



HAL
open science

Qualité des eaux et habitats offerts à l'ichtyofaune -Place du silure glane dans le réseau trophique de l'étang des Aulnes

Samuel Westrelin, Virginie Diouloufet, Julien Dublon, Dorian Milesi, Ange
Molina

► To cite this version:

Samuel Westrelin, Virginie Diouloufet, Julien Dublon, Dorian Milesi, Ange Molina. Qualité des eaux et habitats offerts à l'ichtyofaune -Place du silure glane dans le réseau trophique de l'étang des Aulnes. Rapport final de la convention de collaboration du 21/07/2017 entre le Département des Bouches-du-Rhône et INRAE. 2022. hal-04061426

HAL Id: hal-04061426

<https://hal.inrae.fr/hal-04061426v1>

Submitted on 6 Apr 2023

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

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



©Georges Carrel

Qualité des eaux et habitats offerts à l'ichtyofaune - Place du silure glane dans le réseau trophique de l'étang des Aulnes

**Samuel WESTRELIN¹, Virginie
DIOULOUFET¹, Julien DUBLON¹,
Dorian MILESI¹, Ange MOLINA¹**

Décembre 2022

(1) UMR RECOVER
3275 Route Cézanne - CS 40061
13182 Aix-en-Provence Cedex 5

Contribution des auteurs :

- Design de l'étude : Samuel Westrelin, Julien Dublon
- Echantillonnages de terrain : Virginie Diouloufet, Julien Dublon, Dorian Milesi, Ange Molina, Samuel Westrelin
- Saisie des données : Virginie Diouloufet, Dorian Milesi
- Analyse des données, préparation des figures et tables, rédaction : Samuel Westrelin

Sauf mention contraire, l'ensemble des photos exposées dans ce rapport ont été réalisées par les auteurs.

Contribution d'autres collègues :

- Bathymétrie de l'étang (analyses SIG), post-traitement de données GPS différentiel : Yann Le Coarer, Nathalie Reynaud (INRAE)
- Cartographie des habitats littoraux (analyses SIG) : Tiphaine Péroux (INRAE)
- Les résultats sur les variations ontogéniques de la position trophique du silure et l'estimation du régime alimentaire sont issus du stage de Master 2 de Valentine Frêlon (AMU), effectué en 2021 dans notre équipe.

Remerciements :

Nous remercions Yann Le Coarer et Nathalie Reynaud pour le post-traitement des données de GPS différentiel, la restitution de la bathymétrie de l'étang et les coups de main donnés sur le terrain. Nous remercions également Tiphaine Péroux pour la production sous SIG des cartes d'habitats littoraux ainsi que l'aide apportée sur le terrain lors de l'étude de faisabilité préliminaire. Merci également à Frédéric Santoul et Julien Cucherousset qui nous ont fait bénéficier de leur expérience des isotopes stables et du silure pour la mise en place des protocoles. Merci à Valentine Frêlon pour son travail de Master2 qui a alimenté la partie « trophie du silure » de l'étude. Nous remercions aussi Maïlove Benoliel, Léa Voisin et toutes les personnes, nombreuses, qui sont ponctuellement venues prêter main forte aux expérimentations de terrain. Enfin, un immense merci à Stéphanie Bertrand, Lionel Allègre, Dominique Ghione et leurs plus récents collègues Guillaume Coste, Thomas Roux et Arnaud Serme, qui nous ont toujours accueillis chaleureusement sur le site. Et merci aux pêcheurs professionnels qui sont intervenus dans cette étude : Jean-Luc Fontaine, Lucien Marcellin, et Jérôme Chapus.

Sommaire

1. Contexte de l'étude	6
2. Introduction.....	6
3. Matériel et méthodes.....	7
A. L'étang des Aulnes	7
B. La population de silures.....	8
i. Ecologie du silure glane	8
ii. Régulation de la population.....	10
C. Technologies mises en œuvre pour le suivi des silures	13
1. Télémétrie acoustique.....	13
2. Analyse des isotopes stables.....	14
3. Echantillonnage de la communauté piscicole.....	15
4. Résultats et interprétation	17
A. Les habitats littoraux	17
B. Variations de la cote	18
C. Physico-chimie	19
i. Température et oxygène dissous.....	19
ii. Analyses chimiques de l'eau	26
iii. Zoom sur un épisode estival anoxique.....	31
iv. Zoom sur le phosphore.....	33
D. La communauté piscicole	34
i. La communauté globale.....	34
ii. La communauté de prédateurs	35
iii. La population de silures	37
E. Activité et utilisation de l'espace par les silures	38
i. Cycles d'activité	38
ii. Utilisation de l'espace	41

iii.	Situation de stress hypoxique.....	43
iv.	Comportements grégaires	45
a.	Hivernal	45
b.	Estival	47
F.	Niche trophique et régime alimentaire	48
i.	Le réseau trophique de l'étang des Aulnes	48
ii.	Niche trophique des prédateurs juvéniles	51
iii.	Variations ontogéniques de la position trophique du silure.....	52
iv.	Estimation du régime alimentaire du silure	54
5.	Conclusions et perspectives	56
A.	Habitats et physico-chimie	56
B.	La communauté piscicole et le silure	57
C.	Autres perspectives.....	57
6.	Références.....	65

1. Contexte de l'étude

L'étang des Aulnes est un étang naturel d'environ 104 ha, situé sur la commune de Saint-Martin-de-Crau au cœur du site Natura 2000 «Marais de la vallée des Baux et marais d'Arles» et propriété du Département des Bouches-du-Rhône qui en assure la gestion. Ce site présente une qualité des eaux et une biodiversité aquatique qui peuvent être impactées directement par deux éléments majeurs : un changement de régime hydrologique en 2014 et la présence du silure, poisson prédateur non natif.

L'étang des Aulnes est déconnecté de la nappe phréatique de la plaine de la Crau mais récupère les eaux d'irrigation de terres agricoles. Ainsi, jusqu'en 2013, les variations du niveau d'eau étaient contraires au fonctionnement hydrologique naturel avec une élévation de la cote en été et une baisse en hiver. En 2014, un ouvrage de régulation a été installé à l'aval de l'étang pour rétablir des variations de la cote en phase avec les variations naturelles. L'étang des Aulnes fait l'objet d'un suivi Directive Cadre sur l'Eau (DCE) tous les trois ans. A l'aube de la présente étude, le dernier résultat de l'évaluation DCE 2014 montrait un état écologique médiocre. La création de l'ouvrage de régulation, qui visait notamment à favoriser la reconquête de la roselière (milieu naturel à forts enjeux écologiques), préalable indispensable à une amélioration de l'état de conservation de l'Etang des Aulnes, entraîne une baisse de la masse d'eau en été, pouvant potentiellement engendrer une hausse de son réchauffement et ainsi impacter ses paramètres physico-chimiques. Le silure, générant des craintes quant à son impact potentiel sur le peuplement piscicole, a fait l'objet d'une pêche intensive de régulation chaque année de 2008, voire avant, à 2015. En 2015, les données de captures du pêcheur prestataire démontraient cependant une présence toujours effective en abondance avec des représentants de grande taille pouvant impacter significativement les autres populations de carnassiers d'intérêt halieutique soit par prédation soit indirectement via une compétition pour les proies. C'est ainsi que la présente étude a été initiée, visant à acquérir des connaissances sur les caractéristiques physico-chimiques de l'étang et leurs variations dans le temps ainsi que sur l'écologie du silure. Ces éléments contribueront à mieux comprendre le fonctionnement de cet étang à des fins de gestion durable (gestions hydrologique et piscicole).

2. Introduction

L'introduction d'espèces non natives dans les écosystèmes va crescendo et, quand celles-ci s'établissent durablement, leur impact écologique peut être sévère et modifier considérablement les réseaux trophiques originels, voire contribuer à l'extinction d'espèces locales (Cucherousset & Olden, 2011). Une bonne gestion des milieux aquatiques, conciliant conservation de leur richesse (sauvegarde d'espèces patrimoniales), de leur bon fonctionnement, et satisfaction des usages (activités halieutiques, irrigation, loisirs, qualité de l'eau,...), passe par la connaissance et la compréhension de l'écologie de ces espèces au sein de leur nouveau biotope et de l'impact qu'elles ont sur les écosystèmes.

Le Silure glane, natif d'Europe de l'est, est maintenant bien établi en Europe de l'ouest (Copp et al., 2009) ; sa présence est avérée en région Provence-Alpes-Côte d'Azur où les températures chaudes semblent favoriser son implantation, dans les grands cours d'eau comme le Rhône (Schlumberger & Proteau, 2001) et dans certains plans d'eau, comme l'Etang des Aulnes.

Faisant partie des plus grosses espèces de poissons d'eau douce au monde (Boulêtreau & Santoul, 2016), ce prédateur de très grande taille est susceptible de modifier la structure des réseaux trophiques et de consommer des espèces qui étaient jusque-là au sommet de la chaîne trophique (Guillerault et al., 2015; Boulêtreau et al., 2018; Guillerault et al., 2018; Boulêtreau et al., 2020a; De Santis & Volta, 2021; Vagnon et al., 2022b).

Le manque de connaissances sur l'écologie du silure nous prive d'informations capitales pour une gestion efficace de la dynamique de développement de cette espèce dans les milieux où elle s'est récemment bien installée. Il hypothèque également l'évaluation potentielle de l'impact de cette dynamique de population sur l'équilibre des peuplements natifs et donc sur le fonctionnement général des milieux déjà sous contraintes anthropiques.

Le présent projet vise à améliorer les connaissances sur l'écologie de cette espèce et sur son impact potentiel sur les espèces co-occurentes. En parallèle, un diagnostic des habitats et du fonctionnement physico-chimique de l'étang sera établi. L'ensemble de ces éléments pourra nourrir les plans de gestion à mettre en œuvre.

3. Matériel et méthodes

A. L'étang des Aulnes

L'étang des Aulnes, d'une surface d'environ 104 ha pour un périmètre de 3,7 km, est peu profond (profondeur moyenne de 3,8 m et maximum de 5,5 à 6 m). Il retient 3,3 millions de m³ d'eau dont le temps moyen de renouvellement est de 300 jours. Déconnecté de la nappe phréatique de la plaine de la Crau, il récupère les eaux d'irrigation agricole par une roubine et deux canaux et se déverse dans un canal (figures 1 et 2).

Le domaine de l'étang est ouvert au public mais aucune activité nautique n'est autorisée ; seule la pêche, dont la gestion est assurée par l'AAPPMA Arles/Saint-Martin-de-Crau, est autorisée à partir des seules rives est et sud-est.

En mars 2016, une bathymétrie de l'étang a été réalisée à cote 11,14 m en utilisant un échosondeur double fréquence HD380 sur des transects espacés de 30 m (Alleaume et al., 2010). Les données brutes ont été filtrées puis interpolées ; elles sont représentées sur la figure 2. Une cartographie des habitats littoraux (substrat et végétation) avait été réalisée selon le protocole CHARLI en 2012 (Alleaume et al., 2014), et a été complétée par la délimitation de la roselière réalisée avec un GPS différentiel en mars 2016. Il est à noter que le protocole CHARLI délimite des linéaires d'au minimum 25m de longueur et, en ce qui concerne la végétation surplombante, ne considère que les zones qui surplombent l'étang sur au moins 1m de largeur. A fréquence horaire, des profils verticaux de température et d'oxygène dissous ont été mesurés dans l'étang en son point le plus profond ; la cote (altitude de la surface de l'eau) a été également mesurée à fréquence horaire (par mesure de la différence de pression dans l'air et sous l'eau à une hauteur constante par rapport au fond). A fréquence mensuelle, des profils de température, d'oxygène, de pH et de conductivité ont été réalisés en différents points de l'étang pour évaluer une éventuelle variabilité spatiale des paramètres abiotiques (figure 2). Enfin, à fréquence saisonnière, des analyses physico-chimiques d'échantillons d'eau intégrés sur toute la colonne

et estimant notamment le niveau des paramètres d'eutrophisation de l'étang étaient confiées au laboratoire d'analyse Eurofins. La transparence de l'eau, évaluée par la profondeur de visibilité du disque de Secchi, était également répertoriée.

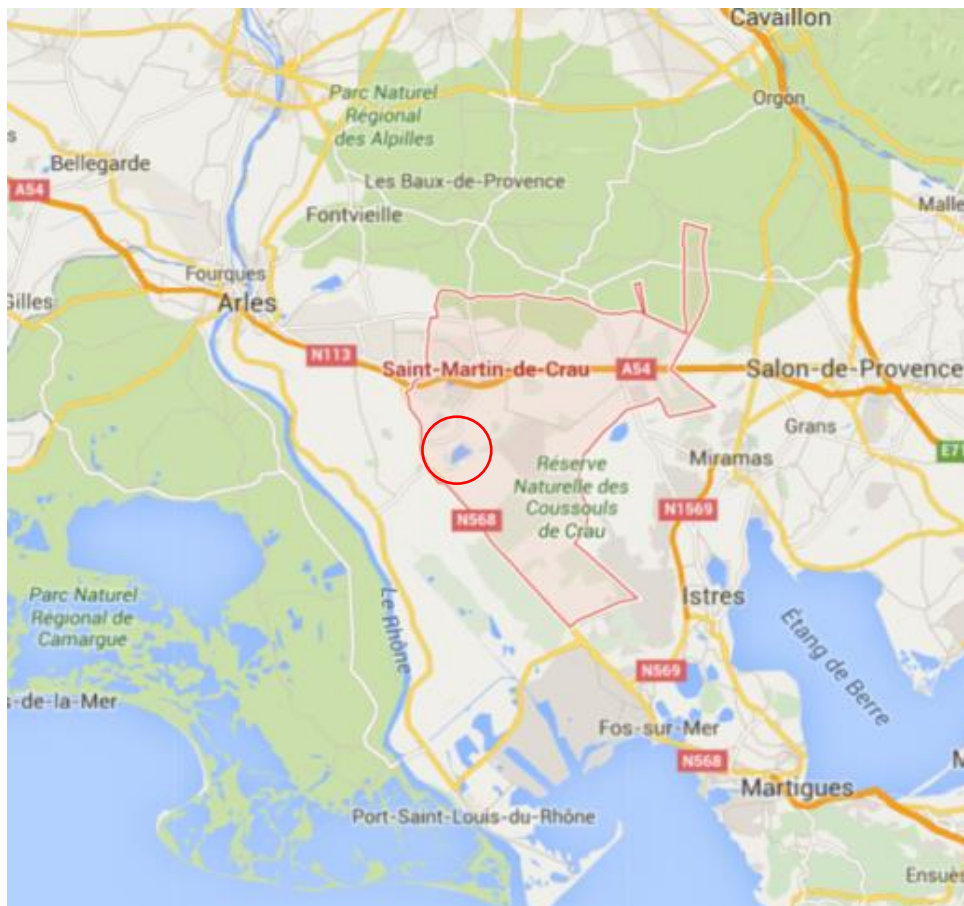


Figure 1 : Plan de situation générale de l'étang des Aulnes (Données cartographiques ©2022 Google).

B. La population de silures

i. *Ecologie du silure glane*

Natif d'Europe de l'est, le silure glane, *Silurus glanis* Linnaeus, 1758, est un des poissons les plus souvent introduits en Europe, majoritairement pour l'aquaculture et la pêche récréative. Il peut atteindre une taille maximale de 274 cm, pour une taille moyenne à maturité de 87,5 cm, et un âge pouvant atteindre plusieurs décennies (Kottelat & Freyhof, 2007; Boulêtreau & Santoul, 2016; Froese & Pauly, 2022) (figure 3). Il est maintenant bien établi en Europe de l'ouest (Copp et al., 2009) et sa colonisation progresse aussi via le réseau hydrographique. Par exemple, présent dans des grands cours d'eau comme le Rhône depuis les années 1980 (Schlumberger & Proteau, 2001), il a depuis une dizaine d'années colonisé les grands lacs alpins connectés au Rhône (Vagnon et al., 2022a). Le silure est un prédateur nocturne qui traque ses proies en suivant les traces hydrodynamiques et chimiques qu'elles laissent (Pohlmann et al., 2001). Il préfère les eaux calmes dont il fréquente particulièrement le tiers inférieur de la colonne d'eau ou les habitats benthiques (Copp et al., 2009; Cucherousset et al., 2018). Les

silures juvéniles semblent également utiliser les zones abritées des habitats benthiques (Slavík et al., 2007; Slavík et al., 2012; Daněk et al., 2016).

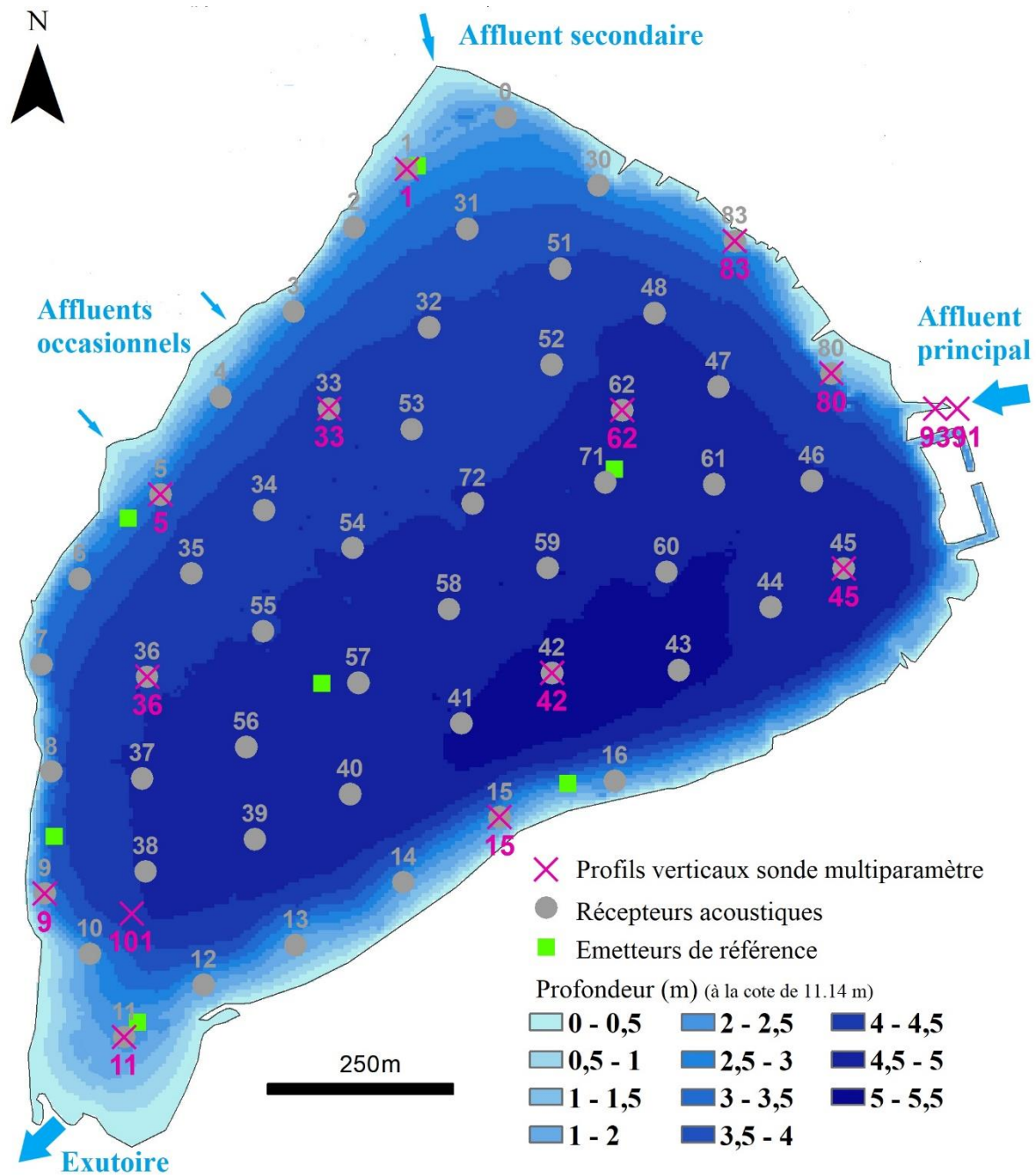


Figure 2 : Bathymétrie de l'étang des Aulnes à la cote 11,14 m et dispositif expérimental déployé. Les croix roses représentent les points auxquels sont réalisés mensuellement des profils de paramètres physico-chimiques. En plus, au point 42, considéré comme le plus profond, à fréquence horaire est enregistré en continu un profil de température et d'oxygène. A fréquence horaire également, est mesurée la cote de l'étang, à proximité de la mise à l'eau près du point 2. Les récepteurs acoustiques sont représentés par des pastilles grises et les émetteurs de référence par des carrés verts.

Ce prédateur dont la taille surpasse largement celle des prédateurs natifs et qui a une grande longévité est susceptible d'impacter la structure des réseaux trophiques et de consommer des espèces qui étaient jusque-là au sommet de la chaîne trophique. Cette espèce semble en effet capable de s'adapter à de nouvelles proies (Vejřík et al., 2017). Sur les bassins de la Garonne, de la Dordogne et de la Loire, plusieurs études ont montré qu'il pouvait exercer une forte prédation, notamment à proximité des barrages et passes à poissons, sur des espèces amphihalines déjà à enjeux de conservation comme la grande Alose, la lamproie marine, le saumon, le mulot (Syvaranta et al., 2009; Libois et al., 2016; Boulêtreau et al., 2018; Guillerault et al., 2018; Ferreira et al., 2019; Boulêtreau et al., 2020a; Boulêtreau et al., 2020b). Des individus se sont même spécialisés dans la prédation du pigeon (Cucherousset et al., 2012). Outre ces spécialisations, de court terme pour ce qui est des migrateurs, il est en règle générale qualifié d'omnivore généraliste avec un régime reflétant les proies disponibles dans son habitat et un spectre alimentaire très large (Martino et al., 2011; Alp, 2017; Vejřík et al., 2017; Vagnon et al., 2022a) ; en ce sens, il ne menacerait pas de populations spécifiques (par exemple, il ne représenterait pas une menace pour les anguilles en Camargue selon Martino et al., 2011). Dans une étude à l'échelle de la France, Guillerault et al. (2015) ont montré qu'il n'était globalement pas responsable d'effondrements des communautés piscicoles en rivière même si dans quelques cas il a pu impacter les communautés.

Malgré tout, la taille et la longévité de ce prédateur continuent de questionner et, pour répondre aux demandes des gestionnaires, d'autres études doivent être menées en couvrant d'autres zones et milieux à différents stades de colonisation du silure. En plans d'eau en particulier, le manque de connaissances sur l'écologie de cette espèce au sommet du réseau trophique hypothèque l'évaluation de son impact sur l'équilibre des peuplements et donc sur le fonctionnement général des milieux.

ii. Régulation de la population

Par arrêté préfectoral, chaque année, pendant au moins 8 ans (2008-2015), le silure a fait l'objet d'une pêche intensive sur l'étang des Aulnes pendant une période cible (12 semaines d'avril à octobre). Cette tâche était confiée à un pêcheur professionnel qui déployait dans l'étang des capetchades (figure 4). Six capetchades étaient continuellement en place sur l'étang pendant les 12 semaines de pêche et leur contenu relevé tous les 2-3 jours. Ces engins permettent de capturer des individus d'une taille minimale de 10 cm environ.

