Les producteurs primaires alternatifs aux producteurs pélagiques ont montré des réponses assez marquées à l'enrichissement contrairement au compartiment pélagique. Les différences de biomasses relevées pour le biofilm et les macrophytes littoraux montrent que sous l'influence de nutriments, ces compartiments biologiques peuvent développer une quantité de matière plus importante. Le stock potentiel de nutriments représenté par cette biomasse supplémentaire expliquerait potentiellement le fait que peu d'effets sont observés dans le compartiment pélagique. Une meilleure compréhension de la composition en nutriments des différents composants du réseau que représentent nos lacs via l'utilisation d'une approche stœchiométrique est donc nécessaire afin de mieux comprendre leurs rôles. La biomasse des macrophytes littoraux semble jouer un rôle important dans nos modèles d'écosystèmes. La compréhension de leurs rôles dans le cycle de la matière organique semble indispensable à l'appréciation du fonctionnement des lacs peu profonds.

C'est pourquoi dans le Chapitre 3, j'ai utilisé une approche stœchiométrique afin de mieux caractériser le rôle de stockage en nutriments que jouent les macrophytes et le biofilm dans nos modèles d'écosystèmes.

# Chapitre 3 : Effet bottom-up sur le fonctionnement de l'écosystème des lacs PLANAQUA

## 1. Introduction

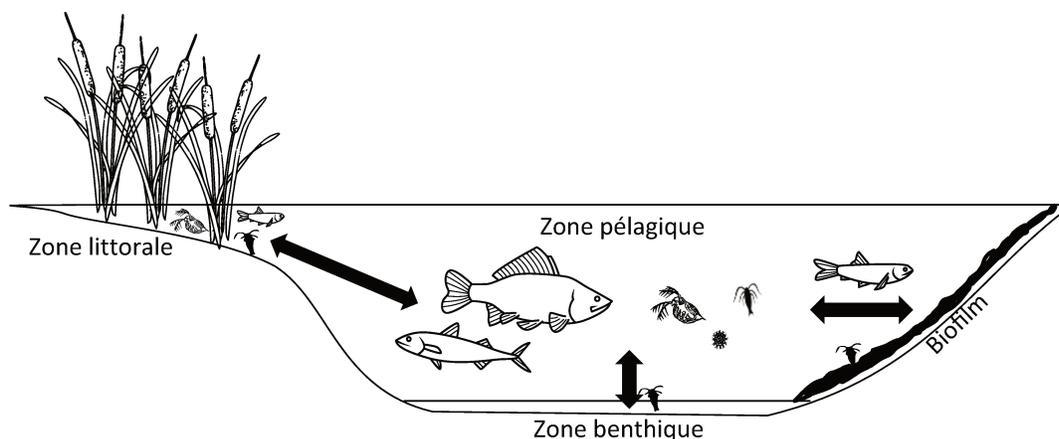
Les forçages de type bottom-up, qui débutent au niveau des nutriments à la base des chaînes trophiques, et top-down qui débutent au niveau des top-prédateurs au sommet des chaînes trophiques, sont connus pour modifier la structure des réseaux trophiques, notamment dans les milieux aquatiques (Carpenter et al. 1985, Rooney et al. 2006). Ces forçages de type bottom-up et top-down induisent des changements dans la dynamique des différents compartiments, notamment en terme de biomasse. La dominance de l'effet bottom-up ou top-down sur la régulation des différents niveaux trophiques a été longuement débattue (McQueen et al. 1989, Brett and Goldman 1997) bien qu'il soit de plus en plus admis que ce sont à la fois les ressources et les consommateurs qui régulent les différents niveaux trophiques (Wollrab et al. 2012, Hulot et al. 2014).

Ces forçages de type bottom-up et top-down induisent des changements dans la dynamique des différents compartiments, notamment en terme de biomasse. Par exemple, la quantité de nutriments disponible semble avoir une grande importance sur l'abondance du compartiment phytoplanctonique (Oglesby 1977, Carpenter and Kitchell 1984, Hulot et al. 2014). De plus, les perturbations de type bottom-up et top-down agissent également sur les flux de matières et les rapports stœchiométriques au sein des différents compartiments et entre compartiments et ce notamment au sein de écosystèmes aquatiques (Cross et al. 2007, Danger et al. 2008). Certains travaux prédisent que la stœchiométrie des producteurs primaires va s'adapter aux ratios des éléments disponibles (Sterner and Elser 2002) tandis que des travaux en lacs et mésocosmes ont montré que les changements en ratio et en charge d'azote et phosphore n'influencent que très peu la stœchiométrie du phytoplancton (Hall et al. 2005). D'autres travaux ont mis en évidence que des perturbations top-down (Gardons vs sans poisson) sont susceptibles

de modifier la biomasse et la composition stœchiométrique du périphyton (Danger et al. 2008). La réponse stœchiométrique des producteurs primaires à des perturbations top-down et bottom-up reste donc mal comprise.

Les apports allochtones (apports terrestres par lessivage ou érosion des sols notamment) et autochtones (par exemple par production de matière organique par les organismes du milieu) enrichissent le milieu et supportent la production de biomasse planctonique. Les apports autochtones de matière organique proviennent à la fois de l'action de la boucle microbienne mais également du recyclage de la matière organique par les consommateurs primaires et secondaires le long de la chaîne trophique (Vanni 2002, Quévieux et al. 2018), complexifiant la vision bottom-up des flux de matières de l'environnement vers les niveaux supérieurs de la chaîne trophique. En effet les consommateurs tels que le zooplancton, les macroinvertébrés benthiques ou les poissons émettent des fèces riches en azote et phosphore labile qui peuvent être une source directe d'azote et de phosphore pour les producteurs primaires. La dégradation des individus de la chaîne trophique lors de leur mort est également source d'une matière organique rapidement dégradable. Les poissons peuvent participer au transfert de nutriments en se nourrissant dans les zones littorales ou benthiques et en émettant des excréments en zones pélagique. Par exemple (Schindler et al. 1993) ont trouvé que les poissons et le zooplancton apportent respectivement 5% et 26% de la demande en phosphore du phytoplancton dans les lacs dominés par les piscivores qui comprennent également des petits poissons se nourrissant plutôt en zone littorale et de zooplancton. Dans les lacs dominés par ces petits poissons, les excréments des poissons fournissent alors 36% de la demande en phosphore du phytoplancton et 4% de la demande vient des excréments du zooplancton (Schindler et al. 1993).

Le couplage des habitats des zones littorales, benthiques et pélagiques dans les petits lacs peu profonds est trop souvent ignoré (Figure 21), l'étude des lacs étant souvent orientée uniquement vers le compartiment pélagique et ne tenant pas assez compte des interactions avec les autres compartiments (Schindler and Scheuerell 2002, Vadeboncoeur et al. 2002). La majorité des lacs du monde sont petits et peu profonds de moins d'un km<sup>2</sup> et de moins de 10m de profondeur (Downing et al. 2006). Leurs ratios périmètre/aire et aire/volume sont relativement élevés, ce qui donne un fort potentiel pour le couplage d'habitats dans ces milieux (Wetzel 1990).



**Figure 21 Schéma d'un lac en tant qu'un système intégré de plusieurs habitats couplés. Les flèches représentent les flux majeurs possibles de nutriments entre ces différents compartiments**

L'effet des perturbations bottom-up et top-down sur le couplage d'habitat nécessite de plus amples études empiriques afin d'en apprécier l'ampleur. Cependant certains travaux apportent déjà des éléments sur les top-prédateurs en tant que coupleur d'habitat (Dolson et al. 2009). De même, des études ont décrit l'effet bottom-up des macrophytes immergés et émergés qui se développent dans les zones littorales en apportant une forte biomasse de détritiques organiques et ont un effet refuge pour le zooplancton et les macroinvertébrés (Christensen et al. 1996, Schindler and Scheuerell 2002). Le couplage entre les zones benthiques et pélagiques a fait l'objet d'études incluant l'effet de l'enrichissement en nutriments. Ces études ont mis en évidence une baisse de la production primaire de la zone benthique ainsi qu'une augmentation dans la zone pélagique alors que l'inverse se produit en conditions standards (Vadeboncoeur et al. 2001). La force de ces effets est encore mal quantifiée et peu d'études de couplage complet des habitats de l'écosystème lacustre intègrent l'effet des perturbations bottom-up et top-down.

Des effets en cascade peuvent être responsables de la variation de la charge phytoplanctonique par la réduction de l'abondance et de l'efficacité des consommateurs zooplanctoniques notamment via la prédation des poissons. Les variations des producteurs primaires sont donc dues à la fois à des effets bottom-up comme l'apport de nutriments mais également à des effets top-down via la réduction des consommateurs herbivores. De plus, les consommateurs génèrent un recyclage de la matière organique via les décomposeurs qui rendent

les nutriments à nouveau disponibles pour les producteurs primaires (Rosemond et al. 1993, Worm et al. 2002, Attayde and Ripa 2008). Ainsi, les consommateurs peuvent avoir des effets complexes, couplant des perturbations top-down et bottom-up (Vanni 2002, Quévieux et al. 2018).

Les variations du phytoplancton et des autres producteurs primaires ont une importance forte sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Ils peuvent en effet induire de fortes variations dans le taux d'oxygène dissous allant jusqu'à l'hypoxie et ainsi altérer fortement certains compartiments écosystémiques, tels que les communautés de décomposeurs, et directement menacer la survie des poissons dans certains cas (Ekau et al. 2010). En effet, au printemps l'augmentation des nutriments disponibles est souvent corrélée avec des augmentations rapides de concentration en phytoplancton conduisant parfois à des efflorescences algales ou « blooms ». Ces blooms induisent ensuite des consommations en oxygène importantes lors de leur dégradation principalement dans les couches d'eau les plus profondes (Moore et al. 2004, Mallin et al. 2006).

Dans les écosystèmes aquatiques, l'ajout de nutriments n'est pas forcément corrélé à l'augmentation de la charge en phytoplancton, car la compétition pour les nutriments avec le periphyton (biofilm) et les macrophytes limite le développement du phytoplancton (Scheffer et al. 1993, Jones et al. 2002).

Les macrophytes littoraux peuvent présenter une forte affinité pour les nutriments. Des plantes comme le *Typha latifolia* ou encore les joncs (*Juncus spp.*) ont un fort pouvoir de réduction du taux de nutriments aquatiques (Salvato and Borin 2010, García-Lledó et al. 2011, Hoffmann et al. 2012). Il a par exemple été mis en évidence que sur une saison de végétation le *Typha latifolia* peut absorber 213 g/m<sup>2</sup> d'azote et être associé à une perte gazeuse d'azote de 51 g/m<sup>2</sup> (Borin and Salvato 2012). Dans des milieux plus riches en nutriments, ces mêmes plantes pourraient stocker des quantités plus importantes d'azote et de phosphore (Feijoo et al. 1996, Greenway 1997) et représenter une forte concurrence pour le phytoplancton et le periphyton surtout pendant les phases de colonisation du milieu. Car une fois installées, les plantes à rhizomes (ex : *Typha latifolia*) ont la capacité de stocker des nutriments et sont donc moins sensibles à la compétition pour l'azote lors de périodes où la compétition pour les nutriments est forte (Martín and Fernández 1992).

Dans les lacs peu profonds, le biofilm (periphyton) représente un compartiment de producteurs primaires souvent sous-estimé, il peut jouer un rôle fonctionnel important sur la compétition pour les ressources et également sur le recyclage de la matière organique (Vadeboncoeur and Steinman 2002). Le biofilm peut, comme les macrophytes, voir sa composition stœchiométrique modifiée par des ajouts de nutriments (Hillebrand and Kahlert 2001) ou des modifications du réseaux trophiques (Danger et al. 2008). Dans les milieux plus riches, le biofilm pourrait donc contenir des teneurs plus importantes d'azote et de phosphore, ce qui pourrait aboutir à une concurrence plus forte pour les autres producteurs primaires, notamment pour le phytoplancton. Le biofilm pourrait donc avoir une dégradation et un recyclage de sa matière organique plus rapide, ce qui rendrait alors ses éléments à nouveau disponibles par minéralisation.

Les plantes aillant une litière plus riche se dégradent plus rapidement (Melillo et al. 1982) et un milieu plus riche en nutriments favorise d'autant plus la vitesse de dégradation notamment pour le *Typha latifolia* (Corstanje et al. 2006). Ces éléments laissent supposer que dans les milieux enrichis, les macrophytes et les autres producteurs primaires peuvent avoir des tissus plus riches en azote qui se dégradent alors plus vite rendant les nutriments de nouveau disponibles pour les producteurs primaires. Le recyclage de la matière organique serait donc accéléré dans les milieux plus riches en nutriments. Ces milieux sont toutefois plus susceptibles d'engendrer des phases anoxiques dans le bas de la colonne d'eau ce qui peut changer la vitesse de dégradation de la matière organique (Bastviken and Tranvik 2004). L'effet des nutriments sur la vitesse de dégradation dans les milieux aquatiques est un phénomène encore peu étudié. Il convient donc de mieux comprendre quel est le rôle fonctionnel des producteurs primaires et notamment de la compétition sur les ressources induite par les macrophytes littoraux sur les autres producteurs primaires aquatiques. De plus, l'effet de la richesse du milieu en nutriments sur la vitesse de dégradation est encore mal compris.

La disponibilité en nutriments peut induire plusieurs effets sur la relation entre le phytoplancton et les bactéries. Des conditions limitantes en phosphore peuvent induire une compétition entre les algues et les bactéries sur les nutriments. Des conditions limitantes en azote favorisent plutôt un commensalisme tandis que des conditions non limitantes, on observe un mutualisme. Dans les systèmes eutrophes avec une forte production primaire, le mutualisme

entre les algues et les bactéries pourrait venir d'un apport en CO<sub>2</sub> par la respiration des hétérotrophes alors consommé par les algues limitées par la quantité de carbone inorganique (Danger et al. 2007). La charge en nutriments a été décrite comme pouvant influencer à la fois la diversité des producteurs primaires et des communautés microbiennes de décomposeurs, cette diversité pouvant également avoir un rôle sur l'efficacité de décomposition des communautés bactériennes (Naeem et al. 2000, Leflaive et al. 2008). Mais dans les lacs enrichis, les phases hypoxiques prédites dans les couches profondes via la dégradation de la matière organiques développée en quantité importante au printemps pourrait induire des modifications fonctionnelles sur la dégradation. Les macrodécomposeurs (>0,5 mm) pouvant être moins efficaces, voire disparaître, en cas d'hypoxie, ce qui ralentirait la vitesse de dégradation. (Brothers et al. 2014).

Les résultats présentés dans le chapitre précédent illustrent comment un forçage bottom-up conduit à des modifications dans la biomasse des macrophytes émergés de la zone littorale mais aussi que dans le taux de recrutement de la communauté piscicole est modifié par la condition d'enrichissement.

Le rôle de la charge en nutriments et des différents types de producteurs primaires provenant d'un milieu naturel (macrophyte, periphyton, phytoplancton) est encore mal compris et relativement peu étudié. Grâce au dispositif expérimental PLANQUA, nous avons étudié les effets de l'ajout de nutriments sur différents compartiments écosystémiques.

Grâce à ce dispositif expérimental, j'ai testé les hypothèses suivantes:

-Les nutriments vont favoriser le développement du phytoplancton au printemps dans les lacs enrichis, ce qui peut se traduire par une plus forte turbidité. Cette biomasse des producteurs primaires pourrait ne pas être consommée car elle est alors trop abondante, conduisant potentiellement à des anoxies principalement dans les couches profondes pendant les phases de dégradation en début d'été.

-Le periphyton (biofilm) et les macrophytes des zones littorales sont susceptibles de concurrencer le phytoplancton sur les nutriments, ces mêmes nutriments pourraient se retrouver en quantité plus importante dans les tissus de ces producteurs primaires. Leur dégradation pourrait donc être accélérée dans les conditions enrichies et ainsi rendre les nutriments à nouveau disponibles pour les producteurs primaires.

-La biomasse de macrophytes étant plus important dans les lacs enrichis (cf chapitre 2), ces derniers sont susceptibles de représenter un stock de nutriments non négligeable et ainsi concurrencer la chaîne pélagique en immobilisant les nutriments. Leur décomposition étant assez lente et étant peu consommés, les macrophytes auraient alors un temps recyclage long et ainsi limiterait les effets des ajouts de nutriments sur le compartiment pélagique.

La biomasse plus importante de macrophytes littoraux dans les lacs enrichis devrait apporter une quantité de matière organique en dégradation également plus importante. Celle des *Typha latifolia* par exemple, étant assez lente à se dégrader totalement, nous pourrions retrouver un taux de matière organique plus important dans le sédiment des lacs enrichis.

-Tout comme les macrophytes des zones littorales, le periphyton (biofilm) est susceptible de concurrencer le phytoplancton pour les nutriments, ces mêmes nutriments pourraient se retrouver en proportion plus importante dans les tissus de ces producteurs primaires. Leur dégradation pourrait donc être accélérée dans les conditions enrichies et ainsi rendre les nutriments à nouveau disponibles pour les producteurs primaires.

-Les conditions d'enrichissement et les niveaux de CO<sub>2</sub> et de O<sub>2</sub> entre les zones profondes et les zones littorales pourraient engendrer une diversité et efficacité différenciée des communautés de microdécomposeurs (bactéries) et macrodécomposeurs. On peut ainsi s'attendre à ce que la dégradation soit plus efficace dans les milieux riches et dans les zones littorales. Cela s'explique par une dégradation plus rapide en condition enrichie et également par le fait que les zones littorales sont plus riches en matière organique d'origine diversifiée, ce qui participe également à favoriser les communautés de décomposeurs et améliorer leur efficacité.

-Les teneurs en Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) des producteurs primaires et de leurs consommateurs s'adaptant potentiellement à la richesse du milieu dans lequel ils se développent, ils pourraient donc voir leurs teneurs et ratio en C, N et P modifiés par l'ajout de nutriments. Cela pourrait alors engendrer des taux de dégradation et un recyclage des éléments plus rapide.

## 2. Matériel et méthode

### 2.1 Les paramètres physico-chimiques

#### 2.1.1 Protocole

Afin de comprendre si les ajouts de nutriments ont modifié les paramètres physico-chimiques, nous avons mesuré des paramètres de l'eau à différentes profondeurs : le taux d'oxygène, la teneur en chlorophylle et la turbidité. Ce suivi a été effectué à l'aide d'une sonde YSI modèle EXO2 immergée mensuellement entre janvier 2016 et décembre 2018 dans chaque lac à 3 profondeurs différentes (0,5m ; 1,5m ; 2,5m). Le taux d'oxygène a un rôle fonctionnel primordial notamment en permettant aux poissons de vivre dans le milieu pélagique mais aussi sur le reste du réseau trophique. Le taux de chlorophylle est un indicateur de la biomasse du phytoplancton, ce dernier jouant un rôle important dans les variations du niveau d'oxygène présent dans les lacs. La turbidité donne une indication sur la transparence de l'eau et peut être indicateur de la teneur en phytoplancton dans l'eau mais également de particules colloïdales et de matières en suspension.

#### 2.1.2 Analyse de données

A travers l'analyse des variations du taux de chlorophylle, de turbidité et d'oxygène, j'ai cherché à discriminer les effets de l'enrichissement et de la profondeur. Pour cela, j'ai utilisé un modèle linéaire à effet mixte avec le taux d'une variable physico-chimique comme variable réponse, l'enrichissement et la profondeur comme variables explicatives à effet fixe ainsi que la date et le numéro du lac comme variables explicatives à effet aléatoire sur des données allant de janvier 2016 à décembre 2018. Ces modèles ont été utilisés sur toute la période de mesure afin d'observer l'effet de l'enrichissement et de la profondeur. J'ai également utilisé les mêmes modèles sur des périodes plus courtes pour tester l'effet immédiat de l'ajout de nutriments. Les modèles ont été réalisés avec la fonction `lmer` du package `lme4` ainsi que la fonction `diffsmeans` du package `lmerTest` dans R (Bates et al. 2014, Kuznetsova et al. 2017, R Core Team 2019). J'ai également calculé des corrélations avec un coefficient de Pearson entre les taux de chlorophylle, d'oxygène et turbidité afin de détecter d'éventuelles co-variations entre ces paramètres. J'ai calculé

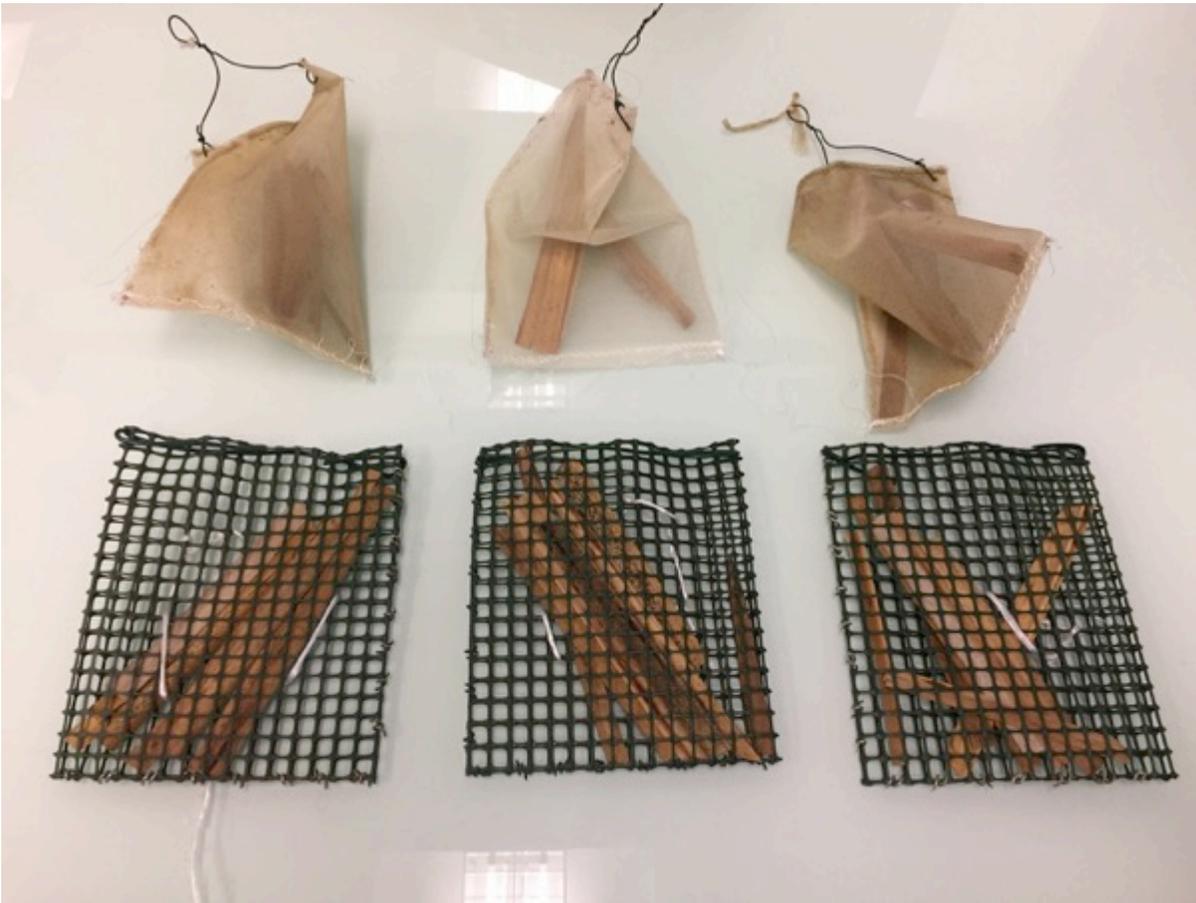
ces corrélations sur la période totale et sur la période de l'été 2018 (juin à août) correspondant à la période d'ajout de nutriments. J'ai pour cela utilisé la fonction `cor.test` du package `stats` dans R (R Core Team 2019).

## 2.2 Dégradation de la matière organique

### 2.2.1 Dégradation de *Typha latifolia*

J'ai étudié la dégradation de la matière organique végétale en utilisant des sacs immergés contenant des feuilles de l'espèce végétale la plus abondante dans le milieu, *Typha latifolia*. La vitesse de dégradation a été mesurée en zone benthique (zone centrale  $\pm 2,8$ m de profondeur) et en zone littorale ( $\pm 0,3$ m de profondeur). Du 9 au 11 octobre 2017, des feuilles de typha sénescents ont été prélevées dans chaque lac. Elles ont été séchées en étuve à 68°C pendant 120 heures avant stockage, puis à nouveau juste avant leur ensachage sous forme de tronçons d'environ 10 cm. Les sacs avaient des mailles différentes afin d'empêcher (maille de 500 $\mu$ m) ou non (maille de 1cm) l'action des macroinvertébrés et microcrustacés détritivores (Photo 7). En leur absence, la dégradation de la matière organique végétale est assurée uniquement par les microorganismes. A l'immersion, les sacs de petites mailles contenaient 2,0g  $\pm$  0,02 g de typha, et les sacs à grosses mailles, 2,5g  $\pm$  0,02g. Les typhas ont été immergés dans leur lac d'origine. Le protocole prévoit de relever des groupes de 3 sachets de chaque maille aux deux profondeurs (zone benthique de la zone centrale et zone littorale) à 3 dates différentes. Le design du protocole est le suivant :

- 3 dates de prélèvement x 2 zones x 3 sachets d'une maille donnée = 18 sachets grosses mailles et 18 sachets petites mailles par lac.



**Photo 7** Photo des sachets de litières de *Typha latifolia*. En haut les sachets de petites mailles (500 µm) et en bas les sachets de grosses mailles (1 cm). Ici on voit les pseudo-répliques présent dans les lacs pour une date à une profondeur, en tout, 3 ensembles de 6 sachets sont installés par zone (benthique et littorale) dans chaque lac.

