

L'Institut Agro Rennes-Angers

☐ Site d'Angers ☒ Site de Rennes

Année universitaire : 2024-2025

Spécialité :

Sciences de la Mer et du Littoral - Biologie

Parcours (et option) :

Sciences Halieutiques et Aquacoles
(Aquaculture)

Mémoire de fin d'études

- ☐ d'ingénieur de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)
- ☒ de master de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)
- ☐ de l'Institut Agro Montpellier (étudiant arrivé en M2)
- ☐ d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

L'introduction d'une espèce fonctionnelle permet-elle d'améliorer la productivité piscicole en étang de polyculture ? Analyse comparative avec et sans carpe Amour à l'aide d'un outil de modélisation trophique : Ecopath with Ecosim

Par : Clément GUILCHER



Soutenu à Rennes le 12/09/2025

Devant le jury composé de :

Président : Olivier LE PAPE

Maître de stage : Joël AUBIN

Enseignant référent : Olivier LE PAPE

(Enseignant-chercheur, L'institut Agro Rennes-Angers)

Autres membres du jury

Hervé LE BRIS

(Enseignant-chercheur, L'institut Agro Rennes-Angers)

Marie SAVINA-ROLLAND

(Chercheure, Ifremer Lorient)

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle de l'Institut Agro Rennes-Angers

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation « Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France » disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Annexe III : Fiche de confidentialité et de diffusion du mémoire

Confidentialité

☒ Non ☐ Oui si oui : ☐ 1 an ☐ 5 ans ☐ 10 ans

Pendant toute la durée de confidentialité, aucune diffusion du mémoire n'est possible ⁽¹⁾.

Date et signature du maître de stage ⁽²⁾ : 12/03/2025
(ou de l'étudiant-entrepreneur)

A la fin de la période de confidentialité, sa diffusion est soumise aux règles ci-dessous (droits d'auteur et autorisation de diffusion par l'enseignant à renseigner).

Droits d'auteur

L'auteur ⁽³⁾ Nom Prénom GUILCHER Clément

autorise la diffusion de son travail (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

☒ Oui ☐ Non

Si oui, il autorise

☐ la diffusion papier du mémoire uniquement ⁽⁴⁾

☐ la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

☒ la diffusion papier et électronique du mémoire (joindre dans ce cas la fiche de conformité du mémoire numérique et le contrat de diffusion)

(Facultatif) ☐ accepte de placer son mémoire sous licence Creative commons CC-BY-NC-Nd (voir Guide du mémoire Chap 1.4 page 6)

Date et signature de l'auteur : 12/03/2025

Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant

L'enseignant juge le mémoire de qualité suffisante pour être diffusé (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

☒ Oui ☐ Non

Si non, seul le titre du mémoire apparaîtra dans les bases de données.

Si oui, il autorise

☐ la diffusion papier du mémoire uniquement ⁽⁴⁾

☐ la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

☒ la diffusion papier et électronique du mémoire

Date et signature de l'enseignant : 12/03/25

(1) L'administration, les enseignants et les différents services de documentation de l'Institut Agro Rennes-Angers s'engagent à respecter cette confidentialité.

(2) Signature et cachet de l'organisme

(3) Auteur = étudiant qui réalise son mémoire de fin d'études

(4) La référence bibliographique (= Nom de l'auteur, titre du mémoire, année de soutenance, diplôme, spécialité et spécialisation/Option)) sera signalée dans les bases de données documentaires sans le résumé

Annexe III bis

Avant-propos

Utilisation d'une Intelligence Artificielle générative (IAg) pour la rédaction du mémoire

Des outils d'intelligence artificielle générative ont-ils été utilisés ?

☐ Non ☒ Oui

Si oui, préciser pour quels usages :

Aide à la correction orthographique / reformulation

Remerciements

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à mon maître de stage **Joël Aubin**, ingénieur de recherche, pour son encadrement attentif, ses conseils avisés et la confiance qu'il m'a accordée tout au long de ce travail. Ses connaissances et sa disponibilité ont été déterminantes pour la bonne conduite de ce projet.

Je remercie également **Purco Ralaïarison Ralien**, doctorant, qui m'a accompagné au quotidien et dont l'expertise technique et les échanges constructifs ont largement enrichi ma réflexion et ma méthodologie.

Je souhaite enfin remercier l'ensemble de l'équipe de l'UMR SAS et de la station expérimentale U3E de l'INRAE au Rheu pour leur accueil chaleureux, leur disponibilité sur le terrain et leur appui logistique.

À toutes celles et ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce mémoire, je témoigne ma sincère reconnaissance.

Liste des abréviations

- **ANCOVA** : Analyse de Covariance
- **ANOVA** : Analyse de la Variance
- **BH** : Benjamini-Hochberg (méthode de correction du taux de faux positifs)
- **B** : Biomasse
- **P:B** : Production par la biomasse
- **C:B** : Consommation par la biomasse
- **EE** : Efficience écotrophique
- **EwE** : Ecopath with Ecosim
- **FCI** : Finn's Cycling Index
- **IRMS** : Isotope Ratio Mass Spectrometry (spectrométrie de masse à rapport isotopique)
- **MES** : Matières en Suspension
- **N_{tot}** : Azote total
- **P_{tot}** : Phosphore total
- **PP** : Production primaire
- **PP:R** : Rapport entre la production primaire et la respiration
- **UMR** : Unité Mixte de Recherche
- **U3E** : Unité Expérimentale d'Écologie et d'Écotoxicologie aquatique (station expérimentale du Rheu, INRAE)
- **SAS** : Unité Mixte de Recherche Sol Agro et hydrosystème Spatialisation (INRAE, Institut Agro Rennes-Angers).

Glossaire

- **EwE (Ecopath with Ecosim)** : logiciel de modélisation trophique basé sur l'équilibre de masse permettant d'analyser les flux d'énergie et de matière entre compartiments d'un écosystème.
- **Compartiment trophique** : groupe fonctionnel ou taxon représenté dans un modèle trophique (ex. poissons, invertébrés, phytoplancton).
- **Intensification écologique** : stratégie visant à améliorer la productivité et la durabilité des systèmes aquacoles par la valorisation des processus écologiques internes plutôt que par l'augmentation des intrants.
- **Indice du cycle de Finn (FCI)** : indicateur quantifiant la proportion des flux recyclés au sein d'un réseau trophique.
- **Efficience écotrophique (EE)** : proportion de la production d'un compartiment utilisée par le réseau trophique.
- **Indice de connectance** : rapport entre le nombre de liens trophiques observés et le nombre de liens possibles dans un réseau.
- **Redondance fonctionnelle** : présence de plusieurs espèces remplissant des rôles écologiques similaires, assurant la résilience du système.
- **Macrophytes** : végétaux aquatiques supérieurs (plantes enracinées ou flottantes) jouant un rôle dans la structuration de l'habitat et les cycles biogéochimiques.
- **Isotopes stables (¹³C, ¹⁵N)** : traceurs chimiques utilisés pour reconstruire les régimes alimentaires et les flux de matière dans un écosystème.
- **ANCOVA (Analyse de covariance)** : méthode statistique permettant de comparer des régressions en tenant compte d'une covariable.

Liste des tableaux

Tableau 1 Scénarios optimisés d'empoisonnement	5
Tableau 2 Compositions des régimes alimentaires des groupes prédateurs	13
Tableau 3 Résultats des ANCOVA pour chaque paramètre.....	16
Tableau 4 Concentrations en éléments nutritifs et matières en suspension pour chaque étang aux deux périodes étudiées.....	17
Tableau 5 Paramètres physicochimiques des sédiments	18
Tableau 6 Métriques biologiques des poissons par étang	19
Tableau 7 Récapitulatif des métriques biologiques des sources par étang	21
Tableau 8 Décision pour le regroupement des taxons en groupes fonctionnels.	22
Tableau 9 Récapitulatif des décisions de regroupement des données entre les étangs par traitement.....	24
Tableau 10 : Rendement piscicole et indicateurs de description du réseau trophiques issus de la modélisation Ecopath	26

Liste des figures

Figure 1 Photographie aérienne des étangs de l'UMR U3E au Rheu.....	4
Figure 2 Évolution temporelle des paramètres physico-chimiques par étang	15
Figure 3 Carte thermique des variations cumulées ($\Delta 81j$) pour chaque paramètre et étang, avec significativité (BH)	16
Figure 4 Estimations des pentes de régression linéaire de conductivité $\pm$ IC95 % par étang	17
Figure 5 Biplots des isotopes stables (carbone 13 et azote 15) pour les groupes fonctionnels présentant plusieurs taxons.	22
Figure 6 Biplots des isotopes stables (carbone 13 et azote 15) pour les groupes des différents étangs.....	23
Figure 7 Barplots empilés des proportions de proies dans le régime alimentaire des prédateurs	25
Figure 8 Diagramme de Venn des variables non traitées susceptible d'influencer les résultats et association selon le traitement expérimental.	29

Liste des annexes

Annexe I Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 501	41
Annexe II Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 502	42
Annexe III Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 504	43
Annexe IV Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 505	44
Annexe V Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 507	45
Annexe VI Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 508	46
Annexe VII Ellipses par étang des isotopes stables des différents Groupes.....	47
Annexe VIII Résultats de la PERMANOVA euclidienne ($\delta^{13}C + \delta^{15}N$) et Dunn (BH) sur les valeurs isotopiques des groupes fonctionnels	48

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Contexte général : vers une aquaculture plus durable.....	1
1.2	La polyculture piscicole comme levier d'intensification écologique	1
1.3	Apports de la modélisation trophique : l'outil Ecopath with Ecosim	2
1.4	Objectifs et hypothèses de l'étude	3
2	Matériel et méthodes	4
2.1	Dispositif expérimental.....	4
2.2	Prélèvements et mesures des paramètres environnementaux	5
2.3	Prélèvements biologiques.....	6
2.4	Calculs des paramètres d'entrée pour le modèle <i>Ecopath</i>	7
2.5	Isotopes stables et analyse des régimes alimentaires.....	11
2.6	Modélisation sur Ecopath with Ecosim.....	14
3	Résultats	15
3.1	Paramètres physicochimiques de l'eau	15
3.2	Caractérisation des sédiments.....	18
		18
3.3	Paramètres d'entrée pour le modèle Ecopath	18
3.4	Analyses isotopiques.....	21
3.5	Modélisation Ecopath	25
4	Discussion	27
4.1	Résumé des principaux résultats	27
4.2	Limites méthodologiques et contextuelles.....	28
4.3	Discussion sur les hypothèses posées	30
4.4	Perspectives	33
5	Conclusion	34
6	Références	37

1 Introduction

1.1 Contexte général : vers une aquaculture plus durable

L'aquaculture continentale, et plus particulièrement la pisciculture en étang, constitue un système de production historiquement ancré en Europe centrale, notamment pour l'élevage extensif de cyprinidés tels que la carpe commune (*Cyprinus carpio*). Ce modèle de production, fondé sur une faible densité d'élevage et une forte intégration aux dynamiques de l'écosystème des étangs, assure historiquement des fonctions multiples : production alimentaire, gestion hydraulique et écologique des zones humides, et maintien de paysages culturels et patrimoniaux (Aubin et al., 2017 ; Boyd et al., 2020).

Ce système est cependant fragilisé par une série de pressions croissantes : mise en concurrence foncière avec d'autres usages du territoire, diminution des soutiens économiques, baisse de la rentabilité, renforcement des exigences environnementales, et vulnérabilité face aux aléas climatiques et la prédation aviaire (FAO, 2024). Malgré ces défis, les étangs piscicoles représentent un levier stratégique pour la transition écologique, la souveraineté alimentaire, et la gestion durable de la biodiversité. Leur fonctionnement multitrophique, couplé à leur capacité à fournir des services écosystémiques (épuration de l'eau, stockage de carbone, refuge pour la faune), en fait des agroécosystèmes à fort potentiel (Boyd et al., 2020). Dans ce contexte, l'intensification écologique apparaît comme un cadre conceptuel pertinent pour faire évoluer les pratiques. Cette approche vise à accroître la performance des systèmes par la valorisation des processus écologiques internes — tels que les interactions trophiques, la régulation biologique ou le recyclage des nutriments — plutôt que par l'augmentation des intrants ou de la densité d'élevage (Aubin et al., 2019 ; Tittone, 2014).

1.2 La polyculture piscicole comme levier d'intensification écologique

Dans une perspective d'intensification écologique, l'optimisation des interactions biologiques entre espèces constitue un levier majeur pour améliorer la productivité sans augmenter la pression sur les milieux. En pisciculture, cela passe notamment par la diversification raisonnée des assemblages piscicoles, à travers la polyculture. Ce mode d'élevage, largement développé en Asie (Milstein, 1992), repose sur l'association d'espèces aux régimes trophiques différents — phytophages, zooplanctonophages, benthophages, piscivores — afin de maximiser l'exploitation des ressources disponibles et de réduire les chevauchements de niches trophiques.

En Europe, une grande partie des étangs reposent déjà sur ce mode de gestion, mais les pratiques, héritées de savoirs anciens, évoluent peu. Des essais récents ont néanmoins montré leur potentiel pour accroître la résilience écologique — capacité d'un écosystème à absorber des perturbations et à retrouver son état initial (Holling, 1973) — ainsi que la rentabilité des élevages (Hasan & New, 2013). Par exemple, l'introduction de carpes argentées (*Hypophthalmichthys molitrix*) dans des plans d'eau eutrophes a permis de réduire les efflorescences de cyanobactéries dans près de 88 % des cas, illustrant ainsi une application réussie de la biomanipulation non traditionnelle (Chen et al., 2023).

Dans cette logique, l'introduction de la carpe Amour (*Ctenopharyngodon idella*), un herbivore spécialisé dans la consommation de macrophytes, est envisagée comme une stratégie de régulation biologique (Li et al., 2023). En intégrant les végétaux aquatiques dans les voies trophiques, cette espèce pourrait contribuer à réduire les risques de colmatage des plans d'eau, et à libérer des ressources pour les espèces zooplanctonophages ou benthivores (Pípalová, 2006). Elle présente ainsi un intérêt fonctionnel au sens où ses traits écologiques influencent directement le fonctionnement global du système.

Cependant, plusieurs études mettent en garde contre des effets écosystémiques ambivalents. Par la consommation massive de macrophytes, la carpe Amour peut altérer la structure des habitats benthiques, réduire la diversité des macroinvertébrés et perturber les conditions de frai de certaines espèces (Bonar et al., 2002). Des essais en milieu contrôlé (e.g., Bonar et al., 2002) ont montré que des densités élevées de carpe Amour entraînaient une baisse significative de la diversité végétale, ainsi qu'une réduction de la productivité secondaire.

Il est donc essentiel d'évaluer les effets de cette espèce à l'échelle de l'écosystème, en tenant compte des interactions multiples avec les autres compartiments trophiques. Une telle évaluation permettrait d'éclairer les décisions d'empoissonnement dans une logique de gestion intégrée, fondée non seulement sur la productivité directe, mais aussi sur la stabilité et l'efficacité écologique du système.

1.3 Apports de la modélisation trophique : l'outil Ecopath with Ecosim

Pour appréhender la complexité des interactions biotiques au sein de ces systèmes multitrophiques, la modélisation trophique constitue un outil d'aide à la compréhension de l'écosystème particulièrement pertinent. Le logiciel *Ecopath with Ecosim* (EwE), développé initialement pour les systèmes marins, repose sur un modèle d'équilibre de masse qui permet de quantifier les flux d'énergie entre compartiments trophiques et de simuler des scénarios de gestion à court et long terme (Christensen & Pauly, 1992 ; Christensen & Walters, 2004).

Dans les systèmes aquacoles, EwE a par exemple été utilisé pour modéliser des systèmes de polyculture (Feng et al., 2017) ou pour évaluer les impacts de différentes stratégies d'empoissonnement sur les transferts d'énergie et le recyclage des nutriments (Aubin et al., 2021). Ses principaux atouts résident dans sa capacité à :

- Évaluer la structure et la dynamique des réseaux trophiques à l'échelle écosystémique
- Identifier les compartiments sous-exploités ou les goulots d'étranglement énergétiques
- Quantifier des indicateurs systémiques tels que la connectance, l'indice du cycle de Finn, ou l'efficacité trophique globale.

L'application d'EwE aux étangs piscicoles européens reste encore marginale, mais les travaux d'Aubin et al. (2021) ont montré tout son potentiel pour optimiser la gestion des assemblages multi-espèces. Par ailleurs, pour renforcer la robustesse des modèles, l'intégration de données empiriques issues d'analyses isotopiques permet de mieux contraindre les régimes alimentaires, en fournissant une validation indépendante des structures trophiques simulées (Nahon et al., 2024).

1.4 Objectifs et hypothèses de l'étude

Ce travail s'inscrit dans le prolongement du projet SEPURE, porté par l'INRAE (2020–2023), qui visait à accompagner la pisciculture d'étang dans sa transition vers des pratiques durables. Structuré autour de quatre étapes — diagnostic, expérimentation, modélisation, transfert — ce projet a permis d'explorer de nouvelles stratégies d'empoissonnement, notamment la polyculture avec l'introduction d'espèces fonctionnelles.

Dans ce cadre, l'introduction de la carpe Amour a été testée comme levier pour valoriser le compartiment végétal peu exploité, et potentiellement augmenter la productivité piscicole globale. Les résultats semblaient prometteurs. Le présent travail vise à évaluer, à l'aide du logiciel *Ecopath with Ecosim*, les effets fonctionnels de l'introduction de cette espèce sur la structure et le fonctionnement trophique d'un étang de polyculture.

L'objectif est de déterminer si l'intégration d'une espèce fonctionnelle herbivore constitue un levier pertinent pour améliorer la productivité piscicole en optimisant l'efficacité écologique du système, la valorisation des ressources disponibles et le recyclage des nutriments. Ce type d'intervention s'inscrit pleinement dans une logique d'intensification écologique fondée sur la complémentarité fonctionnelle des espèces et l'exploitation efficace des ressources primaires (Aubin et al., 2019 ; Duru et al., 2015).

Les hypothèses testées dans cette étude sont les suivantes :

- H1 – Optimisation de la productivité piscicole : l'introduction de la carpe Amour permet d'augmenter la production totale de poissons, en valorisant un compartiment peu exploité (macrophytes). Cette hypothèse est évaluée par le rendement net piscicole et les efficacités écotrophiques (EE) des poissons, qui reflètent la part de la production effectivement exploitée dans le réseau (Christensen & Walters, 2004).
- H2 – Structuration fonctionnelle du réseau trophique : L'introduction d'une voie herbivore restructure le réseau trophique, améliore la complémentarité trophique (réduit la compétition sur les ressources), augmente les indices de connectance et diminue l'indice d'omnivorie, mesurant respectivement la complexité et la spécialisation des interactions trophiques (Christensen & Walters, 2004).
- H3 – Efficacité écologique via le recyclage des nutriments : La consommation directe de macrophytes limite l'accumulation de détritus, favorise un recyclage plus rapide des nutriments, et améliore l'efficacité écologique globale, mesurée par l'indice de cycle de Finn (FCI) et l'efficacité écotrophique des détritus, indicateurs du degré de recyclage et d'intégration des flux dans le système (Christensen & Walters, 2004).

Ces hypothèses seront testées à partir de deux configurations de polyculture expérimentales avec et sans carpe Amour, en combinant données de terrain (abondances, biomasses, isotopes stables du carbone et de l'azote) et modélisation trophique. Cette approche vise à formuler des recommandations pour la conception d'assemblages piscicoles optimaux, conciliant durabilité écologique, efficacité énergétique, utilisation des ressources et résilience des systèmes d'étang.

2 Matériel et méthodes

2.1 Dispositif expérimental

2.1.1 Les étangs expérimentaux du Rheu

L'étude a été conduite sur la station expérimentale U3E de l'INRAE (Le Rheu), sur une série de six étangs expérimentaux de 500 m² chacun (~20 m par 25 m), avec une profondeur moyenne d'environ 0,8 m et protégés par des filets contre la prédation aviaire. Ces étangs sont alimentés par les eaux de la rivière La Flume via un système de château d'eau permettant une régulation précise des entrées d'eau. Les étangs fonctionnent en eau close, avec un ajustement périodique du niveau d'eau pour compenser les pertes dues à l'évaporation, afin d'assurer une stabilité hydrologique tout au long de la période expérimentale (Communication personnelle, station expérimentale U3E, INRAE Le Rheu).

Le dispositif expérimental comprend deux traitements extensifs (aucun intrants) avec trois répliques chacun (Figure 1) :

- Polyculture témoin : assemblage composé de carpe commune (*Cyprinus carpio*), gardon (*Rutilus rutilus*), tanche (*Tinca tinca*) et sandre (*Sander lucioperca*).
- Polyculture avec carpe Amour : même assemblage, complété par l'introduction de la carpe Amour (*Ctenopharyngodon idella*).

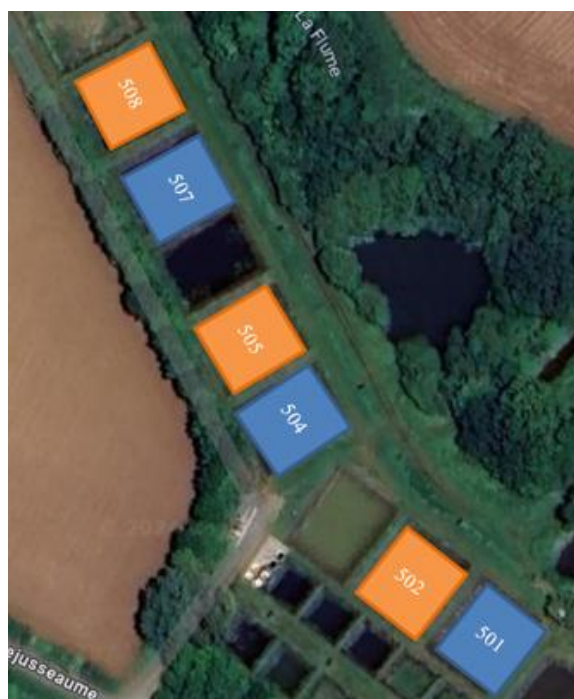


Figure 1 Photographie aérienne des étangs de l'UMR U3E au Rheu (en bleu les étangs sans carpe Amour, en orange les étangs avec)

2.1.2 Empoissonnement

L'empoissonnement a été effectué le 13 mars 2025. Les biomasses et compositions spécifiques ont été définies préalablement à l'aide d'un modèle prévisionnel afin d'optimiser la productivité piscicole tout en exploitant efficacement les niches trophiques disponibles (Thèse Purco Ralaïarison Ralien, 2025) (Tableau 1). L'objectif est de comparer la dynamique écologique et les performances de ces deux assemblages piscicoles optimisés.