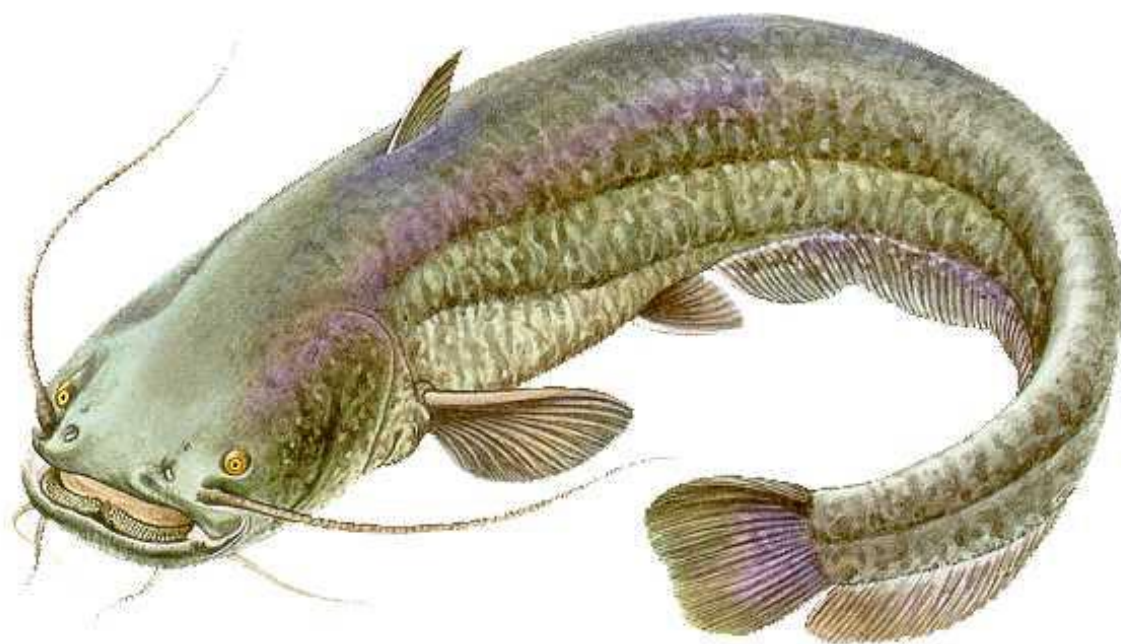


Figure 3 : Illustration du silure (Hisek Kvetoslav dans Pivnicka & Cerny, 1987).

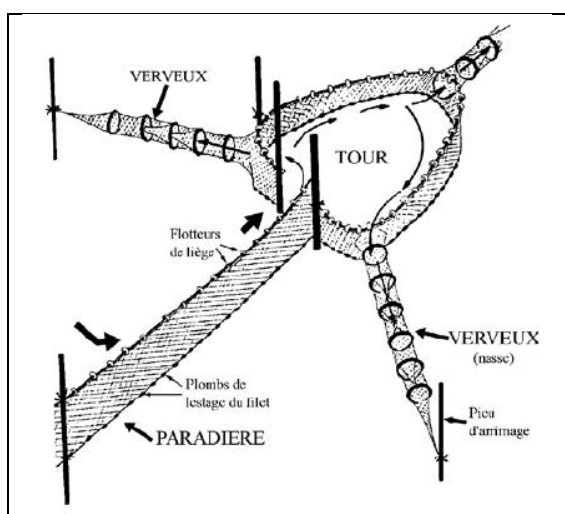


Figure 4 : Représentation d'une capetachde. Une paradière d'environ 25m de long sur 5m de hauteur guide les poissons vers une chambre donnant sur trois ailes constituées de filets verveux qui piègent les poissons.

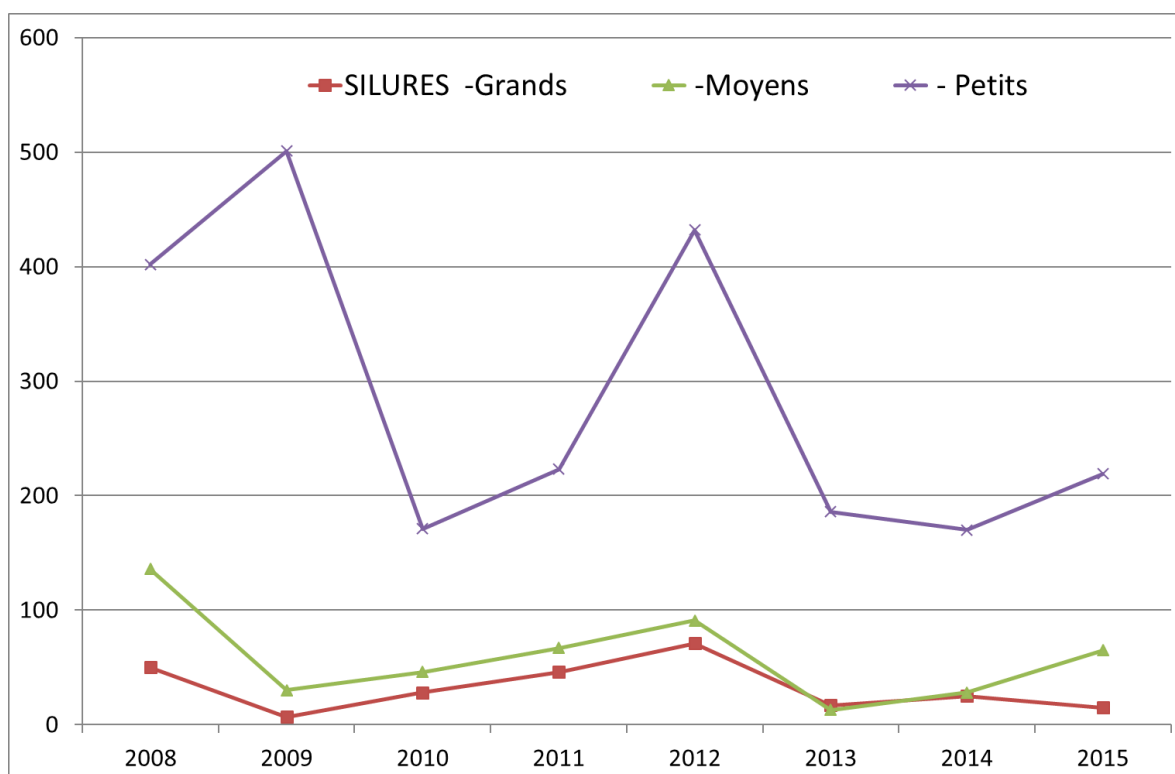


Figure 5 : Effectifs annuels de silures prélevés lors des pêches de régulation. Il s’agissait de 12 semaines de pêche par an, sauf en 2015 où 6 semaines seulement ont été pêchées. La classe « grands » comprend les individus de taille supérieure à 1 m, « moyens » entre 50 cm et 1 m et « petits » moins de 50 cm.

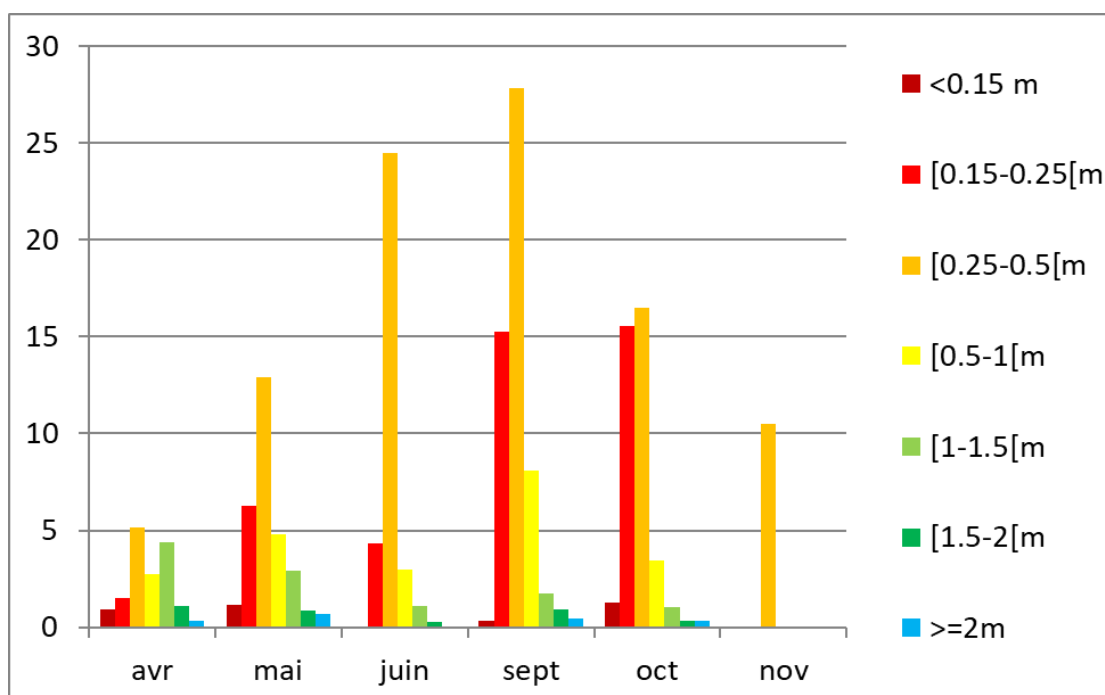


Figure 6 : Répartition mensuelle des captures par classe de taille lors de pêches de régulation sur la période 2011-2015. Les effectifs sont normalisés en nombre moyen de captures par semaine pour tenir compte des efforts de pêche qui peuvent être différents d’un mois sur l’autre, notamment selon les dates de mise en place ou d’enlèvement des filets.

L'évolution des effectifs de la classe des « petits », pêchés de 2008 à 2015, semble montrer une faible tendance à la baisse (figure 5) ; cette classe est constituée essentiellement des juvéniles de l'année et d'individus d'un an environ. Cette tendance n'est cependant pas flagrante, et, en 2013 et 2014, les effectifs dans cette classe sont comparables à ceux de 2010-2011 par exemple. Par ailleurs, on observe également une forte variabilité avec deux pics, l'un en 2009 et l'autre en 2012, montrant que, même après 4 années de régulation, la cohorte de juvéniles peut encore être très importante. Pour les classes « moyens » et « grands », les effectifs sont globalement stables, avec toujours une variabilité inter-annuelle assez marquée. Les chroniques mensuelles montrent que quasiment toutes les classes de taille sont capturées d'avril à octobre, avec cependant une nette inflation de la classe [15 ; 25[cm en septembre-octobre, correspondant probablement à la cohorte des juvéniles de l'année (figure 6). L'absence de la classe de taille inférieure correspondante les mois précédents peut être liée au fait que, d'une part, elle serait échantillonnée en juillet-août lors de la trêve estivale, qui visait à ne pas engendrer de mortalité sur les autres espèces pêchées quand les eaux sont au plus chaud et l'oxygène peut vite devenir limitant, et, d'autre part, cette classe de taille se situe à la limite basse des tailles échantillonnables par la maille de ces filets. En novembre, les effectifs pêchés s'effondrent, ce qui est probablement à relier à une baisse d'activité des silures corrélée à la baisse des températures.

C. Technologies mises en œuvre pour le suivi des silures

1. Télémétrie acoustique

Les mouvements des silures et leur utilisation de l'espace ont été étudiés en suivant en continu les déplacements d'une quarantaine d'individus subadultes et adultes par télémétrie acoustique (Hussey et al., 2015; Nathan et al., 2022). La technique de télémétrie utilise des petits émetteurs acoustiques, implantés par chirurgie dans la cavité péritonéale des poissons (Carol et al., 2007) et ne leur procurant aucune gêne (poids inférieur à 2% du poids de l'individu marqué). Ces émetteurs émettent un signal acoustique individualisé à intervalles réguliers (toutes les 3 à 5 minutes dans notre cas) (figure 7). Un réseau de récepteurs (aussi appelés hydrophones) installés sur le fond du plan d'eau, et dont l'emplacement est relevé précisément avec un gps différentiel (précision centimétrique), est en permanence à l'écoute de ces émissions. Des émetteurs de référence, disposés à divers endroits de l'étang, indépendamment des récepteurs, permettent de déceler de potentielles anomalies dans le réseau (figures 2 et 7). Lorsqu'un individu marqué passe à proximité d'un récepteur (ce rayon peut varier considérablement selon les conditions environnementales et va de 150 m à plus de 700 m dans l'étang des Aulnes), ce dernier enregistre le signal émis détecté et l'heure précise ; si au moins trois récepteurs entendent ce signal, l'individu peut être positionné grâce à des algorithmes de triangulation (Baktoft et al., 2015; Baktoft et al., 2017). Cela génère des grands jeux de données de positions (2D dans notre cas) à haute résolution temporelle mais aussi spatiale (environ 7 m dans notre cas) sur des périodes pouvant aller jusqu'à plusieurs années (Nathan et al., 2022). Point particulièrement intéressant, l'étang des Aulnes a pu être intégralement couvert par ce système (figure 2) (Lennox et al., 2021).



Figure 7 : Récepteur acoustique fixé sur un corps mort, destiné à être posé sur le fond de l'étang. Implantation d'un émetteur acoustique dans la cavité abdominale d'un silure anesthésié ; les marques mesurent 36mm de long, pèsent 11g dans l'air et ont une durée de vie d'environ 5 ans. Cet acte de chirurgie nécessite du personnel dûment formé et une autorisation d'expérimentation animale. Plaie suturée et badigeonnée d'un antiseptique cicatrisant avant réveil et relâcher au point de capture.

2. Analyse des isotopes stables

La niche trophique du silure et sa position au sein du réseau ont été estimées par l'analyse des isotopes stables d'éléments chimiques. Cette méthode non destructive, basée sur le prélèvement d'un fragment de nageoire sur les silures et leurs proies potentielles, permet de déterminer les types de proies consommées. Il a été montré que les isotopes stables présents dans les tissus circulaient au sein du réseau trophique de manière prévisible entre un consommateur et ses proies (Fry, 2006; Grey, 2006) ; typiquement, les ratios des isotopes stables de l'azote sont enrichis de quelques ‰ entre une proie et son prédateur. Plus précisément, ce sont les déviations des rapports isotopiques par rapport à un standard de référence, notées $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, qui sont utilisées. Le taux de renouvellement isotopique des tissus prend un certain temps (environ 3 mois pour le muscle, Busst & Britton, 2018) et cette méthode fournit ainsi des informations

intégrées dans le temps sur le régime alimentaire, contrairement aux contenus stomacaux qui donnent seulement un instantané de ce régime (Rybczynski et al., 2008; Vander Zanden et al., 2015; Davidsen et al., 2017). Par ailleurs, cette méthode analyse ce qui est réellement assimilé par l'organisme et pas seulement ce qui est ingéré (Phillips et al., 2014). Les isotopes stables de l'azote et du carbone (^{15}N et ^{13}C , et plus précisément les ratios de leur abondance par rapport à celle des isotopes stables plus légers, ^{14}N et ^{12}C) sont couramment utilisés. Les ratios d'azote s'enrichissent graduellement avec les niveaux du réseau trophique et sont utilisés pour estimer la position trophique au sein du réseau ; celle-ci décrit le rôle écologique d'un organisme dans le réseau (Post, 2002). Les ratios de carbone sont utilisés pour déterminer les sources d'énergie d'un consommateur (Post, 2002), et typiquement déterminer leur origine littorale ou pélagique en plans d'eau (France, 1995). Les ratios d'azote et de carbone donnent accès à une représentation de la niche trophique et aussi à d'autres métriques caractérisant la structure trophique de la communauté (Layman et al., 2007; Jackson et al., 2011; Quezada-Romegialli et al., 2018).

Pour prendre en compte les variations spatiales et temporelles de la base du réseau trophique, des gastéropodes et du zooplancton ont été collectés en même temps que la communauté piscicole était échantillonnée et utilisés comme signatures de base (i.e. représentant les consommateurs primaires, respectivement des zones littorale et pélagique) (Post, 2002), offrant ainsi une référence identique entre les différentes années d'échantillonnage.

3. Échantillonnage de la communauté piscicole

Afin de capturer le plus large éventail de tailles de silures possible et de ne pas biaiser l'échantillonnage, les moyens de capture ont été diversifiés. En effet, selon le caractère plus ou moins mobile des individus, leur capture peut être facilitée par tel ou tel type d'engin (Harkonen et al., 2016). Cela était cependant également valable pour toutes les autres espèces afin d'obtenir une vision non biaisée du réseau trophique. Le principal engin de pêche utilisé a été la capêche (figures 4 et 8), complété par de la pêche à la ligne ciblant les plus gros individus, par des pêches électriques de bordure et par des nasses posées en bordure, ces dernières ciblant particulièrement les petits individus (figure 8). À noter que des nasses appâtées ont également été disposées en différents endroits, y compris en zone profonde, pour capturer des écrevisses. Les campagnes de pêche ont eu lieu en début d'automne de 2017 à 2020. Les silures capturés étaient marqués par deux puces électroniques d'identification individuelle (pit tag) avant d'être relâchés ; cette puce est différente de l'émetteur acoustique implanté dans la cavité abdominale et s'injecte simplement dans le muscle superficiel grâce à une seringue, sous anesthésie tout de même.



Figure 8 : de haut en bas, relève des verveux composant la capetchade ; bateau équipé pour la pêche à la ligne de gros spécimens ; pêche électrique de bordure ; nasse non appâtée pour capture de petits individus en bordure.

4. Résultats et interprétation

A. Les habitats littoraux

En bordure de l'étang, la roselière domine largement avec des zones où la végétation arborescente et arbustive surplombe l'eau, essentiellement au nord et au nord-est, parfois accompagnée de ligneux morts dans l'eau (figure 9). Les faciès de substrat dominant sont constitués de vase sur les façades nord, est et ouest, et de galets typiques de la plaine de la Crau au sud. La bathymétrie témoigne de la faible profondeur de l'étang, dont la profondeur maximale oscille entre 5,5 et 6m selon la cote saisonnière (figure 2). La zone la plus profonde n'est pas située au centre de l'étang mais plus au sud ; le gradient de profondeur est ainsi nettement plus marqué de la zone la plus profonde à la bordure sud que de la bordure nord à la zone la plus profonde.

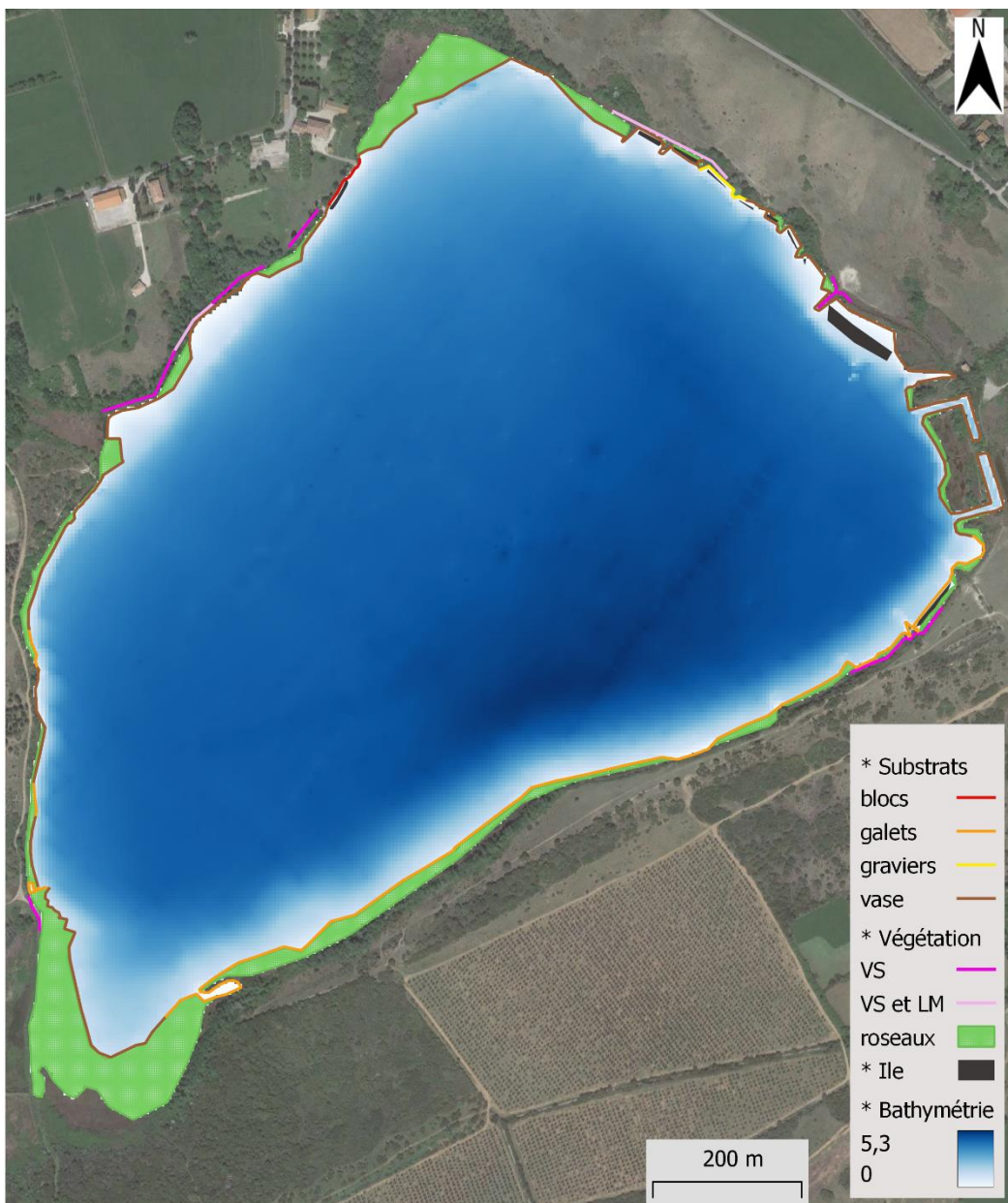


Figure 9 : Cartographie des habitats littoraux et bathymétrie (Fonds de carte ©Google satellite). L'empreinte de la roselière est colorée en vert. Au niveau de la bordure de lit mouillé, sont

indiqués les différents substrats. Végétation surplombante (VS) et ligneux morts (LM) sont décalés par rapport à la bordure de lit mouillé par souci de clarté mais se trouvent physiquement sur cette bordure.

B. Variations de la cote

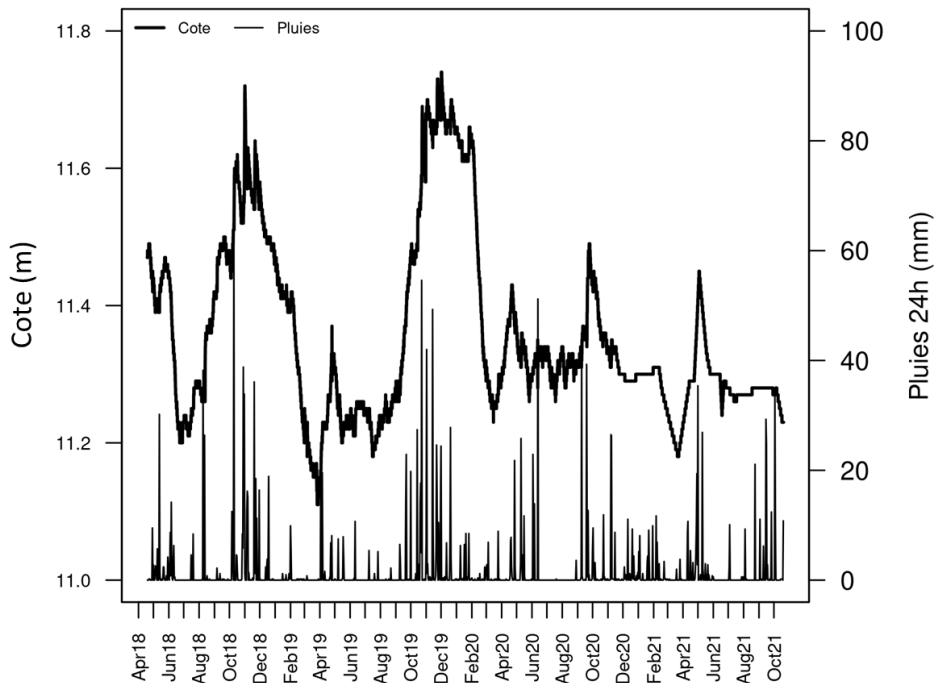


Figure 10 : Variations horaires de la cote et pluies cumulées sur les 24h d'une journée.