Les sachets ont été relevés 3 dates différentes selon un intervalle calculé en fonction de la vitesse de dégradation estimée des *Typha* (Corstanje et al. 2006). Selon notre estimation de la dégradation estimée, les relevés ont donc été réalisés aux dates suivantes :

-T0 (Immersion) : 10 novembre 2017

-T1 : 4 et 5 décembre 2017

-T2 : 8 et 9 mars 2018

-T3 : 9 et 10 juillet 2018

A chaque date de prélèvement les sachets sont ouverts et le contenu est transvasé dans des sachets papiers numérotés (numéro du lac, du type de maille et du pseudo-réplica) et mis en étuve pendant 72 heures. Ils sont ensuite pesés individuellement.

Le calcul de la vitesse de dégradation a ensuite été réalisé grâce à l'équation  $Mt = M0e^{-kt}$  (Olson 1963) où  $t$  est le temps en jours,  $Mt$  est la part de masse sèche de litière restante à l'instant  $t$  relative à la masse de départ en %,  $M0$  est la masse sèche au temps 0 (définie comme 100%),  $e$  qui est la base du logarithme népérien et  $k$  la vitesse de dégradation en jour<sup>-1</sup>.  $k$  est obtenu en calculant le coefficient de la droite de régression linéaire du logarithme népérien des masses des 3 réplicas au cours du temps. J'ai donc obtenu une valeur de  $k$  par lac, pour chaque profondeur et chaque taille de maille.

### 2.2.2 Activité bactérienne : Biolog

Afin de caractériser l'activité et les capacités bactériennes de dégradation via l'utilisation des plaques Biolog (Ecoplate™), la matière organique au niveau de la litière de *Typha latifolia*, j'ai prélevé de l'eau *in situ* au contact des sachets de dégradation de feuilles de *Typha latifolia* (protocole en partie 2.2.1). Les prélèvements ont été réalisés en même temps que le dernier relevé des sachets de litière, c'est à dire le 9 juillet 2018. Pour réaliser ces prélèvements, les sachets à maille fine (maille 500µm) des zones benthiques et des zones littorales de chaque lac ont été placés dans des sachets « zip » étanche *in situ*. La récolte du sachet situé sur la zone benthique ( $\pm 2,8$  m) a été réalisée en plongée pour garder le maximum de bactéries présentes dans ce milieu et éviter un rinçage pouvant provoquer une remontée de l'échantillon avec la corde d'encrage. L'échantillon de la zone littorale (immergé à environ 40cm de profondeur) a également été mis dans des sachets « zip » étanches, placés dans une glacière et ensuite transportés au laboratoire.

L'eau présente dans le sachet zip contenant le liter bag a ensuite été homogénéisée avec un agitateur magnétique pendant 30 secondes. Puis 150 µL d'eau ont été inoculés dans chacun des 96 puits de plaques Biolog Ecoplate™. Une plaque a été utilisée pour chaque lac et chaque profondeur (benthique et littorale), soit 32 plaques au total. Les plaques ont ensuite été incubées à une température de 24°C pour la zone benthique et 26°C pour la zone littorale (température relevée ce jour à ces profondeurs). La minéralisation du carbone est ensuite révélée par le développement d'une couleur violette au cours du temps du à une réduction du colorant tetrazolium dont la densité optique à 590 nm a été mesurée par photométrie pour chaque puits

de chaque plaque à 5 minutes, 3 heures (h), 6 h, 13 h, 18 h, 24 h, 42 h, 48 h, 72 h et 96 h à l'aide d'un lecteur de plaque iMark™ (Bio-Rad).

### **2.2.3 Analyse de données**

Pour tester l'effet de l'enrichissement, de la taille de maille des liter bag et de la profondeur (benthique ou littoral), j'ai réalisé l'analyse des coefficients  $k$  avec une Analyse de Variance (ANOVA) qui prend comme variable de réponse le coefficient  $k$  et comme variable explicative la condition d'enrichissement, la zone (benthique ou littorale) et la taille de maille de sachets de litière. L'analyse a été faite avec la fonction `aov` du package `stats` dans R (R Core Team 2019).

J'ai testé si l'enrichissement et la profondeur de prélèvement (benthique ou littoral) ont eu un effet sur l'absorbance d'une famille de substrat. Avec les données issues des Ecoplate Biolog, j'ai dans un premier temps soustrait les valeurs du témoin aux valeurs d'absorbance et j'ai ensuite mis à 0 les valeurs négatives. J'ai utilisé l'absorbance moyenne d'une plaque (triplicat sur chaque plaque) de la dernière date de mesure (96h). J'ai attribué chaque communauté (puits) à 6 grandes familles (Leflaive et al. 2005) auxquelles elles appartiennent : Amines (A) ; Acides Aminés (AA) ; Carbohydrates (C) ; Polymères (P) ; Composés Phénoliques (PC). J'ai comparé les valeurs d'absorbance de chaque substrat (puits) en fonction de l'enrichissement mais aussi de la zone de prélèvement (benthique ou littorale) et de la grande famille. Cette comparaison a été effectuée grâce à un modèle linéaire à effet mixte. La variable de réponse est l'absorbance en fonction de l'enrichissement, de la zone de prélèvement et de la grande famille d'appartenance, un effet aléatoire du lac a été rajouté. Une comparaison deux à deux a été réalisée avec un test post-hoc des moyennes des moindres carré en intégrant les variables de réponse du modèle pour observer les différents effets. L'analyse a été faite avec la fonction `lmer` du package `lme4` ainsi que la fonction `diffsmeans` du package `lmerTest` dans R (Bates et al. 2014, Kuznetsova et al. 2017, R Core Team 2019).

## **2.3 Stœchiométrie**

### **2.3.1 Phytoplancton**

Dans l'objectif de caractériser l'effet de l'ajout de nutriments sur la composition stœchiométrique (carbone, azote et phosphore) du phytoplancton, des prélèvements spécifiques ont été réalisés

avant (14/05/2018) et après (21/08/2018) l'enrichissement de l'été 2018 (24/05/2018 au 03/08/2018).

Le protocole consiste à prélever 8 litres d'eau dans chaque lac à l'aide d'une bouteille à prélèvement de 2 litres (Uwitec). Ce prélèvement est ensuite homogénéisé et 500ml sont filtrés sur un filtre GF/C de 47mm de diamètre qui retient des particules d'une taille allant jusqu'à 1,2 µm. Les filtres ont ensuite été séchés en étuve à 68°C pendant 48h. Sur chaque filtre, correspondant à un lac, un sous échantillon est ensuite réalisé avec un emporte pièce de 1cm de diamètre pour pouvoir faire les dosages de Carbone, Azote et Phosphore (ces dosages sont décrits dans la section 2.3.7).

### **2.3.2 Zooplancton**

La stœchiométrie du zooplancton a été mesurée à partir des échantillons prélevés pour évaluer l'effet de l'enrichissement sur les biomasses de zooplancton (voir Chapitre 2/ section 2.5.1). Le zooplancton est récolté sur filtre GF/C de 47mm de diamètre, il est séché et ensuite pesé. Un sous échantillon est ensuite réalisé à l'aide d'un emporte pièce de 1 cm de diamètre sur chaque filtre pour pouvoir faire les dosages de Carbone, Azote et Phosphore (ces dosages sont décrits dans la section 2.3.7).

### **2.3.3 Biofilm**

Le protocole d'échantillonnage du biofilm est décrit dans la section 2.4 Biofilm du chapitre 2. J'ai réalisé les analyses de stœchiométrie du biofilm à partir des échantillons mentionnés dans le chapitre précédent.

Les supports de prélèvement du biofilm sont installés selon deux exposition (Nord et Sud) et à deux hauteurs (40 cm et 150 cm). Pour des raisons techniques, je n'ai pu analyser qu'une des deux expositions et une des deux hauteurs. J'ai donc décidé de retenir le biofilm présent en exposition nord en zone peu profonde pour analyse.

Le biofilm est récolté sur filtre GF/C de 47mm de diamètre, il est séché et ensuite pesé. Un sous échantillon est ensuite réalisé à l'emporte pièce pour pouvoir faire les dosages de Carbone, Azote et Phosphore (ces dosages sont décrits dans la section 2.3.7).

Le stock de nutriments à l'échelle d'un lac a été calculé grâce au poids sec de biofilm calculé en septembre 2018 (Chapitre 2) multiplié par les données stœchiométriques de septembre 2018,

réalisées via la méthode explicitée ci dessus. Cela a été rapporté à la surface totale de liner d'un lac soit 299 m<sup>2</sup>.

#### **2.3.4 Macrophytes littoraux**

Pour observer l'effet de l'ajout de nutriments sur la stœchiométrie des macrophytes littoraux, je me suis concentré sur l'espèce majoritaire, *Typha latifolia*. J'ai réalisé une analyse détaillée des quantités de carbone, azote et phosphore dont la méthode est détaillée en section 2.3.7).

Une première série de prélèvements de feuilles a été réalisée le 13/07/2017, année où aucun nutriment n'a été ajouté dans les lacs. La deuxième série de prélèvements a été réalisée le 07/10/2018 après la période d'ajout de phosphore et d'azote. La méthode consiste à prélever 5 feuilles matures (minimum 15cm de longueur) sur 3 individus répartis sur la longueur de la zone littorale pour chaque lac. Les prélèvements de rhizomes ont eu lieu dans 3 zones choisies aléatoirement dans chaque lac où des individus de *Typha latifolia* étaient présents. Une première série de prélèvement a eu lieu le 03/08/2017 et une deuxième série le 19/10/2018. Les prélèvements ont été séchés en étuve à 68°C pendant 72h. Ils ont par la suite été broyés et homogénéisés pour chaque lac et chaque date.

#### **2.3.5 Sédiments zones littorales**

Afin de déterminer si les différents enrichissements (2015, 2016 et 2018) ont pu être dégradés via le recyclage de la matière organique et potentiellement minéralisé dans le sédiment, des prélèvements de sédiments ont été réalisés. La première série de prélèvements a eu lieu le 22/05/18 avant l'enrichissement de l'été 2018 (24/05/2018 au 03/08/2018) et une série de prélèvement a eu lieu après la période d'enrichissement le 19/10/2018. Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'une tarière gouge : 3 carottages ont été réalisés dans chacune des deux zones littorales soit en 6 carottages par lac. Ils ont ensuite été congelés puis passés en étuve pendant 72h à 68°C. Les prélèvements ont ensuite été homogénéisés pour chaque lac et chaque date. La première série de prélèvements a eu lieu le 22/05/18 avant l'enrichissement de l'été 2018 (24/05/2018 au 03/08/2018) et une série de prélèvement a eu lieu après la période d'enrichissement le 19/10/2018. Un dosage de la matière organique a été réalisé au four à moufle (500°C, 4h), afin d'estimer la perte au feu et donc le pourcentage de matière organique. La méthode de dosage du Carbone, Azote et Phosphore est décrit en section 2.3.7).

### **2.3.6 Dégradation *Typha latifolia***

Afin de voir si l'enrichissement change la stœchiométrie de la matière organique en dégradation, un dosage de Carbone, Azote et Phosphore a été réalisé sur chaque date et chaque lac du contenu des liter bag du protocole de dégradation des feuilles de *Typha latifolia* expliqué en partie 2.2.1. Il y a donc 48 échantillons correspondant aux trois dates et aux 16 lacs. L'analyse des données de quantités d'éléments et de leurs ratios sur les feuilles de typha dégradées a été faite sur la troisième date uniquement afin d'évaluer l'effet de l'enrichissement et de la zone.

### **2.3.7 Méthode de dosage C : N : P**

Chaque échantillon (feuilles, rhizome, liter bag) aillant pour but le dosage du Carbone, Azote et Phosphore et n'étant pas fixés sur des filtres GF/C, sont passés dans un broyeur IKA doté d'une grille de 250 µm. La poudre qui en résulte est ensuite pesée avec une balance de haute précision. Les échantillons fixés sur filtre GF/C font l'objet d'un sous échantillonnage à l'emporte pièce et le poids de l'échantillon est calculé en rapport au poids sec de l'échantillon présent sur le filtre. Les échantillons sont ensuite individuellement passés dans un analyseur élémentaire CHN (Carlo Erba NA2100, Thermo Quest CE International, Milan, Italy) afin d'obtenir le pourcentage de carbone et d'azote. Le phosphore organique a été déterminé par spectrophotométrie après une minéralisation alcaline et une oxydation au persulfate de sodium dans un autoclave pendant 2 heures à 120°C.

### **2.3.8 Analyse de données**

J'ai comparé les quantités d'éléments (mg/mg) et les ratios des éléments (C, N et P) avant et après la période d'enrichissement de 2018. Pour cela j'ai utilisé un modèle linéaire avec la quantité de l'élément en masse ou le ratio de deux éléments en variable de réponse et l'enrichissement en variable explicative. L'analyse a été faite avec la fonction lm du package stats dans R (R Core Team 2019). L'analyse des quantités et ratio d'éléments des typha en dégradation a été faite avec une anova qui a la quantité de l'élément en masse ou le ratio de deux éléments en

variable de réponse et l'enrichissement et la zone (benthique ou littorale) en variable explicative. Des comparaisons deux à deux ont ensuite été réalisées avec le test post-hoc de Tukey dans R avec les fonction aov et TukeyHSD du package stats (R Core Team 2019).

Le stock de nutriments que représentent le biofilm et les *Typha* des zones littorales a été calculé en fonction du poids estimé des *Typha* dans toute la surface des zones littorales et du biofilm de la surface totale de liner d'un lac présentés en Chapitre 2. J'ai ensuite multiplié les poids aux teneurs en éléments correspondant : biofilm, rhizome et feuille (les feuilles ayant été utilisées pour représenter toute la partie émergée des *Typha*). J'ai comparé les stocks de nutriments ainsi estimés en fonction de la condition d'enrichissement avec un modèle linéaire avec le poids de l'élément (N ou P) en variable de réponse et la condition d'enrichissement en variable explicative avec la fonction lm du package stats du logiciel R (R Core Team 2019). Quand les différences de taux de nutriments étaient significatifs, j'ai caractérisé l'ampleur de cette différence avec la taille d'effet (Cohen's d) et de formule : moyenne du traitement 1 moins moyenne du traitement 2 divisé par l'écart type des deux traitements combinés (Cohen 1988).

J'ai également utilisé un test non paramétrique de Wilcoxon pour comparer le taux de matière organique ainsi que le taux d'éléments dans le sédiments réalisé sur le T0 (1 échantillons) à ceux prélevés en T1 (16 échantillons) et en T2 (16 échantillons) afin d'observer si les taux ont évolué par rapport au référentiel prélevé en T0. J'ai pour cela utilisé la fonction wilcox.test du package stats du logiciel R (R Core Team 2019).

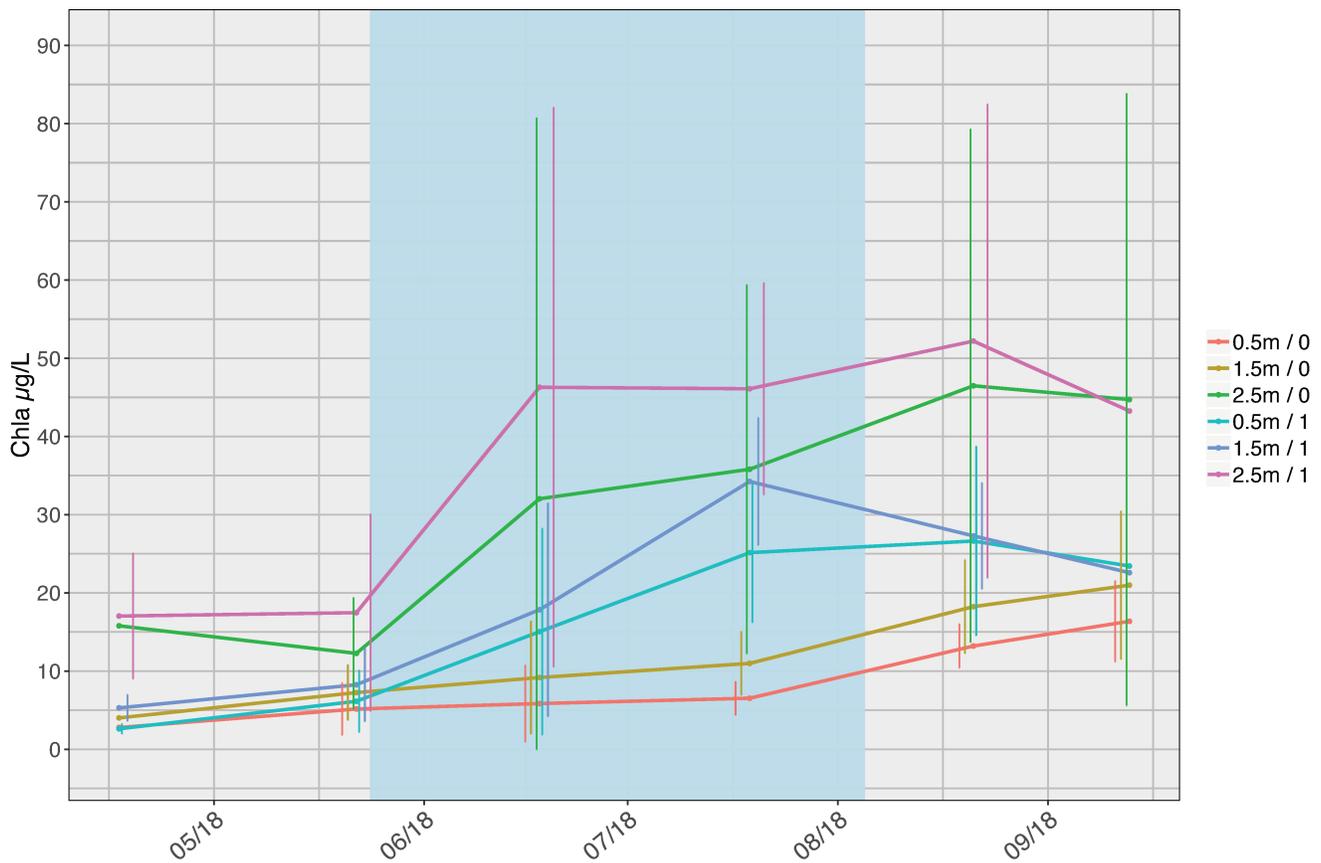
## 3. Résultats

### 3.1 Les paramètres physico-chimiques

L'enrichissement n'a pas eu d'effet significatif sur la concentration globale en chlorophylle pélagique ( $p= 0,133$ ). Des différences significatives ont été observées entre les relevés à différentes profondeurs, indépendamment de la condition d'enrichissement. Entre janvier 2016 et décembre 2018, le taux moyen de chlorophylle à 0,5m (16,4  $\mu\text{g/L}$ ) est significativement inférieur que celui à 1,5m (20,4  $\mu\text{g/L}$ ,  $p= 2,678\text{e-}06$ ) et aussi que celui à 2,5m (26,9  $\mu\text{g/L}$ ,  $p< 2,2\text{e-}16$ ). Les taux de chlorophylle à 1,5m et 2,5m sont également significativement différent entre eux indépendamment de la condition d'enrichissement ( $p= 2,739\text{e-}08$ ).

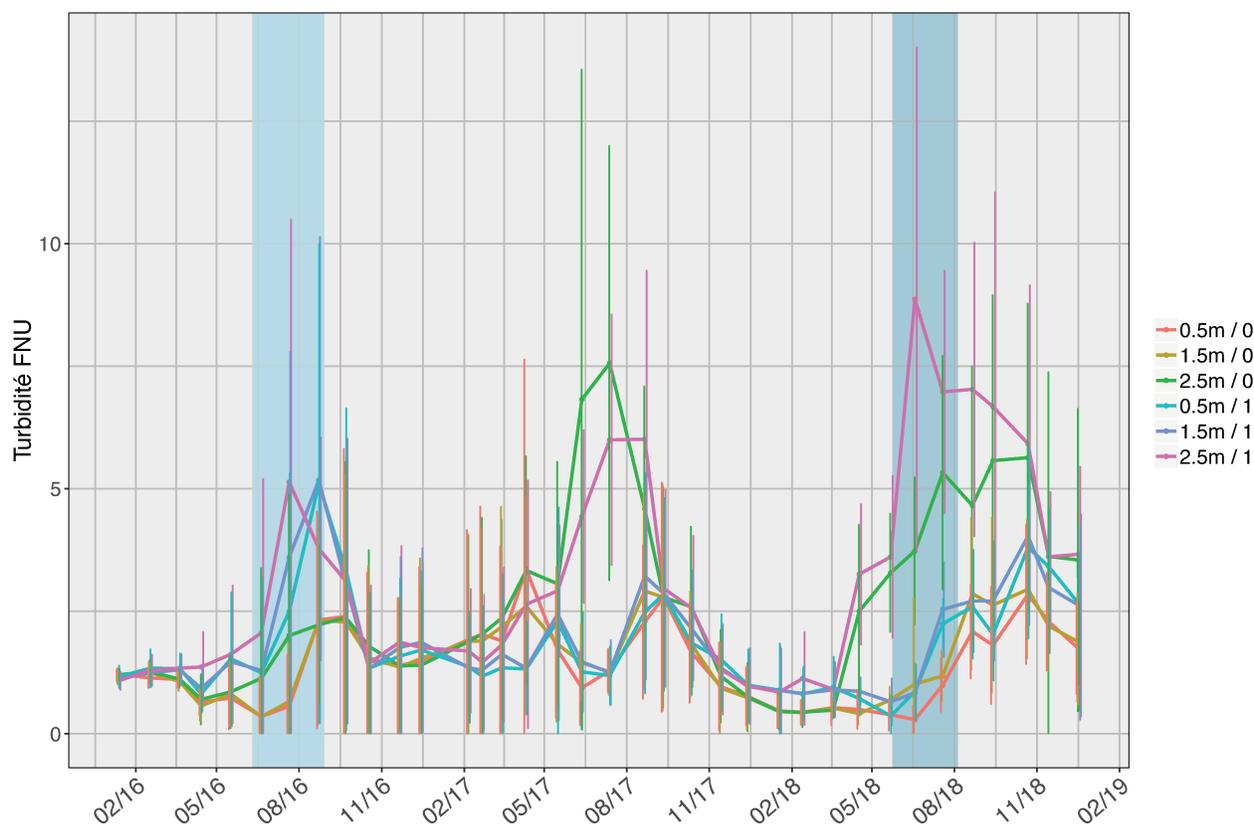
L'ajout de phosphore et d'azote en 2018 (24/05 au 03/08, Figure 22) a eu effet positif sur le taux de chlorophylle aux mois de juin, juillet et août 2018, le taux de chlorophylle est supérieur dans les lacs enrichis ( $p=7,49e-05$ ) toutes profondeurs confondues. Sur cette même période à la profondeur 0.5m, le taux de chlorophylle est significativement supérieur ( $p= 7,488e-05$ ) dans les lacs enrichis avec  $22,2 \pm 12,2 \mu\text{g/L}$  (moyenne  $\pm$  écart type) contre  $8,5 \pm 4,8 \mu\text{g/L}$  dans les lacs non enrichis. On retrouve également un taux de chlorophylle supérieur à 1,5m dans les lacs enrichis ( $p=0,0017$ ). En revanche, il n'y a pas d'effet de l'enrichissement sur le taux de chlorophylle à 2,5m sur cette même période ( $p= 0,0850$ ).

Les enrichissements passés (2015 et 2016) en phosphore et l'enrichissement en azote et en phosphore de l'été 2018 n'ont pas induit d'augmentation sur le long terme de la chlorophylle dans les lacs. Mais au moment des ajouts de nutriments à l'été 2018, on observe une augmentation temporaire aux profondeurs 0,5m et 1,5m dans les lacs enrichis.



**Figure 22** Graphique des taux de chlorophylle entre mai et septembre 2018. La légende présente la profondeur de la mesure en mètre (m) et la condition d'enrichissement (0 = lacs non enrichis et 1 = lacs enrichis). La période en surbrillance bleue représente la période d'ajout de phosphore et d'azote

La turbidité, quant à elle, varie en fonction de la saison et atteint une maximale au cours de l'été (Figure 23). Le graphique permet également de visualiser la forte variance entre les lacs. Entre janvier 2016 et décembre 2018, l'enrichissement n'a pas eu d'effet sur la turbidité ( $p > 0,05$ ). La turbidité est plus élevée à 2,5m par rapport aux couches peu profondes quel que soit la condition d'enrichissement. Si l'on considère les mois de juillet et août 2016, on observe une turbidité plus forte dans les lacs enrichis ( $p= 0,04805$ ). Sur la période de juin, juillet et août 2018, on observe également une turbidité plus élevée dans les lacs enrichis aux profondeurs 0,5m et 2,5m ( $p= 0,0252469$  et  $p= 0,0317645$ ).