Tableau 1 Scénarios optimisés d'empoissonnement (valeurs moyennes par étang ; Amour = carpe Amour ; carpe = Carpe commune)

	Sans carpe Amour (501, 504, 507)				Avec carpe Amour (502, 505, 508)				
Espèces	Part de la biomasse (%)	Effectif	Masse individuelle (g)	Biomasse empoisonnée (g)	Part de la biomasse (%)	Effectif	Masse individuelle (g)	Biomasse empoisonnée (g)	
Amour	-	-	-	-	15	100	6,6	656	
Carpe	5	13	19,9	225	5	12	18,7	225	
Sandre	5	22	10,1	219	5	22	9,7	219	
Gardon	35	12	132,6	1 547	25	8	139,5	1 116	
Tanche	55	7	350,2	2 452	50	6	367	2 220	
			Total	4443				Total	4436

2.2 Prélèvements et mesures des paramètres environnementaux

Des campagnes de prélèvements sont réalisées au moment de l'empoissonnement (11 mars 2025), de la pêche intermédiaire (10 juin 2025) et de la pêche finale (septembre 2025, hors stage). Les différentes mesures sont détaillées ci-dessous.

2.2.1 Caractérisation physico-chimique de l'eau

En plus des campagnes, des mesures *in situ* sont réalisées toutes les deux semaines dans chacun des étangs à l'aide d'une sonde multi paramètre. Les variables analysées comprennent le pH, la température (°C), la conductivité (µS/cm) et la concentration en oxygène dissous (mg/L). Ces mesures permettent de s'assurer de la viabilité des étangs sur la période de production et leur analyse permet d'apporter des éléments de comparaisons entre les étangs.

Pour décrire les dynamiques temporelles, un lissage loess (Cleveland & Devlin, 1988) est appliqué à chaque paramètre par étang. Des modèles linéaires simples sont ajustés pour chaque couple paramètre × étang. Les pentes estimées correspondent à la variation quotidienne, exprimée en unités spécifiques (°C, µS/cm, mg/L ou unités de pH). Les effets significatifs sont identifiés via un test t de Student sur le coefficient de régression, avec ajustement des p-values par la méthode de Benjamini & Hochberg (1995) pour contrôler le taux de faux positifs.

Une analyse de covariance (ANCOVA) est enfin réalisée pour chaque paramètre (modèle additif et avec interaction) afin d'estimer les effets du temps, de l'étang et de leur interaction (Quinn & Keough, 2002). En cas d'interaction significative, des comparaisons post-hoc de pentes sont effectuées avec la fonction `emtrends()` du package *emmeans* (Lenth, 2020).

Lors des campagnes de mars et juin, des échantillons d'eau sont collectés dans chacun des étangs à l'aide d'une bouteille de Van Dorn de 5 litres. Trois prélèvements sont réalisés à différents points du plan d'eau en entrée et en sortie, puis mélangés pour constituer des échantillons composites représentatifs. Les échantillons sont conditionnés dans des flacons appropriés puis transportés sous température contrôlée au laboratoire de l'UMR SAS (INRAE Rennes), où ils sont analysés selon les protocoles analytiques standard. Ces analyses incluent les mesures de concentrations en : azote total (N tot), nitrites (NO₂⁻), nitrates (NO₃⁻), ammonium (NH₄⁺), phosphore total (P tot), orthophosphates (PO₄³⁻), matières en suspension (MES) et carbone total dissous (C tot).

Les concentrations en nutriments et MES sont comparées entre étangs pour mars et juin à l'aide de tests de Kruskal-Wallis, suivis de tests post-hoc de Dunn avec correction de Benjamini-Hochberg lorsque nécessaire. Les valeurs inférieures aux seuils de détection des méthodes d'analyse sont remplacées par zéro.

2.2.2 Caractérisation physico-chimique des sédiments

Les sédiments sont prélevés par carottage à différents endroits (entrée et sortie des étangs). Les deux premiers centimètres superficiels sont isolés pour des analyses physico-chimiques (carbone organique, azote total, phosphore échangeable, pH, carbonate) et isotopiques (carbone et azote). Ces mesures permettent de caractériser ressources minérales et organiques afin de pouvoir discuter de potentielles différences de productivité entre les étangs mais aussi l'évolution de ces dernières au cours de l'expérience.

Les données sont analysées à l'aide de tests de Kruskal-Wallis pour chaque paramètre et par mois, suivis, en cas de différence inter-étang, de tests de Dunn avec correction de Benjamini-Hochberg afin d'identifier les contrastes significatifs. Les comparaisons incluent également les évolutions saisonnières au sein de chaque étang.

2.3 Prélèvements biologiques

Les campagnes de prélèvements biologiques sont réalisées aux mêmes moments que les prélèvements environnementaux (empoissonnement, pêche intermédiaire et pêche finale). Les différentes mesures sont détaillées ci-dessous.

2.3.1 Macroinvertébrés benthiques

Les macroinvertébrés sont prélevés en utilisant une épuisette d'une largeur de 10 cm et de maille 250 μm . Pour chaque étang, quatre passages sont réalisés sur les berges et quatre sur le fond en pleine eau en perturbant la végétation ou le sédiment sur une distance d'un mètre. Les échantillons sont ensuite passés sur un tamis de 250 μm afin d'éliminer les particules les plus fines et sont fixés à l'alcool à 70%.

Au laboratoire, les échantillons sont rincés, passés sur une colonne de tamis (8, 4, 2, 1, 0.5 et 0.25 mm) et sous-échantillonnés (de 1/2 à 1/32) selon la quantité à traiter à l'aide d'une boîte de Motoda. Ils sont ensuite triés sous loupe binoculaire, les organismes sont comptés et identifiés selon la clé taxonomique de Tachet et al. (2010).

2.3.2 Zooplancton

Pour chaque étang, trois prélèvements d'eau sont effectués à différents endroits à l'aide d'une colonne de Van Dorn de 5 litres, puis mélangés afin d'obtenir des échantillons représentatifs. Les échantillons de zooplanctons sont collectés par filtration de l'eau prélevée à travers un tamis de 60 μm . Les échantillons sont fixés à l'éthanol, passés sur une colonne de tamis (1, 0.5, 0.25, 0.125, 0.063 mm), dilués selon la concentration, puis comptés et identifiés sous loupe binoculaire.

2.3.3 Phytoplancton et macrophytes

Des mesures régulières (toutes les deux semaines) sont effectuées à l'aide d'une *AlgaeTorch*, incluant la concentration en chlorophylle-a et la turbidité. Ces données permettent d'évaluer l'évolution de la biomasse et de la production primaire du phytoplancton.

Quant à l'abondance des macrophytes, elle est évaluée à l'aide de transects par la méthode des points de contact. Vingt points d'échantillonnage répartis régulièrement sur l'ensemble de l'étang sont échantillonnés à l'aide d'un râteau, permettant de prélever les macrophytes présents sur le fond. La végétation des berges est aussi considérée sur un mètre de largeur, soit $\sim 1/20$ (90 m²) de la surface de l'étang. Pour chaque point, un indice qualitatif d'abondance est attribué selon quatre classes : « rien », « peu », « moyen » et « dense ». À chaque catégorie correspond une valeur moyenne de biomasse sèche (t/km²), déterminée lors d'expérimentations antérieures.

2.3.4 Biométrie des poissons

Les poissons sont échantillonnés avant l'empoissonnement et pêchés à la senne lors de la pêche intermédiaire (la pêche finale se fait par assec). À chaque phase, les individus capturés sont anesthésiés à la benzocaïne (0,028 g/L), puis mesurés (longueur totale en mm) à l'aide d'un ichtyomètre et pesés (masse fraîche individuelle en g) à l'aide d'une balance de précision.

2.4 Calculs des paramètres d'entrée pour le modèle *Ecopath*

La calibration d'un modèle *Ecopath* nécessite de renseigner, pour chaque compartiment, au moins trois paramètres de base (Christensen & Walters, 2004) :

1. Biomasse (B), dérivée des données de terrain ou de la littérature,
2. Production/Biomasse (P:B), généralement estimée à partir des taux de mortalité naturelle, de croissance ou de production secondaire,
3. Consommation/Biomasse (C:B), calculée via des équations empiriques ou des valeurs de la littérature

2.4.1 Macroinvertébrés benthiques

2.4.1.1 Biomasse

La biomasse est estimée grâce à des équations allométriques et des taux de croissance spécifiques selon Morin et Dumont (1994) et Stephenson et al. (2007). Elle est calculée pour chaque étang à partir de l'abondance numérique et de la biomasse individuelle moyenne selon la taille des individus de chaque espèce :

$$B_{ij} = (w_{ij} * n_{ij} * f) * \frac{10}{4}$$

Avec :

B_{ij} : biomasse totale du taxon i dans le tamis j (en mg matière sèche),

w_{ij} : masse sèche individuelle moyenne d'un individu du taxon i dans le tamis j estimée par les équations allométriques spécifiques (Benke et al., 1999 ; EPA, 2003),

n_{ij} : abondance du taxon i dans le tamis j.

f : facteur de sous-échantillonnage

10/4 : conversion en m² (4 coups d'épuisette de 0,1 m² chacun)

La biomasse totale (B) est la somme des biomasses B_{ij} obtenues pour l'ensemble des taxons et des classes de taille (tamis).

2.4.1.2 Production par la biomasse

La production secondaire (P) des macroinvertébrés est estimée en utilisant la méthode des taux de croissance instantanés selon Morin & Dumont (1994) et Stephenson et al. (2007). Le taux de croissance quotidien (g_{ij} , en jour^{-1}) est calculé à partir de la masse sèche individuelle (w_{ij}) et de la température moyenne sur la période considérée (T, en °C) avec l'équation suivante :

$$\log(g_{ij}) = -2.09 - 0.27 \times \log(w_{ij}) + 0.025 \times T$$

Où

g_{ij} : taux de croissance journalier du taxon i dans le tamis j,

w_{ij} : masse sèche individuelle moyenne (en mg) du taxon i dans le tamis j,

T : température moyenne journalière de l'eau (°C).

La production secondaire quotidienne (P_{ij} , en mg matière sèche jour^{-1}) est calculée ainsi :

$$P_{ij} = g_{ij} * B_{ij}$$

Avec : B_{ij} = Biomasse du taxon i dans le tamis j

La production secondaire totale (P) est obtenue en multipliant la production secondaire journalière par le nombre de jours de la période étudiée, puis sommée pour tous les taxons et classes de taille :

$$P_{totale} = \sum_{i,j} (P_{ij} * nb_{jours})$$

Le rapport P:B sur la période est finalement obtenue par la formule :

$$P:B = \frac{P_{totale}}{B}$$

2.4.1.3 Consommation par la biomasse

Dans les modèles trophiques, les rapports C:B (Consommation/Biomasse) sont souvent estimés indirectement, car leur mesure directe est complexe et coûteuse. Une pratique courante consiste à déduire ce rapport à partir du rapport de production sur biomasse (P:B), en utilisant un rendement trophique standard généralement admis autour de 30 %. Cette relation simplifiée peut être exprimée comme suit :

$$C:B = \frac{P:B}{0,3}$$

Cette hypothèse est communément adoptée dans la modélisation trophique en aquaculture, notamment lorsqu'il manque des données spécifiques sur les taux de consommation des organismes étudiés (Feng et al., 2017).

2.4.2 Zooplancton

2.4.2.1 Biomasse

La biomasse est estimée selon le même protocole que les macroinvertébrés (paragraphe 2.4.1.1).

2.4.2.2 Production par la biomasse

La production quotidienne est estimée via le taux de croissance journalier instantané g_{ij} , dépendant de la masse et de la température moyenne T , selon Morin & Dumont (1994) et Zhou et al. (2010) :

Formule générique (Morin & Dumont, 1994) :

$$\log(g_{ij}) = -2,09 - 0,27 * \log(w_{ij}) + 0,025 * T$$

Copépodes et cladocères (Zhou et al., 2010):

$$g_{ij} = 0,0033 * \left(\frac{C_a}{w_{C_{ij}}}\right)^{0,66} * T^{1,25}$$

Avec : g_{ij} : taux de croissance en jour⁻¹ du taxon i dans le tamis j ,

w_{ij} : biomasse en mg de masse sèche du taxon i dans le tamis j

T : température moyenne de l'eau sur la période (°C),

C_a : concentration en chlorophylle a convertie en carbone,

$w_{C_{ij}}$: masse individuelle en mg de C.

La production sur la période est obtenue en sommant les productions de chaque taxon/tamis multipliées par le nombre de jours (ici 81j) :

$$P = \sum_{i,j} g_{ij} * B_{ij} * 81$$

Une fois la production et la biomasse estimées, le rapport $P:B$ (81jours⁻¹) est calculé pour la communauté :

$$P:B = \frac{P}{B_{ij}}$$

2.4.2.3 Consommation par la biomasse

Le rapport Consommation/Biomasse (C:B) est ensuite calculé en considérant un rendement trophique standard de 30 % (paragraphe 2.4.1.3).

2.4.3 Phytoplancton et macrophytes

2.4.3.1 Biomasse

La biomasse du phytoplancton (B , en tonnes de masse sèche/km²) est calculée à partir des concentrations moyennes en chlorophylle- a ($Chla$, en µg/L) en considérant que le phytoplancton est constitué de 1% de chlorophylle- a (Reynolds, 2006) :

$$B = \frac{Chla_{(\mu g/L)}}{1000 * 0.01} * profondeur_{(m)}$$

Concernant les macrophytes, la biomasse totale de l'étang est estimée par :

$$Biomasse_{totale} = \sum_{i=1}^{20} \frac{B_i}{20} + B_{berge}$$

Où B_i est la biomasse attribuée au point i selon sa classe et B_{berge} est la biomasse de macrophytes estimée sur les berges.

2.4.3.2 Production par la biomasse

La production primaire brute (PP, en g/m²) est calculée à partir du rayonnement solaire global moyen (Glot, en kcal/m²), accessible via <https://meteo.data.gouv.fr/form>, en considérant une efficacité d'utilisation du rayonnement de 0,6 (Sadras et al., 2016), selon l'équation suivante (Ryther & Yentsch, 1957) :

$$PP_{(g/m^2)} = 3.7 * Chla_{(\mu g/L)} * (0.6 * Glot_{(kcal/m^2)})$$

Le rapport Production/Biomasse (P:B) a été déterminé selon l'équation :

$$P:B = \frac{PP_{(g/m^2)}}{B_{(t/km^2)}}$$

La valeur du ratio production/biomasse (P:B) retenue pour les macrophytes est fixée à 1,67, conformément aux estimations proposées par Jia et al. (2012).

2.4.4 Détritrus

La production journalière de détritrus (g C·m⁻²·j⁻¹) est calculée à partir des estimations de production primaire obtenues pour le phytoplancton (§2.4.3.2), selon la relation empirique :

$$Détritrus_{jour} = 10^{(-2,41 + 0,954 * \log_{10}(PP) + 0,8631 * \log_{10}(Z_e))}$$

Où PP correspond à la production primaire brute (g C·m⁻²·j⁻¹) et Z_e à la profondeur euphotique (fixée à 1 m). Cette estimation, exprimée en g C·m⁻²·j⁻¹, est ensuite multipliée par 81 jours (durée du cycle) et convertie en t·km⁻².

2.4.5 Poissons

2.4.5.1 Biomasse

La biomasse moyenne (B) pour chaque espèce de poissons est estimée par :

$$N_{moy} = \frac{N_{ini} - N_{fin}}{Z} \quad \text{où } Z = -\ln\left(\frac{N_{fin}}{N_{ini}}\right)$$
$$W_{moy} = \frac{W_{ini} + W_{fin}}{2}$$
$$B = N_{moy} * W_{moy}$$

Avec N = nombre initial/final d'individus

W= biomasse initiale/finale

Z= taux de mortalité

La biomasse en alevin est estimée à partir du nombre d'individus reproducteurs, considérant une moyenne de 36 alevins/reproducteur en tenant compte de la mortalité (données d'expérimentations précédentes). Ainsi, la biomasse moyenne d'alevins est estimée selon :

$$B_{alevins} = \frac{(n_{gardon} + n_{tanche}) * 36 * w_i}{2}$$

Avec : n_x= nombre de gardon et de tanche

w_i= masse moyenne par alevin

2.4.5.2 Production sur la biomasse

Le rapport de production sur biomasse (P:B) est calculé par :

$$P:B = \frac{W_{totale,ini} - W_{totale,fin}}{B} + Z$$

Avec W : masse totale (finale ou initiale)

2.4.5.3 Consommation sur la biomasse

Enfin, la consommation par biomasse (C:B) est estimée à l'aide de l'équation empirique proposée par Palomares & Pauly (1998). Cette équation relie la C:B à divers paramètres biologiques et environnementaux des espèces :

$$C:B = 10^{(7,964 - 0,204 \log W_{\infty} - 1,965 T' + 0,083A + 0,532h + 0,398d)}$$

W_{∞} : poids humide asymptotique (en g), calculé selon la relation ; $W_{\infty} = a L_{\infty}^b$

a, b : constantes de la relation longueur-poids

L_{∞} : longueur asymptotique, estimée avec la longueur maximale observée (L_{max} , en cm) ; $L_{\infty} = 10^{(0,044 + 0,9841 \log L_{max})}$

T' : calculée à partir de la température moyenne en °C (T) ; $T' = 1000 / (T + 273.1)$

A : indice de la nageoire caudale

h et d : variables liées au comportement alimentaire des poissons ; h = 1 pour les herbivores, d = 1 pour les détritivores, et h = d = 0 pour les carnivores.

2.4.6 Analyses statistiques

Pour comparer les paramètres entre les deux traitements (témoins : étangs 501, 504, 507 ; avec carpe Amour : étangs 502, 505, 508), un test t de Student pour échantillons indépendants est utilisé. Il évalue la différence de moyenne entre deux groupes distincts.

Étant donné la petite taille d'échantillon (n=3 par groupe) et l'incertitude sur l'égalité des variances, la version de Welch du test t est retenue, plus robuste en cas de variances inégales.

2.5 Isotopes stables et analyse des régimes alimentaires

La composition du régime alimentaire est indispensable pour relier les prédateurs et leurs proies dans un modèle Ecomath. Les matrices alimentaires peuvent être renseignées à partir de données empiriques (contenus stomacaux, isotopes stables) ou d'informations bibliographiques.

2.5.1 Prélèvements

Ici, c'est l'analyse des isotopes stables du carbone (^{13}C) et de l'azote (^{15}N) qui est utilisée pour reconstruire les régimes alimentaires des poissons et calibrer les matrices de régime alimentaire. Les échantillons sont prélevés lors de la pêche intermédiaire, en respectant les protocoles standardisés pour chaque compartiment trophique (objectif de cinq individus/échantillons par espèce/groupe et par étang pour une bonne robustesse).

Pour les poissons, une biopsie non létale est réalisée sur la partie distale de la nageoire caudale (environ 0,5 cm²) après anesthésie par balnéation à la benzocaïne (0,028 g/L). Cinq individus par espèce et par étang sont prélevés. Les échantillons sont rincés à l'eau milli-Q, séchés à 60°C en étuve, puis réduits en poudre fine à l'aide d'un broyeur à billes.

Les prélèvements de planctons sont réalisés à l'aide de filtres successifs : les zooplanctons sont retenus sur une maille de 0,63 µm, tandis que les phytoplanctons sont récupérés dans le filtrat.

Toutefois, cette fraction peut inclure des débris organiques ou autres particules non vivantes, ayant traversé le filtre, susceptibles de brouiller la signature isotopique. En pratique, il s'agit donc plutôt de matières organiques particulaires en suspension (MOPS) ; par souci de simplicité, elles seront néanmoins désignées comme « phytoplancton » dans la suite de l'analyse.

Pour les ressources alimentaires potentielles (invertébrés, phytoplancton, zooplancton, macrophytes, sédiments), les prélèvements sont séchés et homogénéisés selon les mêmes conditions. Les sédiments sont analysés pour en extraire les signaux isotopiques du microphytobenthos, des détritiques et des bactéries associées.

2.5.2 Exploration des données isotopiques

Les signatures isotopiques du carbone (^{13}C) et de l'azote (^{15}N) sont mesurées par spectrométrie de masse à rapport isotopique (IRMS). Les valeurs sont exprimées en notation delta (‰), en référence aux standards internationaux : Pee Dee Belemnite (carbone) et air atmosphérique (azote).

Il y a trois objectifs principaux à cette analyse :

1. Vérifier la cohérence des signatures isotopiques à l'intérieur des groupes fonctionnels composés de plusieurs taxons, afin de justifier un regroupement par compartiment trophique dans le cadre des analyses globales.

Pour les groupes « poisson », « macrophyte », « macro-invertébré », un test global est appliqué afin de détecter d'éventuelles différences entre taxons : ANOVA lorsque les conditions de normalité (Shapiro-Wilk) et d'homogénéité des variances (Levene) sont respectées, sinon test de Kruskal-Wallis. En cas de résultat significatif, des comparaisons post-hoc (Tukey ou Dunn avec correction BH) sont réalisées. Le regroupement des taxons est refusé lorsqu'au moins deux paires présentait des différences isotopiques claires.