Le dispositif de mesure de la cote a été mis en place en avril 2018, date à laquelle la cote était déjà relativement haute. Du 18/11/2020 au 20/10/2021, ces données horaires font défaut car le capteur qui était dans l'eau a été retrouvé abîmé. Sur cette période, la chronique est donc reconstruite par simple interpolation linéaire des mesures lues sur l'échelle limnimétrique (fréquence hebdomadaire à mensuelle selon les périodes). On note les valeurs élevées de la cote à l'automne aussi bien en 2018 qu'en 2019; le pic est présent mais environ 25 cm plus bas à l'automne 2020 (figure 10). La cote a été remarquablement basse en fin d'hiver et début de printemps 2019, même plus basse qu'en été ; tout au long du printemps 2019 elle est restée nettement plus basse qu'au printemps 2018. En plus du pic de cote automnal, on voit en général également un pic printanier mais de moindre amplitude. Depuis environ avril 2020, les variations de la cote sont plus tamponnées, essentiellement par la diminution des pics automnaux. L'amplitude des variations de la cote est relativement faible et de 0,6 m au maximum

Les pluies cumulées sur 24h (station de Salon de Provence, source Météo-France) sont superposées aux variations de cote. On constate que les épisodes pluvieux de plus de 20 mm/24h s'accompagnent d'une rapide hausse de la cote.

C. Physico-chimie

i. Température et oxygène dissous

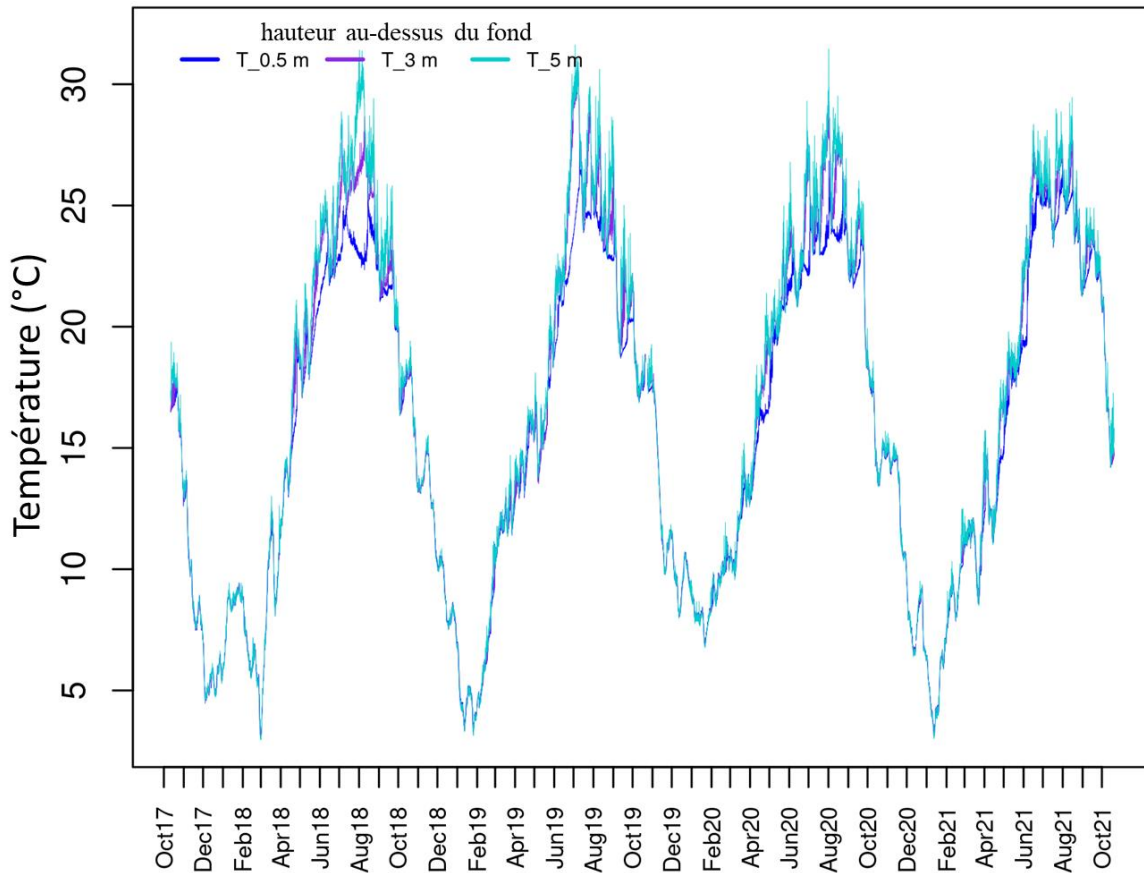


Figure 11: Profils verticaux horaires de température au point le plus profond. Ces mesures sont réalisées au point 42 de la figure 2, à 0,5m, 3 m et 5 m au-dessus du fond.

De l'hiver au milieu du printemps, les températures sont très homogènes du fond à la surface (figure 11). Entre mi-avril et mi-mai selon les années, une stratification se met en place avec des températures de surface qui sont supérieures de quelques degrés à celles du fond, la différence entre températures de surface et du fond atteignant son paroxysme fin juillet-début août quand quasiment 8 degrés les distinguent. Avec l'automne qui arrive, le processus de destratification se met en place.

Il est cependant remarquable de noter que la stratification est régulièrement interrompue par de courtes périodes durant lesquelles la température baisse et la colonne d'eau s'homogénéise rapidement, après quoi le processus de stratification reprend. Il est fort probable que ces épisodes de destratification soient dus aux épisodes de mistral ; la faible profondeur de l'étang favorise très probablement cette homogénéisation rapide.

L'hiver 2017-2018 s'est caractérisé par un mois de décembre froid avec des eaux à 5-6°C, un réchauffement rapide en janvier et à nouveau une forte baisse en février pour atteindre un minimum fin février. A l'hiver 2018-2019 la période la plus froide, en-dessous de 5°C, a été observée en janvier. L'hiver 2019-2020 a été beaucoup plus doux, les minima atteignant 7.5°C et l'hiver 2020-2021 à nouveau sous les 5°C début janvier. A noter que l'été 2021 a enregistré

des pics de chaleur moins intenses qu'en 2018 et 2019, ne dépassant pas les 30°C et une stratification moins prononcée en conséquence.

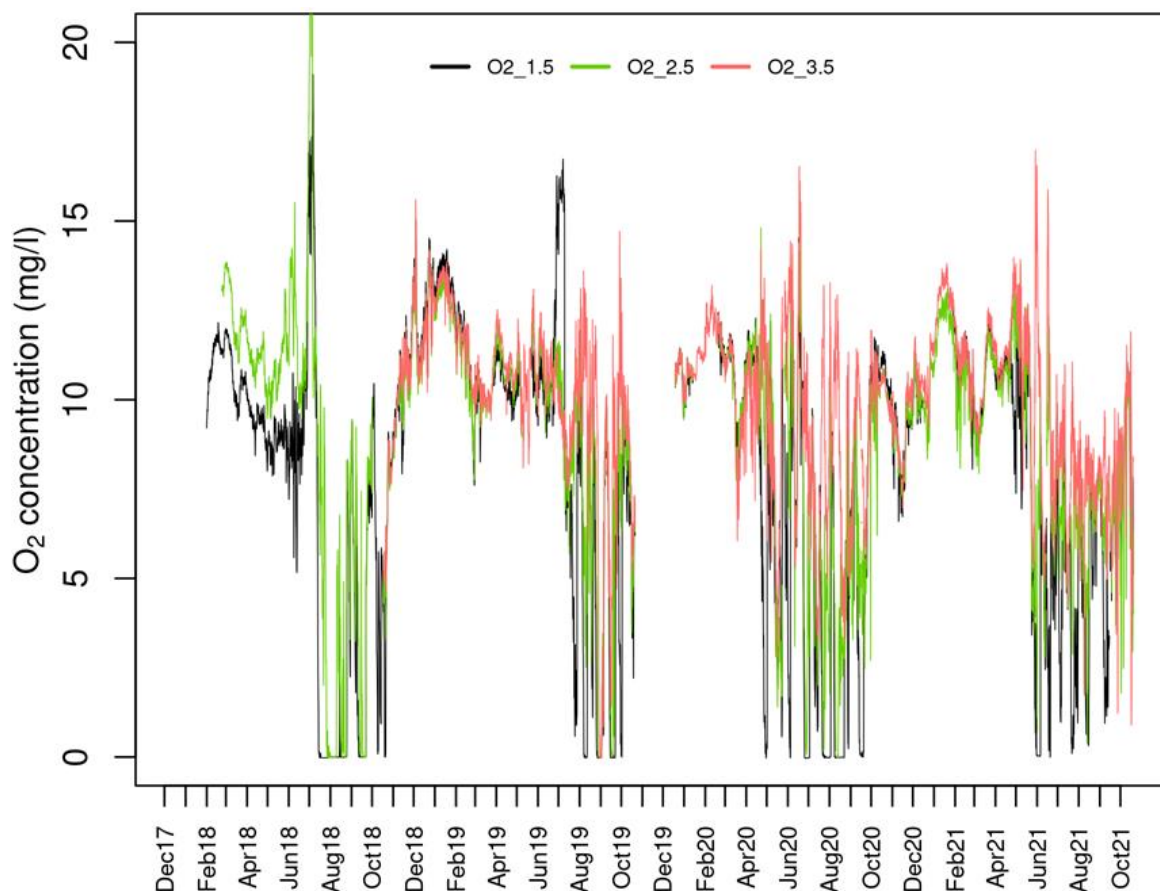


Figure 12: Profils verticaux horaires de concentration en oxygène dissous au point le plus profond. Ces mesures sont réalisées au point 42 de la figure 2, à 1,5m, 2,5 m et 3,5 m au-dessus du fond.

En plus de la température, une autre variable importante caractérisant l'habitat disponible pour l'ichtyofaune est l'oxygène dissous. La figure 12 montre l'évolution de la concentration en O₂ dissous à 1.5m, 2.5m et 3.5m du fond au niveau du point le plus profond. Les capteurs proches du fond ont été installés dans un premier temps puis le profil vertical s'est peu à peu fourni en allant vers la surface. On a focalisé prioritairement sur la zone benthique, c'est-à-dire proche du fond, car le silure est un animal essentiellement benthique ou occupant majoritairement le tiers inférieur de la colonne d'eau (Cucherousset et al., 2018). Les chroniques d'oxygène montrent de janvier à juin de fortes concentrations en O₂, autour de 10mg/l ou supérieures, correspondant à une saturation complète voire une sursaturation. Un pic relatif est même présent autour de début juillet 2018, correspondant sans doute à la production d'oxygène par l'activité photosynthétique. Ces concentrations s'effondrent littéralement en juillet pour atteindre, en 2018, moins de 2mg/l à 2.5m du fond début août et quasiment 0mg/l à 1.5m du fond dès fin juillet. C'est probablement l'activité biologique de dégradation de la matière organique qui consomme l'oxygène de l'hypolimnion. Ensuite, sur une légère tendance à la hausse, ces concentrations oscillent semble-t-il à la faveur d'un brassage fin août puis fin septembre 2018. Ce même phénomène de forte baisse se reproduit à l'été 2019 mais de façon beaucoup plus

critique puisqu'il va concerner l'intégralité de la colonne d'eau entraînant une mortalité piscicole. L'anoxie estivale au moins au fond est chronique. Le phénomène d'anoxie estivale se retrouve au fond de l'étang quasi-systématiquement, même si son extension à toute la colonne d'eau n'est heureusement pas si fréquente.

Ci-après sont représentés quelques profils caractéristiques de température, d'oxygène, de pH et de conductivité (les annexes 1, 2 et 3 complètent cette collection). La variabilité spatiale de ces profils est très peu marquée, excepté les points situés au débouché de l'affluent principal (points 91 et 93 de la figure 2) qui se démarquent en général de ceux situés dans l'étang ; ces profils ne sont donc pas présentés dans la mesure où le profil au point le plus profond est représentatif. On représente les variations de température au cours d'une année type, ici 2018 (figure 13). L'allure des profils verticaux de température témoigne le plus souvent d'une température homogène sur toute la colonne d'eau avec un minimum de 5°C en février. Au cœur de l'été, la stratification est présente, ponctuée tout de même d'épisodes de brassage comme ce 18 juillet où la colonne d'eau a une température homogène d'un peu plus de 25°C.

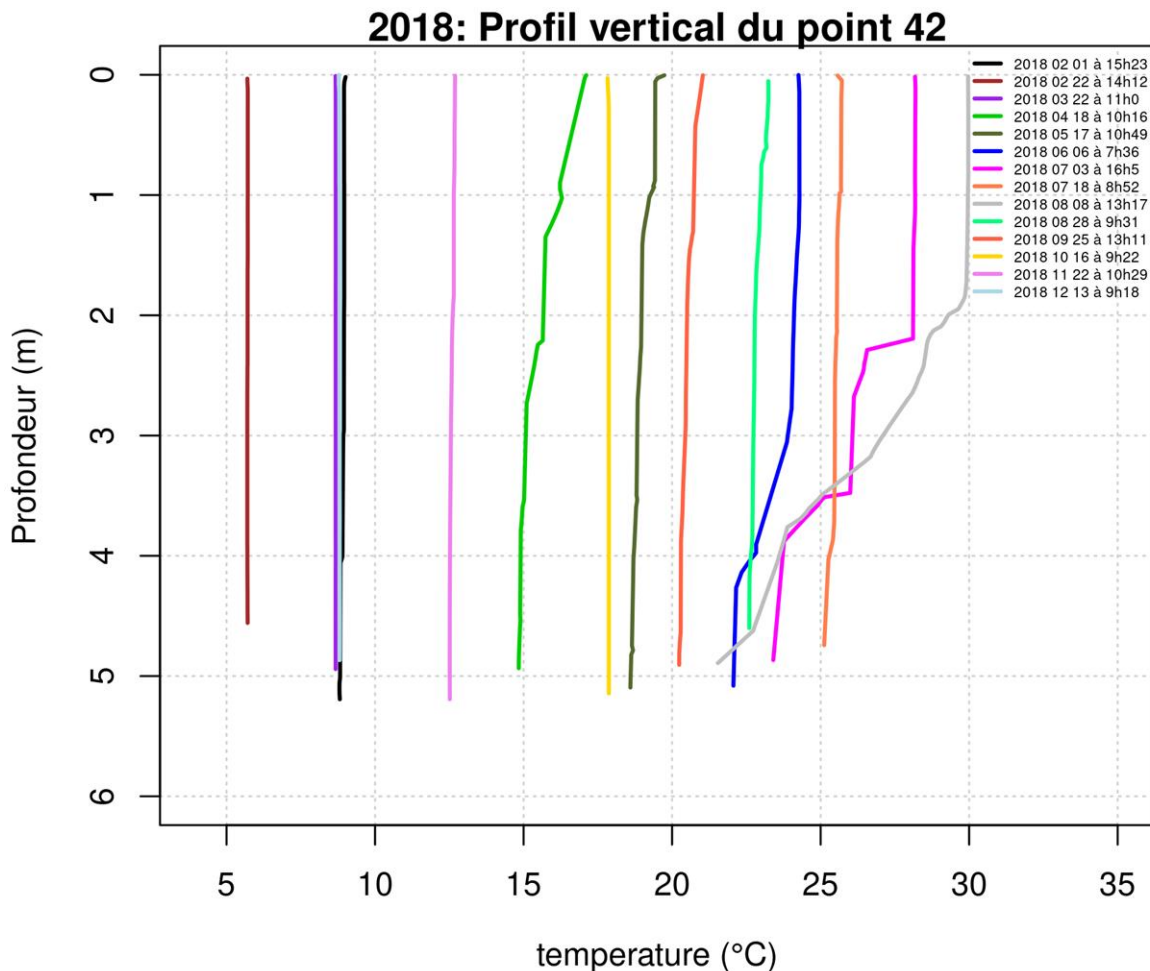


Figure 13 : Profils verticaux mensuels (en 2018) de température au point le plus profond réalisés avec une sonde multi-paramètre.

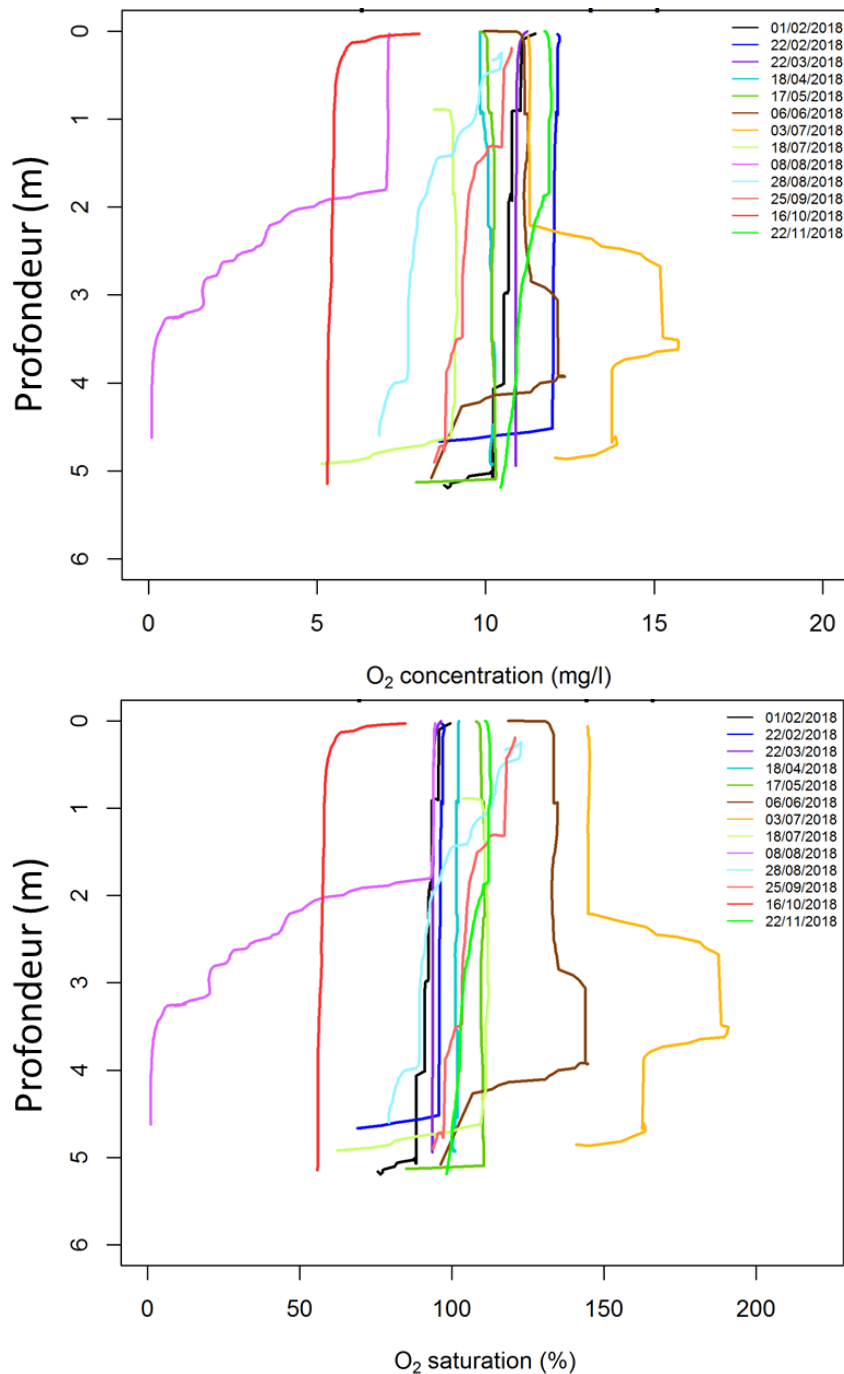


Figure 14 : Profils verticaux mensuels 2018 d’oxygène dissous (concentration en haut et saturation en bas) au point le plus profond réalisés avec une sonde multi-paramètre.

Les profils mensuels d’oxygène dissous de 2018 confirment la desoxygénation des eaux plus profondes au cœur de l’été, avec les 2.5m les plus profondes anoxiques alors que les 2 premiers mètres sont quasiment saturés en O₂ (figure 14). Ces deux couches sont séparées d’une oxycline, zone de variation rapide de la concentration en oxygène, qui correspond d’ailleurs à la thermocline (zone de variation rapide de la température) comme en témoignent les profils mensuels de température (figure 13). Cette zone de forts gradients fonctionne comme une barrière physique qui va isoler les couches de surface et profonde, et qui ne seront connectées à nouveau qu’à la faveur d’un brassage lié à l’action mécanique du vent ou aux mouvements de

convection liés à la baisse des températures de surface qui va faire plonger les eaux. En fin de printemps et début d'été, on observe un pic d'O₂ en milieu de colonne d'eau correspondant à la production d'O₂ par l'activité photosynthétique. Ce pic se dissipe ensuite et laisse place à une baisse liée à l'activité biologique de dégradation de la matière organique, le minimum étant observé en octobre avec une concentration homogène de 5mg/l sur toute la colonne excepté la couche superficielle de surface pour un taux de saturation de 50%.

En 2019 une desoxygenation de toute la colonne d'eau apparaît sur le profil de début septembre (date du profil : 4 septembre 2019) ; le 21 août la colonne est pourtant encore très bien oxygénée à raison de 9mg/l sur toute la colonne (figure 15).

Au début du printemps (24 juin), on observe un pic d'O₂ vers 3 m de profondeur correspondant à la production d'O₂ par l'activité photosynthétique. Ce pic se dissipe ensuite et laisse place à une baisse liée à l'activité biologique de dégradation de la matière organique jusqu'à l'anoxie de fin août-début septembre. Ensuite, au cours du dernier trimestre, la colonne d'eau n'est pas toujours à saturation mais, à part une desoxygenation du tiers le plus profond début octobre, les concentrations en O₂ restent supérieures à 7mg/l.

Les valeurs de pH témoignent d'eaux basiques ou alcalines, variant au fil des saisons, mais relativement stables dans la colonne d'eau (figure 16).

La conductivité est également homogène sur la colonne d'eau et varie au fil des saisons (figure 17).

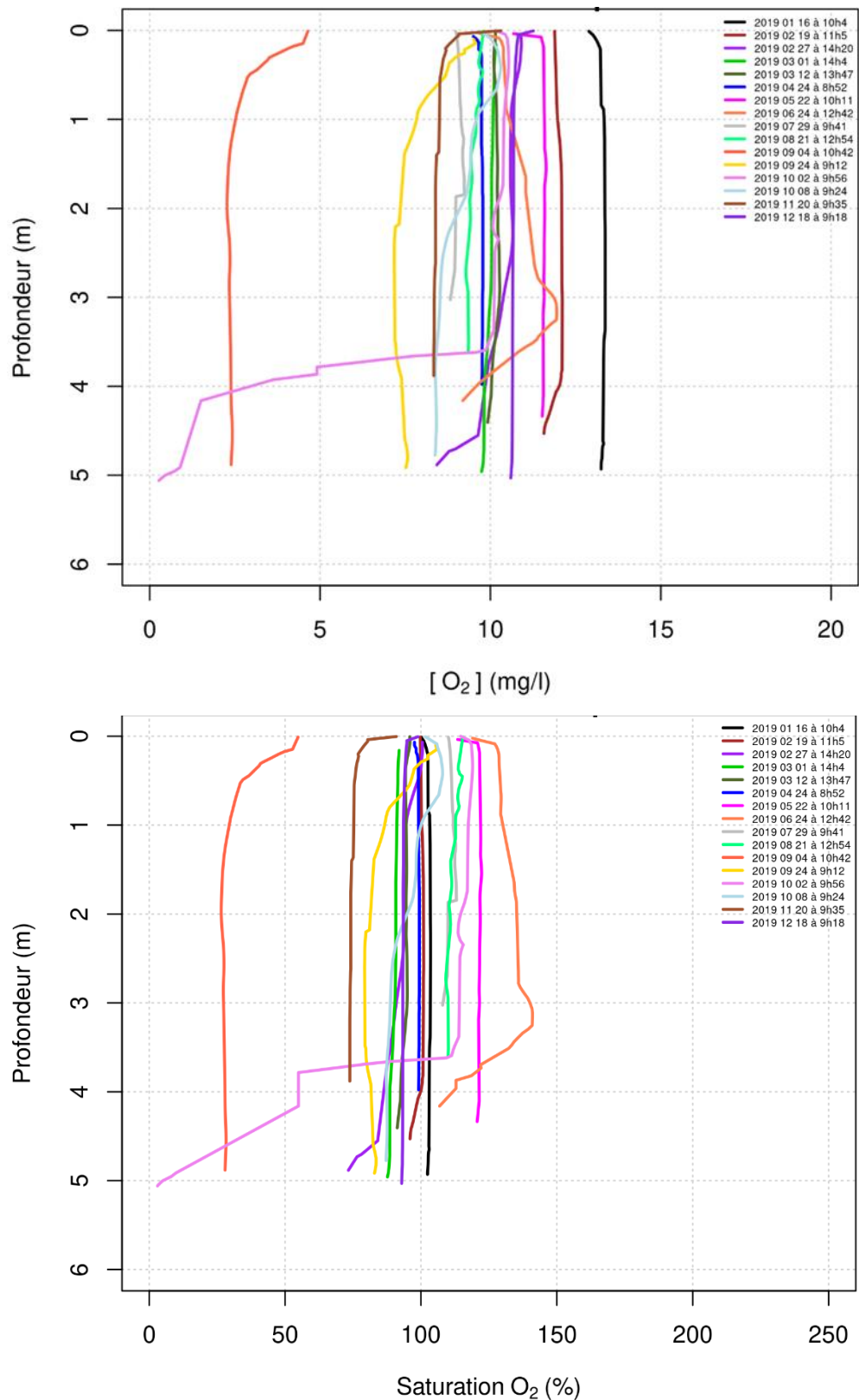


Figure 15 : Profils verticaux mensuels 2019 de la concentration en oxygène dissous (concentration en haut et saturation en bas) au point le plus profond réalisés avec une sonde multi-paramètre.