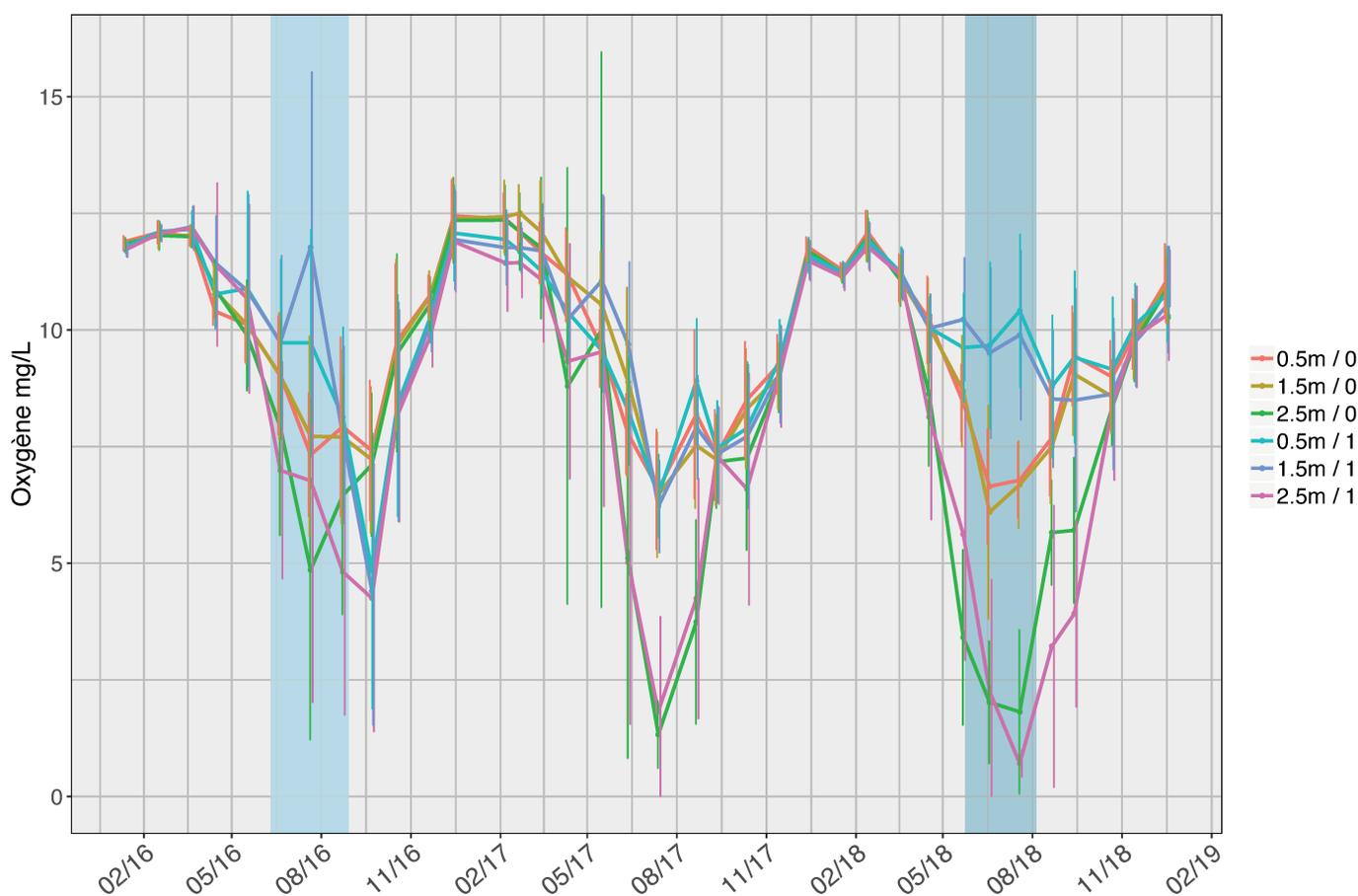


**Figure 23** Graphique des taux de turbidité en FNU (Formazine Nephelometric Unit) dans les lacs enrichis et non enrichis à différentes profondeurs de Janvier 2016 à Décembre 2018. La légende présente la profondeur de la mesure en mètre (m) et la condition d'enrichissement (0 = lacs non enrichis et 1 = lacs enrichis). La période en surbrillance bleue claire représente la période d'ajout de phosphore et celle en bleue foncé les ajouts de phosphore et d'azote

Concernant le taux d'oxygène, il est également fluctuant en fonction de la saison (Figure 24). Les niveaux les plus bas se retrouvent généralement au cours de l'été et notamment dans la couche profonde (2,5m). L'état d'hypoxie est établi à un taux < 2mg/L et un état de souffrance des poissons est établi à partir d'un taux inférieur à 4,3 mg/L (Ekau et al. 2010). En juillet 2017, le taux d'oxygène à 2,5 mètre de profondeur atteint  $1,33 \pm 0,73$  mg/L dans les lacs non enrichis et  $1,82 \pm 2,04$  mg/L dans les lacs enrichis, traduisant un état d'hypoxie. Cependant, ces taux ne sont pas significativement différents en fonction de l'enrichissement ( $p= 0,5269$ ). En juillet 2018, le taux d'oxygène à 2,5 mètre de profondeur atteint  $1,81 \pm 0,76$  mg/L dans les lacs non enrichis

et  $0,71 \pm 0,30$  mg/L dans les lacs enrichis, indiquant également un état d'hypoxie. Cependant, ces taux ne sont pas significativement différents en fonction de l'enrichissement ( $p= 0,1019$ ).

La zone bleu foncé de la Figure 24 indique la période d'enrichissement de 2018, on observe que les niveaux d'oxygènes à 0,5 m et 1,5 m sont plus élevés dans les lacs enrichis que non enrichis (avec respectivement  $p= 4,671e-05$  et  $p= 8,864e-06$ ). En revanche aucune différence due à l'enrichissement n'a été observée à l'été 2016 et 2017 quand on compare les niveaux de prélèvements entre eux.



**Figure 24** Graphique des niveaux d'Oxygène dans les lacs enrichis et non enrichis à différentes profondeurs de Janvier 2016 à Décembre 2018. La légende présente la profondeur de la mesure en mètre (m) et la condition d'enrichissement (0 = lacs non enrichis et 1 = lacs enrichis). La période en surbrillance bleu claire représente la période d'ajout de phosphore et celle en bleu foncé les ajouts de phosphore et d'azote

L'effet de l'enrichissement sur le taux de chlorophylle, la turbidité et le taux d'oxygène est donc ponctuel et s'observe notamment pendant la période d'ajout simultané de phosphore et d'azote au cours de l'été 2018. Sur cette période, l'enrichissement abouti principalement à une augmentation du niveau de la chlorophylle et de la turbidité ainsi que du taux d'oxygène. Le **Erreur! Source du renvoi introuvable.** présente les corrélations entre la chlorophylle, l'oxygène et la turbidité. Sur la période totale on observe que le taux de chlorophylle est peu corrélé (-0,18) au taux d'oxygène. En revanche, si l'on calcule les corrélations sur la période de juin à août 2018, on observe une corrélation forte entre chlorophylle et l'oxygène pour les couches 0,5 et 1,5m. La turbidité est, quant à elle, toujours fortement corrélée à la teneur en chlorophylle. Le lien entre la turbidité et l'oxygène est plus complexe, sur la durée totale, elle est pas ou peu corrélée à l'oxygène sauf dans la couche profonde où elle est fortement négativement corrélée (-0,51). Pendant la période de Juin à août, elle est positivement corrélée en zone peu profonde et négativement corrélée en zone profonde.

**Tableau 7** Corrélation de Pearson entre les paramètres de taux de chlorophylle, d'oxygène et de turbidité. La colonne profondeur présente soit toutes les profondeurs en même temps soit par palier de prélèvement.

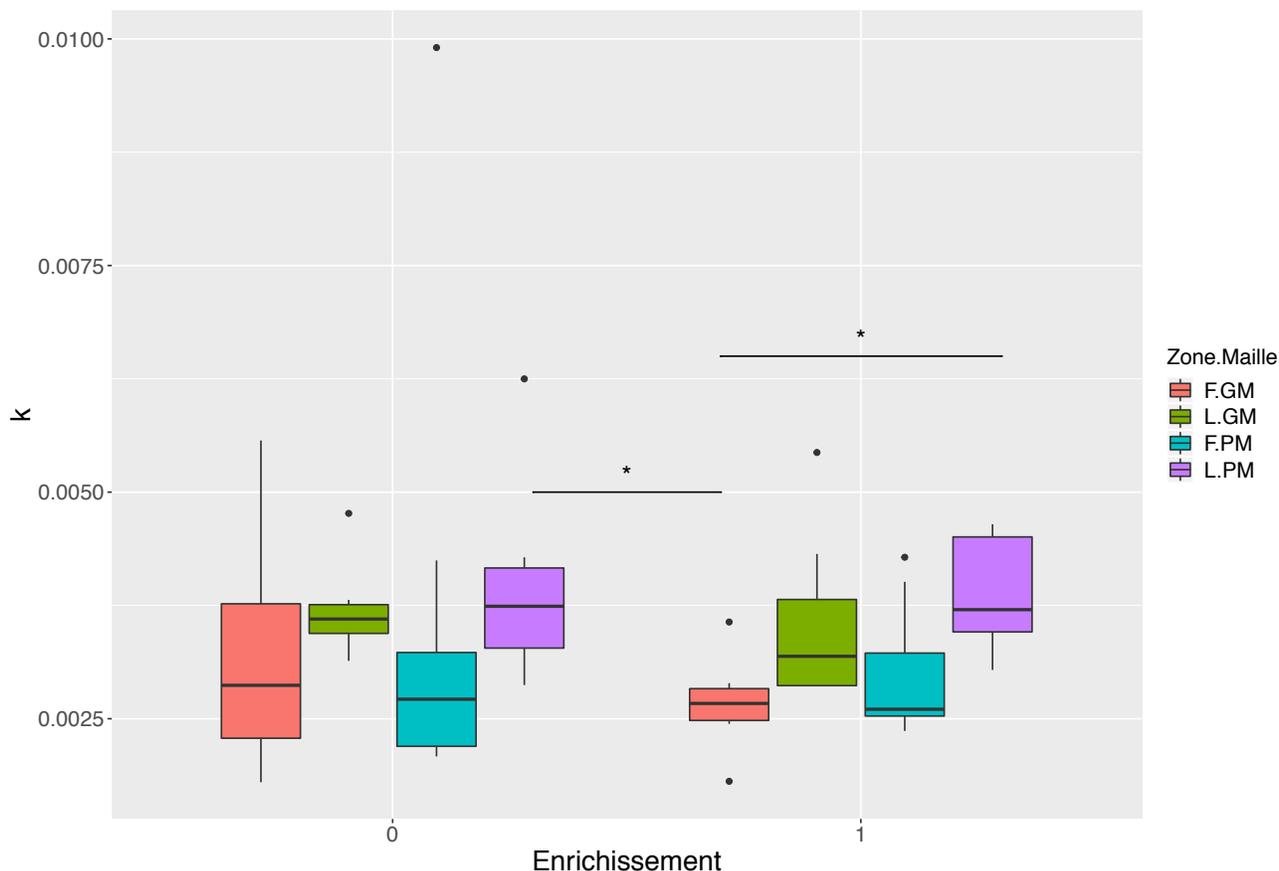
Période	Paramètre x	Paramètre y	Profondeur (m)	Corrélation	P-value
janvier 2016 - décembre 2018	Chlorophylle	Oxygène	Toutes	-0,18	<b>1,24E-13</b>
	Chlorophylle	Oxygène	0,5	0,07	<b>0,09868</b>
	Chlorophylle	Oxygène	1,5	0,04	0,3231
	Chlorophylle	Oxygène	2,5	-0,29	<b>2,46E-12</b>
juin 2018 - août 2018	Chlorophylle	Oxygène	Toutes	-0,28	<b>7,88E-04</b>
	Chlorophylle	Oxygène	0,5	0,64	<b>1,18E-06</b>
	Chlorophylle	Oxygène	1,5	0,55	<b>5,14E-05</b>
	Chlorophylle	Oxygène	2,5	-0,08	0,6074
janvier 2016 - décembre 2018	Chlorophylle	Turbidité	Toutes	0,71	<b>2,20E-16</b>
	Chlorophylle	Turbidité	0,5	0,69	<b>2,20E-16</b>
	Chlorophylle	Turbidité	1,5	0,71	<b>2,20E-16</b>
	Chlorophylle	Turbidité	2,5	0,72	<b>2,20E-16</b>
juin 2018 - août 2018	Chlorophylle	Turbidité	Toutes	0,72	<b>2,20E-16</b>
	Chlorophylle	Turbidité	0,5	0,68	<b>1,76E-07</b>
	Chlorophylle	Turbidité	1,5	0,60	<b>8,04E-06</b>
	Chlorophylle	Turbidité	2,5	0,62	<b>2,48E-06</b>
janvier 2016 - décembre 2018	Turbidité	Oxygène	Toutes	-0,35	<b>2,20E-16</b>
	Turbidité	Oxygène	0,5	-0,05	0,2726
	Turbidité	Oxygène	1,5	-0,10	<b>0,01676</b>
	Turbidité	Oxygène	2,5	-0,51	<b>2,20E-16</b>
juin 2018 - août 2018	Turbidité	Oxygène	Toutes	-0,55	<b>2,59E-12</b>
	Turbidité	Oxygène	0,5	0,42	<b>0,00345</b>
	Turbidité	Oxygène	1,5	-0,02	0,9156
	Turbidité	Oxygène	2,5	-0,47	<b>0,000766</b>

## 3.2 Dégradation de la matière organique

### 3.2.1 Dégradation de la litière de *Typha latifolia*

La comparaison des coefficients  $k$  (vitesse de dégradation) des feuilles de *Typha latifolia* selon l'enrichissement, la taille de maille et la zone (zone benthique et zone littorale) a mis en évidence un effet complexe de l'interaction entre la zone et la taille de la maille (Figure 25). En effet, l'enrichissement seul n'induit pas de variation sur la vitesse de dégradation ( $p= 0,2751$ ). Il n'y a pas non plus de différence de vitesse de dégradation entre la maille 500 $\mu$ m qui permet l'exclusion des macrodécomposeurs et la taille de maille 1 cm ( $p= 0,2793$ ). En revanche, la zone a un effet

significatif sur le coefficient  $k$ , la dégradation est en effet plus rapide en zone littorale avec un  $k$  moyen de  $3,76e-3 \pm 0,78e-3$  alors qu'il est de  $3,12e-3 \pm 1,49e-3$  en zone benthique ( $p= 0,0362$ ).



**Figure 25** Boxplot des coefficients  $k$  en fonction de l'enrichissement en nutriments (0 ou 1), de la taille de maille de sachet de litière (PM=500 $\mu$ m et GM=1 cm) ainsi que de la zone d'immersion (F=benthique ou L=littorale). Seul les interactions significatives ( $p<0,05$ ) sont représentées selon le code suivant : 0 '\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05.

### 3.2.2 Activité bactérienne

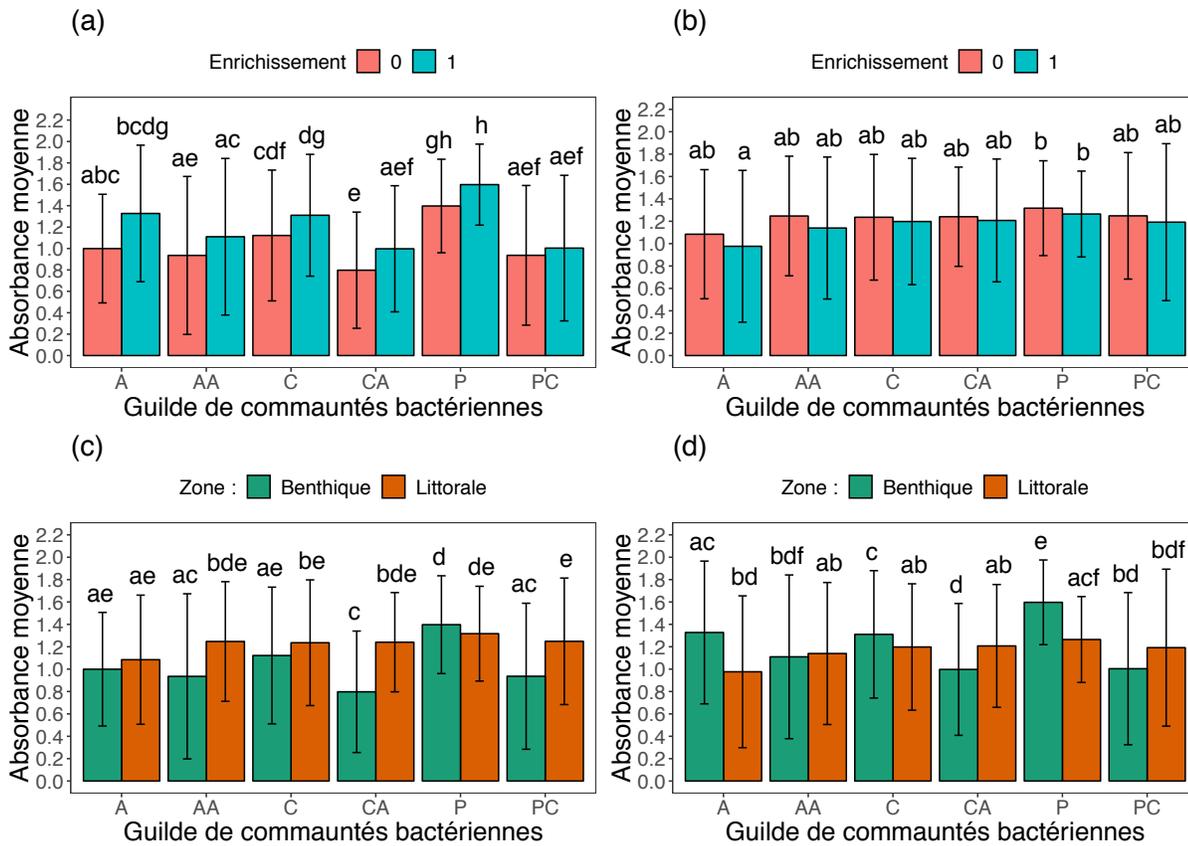
Dans un premier temps, j'ai étudié les patrons globaux d'utilisation des sources des plaques EcoPlate (Biolog™). J'ai pu observer les différences sur les absorbances (intensité d'utilisation) induites par l'ajout de nutriments et également celle dues aux zones (zone benthique et zone littorale) sur la dégradation de la matière organique. Si l'on considère toutes les absorbances ensemble, quelque soit la zone, l'enrichissement n'a pas d'effet significatif ( $p= 0,552$ ). Sur les intensités d'utilisation des sources uniquement de la zone profonde et uniquement de la zone littorale, l'enrichissement n'a pas d'effet significatif avec respectivement  $p= 0,248$  et  $p= 0,748$ .

Par contre, les intensités d'utilisation des sources diffèrent significativement entre la zone profonde et la zone littorale ( $p= 1,31e-09$ ).

Dans un deuxième temps, j'ai étudié les patrons d'utilisation des EcoPlates par familles de substrats (A = Amines ; AA = Amino acids ; C = Carbohydrates ; CA = Carboxylic acids; P = Polymers ; PC = Phenolic compounds). J'observe alors des effets de l'enrichissement et de la zone sur ces différents groupes fonctionnels. La Figure 26 présente ces différences, la Figure 26(a) montre les différences deux à deux dues à l'enrichissement en zone profonde et la Figure 26(b) présente les mêmes différences dues à l'enrichissement en zone littorales, cette figure permet d'observer qu'il y a bien plus de différences entre les guildes en zone benthique qu'en zone littorale, où l'enrichissement a très peu d'effet sur les guildes fonctionnelles.

Sur la Figure 26(c) on peut observer les différences dues à la zone (benthique ou littorale) en condition non enrichie alors que la Figure 26(d) présente les mêmes différences en condition enrichie. On observe alors que dans les deux cas, la profondeur induit des différences sur les guildes.

Les EcoPlate Biolog™ ont donc mis en évidence plus de différences fonctionnelles dues à l'enrichissement en zone profondes qu'en zone littorale. On observe également que la zone (zone benthique à 2,8m ou zone littorale  $\pm 0,3m$ ) induit plus de changement que la condition d'enrichissement.



**Figure 26** Diagramme des absorbances moyenne ( $\pm$  écart type) des différentes guildes présent dans les Biolog Ecoplate. (a) présente les absorbances des guildes en zone profonde en fonction de l'enrichissement, (b) présente les absorbances des guildes en zone littorale en fonction de l'enrichissement (c) présente les absorbances des guildes en condition non enrichie (d) présente les absorbances des guildes en fonction des zones en conditions enrichie Les guildes présentées en abscisse correspondent à : A = Amines ; AA = Amino acids ; C = Carbohydrates ; CA = Carboxylic acids; P = Polymers ; PC = Phenolic compounds. Les lettres déterminent les différences significatives entre les guildes à un niveau de  $p < 0,05$ .

### 3.3 Stœchiométrie

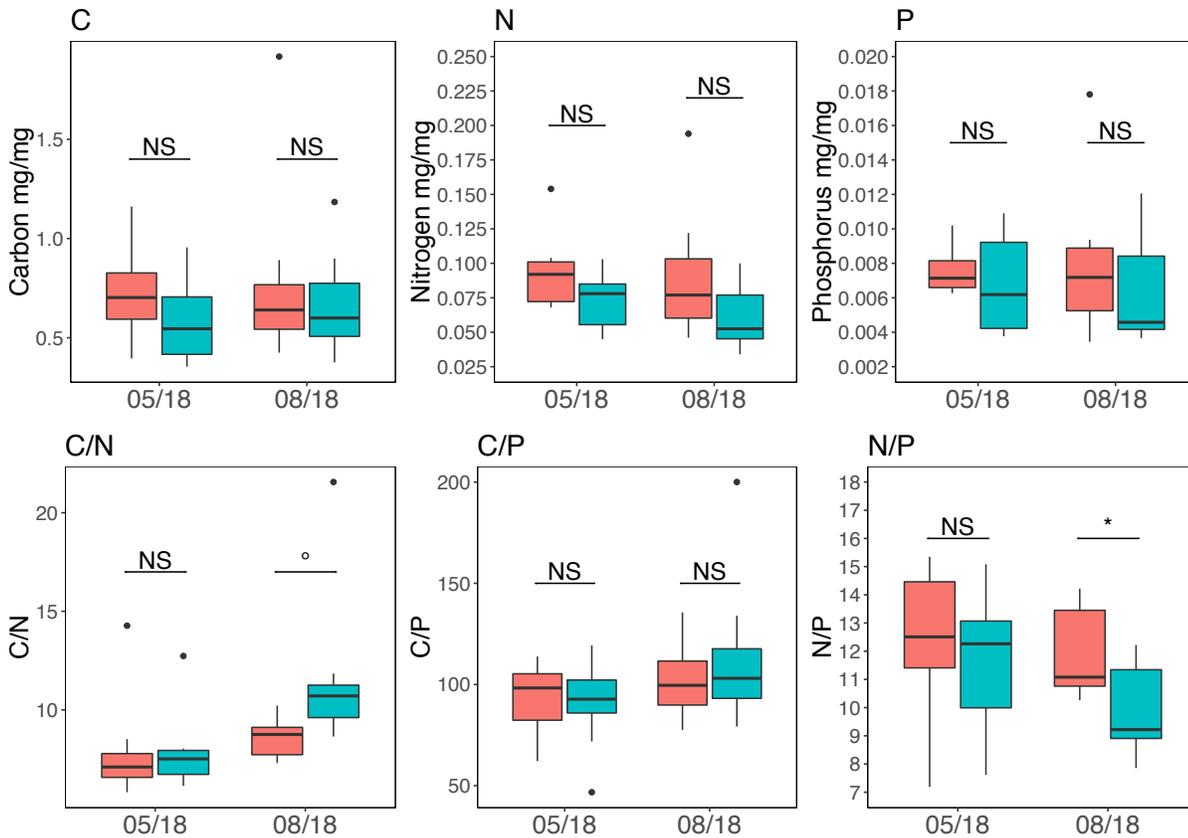
#### 3.3.1 Phytoplancton

La quantification du carbone, de l'azote et du phosphore dans les prélèvements de phytoplancton réalisés avant et après l'enrichissement de l'été 2018, révèle que les taux d'éléments ne sont pas significativement différents entre lacs enrichis et non enrichis (Tableau 8 Figure 27).

**Tableau 8 Ratio C : N : P moyen par condition d'enrichissement et par date dans la biomasse du phytoplancton**

Date	Enrichissement	C : N : P
Mai 2018	Non	96 : 12 : 1
	Oui	85 : 11 : 1
Août 2018	Non	100 : 12 : 1
	Oui	106 : 10 : 1

L'enrichissement de l'été 2018 comprenant azote et phosphore, n'induit pas de différence significative dans la teneur en carbone, azote ou phosphore du phytoplancton (Figure 27). Il n'y avait pas non plus de différence entre les lacs enrichis et non enrichis avant cette période d'enrichissement. Le ratio C/N est plus élevé dans les lacs enrichis  $11,7 \pm 4,1$  (moyenne  $\pm$  écart type) par rapport aux lacs non enrichis  $8,6 \pm 1,0$  mais cette différence est associée à une p-value de 0,0596 ce qui indique que cette différence n'est pas significative au seuil de 0,05. En revanche, l'écart entre le ratio N/P des lacs non enrichis et enrichis est significatif en août 2018. Les lacs enrichis ont, en moyenne, une valeur significativement plus faible ( $9,9 \pm 1,6$ , moyenne  $\pm$  écart type) que les lacs non enrichis ( $11,9 \pm 1,6$ ).



**Figure 27** Distribution de la teneur en Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) dans le phytoplancton et ratios associés. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les quantités d'élément sont exprimées en milligramme d'élément par milligramme de matière sèche. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les codes de significativités sont déterminés selon les intervalles suivants : 0 '\*\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 'o' 0.1 'NS' 1.