2. Tester si les signatures isotopiques diffèrent entre groupes fonctionnels afin de s'assurer qu'il n'y ait pas de chevauchement entre les groupes.

Une approche combinant analyses multivariées et univariées est utilisée. Les variables sont centrées et réduites afin de supprimer l'effet d'échelle. Une PERMANOVA (adonis2, package *vegan* ; Anderson, 2001) est appliquée sur une matrice de distances euclidiennes (999 permutations) pour tester l'effet du facteur Groupe seul, puis en interaction avec le facteur Étang. Comme prérequis, l'homogénéité des dispersions intra-groupe est vérifiée à l'aide du test de *betadisper*. Des comparaisons post-hoc pairwise par PERMANOVA (correction de Benjamini-Hochberg) sont réalisées pour identifier les différences significatives entre paires de groupes.

En parallèle, des tests univariés sont conduits séparément pour $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Un test de Kruskal-Wallis global est appliqué, suivi de post-hoc de Dunn avec correction de Benjamini-Hochberg, afin de comparer l'ensemble des groupes deux à deux.

3. Évaluer la possibilité de regrouper les données entre étangs au sein d'un même traitement expérimental, pour renforcer la robustesse statistique dans les comparaisons isotopiques.

Les valeurs isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) sont comparées entre étangs pour un traitement au moyen d'analyses de variance (ANOVA) lorsque les conditions de normalité et d'homogénéité de variance étaient respectées (Shapiro-Wilk et Levene), et de tests non paramétriques de Kruskal-Wallis dans le cas contraire. En cas de résultat global significatif ($p < 0,05$), des comparaisons multiples post-hoc (tests de Tukey pour ANOVA ou de Dunn avec correction de Benjamini-Hochberg pour Kruskal-Wallis) sont réalisées afin de quantifier le nombre de paires d'étangs différant significativement. Une fois que toutes les analyses sont effectuées et les ajustements sont faits, les données sont prêtes à être utilisées dans le modèle de mélange afin d'établir les matrices alimentaires de chaque étang.

2.5.3 Matrices alimentaires

Les matrices alimentaires sont générées à partir des données isotopiques en utilisant des modèles de mélange bayésiens implémentés via le package `simmr` (Parnell et al., 2013), basé sur le moteur `rjags`. Ces modèles estiment, pour chaque espèce prédatrice, les proportions relatives des sources alimentaires contribuant à son régime, en intégrant explicitement l'incertitude sur les isotopes des proies et des consommateurs.

Le choix des sources (proies) assignées à chaque prédateur repose sur leur disponibilité dans chaque étang et des critères écologiques *a priori* : taille, observations issues des expérimentations précédentes et informations issues de la base de données *FishBase* (<https://www.fishbase.se>) (Tableau 2).

Tableau 2 Composition des régimes alimentaires des groupes prédateurs

Prédateur	Détritus	Macrophyte	Phytoplancton	Zooplancton	MIB	alevin
C Amour	x	x	x	x	x	
C commune	x	x	x	x	x	
Gardon	x	x	x	x	x	x
Tanche	x	x	x	x	x	x
Sandre				x	x	x
Alevin	x	x	x	x	x	
MIB	x	x	x	x		
Zooplancton	x		x			

Les analyses sont menées séparément pour chaque combinaison *espèce* $\times$ *étang*, à partir des valeurs moyennes et écarts-types des sources. Un enrichissement trophique fixe de +1‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et +3.5‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ est appliqué à l'ensemble des consommateurs, sans incertitude (Post, 2002).

Chaque modèle `simmr` est estimé par inférence bayésienne via la méthode MCMC (Markov Chain Monte Carlo), générant plusieurs milliers d'échantillons postérieurs. La convergence des chaînes est évaluée à l'aide des diagnostics standards (e.g. `gelman.diag`, inspection visuelle, distribution marginale). Les sorties principales des modèles `simmr` sont les distributions postérieures des proportions alimentaires par source, dont sont extraites les valeurs moyennes pour constituer des matrices alimentaires par étang.

2.6 Modélisation sur Ecopath with Ecosim

Le modèle Ecopath est fondé sur un équilibre de masse entre production, consommation, mortalité et flux de matière dans un écosystème donné (Christensen & Pauly, 1992 ; Christensen & Walters, 2004). Il s'agit d'un modèle de réseau trophique statique (Ecopath) permettant d'explorer les effets de changements de gestion ou de structure du système sur les flux énergétiques.

2.6.1 Équations de base du modèle

Ecopath repose sur une hypothèse de bilan de masse appliquée à l'échelle de l'écosystème et sur une période longue (souvent une année). Selon ce principe, l'énergie ou la biomasse entrant dans chaque groupe fonctionnel i est strictement équivalente à celle qui en sort. Deux équations traduisent ce cadre :

$$Production_i = Prédation_i + Captures_i + Mortalité\ autre_i + Accroissement\ net_i + Migration_i$$

$$Consommation_i = Production_i + Respiration_i + Nourriture\ non\ assimilée_i$$

Dans notre cas, les termes captures et migration sont nuls, car aucun prélèvement halieutique ni échange de biomasse avec l'extérieur du système n'ont été considérés. Ces équations assurent la cohérence énergétique du modèle et permettent de représenter la circulation de la matière et de l'énergie au sein du réseau trophique (Christensen & Walters, 2004).

2.6.2 Equilibrage, indicateurs étudiés et résultats attendus

L'équilibrage du modèle est réalisé en utilisant la valeur d'efficacité écologique (EE) comme critère principal ; lorsque EE dépasse 1, les régimes alimentaires initiaux sont ajustés par petites incréments ($\pm 5\%$), la composition des régimes constituant la principale source d'incertitude (adapté de Zhou et al., 2015). Une fois équilibré, le modèle fournit un ensemble d'indicateurs décrivant le fonctionnement du réseau trophique.

L'introduction de la carpe Amour devrait accroître la productivité globale des étangs. Une amélioration des efficacités écotrophiques des poissons et une meilleure valorisation des macrophytes sont attendues.

Sur la structuration trophique, une augmentation de la connectance et une baisse de l'indice d'omnivorie devraient être observées. Aussi, les EE des sources alimentaires devraient évoluer.

Concernant l'efficacité écologique, l'introduction de la carpe Amour devrait renforcer le recyclage de la matière (augmentation de l'indice du cycle de Finn), tout en réduisant l'efficacité écotrophique du détritus puisque les flux transitent plus directement par la voie macrophyte-carpe Amour. Le rapport production primaire/respiration (PP:R) devrait rester supérieur à 1, indiquant que le système produit plus de matière organique qu'il n'en consomme par respiration et fonctionne donc comme producteur net.

2.6.3 Analyses statistiques

Des tests statistiques seront menés de la même façon qu'indiqué dans le paragraphe 2.4.6 afin de déterminer s'il existe une différence significative entre les traitements.

3 Résultats

3.1 Paramètres physicochimiques de l'eau

L'ensemble des résultats repose sur une approche séquentielle : visualisation des dynamiques temporelles, modélisation des tendances linéaires, analyse des effets via ANCOVA, et comparaisons post-hoc ciblées.

3.1.1 Évolution temporelle

Les tendances temporelles ont été modélisées pour chaque paramètre au sein de chaque étang via une régression loess (Figure 1). La température montre une augmentation continue dans tous les étangs jusqu'à plafonner à 25°C en juillet. La concentration en oxygène dissous présente une baisse progressive, plus marquée à partir de la mi-juin. Le pH varie fortement sur la période de façon assez hétérogène entre les étangs. La conductivité présente une augmentation nette, notamment dans les étangs 501, 502 et 505.

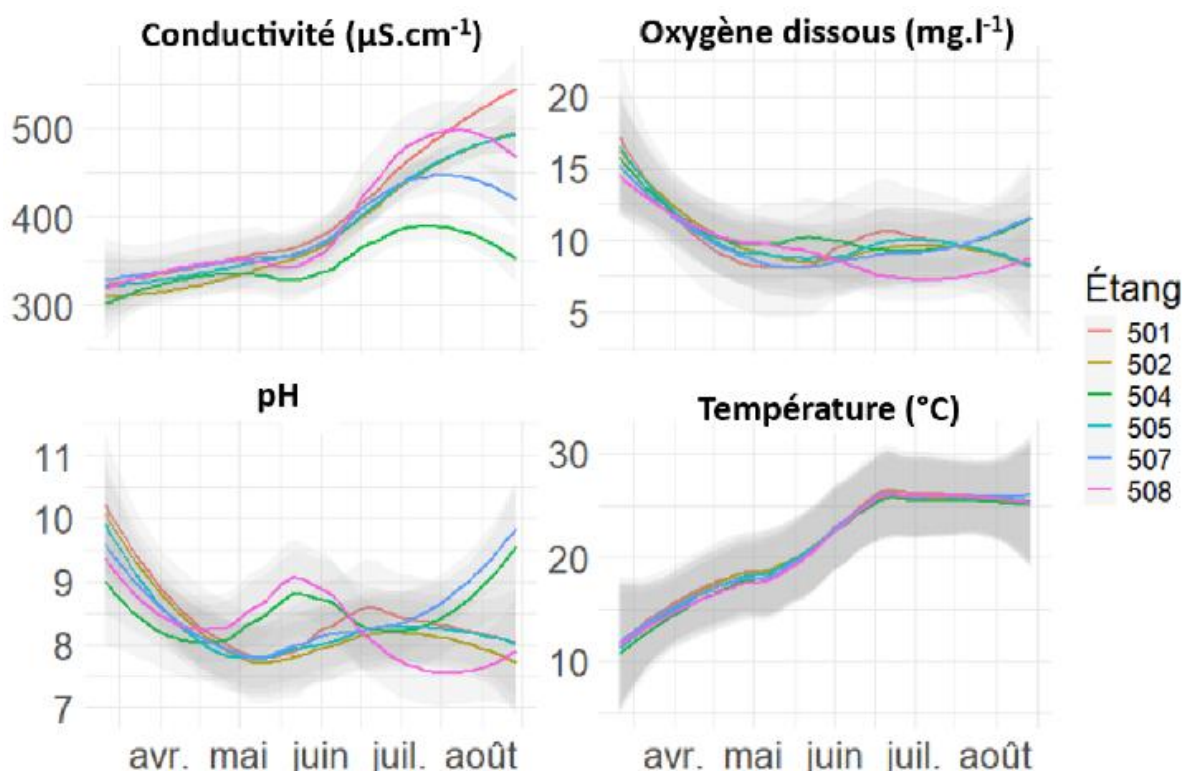


Figure 2 Évolution temporelle des paramètres physico-chimiques par étang (modèle loess, IC95 %).

3.1.2 Modélisation linéaire des tendances par étang

Les variations temporelles des paramètres physico-chimiques sont illustrées en Figure 3. La température présente des coefficients directeurs (pentes) significativement positifs dans l'ensemble des étangs ($p < 0,001$; $p_{\text{adj}} < 0,01$), avec des valeurs comprises entre 0,0893 et 0,0947 $^{\circ}\text{C}/\text{jour}$, soit une augmentation de 7,2 à 7,7 $^{\circ}\text{C}$ sur 81 jours. Pour la conductivité, des hausses significatives sont observées dans tous les étangs ($p_{\text{adj}} < 0,05$), avec une variation moyenne journalière maximale de 1,50 $\mu\text{S}/\text{cm}/\text{jour}$ dans l'étang 501 ($\Delta 81 = 121$, IC95 % = [96,0 ; 147,0]). Concernant l'oxygène dissous, seule la pente de l'étang 508 est significative ($p = 0,00366$; $p_{\text{adj}} = 0,00732$). Aucune pente significative n'est détectée pour le pH.

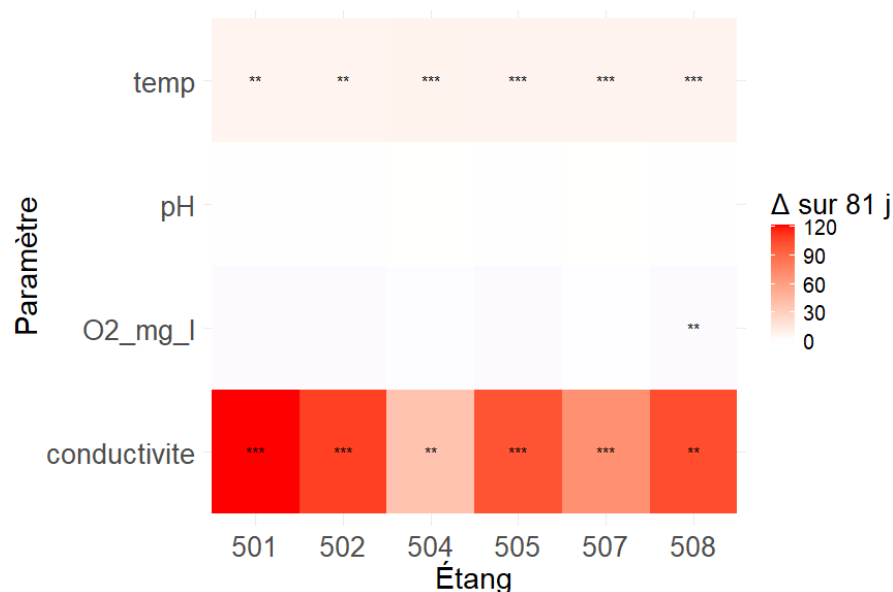


Figure 3 Carte thermique des variations cumulées ($\Delta 81j$) pour chaque paramètre et étang, avec significativité (BH)

3.1.3 Analyse de covariance

Une ANCOVA est réalisée pour chaque paramètre afin de tester l'effet du temps, de l'étang et de leur interaction (Tableau 3). La conductivité présente des effets significatifs du facteur étang ($p = 0,000458$), du temps ($p < 2e-21$), et de leur interaction ($p = 0,000280$), suggérant des dynamiques contrastées selon les plans d'eau. Le pH montre un effet significatif du temps uniquement ($p = 0,0204$), sans interaction ni effet étang. Les effets du temps sont également significatifs pour l'oxygène dissous ($p = 9,88e-06$) et la température ($p < 2,3e-20$). Les modèles additifs (valeur $\sim$ etang + Date) ne révèlent aucun contraste significatif entre les étangs après ajustement ($p_{adj} > 0,98$ pour tous). Les différences apparentes observées entre les étangs ne sont donc pas statistiquement robustes.

Tableau 3 Résultats des ANCOVA pour chaque paramètre (effets principaux et interaction)

Paramètre	p (interaction)	p (étang)	p (temps)
pH	0,073	0,826	0,021*
Température (°C)	0,999	0,995	0,000***
O2 (mg/l)	0,895	0,885	0,000***
Conductivite ($\mu S/m$)	0,001**	0,001**	0,000***

3.1.4 Comparaison des pentes de conductivité

Compte tenu de l'interaction significative identifiée pour la conductivité, une comparaison post-hoc des pentes entre étangs est menée via le test emmeans::emtrends (ajustement BH). Cinq contrastes sont significatifs à $\alpha = 0,05$. Les différences les plus marquées concernent les paires suivantes : 504/501 ($\Delta 81 = +83,2 \mu S/cm$; $p = 0,0005$), 504/502 ($\Delta 81 = +70,3 \mu S/cm$; $p = 0,003$), 504/508 ($\Delta 81 = -65,3 \mu S/cm$; $p = 0,004$), 504/505 ($\Delta 81 = -62,1 \mu S/cm$; $p = 0,005$) et 501/507 ($\Delta 81 = +53 \mu S/cm$; $p = 0,02$).

La Figure 4 représente les pentes journalières estimées de l'évolution de la conductivité dans chaque étang, avec leurs intervalles de confiance à 95 %. Elle met en évidence des dynamiques contrastées selon les plans d'eau, notamment une pente plus faible dans l'étang 504 comparé aux autres (cf. comparaisons post-hoc).

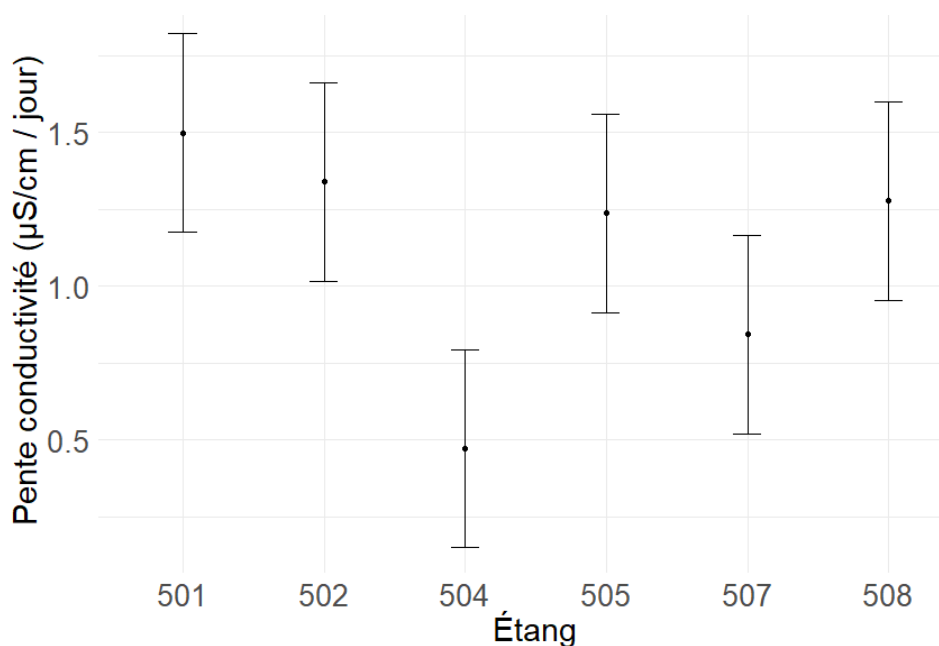


Figure 4 Estimations des pentes de régression linéaire de conductivité $\pm$ IC95 % par étang

3.1.5 Analyse inter-étangs des éléments nutritifs et matières en suspension

Les concentrations en nutriments et matières en suspension (Tableau 4) sont comparées entre étangs en mars et en juin à l'aide de tests de Kruskal-Wallis, suivis de tests de Dunn avec correction de Benjamini-Hochberg. Bien qu'aucune différence ne soit statistiquement significative après correction, plusieurs écarts notables sont observés.

En mars, les concentrations en MES sont plus faibles dans l'étang 507 comparé aux étangs 501, 502 et 505 (p non-ajusté $< 0,01$). Les teneurs en nitrates (NO_3) sont également plus élevées dans l'étang 504 par rapport au 507, et les niveaux de carbone organique total (COT) sont particulièrement élevés dans les étangs 504 (48,6 mg/L) et 505 (24,3 mg/L), alors qu'ils restent faibles dans les étangs 507 (16,4 mg/L) et 508 (15,7 mg/L).

En juin, l'étang 502 présente les plus fortes concentrations en phosphore total avec 0,21 mg/L (p brut $< 0,02$). Les concentrations en COT restent plus élevées dans les étangs 501 (32,9 mg/L), 502 (35,6 mg/L) et 505 (60,7 mg/L), confirmant la tendance observée au printemps.

Globalement, les étangs 502, 504 et 505 apparaissent plus riches en nutriments et en particules, tandis que les étangs 507 et 508 se distinguent par des concentrations plus faibles.

Tableau 4 Concentrations en éléments nutritifs et matières en suspension pour chaque étang aux deux périodes étudiées (exprimées en mg/l). Ntot = azote total ; Ptot = phosphore total ; PO4 = phosphates ; NH4 = ammonium ; NO2 = nitrites, NO3 = nitrates ; MES = matières en suspension ; COT= carbone organique total.

	Ntot		Ptot		PO4		NH4		NO2		NO3		MES		COT	
	mars	juin	mars	juin	mars	juin	mars	juin	mars	juin	mars	juin	mars	juin	mars	juin
501	5,27	1,72	0,05	0,15	0,00	0,00	0,00	0,06	0,11	0,00	4,11	0,00	29,35	90,00	17,17	32,88
502	5,02	1,94	0,04	0,21	0,00	0,00	0,00	0,08	0,05	0,00	4,01	0,00	7,75	122,95	48,71	35,63
504	4,78	1,07	0,07	0,10	0,00	0,01	0,00	0,00	0,05	0,00	3,56	0,00	7,75	48,35	48,61	21,47
505	4,70	1,84	0,04	0,16	0,00	0,00	0,00	0,03	0,06	0,00	3,99	0,00	16,40	61,00	24,31	60,72
507	5,58	1,16	0,04	0,08	0,00	0,00	0,00	0,10	0,05	0,00	4,83	0,00	3,65	22,10	66,59	16,39
508	4,64	1,12	0,04	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	3,89	0,00	6,25	21,55	49,07	15,73

3.2 Caractérisation des sédiments

Les analyses physico-chimiques des sédiments en mars et juin révèlent des tendances notables, bien que les tests de Kruskal-Wallis suivis de Dunn (correction BH) n'aient pas mis en évidence de différences significatives après correction (Tableau 5).

En mars, les sédiments se caractérisaient par des teneurs variables selon les étangs, avec des concentrations maximales observées dans l'étang 504 sans carpe Amour (carbone organique : 2,80 % MS ; azote total : 0,29 % MS ; phosphore échangeable : 0,51 gP/kg MS) et des valeurs minimales généralement relevées dans l'étang 507 (carbone organique : 1,03 % MS ; azote total : 0,15 % MS). Les pH restaient homogènes entre 5,9 et 6,2, tandis que les carbonates étaient globalement faibles (0,10–0,19 g/kg MS). En juin, une diminution générale du carbone organique a été observée (0,99–1,49 % MS), avec toujours des teneurs plus élevées dans l'étang 504 et plus faibles dans l'étang 508. L'azote total et le phosphore échangeable présentaient peu de variation (respectivement 0,15–0,21 % et 0,14–0,20 gP/kg MS), alors que les carbonates augmentaient nettement, atteignant 1,36 g/kg MS dans l'étang 505. Les analyses de Kruskal-Wallis n'ont révélé aucune différence significative entre étangs, mais des tendances ressortent pour le carbone organique (mars $p = 0,16$; juin $p = 0,09$) et les carbonates (mars $p = 0,10$), suggérant une hétérogénéité plus marquée pour ces paramètres.