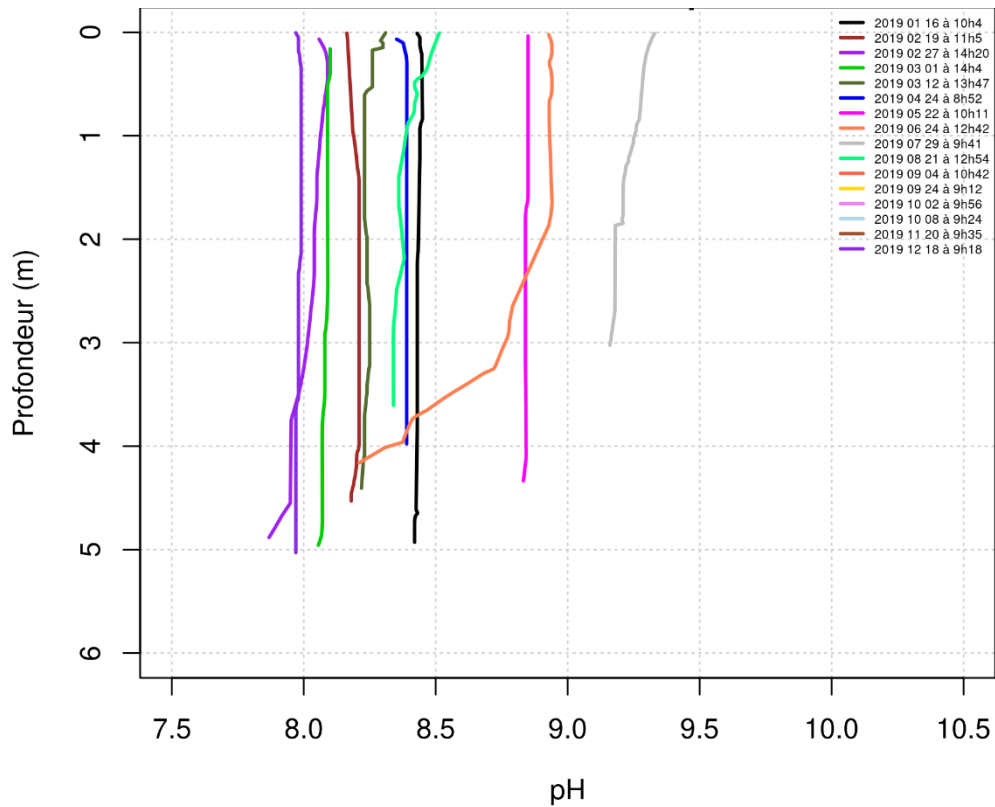


Figure 16 : Profils verticaux mensuels (en 2019) de pH au point le plus profond réalisés avec une sonde multi-paramètre.

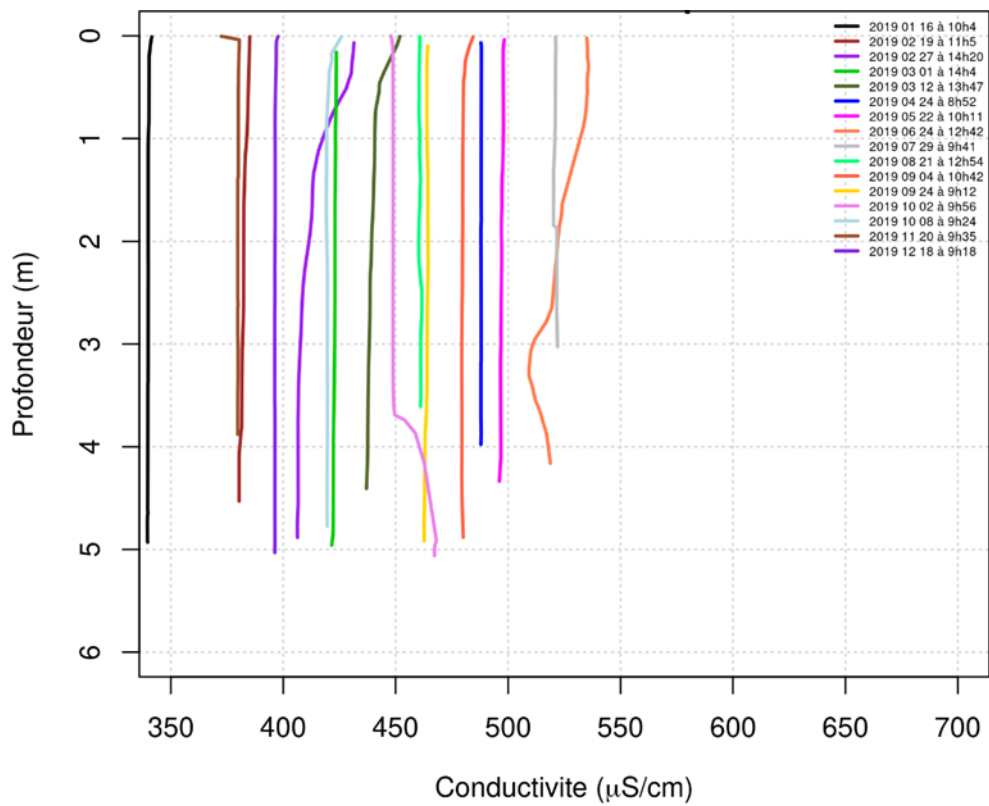


Figure 17 : Profils verticaux mensuels (en 2019) de conductivité au point le plus profond réalisés avec une sonde multi-paramètre.

ii. *Analyses chimiques de l'eau*

Paramètres	Unités	22/03/2018 11:20	06/06/2018 10:00	08/08/2018 12:00	16/10/2018 10:15
Profondeur de transparence (Secchi)	m	2.4	3.5	2.3	1.3
Profondeur zone euphotique	m	toute la colonne	toute la colonne	toute la colonne	3.3
Alcalinité (TA)	°F	<0.5	<0.5	<0.5	<0.5
Titre Alcalimétrique complet (TAC)	°F	13.4	10.5	6.7	8.4
Ammonium	mg NH ₄ /l	<0.05	<0.05	<0.05	0.17
Azote ammoniacal	mg N/l	<0.04		<0.04	0.132
Azote global (NO ₂ +NO ₃ +NTK)	mg N/l	0.7	0.7	1.5	1.9
Azote Kjeldahl (NTK)	mg N/l	0.7	0.7	1.5	1.9
Carbonates (CO ₃)	mg CO ₃ /l	<0.3	<0.3	<0.3	<0.3
Carbone Organique Dissous (COD)	mg C/l	5	4.7	5.7	7.7
Carbone Organique Total (COT)	mg C/l	5.1	4.8	5.7	7.8
Hydrogénocarbonates (HCO ₃)	mg HCO ₃ /l	163	128	81.2	103
Matières en suspension (MES)	mg/l	2	2	5	7
Nitrates	mg NO ₃ /l	<0.50	<0.5	<0.5	<0.5
Nitrites	mg NO ₂ /l	<0.01	<0.01	<0.01	0.15
Orthophosphates (PO ₄)	mg PO ₄ /l	<0.015	<0.015	0.036	0.16
Phosphore total	mg/l	0.02	<0.01	0.08	0.05
Silicates solubles (en Si)	mg Si/l	3.9	1.9	1.5	3.9
Silicates solubles (en SiO ₂)	mg SiO ₂ /l	8.3	4.1	3.2	8.4

Table 1 : analyses chimiques de l'eau au cours de l'année 2018

En 2018 (Table 1) :

Le titre alcalimétrique complet confirme l'alcalinité des eaux, en relation avec la nature calcaire des terrains. Les concentrations en azote et phosphore sont faibles. La desoxygénation entraîne des conditions réductrices (à l'opposé d'oxydantes). En octobre, on constate une légère hausse de l'azote ammoniacal (forme réduite de l'azote). De façon surprenante, l'azote global (forme oxydée de l'azote) augmente aussi mais cela reste très mesuré. Les conditions réductrices agissent sur le relargage du phosphore du sédiment, le phosphore total augmentant en août et octobre relativement au printemps, les concentrations restant toutefois faibles. On observe en octobre une augmentation du carbone organique dissous et total en lien avec la dégradation de la matière organique produite par l'activité photosynthétique les mois précédents.

En 2019 (Table 2) :

Au-delà des commentaires généraux des mesures 2018 également valables en 2019, voici ce que l'on peut souligner en 2019. En août, l'importante activité photosynthétique du phytoplancton, dont la présence est signée par la forte concentration en chlorophylle a (tableau

suisant p30), consomme du CO₂ dissous et entraîne en conséquence la consommation de HCO₃⁻. En parallèle à cette forte production de phytoplancton, les processus de dégradation de ce même phytoplancton opèrent, signés par l'augmentation de la concentration en phéopigments produits par la dégradation de la chlorophylle a. Ces processus de dégradation de la matière organique par les bactéries aérobies nécessitent une consommation d'oxygène (pic de demande biochimique en oxygène). Un point saillant est l'importante concentration à la fois de nitrates et de phosphore total enregistrée en août 2019. Cet apport conséquent d'éléments nutritifs explique le bloom de phytoplancton qui n'a plus de facteur limitant son développement (le phosphore est un élément très limitant de la croissance algale en eau douce). Corrélée à ce bloom, la concentration en matières en suspension, particules de taille comprise entre 1 micron et 1 cm, augmente également fortement entraînant une forte turbidité des eaux. Cet épisode n'a pas son pareil en 2018.

On verra un peu plus tard que cette forte charge en nutriments va entraîner un épisode d'anoxie quelques jours plus tard.

En 2020 (Table 3) :

Les concentrations en azote et phosphore sont faibles. On n'observe cependant pas de concentration accrue de phosphore qui serait due à une relargage lié aux conditions réductrices liées à la desoxygénation de la moitié inférieure de la colonne d'eau, et en tout cas pas de bloom phytoplanctonique. Avec l'activité photosynthétique du phytoplancton, la consommation d'hydrogénocarbonates apparaît en août et parallèlement la concentration en matières en suspension (particules de taille comprise entre 1 micron et 1 cm) augmente.

En octobre 2020, une alcalinité particulièrement élevée est mesurée, en parallèle d'une importante concentration en ions carbonates (le pH correspondant à ces analyses d'eau faites par le laboratoire Eurofins est de 8.5). Le pKa de ces derniers montre effectivement que les ions carbonates vont dominer aux pH élevés (le pH mesuré par Eurofins sur ces analyses n'est cependant que de 8.5). Ce pH reste dans les valeurs habituelles pour cet étang.

En 2021 (Table 4) :

Les analyses de 2021 sont assez similaires à celles de 2020, excepté ce pic de phosphore en octobre qui ne s'accompagne pas d'un véritable bloom phytoplanctonique puisque la concentration en chlorophylle a augmente mais relativement faiblement et ses produits de dégradation (phéopigments) n'augmentent pas non plus; la turbidité augmente légèrement plus mais pas les MES, tout cela indique qu'il n'y a pas de bloom phytoplanctonique. La température aux alentours de 18°C ainsi que la durée du jour limitée par rapport à l'été limitent probablement la prolifération phytoplanctonique. Par comparaison, lors de l'épisode anoxique de 2019, la concentration de phosphore était moindre à 0.71 mg/L mais l'activité phytoplanctonique bien plus élevée puisque la Chl.a était de 195 µg/l, DBO5 à 13 mgO₂/l, phéopigments à 18.4 µg/l et turbidité à 35 NFU ; la température était de 23°C sur toute la colonne d'eau.

Paramètres	Unités	12/03/2019 11:30	22/05/2019 10:30	21/08/2019 10:45	08/10/2019 10:00
Profondeur de transparence (Secchi)	m	2.9	2.9	0.2	0.4
Profondeur zone euphotique	m	toute la colonne	toute la colonne	0.6	toute la colonne
Alcalinité (TA)	°F	<1.0	<1.0	<1.0	<1.0
Titre Alcalimétrique complet (TAC)	°F	14	13	6.5	8.9
Ammonium	mg NH4/l	0.052	<0.05	<0.05	<0.05
Azote ammoniacal	mg N/l	0.04	<0.04	<0.04	<0.04
Azote global (NO2+NO3+NTK)	mg N/l	0<x<1.11	2.6<x<2.71	5	2.2<x<2.31
Azote Kjeldahl (NTK)	mg N/l	<1.0	2.7	2.6	2.2
Carbonates (CO3)	mg CO3/l	<12	<12	<12	<12
Carbone Organique Dissous (COD)	mg C/l	6	6	8.5	6.7
Carbone Organique Total (COT)	mg C/l	6.1	6.1	9.4	8.5
Hydrogénocarbonates (HCO3)	mg HCO3/l	170	160	79	110
Matières en suspension (MES)	mg/l	12	<2	24	26
Nitrates	mg NO3/l	<0.50	<0.50	10.7	<0.50
Nitrites	mg NO2/l	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Orthophosphates (PO4)	mg PO4/l	<0.05	0.52	<0.05	0.327
Phosphore total	mg/l	<0.05	<0.1	0.71	0.17
Silicates solubles (en Si)	mg Si/l	2.1	1.3	3.4	5
Silicates solubles (en SiO2)	mg SiO2/l	4.6	2.9	7.2	10.7

Paramètres	Unités	12/03/2019 11:30	22/05/2019 10:30	21/08/2019 10:45	08/10/2019 10:00
Mesure du pH	Unités pH	8	8.6	8.3	8.3
Oxygène dissous	mg O2/l	9.02	9.2	8.07	10.5
Demande Biochimique en Oxygène (DBO5)	mg O2/l	<3.00	<3.00	13	6.8
Pourcentage de saturation en oxygène	%	108	101.5	91.1	115
Chlorophylle a - Filtration hors Maxéville	µg/l	7.8	8.7	195	161
Phéopigments - Filtration hors Maxéville	µg/l	2.9	1.1	18.4	<0.1
Turbidité	NFU	2.5	2.1	35	17
Chlorures	mg/l	30.1			
Sulfates (SO4)	mg/l	115			
Calcium (Ca)	mg/l	77			
Magnésium (Mg)	mg/l	16			
Potassium (K)	mg/l	3.1			
Sodium (Na)	mg/l	20			

Table 2 : analyses chimiques de l'eau au cours de l'année 2019

Paramètres	Unités	18/02/2020 10:30	26/05/2020 09:30	11/08/2020 10:00	07/10/2020 09:00
Profondeur de transparence (Secchi)	m	2.4	1.6	0.7	1.1
Profondeur zone euphotique	m	toute la colonne	4	1.8	2.6
Alcalinité (TA)	°F	<1.0	<1.0	<1.0	5.2
Titre Alcalimétrique complet (TAC)	°F	14	11	8.7	12
Ammonium	mg NH4/l	0.128	<0.0500	<0.0500	<0.0500
Azote ammoniacal	mg N/l	0.0998	<0.0400	<0.0400	<0.0400
Azote global (NO2+NO3+NTK)	mg N/l	4.21<x<4.32	1.08	1.51	<1.00
Azote Kjeldahl (NTK)	mg N/l	4.17	1.07	1.51	<1.00
Carbonates (CO3)	mg CO3/l	<12	<12	<12	31
Carbone Organique Dissous (COD)	mg C/l	5.5	7.7	5.9	6.5
Carbone Organique Total (COT)	mg C/l	5.8	8.1	8.3	6.6
Hydrogénocarbonates (HCO3)	mg HCO3/l	170	130	110	120
Matières en suspension (MES)	mg/l	3	5	12	9
Nitrates	mg NO3/l	<0.500	<0.500	<0.500	<0.500
Nitrites	mg NO2/l	0.0227	0.0295	<0.0100	<0.0100
Orthophosphates (PO4)	mg PO4/l	<0.0500	<0.0500	<0.0500	0.165
Phosphore total	mg/l	<0.100	<0.0500	0.134	0.146
Silicates solubles (en Si)	mg Si/l	4.97	1.51	4.99	6.54
Silicates solubles (en SiO2)	mg SiO2/l	10.6	3.23	10.7	14
Paramètres	Unités	18/02/2020 10:30	26/05/2020 09:30	11/08/2020 10:00	07/10/2020 09:00
Mesure du pH	Unités pH	8.6	8.4	8.1	8.5
Oxygène dissous	mg O2/l	10.5	12.37	6.65	8.65
Demande Biochimique en Oxygène (DBO5)	mg O2/l	<3.00	3.4	3.9	<3.00
Pourcentage de saturation en oxygène	%	100	116.3	69	92.75
Chlorophylle a - Filtration hors Maxéville	µg/l	15	19.8	52.8	10.5
Phéopigments - Filtration hors Maxéville	µg/l	3	1.3	2.3	<0.1
Turbidité	NFU	2.5	4.9	9	8.3

Table 3 : analyses chimiques de l'eau au cours de l'année 2020

Paramètres	Unités	16/02/2021 09:25:00	14/06/2021	18/08/2021 09:00	27/10/2021 10:00
Profondeur de transparence (Secchi)	m	1.2	3.9	1.6	1
Profondeur zone euphotique	m	3	toute la colonne	4	2.5
Alcalinité (TA)	°F	<1.0	<1.0	<1.0	<1.0
Titre Alcalimétrique complet (TAC)	°F	13	13	14	13
Ammonium	mg NH4/l	<0.0500	0.473	0.171	0.0599
Azote ammoniacal	mg N/l	<0.0400	0.368	0.133	0.0466
Azote global (NO2+NO3+NTK)	mg N/l	2.32	1.68	<1.00	1.18
Azote Kjeldahl (NTK)	mg N/l	2.32	1.68	<1.00	1.18
Carbonates (CO3)	mg CO3/l	<12	<12	<12	<12
Carbone Organique Dissous (COD)	mg C/l	5.7	6.9	5.4	4.7
Carbone Organique Total (COT)	mg C/l	5.7	7.5	5.8	5.5
Hydrogénocarbonates (HCO3)	mg HCO3/l	160	150	170	160
Matières en suspension (MES)	mg/l	18	3	12	13
Nitrates	mg NO3/l	<0.500	<0.500	<0.500	<0.500
Nitrites	mg NO2/l	<0.0100	<0.0100	<0.0100	0.0273
Orthophosphates (PO4)	mg PO4/l	<0.0500	0.069	0.095	<0.0500
Phosphore total	mg/l	0.068	0.064	0.103	1.03
Silicates solubles (en Si)	mg Si/l	6.38	5.72	10.4	9.92
Silicates solubles (en SiO2)	mg SiO2/l	13.6	12.2	22.3	21.2

Paramètres	Unités	16/02/2021 09:25:00	14/06/2021	18/08/2021 09:00	27/10/2021 10:00
Mesure du pH	Unités pH	8.1	7.9	8	8.2
Oxygène dissous	mg O2/l	9.1	6.84	7.24	9.84
Demande Biochimique en Oxygène (DBO5)	mg O2/l	4.7	<3.00	<3.00	<3.00
Pourcentage de saturation en oxygène	%	97.62	72.2	78.6	96.4
Chlorophylle a - Filtration hors Maxéville	µg/l	12.7	11.9	12.1	20.4
Phéopigments - Filtration hors Maxéville	µg/l	3.1	1.1	2.2	1.2
Turbidité	NFU	12	4.5	2.3	17

Chlorures	mg/l	33.3
Sulfates (SO4)	mg/l	131
Calcium (Ca)	mg/l	81
Magnésium (Mg)	mg/l	17
Potassium (K)	mg/l	2.7
Sodium (Na)	mg/l	22

Table 4 : analyses chimiques de l'eau au cours de l'année 2021

iii. Zoom sur un épisode estival anoxique

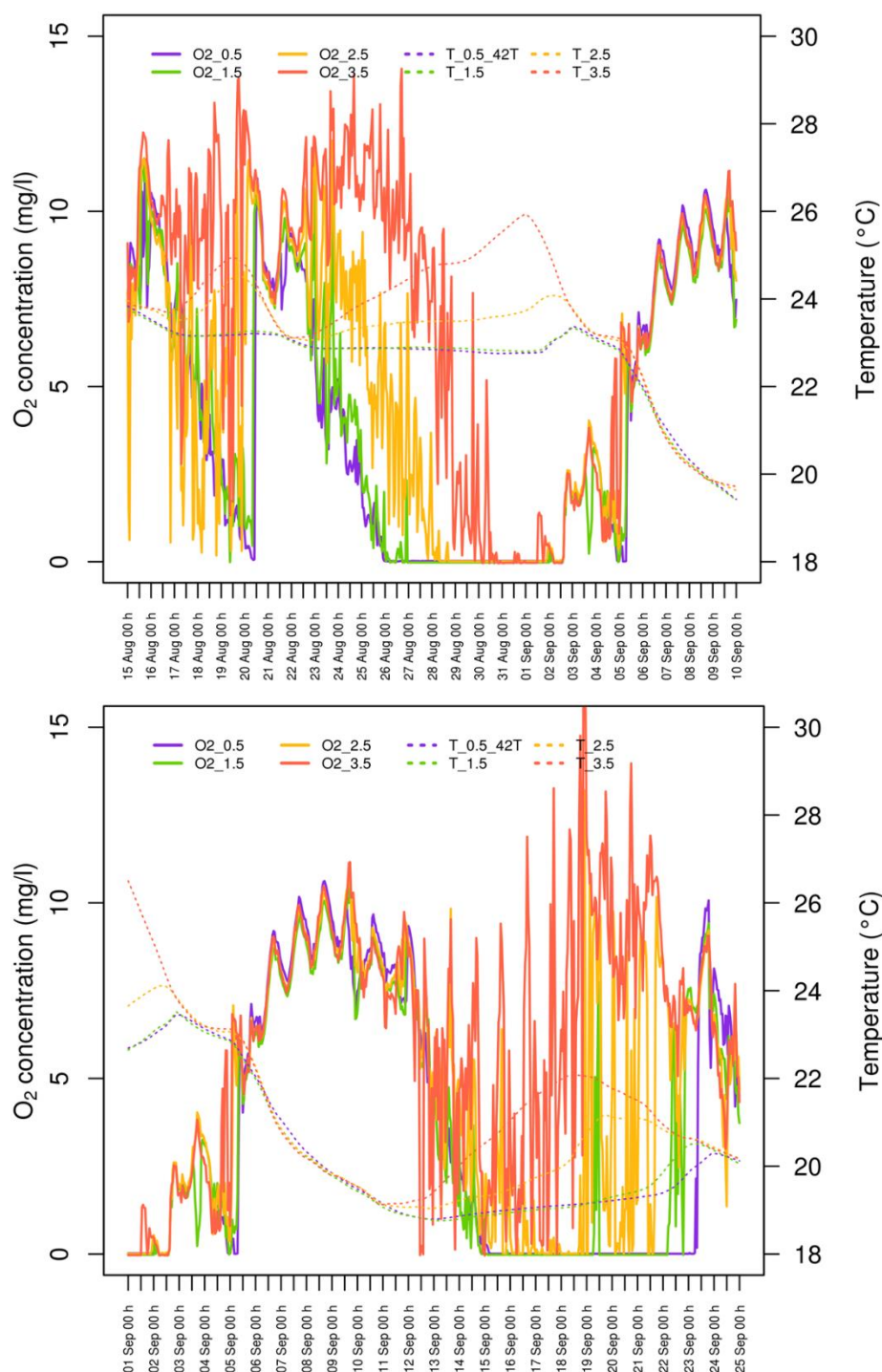


Figure 18: Evolution horaire de la concentration en oxygène dissous et de la température au point le plus profond du 15 août au 10 septembre 2019 (haut) et du 1^{er} au 25 septembre 2019 (bas). L’oxygène est mesuré à 0,5, 1,5, 2,5 et 3,5 m au-dessus du fond ; la température à 0,5, 1,5, 2,5 et 3,5 m au-dessus du fond.