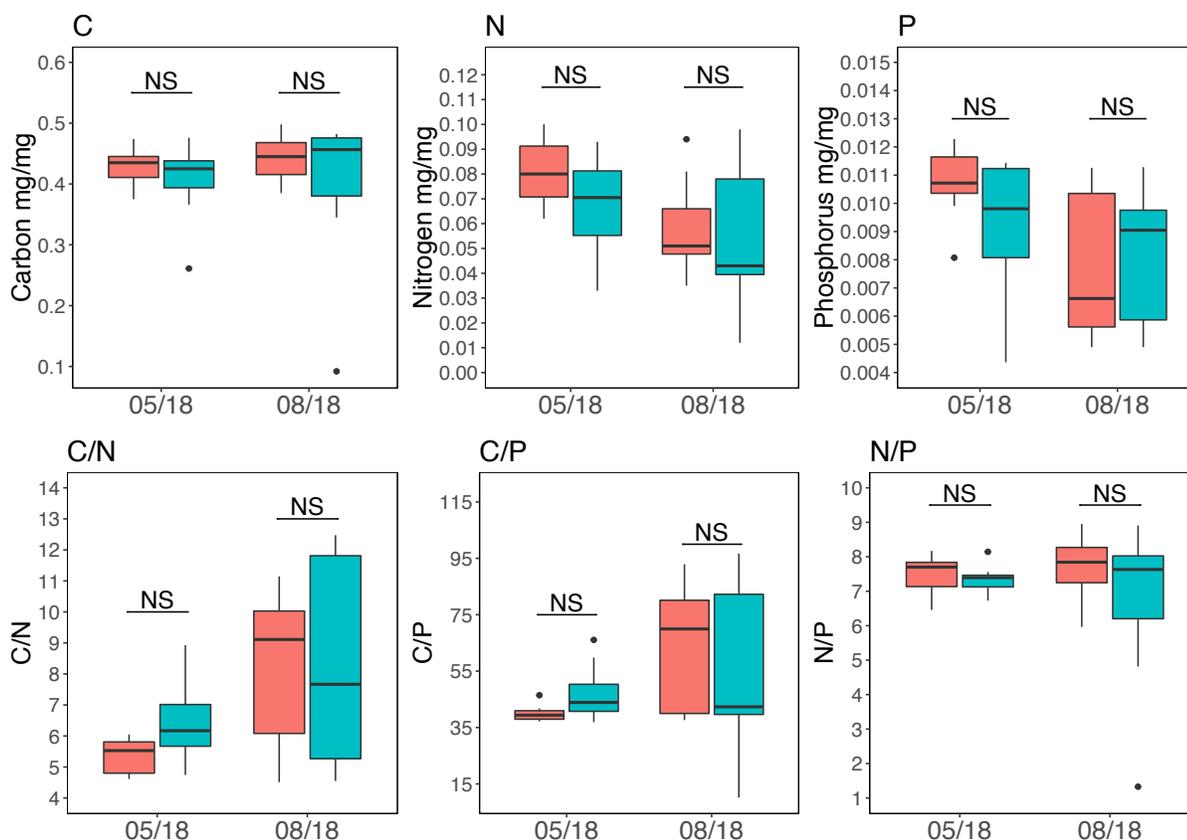
### 3.3.2 Zooplancton

Le Tableau 9 indique la composition stœchiométrique moyenne en fonction de l'enrichissement en mai 2018 et en août 2018.

**Tableau 9** Ratio C : N : P moyen du zooplancton en fonction de l'enrichissement en mai et en août 2018

Date	Enrichissement	C : N : P
05/18	0	40 : 8 : 1
05/18	1	45 : 7 : 1
08/18	0	57 : 8 : 1
08/18	1	48 : 7 : 1

Comme précédemment pour le phytoplancton, l'enrichissement n'induit pas de différence sur la teneur en Carbone, Azote et Phosphore sur chaque date. Dans le cas du zooplancton les ratios C/N, C/P et N/P ne sont pas non plus modifiés par l'enrichissement (Figure 28).



**Figure 28** Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) et leurs ratios présent dans le zooplancton. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les quantités d'élément sont exprimées en milligramme d'élément par milligramme de matière sèche. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1

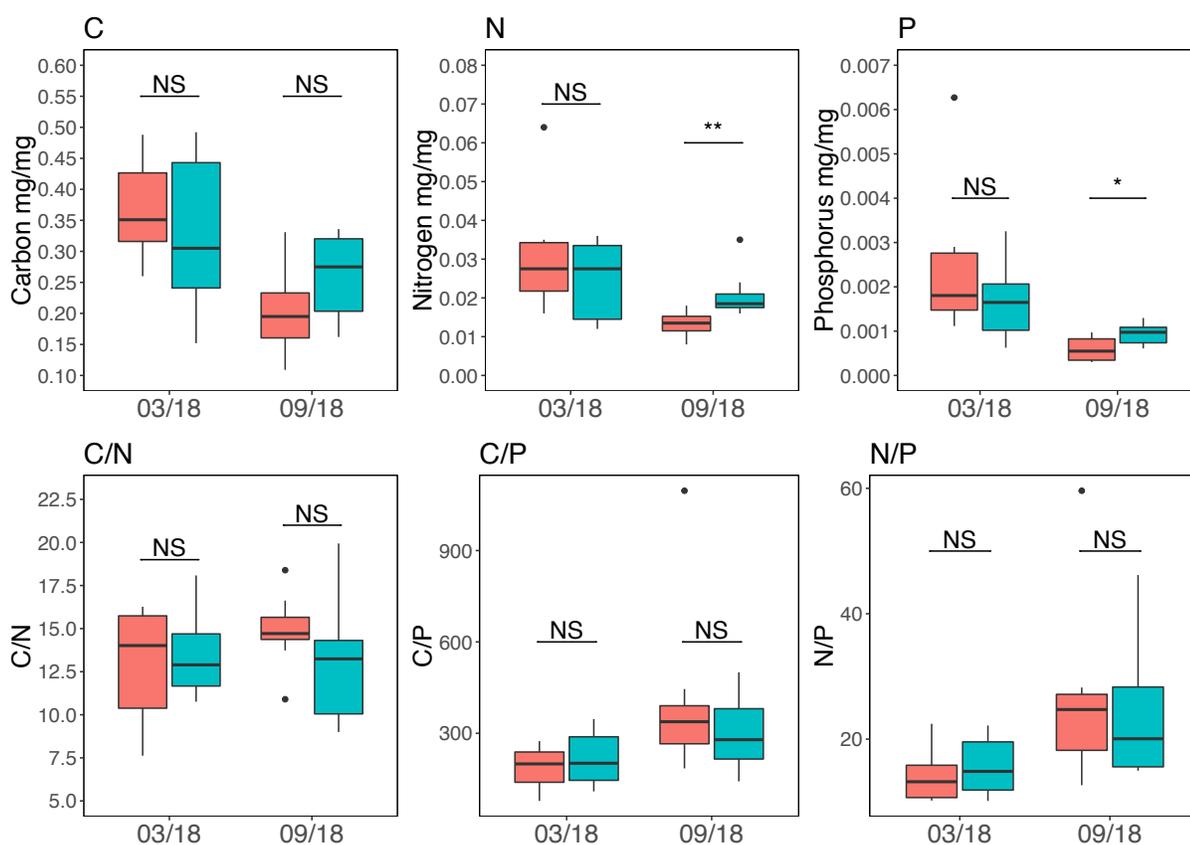
### 3.3.3 Biofilm

Le Tableau 10 indique la composition stœchiométrique moyenne en mars 2018 et en septembre 2018 en fonction de l'enrichissement.

**Tableau 10** Ratio C : N : P moyen du biofilm en fonction de l'enrichissement en mars et en septembre 2018

Date	Enrichissement	C : N : P
03/18	0	150 : 13 : 1
03/18	1	187 : 14 : 1
09/18	0	338 : 22 : 1
09/18	1	279 : 22 : 1

Contrairement au zooplancton, les teneurs en azote et en phosphore du biofilm changent significativement entre les lacs enrichis et non enrichis mais pas les ratios (Figure 29). La taille d'effet de l'azote et du phosphore est plus élevée dans les lacs enrichis avec des tailles d'effet respectives de 1,21 et 1,11. En revanche, les ratios ne sont pas significativement modifiés par la condition d'enrichissement.

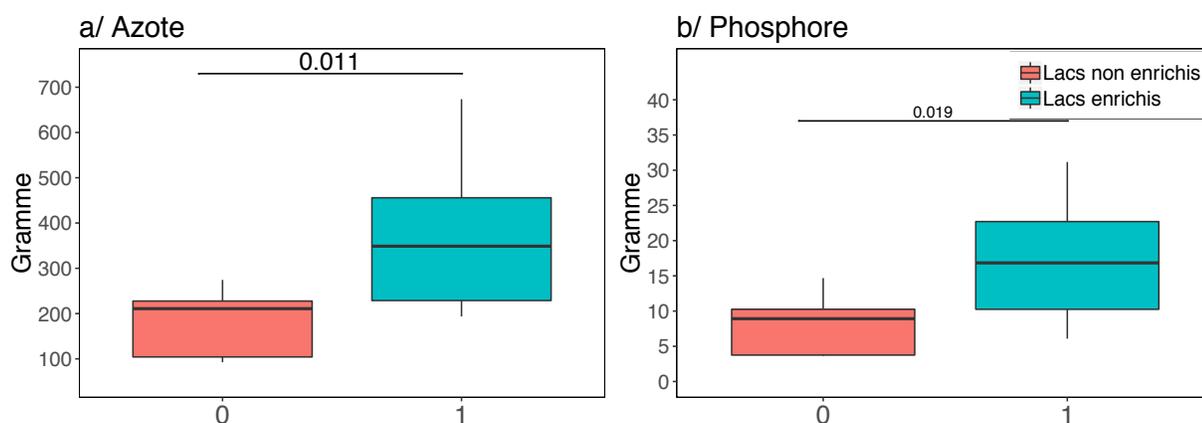


**Figure 29** Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) et de leurs ratios, présents dans le biofilm. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les quantités d'élément sont exprimées en milligramme d'élément par milligramme de matière sèche. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1

Les résultats présentés en Chapitre 2 montrent que l'enrichissement a favorisé un développement plus fort de la biomasse de biofilm.

A l'échelle du lac, l'enrichissement induit également une différence dans le stock d'azote et de phosphore piégé dans le biofilm (Figure 30). Le stock d'azote représente  $181,7 \pm 70,8$  g/lac (soit  $60,8 \pm 23,7$   $\mu\text{gN}/\text{cm}^2$ ) dans les lacs non enrichis et  $367,5 \pm 167,5$  g/lac (soit  $122,3 \pm 55,7$

$\mu\text{gN}/\text{cm}^2$ ) dans les lacs enrichis (moyenne  $\pm$  écart type). Le stock de phosphore représente  $8,0 \pm 4,0$  g/lac (soit  $2,7 \pm 1,3$   $\mu\text{gP}/\text{cm}^2$ ) dans les lacs non enrichis et  $17,4 \pm 9,2$  g/lac (soit  $5,8 \pm 3,1$   $\mu\text{gP}/\text{cm}^2$ ) dans les lacs enrichis.



**Figure 30** Stock d'azote (a) et de phosphore (b) en grammes présents dans le biofilm à l'échelle d'un lac. Les lacs non enrichis sont représentés en orange et les lacs enrichis en bleu.

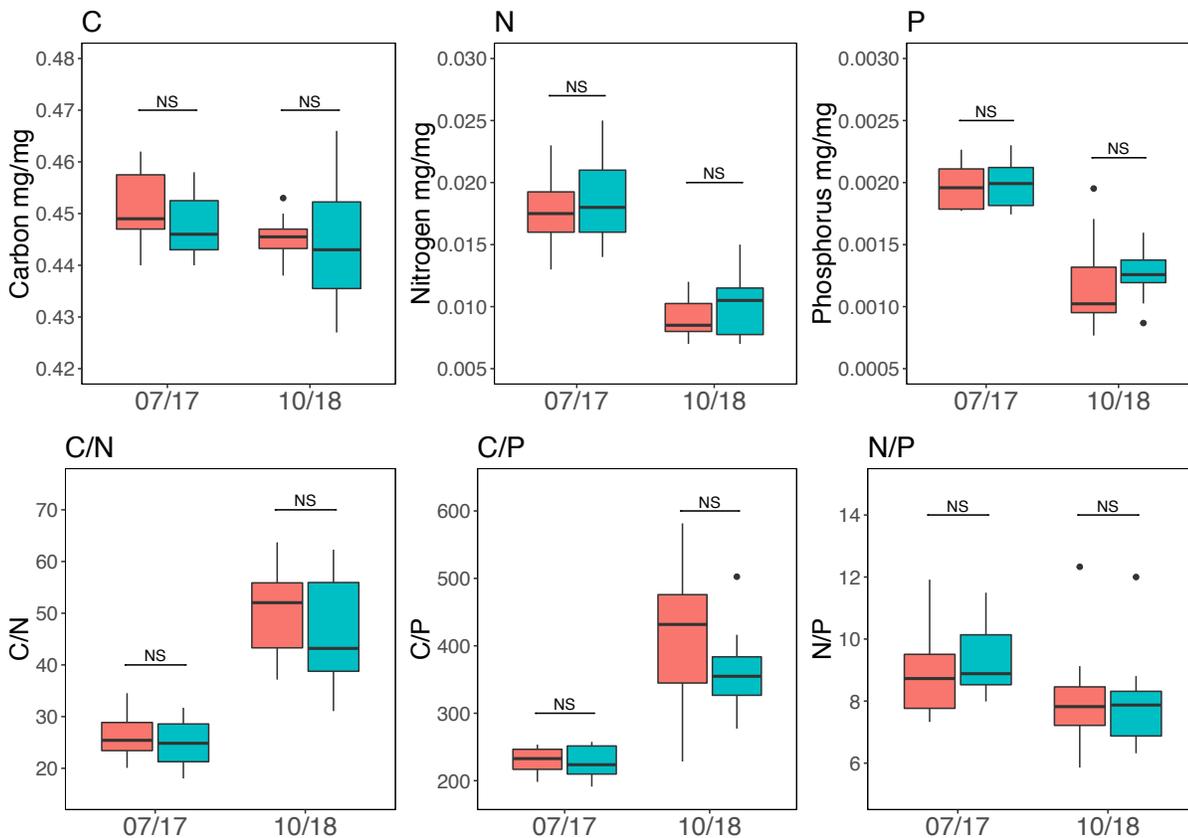
### 3.3.4 Macrophytes littoraux : feuilles et rhizomes

La composition stœchiométrique des feuilles de *Typha latifolia*, espèce majoritaire dans les zones littorales, est la suivante : Tableau 11.

**Tableau 11** Ratio C : N : P moyen des feuilles de *Typha latifolia* en fonction de l'enrichissement en juillet 2017 et en octobre 2018

Date	Enrichissement	C : N : P
07/17	0	229 : 9 : 1
07/17	1	225 : 9 : 1
10/18	0	374 : 8 : 1
10/18	1	350 : 8 : 1

Il s'avère que les taux de Carbone, Azote et Phosphore ne sont pas différents ( $p > 0,05$ ) dans les lacs enrichis et non enrichis (Figure 31) et ce même à l'automne 2018 (après la période d'ajout de nutriments). Les ratios C/N, C/P et N/P n'ont pas non plus été modifiés par l'ajout de nutriments dans les lacs enrichis. Dans les lacs, les feuilles de typha ne semblent donc pas voir leur stœchiométrie modifiée par l'ajout de nutriments. Les teneurs en azote et en phosphore trouvées dans nos analyses sont proches des études dosant ces éléments dans leurs tissus soit entre 1 et 2 % d'azote et 0,1 à 0,2% de phosphore (Ennabili et al. 1998, Álvarez and Bécares 2006).



**Figure 31** Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) et de leurs ratios, présents dans les feuilles de typha.. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1.

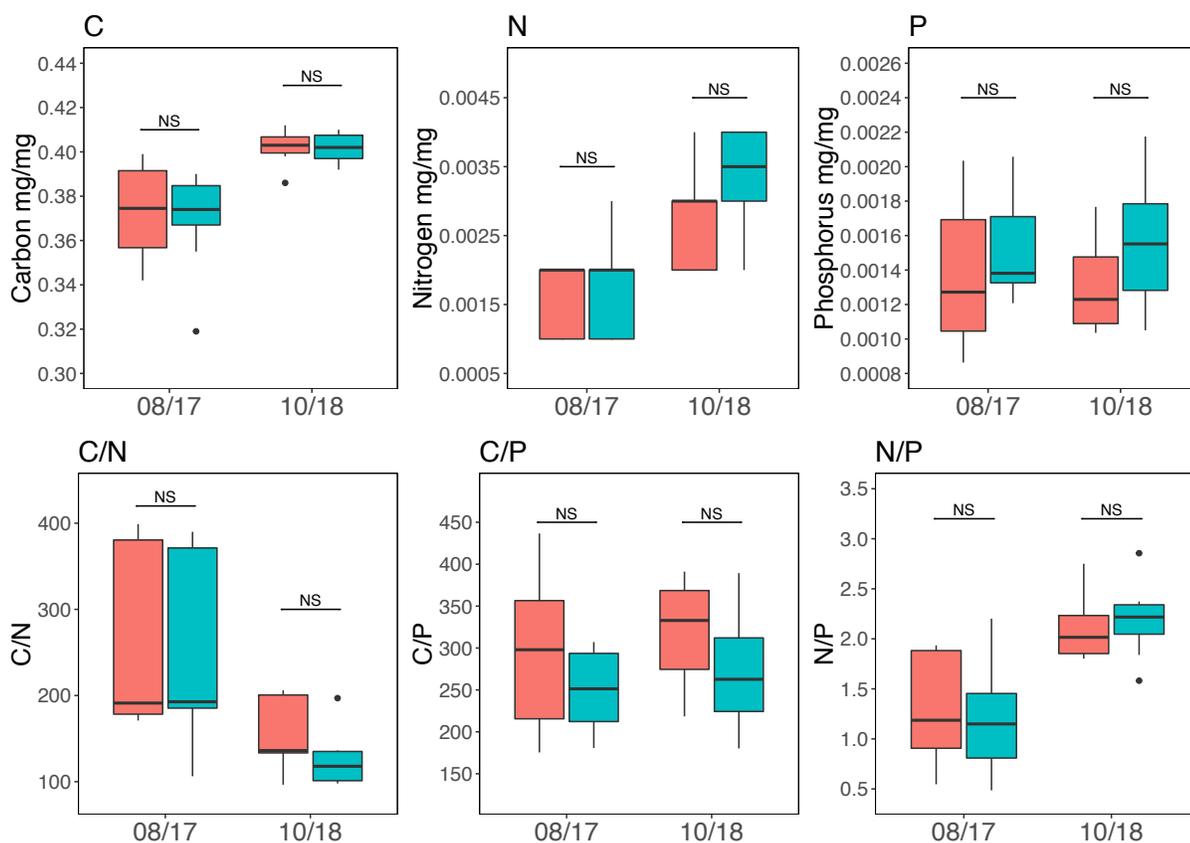
Le Tableau 12 indique la composition stœchiométrique moyenne des rhizomes en fonction de l'enrichissement.

**Tableau 12** Ratio C : N : P moyen des rhizomes de *Typha latifolia* en fonction de l'enrichissement en août 2017 et en octobre 2018

Date	Enrichissement	C : N : P
08/17	0	272 : 1 : 1
08/17	1	243 : 1 : 1
10/18	0	307 : 2 : 1
10/18	1	257 : 2 : 1

Les taux de Carbone, d'Azote et de Phosphore retrouvés dans les rhizomes de typha ne sont pas significativement différents ( $p > 0,05$ ) entre les lacs enrichis et non enrichis (Figure 32), ni en août 2017 (année sans ajout de nutriments) ni en octobre 2018 (ajout de nutriments à l'été 2018). Les

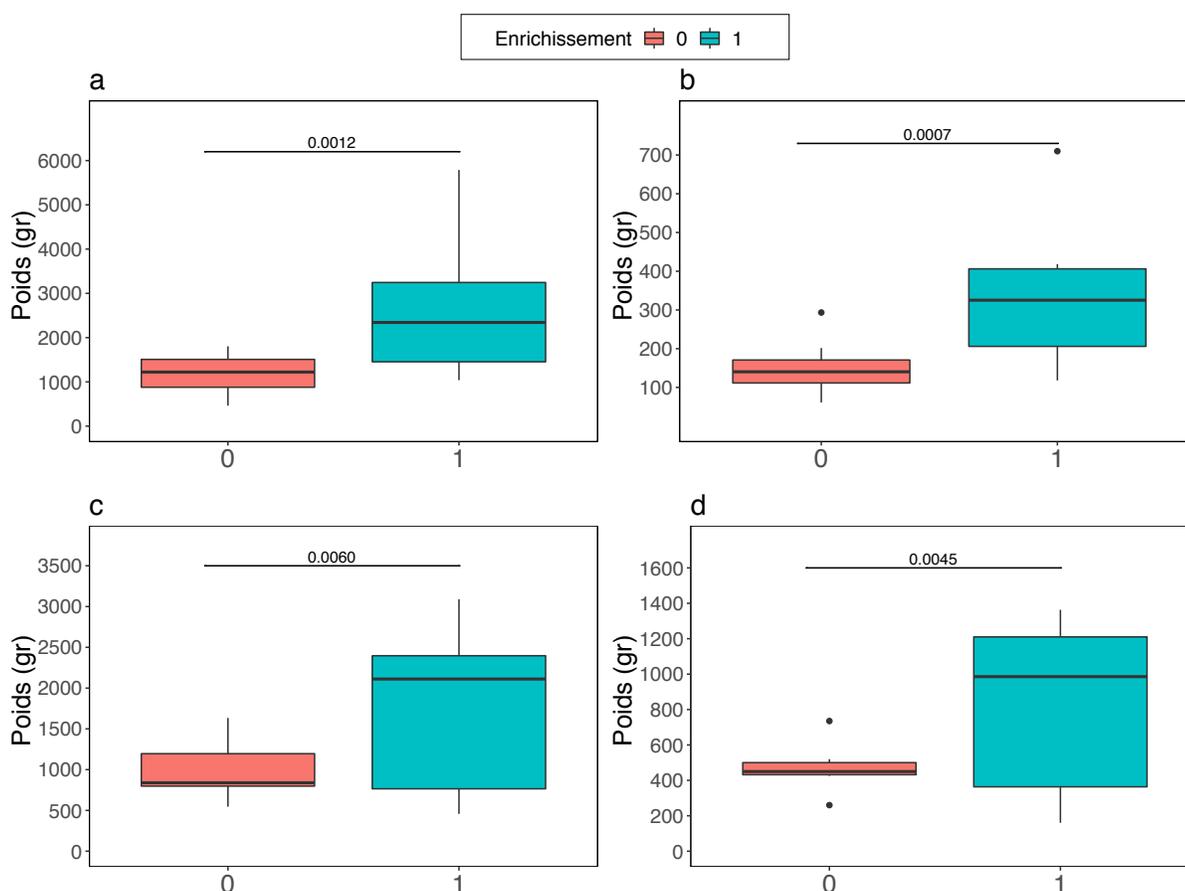
ratio C/N, C/P et N/P ne sont pas non plus différents entre les lacs enrichis et non enrichis. On observe que le taux d'azote est plus élevé en octobre qu'en août alors qu'il change peu pour le phosphore, alors que dans le même temps la baisse d'azote et de phosphore est de la même ampleur dans les feuilles. Les rhizomes semblent donc être des tissus de réserves d'azote comme cela a été montré auparavant (Davis and van der Valk 1983, Martín and Fernández 1992).



**Figure 32** Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) et leurs ratios, présents dans les rhizomes de typha. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1.

En ce qui concerne le stock moyen de nutriments que représente le genre *Typha* à l'échelle du lac en octobre 2018, il s'avère que l'enrichissement induit une différence dans le stock d'azote et de phosphore dans les lacs à la fois dans les parties émergées et dans les parties immergées (les rhizomes) (Figure 33). Les analyses montrent un stock d'azote des parties émergées de  $588,2 \pm 229,7$  g/lac dans les lacs non enrichis et un stock de  $1363,7 \pm 836,9$  g/lac dans les lacs enrichis (moyenne  $\pm$  écart type). Pour le phosphore des parties émergées, les analyses montrent un stock de  $167,2 \pm 91,3$  g/lac dans les lacs enrichis et  $75,3 \pm 35,1$  g/lac dans les lacs non enrichis. Pour les

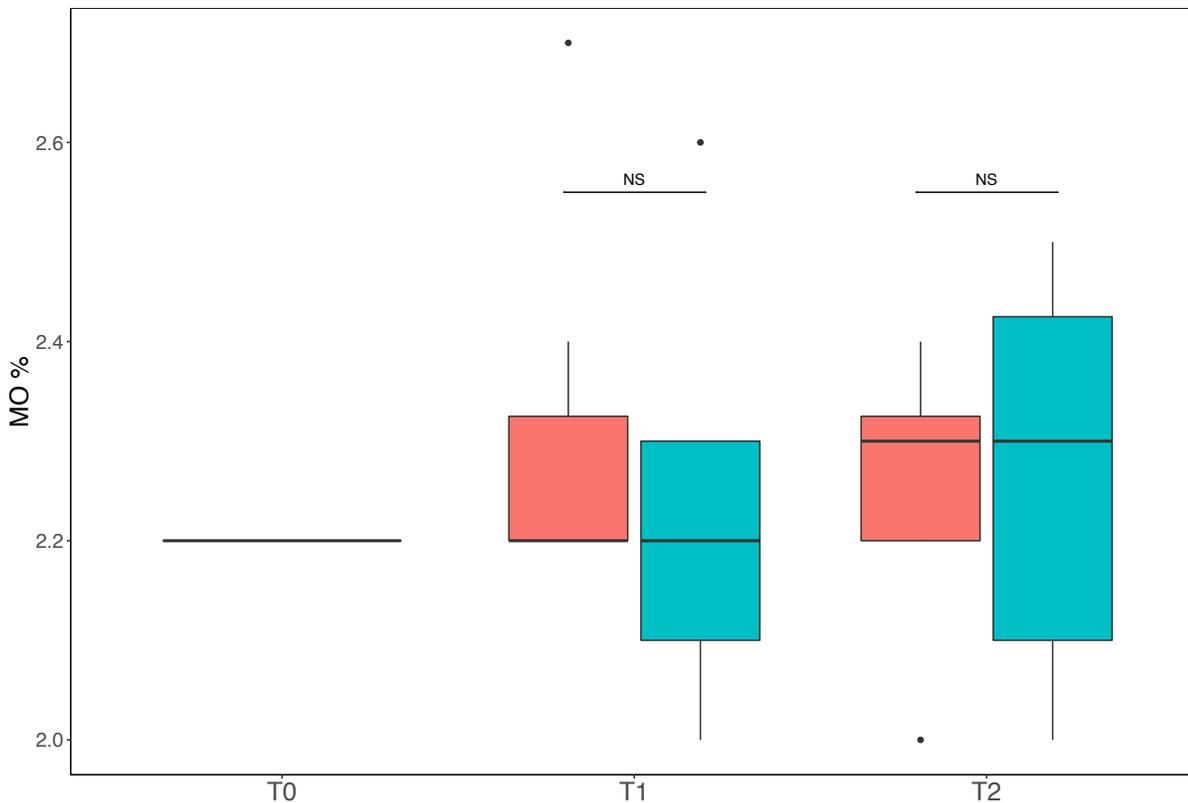
parties immergées (rhizomes), les analyses montrent des stocks respectifs pour les lacs non enrichis et enrichis de  $499,6 \pm 178,5$  g/lac et de  $899,9 \pm 511,3$  g/lac de N ainsi que de  $235,5 \pm 64,6$  g/lac et de  $417,7 \pm 228,4$  g/lac de P.