Tableau 5 Paramètres physicochimiques des sédiments (MS = Matière sèche)

			Carbone organique (%/MS)	Azote total (%/MS)	Phosphore échangeable (gP/kgMS)	pH	Carbonate (g/kgMS)
mars	Sans Amour	501	1,65	0,22	0,21	5,97	0,13
		504	2,80	0,29	0,51	5,89	0,19
		507	1,03	0,15	0,17	6,18	0,11
	Avec amour	502	1,56	0,17	0,18	5,88	0,16
		505	1,57	0,19	0,25	5,90	0,11
		508	1,11	0,16	0,26	6,05	0,10
	Kruskal-Wallis p-value		0,16	0,24	0,15	0,33	0,10
juin	Sans Amour	501	1,15	0,16	0,15	5,49	0,99
		504	1,49	0,21	0,20	5,64	1,12
		507	1,01	0,15	0,14	5,69	0,50
	Avec amour	502	1,36	0,19	0,19	5,64	0,87
		505	1,16	0,17	0,16	5,83	1,36
		508	1,00	0,15	0,16	6,00	0,62
	Kruskal-Wallis p-value		0,09	0,18	0,15	0,35	0,15

3.3 Paramètres d'entrée pour le modèle Ecopath

3.3.1 Poissons

Le Tableau 6 compile les métriques biologiques des poissons, utilisées comme paramètres d'entrée pour les modèles Ecopath ainsi qu'un indicateur de croissance.

Le gain de longueur (I_{gain}) des poissons entre mars et juin est aussi présenté comme une approximation de la croissance. Il est comparé entre les deux traitements expérimentaux (avec et

sans capre Amour) pour chaque espèce. Les tests de t de Student sont appliqués sur les gains moyens de longueur par espèce et par étang. Aucun effet significatif du traitement n'a été mis en évidence ($p > 0,05$).

En complément, les paramètres biologiques mesurés à la fin de la période d'élevage (juin) montrent des différences non significatives entre les traitements. La biomasse (exprimée en t/km²), ainsi que les ratios production/biomasse (P:B) et consommation/biomasse (C:B), ont été estimés pour chaque espèce et chaque étang à partir des données de suivi et des modèles de croissance.

Chez la carpe commune, la biomasse varie de 0,433 t/km² dans l'étang 504 à 0,640 t/km² dans l'étang 502. Le ratio P:B se situe entre 1,513 et 1,714 selon les étangs, tandis que le C:B reste constant à 5,169. La carpe Amour, présente uniquement dans les étangs 502, 505 et 508, atteint une biomasse comprise entre 0,771 et 1,383 t/km². Le P:B progresse de 1,222 à 1,574 selon les étangs, avec un C:B fixe à 7,85.

La tanche présente une biomasse allant de 0,826 t/km² (508) à 1,074 t/km² (501), un P:B compris entre 0,189 (étang 504) et 0,500 (étang 502), et un C:B constant de 6,741. Le gardon affiche une biomasse de 0,568 t/km² dans l'étang 505 à 0,886 t/km² dans l'étang 501. Les ratios P:B varient de 0,165 (étang 502) à 0,351 (étang 501), avec un C:B identique entre étangs (7,225). Enfin, chez le sandre, les biomasses sont comprises entre 0,120 t/km² (502) et 0,192 t/km² (501), tandis que le P:B augmente progressivement de 0,528 à 1,000. Le C:B est stable à 2,974 pour tous les étangs.

Tableau 6 Métriques biologiques des poissons par étang (l_gain = gain de longueur en mm ; B = Biomasse en tonne de matière sèche par km² ; P:B= production par la biomasse en 81j-1 et C:B = Consommation par la biomasse en 81j-1)

		Témoin				Avec carpe Amour				T-Test
		501	504	507	moy	502	505	508	moy	p-value
Carpe A	l_gain					55,80	68,90	77,00	67,23	-
	B					0,77	1,14	1,38	1,10	-
	P:B					1,22	1,48	1,57	1,42	-
	C:B					7,85	7,85	7,85	7,85	-
Carpe c	l_gain	102,50	70,70	120,60	97,93	128,10	106,30	83,30	105,90	0,70
	B	0,64	0,43	0,66	0,58	0,64	0,48	0,44	0,52	0,58
	P:B	1,63	1,51	1,71	1,62	1,71	1,60	1,57	1,63	0,94
	C:B	5,17	5,17	5,17	5,17	5,17	5,17	5,17	5,17	1,00
Gardon	l_gain	34,60	14,30	21,60	23,50	23,90	16,20	21,00	20,37	0,66
	B	0,89	0,78	0,85	0,84	0,57	0,57	0,61	0,58	0,01 *
	P:B	0,35	0,23	0,25	0,28	0,17	0,16	0,29	0,21	0,28
	C:B	7,23	7,23	7,23	7,23	7,23	7,23	7,23	7,23	1,00
Tanche	l_gain	35,90	24,10	11,60	23,87	6,60	40,60	5,00	17,40	0,66
	B	1,07	0,93	0,96	0,99	1,02	1,04	0,83	0,96	0,74
	P:B	0,39	0,19	0,20	0,26	0,50	0,47	0,29	0,42	0,15
	C:B	6,74	6,74	6,74	6,74	6,74	6,74	6,74	6,74	-
Sandre	l_gain	47,11	35,00	49,80	43,97	36,60	49,20	49,70	45,17	0,86
	B	0,19	0,13	0,15	0,16	0,12	0,15	0,16	0,14	0,60
	P:B	0,53	0,72	0,93	0,73	0,65	0,90	1,00	0,85	0,46
	C:B	2,97	2,97	2,97	2,97	2,97	2,97	2,97	2,97	-
Alevin	B	0,00	0,75	0,75	0,50	0,55	0,00	0,58	0,38	0,72
	P:B		4,15	4,00	4,08	4,15		4,15	4,15	0,50
	C:B		7,00	151,00	79,00	8,50		8,50	8,50	0,51

3.3.2 Sources alimentaires

Les principales sources alimentaires caractérisées dans les six étangs étudiés sont les macro-invertébrés benthiques, les alevins, le zooplancton, le phytoplancton, les macrophytes et les détritus. Les métriques biologiques associées (biomasse, rapports production/biomasse et consommation/biomasse) sont synthétisées dans le Tableau 7. Des tendances semblent se dégager, toutefois, aucune p-value des tests T de Student n'est significative.

Chez les macro-invertébrés benthiques, la biomasse présente une forte hétérogénéité inter-étangs, allant de 0,56 t/km² en 502 à 1,47 t/km² en 505. Les autres étangs présentent des valeurs intermédiaires comprises entre 0,84 et 1,25 t/km². Le rapport P:B varie de 3,04 (504) à 4,59 (505), traduisant une productivité relativement élevée dans certains systèmes. Le ratio C:B, qui reflète l'intensité de consommation, oscille entre 10,1 (504) et 15,3 (505), ce qui souligne des différences de renouvellement de biomasse significatives selon les sites.

Chez les alevins, les biomasses moyennes estimées sont proches entre traitements : 0,50 g·m⁻² dans les étangs témoins et 0,38 g·m⁻² dans les étangs avec carpes Amour, sans différence significative (p = 0,72). Le rapport P:B présente des valeurs très similaires entre scénarios, avec une moyenne de 4,08 chez les témoins et de 4,15 dans les étangs avec Amour (p = 0,50). De même, les ratios C:B ne montrent pas de variation notable : 7,0 en moyenne dans les témoins et 8,50 dans les étangs avec Amour, sans différence significative (p = 0,51).

Le zooplancton montre également des disparités entre étangs. Les biomasses varient d'un minimum de 0,60 t/km² (504) à un maximum de 1,40 t/km² (502). Les rapports P:B, exprimés en ×10², atteignent leur maximum en 502 (88), suivis par 505, 501 et 507, tandis que les valeurs les plus faibles apparaissent en 504 (42) et 508 (36). Le rapport C:B (×10²) est particulièrement marqué en 502 (295), contrastant avec 508 (120), qui représente la valeur la plus basse. Globalement, ces résultats suggèrent une forte variabilité de la dynamique planctonique, étroitement liée aux conditions trophiques propres à chaque plan d'eau.

Concernant le phytoplancton, les biomasses varient d'un facteur quatre entre les étangs, avec des maxima en 505 (7,39 t/km²) et 502 (6,34 t/km²), et des minima en 504 (2,16 t/km²) et 508 (2,08 t/km²). Le rapport P:B a été fixé uniformément à 145 (×10²) pour tous les étangs sur le cycle de 81 jours, traduisant une hypothèse standardisée de renouvellement rapide de la biomasse phytoplanctonique. Les détritus, dérivés des apports primaires, suivent une tendance cohérente : les flux sont les plus importants en 505 (245 t/km²) et 502 (212 t/km²), alors qu'ils restent plus faibles en 508 (73 t/km²) et 504 (76 t/km²). Ce gradient traduit la contribution variable de la production primaire à l'accumulation de matière organique particulière non assimilée.

Les macrophytes présentent la plus grande amplitude de variation entre étangs. Trois étangs (504, 508 et 507) concentrent les biomasses les plus élevées, atteignant respectivement 140, 138 et 66,5 t/km². À l'inverse, aucun macrophyte n'a été recensé dans les étangs 501 et 505, et l'étang 502 présente une valeur marginale (2,6 t/km²). Le rapport P:B, homogène et fixé à 1,67 d'après la littérature, traduit une dynamique de croissance plus lente mais stable, caractéristique de ce compartiment productif.

Dans l'ensemble, ces résultats ne montrent pas de différences marquées de disponibilité et de qualité des ressources alimentaires entre étangs et traitement (Tableau 7). Les plus productifs semblent être les 505 et 502, caractérisés par des biomasses élevées dans plusieurs compartiments et des flux importants de détritus. À l'opposé, 504 et 508 apparaissent comme les moins enrichis,

avec des niveaux globalement faibles de plancton et de détritus, malgré une forte présence de macrophytes en 508. Les étangs 501 et 507 présentent des situations intermédiaires, marquées par des valeurs modérées et une hétérogénéité entre compartiments.

Tableau 7 Récapitulatif des métriques biologiques des sources par étang (B = Biomasse en tonne de matière sèche par km² ; P:B = production par la biomasse en 81j⁻¹ et C:B = Consommation par la biomasse en 81j⁻¹)

Groupe	Métrique	Témoïn				Avec carpes Amour				T-test p-value
		501	504	507	moy	502	505	508	moy	
Macro-inv.	B	1,01	0,84	1,19	1,01	0,56	1,47	1,25	1,10	0,80
	P:B	4,19	3,04	3,87	3,70	3,63	4,59	3,22	3,81	0,84
	C:B	13,97	10,12	12,90	12,33	12,08	15,31	10,74	12,71	0,84
Zooplancton	B	0,95	0,60	0,78	0,78	1,40	1,09	0,91	1,13	0,12
	P:B	63,00	42,00	60,00	55,00	88,00	63,00	36,00	62,33	0,69
	C:B	209,00	138,00	199,00	182,00	295,00	210,00	120,00	208,33	0,67
Alevin	B	0,00	0,75	0,75	0,50	0,55	0,00	0,58	0,38	0,72
	P:B		4,15	4,00	4,08	4,15		4,15	4,15	0,50
	C:B		7,00	7,00	7,00	8,50		8,50	8,50	0,51
Phytoplancton	B	3,23	2,16	2,45	2,61	6,34	7,39	2,08	5,27	0,24
	P:B	145,00	145,00	145,00	145,00	145,00	145,00	145,00	145,00	-
Macrophytes	B	6,45	146,45	72,95	75,12	9,05	6,45	144,05	53,18	0,73
	P:B	1,67	1,67	1,67	1,67	1,67	1,67	1,67	1,67	-
Détritus	B	111,00	75,00	86,00	90,67	212,00	245,00	73,00	176,67	0,24

3.4 Analyses isotopiques

3.4.1 Définition des groupes fonctionnels

La Figure 5 illustre les biplots des trois groupes pour lesquels plusieurs taxons ont été analysés. Les analyses de comparaison entre taxons à l'intérieur de chaque groupe fonctionnel sont présentées dans le Tableau 8.

Chez les poissons, les tests globaux sont significatifs pour $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskal–Wallis, $p = 0,0335$) et pour $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal–Wallis, $p = 6,69 \times 10^{-12}$). Pour $\delta^{13}\text{C}$, deux comparaisons ressortent significatives : alevins vs gardons ($p = 0,0479$) et gardons vs sandres ($p = 0,0479$). Pour $\delta^{15}\text{N}$, neuf paires sont significatives : alevins vs Amour ($p = 0,0368$), alevins vs sandres ($p = 1,42 \times 10^{-4}$), Amour vs carpes ($p = 1,42 \times 10^{-4}$), Amour vs sandres ($p = 1,53 \times 10^{-9}$), Amour vs tanches ($p = 0,00270$), carpes vs gardons ($p = 0,00195$), gardons vs sandres ($p = 4,09 \times 10^{-9}$), gardons vs tanches ($p = 0,0390$) et sandres vs tanches ($p = 0,00132$).

Chez les macrophytes, les tests globaux sont significatifs pour $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskal–Wallis, $p = 0,0466$) et pour $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal–Wallis, $p = 0,0305$). Toutefois, aucune paire de taxons ne présente de différence significative après correction.

Chez les macroinvertébrés, le test global n'est pas significatif pour $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA, $p = 0,441$). En revanche, pour $\delta^{15}\text{N}$, l'ANOVA est significative ($p = 0,0105$) et une différence est observée entre Physa et Notonecta (Tukey HSD, $p = 0,0241$).

Tableau 8 Décision pour le regroupement des taxons en groupes fonctionnels. Pour chaque cas : Test global+Post-hoc, valeur p du test, nombre de paires significativement différentes.

Groupe	Synthèse δ13C	Synthèse δ15N	Décision finale
poisson	Kruskal-Wallis + Dunn, p=0.0335, 2/15 paires sig.	Kruskal-Wallis + Dunn, p=6.69e-12, 9/15 paires sig.	Regroupement NON possible
macrophyte	Kruskal-Wallis + Dunn, p=0.0466, 0/15 paires sig.	Kruskal-Wallis + Dunn, p=0.0305, 0/15 paires sig.	Regroupement POSSIBLE
macroinvertebre	ANOVA + Tukey, p=0.441, 0/28 paires sig.	ANOVA + Tukey, p=0.0105, 1/28 paires sig.	Regroupement POSSIBLE

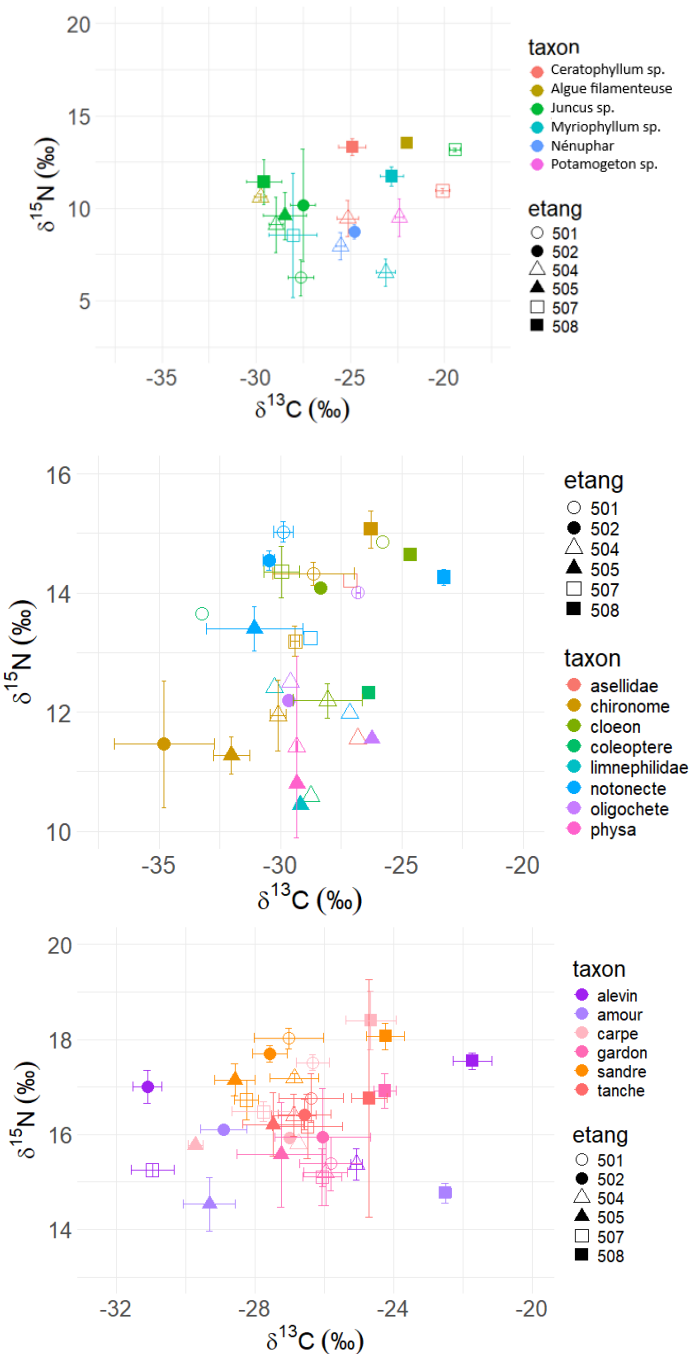


Figure 5 Biplots des isotopes stables (carbone 13 et azote 15) pour les groupes fonctionnels présentant plusieurs taxons. En haut les macrophytes, au milieu les MIB et en bas les poissons.

La Figure 6 représente les biplots des isotopes stables de chaque groupe pour chaque étang. La PERMANOVA globale indique un effet significatif du facteur Groupe ($R^2 = 0,565$; $F = 73,98$; $p = 0,001$), expliquant plus de la moitié de la variance isotopique. Lorsque le facteur Étang est inclus, la variance expliquée augmente ($R^2 = 0,712$; $F = 69,09$; $p = 0,001$). Le test de dispersion (betadisper) montre toutefois des variances intra-groupes hétérogènes ($F = 16,3$; $p = 0,001$).

Les comparaisons par PERMANOVA entre groupes confirment une différenciation significative pour toutes les paires testées ($p_{adj} \leq 0,003$). Les contrastes les plus marqués concernent les comparaisons impliquant les poissons (vs sédiments : $R^2 = 0,613$; vs phytoplancton : $R^2 = 0,465$), les macrophytes (vs poissons : $R^2 = 0,475$) et les sédiments (vs zooplancton : $R^2 = 0,613$). À l'inverse, certaines paires présentent des différences plus faibles mais néanmoins significatives, comme macroinvertébrés vs zooplancton ($R^2 = 0,115$).

Les analyses univariées confirment ces résultats. Les Kruskal-Wallis globaux sont significatifs pour $\delta^{13}C$ ($p = 4,8 \times 10^{-18}$) et $\delta^{15}N$ ($p = 1,2 \times 10^{-46}$). Les post-hoc de Dunn mettent en évidence de nombreuses différences significatives, notamment entre poissons et la majorité des autres groupes (macrophytes, phytoplancton, sédiments), ainsi qu'entre macrophytes et zooplancton. Quelques comparaisons restent non significatives, comme phytoplancton vs sédiments pour $\delta^{13}C$ ou macrophytes vs phytoplancton pour $\delta^{15}N$.

En synthèse, l'ensemble des tests multivariés et univariés montre une différenciation isotopique nette entre les groupes fonctionnels, avec des contrastes particulièrement prononcés entre poissons, macrophytes et sédiments.

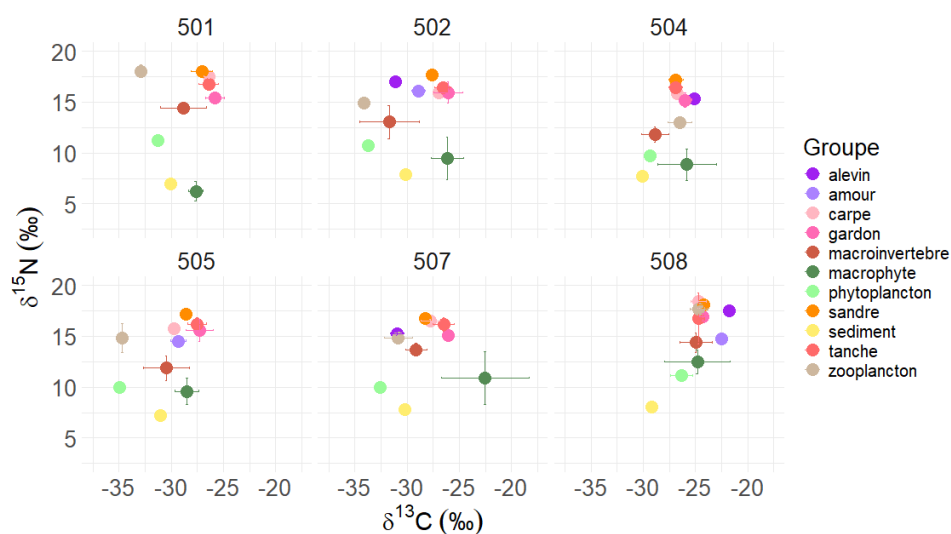


Figure 6 Biplots des isotopes stables (carbone 13 et azote 15) pour les groupes des différents étangs.