Sur la figure 18, les données de concentration en O₂ sont très bruitées à cause de l’activité biologique qui consomme/produit de l’oxygène ; par exemple du 6 au 10 septembre, le cycle diurne des variations d’oxygène apparaît nettement : des pics d’oxygène sont visibles à 12h,

soit au paroxysme de l'activité photosynthétique, et des creux à 0h quand l'activité photosynthétique s'arrête et que les processus consommateurs d'oxygène prennent le dessus. On voit que le fond de l'étang (0.5m et 1.5m du fond) devient anoxique à partir du 26 août 00h ; cette anoxie « se propage » jusqu'à 2.5m du fond deux jours plus tard puis jusqu'à 3.5m du fond le 30 août à 12h. A ce stade l'anoxie de l'étang est donc déjà sévère et va se propager encore vers la surface par la suite pour restreindre considérablement l'espace vital de la faune aquatique. Le 1^{er} septembre à 6h43 locales (donc 4h43 UTC) sont observés les poissons morts ou agonisants. Se référer également aux commentaires dans la section précédente relatifs aux analyses chimiques de l'eau en 2019 dont les signatures en lien avec cette anoxie sont marquées (Table 2).

Le vent qui se lève le 1er septembre et devient fort (vent moyen de force 8.7 m/s sur la journée du 2 septembre selon Météo-France à Salon de Provence, figure 19) a très vraisemblablement tempéré la situation et permis au brassage de réoxygéner un peu l'étang jusqu'au fond, même si les concentrations en oxygène restent faibles (environ 2.5 mg/l). Les températures s'homogénéisent effectivement nettement à partir du 1er septembre pour être complètement homogènes sur la colonne d'eau dès le 3 septembre. Le mistral des jours suivants va continuer à bien oxygéner et brasser les eaux. Dès le 2 septembre les concentrations en oxygène grimpent rapidement et à partir du 6 septembre retrouvent leurs valeurs d'avant l'anoxie, soit un peu moins de 10mg/l.

Une fois ce premier épisode de mistral terminé, le processus de stratification thermique par chauffage diurne se remet en place et ce à partir du 11 septembre (figure 18). Parallèlement, les concentrations en oxygène chutent à nouveau et le 15 septembre une anoxie apparaît au fond ; à 3.5m du fond (c'est-à-dire à environ 2m de la surface) la concentration n'est alors que d'environ 2mg/l, on peut supposer qu'elle est plus élevée plus proche de la surface mais cette nouvelle baisse montre que le système est dans une situation délicate à ce moment-là. Les concentrations augmentent ensuite dans la moitié supérieure de la colonne d'eau mais l'anoxie du fond ne disparaît qu'à partir du 23 septembre à la faveur d'un nouvel épisode de vent, plus modéré toutefois mais qui suffit à homogénéiser à nouveau toute la colonne d'eau (figure 19). La figure 19 montre que le vent a limité la durée de l'épisode d'anoxie. Le coup de vent fort du 2 septembre a brassé une première fois les eaux et a été suivi d'un deuxième coup de vent fort le 5 septembre qui s'est poursuivi jusqu'au 8. Après cette date le vent a faibli ce qui a entraîné à nouveau une chute généralisée de la concentration en oxygène avec une anoxie du fond jusqu'à 2.5m au-dessus. A 3.5m du fond (ou 1.5m de la surface), le minimum relatif était d'environ 3mg/l le 16 septembre. Le vent modéré qui a suivi a suffi à assurer le brassage et l'oxygénation des eaux ; il faut aussi garder en tête qu'en parallèle les eaux ont perdu environ 6 degrés en quelques semaines.

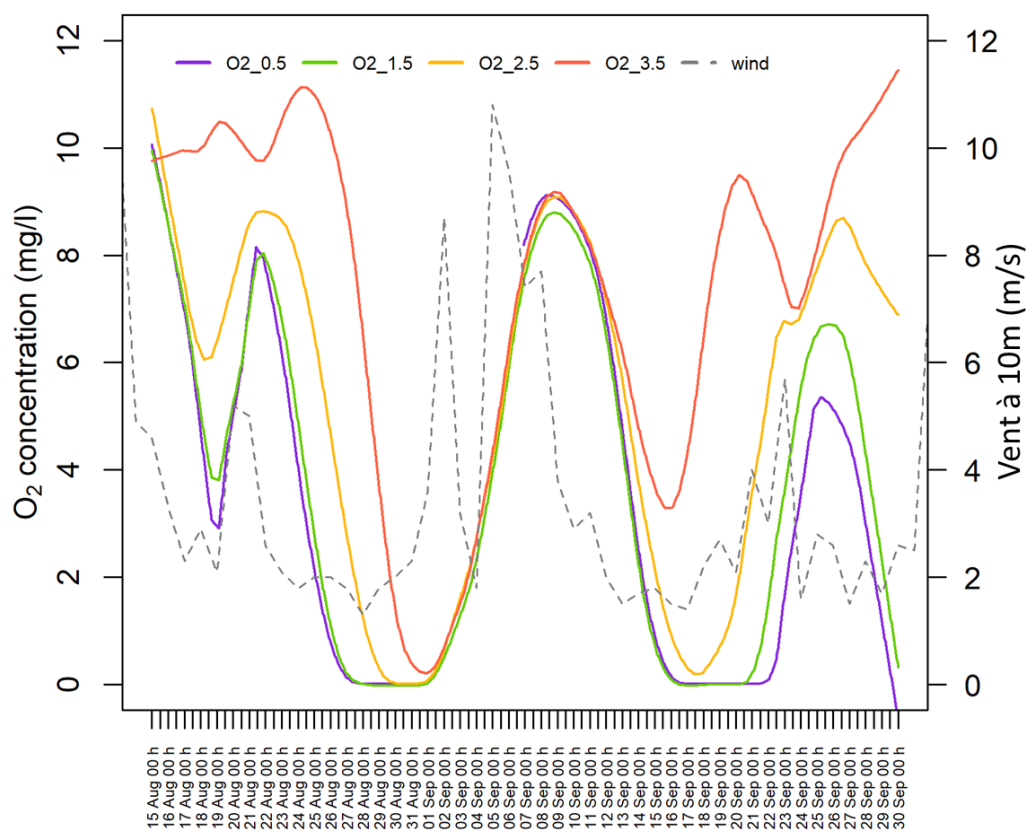


Figure 19: Evolution de la concentration horaire en oxygène dissous au point le plus profond et du vent moyen quotidien du 15 août au 30 septembre 2019. Les données d’oxygène ont été lissées. L’oxygène est mesuré à 0,5, 1,5, 2,5 et 3,5 m au-dessus du fond ; par convention, le vent est mesuré à 10m d’altitude (station Météo-France de Salon de Provence).

iv. Zoom sur le phosphore

Le relargage de phosphore par les sédiments démarre quand la concentration en O₂ est inférieure à 0.5 mg/l (Ruban et al., 1997). Le relargage concerne du phosphore piégé jusqu’à 20cm de profondeur dans le sédiment (Søndergaard et al., 2003).

Les suivis DCE des dernières années sur l’étang des Aulnes donnent les concentrations suivantes de phosphore endogène dans le sédiment (en mg/kg de sédiment sec) et dans l’eau:

2008 : [P] = 680 mg/kg MS ([Peau]= 0.03 à 0.1 mg/l, qualifiée d’éllevée (AERMC, 2009)

2014 : [P] = 406,7 mg/kg MS (qualifiée de faible, AERMC, 2015) ([Peau] = 0.01 à 0.03 mg/l qualifiées de très faibles, AERMC, 2015)

2017 : [P] = 600 mg/kg MS

2020 : [P] = 700 mg/kg MS (moyenne, AERMC, 2021) ([Peau] = 0.079 à 0.11 mg/l abondant, AERMC, 2021).

Le stock de phosphore sédimentaire peut ainsi être relargué lors de conditions anoxiques au fond, récurrentes sur cet étang notamment en été, et devenir biodisponible. La charge en nutriments disponibles, notamment en phosphore qui est souvent un facteur limitant en eaux douces, peut engendrer des phénomènes de blooms algaux pouvant mener à des situations extrêmes, particulièrement dans un plan d’eau peu profond, comme cette anoxie estivale en 2019 qui a démarré au fond pour se propager dans toute la colonne d’eau.

Certaines techniques ont été éprouvées pour contrôler le relargage du phosphore par les sédiments ; en voici quelques unes pour information.

L'argile complexée à l'aluminium est utilisée comme passivant qui fixe le phosphore. Cela s'avère très efficace et de faible risque écologique selon Yang et al. (2020). D'autres utilisent le sulfate de fer et le chlorure de magnésium pour fixer le phosphore (Kowalczywska-Madura et al., 2018). Enfin, Søndergaard et al. (2003) préconisent de curer la surface du sédiment ou d'ajouter de l'aluminium ou du fer pour augmenter la capacité de stockage du sédiment.

D. La communauté piscicole

i. La communauté globale

Les espèces recensées lors de cette étude sont listées dans la table 5 : il s'agit de 15 espèces de poissons ainsi que de 2 espèces d'écrevisses.

Nom vernaculaire	Abréviation	Nom latin
Silure glane	SIL	Silurus glanis
Brochet	BRO	Esox lucius
Perche	PER	Perca fluviatilis
Sandre	SAN	Sander lucioperca
Brème commune	BRE	Abramis brama
Anguille européenne	ANG	Anguilla anguilla
Blennie fluviatile	BLE	Salaria fluviatilis
Carassin argenté	CAG	Carassius gibelio
Carpe commune	CCO	Cyprinus carpio
Gardon	GAR	Rutilus rutilus
Rotengle	ROT	Scardinius erythrophthalmus
Tanche	TAN	Tinca tinca
Perche soleil	PES	Lepomis gibbosus
Goujon asiatique	PSR	Pseudorasbora parva
Gambusie	GAM	Gambusia affinis
Ecrevisse de Louisiane	PCL	Procambarus clarkii
Ecrevisse américaine	PCO	Faxonius limosus

Table 5 : espèces recensées lors des pêches de 2017 à 2020, toute méthode de pêche incluse.

Les résultats suivants quantifient les effectifs des différentes populations de la communauté piscicole et leurs variations annuelles. Ils ne prennent en compte que l'échantillonnage par les capetchades pour lequel l'effort de pêche est bien quantifiable (les autres moyens de pêche ont été mis en œuvre essentiellement pour obtenir une vision exhaustive du réseau trophique). Ces résultats ne représentent donc ni les plus petites espèces, ni les plus petits individus. L'effort de pêche (nombre de filets, durée de pose) pouvant varier d'une année sur l'autre, on utilise classiquement la CPUE (catch per unit effort=nombre de captures par unité d'effort) pour tenir

compte de cet effort de pêche et normaliser les effectifs qui deviennent alors comparables entre années.

Certaines espèces ont une population présente dans l'étang mais peu abondante comme carassin argenté, carpe commune, gardon, rotengle, anguille (figure 20). Pour d'autres, les cpue annuelles témoignent de populations mieux établies comme brème commune, tanche, perche soleil et aussi des prédateurs comme brochet, perche, sandre, silure. La composition de la communauté est cependant très variable d'une année sur l'autre. Alors qu'elle dominait largement la communauté de 2017 à 2019, en 2020 la population de brèmes s'effondre littéralement. Perche commune et perche soleil voient leur stock considérablement augmenter après 2017. Le sandre voit son stock s'effondrer en 2019 pour exploser en 2020 quand le silure suit le chemin inverse, dans des proportions beaucoup plus faibles cependant.

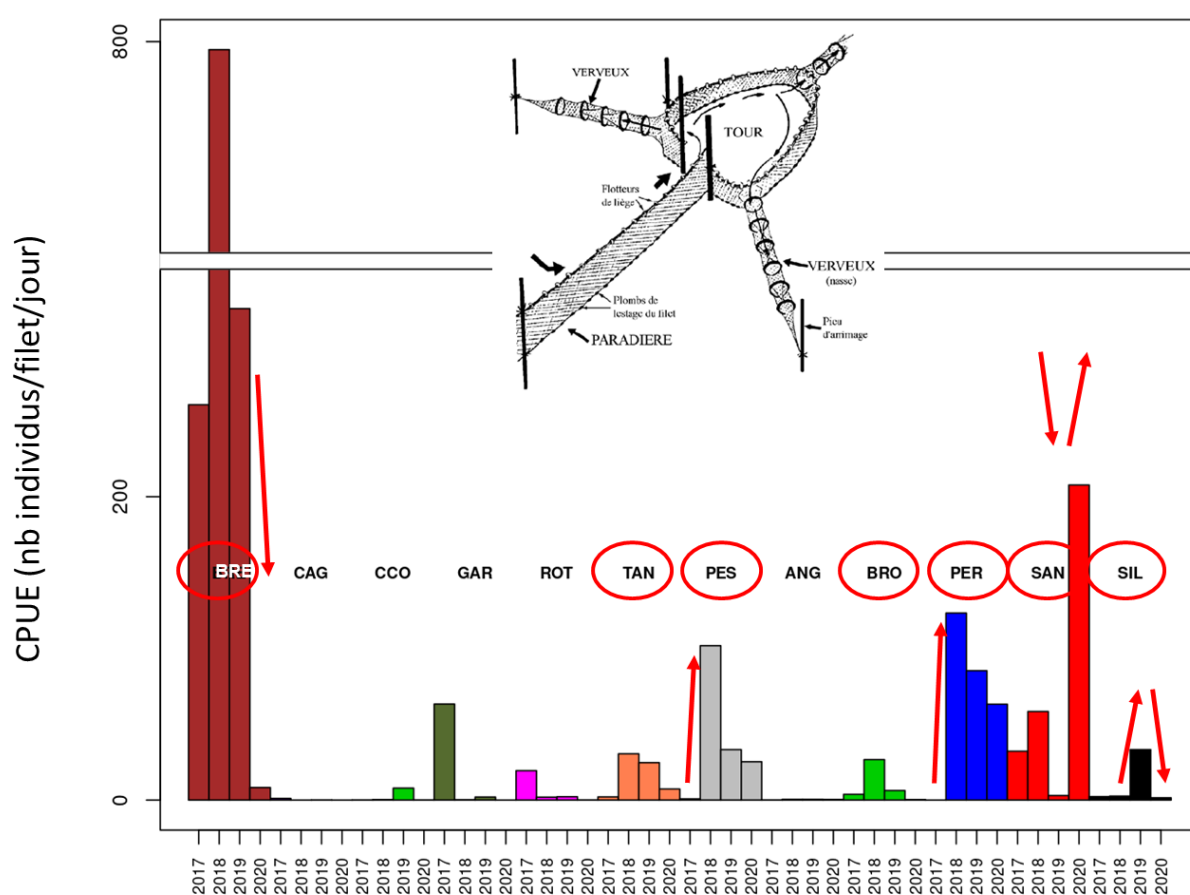


Figure 20: Variations annuelles de la communauté piscicole (échantillonnage par capêche, ciblant les individus de taille supérieure à 10 cm environ). Les effectifs sont indiqués en nombre d'individus par filet et par jour (CPUE).

ii. La communauté de prédateurs

Nous proposons ici un zoom sur la communauté de prédateurs, qui revêt souvent un des principaux intérêts halieutiques. Concernant les plus grosses espèces de prédateurs (Brochet, Perche, Sandre, Silure), les stades 0+ constituent une grande majorité des effectifs, excepté pour la perche en 2019 et 2020 (seulement 4 PER 0+ pêchées en 2020) (figure 21). La classification en 0+ selon la taille est relativement robuste pour brochet, silure et sandre car le premier se

reproduit tôt dans l'année et sa croissance est bien documentée, nous disposons de données bibliographiques pour le second sur notre site et la cohorte de sandre se dégage nettement. Par contre pour la perche, qui est connue pour s'adapter à la composition de la communauté, notamment prédateurs et compétiteurs, ce seuil est plus variable d'un milieu à un autre et peut-être d'une année sur l'autre et donc moins fiable même si une variation de quelques centimètres ne changerait pas fondamentalement les résultats présentés.

La variabilité interannuelle de la communauté de prédateurs 0+ apparaît grande. Un premier élément marquant est l'effondrement des SAN 0+ en 2019 ; une hypothèse fort plausible est le lien avec l'anoxie généralisée observée fin août 2019, sachant que le sandre est plutôt exigeant en terme de besoins en oxygène (Dolinin, 1974). En parallèle, perche et silure pourraient être beaucoup moins affectés par cette anoxie car leurs seuils de tolérance sont beaucoup plus bas (Jones, 1964; Daněk et al., 2014). Le silure arbore même une cohorte 0+ considérablement plus forte que les autres années ; cela pourrait relever de relations de compétition sandre-silure mais cette hypothèse nécessite de plus amples études pour connaître l'évolution et la disponibilité des ressources des 0+ de chaque espèce. En 2020, le sandre compose quasiment à lui seul la communauté de prédateurs 0+ (et plus de la moitié de la communauté totale tout stade confondu), les 3 autres espèces ayant des cpue inférieures à 1. Le stock de perches 0+ s'est effondré en 2020 et celui de silure 0+ reprend sa valeur de 2018. Parmi les prédateurs, avec les silures, la population de brochets est relativement moins représentée que perches et sandres. En biomasse cependant, cette vision serait sans doute modulée du fait que les brochets adultes sont plutôt présents en nombre et que les silures peuvent atteindre des tailles considérables surpassant largement celle des autres prédateurs (Boulêtreau & Santoul, 2016).

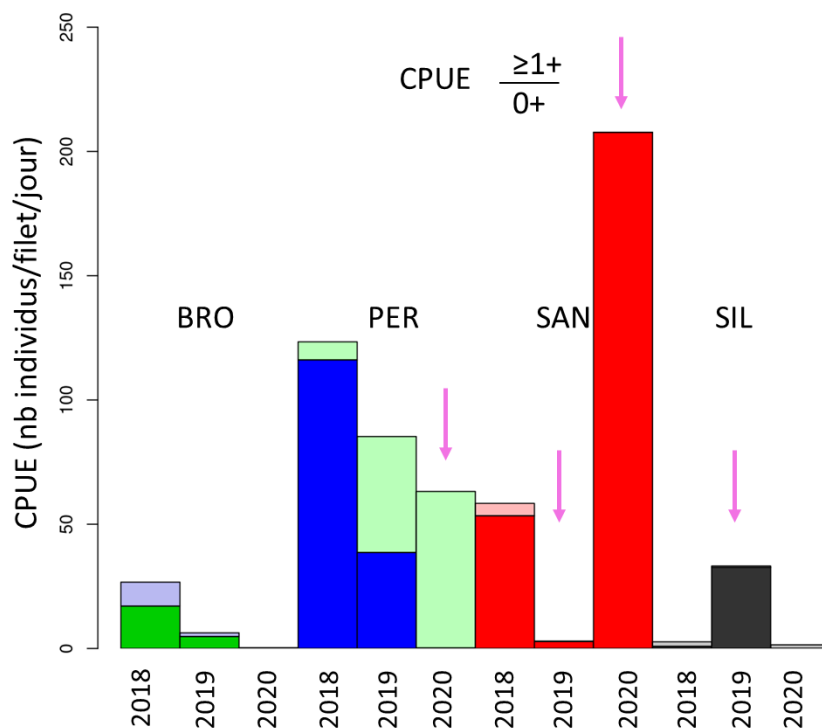


Figure 21: Variations annuelles de la communauté piscicole de prédateurs (échantillonnage par capetchade, ciblant les individus de taille supérieure à 10 cm environ). Les effectifs sont indiqués en nombre d'individus par filet et par jour (CPUE). Les juvéniles de l'année (0+) sont distingués des individus plus âgés (1+), ce qui n'a été fait que de 2018 à 2020. Les 0+ sont

représentés à la base des barres et les 1+ dans leur partie haute. En début d'automne, date des pêches, la distinction entre 0+ et 1+ s'est faite selon les critères de taille suivants : BRO \leq 400 mm ; PER \leq 140 mm ; SAN \leq 280 mm ; SIL \leq 350 mm (Goubier, 1975; Schlumberger & Proteau, 2001; Beeck et al., 2002; Poulet, 2004; Dubois et al., 2008).

iii. La population de silures

L'identification par puces électroniques des silures capturés a permis de répertorier ceux qui ont été recapturés. Le taux de recapture est très faible mais les recaptures sont intéressantes à plusieurs égards : elles permettent d'estimer une taille de la population et renseignent sur la croissance des individus.

Pour l'estimation de la population, seuls les individus de taille supérieure à 500 mm sont considérés car les stades juvéniles sont très vulnérables et une forte proportion d'entre eux ne survit pas l'année suivante ; par ailleurs, les cohortes de juvéniles peuvent varier considérablement d'une année sur l'autre. Ainsi, 74 individus de taille supérieure à 500 mm ont été capturés en 2018 ; 51 ont été capturés en 2019 dont 4 recapturés. L'application d'un modèle simple de population fermée adapté au contexte de l'étang des Aulnes, celui de Lincoln-Petersen-Bailey (Bailey, 1951), donne un nombre d'individus (de taille supérieure à 500 mm) estimé à 770 pour un intervalle de confiance à 95% de [184 ; 1356]. L'intervalle de confiance à 95% quantifie en quelque sorte l'erreur faite sur l'estimation de 770 et signifie que la taille réelle de la population a 95% de chance de se situer dans cet intervalle. L'étendue très large de cet intervalle est en partie liée au faible taux de recapture ; difficile de savoir si ce faible taux est lié à une méfiance particulière des individus déjà capturés. Rapportés à la surface de l'étang, cela donnerait une densité d'environ 7,4 individus par hectare, dans un intervalle de confiance à 95% de [1,8 ; 13,0] individus/ha.

Le faible taux de recapture ne permet pas de tirer des conclusions sur la croissance mais cet élément reste intéressant à regarder (Table 6).

N° individu 2018 / 2019	Taille 2018 / taille 2019 (mm)	Taille 2019 – taille 2018	Poids 2018 / poids 2019 (g)	Poids 2019 – poids 2018
433 / 2435	869 / 930	61 (+7%)	4260 / 5680	1420 (+33%)
439 / 1469	880 / 920	40 (+5%)	4660 / 5380	720 (+15%)
1403 / 2481	763 / 920	157 (+20%)	3180 / 5220	2040 (+64%)
1432 / 2433	278 / 571	294 (+106%)	115 / 1160	1045 (+907%)

Table 6 : Croissance (taille et poids) des individus recapturés.