**Figure 33** Stock d'azote (a) et de phosphore (b) des parties émergées et stock d'azote (c) et de phosphore (d) des parties immergées (rhizome) en grammes présents dans les *Typha* à l'échelle d'un lac. Les lacs non enrichis sont représentés en orange et les lacs enrichis en bleu.

### 3.3.5 Sédiments littoraux

L'analyse du taux matière organique des sédiments n'a pas montré d'augmentation due à l'ajout de nutriments ni en mai 2018 ni en octobre 2018 (Figure 34). Ce taux n'est d'ailleurs pas différent du point de référence (substrat resté en tas et utilisé pour réaliser les zones littorales en 2014).

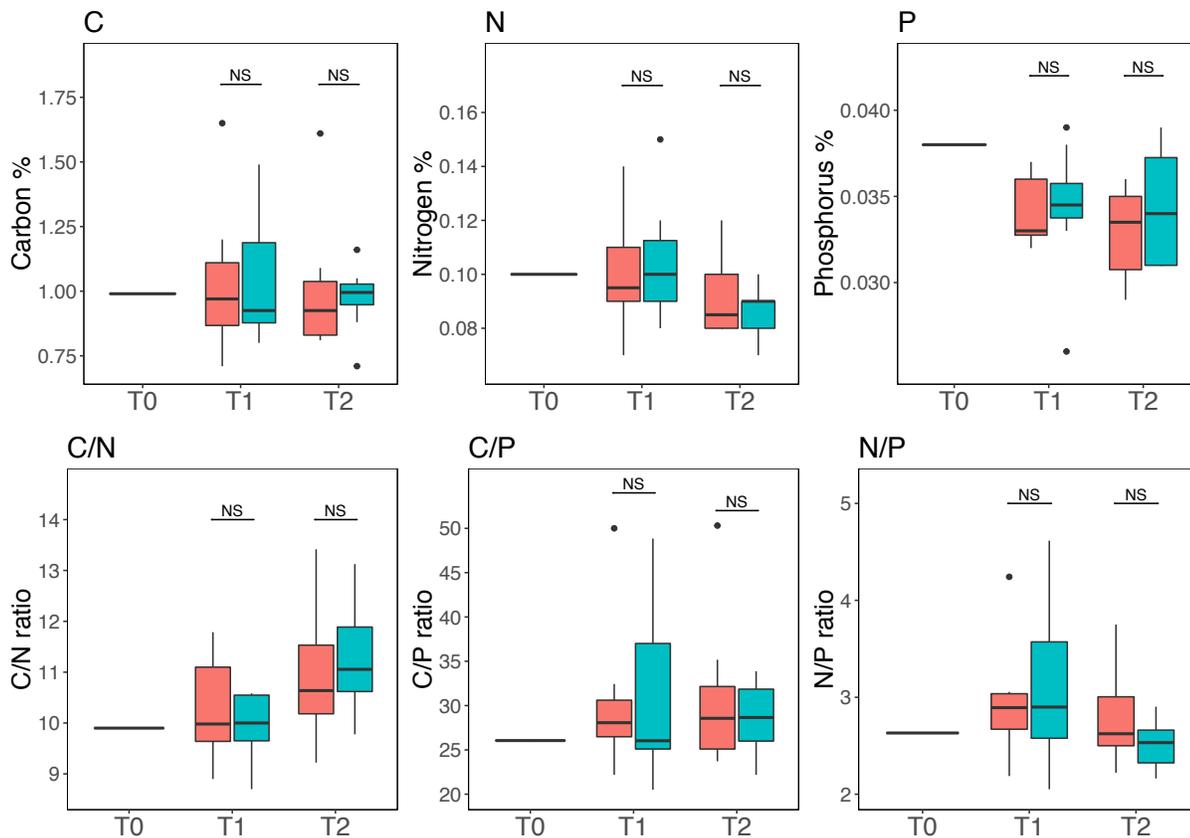


**Figure 34** Boxplot des quantités de matière organique présent dans le sédiment des zones littorales. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Le T0 représente la terre restée en tas qui a servi de sédiment et qui a été analysée au même moment, T1 sont les sédiments prélevés en Mai 2018 et T2 les sédiments prélevés en Octobre 2018. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1.

Les dosages réalisés en date T1 et T2 montrent que le taux de Carbone, Phosphore et d'Azote n'est pas modifié ( $p > 0,05$ ) si l'on compare au T0. Les taux de Carbone, Azote et Phosphore de la terre utilisée comme sédiment des zones littorales n'ont donc pas changé du fait d'être dans les lacs enrichis ou non comparativement à la terre restée en tas sur la plateforme d'étude.

Les taux de Carbone, Azote et Phosphore ne diffèrent pas significativement entre les lacs enrichis et non enrichis (Figure 35), que ce soit en T1 (mai 2018, avant l'enrichissement) ou en T2 (octobre 2018, après enrichissement). Les ratios ne sont pas non plus différents entre les lacs enrichis et non enrichis aux deux dates de prélèvements in situ (T1 et T2).

La teneur en Carbone, Azote et Phosphore du sédiment littoral ainsi que leurs ratios et le taux de matière organique n'est donc pas modifié par la condition d'enrichissement.



**Figure 35** Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P), et de leurs ratios, présents dans le sédiment des zones littorales. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Le T0 représente la terre restée en tas qui a servi de sédiment et qui a été analysée au même moment, T1 sont les sédiments prélevés en Mai 2018 et T2 les sédiments prélevés en Octobre 2018. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1.

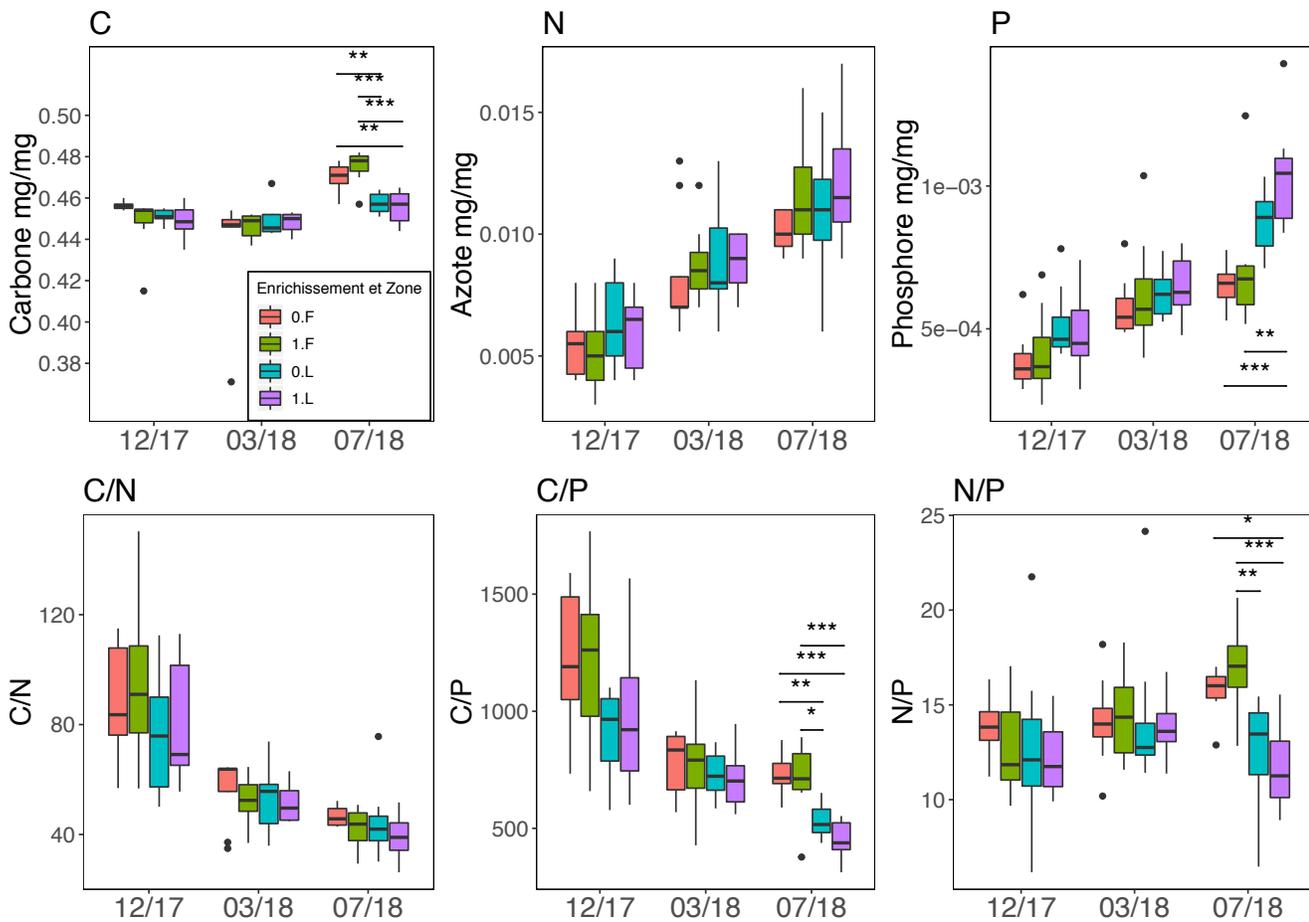
### 3.3.6 Dégradation *typha latifolia*

Les résultats stœchiométriques présentés ci-dessous relatifs à l'expérience de vitesse de dégradation présentée en partie 2.2.1 et dont les résultats de vitesse de dégradation sont présentés en partie 3.2.1.

Les taux d'azote et de phosphore par unité de masse semblent augmenter progressivement alors que la teneur en carbone semble rester plus stable (Figure 36). Cependant, les analyses statistiques des taux et ratios d'éléments ne révèlent aucune différence significative dans la stœchiométrie des feuilles de typhas entre les lacs enrichis et non enrichis, ni entre la zone profonde et la zone littorale (peu profonde) pour les deux premières dates (décembre 2017 et

mars 2018, Figure 36). En revanche, pour la troisième date (juillet 2018), des différences significatives sont présentes sur les taux de carbone et de phosphore. Cela se traduit par un ratio C/P et N/P significativement plus élevé dans la zone profonde en juillet 2018.

L'ajout de nutriments (Azote et Phosphore) à partir de du 24 mai 2018 n'entraîne pas de changement entre la composition dans les lacs enrichis et non enrichis, seul des différences dues aux zones profondes (benthiques) et peu profondes (littorales) sont observées (Figure 36).



**Figure 36** Boxplot des taux de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) ainsi que leurs ratio. La légende est présentée à l'intérieur du graphique du Carbone (C), le orange correspond aux lacs en zone profonde (F) non enrichis (0), le vert aux lacs en zone profonde (F) enrichis (1), le bleu aux lacs en zone peu profonde (L) littorale non enrichis (0) et en violet les lacs en zone peu profonde (L) littorale enrichis (1). Les p-value sont indiquées uniquement pour la date 3 (07/18) quand les interactions sont significatives ( $p < 0,05$ ) selon les codes suivants : 0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1.

## 4. Discussion

L'ensemble des suivis et expérimentations décrits dans ce chapitre semble indiquer que les phases d'enrichissement n'ont modifié que marginalement ou de façon temporaire les paramètres biogéochimiques (i.e. chlorophylle, turbidité, oxygène) ainsi que la stœchiométrie des compartiments biotiques étudiés, à l'exception des macrophytes des zones littorales et du biofilm.

L'abaissement d'oxygène observé en été dans les lacs au sein de la couche profonde (2,5m) n'est pas influencé par l'enrichissement en nutriments. Cette baisse de niveau d'oxygène est un phénomène saisonnier classique dans les milieux aquatiques (Nürnberg 2004). L'enrichissement de 2018 entraîne une augmentation ponctuelle du taux de chlorophylle. Cependant, cette hausse disparaît peu après l'enrichissement, soit en raison d'une régulation du phytoplancton par les niveaux trophiques supérieurs, soit en raison de la concurrence des macrophytes littoraux et du biofilm (qui ont une biomasse plus importante en condition enrichie cf chapitre 2).

La corrélation négative turbidité – oxygène en zone profonde pourrait indiquer que les producteurs primaires benthiques ne reçoivent plus de lumière et entrent en dégradation ce qui consomme de l'oxygène. Ce phénomène est alors couplé à la stratification de l'eau par la chaleur ce qui accentue les phénomènes de baisse d'oxygène dans la zone profonde. On observe également une plus faible corrélation entre la chlorophylle a et l'oxygène qu'entre la turbidité et l'oxygène, cela pourrait s'expliquer par le fait que le taux de chlorophylle ne représente qu'une partie de la production primaire et qu'à certaines périodes, la turbidité représente mieux la totalité de la production primaire. Les effets de l'enrichissement sur le compartiment pélagique restent très limités et sont de courtes durées quand ils sont significatifs.

Les ajouts de nutriments étaient supposés rendre le milieu eutrophe. Par conséquent, la faiblesse des effets sur la chaîne pélagique observée nous a interpellé. En effet, la faible réaction du niveau pélagique nous a questionné quant à la localisation des nutriments dans le réseau de notre système aquatique. L'approche stœchiométrique utilisée, couplée à une quantification de biomasse des producteurs primaires non pélagiques nous a permis d'apporter une réponse permettant de fortement supposer que ces producteurs primaires ont capté une grande partie des ajouts réalisés jusqu'à présent.

Parmi les différents composants du réseau trophique où une analyse stœchiométrique a été réalisée, uniquement le ratio N/P du phytoplancton et la quantité d'azote et de phosphore du biofilm ont été modifiés. Ces résultats tendent à rejoindre ceux de (Danger et al. 2009) qui ont montré que des modifications de la structure du réseau peuvent induire des changements de composition en nutriments du biofilm. Dans notre cas, l'enrichissement en nutriments a uniquement modifié la composition de ce compartiment trophique et du ratio du phytoplancton. Le changement de ratio N/P du phytoplancton rejoint les travaux de (Klausmeier et al. 2004) qui expliquent qu'en cas d'une limitation en N ou P, l'absorption du nutriment non limitant continue ce qui entraîne une déviation du ratio N/P optimal (27,7) du phytoplancton. Les ratios N/P du phytoplancton que nous obtenons (lac non enrichi = 12 et lac enrichi = 10) sont assez éloignés de cette référence mais bien plus proches du ratio N/P = 16 de Redfield, souvent pris en référence (Heaney and Droop 1985).

Dans les zones littorales, la composition des feuilles ou des rhizomes de *Typha latifolia* n'est pas modifiée par l'ajout de nutriments contrairement à ce qui a été décrit pour les espèces *Egeria densa*, *Typha domingensis*, *Schoenoplectus validus* (Feijoo et al. 1996, Greenway 1997). Cependant, dans notre cas, la quantité de nutriments stockée par la biomasse de biofilm et de macrophytes littoraux est influencée par l'enrichissement. En effet, la biomasse rapportée à la composition en azote et en phosphore fait de ces deux compartiments biotiques des puits à nutriments. En condition non enrichie, la biomasse cumulée du biofilm et des typhas représente  $319 \pm 104$  g de P et  $1269 \pm 479$  g de N alors qu'elle est de  $602 \pm 329$  g de P et  $2631 \pm 1515$  g de N en condition enrichie. Cela représente donc un delta de  $283 \pm 225$  g de P et  $1362 \pm 1036$  g de N. L'enrichissement de l'été 2018 a par exemple apporté 67g de P et 670g de N par lac, ce qui est moins que le delta observé, l'enrichissement est donc fortement compensé par le stock potentiel du biofilm et des typhas dans les lacs.

Sur une même surface la plante *Typha latifolia* peut donc avoir une biomasse plus importante sous l'influence d'ajouts de nutriments. Par ce mécanisme, sur une même surface, le *Typha latifolia* peut, pour une stœchiométrie équivalente, stocker une quantité de N et P plus importante. Ces résultats donnent une estimation du stock de nutriments que peuvent représenter les producteurs primaires non pélagiques. Les lacs étant récents, une dynamique de croissance du biofilm et de l'importance du *Typha* dans les zones littorales s'est opérée au cours de ces trois années de thèse. Lorsque les producteurs primaires auront atteint un état stable et

leurs capacités maximales de stockage, l'effet des ajouts de nutriments devrait être potentiellement plus fort sur la chaîne pélagique.

En revanche, la vitesse de dégradation des feuilles de *Typha latifolia* n'a pas été influencée par l'enrichissement, contrairement aux résultats de (Greig et al. 2012). Cependant un effet de la zone (profonde benthique ou peu profonde littorale) a été observé. Aucun effet de la taille de maille n'a été relevé sur la vitesse de dégradation, ce qui impliquerait que les macrodécomposeurs ne participent pas à augmenter la vitesse de dégradation. Les macrodécomposeurs sont peut être trop consommés par les poissons ou on subit trop fortement l'effet des baisses des teneurs en oxygène (Ekau et al. 2010). Par contre, la dégradation a été plus rapide en zone littorale qu'en zone benthique profonde. Ce qui pourrait s'expliquer par des conditions différentes de température et d'oxygène mais également par une quantité de matière organique plus importante dans la zone littorale qui pourrait avoir un effet bénéfique sur la vitesse de dégradation.

Les paternes d'utilisation des 31 substrats des Ecoplates™ Biolog par les bactéries présentes dans le milieu n'ont pas montré d'influence majeure de la condition d'enrichissement. Regroupés en 6 familles, les substrats ont montré plus de différences d'activité en fonction de la zone (benthique ou pélagique). Nous pouvons noter que la condition d'enrichissement induit quelques différences en zone benthique alors que l'activité des différentes familles est très similaire en zone littorale quelque soit la condition d'enrichissement. En zone benthique, l'enrichissement a tendance à favoriser l'activité de la famille des Amines et des Polymères. L'utilisation préférentielle des Polymères dans les conditions enrichies en Azote et en Phosphore pourrait s'expliquer par une matière organique dissoute d'un poids moléculaire plus élevé et moins susceptible aux attaques microbiennes (Leflaive et al. 2008). L'utilisation des sources des familles reste malgré tout plus différenciée en zone benthique qu'en zone littorale. Les conditions, de lumières, de disponibilité d'oxygène et de qualité de matière organique (matière plus facilement dégradable en zone benthique) sont les causes les plus probables.

Une caractérisation des OTU (Operational Taxonomic Unit) des communautés bactériennes participants à la dégradation de la matière organique sous des conditions différentielles d'enrichissements en nutriments et dans deux zones (benthique et littorale) pourrait permettre de mieux comprendre si ces facteurs influencent la diversité fonctionnelle.

Concernant le biofilm, nos résultats indiquent que, sous l'influence de nutriments la biomasse développée est plus importante (Chapitre 2) mais la stœchiométrie est également modifiée. Les valeurs en phosphore par exemple, sont de  $2,7 \pm 1,3 \mu\text{gP}/\text{cm}^2$  dans les lacs non enrichis et de  $5,8 \pm 3,1 \mu\text{gP}/\text{cm}^2$  dans les lacs enrichis. L'enrichissement induit donc des niveaux de nutriments légèrement plus élevés que ce qui a été trouvé expérimentalement ( $3,6 \pm 0,5 \mu\text{gP}/\text{cm}^2$ ) dans une étude précédente en condition enrichie (Danger et al. 2009).

Les producteurs primaires non pélagiques (macrophytes littoraux et biofilm) ont, dans notre cas, montrés de fortes capacités de stockage de nutriments (N et P). La forte progression de ces deux compartiments (colonisation de leur milieu respectif) au cours des dernières années s'explique par leur mise en eau récente (en 2014). Ces producteurs primaires ont donc fortement concurrencé la chaîne pélagique sur la ressource en nutriments. Ce qui peut expliquer que les taux de chlorophylle n'aient été modifiés que sur des périodes assez courtes. Ces producteurs primaires, notamment les macrophytes littoraux sont arrivés à un stade de forte colonisation de leur espace. Nous pouvons donc supposer qu'au cours des prochaines années le recyclage des nutriments, immobilisés dans cette biomasse, couplé aux futurs ajouts anthropiques de nutriments pourrait créer une très forte disponibilité en ressources dans le compartiment pélagique et induire des effets importants sur ce compartiment. D'autant plus que les macrophytes ont la possibilité de mobiliser les nutriments présents dans le sédiment dans leurs tissus (qui se retrouvent ensuite dans la litière) (Barko and James 2011). Malgré tout, le rôle des macrophytes émergés dans le cycle des nutriments est encore trop peu pris en compte et souvent sous évalué dans les études des écosystèmes aquatiques d'eau douce.

La stœchiométrie sur les différents compartiments écosystémiques couplée à une quantification de biomasse nous a permis de mieux comprendre le rôle des producteurs primaires non pélagiques dans la captation des nutriments et sur la concurrence qu'ils exercent sur la chaîne pélagique. Une quantification des éléments présents dans le benthos (sédimentation des excréments du zooplancton et des poissons Vanni 2002) et dans les autres producteurs primaires (tel que les joncs présents dans les zones littorales ou encore les algues filamenteuses saisonnières) pourrait permettre d'apporter plus de précisions quant aux effets de l'ajout de nutriments sur ces autres maillons de l'écosystème. Un dosage au cours de la saison sur les différentes parties (feuilles, tiges, rhizomes et inflorescence) de la plante *Typha latifolia* pourrait permettre de mieux quantifier le rôle des rhizomes en tant que tissus de stockage. Ce dosage

pourrait également permettre de mettre en évidence les périodes où le *Typha latifolia* absorbe le plus de nutriments et ainsi de mieux caractériser les périodes où elle concurrence les autres producteurs primaires.

Dans nos écosystèmes, une prise en compte du couplage entre les différentes zones (pélagiques, benthiques et littorales) apparaît comme incontournable pour comprendre pourquoi les multiples ajouts de nutriments n'ont eu que peu d'effets sur la chaîne pélagique.

# Discussion générale

## 1. Effets des forçages top-down et bottom-up

Parmi les différentes hypothèses liées aux interactions trophiques dans les écosystèmes, celle de la cascade trophique a une importance majeure. Elle fut initialement proposée par Hairston, Smith et Slobodkin (Hairston et al. 1960) et détaillée ensuite par Oksanen (Oksanen et al. 1981). La théorie des cascades trophiques prédit que la présence d'un prédateur carnivore réduit l'abondance des herbivores entraînant ainsi un relâchement de la pression de prédation sur les producteurs primaires, dont l'abondance tend alors à augmenter. Les résultats de l'expérience en mésocosmes présentés en chapitre 1 sont en accord avec cette théorie. Ces résultats ont démontré que la présence de prédateurs zooplanctivores réduisait significativement la densité du zooplancton, notamment des taxons ayant la plus grande taille corporelle, menant à une augmentation significative de l'abondance du phytoplancton.

De plus, l'approche expérimentale utilisée dans le chapitre 1 a permis de mettre en lumière une partie des mécanismes sous-tendant les interactions proies-prédateurs dans les écosystèmes aquatiques. Ainsi, j'ai mis en évidence que pour une biomasse équivalente, les perches impactent plus fortement la communauté de zooplancton que les gardons ce qui induit également une plus forte cascade trophique deux fois plus forte pour les perches que pour les gardons. Cela s'explique en partie par les traits des prédateurs et des proies. La prise en compte de combinaisons de traits spécifiques, comme la taille corporelle des taxons planctoniques couplée à des types de comportements anti-prédateurs du zooplancton, permet de prédire les abondances du zooplancton en présence de des deux types de prédateurs avec une meilleure précision qu'en tenant seulement compte de la taille corporelle. La taxonomie, comme indicateur de la phylogénie est également un bon prédicteur de la réponse numérique du zooplancton aux poissons et permet d'inclure les spécificités relatives aux espèces prédatées autres que la taille corporelle et les comportements anti-prédateurs seuls ne suffisent à expliquer.