Les analyses liées à la décision de regrouper les données isotopiques par traitement pour augmenter leur robustesse sont compilées dans le Tableau 9. Dans les étangs sans carpe Amour (501, 504, 507), seuls le Gardon et la Tanche ne présentent pas de différences isotopiques significatives et peuvent être regroupés. Tous les autres taxons (Carpe, Alevin, Sandre, compartiments non piscicoles) montrent des divergences entre étangs et doivent être séparés.

Dans les étangs avec carpe Amour (502, 505, 508), l'ensemble des taxons présentent des différences significatives sur $\delta^{13}C$ et/ou $\delta^{15}N$, ce qui impose une séparation systématique des étangs.

Tableau 9 Récapitulatif des décisions de regroupement des données entre les étangs par traitement. Avec test global, valeur *p* associée, nombre de paires significatives avec les tests post hoc

Traitement	Groupe	δ13C			δ15N			Décision finale
		Test	p	Paires	Test	p	Paires	
Sans Amour	Carpe	ANOVA	1.31e-01	0/3 (0%)	ANOVA	1.61e-03	3/3 (100%)	Séparer
	Gardon	ANOVA	8.57e-01	0/3 (0%)	ANOVA	7.77e-01	0/3 (0%)	Regrouper
	Tanche	ANOVA	7.01e-01	0/3 (0%)	ANOVA	3.75e-01	0/3 (0%)	Regrouper
	Alevin	ANOVA	3.67e-08	1/1 (100%)	ANOVA	4.80e-01	0/1 (0%)	Séparer
	Sandre	ANOVA	2.35e-02	2/3 (66.7%)	ANOVA	2.72e-05	3/3 (100%)	Séparer
	Macroinvertébrés	Kruskal-Wallis	9.67e-01	0/3 (0%)	ANOVA	1.93e-09	3/3 (100%)	Séparer
	Zooplancton	ANOVA	8.05e-04	2/3 (66.7%)	ANOVA	3.12e-05	3/3 (100%)	Séparer
	Phytoplancton	ANOVA	1.20e-04	3/3 (100%)	ANOVA	5.32e-04	2/3 (66.7%)	Séparer
	Macrophytes	Kruskal-Wallis	5.91e-02	0/3 (0%)	Kruskal-Wallis	2.22e-03	2/3 (66.7%)	Séparer
	Sédiment	ANOVA	7.91e-01	0/3 (0%)	ANOVA	2.61e-02	2/3 (66.7%)	Séparer
Avec Amour	Amour	ANOVA	4.48e-10	2/3 (66.7%)	ANOVA	2.50e-05	2/3 (66.7%)	Séparer
	Carpe	ANOVA	3.47e-05	3/3 (100%)	Kruskal-Wallis	3.47e-02	1/3 (33.3%)	Séparer
	Gardon	ANOVA	3.64e-03	2/3 (66.7%)	ANOVA	8.82e-02	0/3 (0%)	Séparer
	Tanche	ANOVA	3.19e-03	2/3 (66.7%)	ANOVA	8.51e-01	0/3 (0%)	Séparer
	Alevin	ANOVA	1.49e-07	1/1 (100%)	ANOVA	4.61e-02	1/1 (100%)	Séparer
	Sandre	ANOVA	7.51e-08	3/3 (100%)	ANOVA	6.43e-04	2/3 (66.7%)	Séparer
	Macroinvertébrés	ANOVA	8.91e-06	2/3 (66.7%)	ANOVA	2.38e-03	1/3 (33.3%)	Séparer
	Zooplancton	ANOVA	1.20e-06	2/3 (66.7%)	ANOVA	1.25e-02	2/3 (66.7%)	Séparer
	Phytoplancton	ANOVA	5.96e-06	2/3 (66.7%)	ANOVA	6.27e-02	0/3 (0%)	Séparer
	Macrophytes	Kruskal-Wallis	1.31e-01	0/3 (0%)	ANOVA	9.07e-04	2/3 (66.7%)	Séparer
	Sédiment	ANOVA	2.40e-04	3/3 (100%)	ANOVA	3.76e-02	0/3 (0%)	Séparer

3.4.2 Matrices alimentaires

L'analyse des régimes alimentaires (Figure 7) met en évidence des différences marquées entre prédateurs et entre traitements (avec ou sans carpe Amour).

Chez les carpes communes, le régime est dominé par une forte contribution du zooplancton ($\approx 21\text{--}34\%$), complétée par du phytoplancton ($\approx 15\text{--}20\%$) et des macrophytes ($\approx 10\text{--}23\%$). Les détritits représentent également une part non négligeable ($\approx 15\text{--}20\%$), tandis que les macroinvertébrés ne dépassent pas 24 %.

Les gardons et les tanches présentent des profils relativement similaires : une consommation équilibrée entre zooplancton ($\approx 13\text{--}25\%$), phytoplancton ($\approx 15\text{--}22\%$), macrophytes ($\approx 13\text{--}23\%$) et détritits ($\approx 13\text{--}21\%$), avec des apports variables en macroinvertébrés ($\approx 10\text{--}27\%$).

Chez les alevins, le régime repose très largement sur le zooplancton ($\approx 25\text{--}52\%$ selon l'étang), suivi du phytoplancton ($\approx 15\text{--}34\%$). Les autres proies, notamment les macroinvertébrés, les macrophytes ou les détritits, ne constituent que des apports secondaires ($< 20\%$). Aucune trace de cannibalisme n'est observée.

Les sandres se distinguent par une très forte proportion de macroinvertébrés dans leur régime ($\approx 20\text{--}75\%$), complétée par du zooplancton ($\approx 22\text{--}41\%$). Leur alimentation repose donc principalement sur des proies animales.

Chez les macroinvertébrés benthiques (MIB), la composition alimentaire inclut une part substantielle de phytoplancton ($\approx 13\text{--}35\%$), de détritits ($\approx 20\text{--}72\%$) et parfois de zooplancton ($\approx 6\text{--}18\%$). Leur régime traduit donc une position omnivore avec une forte dépendance au compartiment détritique.

Les zooplanctons présentent une alimentation presque exclusivement basée sur le phytoplancton ($\approx 56\text{--}61\%$), avec une contribution complémentaire des détritits ($\approx 38\text{--}44\%$).

Enfin, les carpes Amour, présentes uniquement dans les étangs 502, 505 et 508, montrent un régime dominé par les macrophytes ($\approx 25\text{--}30\%$), mais intégrant aussi du phytoplancton ($\approx 14\text{--}$

28 %), des détritus ($\approx 15\text{--}27\%$) et une fraction non négligeable de zooplancton ($\approx 16\text{--}30\%$). Leur alimentation apparaît donc plus large que le régime strictement herbivore attendu.

Globalement, ces résultats confirment une partition trophique claire entre consommateurs planctonophages (alevins, zooplancton), omnivores (carpe commune, gardon, tanche, MIB) et carnivores (sandre), avec une niche particulière occupée par la carpe Amour centrée sur les macrophytes.

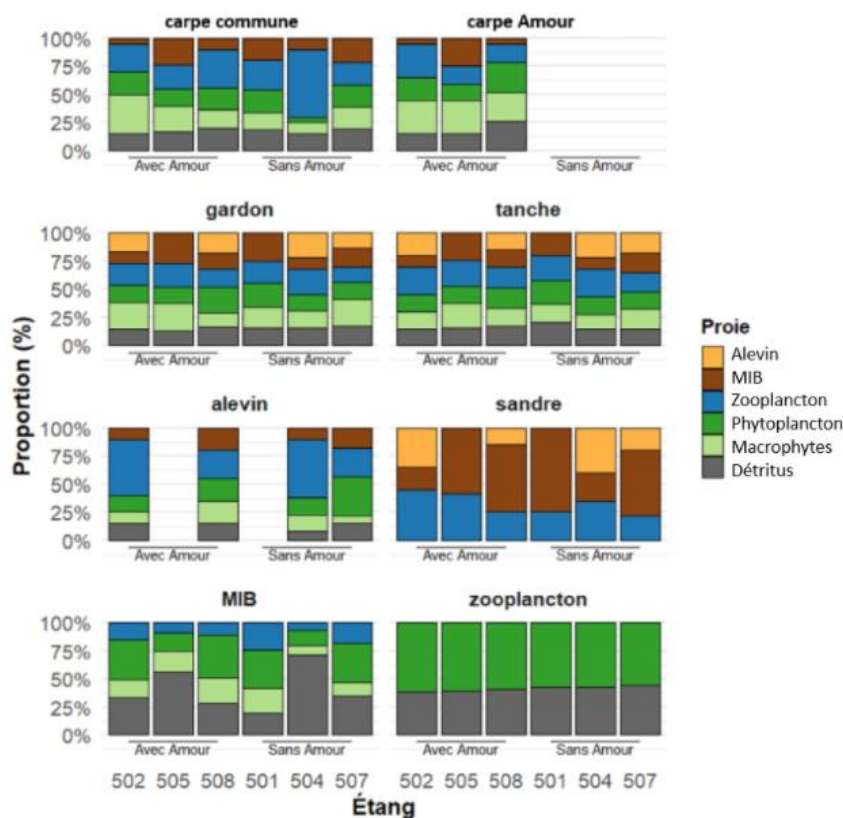


Figure 7 Barplots empilés des proportions de proies dans le régime alimentaire des prédateurs (en%)

3.5 Modélisation Ecopath

Les résultats des différents paramètres étudiés par modélisation trophique avec Ecopath et le rendement piscicole sont réunis dans le Tableau 10. Ils sont regroupés selon les hypothèses posées au départ. Les valeurs présentées décrivent des tendances générales, mais aucune différence statistiquement significative n'a pu être mise en évidence entre traitements (test t, p-value > 0,05).

3.5.1 H1 – Productivité et efficacité écotrophique des poissons

La production piscicole moyenne est légèrement plus élevée dans les étangs avec carpe Amour (2259 g/étang/81 j contre 1982 sans), essentiellement en raison de la contribution propre de la carpe Amour (657 g/étang/81 j). Toutefois, les autres espèces montrent des variations importantes entre traitements, sans différence significative. Les efficacités écotrophiques (EE) des poissons se situent à des niveaux globalement élevés. La carpe présente des valeurs stables autour de 0,76 quel que soit le scénario, tandis que la carpe Amour atteint en moyenne 0,81, suggérant une bonne contribution au système. La tanche montre des EE en apparence plus élevées avec carpe Amour (0,56 vs 0,25 sans), alors que le gardon présente la tendance inverse (0,33 avec vs 0,52 sans). L'alevin et le sandre apparaissent bien intégrés dans les deux traitements (0,85 et 0,53 avec carpe Amour, 0,76 et 0,44 sans).

3.5.2 H2 – Structuration trophique

Les indices de structure restent globalement similaires entre traitements. L'indice de connectance varie peu (0,36 avec vs 0,38 sans), tout comme l'indice d'omnivorie (0,18 avec vs 0,19). Le niveau trophique moyen des poissons tend à être légèrement plus bas dans les étangs avec carpe Amour ($\approx 2,57-2,63$) que dans les témoins ($\approx 2,66-2,80$), mais ces différences ne sont pas significatives.

Les efficacités écotrophiques (EE) des différentes sources montrent une forte variabilité entre compartiments et entre étangs. Les macro-invertébrés benthiques (MIB) présentent systématiquement des valeurs très élevées, comprises entre 0,80 et 0,98, avec une moyenne autour de 0,90 dans les deux traitements. Le zooplancton affiche des EE plus faibles et hétérogènes, variant de 0,07 à 0,31, pour une moyenne de 0,13 avec carpe Amour et 0,19 sans. Le phytoplancton est exploité de façon intermédiaire, avec une moyenne de 0,22 en présence de carpe Amour et 0,27 sans. Les macrophytes présentent la plus grande variabilité, avec des EE très contrastés entre étangs, de 0,01 à 0,93, avec des moyennes de 0,51 dans les étangs avec carpe Amour et 0,20 dans les étangs sans carpe Amour. Enfin, le compartiment détritique présente des valeurs comprises entre 0,08 et 0,28, et des moyennes autour de 0,15.

3.5.3 H3 – Efficience écologique et recyclage

L'introduction de la carpe Amour favorise un recyclage accru. L'indice du cycle de Finn (FCI) atteint 17,7 % avec carpe Amour contre 13,4 % sans. L'efficacité écotrophique du compartiment détritus diminue légèrement avec carpe Amour (0,12 contre 0,17), signe que les flux passent plus directement par la voie macrophyte–Amour. Enfin, le rapport production primaire/respiration reste largement supérieur à 1 dans les deux cas, confirmant des systèmes producteurs nets, avec toutefois une moyenne légèrement plus élevée avec carpe Amour (9,55 vs 8,46), mais une variabilité importante entre étangs expliquant qu'aucune différence ne soit significative.

Tableau 10 : Rendement piscicole et indicateurs de description du réseau trophiques issus de la modélisation Ecopath (Rendement net piscicole en g/étang = biomasse finale estimée – biomasse initiale).

Hypothèse	Paramètre étudié		Avec Amour				Sans Amour				T-test
			502	505	508	moy	501	504	507	moy	p-value
H1	Rendement net piscicole	Carpe	422,87	290,96	260,97	324,93	397,22	243,86	438,87	359,98	0,67
		Amour	370,47	692,54	907,43	656,82					-
		Gardon	10,70	10,10	47,96	22,92	99,01	39,04	50,50	62,85	0,16
		Tanche	166,30	152,64	47,17	122,04	113,75	6,77	13,21	44,58	0,21
		Alevin	1097,46		1097,46	1097,46		1489,41	1489,41	1489,41	-
		Sandre	16,13	37,82	49,91	34,62	13,67	21,00	40,99	25,22	0,51
		total	2083,94	1184,06	2410,91	2258,79	623,65	1800,09	2032,98	1982,04	0,52
	Efficience Ecotrophique poissons	Carpe	0,77	0,76	0,75	0,76	0,76	0,75	0,78	0,76	0,91
		Amour	0,79	0,82	0,83	0,81					-
		Gardon	0,22	0,22	0,55	0,33	0,64	0,44	0,48	0,52	0,23
		Tanche	0,65	0,63	0,39	0,56	0,55	0,08	0,13	0,25	0,17
		Alevin	0,96		0,73	0,85		0,88	0,65	0,76	0,66
		Sandre	0,41	0,58	0,62	0,53	0,27	0,47	0,58	0,44	0,45
	H2	Efficience Ecotrophique sources	MIB	0,97	0,87	0,87	0,90	0,98	0,80	0,91	0,89
Zooplancton			0,07	0,10	0,21	0,13	0,12	0,31	0,15	0,19	0,43
Phytoplancton			0,28	0,14	0,25	0,22	0,37	0,16	0,27	0,27	0,58
Macrophyte			0,56	0,93	0,04	0,51	0,55	0,01	0,05	0,20	0,39
Détritus			0,17	0,10	0,10	0,12	0,28	0,08	0,16	0,17	0,50
Niveau trophique moyen (poissons)		2,63	2,59	2,57	2,60	2,67	2,80	2,66	2,70	0,12	
Indice de connectance		0,36	0,35	0,36	0,36	0,36	0,38	0,39	0,38	0,14	
Indice d'omnivorie		0,20	0,15	0,18	0,18	0,17	0,20	0,20	0,19	0,50	
H3	Indice du cycle de Finn		25,11	14,64	13,24	17,66	9,54	10,57	20,10	13,40	0,45
	Efficience Ecotrophique Détritus		0,17	0,10	0,10	0,12	0,28	0,08	0,16	0,17	0,49
	Rapport Production primaire/respiration		6,59	11,96	10,11	9,55	3,61	14,28	7,48	8,46	0,77
	Pedigree		0,53	0,53	0,53	0,53	0,53	0,53	0,53	0,53	-

4 Discussion

4.1 Résumé des principaux résultats

4.1.1 Paramètres physico-chimiques de l'eau

Les analyses n'ont pas mis en évidence d'effet global du traitement. Les dynamiques temporelles (hausse de la température, baisse de l'oxygène dissous, stabilité du pH, augmentation de la conductivité) sont similaires entre étangs avec ou sans carpe Amour. Les différences observées relèvent essentiellement de la variabilité temporelle et inter-étangs plutôt qu'inter-traitement.

4.1.2 Paramètres physico-chimiques des sédiments

Les teneurs en carbone organique, azote total et phosphore échangeable semblent varier fortement selon les étangs, malgré l'absence de différence significative entre traitements. Les évolutions saisonnières (baisse du carbone organique, hausse des carbonates) concernent l'ensemble des étangs, confirmant une influence dominante des spécificités de chacun.

4.1.3 Paramètres biologiques

Aucune différence significative n'a pu être observée, toutefois des tendances se dégagent. La croissance en longueur des poissons ne montre pas d'effet du traitement. Les biomasses et rapports P:B ou C:B apparaissent variables entre étangs, sans tendance cohérente liée à l'introduction de la carpe Amour. La disponibilité des ressources alimentaires reflète également cette hétérogénéité : zooplancton, phytoplancton et détritus plus abondants dans certains étangs (502, 505), macrophytes plus développés dans d'autres (504, 508).

4.1.4 Analyses isotopiques

Les signatures isotopiques révèlent une forte différenciation entre groupes fonctionnels. Les matrices alimentaires confirment la partition trophique attendue, la carpe Amour présentant un régime alimentaire avec une part importante macrophytes mais intégrant aussi d'autres sources (phytoplancton, détritus, zooplancton).

4.1.5 Résultats de la modélisation Ecopath

La modélisation semble indiquer une tendance liée à la présence de carpe Amour sur la valorisation des flux de biomasse, bien qu'aucune différence significative n'ait pu être établie entre les traitements. La productivité piscicole tend à être plus élevée avec les carpes Amour, en lien avec sa contribution directe et une meilleure contribution de certaines espèces dans le système (tanche), tandis que d'autres (gardon) semblent moins contribuer au système. Les macrophytes paraissent mieux exploités en présence de carpe Amour (bien que non significatif), alors que la voie détritique devient secondaire. Les indices de structure (connectance, omnivorie) varient peu, mais le niveau trophique moyen des poissons tend à diminuer avec carpe Amour. Enfin, les indicateurs d'efficacité écologique (FCI, PP:R) montrent une tendance à une meilleure circularité et à une productivité nette globale légèrement supérieure dans les étangs avec carpe Amour.

4.1.6 Synthèse des résultats

En résumé, les effets du traitement se manifestent principalement au niveau des flux et de l'intégration trophique, tandis que la physico-chimie de l'eau, les sédiments et la croissance piscicole restent dominés par la variabilité inter-étangs. L'introduction de la carpe Amour se traduit par une meilleure valorisation des macrophytes et une tendance à l'amélioration de l'efficacité écologique.

4.2 Limites méthodologiques et contextuelles

4.2.1 Durée de l'expérimentation et cycle incomplet.

Cette étude n'a couvert que la période mars-juin (81 jours), correspondant au début de la saison de production. Les mortalités, biomasses finales et rendements réels des poissons n'ont donc pas pu être mesurés directement mais seulement estimés. Or, l'application d'Ecopath en pisciculture d'étang nécessite idéalement l'intégration d'un cycle complet et des valeurs mesurées plutôt qu'estimées pour produire des modèles représentatifs et transférables. D'où les pedigrees des modèles, indicateur de qualité et de fiabilité des données utilisées pour construire les modèles, sont modérée (0,53, Tableau 10).

De la même manière, Aubin et al. (2021) soulignent que leurs propres simulations, basées sur une unique campagne de 280 jours, ne constituaient qu'une approximation du cycle annuel, avec un indice de pedigree moyen-faible traduisant l'incertitude des paramètres. Nos modèles, fondés sur un suivi encore plus court, présentent ainsi des contraintes comparables : effectifs approximatifs, absence de mesures finales, et faible réplication. Ces limites rappellent que les modèles trophiques en étang doivent être interprétés avant tout comme des représentations simplifiées et contextualisées, permettant d'explorer des tendances générales plutôt que de fournir des prédictions généralisables.

4.2.2 Fenêtre temporelle restreinte et conditions printanières.

La période d'observation correspond au début du printemps, marqué par des températures basses au début et donc un métabolisme ralenti des poissons, ce qui réduit leur consommation et leur croissance (Sandblom et al., 2022 ; Boyd et al., 2020), puis une augmentation progressive. Les macrophytes étaient quasi absents en mars et leur développement a pu modifier la disponibilité des ressources et influencer les dynamiques trophiques. Or, le régime alimentaire de la carpe Amour dépend fortement de la disponibilité saisonnière des macrophytes (Li et al., 2023), et son impact sur la végétation varie avec le stade phénologique (Bonar et al., 2002). Ces dynamiques rendent complexe l'attribution des différences observées aux seuls traitements piscicoles.

4.2.3 Observations de terrain complémentaires

Certains éléments observés lors des différentes campagnes de prélèvement n'ont pas été analysés lors de cette étude. Il est cependant important de les relever car ils peuvent être source de biais et expliquer certaines différences entre les étangs (Figure 8).

Les étangs 501 et 502 présentaient une abondance importante d'écrevisses de Louisiane (*Procambarus clarkii*), non prises en compte dans la modélisation. Or, ces organismes peuvent fortement influencer les flux benthiques et la structure des réseaux trophiques (Momot, 1995 ; Dorn & Mittelbach, 1999 ; Nyström et al., 1999). Des travaux récents confirment que les écrevisses

invasives réduisent la diversité fonctionnelle et modifient durablement les flux énergétiques (Nyström et al., 1999). Cependant, n'étant présentes dans seulement deux étang et étant trop grandes pour être consommées par les poissons, il a été décidé de ne pas les inclure dans la modélisation par soucis de simplification. Leur omission constitue toutefois une source potentielle de biais à cause de la possible compétition sur certaines sources alimentaire.