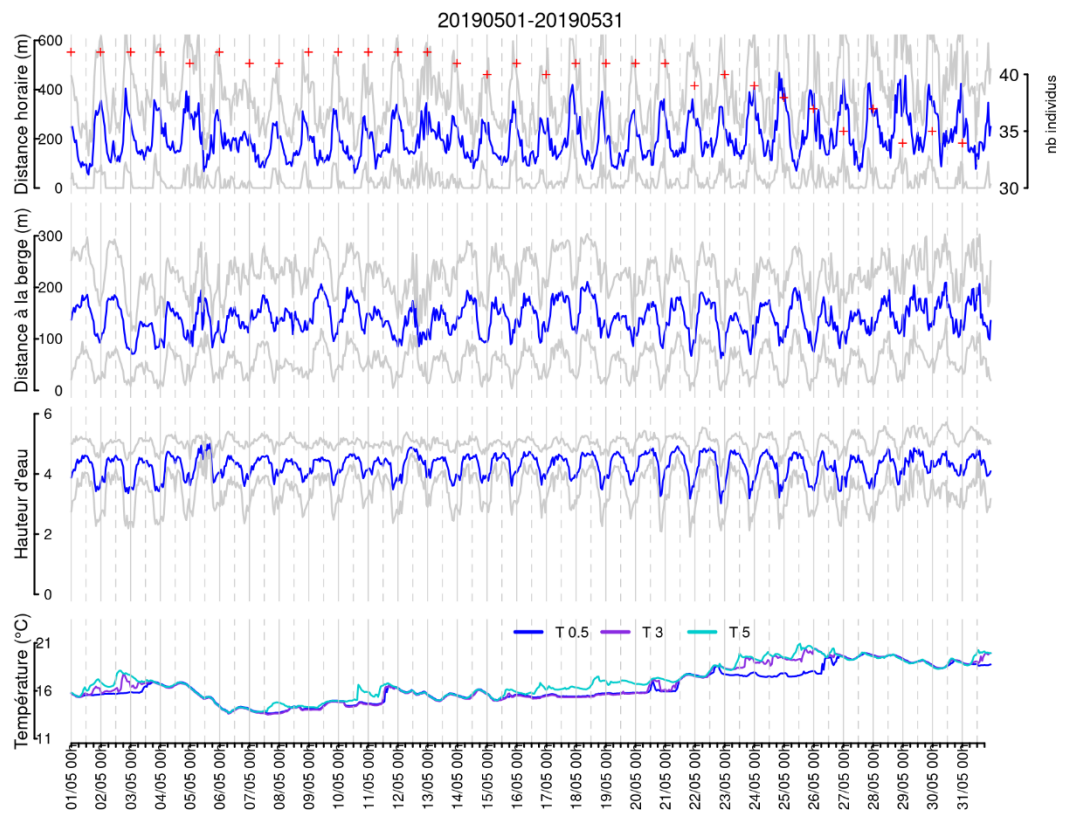
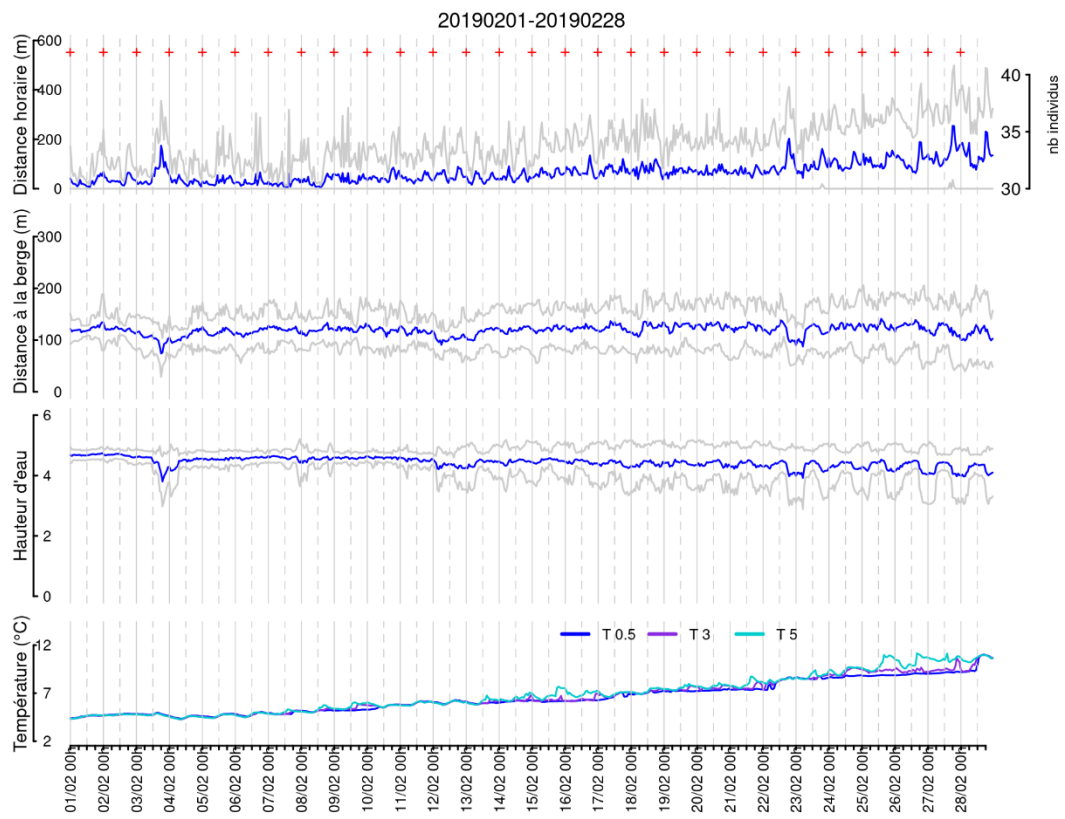
Le seul juvénile de l'année recapturé un an plus tard voit sa taille plus que doubler et son poids multiplié par 9, correspondant à une croissance exponentielle de ces jeunes stades. Pour les stades plus âgés ce taux de croissance diminue. Ces quelques chiffres sont en accord avec la croissance présentée par Proteau et al. (2008) et mesurée sur le même étang en 2001-2002.

E. Activité et utilisation de l'espace par les silures

i. Cycles d'activité

Les espèces recensées lors de cette étude sont listées dans la table 5 : il s'agit de 15 espèces de poissons ainsi que de 2 espèces d'écrevisses.

Les graphes de la figure 22 exposent les déplacements horaires moyens de l'ensemble des silures, leur distance à la berge et la hauteur d'eau qu'ils fréquentent au fil des saisons. L'activité est très dépendante de la température, très faible au cœur de l'hiver, avec en conséquence des distances à la berge et des hauteurs d'eau fréquentées qui évoluent très peu en lien avec une relative immobilité. Lorsque les températures augmentent, l'activité croît significativement et distances à la berge et hauteurs d'eau fréquentées varient ; l'ensemble de ces métriques arborent alors un remarquable cycle diurne. L'activité est maximum aux alentours de 0h et minimum vers 12h. Plus les silures sont actifs, plus ils se rapprochent de la berge, sans doute à la recherche active de proies. Quand ils sont moins actifs, ils s'éloignent de la berge sans pour autant être au plus profond de l'étang puisqu'ils se retrouvent en moyenne à moins de 200m de la berge dans un peu plus de 4m d'eau. Les distances parcourues sont en moyenne d'environ 200m/h de mai à août ; elles commencent à baisser en novembre avec la baisse significative des températures.



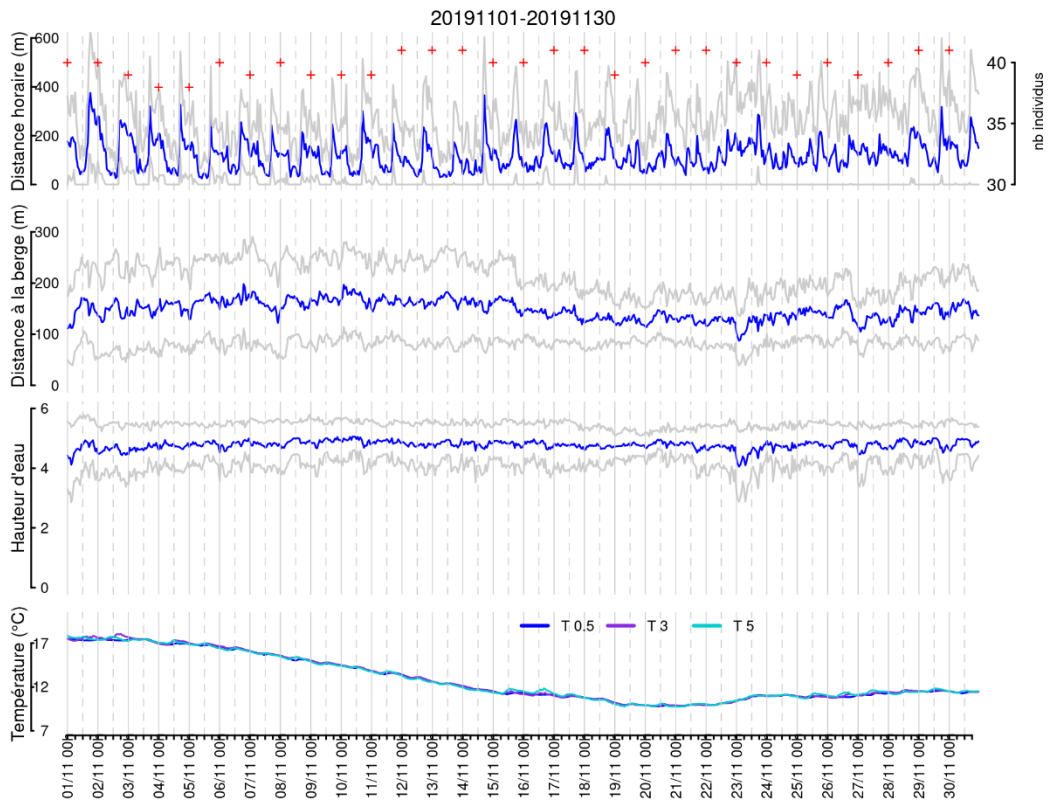
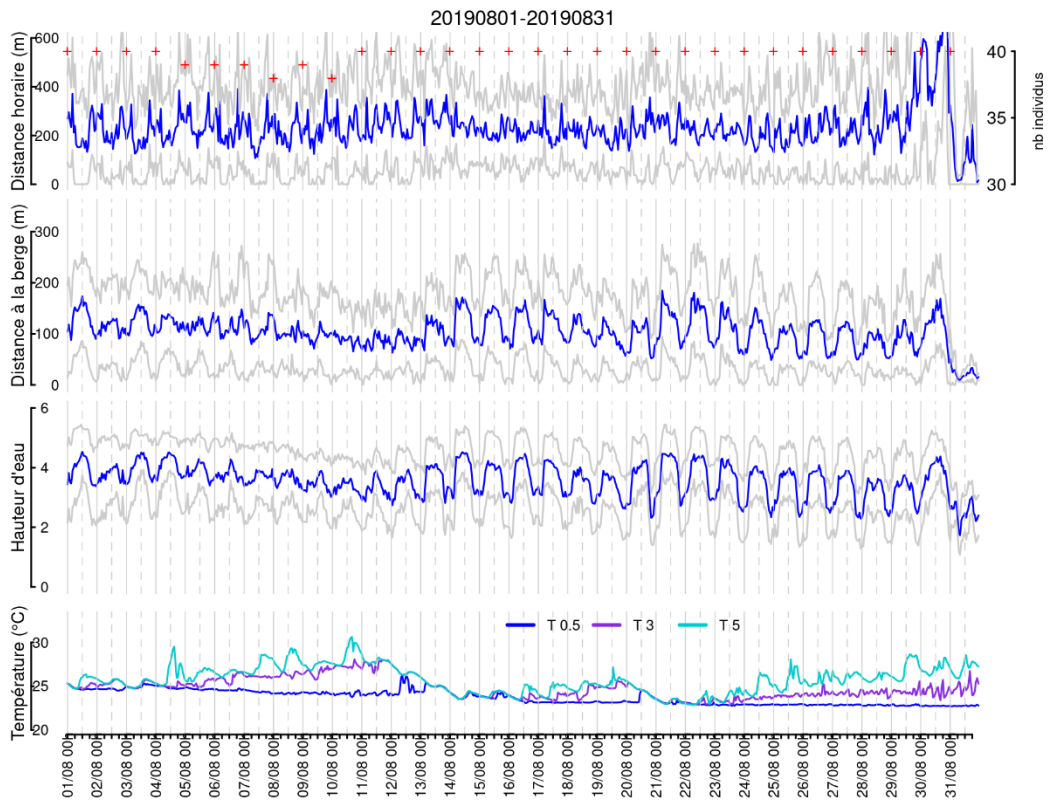


Figure 22: Evolution de l'activité (distance horaire parcourue), de la distance à la berge et de la hauteur d'eau fréquentée par les silures. L'évolution temporelle de la température est également représentée. Ces courbes sont au pas horaire permettant de voir le cycle diurne. Pour distance parcourue, distance à la berge et hauteur d'eau, la courbe bleue représente la moyenne sur l'ensemble des individus disponibles et les deux courbes grises l'encadrant sont distantes de cette moyenne d'un écart-type pour donner une idée de la variabilité entre individus. Sur le panel représentant la distance horaire, le nombre d'individus est indiqué sur l'axe de droite par une croix rouge. Les températures à 0.5, 3 et 5 m au-dessus du fond au point le plus profond sont représentées. Les mois de février, mai, août et novembre 2019 ont été choisis pour représenter un cycle annuel type. Les traits verticaux pleins grisés marquent 0h du jour et les traits pointillés 12h.

ii. Utilisation de l'espace

En parallèle des cycles d'activité présentés ci-avant, dans cette section sont représentées les cartes d'utilisation de l'espace sur les mêmes périodes (figure 23). Le cycle diurne est découpé en 4 phases (aube, jour, crépuscule, nuit) ; aube et crépuscule sont les phases de transition de 3 heures chacune comprenant l'heure de lever ou coucher du soleil, l'heure d'avant et l'heure d'après.

Février 2019 :

De jour comme de nuit, au cœur de l'hiver, les aires d'utilisation à 50% (là où les silures passent la moitié de leur temps) sont cantonnées au lieu de rassemblement hivernal dans la partie sud-ouest de l'étang. L'aire à 95% témoigne des excursions hors de cette zone, principalement cantonnée aux zones ouest et nord-ouest de l'étang.

Mai 2019 :

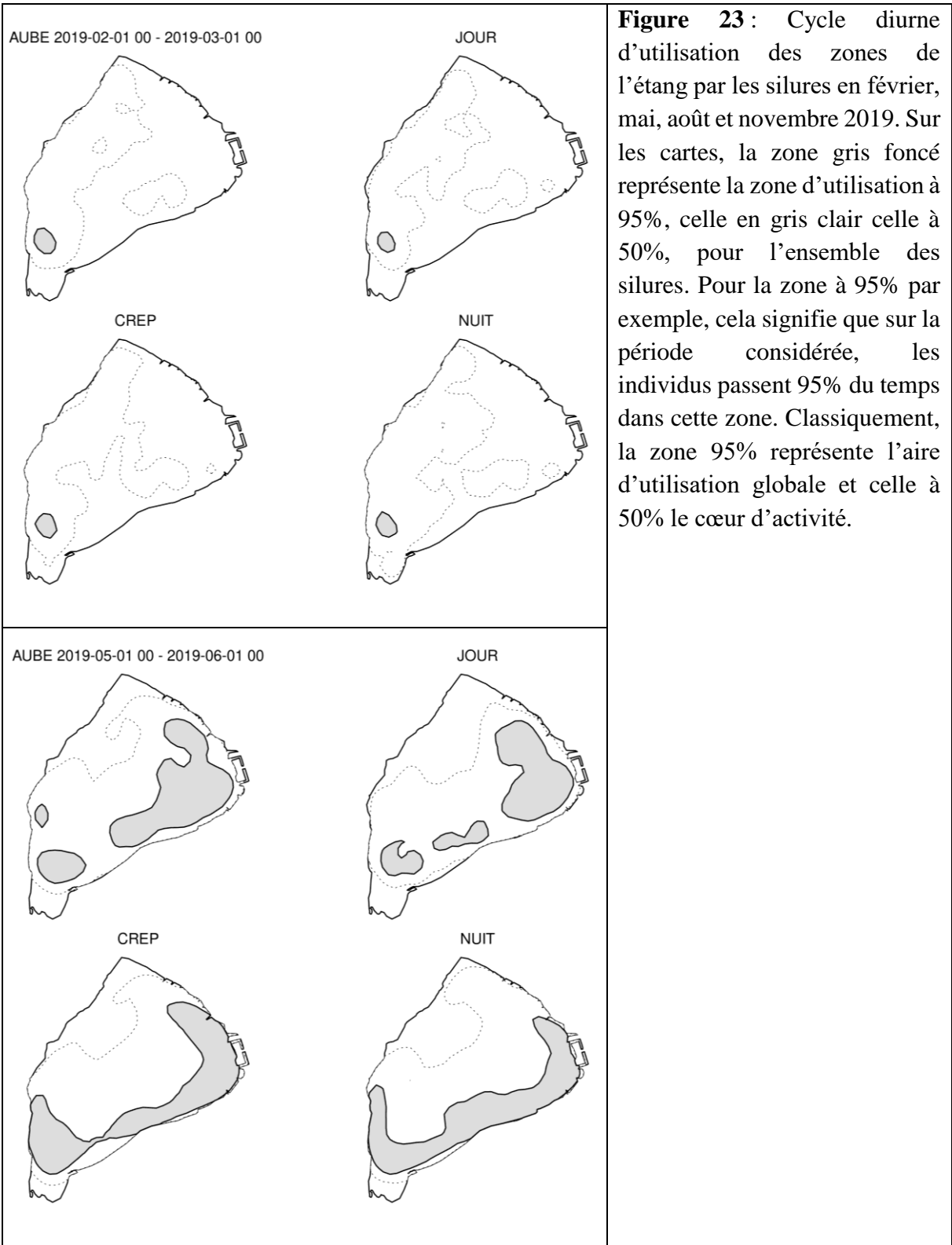
Les zones de cœur d'activité se distinguent assez nettement entre jour et nuit. La nuit, en cette saison de reprise d'activité à la faveur des températures croissantes, les individus sont nettement plus près de la berge, sans doute à la recherche de proies. Le domaine vital global intègre une plus grande proportion de l'étang.

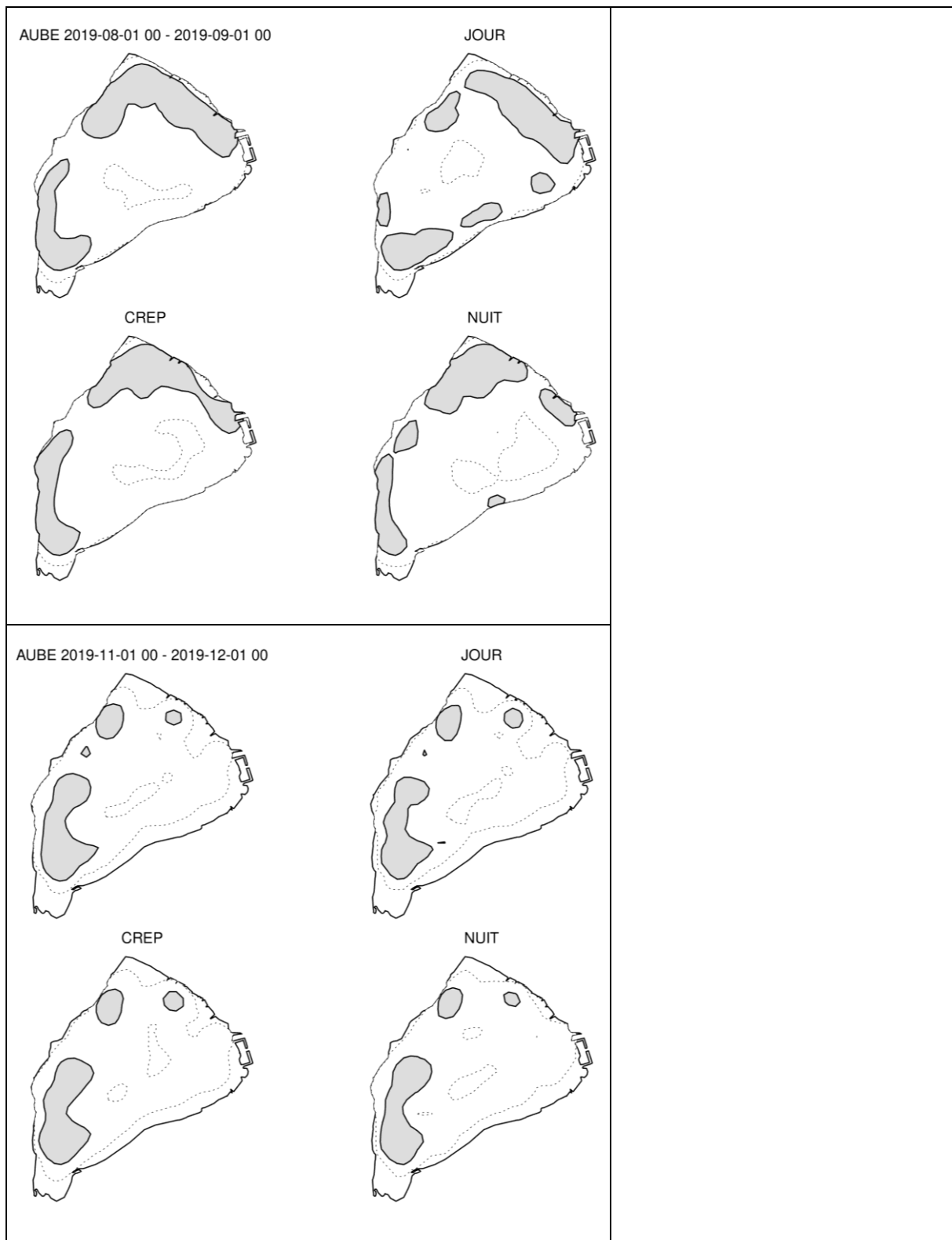
Août 2019 :

Les zones de cœur d'activité sont beaucoup plus étendues. La nuit les individus sont toujours plus proches des berges. Le domaine vital global comprend quasiment l'intégralité de l'étang ; c'est la zone centrale de l'étang qui est la moins utilisée.

Novembre 2019 :

Les aires d'utilisation, que ce soit globale ou cœur d'activité, ne montrent pas de variations au cours du cycle diurne. Avec le refroidissement des températures, l'activité chute et les silures rejoignent leurs quartiers d'hiver.





iii. *Situation de stress hypoxique*

Alors que la moitié inférieure de la colonne d'eau est anoxique les 28 et 29 août 2019 (figure 18), les silures ne montrent ni changement d'activité (figure 22), ni changement des zones visitées (figure 24). Le 30/08/2019, lorsque la concentration d'oxygène dans la couche de surface (1.5 m d'épaisseur) passe sous le seuil de 1.3 mg/l, l'activité des silures augmente

significativement pour explorer une plus vaste zone. Cela les amène à tous converger vers l'arrivée d'eau où ils vont se réfugier environ 1.5 jour le temps que durera l'anoxie (31/08 et 01/09). Cette zone est en fait beaucoup mieux oxygénée (figure 25) et plus fraîche également (un peu plus de 18°C à l'afférence contre environ 23°C sur toute la colonne sur l'ensemble de l'étang). Le 2 septembre, une très légère hausse de la concentration en oxygène (2,5 mg/l au maximum) suffit à réactiver les déplacements. A partir du 3 septembre, le mistral va brasser les eaux et ainsi favoriser leur réoxygénation, entraînant la reprise d'activité des silures. Tous ont survécu à cet épisode, soulignant la remarquable résistance des silures à l'hypoxie.