L'obtention des informations sur la taxonomie n'est pas toujours aisée ou même réalisable notamment pour le zooplancton, car les identifications sont techniques, longues et parfois compliquées. Elle est cependant nécessaire pour assigner un organisme dans des catégories de

comportements anti-prédation via la littérature. En effet, la taxonomie notamment quand elle est couplée à une prise en compte de la taille due aux stades de développement, permet de tenir compte des différences de traits (que la taille et le comportement n'incluent pas) auxquels les processus d'évolution ont abouti (Rall et al. 2011). En ce qui concerne le zooplancton, le niveau du genre est un niveau de précision suffisant pour mieux prédire les interactions au sein d'un réseau trophique que la taille et le comportement ensemble. Même le niveau taxonomique de la famille de la proie accompagné d'informations sur le stade de développement (nauplii ou adulte) permet de caractériser les interactions trophiques à un meilleur niveau que la taille et le comportement. Les technologies récentes dans l'acquisition d'informations taxonomiques pour le zooplancton comme le FlowCam® (machine de reconnaissance automatisée du zooplancton) permettent d'obtenir des données de plus en plus qualitatives (résultats quasi équivalent aux comptages manuels avec taxons standards (Kydd et al. 2018)) qui, associées aux stades de développement du zooplancton pourraient permettre de déterminer correctement la structure des réseaux trophiques aquatiques.

L'expérience en mésocosmes pélagiques présentée en Chapitre 1 a permis de tester l'effet de deux types de prédateurs sur les effets en cascades et sur les abondances et la taille du zooplancton. Cette approche en enceinte de taille relativement petite a pour avantage de permettre la réalisation d'expérimentations très contrôlées, fréquemment échantillonnées, afin de suivre les mécanismes fins qui participent à la structuration du réseau trophique. Ce jeu de données m'a également permis de pouvoir analyser les effets top-down des prédateurs sur la structure du réseau trophique que je n'ai pu prendre en compte lors de mes expériences dans les lacs PLANAQUA. En effet, du fait de la mort des brochets suites aux introductions répétées dans le dispositif expérimental des lacs, seul l'effet des nutriments a pu être testé.

Mes travaux rapportés en chapitres 2 et 3 s'intéressent aux effets bottom-up induits par l'ajout de phosphore et d'azote sur la structure et le fonctionnement des lacs de la plateforme expérimentale PLANAQUA.

L'effet de l'enrichissement observé ne se conforme pas aux effets prédits par les théories majeures (Exploitation Ecosystem Hypothesis (EEH), Trophic Cascade Hypothesis, Bottom-up : Top-down hypothesis Oksanen et al. 1981, Carpenter et al. 1985, McQueen et al. 1986). (Oksanen et al. 1981) prédisent, par exemple, que l'ajout de nutriments devrait favoriser l'établissement de

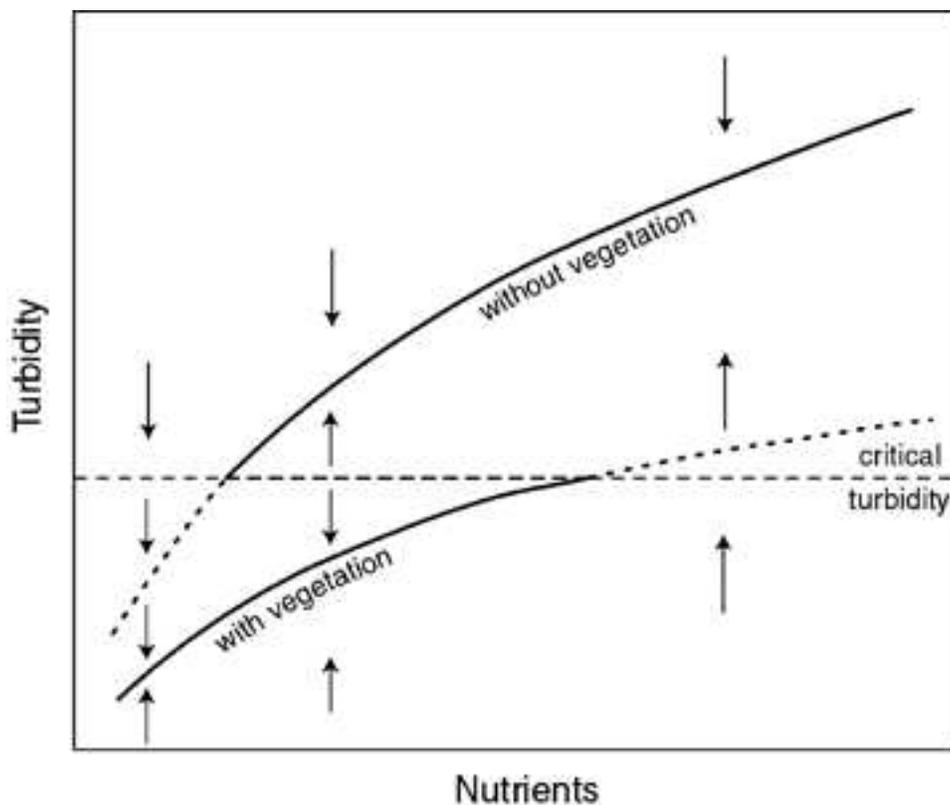
prédateurs de sommet de chaîne. Or, les brochets ont disparu aussi bien dans les enrichis que dans les lacs non enrichis, probablement par l'effet d'autres facteurs limitants que l'enrichissement (voir ci-dessous). Notons tout de même que le nombre des juvéniles de perches a été plus important dans les lacs enrichis, ce qui peut être considéré comme un effet ascendant sur la chaîne pélagique. D'autres théories considèrent plusieurs chaînes connectées par des ressources communes (nutriments) et, au sommet, par des prédateurs généralistes (Polis and Strong 1996, Wollrab et al. 2012). Dans ce type de configuration, l'ajout de nutriments peut faciliter l'établissement d'un prédateur de sommet de réseau dans une chaîne qui, en retour, peut induire des effets en cascade dans une autre chaîne. Cependant, dans mon expérimentation, l'enrichissement n'a pas permis le maintien du prédateur de sommet de réseau (le brochet). Malgré deux introductions en 2017 et 2018, aucun brochet n'a été recapturé dans les lacs. Cela pourrait s'expliquer par un milieu trop petit (nombre de proies insuffisant dans la gamme de taille de chasse, manque d'espace) (Post et al. 2000) ou un habitat inadapté au comportement de chasse du brochet (e.g. absence de cachette pour la chasse). Il est également possible qu'une turbidité potentiellement trop élevée diminue la détection des proies (Skov et al. 2007). De même, la quantité de proies de la gamme de taille de préférentielles du brochet a pu être insuffisant pour qu'ils puissent se maintenir à moyen terme (Craig 2008). Je n'ai par conséquent pas pris en compte l'effet des brochets comme traitement dans les lacs PLANAQUA.

L'enrichissement a favorisé des abondances et des biomasses supérieures des juvéniles de perches au détriment des juvéniles de gardons, la théorie EEH est donc validée pour les juvéniles de perches mais il faut noter que les biomasses totales de perches n'ont pas été modifiées. La base de la chaîne trophique n'a été que peu modifiée, de légères augmentations du taux de chlorophylle ont été enregistrées uniquement au moment des ajouts de nutriments. Cette augmentation n'est vraisemblablement pas un effet d'une cascade trophique (qui serait sur un temps plus long) mais plutôt un délai avant lequel les niveaux trophiques supérieurs consomment le phytoplancton.

En revanche, l'utilisation de la stœchiométrie couplée à une approche quantitative a permis de mettre en évidence que les plantes des zones littorales et notamment le *Typha latifolia* ainsi que les biofilms représentent un important stock de nutriments. Le *Typha* a augmenté sa biomasse en conditions enrichies mais sa stœchiométrie est restée inchangée. Les biofilms ont

quant à eux augmenté à la fois leur teneur en azote et phosphore et également leur biomasse en condition enrichie. A l'échelle d'un lac, les macrophytes et les biofilms représentent un stock en nutriments conséquent capable d'absorber des apports importants en nutriments. En condition non enrichie, la biomasse cumulée du biofilm et des typhas représente deux fois plus important d'azote et de phosphore que celle des lacs non enrichis. Le delta de stock de nutriments entre les lacs enrichis et non enrichis est de  $283 \pm 225$  g de P et  $1362 \pm 1036$  g de N. L'enrichissement de l'été 2018 a par exemple apporté 67g de P et 670g de N par lac, ce qui est moins que le delta observé, l'enrichissement a donc été totalement absorbé par le biofilm et les typhas dans les lacs. On peut même supposer que les zones littorales et les biofilms ont potentiellement fixés de l'azote atmosphérique au vu des différences entre les ajouts réalisés en 2018 et les stocks présents. La fixation d'azote atmosphérique par la rhizosphère des *Typha latifolia* est en effet attestée (Biesboer 1984, Eckardt and Biesboer 1988). Les cyanobactéries présentes dans les biofilms ont également la possibilité de fixer de l'azote atmosphérique notamment quand les intrants sont uniquement en phosphore (ce qui a été le cas en 2015 et 2016) (Lundgren 1978, Scott et al. 2005).

Ces résultats relatifs aux capacités des macrophytes d'absorber une forte quantité de nutriments et limitant les effets sur le compartiment pélagique rejoignent la théorie des états stables alternatifs en lacs peu profonds. Cette théorie prévoit que les macrophytes absorbent les nutriments et le milieu reste inchangé jusqu'à un point de bascule où le système devient dominé par le phytoplancton car la turbidité trop forte empêche les macrophytes immergés d'agir en tant que puits de nutriments (Scheffer et al. 1993, Figure 37). Seulement, dans notre cas, les macrophytes sont en grande partie émergés et ne sont donc pas pénalisés par une augmentation de la turbidité. Ils pourraient donc continuer de stocker des nutriments sans que le changement d'état n'apparaisse rapidement comme dans le cas de macrophytes submergés.



**Figure 37 Etats stables alternatifs de la turbidité liée à la densité en phytoplancton, et causée par la disparition de la végétation submergée lorsqu'une turbidité critique est dépassée. Les flèches indiquent la direction du changement lorsque le système n'est pas dans l'un des deux états stables alternatifs. D'après (Scheffer et al. 1993)**

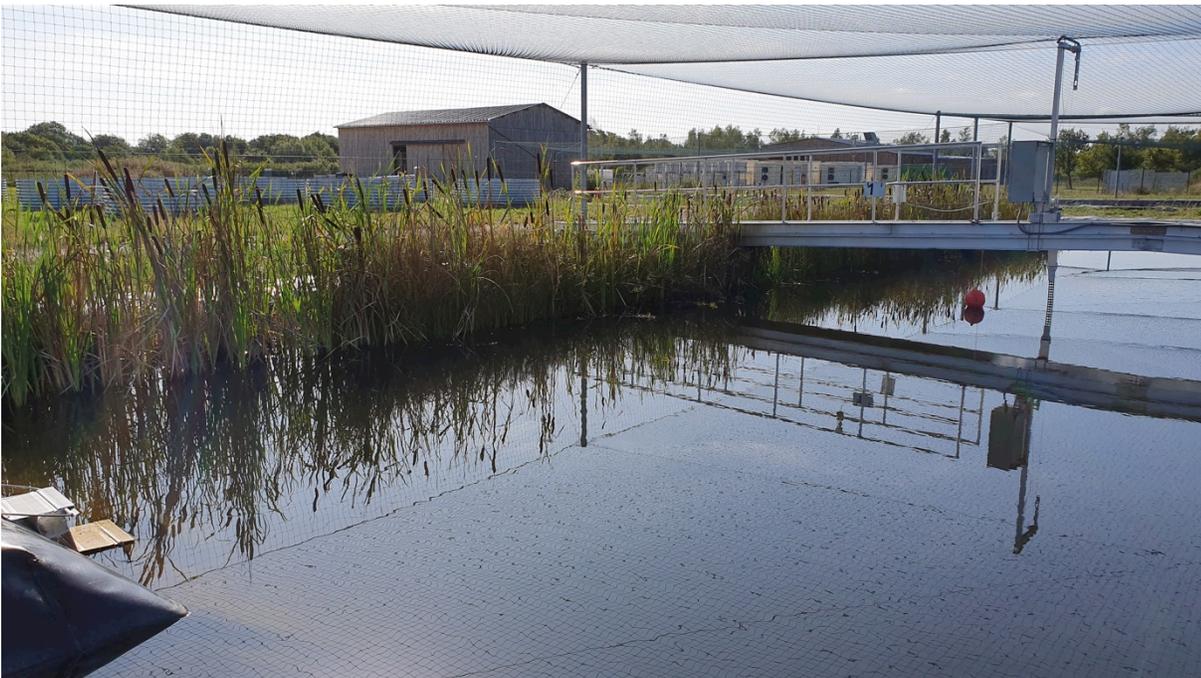
Dans le cadre des expériences menées avec les lacs PLANAQUA, les producteurs primaires non pélagiques (macrophytes et biofilms) ont dominé le phytoplancton pour le captage des nutriments, et ont ainsi minoré les effets classiquement observés en milieux strictement pélagiques à trois niveaux trophiques, où l'enrichissement induit classiquement une augmentation du phytoplancton et des poissons zooplanctonophages (Carpenter et al. 1987, Lacroix et al. 1996). Ce résultat est important dans la mesure où les théories bottom-up et top-down sont généralement testées dans des milieux strictement ou fortement dominés par le compartiment pélagique et négligent souvent les couplages avec les autres types de producteurs primaires. Certains auteurs ont toutefois mis en évidence l'effet potentiel ou avéré du couplage entre les compartiments (pélagique, benthique et littoraux) végétalisés soulignant son manque de prise en compte (Schindler and Scheuerell 2002, Vadeboncoeur and Steinman 2002). Alors qu'il a été montré que la production primaire non pélagique peut égaler ou dépasser celle en milieu benthique (Vadeboncoeur et al. 2002).

Il résulte de ce travail de thèse qu'une prise en compte de l'importance relative des compartiments pélagiques et littoraux est primordiale dans les petits plans d'eau douce. Il a été démontré, par exemple, que la forme des lacs et l'accès aux zones littorales pour les poissons peuvent fortement modifier le degré de couplage pélagique-littoral des lacs par un prédateur (Dolson et al. 2009). En effet, plus le rapport périmètre/surface d'un milieu aquatique est grand plus les surfaces d'échanges entre le milieu pélagique et littoral seront grandes, ce qui facilite les échanges entre ces zones. Les travaux réalisés jusqu'à présent se sont majoritairement focalisés sur le couplage d'habitats via l'action de prédateurs mobiles avec des résultats contrastés sur l'importance relative de ce couplage (Schindler and Scheuerell 2002, Vadeboncoeur and Steinman 2002, Zanden and Vadeboncoeur 2002, Bertolo et al. 2005, Dolson et al. 2009) mais peu d'études ont porté sur les flux de nutriments entre le milieu pélagique et les producteurs primaires des zones littorales. Une meilleure analyse de la surface de ces zones littorales végétalisées et des capacités (captations nutriments) des espèces qui y sont présentes devrait être plus systématique dans l'étude des lacs. Par exemple, au cours de leur deuxième année de végétation, *Typha latifolia* a montré expérimentalement une capacité d'absorption de 213 g/m<sup>2</sup> d'azote alors que *Juncus effusus* avait des capacités d'absorption de 165 g/m<sup>2</sup> (Borin and Salvato 2012), ce qui montre l'importance de caractériser le type d'espèce présente et les caractéristique qu'elles possèdent.

Il faut toutefois noter que dans le cas des lacs de PLANAQUA, les écosystèmes sont encore en croissance du fait de leurs créations récentes (2014). Le taux de couverture et la densité des plantes (notamment les genres *Typha* et *Juncus*) au sein de la zone littorale s'est considérablement renforcée au cours de mes trois années de thèse (Photo 8 et Photo 9) et en ont fait un important puits de nutriments. Dans le même temps, le biofilm s'est développé sur les parois des lacs (299 m<sup>2</sup>) et a également fait de sa biomasse croissante un puits de nutriments au cours des années qui ont suivi la mise en eau.



**Photo 8 Lac n°1 en février 2017**



**Photo 9 Lac n°1 en septembre 2019**

L'étude de stœchiométrie présentée en chapitre 3 a permis de caractériser le stock d'azote et phosphore que représentent les producteurs primaires non pélagiques, mais également de voir si

la composition en carbone, azote et phosphore des différents maillons de l'écosystème a été affectée par l'ajout de nutriments.

Dans le chapitre 3, je montre que peu de changements ont été observés sous l'influence de l'enrichissement. On notera tout de même une baisse du ratio N/P du phytoplancton ainsi qu'une augmentation de la teneur en azote et en phosphore du biofilm des lacs enrichis. Le biofilm des lacs est le seul compartiment étudié dont la composition (teneur en azote et phosphore) ait été modifiée sous l'effet de l'ajout des nutriments à l'été 2018. Certaines études prédisent que la stœchiométrie du phytoplancton s'adapte aux conditions de nutriments du milieu (Sterner and Elser 2002). Dans notre cas, cela n'a pas été observé, potentiellement en raison de la faiblesse de l'augmentation des taux d'azote et phosphore dans le milieu pélagique.

Les résultats obtenus pour le phytoplancton ne sont que partiellement en accord avec les prédictions d'adaptation des taux d'éléments aux conditions du milieu car le ratio N/P a légèrement baissé sous l'influence de l'enrichissement mais la teneur en azote et en phosphore n'est pas significativement différente. La composition en éléments de *Typha latifolia* sous l'effet de l'enrichissement n'a pas été modifiée. Ce résultat est en accord avec l'une des rares expériences ayant comparé leur composition entre milieux enrichis et non enrichis et qui n'a également pas trouvé de différence (Maddison et al. 2009). En revanche, en ce qui concerne le typha c'est bien sa biomasse (chapitre 2) qui est augmentée par l'ajout de nutriments. Les poids moyens mesurés des parties aériennes (lacs non enrichis :  $1,5 \pm 0,6$  kg/m<sup>2</sup>; lacs enrichis :  $3,2 \pm 1,1$  kg/m<sup>2</sup>) sont en accord avec les références de la littérature (2 et 1,76 kg/m<sup>2</sup>) mais les poids moyens mesurés des parties souterraines (lacs non enrichis :  $4,5 \pm 1,5$ kg/m<sup>2</sup>; lacs enrichis :  $6,2 \pm 2,7$  kg/m<sup>2</sup>) sont plus élevés que ceux des références de la littérature (3,5 et 1,3 kg/m<sup>2</sup>) (Ennabili et al. 1998, Maddison et al. 2009). Il faut noter que dans les études de biomasse de macrophytes en zone littorale comme celle de (Ennabili et al. 1998), le typha est concurrencé par nombre d'espèces dont le roseau commun (*Phragmites australis*) qui peut concurrencer le typha aussi bien en partie aérienne qu'en partie souterraines. Dans les lacs PLANAQUA récemment créés, l'enrichissement a certainement permis de développer plus rapidement la biomasse du *Typha latifolia* constituant ainsi un stock de nutriments important. Cette plante est d'ailleurs connue pour ses capacités de phytoépuration (Borin and Salvato 2012, Moore et al. 2016), il apparaît

donc logique que dans un milieu récent, sa biomasse se soit développée plus rapidement dans les lacs enrichis.

L'enrichissement n'a eu que peu d'effet sur la quantité de phytoplancton et pas d'effet sur la quantité de zooplancton (chapitre 2). Des études complémentaires sur la composition des communautés pourraient apporter plus de précision quant à la structure de celle-ci sous l'influence d'un effet bottom-up. Le chapitre 1 souligne que les effets top-down et le type de prédateur peuvent modifier l'abondance des différentes espèces de zooplancton. Il serait intéressant d'analyser l'abondance des différents taxons de zooplancton dans les échantillons des lacs PLANQUA afin de voir si un changement s'est opéré au sein des communautés de zooplancton par l'ajout de nutriments. En effet, des effets directs des nutriments ou indirects par le changement du ratio gardon/perche pourraient modifier la composition spécifique du zooplancton (Hulot et al. 2000). Dans le cas des lacs PLANAQUA, les juvéniles de perches qui sont plus nombreux dans les lacs enrichis pourraient avoir réduit l'abondance du gros zooplancton notamment les taxons avec des stratégies anti-prédateurs limitées.

Une étude détaillée de composition en espèces des macroinvertébrés benthiques et littoraux, notamment ceux participant à la dégradation de la matière organique, pourrait également apporter de précieuses informations sur les effets potentiels des manipulations bottom-up qui dans notre cas apporte une plus grande quantité de matière végétale.

L'analyse des profils Biolog EcoPlate™ n'a pas mis en évidence de différences d'activité des communautés présentes dues à l'enrichissement, seule la profondeur (zone benthique vs zone littorale) de prélèvements a eu une influence. Des analyses complémentaires sur la diversité des communautés microbiennes participant à la dégradation de la matière organique pourraient être réalisées afin de comprendre si l'enrichissement peut induire des effets directs ou indirects sur la sélection de certaines communautés de bactéries participants à la dégradation de la matière organique. Les méthodes récentes de séquençage pourraient permettre de vérifier si la diversité microbienne lacustre (Archaea, Bacteria, Eucaryotes) est modifiée par l'ajout de nutriments, comme cela a pu être montré pour dans certains milieux aquatiques enrichis (Capo et al. 2017).

## 2. Perspectives

Mes travaux, portant à la fois sur une expérience en milieu simple et contrôlé que sont les mésocosmes et des expériences en milieux représentatifs de milieux naturels que sont les lacs, m'ont permis de développer une vision élargie du fonctionnement des systèmes aquatiques.

Les mésocosmes pélagiques ne permettent pas de prendre en compte la complexité des interactions spatialisées ayant lieu dans les milieux aquatiques d'eau douce. Les mésocosmes restent cependant des outils faciles à déployer et relativement peu chers qui permettent d'effectuer un grand nombre d'expériences et d'approfondir la compréhension des mécanismes précis d'interactions trophiques dans un milieu fortement dominé par le pélagique, dans le cas d'enceintes en lacs, ou par le benthique dans cas de petits bassins où la sédimentation est très rapide. Une plateforme comme celle des lacs PLANAQUA permet de mieux simuler les petits milieux d'eau douce en reproduisant la complexité spatiale et écologique qui les caractérise, et permet donc de mieux prédire la réponse des écosystèmes entiers aux perturbations anthropiques.

Le couplage entre les différentes zones caractéristiques (pélagique benthique et littorale) des milieux a été trop peu pris en compte en limnologie. Il convient donc de mieux étudier l'hétérogénéité spatiale des écosystèmes d'eau douce pour mieux prédire leur fonctionnement. La proportion des différentes zones dans ces milieux semble pouvoir modifier la réponse à l'ajout de nutriments et a potentiellement d'autres implications sur la structure des réseaux trophiques (sur les interactions prédateurs-proies, sur la compétition entre espèces) et le fonctionnement des écosystèmes. La diversité des milieux aquatiques rend donc leur réponse aux perturbations bottom-up et top-down certainement assez variable et nécessite d'autres études empiriques dans plusieurs types d'habitats afin de mieux appréhender leurs impacts. En effet, plus les compartiments littoraux et pélagiques auront une importance relative dans le milieu aquatique, plus ils auront le potentiel de jouer un rôle important (notamment par la prédominance de la production primaire du compartiment) dans le fonctionnement et la structuration de l'écosystème.

Bien que les lacs PLANAQUA aient l'avantage de reproduire relativement bien les petits lacs peu profonds, qui représentent la majorité des milieux d'eau douce sur le globe, ils sont complexes à utiliser. Ils nécessitent de s'intéresser à tous les compartiments pour comprendre l'effet d'une perturbation unique, de type bottom-up par exemple. En effet, dans un premier temps je n'ai observé que peu d'effets sur la partie pélagique avant d'orienter mes mesures sur le biofilm et les zones littorales. L'interaction de compétences multiples est donc nécessaire pour caractériser au mieux les effets de perturbations sur les différents compartiments. L'expérimentation sur de tels systèmes nécessite également beaucoup de personnel et de matériel. La caractérisation les différents niveaux trophiques des compartiments écosystémiques nécessite beaucoup d'opérations du fait de la diversité spatiale et du nombre de niveaux trophiques. Le réseau trophique de ces lacs est certainement représentatif de ceux en place dans les mêmes types d'écosystèmes du milieu naturel mais ce réseau est constitué de multiples chaînes dont les différents maillons sont complexes à caractériser. Chercher à comprendre le fonctionnement global est de fait difficile et nécessite un soutien technique et financier conséquent. Les lacs de la plateforme PLANAQUA restent cependant un extraordinaire outil permettant de réaliser des expérimentations réalistes et répliquées sur les petits milieux d'eau douce. Le contexte global d'enrichissement différencié en nutriments (ajouts réguliers dans la moitié des lacs uniquement) en fait un dispositif permettant d'étudier sur le moyen terme les effets soit globaux, soit de compartiments spécifiques tout en intégrant un environnement proche de celui de milieux aquatiques naturels.