La distribution des macrophytes laisse penser à un effet de régulation par les écrevisses. Plusieurs études montrent qu'elles peuvent réduire fortement la biomasse de macrophytes par broutage et déracinement, contribuant à leur raréfaction voire à leur disparition (Nyström et al., 1999). Ceci correspond aux observations faites dans les étangs 501 et 502, où la végétation aquatique est quasi absente en dehors des zones de berge (6,45 et 9,05 t/km²).

La très faible abondance de macrophytes dans l'étang 505 résulte vraisemblablement de conditions indépendantes de l'expérience liées à l'historique de l'étang. Cette contrainte s'est ajoutée à des conditions eutrophes marquées, avec une forte biomasse phytoplanctonique et détritique limitant la transparence de l'eau et donc la lumière disponible pour la photosynthèse (Scheffer et al., 1993). Enfin, les caractéristiques sédimentaires, associant faible teneur en carbone organique et forte proportion de carbonates, ont probablement accentué la difficulté de régénération et de maintien des macrophytes.

L'absence d'alevins observée dans les étangs 501 et 505 coïncide avec une disponibilité très limitée de macrophytes (valeurs minimales 6,45 t/km², essentiellement de berge). Or, de nombreux poissons tels que le gardon et la tanche déposent leurs œufs préférentiellement sur les plantes aquatiques, qui constituent à la fois un support de ponte et une protection contre la prédation (Balon, 1975). Le déficit en végétation submergée dans ces étangs a donc probablement limité le succès de reproduction et la survie des juvéniles, ce qui est cohérent avec les observations de terrain.

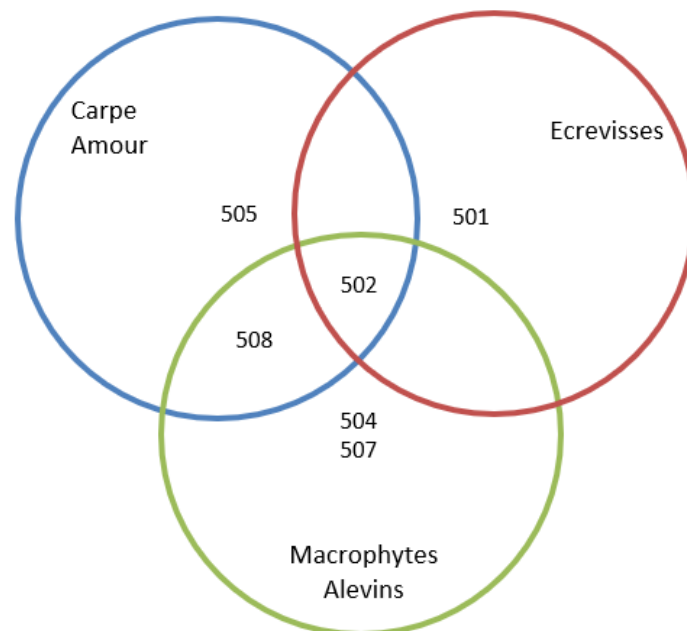


Figure 8 Diagramme de Venn des variables non traitées susceptible d'influencer les résultats et association selon le traitement expérimental.

4.2.4 Pêche intermédiaire et réplication limitée

La méthode de pêche intermédiaire (senne) ne permet pas une capture exhaustive des poissons. Notamment en présence de macrophytes denses sur le fond qui peuvent soulever les lests du filet et permettre aux poissons de s'enfuir, mais aussi simplement lorsque les poissons sautent au-dessus du filet.

Ainsi, le nombre d'échantillons isotopiques et de mesures biométriques pour certains taxons (par exemple la carpe) étaient restreints. Malgré plusieurs passages, dans certains étangs il a été impossible de récupérer les 5 individus prévus par espèce (impossibilité de regrouper les données, Tableau 9). Pour le modèle de mélange basé sur les données des isotopes stables, cela limite la précision des régimes alimentaires estimés. La robustesse des analyses isotopiques dépend directement de la taille d'échantillon disponible (Post, 2002 ; Nahon et al., 2024). Les modèles bayésiens de mélange (Parnell et al., 2013) permettent de gérer cette incertitude, mais la précision des résultats reste limitée lorsque le jeu de données est faible.

Pour les poissons, cela implique aussi d'estimer de nombreux paramètres (biomasse, mortalité, longueur maximale des espèces etc.) à l'aide d'équations empiriques/valeurs théoriques au lieu de les mesurer réellement. Ces approximations impactent grandement la précision des résultats de la modélisation.

À ces limites s'ajoute le dispositif expérimental, reposant sur seulement trois étangs par traitement. Ce faible nombre réduit la puissance statistique et la capacité à détecter des différences significatives entre traitements. De plus, de fortes disparités entre et au sein des traitements ont été observées, tant sur les paramètres physico-chimiques que biologiques. Ce qui complique la répétabilité et l'interprétation des résultats par l'absence de significativité des comparaisons.

4.2.5 Effet "taille d'étang".

Les expérimentations ont été menées dans de petits étangs (500 m²). Leur morphométrie (rapport berge/surface élevé, faible profondeur) favorise une productivité accrue par rapport à des étangs traditionnels plus vastes. Les rendements observés pourraient donc être plus élevés, en raison de leur productivité, qu'en pisciculture de production plus conventionnelle (Milstein, 1992 ; Aubin et al., 2017).

4.3 Discussion sur les hypothèses posées

4.3.1 Hypothèse 1 – Optimisation de la productivité piscicole

L'introduction de la carpe Amour contribue à une faible augmentation de la production piscicole totale, semblant aller dans le sens de l'hypothèse d'une meilleure valorisation des ressources disponibles. La productivité piscicole tend à montrer que la production moyenne des poissons est plus élevée dans les étangs avec carpe Amour (2259 g/étang/81j) que dans les témoins sans carpe Amour (1982 g/étang/81j) (non significatif). Cette tendance est imputable à la contribution directe de la carpe Amour (≈ 657), mais aussi à l'amélioration de la contribution de certaines espèces comme la tanche ($EE = 0,56$ avec Amour contre $0,25$ sans). Ce gain s'inscrit dans la logique de l'intensification écologique, où l'introduction d'espèces fonctionnelles permet de mobiliser des compartiments de biomasse peu exploités et d'accroître la production globale (Aubin et al., 2019 ; Tittonell, 2014). La carpe Amour a déjà été décrite comme un levier de valorisation des macrophytes en polyculture (Pípalová, 2006), et nos résultats tendent à confirmer ce rôle en

conditions expérimentales. Des observations analogues ont été rapportées par Xiao et al. (2023), qui montrent que les polycultures de carpe Amour présentent des valeurs d'efficacité écotrophique supérieures à 0,9 chez les poissons, traduisant une meilleure conversion de la production en flux utiles à l'écosystème. Toutefois, les effets ne sont pas homogènes entre espèces : le gardon apparaît pénalisé ($EE = 0,33$ avec carpe Amour contre 0,52 sans), probablement par une compétition accrue pour les ressources intermédiaires à faible production (zooplancton, détritus), ce qui rappelle que l'intensification écologique peut redistribuer les bénéfices entre compartiments trophiques plutôt que d'augmenter uniformément la productivité (Zhou et al., 2015).

4.3.2 Hypothèse 2 – Structuration fonctionnelle du réseau trophique

Les indices globaux de structure (connectance, omnivorie) varient peu entre les traitements, ce qui indique que la topologie du réseau trophique reste globalement stable. Néanmoins, des signaux plus fins suggèrent une redistribution fonctionnelle. Le niveau trophique global est plus bas en présence de carpes Amour (2,41 contre 2,56 sans), traduisant une potentielle orientation plus herbivore dans un contexte où la voie macrophytes est mobilisée. L'introduction de la carpe Amour a donc favorisé un glissement vers une partition des régimes plus marquée en créant une voie herbivore spécifique. Ces résultats font écho aux observations d'Aubin et al. (2021), qui montrent que la disponibilité d'une ressource clé (apport d'aliment formulé dans leur cas) conditionne fortement la distribution des flux et la structuration des interactions. Dans notre étude, cette dynamique est liée non pas à un intrant externe mais à l'exploitation d'un compartiment interne, les macrophytes.

Cette différenciation s'accorde avec le rôle des espèces fonctionnelles dans la structuration des réseaux, qui permet d'accroître la complémentarité trophique et de réduire la redondance compétitive (Mouillot et al., 2013 ; Violle et al., 2007). Elle illustre également l'importance des traits fonctionnels dans la compréhension des effets d'introduction d'espèces en polyculture (Petchey & Gaston, 2002).

Les efficacités écotrophiques (EE) des sources tendent à mettre en évidence des contrastes entre compartiments et révèlent plusieurs points de convergence ou de divergence avec la littérature. Dans nos modèles, les macro-invertébrés benthiques constituent le compartiment le plus sollicité dans nos modèles, avec des EE très élevées (0,80–0,98) et souvent supérieures à 1 avant l'équilibrage. Cela traduit une exploitation quasi intégrale de leur production par les consommateurs, mais suggère aussi que la demande alimentaire des prédateurs dépasse la production estimée. Ce déséquilibre peut notamment s'expliquer par la pression exercée par les sandres, dont une partie des individus, encore de petite taille, ne peut pas consommer efficacement les alevins et s'appuie donc sur les MIB comme ressource privilégiée. Ce rôle central des macro-invertébrés est en accord avec Aubin et al. (2021), qui soulignent leur importance et leur caractère limitant dans la productivité piscicole, et rejoint les observations de Zhou (2015) et Xiao et al. (2023), où les invertébrés benthiques affichent également des EE proches de 1. Cette forte sollicitation illustre à la fois la place essentielle des MIB dans les réseaux trophiques d'étangs et la fragilité du système, reposant sur un compartiment fortement exploité.

Le zooplancton montre en revanche des EE nettement plus faibles et hétérogènes dans nos étangs (0,07–0,31), contrastant avec les valeurs proches de 1 rapportées dans Aubin et al. (2021) ainsi que dans les systèmes chinois (Xiao et al., 2023 ; Zhou et al., 2015), où il constitue une

ressource centrale pour les juvéniles et les cyprinidés. Cette sous-utilisation relative suggère que le zooplancton n'a pas été pleinement mobilisé dans nos conditions expérimentales, possiblement en lien avec des abondances plus élevées et des densités de poissons faibles, une structuration différente des communautés ou simplement des erreurs liées aux prélèvements/calculs des paramètres d'entrée.

Le phytoplancton présente dans nos résultats une exploitation modérée (EE moyenne $\sim 0,25$), supérieure aux faibles valeurs rapportées dans les modèles chinois (souvent $< 0,25$; Xiao et al., 2023 ; Zhou et al., 2015) et en accord avec Aubin et al. (2021), qui notent que ce compartiment reste souvent sous-utilisé dans les systèmes de polyculture, en particulier lorsqu'il est en compétition avec d'autres producteurs primaires.

Les macrophytes présentent une variabilité très importante (0,01–0,93), qui paraît corrélée à la présence de la carpe Amour, principal consommateur de ce compartiment. Nos résultats montrent que leur inclusion modifie substantiellement l'efficacité globale, confirmant leur rôle de ressource fonctionnelle mobilisable dans des configurations de polyculture diversifiée.

Dans l'ensemble, nos résultats vont dans le sens de certains schémas généraux décrits dans la littérature (macro-invertébrés comme ressource clé, sous-utilisation du détritus et du phytoplancton), tout en révélant des particularités : une moindre exploitation du zooplancton et une valorisation très variable des macrophytes. Ces éléments soulignent que la structure et l'efficacité des sources dans les étangs de polyculture dépendent fortement de la composition spécifique du peuplement et des conditions de gestion, ouvrant des pistes pour améliorer l'intégration trophique et la circularité des flux.

4.3.3 Hypothèse 3 – Efficacité écologique via le recyclage des nutriments

L'introduction de la carpe Amour semble favoriser un recyclage plus rapide et une meilleure efficacité écologique. L'indice du cycle de Finn (FCI) est légèrement supérieur en présence de carpe Amour (17,7 % contre 13,4 % sans), indiquant une augmentation de la proportion de flux recyclés dans le réseau (non significatif). Parallèlement, l'efficacité écotrophique des macrophytes affiche une progression nette bien que non significative (0,51 avec carpe Amour contre 0,20 sans), tandis que celle du détritus diminue faiblement (0,12 contre 0,17). Ce résultat suggère une orientation accrue vers l'exploitation directe de la production primaire. Aubin et al. (2021) montrent également que l'EE du détritus reste faible dans les étangs nourris artificiellement (0,08–0,23) et que le phytoplancton y est peu exploité (0,04–0,25), la majorité de la biomasse basculant vers le détritus, comme observé ici (0,14–0,35). Dans leur étude, les valeurs du FCI restaient faibles dans les scénarios nourris artificiellement (1–4 %), mais atteignaient des niveaux comparables aux nôtres dans les systèmes extensifs sans apport (12–17 %). La différence majeure réside dans le fait que, là où l'intensification par alimentation externe tend à réduire la circularité, l'introduction d'une espèce fonctionnelle herbivore dans notre dispositif accroît au contraire le recyclage interne.

Les analyses de Xiao et al. (2023) vont dans le même sens : le FCI est plus élevé en polyculture (33,6 % contre 30 %), et l'énergie inutilisée est significativement réduite, notamment chez la carpe Amour dont le flux vers le détritus est 48 % plus faible qu'en monoculture. Ces résultats confirment que la diversification des espèces améliore la circularité et réduit les pertes énergétiques. De plus, le rapport production primaire/respiration reste largement positif dans les deux traitements (> 8), mais atteint une valeur moyenne faiblement plus élevée avec carpe Amour (9,55 contre 8,46),

suggérant une productivité globale légèrement augmentée. Cette dynamique rejoint les observations de Milstein (1992), selon lesquelles l'introduction de consommateurs spécialisés permet d'améliorer la résilience et l'efficacité des réseaux aquacoles en réorientant les flux vers des voies plus productives. En réduisant l'accumulation de matière organique non assimilée et en mobilisant directement les macrophytes, la carpe Amour contribue ainsi à une intensification écologique du système en cohérence avec les principes de l'aquaculture écosystémique (FAO, 2024 ; Aubin et al., 2021).

4.3.4 Synthèse des hypothèses H1–H3

Dans l'ensemble, les résultats obtenus donnent l'impression que l'introduction de la carpe Amour contribue à une optimisation de la productivité piscicole (H1), à une structuration plus différenciée du réseau trophique (H2) et à une amélioration de l'efficacité écologique via le recyclage des nutriments (H3). L'apport de cette espèce fonctionnelle permettrait de mobiliser un compartiment de biomasse peu exploité (macrophytes), de diversifier les voies trophiques et de réduire la dépendance vis-à-vis du compartiment détritique.

Ces tendances rejoignent les observations de Xiao et al. (2023), qui montrent que les polycultures de carpe Amour présentent des efficacités écotrophiques de poissons supérieures à celles des monocultures ($> 0,9$), un indice de cycle de Finn plus élevé (33,6 % contre 30 %) et une efficacité de transfert énergétique accrue (15,6 % contre 13,1 %). Elles soulignent également que la diversification réduit les flux énergétiques inutilisés, notamment chez la carpe Amour dont le flux vers les détritiques est près de 50 % plus faible en polyculture. Ces résultats convergents confirment que la polyculture constitue un levier d'intensification écologique, permettant à la fois d'améliorer la productivité piscicole et de renforcer la stabilité et la résilience des systèmes aquacoles.

4.4 Perspectives

Au-delà des résultats obtenus, ce travail ouvre plusieurs pistes de recherche et d'amélioration méthodologique. Tout d'abord, la durée limitée de l'expérimentation (81 jours) constitue une contrainte majeure. L'extension du suivi sur un cycle complet de production permettrait d'intégrer les phases de croissance, de reproduction et de mortalité naturelle des populations piscicoles, et d'évaluer plus fidèlement les flux trophiques annuels. De même, l'augmentation de la réplication et la diversification des conditions expérimentales (surface d'étang, structure morphométrique) offriraient une meilleure robustesse statistique et une meilleure transférabilité des résultats à des contextes de production commerciale.

Sur le plan analytique, il serait intéressant de mobiliser des approches multivariées (par exemple des analyses en composantes principales ou des modèles linéaires généralisés) afin d'identifier les paramètres qui structurent le plus fortement les différences entre traitements. Ces méthodes permettraient de mieux hiérarchiser le rôle respectif des facteurs abiotiques (physicochimie de l'eau, structure des sédiments), biotiques (abondance de macrophytes, communautés planctoniques et benthiques) et de la composition piscicole. Un suivi plus fin des communautés benthiques et planctoniques, en termes de diversité et de biomasse, permettrait en particulier de tester si l'introduction de la carpe Amour influence indirectement les communautés de niveaux trophiques inférieurs par modifications d'habitats ou de pressions de prédation.

Une autre perspective importante concerne l'élargissement du spectre fonctionnel du modèle. L'intégration de groupes supplémentaires, tels que les écrevisses, ou éclater certains groupes fonctionnels (ex : MIB -> prédateurs, détritivores, brouteurs etc.). Cela permettrait de mieux capturer la complexité des réseaux trophiques et de réduire les biais liés à l'agrégation de compartiments. L'enrichissement du jeu de données empiriques constitue également une piste incontournable. L'augmentation du nombre d'échantillons isotopiques et l'ajout de données complémentaires (contenus stomacaux, taux de croissance spécifiques) offriraient une meilleure résolution dans l'estimation des régimes alimentaires et une validation croisée des modèles de mélange bayésiens. Par ailleurs, l'analyse de contenus stomacaux permettrait de mesurer la masse éviscérée des poissons, induisant une bien meilleure représentation de la biomasse réelle car lors des pesées il était impossible de savoir si certains poissons avaient l'estomac plein ou non ce qui peut faire varier les résultats. Cependant cela aurait impliqué de tuer les animaux ce qui n'était pas envisagé dans le cadre de l'empoissonnement et la pêche intermédiaire.

Enfin, la dynamique temporelle pourrait être mieux appréhendée en couplant Ecopath avec le module Ecosim, afin de simuler l'évolution des flux énergétiques en fonction des saisons, des fluctuations environnementales et des pressions de gestion. De telles simulations permettraient d'explorer des scénarios de long terme et de tester la résilience du système face à des perturbations comme les épisodes d'eutrophisation, les sécheresses ou les changements dans les pratiques d'empoissonnement. Par ailleurs, l'évaluation des impacts sur les services écosystémiques, tels que la séquestration de carbone, l'épuration de l'eau ou le maintien d'habitats pour la biodiversité, ouvrirait une voie vers une approche plus intégrée de la pisciculture en étang, articulant productivité aquacole et durabilité écologique.

5 Conclusion

Ce travail avait pour objectif d'évaluer, à l'aide du logiciel Ecopath with Ecosim, les effets de l'introduction de la carpe Amour (*Ctenopharyngodon idella*) sur la productivité piscicole, la structuration du réseau trophique et l'efficacité écologique d'étangs expérimentaux de polyculture. L'approche combinant données de terrain (biométrie, isotopes stables, paramètres physico-chimiques) et modélisation trophique a permis de dégager plusieurs tendances.

Premièrement, les résultats semblent conforter l'hypothèse d'une optimisation de la productivité piscicole (H1) sans pouvoir la confirmer. La production totale tend à être plus élevée en présence de la carpe Amour, principalement grâce à sa contribution directe et à une meilleure intégration de certaines espèces comme la tanche. Toutefois, ces différences restent modestes et ne sont pas systématiquement significatives ; leur confirmation pourrait être apportée par les pêches de septembre, lorsque les poissons auront atteint des tailles plus importantes. Par ailleurs, cet effet s'accompagne d'une redistribution des bénéfices entre taxons : le gardon apparaît désavantagé, illustrant que l'intensification écologique ne profite pas uniformément à toutes les espèces mais repose sur des arbitrages entre niches trophiques.

Deuxièmement, la structuration fonctionnelle du réseau trophique (H2) montre peu de changements sur les indices globaux (connectance, omnivorie), sans différence nette entre traitements. Quelques signaux qualitatifs suggèrent toutefois une réorganisation : la création d'une voie herbivore redirige une part des flux vers les macrophytes et abaisse légèrement le niveau trophique moyen des poissons. Les analyses isotopiques mettent également en évidence une

variabilité accrue dans les étangs avec carpe Amour, sans que cette différenciation puisse être généralisée compte tenu du faible nombre de répliques.

Troisièmement, l'hypothèse d'une amélioration de l'efficacité écologique via le recyclage des nutriments (H3) est globalement confortée, mais les différences restent limitées. L'indice de cycle de Finn (FCI) est en moyenne plus élevé en présence de carpes Amour, indiquant une tendance à une plus forte recirculation de l'énergie et de la matière. L'efficacité écotrophique des macrophytes augmente, tandis que celle du détritus diminue, indiquant une redistribution des flux entre ces compartiments. Cette évolution doit toutefois être interprétée avec prudence compte tenu de la courte durée du suivi et de la variabilité inter-étang.

Malgré les limites identifiées, ce travail souligne l'intérêt de la modélisation trophique comme outil d'évaluation intégrée des pratiques piscicoles. Il met en lumière le potentiel de la carpe Amour comme espèce fonctionnelle pour accroître la valorisation des macrophytes et améliorer l'efficacité écologique, tout en rappelant la nécessité d'un suivi pluriannuel pour consolider ces observations et évaluer les effets à long terme. À terme, de tels travaux pourraient contribuer à la conception de polycultures plus durables, conciliant productivité piscicole, résilience écologique et valorisation des services écosystémiques des étangs.