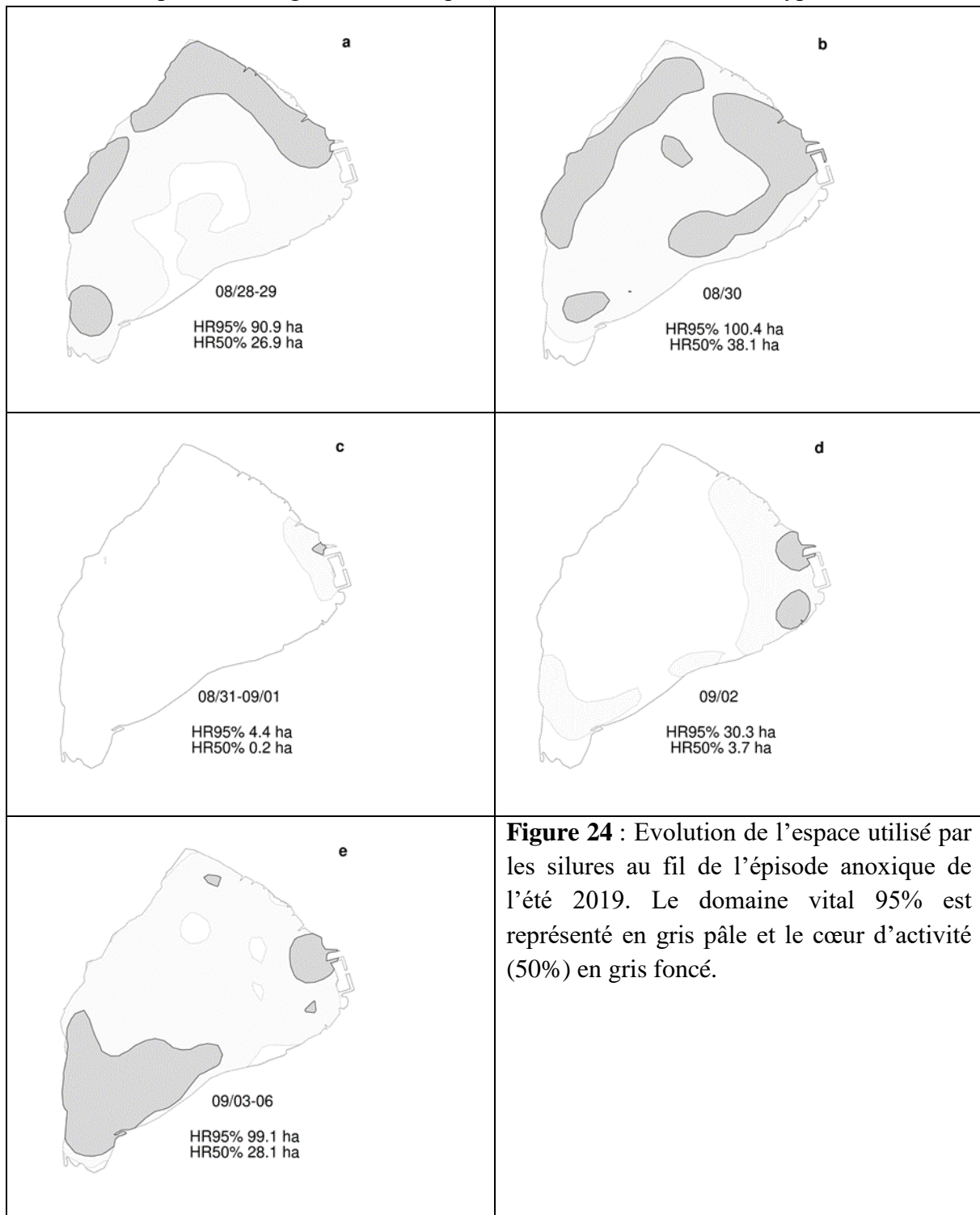


Figure 24 : Evolution de l'espace utilisé par les silures au fil de l'épisode anoxique de l'été 2019. Le domaine vital 95% est représenté en gris pâle et le cœur d'activité (50%) en gris foncé.

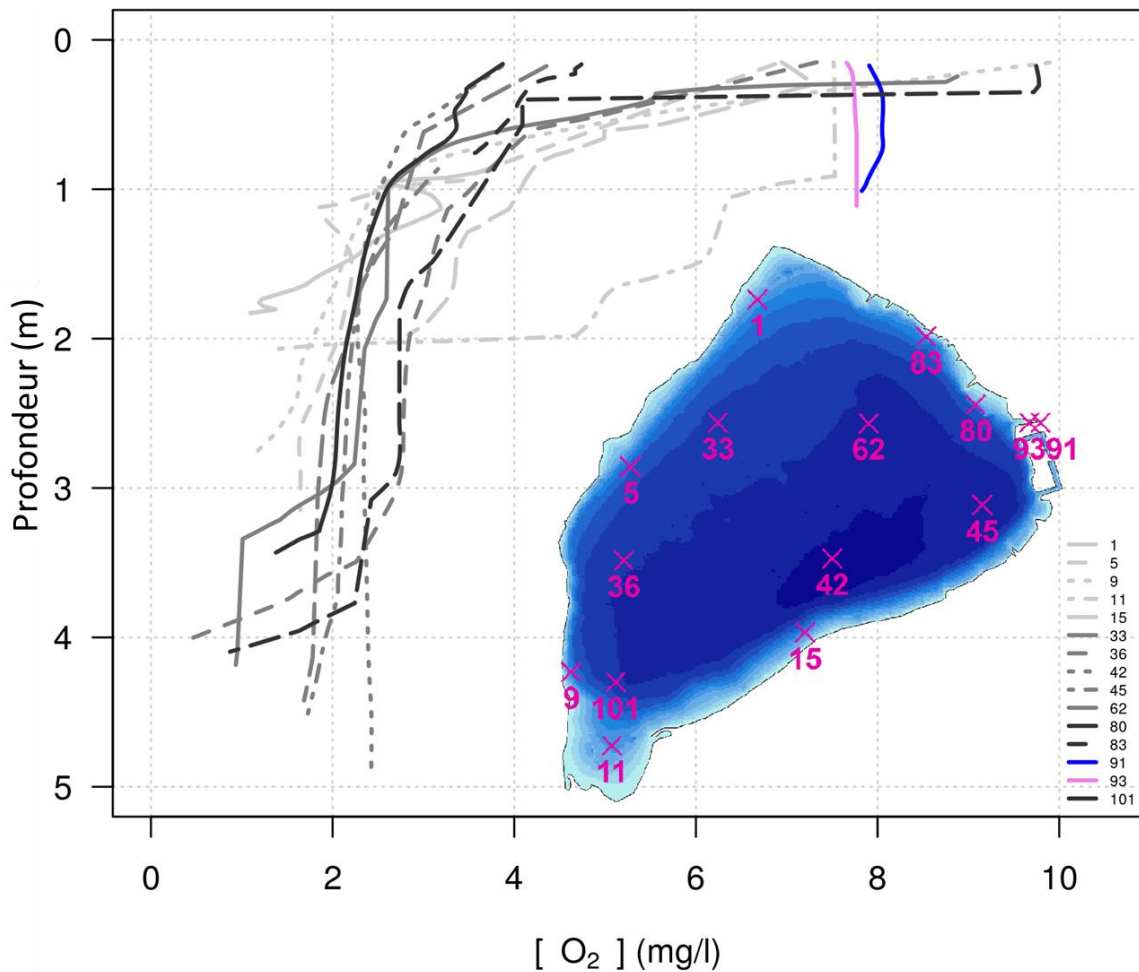


Figure 25 : Profils verticaux d'oxygène dissous en différents points de l'étang le 4 septembre 2019, soit quelques jours après le paroxysme de l'hypoxie sévère.

iv. Comportements grégaires

a. Hivernal

En synchronisant les positions de tous les silures et en animant leur trajectoires, nous avons identifié un comportement d'agrégation très marqué en hiver. La représentation de l'utilisation de l'espace en hiver montre que les silures se rassemblent chaque hiver à la même place (figure 26). Nous avons pu constater que tous les individus marqués pouvaient être localisés dans la zone d'agrégation à certains moments, ce qui suggère qu'une grande proportion de la population participe à ce regroupement. La zone de rassemblement principal ne présente pas de différence environnementale avec le reste de l'étang que ce soit au niveau température, oxygène dissous ou substrat. Le processus d'agrégation semble très lié aux températures et démarre lorsque la température de l'eau descend sous les 9°C. Durant les trois hivers froids (2017-2018, 2018-2019 et 2020-2021, figure 11), la zone d'agrégation est cantonnée à une seule même zone alors que lors de l'hiver doux 2019-2020 l'agrégation est moins marquée et s'étale sur deux zones (figure 26). Nous avons aussi pu montrer que les excursions hors de l'agrégation se faisaient préférentiellement de nuit et que les plus gros individus en faisaient plus souvent ; on peut supposer que leur métabolisme total plus élevé, simplement de par leur taille, nécessite de

s'alimenter en conséquence. Autre élément intéressant, il semblerait que certains individus arrivent chaque hiver systématiquement parmi les premiers sur le lieu d'agrégation et repartent en dernier, alors que d'autres, au contraire, arrivent tard et repartent tôt. Certains individus rechercheraient en quelque sorte des contacts sociaux. La fidélité à un même lieu d'agrégation plaide également dans le sens d'un évènement social (Wolf et al., 2007; Mourier et al., 2012).

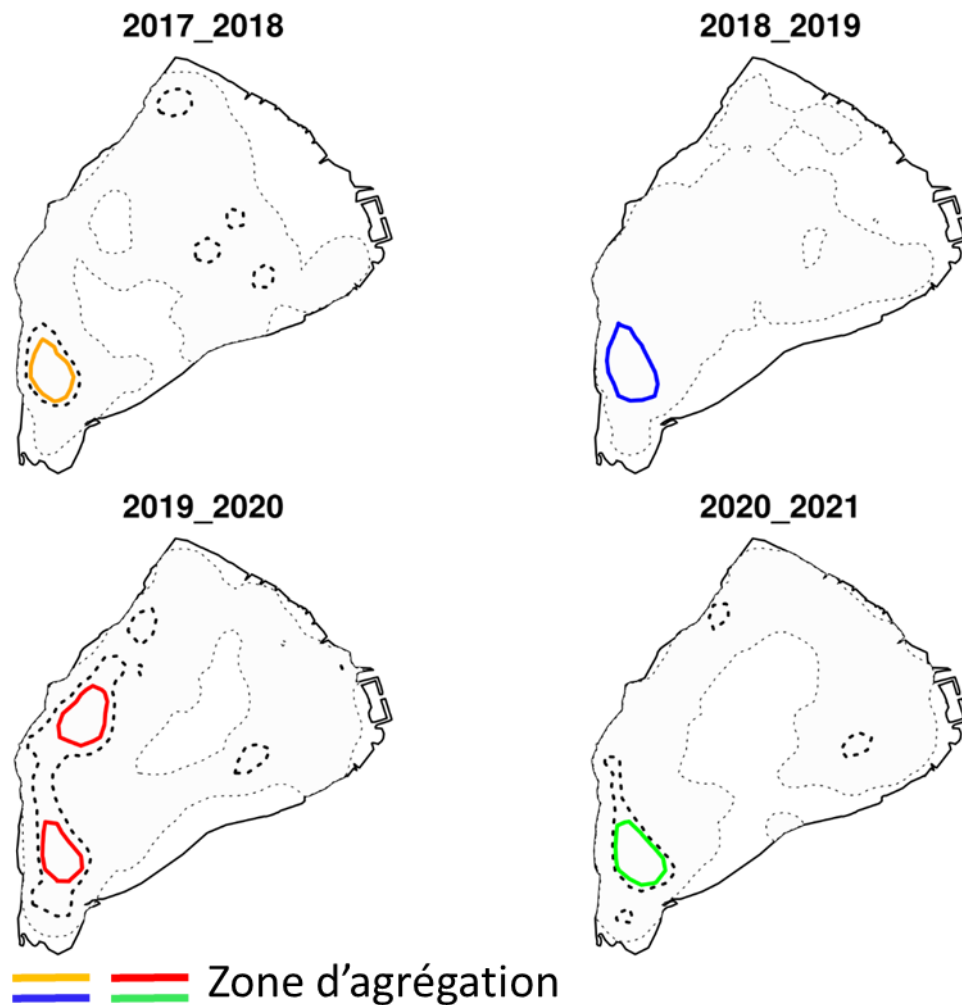


Figure 26 : Utilisation de l'espace par les silures sur la période 15 octobre-15 mars de 2017 à 2020. Le domaine vital 95% est représenté en gris pâle et le cœur d'activité à 50% délimité par des tiretés gras. La zone délimitée par le contour en couleur représente la zone d'utilisation à plus fort pourcentage entourant les zones d'agrégation visibles sur des vidéos préliminaires. Elle correspond aux pourcentages d'utilisation 35, 50, 30 et 40%, respectivement en 2017-2018, 2018-2019, 2019-2020 et 2020-2021.

b. Estival

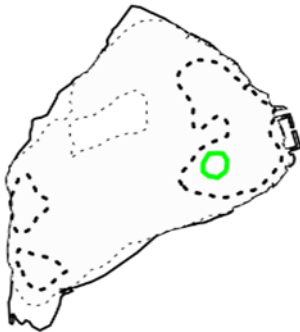
Mai-Août 2018, JOUR



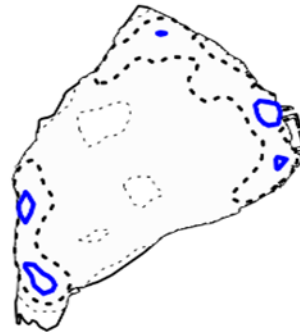
Mai-Août 201, NUIT



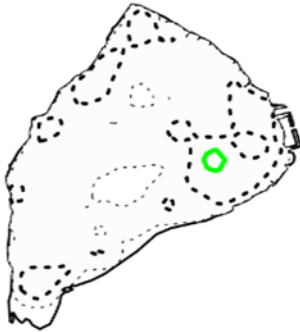
Mai-Août 2019, JOUR



Mai-Août 2019, NUIT



Mai-Août 2020, JOUR



Mai-Août 2020, NUIT

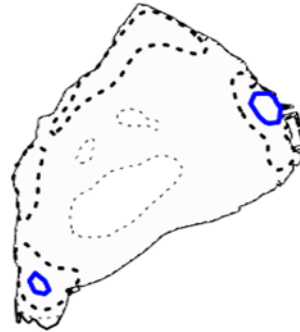


Figure 27 : Utilisation de l'espace par les silures sur la période mai-août de 2018 à 2020. Le domaine vital 95% est représenté en gris pâle et le cœur d'activité à 50% délimité par des tiretés gras. La zone délimitée par le contour en couleur représente la zone d'utilisation à plus fort pourcentage entourant la zone d'agrégation visible de jour sur des vidéos préliminaires. Elle correspond aux pourcentages d'utilisation 15, 10, et 10%, respectivement en 2018, 2019 et 2020.

Avec la même méthodologie que celle utilisée en hiver, nous avons mis en évidence un comportement d'agrégation en fin de printemps et début d'été (figure 27). Ces agrégations ont cependant des caractéristiques différentes des agrégations hivernales. Elles ont lieu au même endroit de l'étang chaque année mais différent du lieu d'agrégation hivernale. Elles sont aussi plus dynamiques, moins stables que les agrégations hivernales, les individus étant beaucoup plus actifs. Par ailleurs, elles n'apparaissent que de jour, les individus se dispersant de nuit tout en se rapprochant des berges. Elles ont plus précisément lieu entre mi-mai et fin juillet selon les années et semblent démarrer lorsque les températures dépassent 20°C. Les températures

auxquelles ces rassemblements se déroulent correspondent à ce qui est documenté de la période de reproduction de cette espèce mais ce comportement agrégatif n'a jamais été décrit et la reproduction est plutôt documentée de nuit. Proteau (REF): «La ponte a lieu quand la température du milieu atteint 20 à 24 °C (Shikhshabekov,1978 ; Horvath et al., 1984) et ne descend pas en dessous de 18 à 19 °C pendant 3 à 4 nuits consécutives. Celle-ci se produit la nuit, après une parade nuptiale au cours de laquelle le mâle entoure le corps de la femelle afin de favoriser l'expulsion des ovules (2 à 2,4 mm de diamètre) et leur fécondation. ». La compréhension de ce comportement nécessite cependant de plus amples études spécifiques.

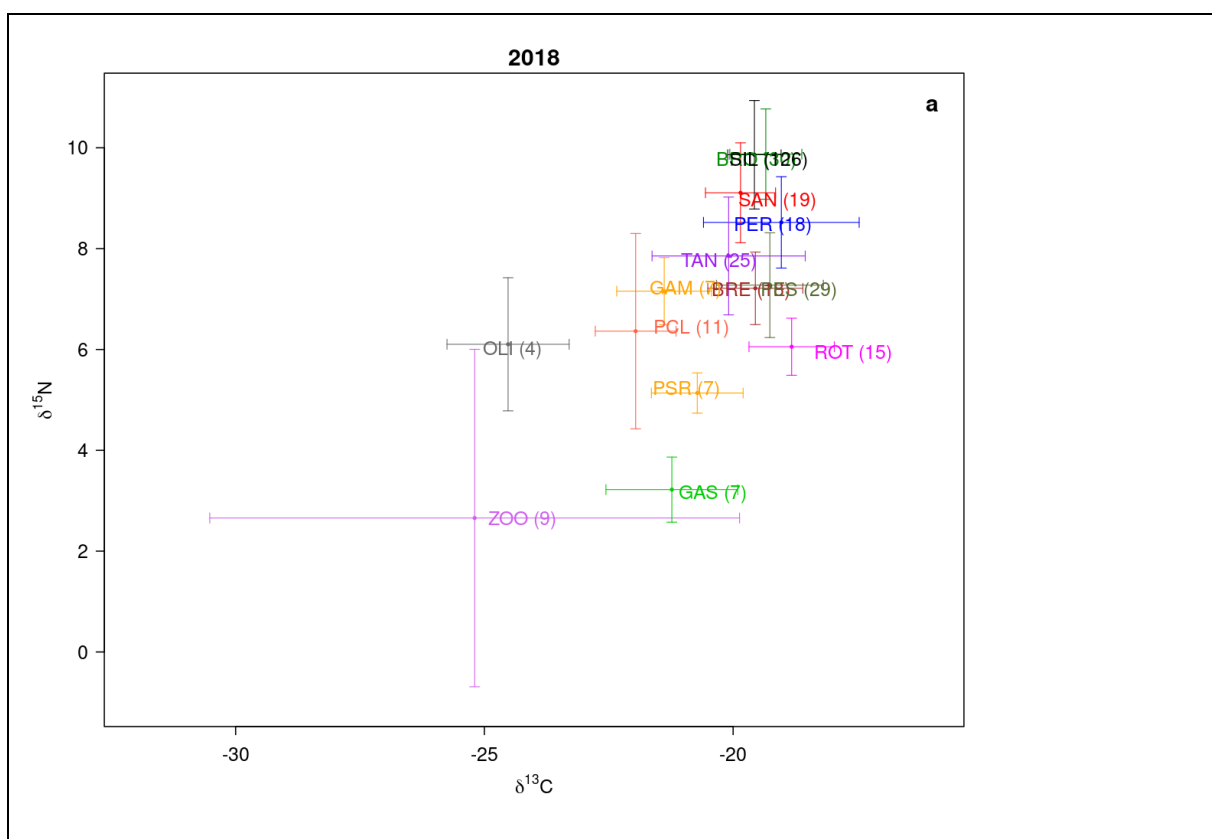
F. Niche trophique et régime alimentaire

i. Le réseau trophique de l'étang des Aulnes

La représentation des ratios isotopiques des différents taxons échantillonnés permet d'obtenir une image du réseau trophique de l'étang, en l'occurrence toutes tailles échantillonnées confondues (figure 28). A la base du réseau se trouvent le zooplancton, qui caractérise le compartiment pélagique, et les gastéropodes, utilisés comme lignes de base de la zone littorale. On constate d'ailleurs que les gastéropodes sont plus enrichis en ^{13}C que le zooplancton, soulignant la présence de ces deux principales sources d'énergie en plans d'eau (France, 1995). Les oligochètes, résidant dans le sédiment et indicateurs de la zone benthique, ont une position plus variable. Au-dessus de ces bases, se trouve la communauté piscicole ; plus les espèces de cette communauté sont piscivores, plus elles se trouvent au sommet du réseau, car l'enrichissement en ^{15}N croît avec les niveaux trophiques. Au-delà de ces caractéristiques classiques, bien que cet étang constitue un milieu relativement fermé, le réseau montre une grande variabilité d'une année sur l'autre et également des signatures atypiques. Par exemple en 2018, de façon surprenante, l'enrichissement en ^{13}C est plus fort pour les consommateurs secondaires et les prédateurs que pour la base littorale ($\sim -19\text{‰}$ pour la communauté piscicole et -21‰ pour les gastéropodes). En 2019, dans une moindre mesure cependant, le réseau est aussi enrichi en ^{13}C par rapport à 2020 (communauté piscicole à $\sim -21\text{‰}$ en 2019 contre $\sim -23\text{‰}$ en 2020). Parallèlement en 2020, le réseau est nettement enrichi en ^{15}N par rapport aux deux années précédentes ; de la base au sommet, les $\delta^{15}\text{N}$ vont de 6 à 12‰ contre 0 ou 2 à environ 10‰ respectivement en 2018 et 2019. En 2020, le *Gambusia* se positionne même quasiment au niveau trophique des plus grands prédateurs.

Par ailleurs, de nos observations de terrain, la couverture en macrophytes de l'étang varie selon les années, avec des années où les macrophytes sont présents sur une large partie de l'étang, favorisés par la faible profondeur de l'étang, et d'autres où ils ne prospèrent guère et où le phytoplancton domine. Cela peut modifier significativement les ressources de base et impacter tout le réseau trophique (Sagrario et al., 2018; Xu et al., 2019; Mao et al., 2021; Stewart et al., 2021). En cas de dominance des macrophytes, les réseaux sont enrichis en ^{13}C comparativement aux réseaux dans lesquels les algues dominent et qui sont appauvris en ^{13}C et enrichis en ^{15}N (Sagrario et al., 2018; Xu et al., 2019; Mao et al., 2021). Cette situation correspond relativement bien à ce qui est observé ici. A défaut d'observations quantitatives directes, la couverture macrophytique peut être appréciée par le rendement du dispositif de télémétrie, typiquement l'évolution du nombre de positions enregistrées pour les émetteurs de référence disposés dans

l'étang (figure 2). Comme les macrophytes constituent une barrière physique à la propagation du signal acoustique (Thiemer et al., 2022), plus cette couverture sera dense, plus le nombre de positions sera faible. La figure 29 représente ce rendement. Au-delà de l'aspect bruité de la courbe, qui intègre entre autres les variations environnementales, les changements du nombre d'émetteurs dans l'étang liés aux différentes campagnes de marquage, les changements de puissance des émetteurs de synchronisation entre hiver/été, deux périodes de très faible rendement apparaissent de mai à fin septembre 2018 et en juin-juillet 2019 mais aucune en 2020. Ces observations confortent nos observations de terrain qui rapportaient une forte couverture macrophytique en 2018, moyenne en 2019 et beaucoup plus faible en 2020. Les oscillations de l'étang entre état dominé par les macrophytes et état dominé par les algues retentissent donc sur l'ensemble du réseau trophique. D'autres recherches seraient utiles pour éclairer les processus liés aux changements d'habitats que ces différents états engendrent et à leurs conséquences sur l'activité et l'utilisation de l'espace par les prédateurs et leurs interactions avec les proies (e.g. Skov et al., 2002; Skov & Koed, 2004; Lund et al., 2010). Cela peut potentiellement impacter l'intensité du partitionnement des ressources entre les prédateurs (Hughes & Grabowski, 2006). On peut par exemple imaginer que les années à macrophytes seraient favorables au brochet qui affectionne les habitats végétalisés (Chapman & Mackay, 1984; Craig, 1996; Jepsen et al., 2001).