Au regard des enjeux actuels autour de l'apport parfois massif de nutriments issus de l'agriculture et des eaux usées ou encore la perte des prédateurs de sommet de chaîne par une pression humaine directe et indirecte, j'ai cherché à comprendre comment les perturbations de type bottom-up et top-down modifient la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques d'eau douce. De nombreux exemples de la littérature ont démontré que l'enrichissement des milieux aquatiques en nutriments pouvait aboutir à un état d'eutrophisation (Smith et al. 1999). Si la production primaire pélagique échappe au contrôle de ses consommateurs, elle va alors s'accumuler. Si la production primaire est trop importante dans le milieu, sa décomposition va provoquer une importante consommation d'oxygène, pouvant abaisser la teneur en oxygène dissous à un niveau critique, susceptible d'entraîner une forte

mortalité des animaux vivant dans les lacs. Les poissons piscivores, situés au sommet des chaînes alimentaires, sont souvent les plus sensibles à ces faibles teneurs en oxygène (Robb and Abrahams 2003). Ils sont donc susceptibles de disparaître les premiers, aboutissant à une dominance de poissons non piscivores. Le même processus d'eutrophisation peut donc entraîner des perturbations « ascendantes » (via les ressources) et « descendantes » (via la structure des communautés de poissons) sur les réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques.

Ma thèse n'a toutefois pas permis à l'échelle de trois années d'ajouts de nutriments sur des écosystèmes récemment créés de montrer de fortes différences fonctionnelles ni d'impacts majeurs sur les biomasses des différentes composantes de la chaîne pélagique. En revanche les plantes des zones littorales ont absorbé une grande quantité de nutriments en créant plus de biomasse. Les biofilms ont quant à eux stocké plus d'éléments au sein de leurs tissus tout en développant une biomasse plus importante. Si la matière organique stockée dans la zone littorale et le biofilm vient à se dégrader dans des quantités importantes, le recyclage des éléments qui y sont présent pourrait alors enrichir de nouveau le milieu et modifier la structure du compartiment pélagique sur lequel les effets d'un fort taux de nutriments sont relativement bien connus.

Les principales sources de l'eutrophisation sont les changements de charges en phosphore et en azote. Cette eutrophisation peut également être amplifiée par des changements dans les communautés aquatiques notamment *via* la surexploitation des prédateurs piscivores qui à travers la cascade trophique peut participer à l'augmentation de la charge en phytoplancton (Schindler 2006, Smith et al. 2006). Les effets de l'eutrophisation peuvent être réduits par des solutions de management qui consistent à manipuler les communautés et surtout à réduire les intrants en nutriments. Cependant, les résultats de ma thèse ont mis en évidence d'autres pistes de travail. En effet, le couplage entre une zone littorale peu profonde et un milieu pélagique riche en nutriments semble fortement favoriser le développement de macrophytes émergés tel que ceux du genre *Typha*. Ces macrophytes s'ils sont fauchés et exportés peuvent être un moyen d'exporter des quantités non négligeables de carbone, azote et phosphore en fonction de la période de récolte, des travaux *in situ* ont montrés des quantités de 11,6 à 19,4 gN/m<sup>2</sup> et de 1,6 à 4,6 gP/m<sup>2</sup> (Maddison et al. 2009). Une période de récolte au cours de l'été semble la plus

indiquée pour que les plantes n'aient pas réallouées leurs ressources dans leurs tissus de réserve que sont les rhizomes (Maddison et al. 2009). Cette piste d'exportation de nutriments mérite d'être explorée comme outil de management des écosystèmes où la réduction des intrants paraît difficile. D'autant que le genre *Typha* associé à d'autres espèces pourraient également être cultivés sur des radeaux flottant dans les zones où la construction ou l'établissement de zones littorales ne sont pas facilement réalisable.

Enfin, ma thèse a été riche d'enseignements pour le projet PLANAQUA. Elle a d'abord permis de montrer que les lacs PLANAQUA ne sont pas favorables à l'installation brochet, qui était le top-prédateur initialement prévu pour créer la perturbation top-down. Suite à ce constat, le protocole du projet a été modifié et c'est la perche qui sera utilisée comme agent de la perturbation top-down. Pour cela, lors des pêches annuelles, toutes les perches capturées dans les lacs initialement prévus sans brochet sont transférées vers les lacs initialement prévus avec brochet. La perche est un poisson omnivore qui, comme le brochet, se nourrira de gardons. Cependant, la perche est plus petite que le brochet, et prédatra donc principalement les juvéniles de gardons et non les adultes, ce qui théoriquement expose les populations de perche à une bistabilité due au fait que la perche lève la densité-dépendance négative de la production de gardons (De Roos and Persson 2002). En cas de forte mortalité des perches, les populations de gardons pourraient fortement augmenter, leur production diminuer, et empêcher le retour des perches. La bistabilité des populations de perches est encore renforcée par le fait qu'elles sont omnivores, et en compétition avec les gardons pour le zooplancton et les macroinvertébrés. Or, ce mélange de prédation et de compétition appelé prédation intraguilde est instable et favorise soit la proie (gardon) soit le prédateur (perche) selon le niveau d'enrichissement (Mylius et al. 2001, Abrams 2011). Les lacs PLANAQUA représentent un outil unique pour tester ces prédictions théoriques dans le futur.

Par ailleurs, ma thèse a permis de montrer que le fonctionnement des lacs PLANAQUA est très différent de celui des mésocosmes pélagiques classiquement utilisés pour l'étude de la réponse des écosystèmes aux perturbations de type top-down et bottom-up. En particulier, mon travail a permis de montrer le rôle capital des macrophytes littoraux et des biofilms benthiques, qui apportent à l'écosystème une robustesse à l'enrichissement absente des écosystèmes

purement planctoniques. Ainsi, le fonctionnement des lacs PLANAQUA et leur réponse à l'enrichissement qui va se poursuivre est sûrement mieux prédit par les théories de la bistabilité des milieux aquatiques (Scheffer et al. 1993) que par les théories des chaînes trophiques. En particulier, les lacs PLANAQUA pourraient permettre de tester si les prédictions de la théorie des changements de régime (« regime shifts ») s'applique aux lacs peu profonds même lorsque les macrophytes sont principalement émergés, comme c'est le cas ici. De plus, des travaux récents suggèrent qu'à l'approche des points de bascule entre deux régimes, certains signaux d'alerte précoce (« early warning signals ») peuvent être employés pour prédire le changement de régime (Scheffer et al. 2009). Les lacs PLANAQUA, avec leur batterie de capteurs enregistrant à très haute fréquence de nombreux paramètres de l'écosystème, sont un formidable outil pour mettre à l'épreuve ces nouvelles méthodes.

# Bibliographie

- Abrams, P. A. 2011. Simple Life-History Omnivory: Responses to Enrichment and Harvesting in Systems with Intraguild Predation. *The American Naturalist* 178:305–319.
- Álvarez, J. A., and E. Bécares. 2006. Seasonal decomposition of *Typha latifolia* in a free-water surface constructed wetland. *Ecological Engineering* 28:99–105.
- Attayde, J. L., and J. Ripa. 2008. The coupling between grazing and detritus food chains and the strength of trophic cascades across a gradient of nutrient enrichment. *Ecosystems* 11:980–990.
- Barko, J. W., and W. F. James. 2011. Effects of Submerged Aquatic Macrophytes on Nutrient Dynamics, Sedimentation, and Resuspension:197–214.
- Bastviken, D., and L. Tranvik. 2004. Degradation of dissolved organic matter in oxic and anoxic lake water 49:109–116.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, and S. Walker. 2014. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4 67.
- Belgrad, B. A., and B. D. Griffen. 2016. Predator–prey interactions mediated by prey personality and predator hunting mode. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283.
- Bertolo, A., R. Carignan, P. Magnan, B. Pinel-Alloul, D. Planas, and E. Garcia. 2005. Decoupling of pelagic and littoral food webs in oligotrophic Canadian Shield lakes. *Oikos* 111:534–546.
- Biesboer, D. D. 1984. Nitrogen fixation associated with natural and cultivated stands of *Typha latifolia* L. (Typhaceae). *American Journal of Botany* 71:505–511.
- Blanchfield, P. J., M. J. Paterson, J. A. Shearer, and D. W. Schindler. 2009. Johnson and Vallentyne’s legacy: 40 years of aquatic research at the Experimental Lakes Area. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66:1831–1836.
- Blaxter, J. H. S., and C. Hubbs. 1986. Ninth Larval Fish Conference. *Transactions of the American Fisheries Society* 115:98–114.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26:183–192.
- Borer, E. T., B. S. Halpern, and E. W. Seabloom. 2006. Asymmetry in community regulation: effects

- of predators and productivity. *Ecology* 87:2813–20.
- Borin, M., and M. Salvato. 2012. Effects of five macrophytes on nitrogen remediation and mass balance in wetland mesocosms. *Ecological Engineering* 46:34–42.
- Brett, M. T., and C. R. Goldman. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93:7723–7726.
- Brett, M. T., and C. R. Goldman. 1997. Consumer Versus Resource Control in Freshwater Pelagic Food Webs. *Science* 275:384–386.
- Brothers, S., J. Ko, K. Attermeyer, H. P. Grossart, T. Mehner, N. Meyer, K. Scharnweber, and S. Hilt. 2014. A feedback loop links brownification and anoxia in a temperate , shallow lake 59:1388–1398.
- Bystrom, P., and E. Garcia-Berthou. 1999. Density Dependent Growth and Size Specific Competitive Interactions in Young Fish. *Oikos* 86:217.
- Bystrom, P., L. Persson, and E. Wahlstrom. 1998. Competing Predators and Prey: Juvenile Bottlenecks in Whole-Lake Experiments. *Ecology* 79:2153.
- Capo, E., D. Debroas, F. Arnaud, M. E. Perga, C. Chardon, and I. Domaizon. 2017. Tracking a century of changes in microbial eukaryotic diversity in lakes driven by nutrient enrichment and climate warming. *Environmental Microbiology* 19:2873–2892.
- Carey, C. C., B. W. Ibelings, E. P. Hoffmann, D. P. Hamilton, and J. D. Brookes. 2012. Ecophysiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research* 46:1394–1407.
- Carpenter, S. R., J. J. Cole, J. R. Hodgson, J. E. Kitchell, M. L. Pace, D. Bade, K. L. Cottinngam, T. E. Essington, J. N. Houser, and D. E. Schindler. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: Whole-lake experiments. *Ecological Monographs* 71:163–186.
- Carpenter, S. R., J. J. Cole, M. L. Pace, R. Batt, W. A. Brock, T. Cline, J. Coloso, J. R. Hodgson, J. F. Kitchell, D. A. Seekell, L. Smith, and B. Weidel. 2011. Early warnings of regime shifts: A whole-ecosystem experiment. *Science* 332:1079–1082.
- Carpenter, S. R., and J. F. Kitchell. 1984. Plankton Community Structure and Limnetic Primary Production. *The American Naturalist* 124:159–172.
- Carpenter, S. R., and J. F. Kitchell. 1996. The trophic cascade in lakes. Page The trophic cascade in lakes.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, and J. R. Hodgson. 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake

- Productivity. *BioScience* 35:634–639.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, J. R. Hodgson, P. a Cochran, J. J. Elser, D. M. Lodge, D. Kretchmer, X. He, and C. N. Von Ende. 1987. Regulation of Lake Primary Productivity by Food Web Structure. *Ecological Society of America* 68:1863–1876.
- Christensen, D. L., B. R. Herwig, D. E. Schindler, and S. R. Carpenter. 1996. Impacts of lakeshore residential development on coarse woody debris in north temperate lakes. *Ecological Applications* 6:1143–1149.
- Claessen, D., C. Van Oss, A. M. De Roos, and L. Persson. 2002. The impact of size-dependent predation on population dynamics and individual life history. *Ecology* 83:1660–1675.
- Cohen, J. 1988. *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. Page (N. J. : L. E. A. Hillsdale, Ed.). 2nd ed.
- Cohen, J. E., F. Briand, and C. M. Newman. 1990. *Community Food Webs*. Page *Biomathematics*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Colborn, T., D. Dumanoski, and J. P. Myers. 1997. *Our Stolen Future--Are We Threatening Our Fertility, Intelligence, and Survival?: A scientific Detective Story*.
- Corstanje, R., K. R. Reddy, and K. M. Portier. 2006. *Typha latifolia* and *Cladium jamaicense* litter decay in response to exogenous nutrient enrichment. *Aquatic Botany* 84:70–78.
- Craig, J. F. 2008. A short review of pike ecology. *Hydrobiologia* 601:5–16.
- Cross, W. F., J. B. Wallace, and A. D. Rosemond. 2007. Nutrient Enrichment Reduces Constraints on Material Flows in a Detritus-Based Food Web. *Ecology* 88:2563–2575.
- Danger, M., G. Lacroix, C. Oumarou, D. Benest, and J. Mériguet. 2008. Effects of food-web structure on periphyton stoichiometry in eutrophic lakes: A mesocosm study. *Freshwater Biology* 53:2089–2100.
- Danger, M., J. Leflaive, C. Oumarou, L. Ten-Hage, and G. Lacroix. 2007. Control of phytoplankton-bacteria interactions by stoichiometric constraints. *Oikos* 116:1079–1086.
- Danger, M., J. Mériguet, C. Oumarou, D. Benest, and G. Lacroix. 2009. Direct and indirect effects of biomanipulations on periphyton stoichiometry in shallow lakes. *SIL Proceedings, 1922-2010* 30:737–740.
- Davies, B., J. Biggs, P. Williams, M. Whitfield, P. Nicolet, D. Sear, S. Bray, and S. Maund. 2008. Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 125:1–8.

- Davis, C. B., and A. G. van der Valk. 1983. Uptake and release of nutrients by living and decomposing *Typha glauca* godr. tissues at Eagle Lake, Iowa. *Aquatic Botany* 16:75–89.
- DeWitt, T. J., and R. B. Langerhans. 2003. Multiple prey traits, multiple predators: Keys to understanding complex community dynamics. *Journal of Sea Research* 49:143–155.
- Dillon, P. J., and F. H. Rigler. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnology and Oceanography* 19:767–773.
- Dodds, W. K. 2003. The role of periphyton in phosphorus retention in shallow freshwater aquatic systems. *Journal of Phycology* 39:840–849.
- Dodds, W. K., and M. R. Whiles. 2010. *Freshwater Ecology*. Page *Freshwater Ecology*. Elsevier.
- Dolson, R., K. S. McCann, N. Rooney, and M. Ridgway. 2009. Lake morphometry predicts the degree of habitat coupling by a mobile predator. *Oikos* 118:1230–1238.
- Downing, J. A. 2010. Emerging global role of small lakes and ponds: Little things mean a lot. *Limnetica* 29:9–24.
- Downing, J. A., Y. T. Prairie, J. J. Cole, C. M. Duarte, L. J. Tranvik, R. G. Striegl, W. H. McDowell, P. Kortelainen, N. F. Caraco, J. M. Melack, and J. J. Middelburg. 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography* 51:2388–2397.
- Drenner, R. W., J. D. Smith, J. R. Mummert, and H. F. Lancaster. 1990. Responses of a eutrophic pond community to separate and combined effects of N:P supply and planktivorous fish: a mesocosm experiment. *Hydrobiologia* 208:161–167.
- Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A. H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny, and C. A. Sullivan. 2006. Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81:163–182.
- Eckardt, N. A., and D. D. Biesboer. 1988. A survey of nitrogen fixation (acetylene reduction) associated with *Typha* in Minnesota. *Canadian Journal of Botany* 66:2419–2423.
- Ekau, W., H. Auel, H. O. Pörtner, and D. Gilbert. 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences* 7:1669–1699.
- Elser, J. J., M. M. Elser, N. A. MacKay, and S. R. Carpenter. 1988. Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth. *Limnology and Oceanography* 33:1–14.

- Elton, C. S. 1927. *Animal ecology*, by Charles Elton; with an introduction by Julian S. Huxley. University. Macmillan Co., New York,.
- Ennabili, A., M. Ater, and M. Radoux. 1998. Biomass production and NPK retention in macrophytes from wetlands of the Tingitan Peninsula. *Aquatic Botany* 62:45–56.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen, and D. A. Wardle. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333:301–306.
- Falkowski, P., R. J. Scholes, E. Boyle, J. Canadell, D. Canfield, J. Elser, N. Gruber, K. Hibbard, P. Hogberg, S. Linder, F. T. Mackenzie, B. Moore, T. Pedersen, Y. Rosental, S. Seitzinger, V. Smetacek, and W. Steffen. 2000. The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. *Science* 290:291–296.
- Feijoo, C. S., F. R. Momo, C. A. Bonetto, and N. M. Tur. 1996. Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pampasic stream. *Hydrobiologia* 341:21–26.
- García-Lledó, A., O. Ruiz-Rueda, A. Vilar-Sanz, L. Sala, and L. Bañeras. 2011. Nitrogen removal efficiencies in a free water surface constructed wetland in relation to plant coverage. *Ecological Engineering* 37:678–684.
- Glaholt, S. P., and M. J. Vanni. 2005. Ecological responses to simulated benthic-derived nutrient subsidies mediated by omnivorous fish. *Freshwater Biology* 50:1864–1881.
- Glibert, P. M. 1997. Interactions of top-down and bottom-up control in planktonic nitrogen cycling. *Hydrobiologia* 363:1–12.
- Greenway, M. 1997. Nutrient content of wetland plants in constructed wetlands receiving municipal effluent in tropical Australia. *Water Science and Technology* 35:135–142.
- Greig, H. S., P. Kratina, P. L. Thompson, W. J. Palen, J. S. Richardson, and J. B. Shurin. 2012. Warming, eutrophication, and predator loss amplify subsidies between aquatic and terrestrial ecosystems. *Global Change Biology* 18:504–514.
- Gruner, D. S., J. E. Smith, E. W. Seabloom, S. A. Sandin, J. T. Ngai, H. Hillebrand, W. S. Harpole, J. J. Elser, E. E. Cleland, M. E. S. Bracken, E. T. Borer, and B. M. Bolker. 2008. A cross-system synthesis of consumer and nutrient resource control on producer biomass. *Ecology Letters*

11:740–755.

- H Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist* 94:421–425.
- Hall, S. R., V. H. Smith, D. a Lytle, and M. a Leibold. 2005. Constraints on Primary Producer N : P Stoichiometry along N : P Supply Ratio Gradients Published by: Ecological Society of America. *Ecology* 86:1894–1904.
- Hansson, A. L., A. Nicolle, J. Brodersen, P. Romare, C. Skov, and P. Anders. 2011. Consequences of fish ontogeny and juvenile spring dynamics on zooplankton 52:696–706.
- Harpole, W. S., J. T. Ngai, E. E. Cleland, E. W. Seabloom, E. T. Borer, M. E. S. Bracken, J. J. Elser, D. S. Gruner, H. Hillebrand, J. B. Shurin, and J. E. Smith. 2011. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters* 14:852–862.
- Heaney, S. I., and M. R. Droop. 1985. The redfield ratio and phytoplankton growth rate. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 65:487–504.
- Hillebrand, H., and M. Kahlert. 2001. Effect of grazing and nutrient supply on periphyton biomass and nutrient stoichiometry in habitats of different productivity. *Limnology and Oceanography* 46:1881–1898.
- Hoffmann, C. C., L. Heiberg, J. Audet, B. Schønfeldt, A. Fuglsang, B. Kronvang, N. B. Ovesen, C. Kjaergaard, H. C. B. Hansen, and H. S. Jensen. 2012. Low phosphorus release but high nitrogen removal in two restored riparian wetlands inundated with agricultural drainage water. *Ecological Engineering* 46:75–87.
- Holt, R. D., and G. a Polis. 1997. A theoretical framework for intraguild predation.
- Holyoak, M., M. A. Leibold, and R. D. Holt. 2005. Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. Page (M. Holyoak, M. A. Leibold, and R. D. Holt, Eds.). Chicago: University of Chicago Press.
- Hoskonen, P., and J. Pirhonen. 2004. The effect of clove oil sedation on oxygen consumption of six temperate-zone fish species. *Aquaculture Research* 35:1002–1005.
- Hulot, F. D., G. Lacroix, F. Lescher-Moutoué, and M. Loreau. 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405:340–4.
- Hulot, F. D., G. Lacroix, and M. Loreau. 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom-up and top-down perturbations in pelagic food webs: A meta-analysis. *Oikos* 123:1291–1300.

- IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. 2019. . *Population and Development Review* 47:padr.12283.
- Isbell, F., D. Craven, J. Connolly, M. Loreau, B. Schmid, C. Beierkuhnlein, T. M. Bezemer, C. Bonin, H. Bruelheide, E. De Luca, A. Ebeling, J. N. Griffin, Q. Guo, Y. Hautier, A. Hector, A. Jentsch, J. Kreyling, V. Lanta, P. Manning, S. T. Meyer, A. S. Mori, S. Naeem, P. A. Niklaus, H. W. Polley, P. B. Reich, C. Roscher, E. W. Seabloom, M. D. Smith, M. P. Thakur, D. Tilman, B. F. Tracy, W. H. Van Der Putten, J. Van Ruijven, A. Weigelt, W. W. Weisser, B. Wilsey, and N. Eisenhauer. 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526:574–577.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, C. Jensen, B. Faafeng, D. O. Hessen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, P. Brettum, and K. Christoffersen. 2003. The Impact of Nutrient State and Lake Depth on Top-down Control in the Pelagic Zone of Lakes: A Study of 466 Lakes from the Temperate Zone to the Arct. *Ecosystems* 6:313–325.
- Jeppesen, E., J. Peder Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L. Junge Pedersen, and L. Jensen. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. Pages 151–164 *Shallow Lakes '95*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Jöbgen, A., A. Palm, and M. Melkonian. 2004. Phosphorus removal from eutrophic lakes using periphyton on submerged artificial substrata. *Hydrobiologia* 528:123–142.
- Jones, J. I., J. O. Young, J. W. Eaton, and B. Moss. 2002. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology* 90:12–24.
- Kennedy, B. M., W. L. Gale, and K. G. Ostrand. 2009. Evaluation of Clove Oil Concentrations for Use as an Anesthetic During Field Processing and Passive Integrated Transponder Implantation of Juvenile Steelhead. *Northwest Science* 81:147–154.
- Klausmeier, C. A., E. Litchman, T. Daufresne, and S. A. Levin. 2004. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature* 429:171–174.
- Klein Goldewijk, K., A. Beusen, J. Doelman, and E. Stehfest. 2017. Anthropogenic land use estimates for the Holocene – HYDE 3.2. *Earth System Science Data* 9:927–953.
- Knight, T. M., M. W. McCoy, J. M. Chase, K. A. McCoy, and R. D. Holt. 2005. Trophic cascades across

- ecosystems. *Nature* 437:880–883.
- Kuznetsova, A., P. B. Brockhoff, and R. H. B. Christensen. 2017. {lmerTest} Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software* 82:1–26.
- Kydd, J., H. Rajakaruna, E. Briski, and S. Bailey. 2018. Examination of a high resolution laser optical plankton counter and FlowCAM for measuring plankton concentration and size. *Journal of Sea Research* 133:2–10.
- Lacroix, G., F. Lescher-Moutoué, and R. Pourriot. 1996. Trophic interactions, nutrient supply, and the structure of freshwater pelagic food webs. Pages 162–179 *Aspects of the genesis and maintenance of biological diversity*.
- Lazzaro, X., G. Lacroix, B. Gauzens, J. Gignoux, and S. Legendre. 2009. Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *Journal of Animal Ecology* 78:1307–1317.
- Leaper, R., and M. Huxham. 2002. Size constraints in a real food web: Predator, parasite and prey body-size relationships. *Oikos* 99:443–456.
- Leflaive, J., R. Céréghino, M. Danger, G. Lacroix, and L. Ten-Hage. 2005. Assessment of self-organizing maps to analyze sole-carbon source utilization profiles. *Journal of Microbiological Methods* 62:89–102.
- Leflaive, J., M. Danger, G. Lacroix, E. Lyautey, C. Oumarou, and L. Ten-Hage. 2008. Nutrient effects on the genetic and functional diversity of aquatic bacterial communities. *FEMS Microbiology Ecology* 66:379–390.
- Lehman, J. T. 1980. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnology and Oceanography* 25:620–632.
- Leroux, S. J., and M. Loreau. 2010. Consumer-mediated recycling and cascading trophic interactions. *Ecology* 91:2162–2171.
- Lindeman, R. L. 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology* 23:399–417.
- Lundgren, A. 1978. Nitrogen Fixation Induced by Phosphorus Fertilization of a Subarctic Lake. *Ecological Bulletins*:52–59.
- Maddison, M., T. Muring, K. Remm, M. Lesta, and Ü. Mander. 2009. Dynamics of *Typha latifolia* L. populations in treatment wetlands in Estonia. *Ecological Engineering* 35:258–264.
- Mallin, M. A., V. L. Johnson, S. H. Ensign, and T. A. MacPherson. 2006. Factors contributing to hypoxia in rivers, lakes, and streams. *Limnology and Oceanography* 51:690–701.
- Martín, I., and J. Fernández. 1992. Nutrient dynamics and growth of a cattail crop (*Typha latifolia*

- L.) Developed in an effluent with high eutrophic potential - application to wastewater purification systems. *Bioresource Technology* 42:7–12.
- De Mazancourt, C., M. Loreau, and L. Abbadie. 1999. Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production. *Ecology* 79:1–11.
- McQueen, D. J., M. R. S. Johannes, J. R. Post, T. J. Stewart, and D. R. S. Lean. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs* 59:289–309.
- McQueen, D. J., J. R. Post, and E. L. Mills. 1986. Trophic Relationships in Freshwater Pelagic Ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43:1571–1581.
- Mekonnen, M. M., and A. Y. Hoekstra. 2018. Global Anthropogenic Phosphorus Loads to Freshwater and Associated Grey Water Footprints and Water Pollution Levels: A High-Resolution Global Study. *Water Resources Research* 54:345–358.
- Melillo, J. M., J. D. Aber, and J. F. Muratore. 1982. Nitrogen and Lignin Control of Hardwood Leaf Litter Decomposition Dynamics. *Ecology* 63:621–626.
- Meyer, W. B., and B. L. Turner. 1992. Human Population Growth and Global Land-Use/Cover Change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:39–61.
- Mittelbach, G. G. 1988. Competition Among Refuging Sunfishes and Effects of Fish Density on Littoral Zone Invertebrates. *Ecology* 69:614–623.
- Mooney, H., A. Larigauderie, M. Cesario, T. Elmquist, O. Hoegh-Guldberg, S. Lavorel, G. M. Mace, M. Palmer, R. Scholes, and T. Yahara. 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1:46–54.
- Moore, J. C., E. L. Berlow, D. C. Coleman, P. C. De Suiter, Q. Dong, A. Hastings, N. C. Johnson, K. S. McCann, K. Melville, P. J. Morin, K. Nadelhoffer, A. D. Rosemond, D. M. Post, J. L. Sabo, K. M. Scow, M. J. Vanni, and D. H. Wall. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7:584–600.
- Moore, M. T., M. A. Locke, and R. Kröger. 2016. Using aquatic vegetation to remediate nitrate, ammonium, and soluble reactive phosphorus in simulated runoff. *Chemosphere* 160:149–154.
- Mylius, S. D., K. Klumpers, A. M. de Roos, and L. Persson. 2001. Impact of Intraguild Predation and Stage Structure on Simple Communities along a Productivity Gradient. *The American Naturalist* 158:259–276.