6 Références

Articles de périodiques

1. ANDERSON, M. J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. Vol. 26, n° 1, p. 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
2. AUBIN, J., BAIZEAU, V., JAEGER, C. et al., 2021. Modeling trophic webs in freshwater fishpond systems using Ecopath: Towards better polyculture management. *Aquaculture Environment Interactions*. Vol. 13, p. 311-322. <https://doi.org/10.3354/aei00406>
3. AUBIN, J., CALLIER, M., REY-VALETTE, H. et al., 2019. Implementing ecological intensification in fish farming: Definition and principles from contrasting experiences. *Reviews in Aquaculture*. Vol. 11, n° 1, p. 149-167. <https://doi.org/10.1111/raq.12231>
4. AUBIN, J., ROBIN, J., WEZEL, A. et THOMAS, M., 2017. Agroecological management in fish pond systems. In: *Agroecological Practices for Sustainable Agriculture*. WORLD SCIENTIFIC (EUROPE), p. 355-394. https://doi.org/10.1142/9781786343062_0012
5. BALON, E. K., 1975. Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. Vol. 32, n° 6, p. 821-864. <https://doi.org/10.1139/f75-110>
6. BENJAMINI, Y. et HOCHBERG, Y., 1995. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*. Vol. 57, n° 1, p. 289-300. <https://doi.org/10.2307/2346101>
7. BENKE, A. C., HURYN, A. D., SMOCK, L. A. et WALLACE, J. B., 1999. Length–mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society*. Vol. 18, n° 3, p. 308-343. <https://doi.org/10.2307/1468447>
8. BONAR, S. A., BOLDING, B. et DIVENS, M., 2002. Effects of triploid grass carp on aquatic plants, water quality, and public satisfaction in Washington State. *North American Journal of Fisheries Management*. Vol. 22, n° 1, p. 96-105. [https://doi.org/10.1577/1548-8675\(2002\)022<0096:EOTGCO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(2002)022<0096:EOTGCO>2.0.CO;2)
9. CHEN, J., LIU, J., HAN, S. et al., 2023. Nontraditional biomanipulation: A powerful ecotechnology to combat cyanobacterial blooms in eutrophic freshwaters. *The Innovation: Life* [en ligne]. Vol. 1, n° 3, p. 100038. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2023.100038>
10. CHRISTENSEN, V. et PAULY, D., 1992. ECOPATH II — A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*. Vol. 61, n° 3-4, p. 169-185. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)
11. CHRISTENSEN, V. et WALTERS, C. J., 2004. Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*. Vol. 172, n° 2-4, p. 109-139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>
12. CLEVELAND, W. S. et DEVLIN, S. J., 1988. Locally weighted regression: An approach to regression analysis by local fitting. *Journal of the American Statistical Association*. Vol. 83, n° 403, p. 596-610. <https://doi.org/10.1080/01621459.1988.10478639>
13. DORN, N. J. et MITTELBACH, G. G., 1999. More than predator and prey: A review of interactions between fish and crayfish. *Vie et Milieu*. Vol. 49, n° 4, p. 229-237.

14. DURU, M., THEROND, O. et FARES, M., 2015. Designing agroecological transitions: A review. *Agronomy for Sustainable Development*. Vol. 35, n° 4, p. 1237-1257. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0318-x>
15. FENG, J., TIAN, X.-L., DONG, S.-L., et al., 2017. Model-based analysis of the energy fluxes and trophic structure of a *Portunus trituberculatus* polyculture ecosystem. *Aquaculture Environment Interactions*. Vol. 9, p. 245-257. <https://doi.org/10.3354/aei00247>
16. HOLLING, C. S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 4, p. 1-23. Disponible sur : <http://www.jstor.org/stable/2096802>
17. JIA, P., HU, M., HU, Z., LIU, Q. et WU, Z., 2012. Modeling trophic structure and energy flows in a typical macrophyte-dominated shallow lake using the mass balanced model. *Ecological Modelling*. Vol. 233, p. 26-30. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.026>
18. LI, L., BALTO, G., XU, X., SHEN, Y. et LI, J., 2023. The feeding ecology of grass carp: A review. *Reviews in Aquaculture*. Vol. 15, n° 4, p. 1335-1354. <https://doi.org/10.1111/raq.12777>
19. MILSTEIN, A., 1992. Ecological aspects of fish species interactions in polyculture ponds. *Hydrobiologia*. Vol. 231, n° 1, p. 177-186.
20. MOMOT, W. T., 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Reviews in Fisheries Science*. Vol. 3, n° 1, p. 33-63. <https://doi.org/10.1080/10641269509388566>
21. MORIN, A. et DUMONT, P., 1994. A simple model to estimate growth rate of lotic insect larvae and its value for estimating population and community production. *Journal of the North American Benthological Society*. Vol. 13, n° 3, p. 357-367. <https://doi.org/10.2307/1467365>
22. MOUILLOT, D., GRAHAM, N. A. J., VILLÉGER, S., MASON, N. W. H. et BELLWOOD, D. R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*. Vol. 28, n° 3, p. 167-177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
23. NAHON, S., JAËGER, C., MENNITI, C. et al., 2024. Food preferences of fish in integrated multi-trophic aquaculture freshwater ponds based on fatty acids and stable isotopes. *Aquatic Living Resources*. Vol. 37, Article 17. <https://doi.org/10.1051/alr/2024015>
24. NYSTRÖM, P., BRÖNMARK, C. et GRANÉLI, W., 1999. Influence of an exotic and a native crayfish species on a littoral benthic community. *Oikos*. Vol. 85, n° 3, p. 545-553. <https://doi.org/10.2307/3546704>
25. PALOMARES, M. L. D. et PAULY, D., 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and Freshwater Research*. Vol. 49, n° 5, p. 447-453. <https://doi.org/10.1071/MF98015>
26. PARNELL, A. C., PHILLIPS, D. L., BEARHOP, S. et al., 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*. Vol. 24, n° 6, p. 387-399. <https://doi.org/10.1002/env.2221>
27. PETCHEY, O. L. et GASTON, K. J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*. Vol. 5, n° 3, p. 402-411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
28. PÍPALOVÁ, I., 2006. A review of grass carp use for aquatic weed control and its impact on water bodies. *Journal of Aquatic Plant Management*. Vol. 44, n° 1, p. 1-12.
29. POST, D. M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*. Vol. 83, n° 3, p. 703-718. <https://doi.org/10.2307/3071875>

30. RYTHER, J. H. et YENTSCH, C. S., 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnology and Oceanography*. Vol. 2, n° 3, p. 281-286. <https://doi.org/10.1002/lno.1957.2.3.0281>
31. SANDBLOM, E., GRÄNS, A., AXELSSON, M. et SETH, H., 2014. Temperature acclimation rate of aerobic scope and feeding metabolism in fishes: Implications in a thermally extreme future. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 281, n° 1794, 20141490. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1490>
32. SADRAS, V. O., VILLALOBOS, F. J. et FERERES, E., 2016. Radiation interception, radiation use efficiency and crop productivity. In: *Principles of agronomy for sustainable agriculture*. Cham: Springer, p. 169-188. https://doi.org/10.1007/978-3-319-46116-8_13
33. SCHEFFER, M., HOSPER, S. H., MEIJER, M. L., MOSS, B. et JEPPESEN, E., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*. Vol. 8, n° 8, p. 275-279. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90254-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90254-M)
34. STEPHENSON, J. M., CARR, G., GRUENERT, U. et MORIN, A., 2007. Evaluation of two timesaving techniques for processing benthic invertebrate samples for estimating secondary production. *Journal of the North American Benthological Society*. Vol. 26, n° 4, p. 611-619. <https://doi.org/10.1899/06-096.1>
35. TITTONELL, P., 2014. Ecological intensification of agriculture - Sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. Vol. 8, p. 53-61. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.08.006>
36. VIOLLE, C., NAVAS, M.-L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I. et GARNIER, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. Vol. 116, n° 5, p. 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
37. XIAO, S., LIU, X. et ZHOU, R. et al., 2023. Energy flow analysis of grass carp pond system based on Ecopath model. *Environmental Science and Pollution Research*. Vol. 31, p. 10184–10197. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-27154-3>
38. ZHOU, B., DONG, S. et WANG, F., 2015. Trophic structure and energy fluxes in a grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) cultured pond ecosystem. *Aquaculture International*. Vol. 23, n° 6, p. 1313-1324. <https://doi.org/10.1007/s10499-015-9886-7>
39. ZHOU, M., CARLOTTI, F. et ZHU, Y., 2010. A size-spectrum zooplankton closure model for ecosystem modelling. *Journal of Plankton Research*. Vol. 32, n° 8, p. 1147-1165. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq054>

Ouvrages

40. BOYD, C. E., MCNEVIN, A. A. et RACINE, P., 2020. *Aquaculture, resource use, and the environment*. Hoboken : Wiley-Blackwell. 440 p. <https://doi.org/10.1002/9781119576750>
41. FAO. 2024. *The State of World Fisheries and Aquaculture 2024 – Blue Transformation in action*. Rome. <https://doi.org/10.4060/cd0683en>
42. HASAN, M. R. et NEW, M. B. (éds.), 2013. *On-farm feeding and feed management in aquaculture*. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper n° 583. Rome : FAO. 67 p. + CD-ROM (585 p.).
43. QUINN, G. P. et KEOUGH, M. J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge: Cambridge University Press. 537 p. ISBN 978-0-521-81128-6.

44. REYNOLDS, C. S., 2006. *Ecology of phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press. 535 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542145>
45. TACHET, H., RICHOUX, P., BOURNAUD, M. et USSEGLIO-POLATERA, P., 2010. *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie, écologie*. 4e éd. Paris : CNRS Éditions. 600 p.

Documents électroniques / logiciels

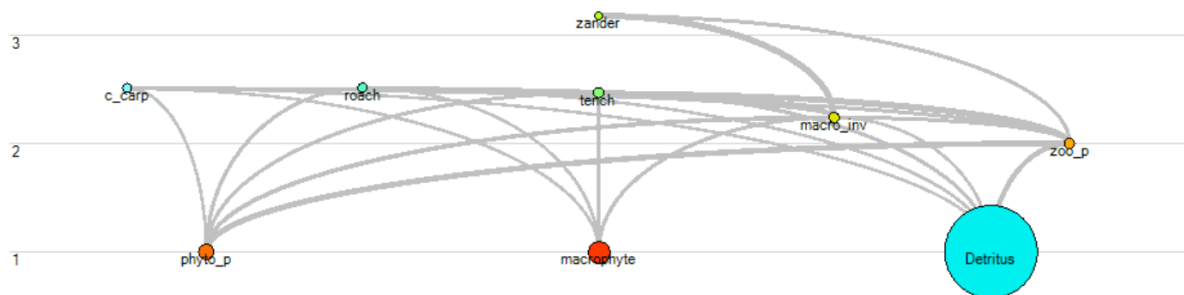
46. EPA, 2003. *Standard operating procedure for zooplankton analysis* [en ligne]. Revision 03. Washington, DC : U.S. Environmental Protection Agency. Disponible sur : <https://www.epa.gov/sites/default/files/2017-01/documents/sop-for-zooplankton-analysis-201607-22pp.pdf> (consulté le 26 août 2025).
47. FISHBASE, s.d. *FishBase: A global information system on fishes* [en ligne]. Disponible sur : <https://www.fishbase.se> (consulté le 26 août 2025).
48. LENTH, R., 2020. *emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means* [en ligne]. R package version 1.4.7. Disponible sur : <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans> (consulté le 26 août 2025).
49. MÉTÉO-FRANCE, s.d. *Portail de données météorologiques* [en ligne]. Disponible sur : <https://meteo.data.gouv.fr/form> (consulté le 26 août 2025).

Annexe I Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 501 (Diet matrix, basic estimates, flow diagram & statistics)

	Prey \ predator	1	2	3	4	5	6
1	c_carp						
2	roach						
3	tench						
4	zander						
5	macro_inv	0,200	0,250	0,200	0,750		
6	zoo_p	0,260	0,200	0,220	0,250	0,240	
7	phyto_p	0,200	0,210	0,210		0,340	0,570
8	macrophyte	0,150	0,180	0,160		0,220	
9	Detritus	0,190	0,160	0,210		0,200	0,430
	Import	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Sum	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	(1 - Sum)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

	Group name	Trophic level	Hab area (proportion)	Biomass in habitat area (g/m²)	Biomass (g/m²)	Production / biomass (/81 days)	Consumption / biomass (/81 days)	Ecotrophic Efficiency	Production / consumption (/81 days)	Biomass accumulation (g/m²)	BA rate (/81 days)
1	c_carp	2,508	1,000	0,637	0,637	1,633	5,169	0,763	0,316	0,794	1,246
2	roach	2,510	1,000	0,886	0,886	0,351	7,225	0,636	0,049	0,198	0,224
3	tench	2,468	1,000	1,074	1,074	0,386	6,741	0,550	0,057	0,228	0,212
4	zander	3,180	1,000	0,192	0,192	0,528	2,974	0,267	0,178	0,0270	0,141
5	macro_inv	2,240	1,000	1,011	1,011	4,190	13,97	0,976	0,300		
6	zoo_p	2,000	1,000	0,952	0,952	62,63	308,1	0,122	0,203		
7	phyto_p	1,000	1,000	3,230	3,230	145,0		0,375			
8	macrophyte	1,000	1,000	6,450	6,450	1,670		0,549			
9	Detritus	1,000	1,000	111,0	111,0			0,277			

4



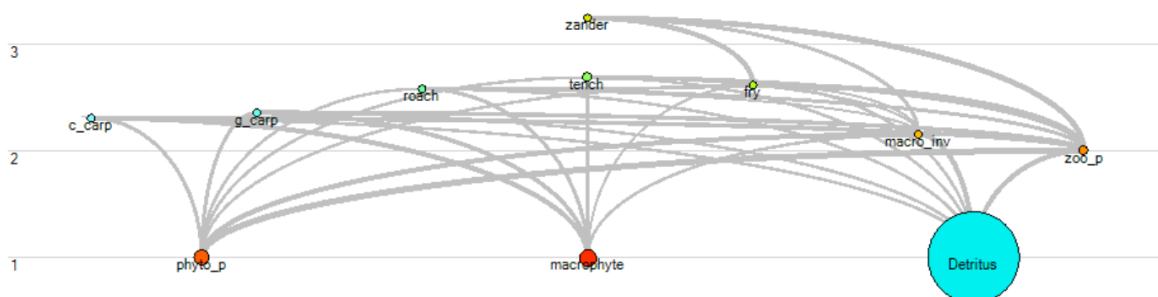
Parameter	Value	Units
Sum of all consumption	324,933	g/m²/81 days
Sum of all exports	345,141	g/m²/81 days
Sum of all respiratory flows	132,734	g/m²/81 days
Sum of all flows into detritus	477,258	g/m²/81 days
Total system throughput	1280,065	g/m²/81 days
Sum of all production	544,848	g/m²/81 days
Mean trophic level of the catch		
Gross efficiency (catch/net p.p.)		
Calculated total net primary production	479,121	g/m²/81 days
Total primary production/total respiration	3,610	
Net system production	346,388	g/m²/81 days
Total primary production/total biomass	33,199	
Total biomass/total throughput	0,011	g/m²/81 days
Total biomass (excluding detritus)	14,432	g/m²
Total catch		g/m²/81 days
Connectance Index	0,365	
System Omnivory Index	0,167	
Total market value	0,000	1
Total shadow value	0,000	1
Total value	0,000	1
Total fixed cost	0,000	1
Total variable cost	0,000	1
Total cost	0,000	1
Profit	0,000	1
Ecopath pedigree	0,536	
Measure of fit, t*	1,554	
Shannon diversity index	1,620	

Annexe II Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 502 (Diet matrix, basic estimates, flow diagram & statistics)

Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7	8
1 c_carp								
2 g_carp								
3 roach								
4 tench								
5 fry			0,165	0,200		0,350		
6 zander								
7 macro_inv	0,0500	0,0500	0,100	0,100	0,100	0,200		
8 zoo_p	0,250	0,300	0,200	0,250	0,500	0,450	0,154	
9 phyto_p	0,200	0,200	0,150	0,150	0,150		0,353	0,619
10 macrophyte	0,350	0,300	0,235	0,150	0,100		0,161	
11 Detritus	0,150	0,150	0,150	0,150	0,150		0,332	0,381
Import	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Sum	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
(1 - Sum)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

	Group name	Trophic level	Hab area (proportion)	Biomass in habitat area (g/m ²)	Biomass (g/m ²)	Production / biomass (/81 days)	Consumption / biomass (/81 days)	Ecotrophic Efficiency	Production / consumption (/81 days)	Biomass accumulation (g/m ²)	BA rate (/81 days)
1	c_carp	2,308	1,000	0,639	0,639	1,708	5,169	0,774	0,330	0,846	1,323
2	g_carp	2,358	1,000	0,771	0,771	1,222	7,850	0,786	0,156	0,741	0,961
3	roach	2,582	1,000	0,570	0,570	0,165	7,225	0,223	0,023	0,0210	0,0368
4	tench	2,688	1,000	1,023	1,023	0,500	6,741	0,652	0,074	0,333	0,326
5	fry	2,615	1,000	0,549	0,549	4,151	8,503	0,959	0,488		
6	zander	3,246	1,000	0,120	0,120	0,654	2,974	0,409	0,220	0,0322	0,268
7	macro_inv	2,154	1,000	0,600	0,600	3,625	12,08	0,969	0,300		
8	zoo_p	2,000	1,000	1,400	1,400	88,39	294,6	0,071	0,300		
9	phyto_p	1,000	1,000	6,340	6,340	145,0		0,285			
10	macrophyte	1,000	1,000	7,050	7,050	1,670		0,561			
11	Detritus	1,000	1,000	212,0	212,0			0,172		787,860	3,716

4



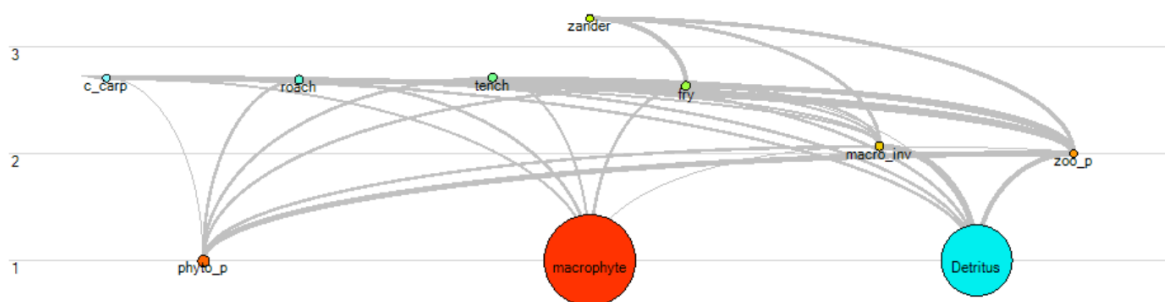
Parameter	Value	Units
Sum of all consumption	445,133	g/m ² /81 days
Sum of all exports	0,000	g/m ² /81 days
Sum of all respiratory flows	141,242	g/m ² /81 days
Sum of all flows into detritus	951,322	g/m ² /81 days
Total system throughput	1537,697	g/m ² /81 days
Sum of all production	1061,991	g/m ² /81 days
Mean trophic level of the catch		
Gross efficiency (catch/net p.p.)		
Calculated total net primary production	931,073	g/m ² /81 days
Total primary production/total respiration	6,592	
Net system production	789,832	g/m ² /81 days
Total primary production/total biomass	48,842	
Total biomass/total throughput	0,012	g/m ² /81 days
Total biomass (excluding detritus)	19,063	g/m ²
Total catch		g/m ² /81 days
Connectance Index	0,364	
System Omnivory Index	0,196	
Total market value	0,000	1
Total shadow value	0,000	1
Total value	0,000	1
Total fixed cost	0,000	1
Total variable cost	0,000	1
Total cost	0,000	1
Profit	0,000	1
Ecopath pedigree	0,528	
Measure of fit, t*	1,757	
Shannon diversity index	1,674	

Annexe III Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 504 (Diet matrix, basic estimates, flow diagram & statistics)

	Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7
1	c_carp							
2	roach							
3	tench							
4	fry		0,215	0,215		0,400		
5	zander							
6	macro_inv	0,100	0,100	0,100	0,100	0,250		
7	zoo_p	0,600	0,230	0,250	0,520	0,350	0,0651	
8	phyto_p	0,0500	0,150	0,160	0,150		0,135	0,573
9	macrophyte	0,100	0,150	0,130	0,150		0,0814	
10	Detritus	0,150	0,155	0,145	0,0800		0,718	0,427
	Import	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	Sum	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
	(1 - Sum)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

	Group name	Trophic level	Hab area (proportion)	Biomass in habitat area (g/m ²)	Biomass (g/m ²)	Production / biomass (/81 days)	Consumption / biomass (/81 days)	Ecotrophic Efficiency	Production / consumption (/81 days)	Biomass accumulation (g/m ²)	BA rate (/81 days)
1	c_carp	2,707	1,000	0,433	0,433	1,513	5,169	0,746	0,293	0,488	1,128
2	roach	2,686	1,000	0,781	0,781	0,228	7,225	0,438	0,032	0,0780	0,0999
3	tench	2,706	1,000	0,933	0,933	0,189	6,741	0,079	0,028	0,0140	0,0150
4	fry	2,627	1,000	0,745	0,745	4,151	7,003	0,878	0,593		
5	zander	3,267	1,000	0,125	0,125	0,722	2,974	0,466	0,243	0,0420	0,336
6	macro_inv	2,065	1,000	0,836	0,836	3,035	10,12	0,801	0,300		
7	zoo_p	2,000	1,000	0,600	0,600	41,53	138,4	0,305	0,300		
8	phyto_p	1,000	1,000	2,160	2,160	145,0		0,164			
9	macrophyte	1,000	1,000	146,4	146,4	1,670		0,014			
10	Detritus	1,000	1,000	75,90	75,90			0,078		518,080	6,826

4



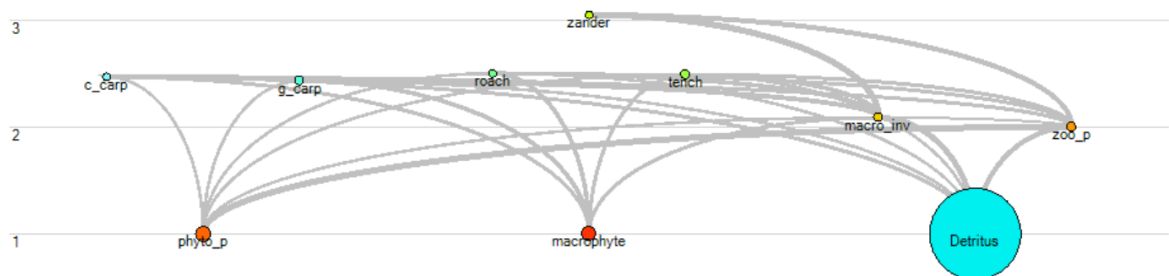
Parameter	Value	Units
Sum of all consumption	111,266	g/m ² /81 days
Sum of all exports	0,000	g/m ² /81 days
Sum of all respiratory flows	39,066	g/m ² /81 days
Sum of all flows into detritus	562,138	g/m ² /81 days
Total system throughput	712,470	g/m ² /81 days
Sum of all production	589,416	g/m ² /81 days
Mean trophic level of the catch		
Gross efficiency (catch/net p.p.)		
Calculated total net primary production	557,771	g/m ² /81 days
Total primary production/total respiration	14,278	
Net system production	518,706	g/m ² /81 days
Total primary production/total biomass	3,644	
Total biomass/total throughput	0,215	g/m ² /81 days
Total biomass (excluding detritus)	153,062	g/m ²
Total catch		g/m ² /81 days
Connectance Index	0,387	
System Omnivory Index	0,196	
Total market value	0,000	1
Total shadow value	0,000	1
Total value	0,000	1
Total fixed cost	0,000	1
Total variable cost	0,000	1
Total cost	0,000	1
Profit	0,000	1
Ecopath pedigree	0,531	
Measure of fit, t*	1,659	
Shannon diversity index	0,259	

Annexe IV Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 505 (Diet matrix, basic estimates, flow diagram & statistics)

	Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7
1	c_carp							
2	g_carp							
3	roach							
4	tench							
5	zander							
6	macro_inv	0.240	0.250	0.270	0.240	0.590		
7	zoo_p	0.210	0.160	0.210	0.230	0.410	0.0900	
8	phyto_p	0.150	0.140	0.140	0.150		0.160	0.610
9	macrophyte	0.230	0.300	0.250	0.220		0.185	
10	Detritus	0.170	0.150	0.130	0.160		0.565	0.390
	Import	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	Sum	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
	(1 - Sum)	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

	Group name	Trophic level	Hab area (proportion)	Biomass in habitat area (g/m²)	Biomass (g/m²)	Production / biomass (/81 days)	Consumption / biomass (/81 days)	Ecotrophic Efficiency	Production / consumption (/81 days)	Biomass accumulation (g/m²)	BA rate (/81 days)
1	c_carp	2.472	1.000	0.478	0.478	1.604	5.169	0.760	0.310	0.582	1.219
2	g_carp	2.432	1.000	1.141	1.141	1.475	7.850	0.823	0.188	1.385	1.214
3	roach	2.504	1.000	0.566	0.566	0.164	7.225	0.216	0.023	0.0200	0.0353
4	tench	2.492	1.000	1.035	1.035	0.469	6.741	0.628	0.070	0.305	0.295
5	zander	3.053	1.000	0.146	0.146	0.902	2.974	0.575	0.303	0.0760	0.519
6	macro_inv	2.090	1.000	1.473	1.473	4.592	15.31	0.868	0.300		
7	zoo_p	2.000	1.000	1.090	1.090	62.88	209.6	0.097	0.300		
8	phyto_p	1.000	1.000	7.390	7.390	145.0		0.136			
9	macrophyte	1.000	1.000	6.450	6.450	1.670		0.927			
10	Detritus	1.000	1.000	245.0	245.0			0.096		989,469	4,039

4



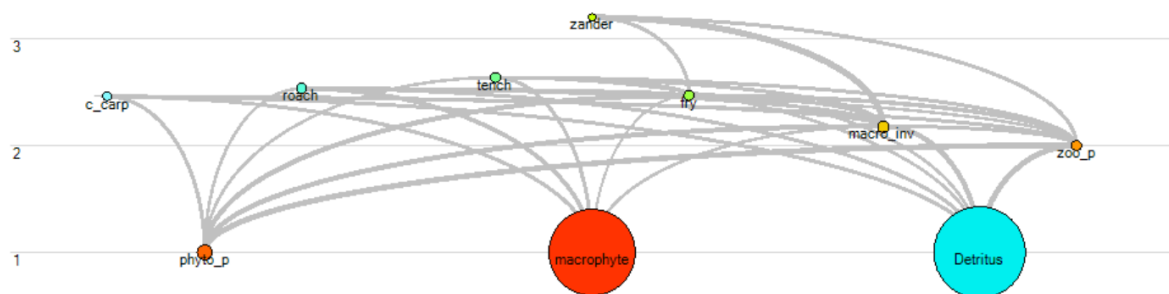
Parameter	Value	Units
Sum of all consumption	273.933	g/m²/81 days
Sum of all exports	0.000	g/m²/81 days
Sum of all respiratory flows	90.484	g/m²/81 days
Sum of all flows into detritus	1094.717	g/m²/81 days
Total system throughput	1459.135	g/m²/81 days
Sum of all production	1160.783	g/m²/81 days
Mean trophic level of the catch		
Gross efficiency (catch/net p.p.)		
Calculated total net primary production	1082.321	g/m²/81 days
Total primary production/total respiration	11.961	
Net system production	991.837	g/m²/81 days
Total primary production/total biomass	54.749	
Total biomass/total throughput	0.014	g/m²/81 days
Total biomass (excluding detritus)	19.769	g/m²
Total catch		g/m²/81 days
Connectance Index	0.346	
System Omnivory Index	0.150	
Total market value	0.000	1
Total shadow value	0.000	1
Total value	0.000	1
Total fixed cost	0.000	1
Total variable cost	0.000	1
Total cost	0.000	1
Profit	0.000	1
Ecopath pedigree	0.531	
Measure of fit, t*	1.659	
Shannon diversity index	1.634	

Annexe V Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 507 (Diet matrix, basic estimates, flow diagram & statistics)

Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7
1 c_carp							
2 roach							
3 tench							
4 fry		0,130	0,172		0,199		
5 zander							
6 macro_inv	0,209	0,175	0,179	0,184	0,584		
7 zoo_p	0,210	0,135	0,171	0,252	0,217	0,180	
8 phyto_p	0,195	0,151	0,150	0,341		0,348	0,556
9 macrophyte	0,190	0,232	0,178	0,0736		0,126	
10 Detritus	0,197	0,176	0,149	0,150		0,346	0,444
Import	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Sum	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
(1 - Sum)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

	Group name	Trophic level	Hab area (proportion)	Biomass in habitat area (g/m ²)	Biomass (g/m ²)	Production / biomass (/81 days)	Consumption / biomass (/81 days)	Ecotrophic Efficiency	Production / consumption (/81 days)	Biomass accumulation (g/m ²)	BA rate (/81 days)
1	c_carp	2,457	1,000	0,661	0,661	1,714	5,169	0,775	0,332	0,878	1,329
2	roach	2,534	1,000	0,851	0,851	0,247	7,225	0,482	0,034	0,101	0,119
3	tench	2,636	1,000	0,963	0,963	0,202	6,741	0,134	0,030	0,0260	0,0270
4	fry	2,469	1,000	0,745	0,745	4,151	7,003	0,650	0,593		
5	zander	3,199	1,000	0,152	0,152	0,926	2,974	0,584	0,311	0,0820	0,540
6	macro_inv	2,180	1,000	1,191	1,191	3,870	12,90	0,907	0,300		
7	zoo_p	2,000	1,000	0,780	0,780	59,70	199,0	0,147	0,300		
8	phyto_p	1,000	1,000	2,450	2,450	145,0		0,270			
9	macrophyte	1,000	1,000	72,95	72,95	1,670		0,045			
10	Detritus	1,000	1,000	85,60	85,60			0,159		412,210	4,816

4



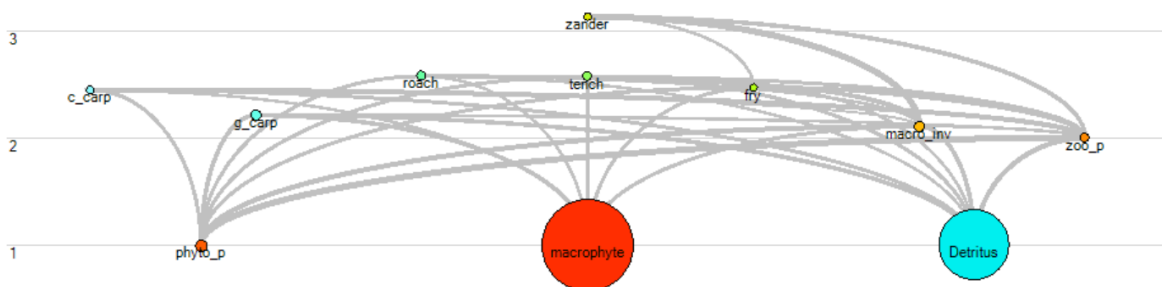
Parameter	Value	Units
Sum of all consumption	192,297	g/m ² /81 days
Sum of all exports	0,000	g/m ² /81 days
Sum of all respiratory flows	63,780	g/m ² /81 days
Sum of all flows into detritus	489,898	g/m ² /81 days
Total system throughput	745,976	g/m ² /81 days
Sum of all production	533,018	g/m ² /81 days
Mean trophic level of the catch		
Gross efficiency (catch/net p.p.)		
Calculated total net primary production	477,077	g/m ² /81 days
Total primary production/total respiration	7,480	
Net system production	413,296	g/m ² /81 days
Total primary production/total biomass	5,909	
Total biomass/total throughput	0,108	g/m ² /81 days
Total biomass (excluding detritus)	80,741	g/m ²
Total catch		g/m ² /81 days
Connectance Index	0,387	
System Omnivory Index	0,201	
Total market value	0,000	1
Total shadow value	0,000	1
Total value	0,000	1
Total fixed cost	0,000	1
Total variable cost	0,000	1
Total cost	0,000	1
Profit	0,000	1
Ecopath pedigree	0,531	
Measure of fit, t*	1,659	
Shannon diversity index	0,500	

Annexe VI Résumé des entrées et sortie de la modélisation Ecopath de l'étang 508 (Diet matrix, basic estimates, flow diagram & statistics)

Prey \ predator	1	2	3	4	5	6	7	8
1 c_carp								
2 g_carp								
3 roach								
4 tench								
5 fry			0,172	0,152		0,150		
6 zander								
7 macro_inv	0,100	0,0500	0,150	0,150	0,200	0,600		
8 zoo_p	0,340	0,160	0,160	0,185	0,250	0,250	0,109	
9 phyto_p	0,200	0,275	0,225	0,178	0,200		0,383	0,590
10 macrophyte	0,160	0,250	0,128	0,164	0,200		0,221	
11 Detritus	0,200	0,265	0,165	0,172	0,150		0,286	0,410
Import	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Sum	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
(1 - Sum)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

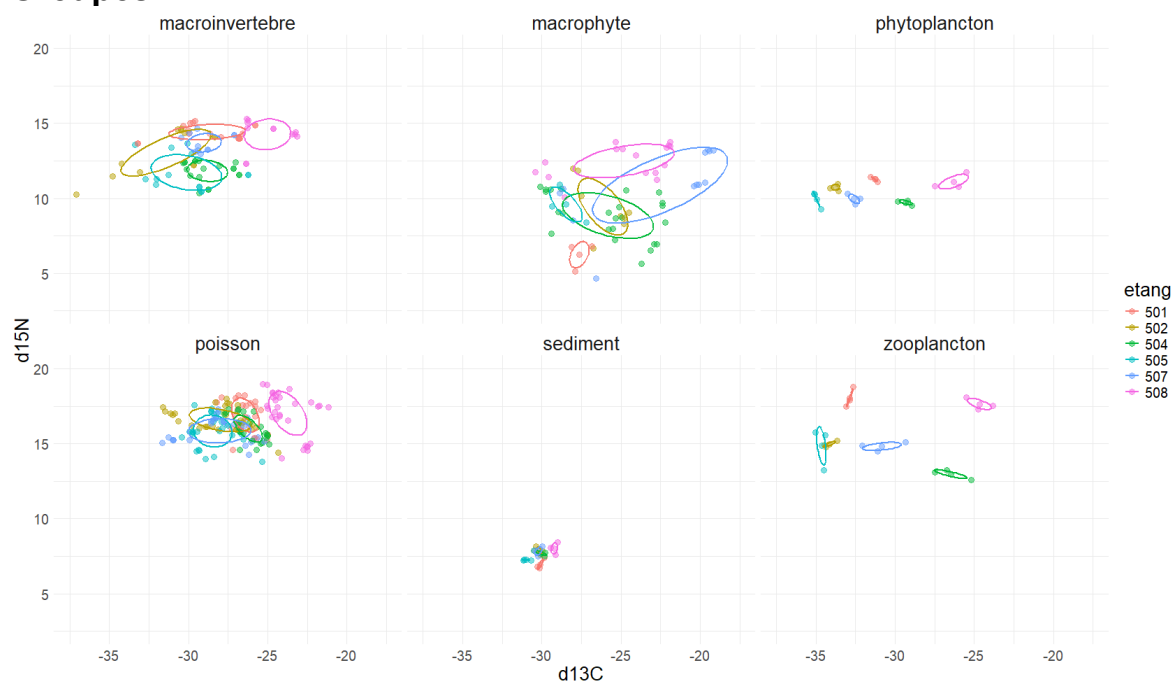
	Group name	Trophic level	Hab area (proportion)	Biomass in habitat area (g/m²)	Biomass (g/m²)	Production / biomass (/81 days)	Consumption / biomass (/81 days)	Ecotrophic Efficiency	Production / consumption (/81 days)	Biomass accumulation (g/m²)	BA rate (/81 days)
1	c_carp	2,451	1,000	0,442	0,442	1,566	5,169	0,754	0,303	0,522	1,180
2	g_carp	2,215	1,000	1,383	1,383	1,574	7,850	0,834	0,200	1,815	1,312
3	roach	2,580	1,000	0,608	0,608	0,286	7,225	0,563	0,040	0,0960	0,158
4	tench	2,575	1,000	0,826	0,826	0,289	6,741	0,394	0,043	0,0940	0,114
5	fry	2,472	1,000	0,549	0,549	4,151	8,503	0,734	0,488		
6	zander	3,136	1,000	0,163	0,163	1,000	2,974	0,615	0,336	0,100	0,615
7	macro_inv	2,109	1,000	1,251	1,251	3,222	10,74	0,865	0,300		
8	zoo_p	2,000	1,000	0,910	0,910	35,96	119,9	0,214	0,300		
9	phyto_p	1,000	1,000	2,080	2,080	145,0		0,252			
10	macrophyte	1,000	1,000	144,1	144,1	1,670		0,035			
11	Detritus	1,000	1,000	73,10	73,10			0,100		485,902	6,647

4



Parameter	Value	Units
Sum of all consumption	150,766	g/m²/81 days
Sum of all exports	0,000	g/m²/81 days
Sum of all respiratory flows	53,634	g/m²/81 days
Sum of all flows into detritus	540,147	g/m²/81 days
Total system throughput	744,547	g/m²/81 days
Sum of all production	584,639	g/m²/81 days
Mean trophic level of the catch		
Gross efficiency (catch/net p.p.)		
Calculated total net primary production	542,164	g/m²/81 days
Total primary production/total respiration	10,109	
Net system production	488,529	g/m²/81 days
Total primary production/total biomass	3,561	
Total biomass/total throughput	0,205	g/m²/81 days
Total biomass (excluding detritus)	152,261	g/m²
Total catch		g/m²/81 days
Connectance Index	0,364	
System Omnivory Index	0,179	
Total market value	0,000	1
Total shadow value	0,000	1
Total value	0,000	1
Total fixed cost	0,000	1
Total variable cost	0,000	1
Total cost	0,000	1
Profit	0,000	1
Ecopath pedigree	0,528	
Measure of fit, t*	1,757	
Shannon diversity index	0,319	

Annexe VII Ellipses par étang des isotopes stables des différents Groupes



Annexe VIII Résultats de la PERMANOVA euclidienne ($\delta^{13}\text{C}+\delta^{15}\text{N}$) et Dunn (BH) sur les valeurs isotopiques des groupes fonctionnels

Paire de groupes	Multivarié ($\delta^{13}\text{C}+\delta^{15}\text{N}$)			Univarié	
	F	R ²	p(adj)	p(adj) $\delta^{13}\text{C}$	p(adj) $\delta^{15}\text{N}$
macroinvertebre vs macrophyte	47.51	0.316	1.07e-03 **	1.24e-07 ***	8.76e-04 ***
macroinvertebre vs phytoplancton	17.85	0.203	1.07e-03 **	4.69e-02 *	1.99e-02 *
macroinvertebre vs poisson	77.50	0.296	1.07e-03 **	8.87e-06 ***	1.41e-13 ***
macroinvertebre vs sediment	55.78	0.443	1.07e-03 **	5.57e-02	6.15e-05 ***
macrophyte vs phytoplancton	34.57	0.340	1.07e-03 **	1.17e-08 ***	9.65e-01
macrophyte vs poisson	164.04	0.475	1.07e-03 **	5.49e-02	9.97e-30 ***
macrophyte vs sediment	31.80	0.322	1.07e-03 **	1.48e-08 ***	1.23e-01
macrophyte vs zooplancton	44.98	0.402	1.07e-03 **	1.47e-06 ***	3.21e-08 ***
phytoplancton vs poisson	128.56	0.465	1.07e-03 **	3.52e-07 ***	1.81e-13 ***
phytoplancton vs sediment	16.50	0.327	1.07e-03 **	9.02e-01	1.80e-01
phytoplancton vs zooplancton	15.52	0.313	1.07e-03 **	3.95e-01	7.41e-06 ***
poisson vs sediment	234.80	0.613	1.07e-03 **	6.83e-07 ***	4.55e-20 ***
poisson vs zooplancton	31.32	0.175	1.07e-03 **	8.51e-05 ***	1.80e-01
sediment vs zooplancton	53.92	0.613	1.07e-03 **	4.37e-01	4.68e-09 ***
macroinvertebre vs zooplancton	9.08	0.115	3.00e-03 **	3.77e-01	1.78e-03 **

	Diplôme : Master Sciences de la Mer et du Littoral, Biologie Parcours / option : Sciences Halieutiques et Aquacoles (Aquaculture) Enseignant référent : Olivier LE PAPE	
Auteur(s) : Clément Guilcher Date de naissance : 26/09/2002	Organisme d'accueil : INRAE – UMR SAS Adresse : 65 rue de Saint-Brieuc,	
Nb pages : 34 Annexe(s) : 8	35042 Rennes	
Année de soutenance : 2025	Maître de stage : Joël AUBIN	
Titre français : L'introduction d'une espèce fonctionnelle peut-elle améliorer la productivité piscicole en étang de polyculture ? Analyse comparative avec et sans carpe Amour (<i>Ctenopharyngodon idella</i>) à l'aide d'un outil de modélisation trophique : Ecopath with Ecosim Titre anglais : Can the introduction of a functional species improve fish productivity in a polyculture pond ? Comparative analysis with and without grass carp (<i>Ctenopharyngodon idella</i>) using a trophic modeling tool : Ecopath with Ecosim		
Résumé (1600 caractères maximum) : Ce mémoire étudie l'effet de l'introduction de la carpe herbivore (carpe Amour, <i>Ctenopharyngodon idella</i>) dans des polycultures piscicoles expérimentales. Six étangs (trois avec, trois sans carpe Amour) ont été suivis pendant 81 jours à travers des mesures de la qualité de l'eau, des ressources alimentaires, de la croissance des poissons et une modélisation des flux trophiques. Les résultats montrent une production totale de poissons légèrement plus élevée en présence de la carpe Amour, grâce à la valorisation directe des macrophytes et à une évolution de l'intégration de certaines espèces dans le système. Ces différences demeurent modestes et rarement significatives au regard des fortes variabilités entre étangs, mais elles suggèrent un rôle fonctionnel de la carpe Amour dans l'utilisation des ressources et le recyclage de matière et d'énergie au sein des étangs. Ce travail souligne l'intérêt de la modélisation des réseaux trophiques pour évaluer des pratiques d'intensification écologique.		
Abstract (1600 caractères maximum) : This study examines the effect of introducing the herbivorous grass carp (<i>Ctenopharyngodon idella</i>) into experimental pond polycultures. Six ponds (three with and three without grass carp) were monitored over 81 days through water quality measurements, food resource assessments, fish growth monitoring, and trophic flow modeling. Results show a slightly higher total fish production in the presence of grass carp, due to their direct consumption of macrophytes and changes in the integration of some species within the system. These differences remained modest and often not significant given the high variability between ponds, but they suggest a functional role of grass carp in resource use and in the recycling of matter and energy within ponds. This work highlights the value of trophic network modeling for assessing ecological intensification practices.		
Mots-clés : Polyculture piscicole ; Carpe Amour (<i>Ctenopharyngodon idella</i>) ; Intensification écologique ; Étangs expérimentaux ; Productivité piscicole ; Macrophytes ; Modélisation trophique (<i>Ecopath with Ecosim</i>) ; Isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) Key Words: Fish polyculture; Grass carp (<i>Ctenopharyngodon idella</i>); Ecological intensification; Experimental ponds; Fish productivity; Macrophytes; Trophic modeling (<i>Ecopath with Ecosim</i>); Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$)		