- Naeem, S., D. R. Hahn, and G. Schuurman. 2000. Producer – decomposer influences biodiversity effects 403:762–764.
- Nicolet, P., J. Biggs, G. Fox, M. J. Hodson, C. Reynolds, M. Whitfield, and P. Williams. 2004. The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biological Conservation* 120:261–278.
- Northcote, T. G. 2009. Fish in the Structure and Function of Freshwater Ecosystems: A “Top-down” View. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45:361–379.
- Nürnberg, G. K. 2004. Quantified Hypoxia and Anoxia in Lakes and Reservoirs. *The Scientific World JOURNAL* 4:42–54.
- Oglesby, R. T. 1977. Phytoplankton Summer Standing Crop and Annual Productivity as Functions of Phosphorus Loading and Various Physical Factors. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34:2255–2270.
- Oksanen, L., S. D. Fretwell, J. Arruda, and P. Niemela. 1981. *Exploitation Ecosystems in Gradients of Primary Productivity*. The University of Chicago Press/The American Society of Naturalists.
- Oksanen, L., and T. Oksanen. 2000. The Logic and Realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems. *The American Naturalist* 155:703–723.
- Oliver, T. H., M. S. Heard, N. J. B. Isaac, D. B. Roy, D. Procter, F. Eigenbrod, R. Freckleton, A. Hector, C. D. L. Orme, O. L. Petchey, V. Proença, D. Raffaelli, K. B. Suttle, G. M. Mace, B. Martín-López, B. A. Woodcock, and J. M. Bullock. 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology and Evolution* 30:673–684.
- Olson, J. S. 1963. Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology* 44:322–331.
- Persson, L., A. M. De Roos, D. Claessen, P. Byström, J. Lovgren, S. Sjogren, R. Svanback, E. Wahlstrom, and E. Westman. 2003. Gigantic cannibals driving a whole-lake trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:4035–4039.
- Peterka, J., and J. Matěna. 2009. Differences in feeding selectivity and efficiency between young-of-the-year European perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) - field observations and laboratory experiments on the importance of prey movement apparency vs. evasiveness. *Biologia* 64:786–794.
- Peterka, J., and J. Matěna. 2011. Feeding behaviour determining differential capture success of evasive prey in underyearling European perch (*Perca fluviatilis* L.) and roach (*Rutilus rutilus*

- (L.)). *Hydrobiologia* 661:113–121.
- Peters, R. H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Petersen, J. E., J. C. Cornwell, and W. M. Kemp. 1999. Implicit scaling in the design of experimental aquatic ecosystems. *Oikos* 85:3–18.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R Core Team. 2019. {nlme}: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Polis, G. A. 1999. Why Are Parts of the World Green? Multiple Factors Control Productivity and the Distribution of Biomass. *Oikos* 86:3.
- Polis, G. a, and D. R. Strong. 1996. Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist* 147:813–846.
- Polishchuk, L. V., J. Vijverberg, D. A. Voronov, and W. M. Mooij. 2013. How to measure top-down vs bottom-up effects: A new population metric and its calibration on *Daphnia*. *Oikos* 122:1177–1186.
- Post, D. M., M. L. Pace, and N. G. Hairston. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405:1047–1049.
- Quévreur, P., S. Barot, and É. Thébault. 2018. Impact of nutrient cycling on food web stability. [bioRxiv:276592](https://doi.org/10.1101/276592).
- R Core Team. 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria.
- Rall, B. C., G. Kalinkat, D. Ott, O. Vucic-Pestic, and U. Brose. 2011. Taxonomic versus allometric constraints on non-linear interaction strengths. *Oikos* 120:483–492.
- Ramankutty, N., A. T. Evan, C. Monfreda, and J. A. Foley. 2008. Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles* 22:n/a-n/a.
- Robb, T., and M. V. Abrahams. 2003. Variation in tolerance to hypoxia in a predator and prey species: an ecological advantage of being small? *Journal of Fish Biology* 62:1067–1081.
- Roman, A. M., and S. Sabater. 1999. Effect of primary producers on the heterotrophic metabolism of a stream biofilm. *Freshwater Biology* 41:729–736.
- Rooney, N., K. McCann, G. Gellner, and J. C. Moore. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442:265–269.
- De Roos, A. M., and L. Persson. 2002. Size-dependent life-history traits promote catastrophic

- collapses of top predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:12907–12912.
- Rosemond, A. D., P. J. Mulholland, and J. W. Elwood. 1993. Top-Down and Bottom-Up Control of Stream Periphyton: Effects of Nutrients and Herbivores. *Ecology* 74:1264–1280.
- Rothhaupt, K. O. 2000. Plankton population dynamics: food web interactions and abiotic constraints. *Freshwater Biology* 45:105–109.
- Sabetian, A., E. Trip, P. Wheeler, L. Sands, S. Wakefield, V. Visconti, and F. Banda. 2015. Biological plasticity of non-native European perch ( *Perca fluviatilis* ) populations and the implications for management in northern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 49:119–131.
- Salvato, M., and M. Borin. 2010. Effect of different macrophytes in abating nitrogen from a synthetic wastewater. *Ecological Engineering* 36:1222–1231.
- Scheffer, M., J. Bascompte, W. A. Brock, V. Brovkin, S. R. Carpenter, V. Dakos, H. Held, E. H. van Nes, M. Rietkerk, and G. Sugihara. 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461:53–59.
- Scheffer, M., S. H. Hopper, M. Meijer, B. Moss, and E. Jeppesen. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8:275–279.
- Schindler, D. E., S. R. Carpenter, K. L. Cottingham, X. He, J. R. Hodgson, J. F. E. Kitchell, and P. A. Soranno. 1996. Food web structure and littoral zone coupling to pelagic trophic cascades.
- Schindler, D. E., J. F. Kitchell, X. He, S. R. Carpenter, J. R. Hodgson, and K. L. Cottingham. 1993. Food Web Structure and Phosphorus Cycling in Lakes. *Transactions of the American Fisheries Society* 122:756–772.
- Schindler, D. E., and M. D. Scheuerell. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98:177–189.
- Schindler, D. W. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnology and Oceanography* 23:478–486.
- Schindler, D. W. 2006. Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnology and Oceanography* 51:356–363.
- Schmitz, O. J. 2008. Effects of Predator Hunting Mode on Grassland Ecosystem Function. *Science* 319:952–954.
- Schmitz, O. J., A. P. Beckerman, and K. O'Brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades:

- effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78:1388–1399.
- Schmitz, O. J., D. Hawlena, and G. C. Trussell. 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecology Letters* 13:1199–1209.
- Scott, J. T., R. D. Doyle, and C. T. Filstrup. 2005. Periphyton nutrient limitation and nitrogen fixation potential along a wetland nutrient-depletion gradient. *Wetlands* 25:439–448.
- Shapiro, J., and D. I. Wright. 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology* 14:371–383.
- Skov, C., P. A. Nilsson, L. Jacobsen, and C. Brönmark. 2007. Habitat-choice interactions between pike predators and perch prey depend on water transparency. *Journal of Fish Biology* 70:298–302.
- Smith, S. ., W. . Renwick, J. . Bartley, and R. . Buddemeier. 2002. Distribution and significance of small, artificial water bodies across the United States landscape. *Science of The Total Environment* 299:21–36.
- Smith, V. H. 2003. Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems a global problem. *Environmental Science and Pollution Research* 10:126–139.
- Smith, V. H., S. B. Joye, and R. W. Howarth. 2006. Eutrophication of freshwater and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 51:351–355.
- Smith, V. H., G. D. Tilman, and J. C. Nekola. 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* 100:179–196.
- Solomon, S., G.-K. Plattner, R. Knutti, and P. Friedlingstein. 2009. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:1704–1709.
- Sterner, R., J. Elser, and D. Hessen. 1992. Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochemistry* 17:49–67.
- Sterner, R. W., and J. J. Elser. 2002. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press.
- Stoate, C., A. Báldi, P. Beja, N. D. Boatman, I. Herzon, A. van Doorn, G. R. de Snoo, L. Rakosy, and C. Ramwell. 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management* 91:22–46.
- Stoate, C., N. . Boatman, R. . Borralho, C. R. Carvalho, G. R. d. Snoo, and P. Eden. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63:337–

365.

- Tansley, A. G. 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology* 16:284–307.
- Vadeboncoeur, Y., D. M. Lodge, and S. R. Carpenter. 2001. Whole-Lake Fertilization Effects on Distribution of Primary Production between Benthic and Pelagic Habitats. *Ecology* 82:1065.
- Vadeboncoeur, Y., and A. D. Steinman. 2002. Periphyton function in lake ecosystems. *TheScientificWorldJournal* 2:1449–1468.
- Vadeboncoeur, Y., M. J. Vander Zanden, and D. M. Lodge. 2002. Putting the Lake Back Together : Reintegrating Benthic Pathways into Lake Food Web Models. *BioScience* 52.
- Vanni, M. J. 1987. Effects of Nutrients and Zooplankton Size on the Structure of a Phytoplankton Community. *Ecology* 68:624–635.
- Vanni, M. J. 2002. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:341–370.
- Vanni, M. J., and C. D. Layne. 1997. Nutrient Recycling and Herbivory as Mechanisms in the " Top-Down " Effect of Fish on Algae in Lakes. *Ecology* 78:21–40.
- Vanni, M. J., C. D. Layne, and S. E. Arnott. 1997. "Top-Down" Trophic Interactions in Lakes: Effects of Fish on Nutrient Dynamics. *Ecology* 78:1–20.
- Venables, W. N., and B. D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth. Springer, New York.
- Ward, A. J. W., M. M. Webster, and P. J. B. Hart. 2006. Intraspecific food competition in fishes.pdf:231–261.
- Webb, P. W. 1976. The Effect of Size on the Fast-Start Performance of Rainbow Trout *Salmo Gairdneri*, and a Consideration of Piscivorous Predator-Prey Interactions. *J. exp. Biol* 65:7–77.
- Werner, E. E. 1984. The ontogenetic niche and species interaction.pdf:393–425.
- Werner, E. E., and S. D. Peacor. 2003. A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities. *Ecology* 84:1083–1100.
- Wetzel, R. G. 1990. Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators. *SIL Proceedings, 1922-2010* 24:6–24.
- White, T. C. R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33:71–86.
- Wollrab, S., S. Diehl, and A. M. De Roos. 2012. Simple rules describe bottom-up and top-down

- control in food webs with alternative energy pathways. *Ecology Letters* 15:935–946.
- Worm, B., H. K. Lotze, H. Hillebrand, and U. Sommer. 2002. Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature* 417:848–851.
- Zanden, M. J. Vander, and Y. Vadeboncoeur. 2002. Fishes as Integrators of Benthic and Pelagic Food Webs in Lakes. *Ecology* 83:2152–2161.
- Zou, K., E. Thébault, G. Lacroix, S. Barot, and S. Leroux. 2016. Interactions between the green and brown food web determine ecosystem functioning. *Functional Ecology* 30:1454–1465.

## Table des Figures

Figure 1 Surface totale utilisées pour les cultures, le pâturage et les zones artificialisées (villages, villes et infrastructure). (Source : Klein Goldewijk, Beusen, Doelman, & Stehfest, 2017) .....	12
Figure 2 Contrôle top-down dans des chaînes trophiques de différentes longueurs comme suggéré par l'hypothèse HSS qui établie que les producteurs primaires sont contrôlés seulement dans des chaînes avec un nombre impair de niveaux. La biomasse à chaque niveau trophique est représentée par la taille des cercles.....	16
Figure 3 Relation entre la biomasse du phytoplancton, du zooplancton, des planctonivores et des piscivores et l'augmentation de la productivité primaire potentielle dans les chaînes alimentaires de longueur croissante (1-4 niveaux trophiques). La figure est basée sur la théorie « ecosysteme exploitation hypothesis » (Oksanen et al. 1981). Modifié de (Mittelbach 1988).....	61
Figure 4 Lacs modélisés en coupe transversale en perspective .....	67
Figure 5 Exemple de caractérisation des surfaces d'algues filamenteuses avec ImageJ .....	75
Figure 6 Histogramme des poids des Gardons (à gauche) en 2018 et des Perches (à droite) en 2017 .....	83
Figure 7 Dosage du phosphore total : PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> (a) et des différentes formes d'azote Nitrate : NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (b); Nitrite : NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (c) ; Ammonium : NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (d). En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les données sont représentées en moyenne avec écart type (l'écart type a été plafonné à 400 µg/L sur la Figure b pour une meilleure lisibilité) .....	85
Figure 8 Taux d'algues vertes (µg chl-a/l) en fonction de l'enrichissement. Les bandes bleu clair correspondent aux périodes d'enrichissement en phosphore et la bande bleu foncé correspond à la période d'enrichissement à la fois en azote et en phosphore. Les données représentent la moyenne ± écart type, l'écart type a été plafonné à 100 µg chl-a/l pour donner une meilleure visibilité des données .....	86
Figure 9 Taux de cyanobactérie (µg chl-a/l) en fonction de l'enrichissement. Les bandes bleu clair correspondent aux périodes d'enrichissement en phosphore et la bande bleu foncé correspond à la période d'enrichissement à la fois en azote et en phosphore. Les données représentent la moyenne ± écart type. ....	87

Figure 10 Taux de diatomée ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) en fonction de l'enrichissement. Les bandes bleu clair correspondent aux périodes d'enrichissement en phosphore et la bande bleu foncé correspond à la période d'enrichissement à la fois en azote et en phosphore. Les données représentées sont la moyenne $\pm$ écart type. ....	88
Figure 11 Taux moyen d'algues vertes ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) dans le biofilm en fonction de l'enrichissement. La bande bleu clair correspond à la période d'enrichissement en azote et en phosphore. Les données représentées sont la moyenne $\pm$ écart type. ....	90
Figure 12 Taux moyen de cyanobactéries ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) dans le biofilm en fonction de l'enrichissement. La bande bleu clair correspond à la période d'enrichissement en azote et en phosphore. Les données représentent la moyenne $\pm$ écart type. ....	91
Figure 13 Taux moyen de diatomées ( $\mu\text{g chl-a/l}$ ) dans le biofilm en fonction de l'enrichissement. La bande bleu clair correspond à la période d'enrichissement en azote et en phosphore. Les données représentent la moyenne $\pm$ écart type. ....	92
Figure 14 Distribution des valeurs de poids sec de zooplancton en fonction de l'enrichissement en mai 2018 (05/2018) et août 2018 (08/18). "NS" : non significatif ( $p > 0,05$ ). ....	93
Figure 15 Taux de couverture d'algues filamenteuses relevé par photo de drone en 2017. Les données représentées sont la moyenne $\pm$ écart type. ....	94
Figure 16 Taux de couverture d'algues filamenteuses relevé par photo de drone en 2018. Les données représentées sont la moyenne $\pm$ écart type. La zone de surbrillance bleue correspond à la période d'enrichissement de phosphore et d'azote. ....	95
Figure 17 Nombre de tiges de <i>Typha</i> spp. par mètre carré. ....	96
Figure 18 Représentation graphique du nombre de poissons capturés par passage de filet. Chaque ligne correspond à un lac avec en rouge la session de capture d'octobre 2017 et en bleu celle d'octobre 2018. ....	98
Figure 19 Histogrammes superposés du nombre d'individus par classe de poids de 10g en fonction de l'enrichissement. ....	101
Figure 20 Biomasse des gardons (orange) et perches (bleu) en fonction de l'enrichissement. ....	103
Figure 21 Schéma d'un lac en tant qu'un système intégré de plusieurs habitats couplés. Les flèches représentent les flux majeurs possibles de nutriments entre ces différents compartiments. ....	110

- Figure 22 Graphique des taux de chlorophylle entre mai et septembre 2018. La légende présente la profondeur de la mesure en mètre (m) et la condition d'enrichissement (0 = lacs non enrichis et 1 = lacs enrichis). La période en surbrillance bleue représente la période d'ajout de phosphore et d'azote ..... 125
- Figure 23 Graphique des taux de turbidité en FNU (Formazine Nephelometric Unit) dans les lacs enrichis et non enrichis à différentes profondeurs de Janvier 2016 à Décembre 2018. La légende présente la profondeur de la mesure en mètre (m) et la condition d'enrichissement (0 = lacs non enrichis et 1 = lacs enrichis). La période en surbrillance bleue claire représente la période d'ajout de phosphore et celle en bleu foncé les ajouts de phosphore et d'azote 126
- Figure 24 Graphique des niveaux d'Oxygène dans les lacs enrichis et non enrichis à différentes profondeurs de Janvier 2016 à Décembre 2018. La légende présente la profondeur de la mesure en mètre (m) et la condition d'enrichissement (0 = lacs non enrichis et 1 = lacs enrichis). La période en surbrillance bleue claire représente la période d'ajout de phosphore et celle en bleu foncé les ajouts de phosphore et d'azote ..... 127
- Figure 25 Boxplot des coefficients k en fonction de l'enrichissement en nutriments (0 ou 1), de la taille de maille de sachet de litière (PM=500µm et GM=1 cm) ainsi que de la zone d'immersion (F=benthique ou L=littorale). Seul les interactions significatives ( $p < 0,05$ ) sont représentées selon le code suivant : 0 '\*\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05..... 130
- Figure 26 Diagramme des absorbances moyenne ( $\pm$  écart type) des différentes guildes présentent dans les Biolog Ecoplate. (a) présente les absorbances des guildes en zone profonde en fonction de l'enrichissement, (b) présente les absorbances des guildes en zone littorale en fonction de l'enrichissement (c) présente les absorbances des guildes en condition non enrichie (d) présente les absorbances des guildes en fonction des zones en conditions enrichie Les guildes présentées en abscisse correspondent à : A = Amines ; AA = Amino acids ; C = Carbohydrates ; CA = Carboxylic acids; P = Polymers ; PC = Phenolic compounds. Les lettres déterminent les différences significatives entre les guildes à un niveau de  $p < 0,05$ . ..... 132
- Figure 27 Distribution de la teneur en Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) dans le phytoplancton et ratios associés. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les quantités d'élément sont exprimées en milligramme d'élément par milligramme de matière sèche. . En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu

les lacs enrichis. Les codes de significativités sont déterminés selon les intervalles suivants :

0 '\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 'o' 0.1 'NS' 1..... 134

Figure 28 Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) et leurs ratios présent dans le zooplancton. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les quantités d'élément sont exprimées en milligramme d'élément par milligramme de matière sèche. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1..... 135

Figure 29 Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) et de leurs ratios, présents dans le biofilm. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les quantités d'élément sont exprimées en milligramme d'élément par milligramme de matière sèche. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1..... 136

Figure 30 Stock d'azote (a) et de phosphore (b) en grammes présents dans le biofilm à l'échelle d'un lac. Les lacs non enrichis sont représentés en orange et les lacs enrichis en bleu..... 137

Figure 31 Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) et de leurs ratios, présents dans les feuilles de typha.. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1..... 138

Figure 32 Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) et leurs ratios, présents dans les rhizomes de typha. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1..... 139

Figure 33 Stock d'azote (a) et de phosphore (b) des parties émergées et stock d'azote (c) et de phosphore (d) des parties immergées (rhizome) en grammes présents dans les *Typha* à l'échelle d'un lac. Les lacs non enrichis sont représentés en orange et les lacs enrichis en bleu..... 140

Figure 34 Boxplot des quantités de matière organique présent dans le sédiment des zones littorales. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Le T0 représente la terre restée en tas qui a servi de sédiment et qui a été analysée au même moment, T1 sont les sédiments prélevés en Mai 2018 et T2 les sédiments prélevés en

Octobre 2018. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o'  
 0.1 'NS' 1..... 141

Figure 35 Boxplot des quantités de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P), et de leurs ratios, présents dans le sédiment des zones littorales. En orange sont représentés les lacs non enrichis et en bleu les lacs enrichis. Le T0 représente la terre restée en tas qui a servi de sédiment et qui a été analysée au même moment, T1 sont les sédiments prélevés en Mai 2018 et T2 les sédiments prélevés en Octobre 2018. Les codes de significativités sont les suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1..... 142

Figure 36 Boxplot des taux de Carbone (C), Azote (N) et Phosphore (P) ainsi que leurs ratio. La légende est présentée à l'intérieure du graphique du Carbone (C), le orange correspond aux lacs en zone profonde (F) non enrichis (0), le vert aux lacs en zone profonde (F) enrichis (1), le bleu aux lacs en zone peu profonde (L) littorale non enrichis (0) et en violet les lacs en zone peu profonde (L) littorale enrichis (1). Les p-value sont indiquées uniquement pour la date 3 (07/18) quand les interactions sont significatives ( $p < 0,05$ ) selon les codes suivants : 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 'o' 0.1 'NS' 1..... 143

Figure 37 Etats stables alternatifs de la turbidité liée à la densité en phytoplancton, et causée par la disparition de la végétation submergée lorsqu'une turbidité critique est dépassée. Les flèches indiquent la direction du changement lorsque le système n'est pas dans l'un des deux états stables alternatifs. D'après (Scheffer et al. 1993) ..... 153

## Table des tableaux

Tableau 1 Dosage du phosphore et de l'azote en mars 2018. Les moyennes et écarts types sont données pour les lacs ayant reçu des apports en nutriments (n=8) et pour ceux qui n'en ont pas reçu (n=8).....	68
Tableau 2 Détail des espèces et des nombres d'individus introduits dans les lacs .....	79
Tableau 3 Biomasses totales de <i>Typha</i> spp et <i>Juncus</i> spp en fonction de l'enrichissement. Les p-values sont issues d'un modèle linéaire comparant les biomasses pour une espèce donnée en fonction de l'enrichissement. ....	97
Tableau 4 Détail du résultat des CPUE (capture par unité d'effort) de la session d'octobre 2017. Gardon 0+ correspond aux individus nés dans l'année (taille <4cm) Gardon 1+ correspond aux gardons à une taille supérieures à ceux nés dans l'années (soit ceux qui ont été introduits en Décembre 2016).....	99
Tableau 5 Nombre d'individus capturés en 2018 en fonction de l'enrichissement et p-value associée à l'effet de ce traitement. ....	100
Tableau 6 Abondance par classe de poids pour les perches et les gardons en fonction du facteur d'enrichissement (P-N- : Lacs non enrichis ; P+N+ : Lacs enrichis) .....	101
Tableau 7 Corrélation de Pearson entre les paramètres de taux de chlorophylle, d'oxygène et de turbidité. La colonne profondeur présente soit toutes les profondeurs en même temps soit par palier de prélèvement. ....	129
Tableau 8 Ratio C : N : P moyen par condition d'enrichissement et par date dans la biomasse du phytoplancton.....	133
Tableau 9 Ratio C : N : P moyen du zooplancton en fonction de l'enrichissement en mai et en août 2018 .....	134
Tableau 10 Ratio C : N : P moyen du biofilm en fonction de l'enrichissement en mars et en septembre 2018.....	135
Tableau 11 Ratio C : N : P moyen des feuilles de <i>Typha latifolia</i> en fonction de l'enrichissement en juillet 2017 et en octobre 2018.....	137
Tableau 12 Ratio C : N : P moyen des rhizomes de <i>Typha latifolia</i> en fonction de l'enrichissement en aout 2017 et en octobre 2018.....	138

## Table des photos

Photo 1 Vue aérienne de la plateforme PLANAQUA .....	66
Photo 2 Photo aérienne d'algues filamenteuses avant recadrage .....	74
Photo 3 Photo aérienne d'algues filamenteuses après recadrage .....	74
Photo 4 Photo aérienne d'un lac PLANAQUA. On peut observer les deux zones littorales peu profondes et végétalisées de part et d'autres du lac.....	76
Photo 5 Vue d'un lac PLANAQUA où l'on peut voir les deux zones littorales composées majoritairement de <i>Typha</i> spp. (bande littorale de gauche)et <i>Juncus</i> spp (bande littorale de droite au premier plan sur la photo) .....	77
Photo 6 Traction du filet lors de la session de recapture d'octobre 2017 .....	82
Photo 7 Photo des sachets de litières de <i>Typha latifolia</i> . En haut les sachets de petites mailles (500 µm) et en bas les sachets de grosses mailles (1 cm). Ici on voit les pseudo-réplicas présent dans les lacs pour une date à une profondeur, en tout, 3 ensembles de 6 sachets sont installés par zone (benthique et littorale) dans chaque lac.....	117
Photo 8 Lac n°1 en février 2017 .....	155
Photo 9 Lac n°1 en septembre 2019.....	155