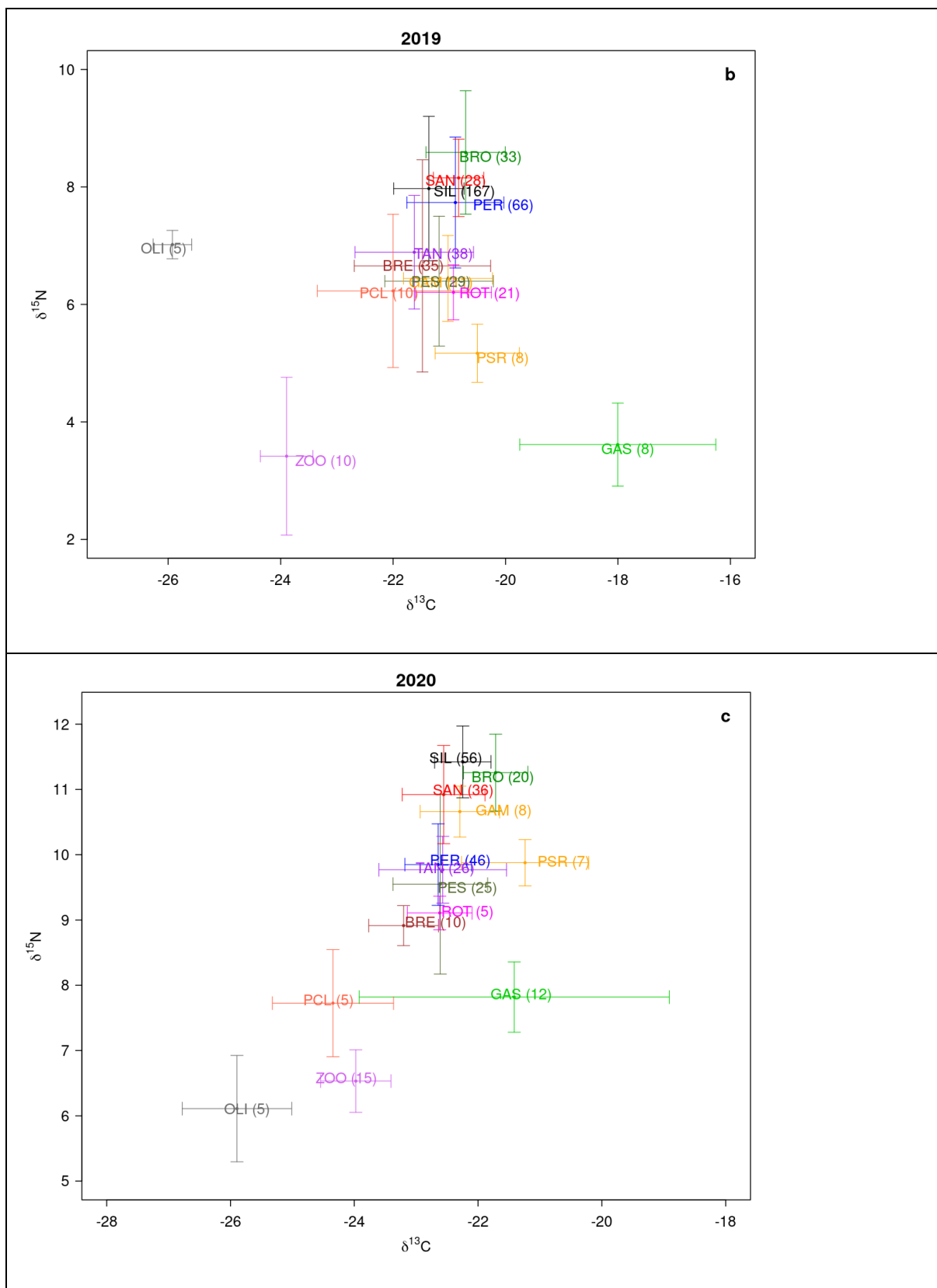


Figure 28 : Réseau trophique de l'étang des Aulnes représenté dans l'espace isotopique $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$. En plus des taxons les plus abondants du tableau 5, sont représentées les bases du réseau à savoir les gastéropodes (GAS comprenant les espèces Radix et Physa représentant la base littorale du réseau), le zooplancton (ZOO, représentant la base pélagique) et les Oligochètes

(OLI, issus du sédiment, représentant la zone benthique). Les chiffres entre parenthèses figurant à côté du label précisant le taxon considéré correspondent à l'effectif pris en compte. Les segments horizontaux et verticaux ont une amplitude de deux écarts-types, calculés sur les individus, et leur intersection correspond à la moyenne.

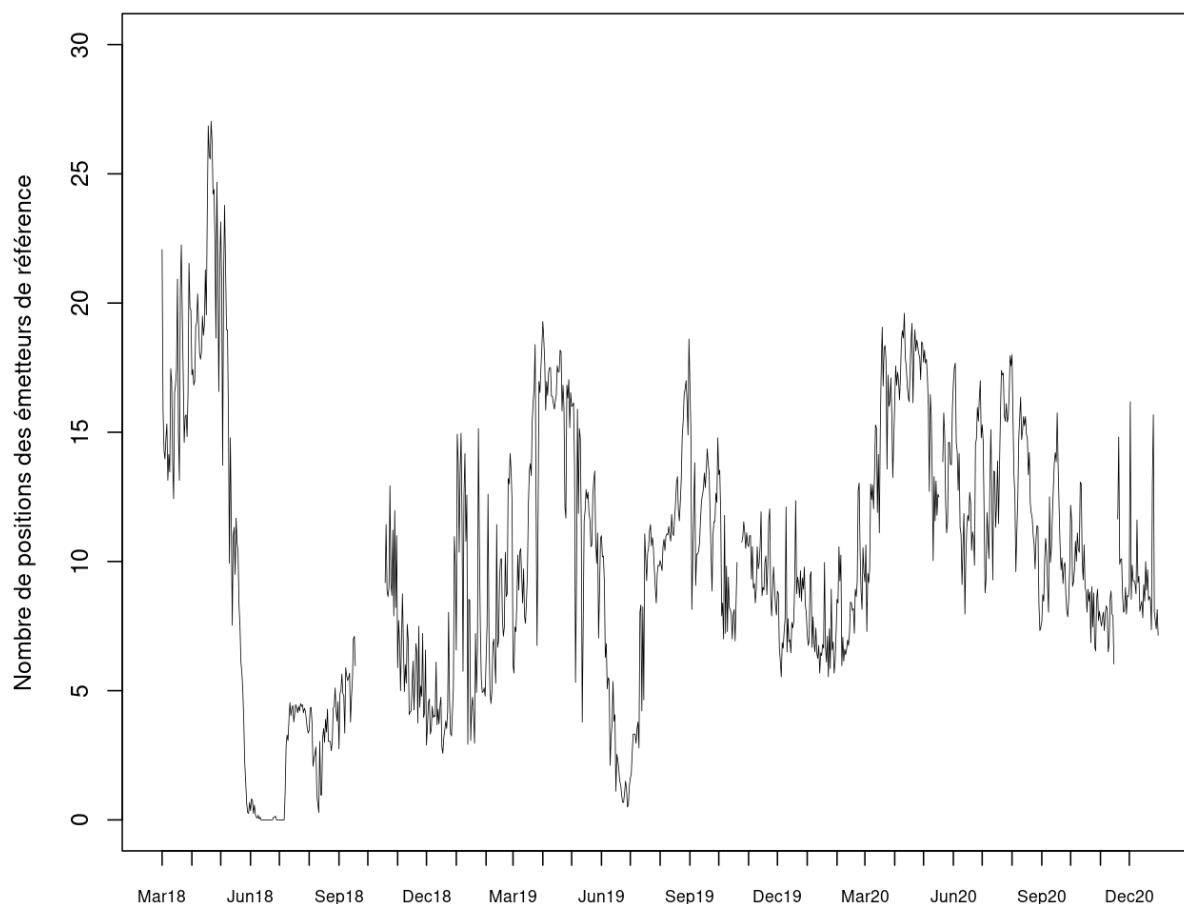


Figure 29 : Nombre moyen quotidien de positions restituées des 7 émetteurs acoustiques de référence (voir figure 2) sur la période mars 2018 - décembre 2020. Le signal a été lissé pour plus de lisibilité. Les trous dans la série correspondent aux périodes auxquelles les hydrophones ont été retirés de l'étang pour en décharger les données ou ne pas interférer avec des pêches au filet.

ii. Niche trophique des prédateurs juvéniles

La communauté de prédateurs juvéniles étant très bien représentée (figure 21), nous avons étudié les variations interannuelles de la niche trophique de cette communauté, de sorte à appréhender le degré de compétition entre ces stades critiques dont la croissance détermine les recrutements futurs (Miller et al., 1988). Plus les individus d'une même espèce auront des régimes alimentaires différents, plus la taille de la niche de l'espèce sera grande. La figure 30 montre une grande variabilité de la taille de niche d'une année sur l'autre sans schéma interspécifique commun. En 2018, la perche occupait une niche de taille plus importante que sandre et silure, alors que le brochet arborait une niche de taille intermédiaire. En 2019, les

niches apparaissaient de tailles relativement restreintes et similaires entre espèces. En 2020, le sandre occupait une très grande niche.

Le silure montrait la niche la plus stable au cours de ces trois années alors que la perche avait une niche variant considérablement. La niche du brochet variait également beaucoup au cours des années, dans une moindre mesure cependant. Le sandre occupait une niche de taille similaire en 2018 et 2019 et bien plus grande en 2020.

A la lueur de la figure 21, il apparaît que, très souvent, quand une espèce est abondante, sa niche apparaît plus étendue ; c'est notamment le cas pour brochet et perche en 2018 et sandre en 2020. Cette extension correspond à un spectre de ressources plus large utilisé différemment par les individus et s'interprète comme un moyen de limiter la compétition intraspécifique (Svanbäck & Bolnick, 2007; Araújo et al., 2011). Cependant, de façon inattendue, cette extension n'a pas été observée pour le silure qui, en 2019, a vu son abondance croître considérablement sans élargissement de sa niche. Ces résultats vont relativement à l'encontre de ce qui a été montré sur les adultes dont le régime opportuniste généraliste s'accompagne d'une niche large (Vejřík et al., 2017; Vagnon et al., 2022a). Cela pourrait malgré tout signer un régime généraliste : tous les individus s'alimenteraient d'un même panel de ressources très diverses dont la signature isotopique moyenne serait au final proche (Bolnick et al., 2003; Stewart et al., 2021).

Enfin, les tests statistiques (Permanova) témoignaient de niches ségréguées entre espèces au sein d'une année, c'est-à-dire de niches peu chevauchantes. Cette relative divergence de niches est un moyen de limiter la compétition interspécifique (Bašić et al., 2019).

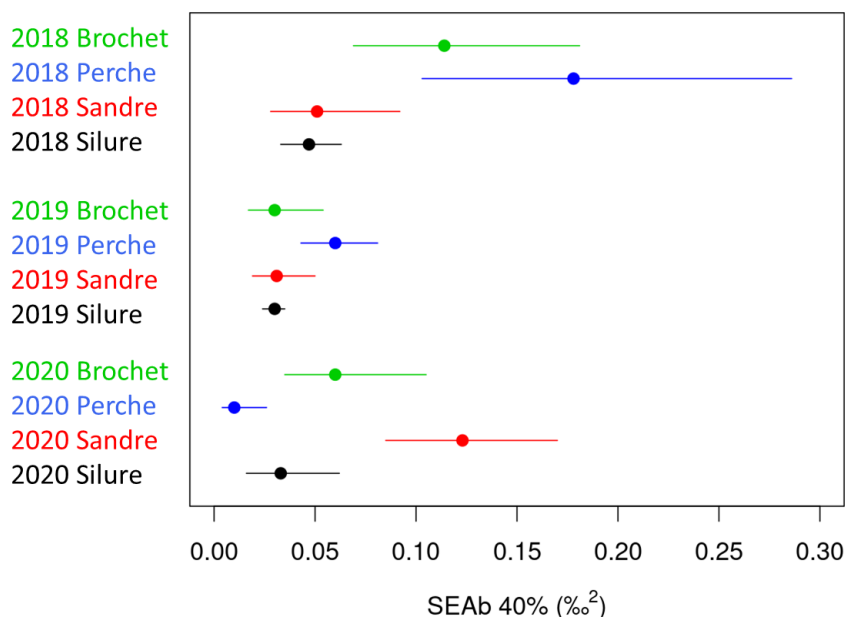


Figure 30 : Taille de la niche trophique (cœur de niche, aire de l'ellipse standard 40% dans l'espace Position trophique-Contribution littorale) des prédateurs juvéniles de 2018 à 2020. La pastille donne la taille moyenne et le segment son intervalle de confiance à 95% (estimations bayésiennes).

iii. Variations ontogéniques de la position trophique du silure

Afin d'étudier l'évolution de la position trophique du silure selon son stade de maturité, approximé par sa taille, la position de chacun des individus échantillonnés pour l'estimation

des isotopes stables a été représentée sur la figure 31. Les individus ont été répartis en différentes classes de taille (Table 7).

	Petits	Moyens	Grands	XL
	≤ 350 mm	[350; 600 mm]	[600; 1100 mm]	> 1100 mm
2018	41	16	66	8
2019	111	18	30	9
2020	9	22	22	3

Table 7 : Effectifs annuels de silures sur lesquels les ratios d'isotopes stables ont été estimés.

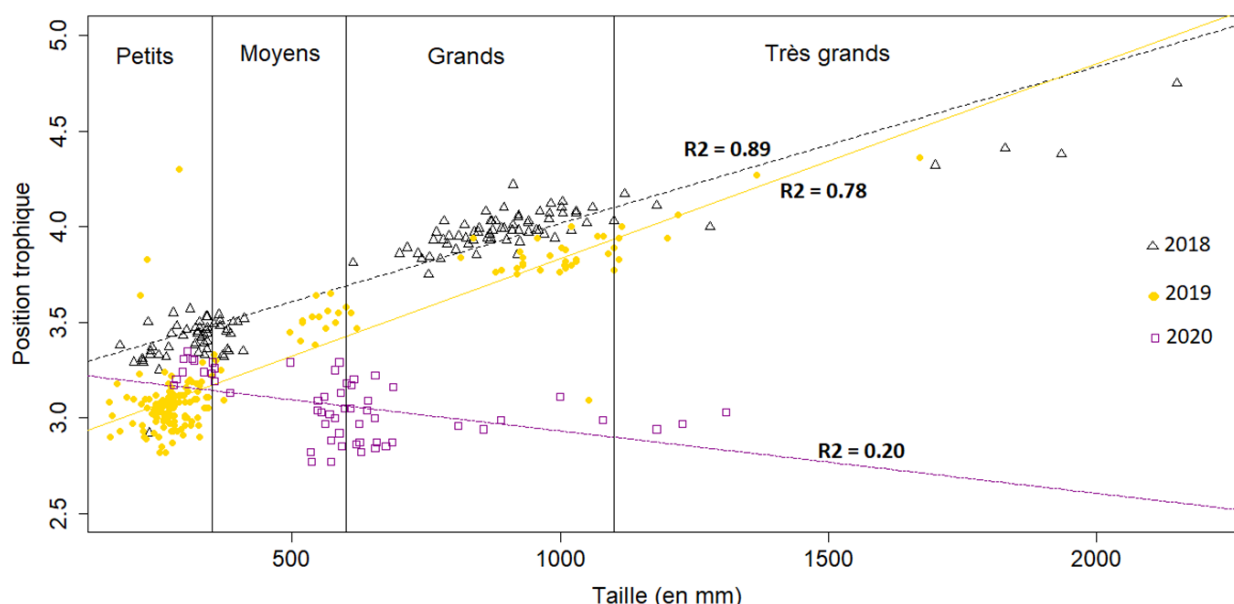


Figure 31 : Position trophique des silures en fonction de leur taille au cours des années 2018 à 2020. Les trois droites représentées sont les droites de régression par année. Les coefficients de corrélation R^2 quantifient la force du lien linéaire ; ils sont tous trois statistiquement significatifs.

En 2018 et 2019, on retrouve la relation assez classique de l'augmentation linéaire de la position trophique avec la taille des individus (e.g. Syväranta et al., 2010; Linzmaier et al., 2018; Vašek et al., 2018). La position trophique qui augmente est révélatrice d'un régime qui s'appuie sur des organismes dont la position dans le réseau trophique est de plus en plus élevée, c'est-à-dire un régime qui devient de plus en plus piscivore.

En 2020, apparaît une signature très inhabituelle qui est la baisse, certes faible mais statistiquement significative, de la position trophique avec la taille. C'est à relativiser dû au faible nombre de silures de taille supérieure à 1m en 2020, mais la tendance apparaît déjà nettement entre les petits et les moyens. Il est intéressant de mentionner que cela était également le cas pour le brochet en 2020, autre prédateur pour lequel un nombre significatif d'adultes avait

été capturé. Nous tenterons de donner quelques explications à ce signal dans ce qui suit avec l'étude du régime alimentaire.

iv. Estimation du régime alimentaire du silure

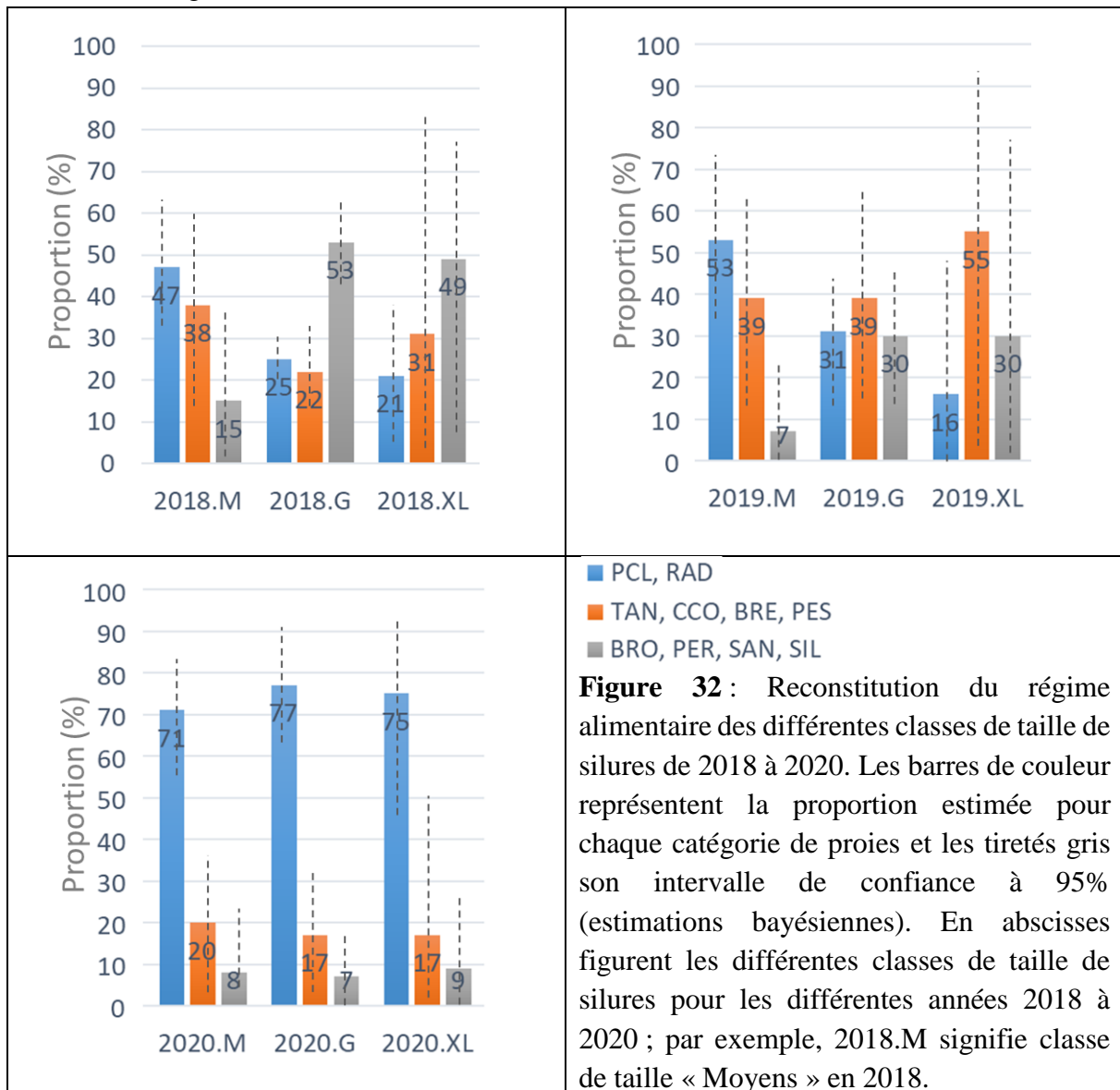
A partir des signatures isotopiques d'un prédateur et de celles de ses proies, il est possible de reconstruire son régime alimentaire (Parnell et al., 2010; Stock et al., 2018). Le modèle retourne ainsi une estimation de la contribution respective de chacune des catégories de proies au régime du silure (et un intervalle de confiance associé). Cela nécessite que le panel de proies proposé à l'entrée du modèle soit en bonne adéquation avec la réalité. D'où l'intérêt des contenus stomachaux, que nous avons malheureusement peu échantillonnés car les individus piégés dans les verveux avaient le temps de se gaver de proies très faciles à prédater et non forcément représentatives de ce qui se passe naturellement dans le milieu. Nous nous sommes ici basés sur la littérature (Carol et al., 2009; Guillerault et al., 2015; Djait et al., 2019) et quelques contenus stomachaux d'individus pêchés à la ligne pour choisir les proies parmi les espèces les plus représentées dans l'étang, en tenant compte du fait que certaines espèces avaient des signatures très similaires (et sont donc non distinguables par le modèle). Les proies ont été séparées en 3 grands groupes : l'un composé de macro-invertébrés représentés par Ecrevisses de Louisiane (PCL) et gastéropodes Radix (RAD), un autre composé de consommateurs tels que tanche (TAN), carpe commune (CCO), brème commune (BRE) et perche soleil (PES) et enfin un autre composé des plus grandes espèces prédatrices avec brochet (BRO), sandre (SAN), perche commune (PER) et silure (SIL). Un seuil de taille maximale de la proie par rapport au prédateur a été mis pour éviter des aberrations mais ce seuil reste relativement élevé (Table 8) ; Vejřík et al. (2017) ont montré, sur des silures adultes, que le ratio de taille proie/silure pouvait atteindre 0,57. Ce modèle n'a pas été tourné pour les petits silures (0+ de l'année) car l'échantillonnage du réseau trophique n'a pas été ciblé sur les proies de ces individus-là.

	M	G	XL
Silure	[350; 600 mm]	[600; 1100 mm]	> 1100 mm
Proies	≤ 300 mm	≤ 550 mm	≤ 800 mm

Table 8 : Taille des proies prises en compte dans l'estimation du régime alimentaire du silure en fonction de la taille de ce dernier.

La composition du régime alimentaire restituée par le modèle est exposée en figure 32 ; ce régime correspond ici aux mois d'été (juillet à septembre), dans la mesure où les tissus prélevés pour les analyses isotopiques ont un turn-over d'environ 3 mois. Globalement, le premier élément important à décrire est la large amplitude des intervalles de confiance qui signifie que les valeurs estimées revêtent une grande part d'incertitude. En 2018, les silures M ont un régime composé quasiment à part égale d'invertébrés et de poissons. Pour les G et XL, la part de piscivorie avoisine voire dépasse les 75%, avec une part importante de la catégorie « prédateurs » ; la piscivorie augmente avec la taille, mais les invertébrés contribuent de façon importante au régime. En 2019, le régime est relativement similaire, excepté que la part des

« prédateurs » dans les proies piscicoles est moindre (30% pour les G et pour les XL). L'abondance moindre des prédateurs cette année-là (figure 20) explique sans doute en partie cela. L'année 2020 ressort comme complètement atypique avec non seulement les 3 classes de taille qui ont des régimes similaires mais surtout composés à plus de 70% de la catégorie « invertébrés », la part de prédateurs chutant à moins de 10%. Si globalement les incertitudes sur les proportions estimées sont grandes, cette tendance à un régime majoritairement composé de la catégorie « invertébrés » en 2020 est quant à elle très nette. En 2020, le stock de cyprinidés, notamment les brèmes, s'est effectivement effondré (figure 20). Les prédateurs étaient représentés pour $\frac{3}{4}$ de sandres et $\frac{1}{4}$ de perches ; le sandre, qui est principalement actif de nuit comme le silure, n'est peut-être pas une proie idéale pour le silure. En 2020, la communauté piscicole était moins abondante que les années précédentes (figure 20) et nous avons l'impression d'avoir capturé de nombreuses écrevisses (nous n'avons malheureusement pas de CPUE pour ce taxon). Ces résultats semblent montrer que le silure adapte son régime à la communauté présente et en tout cas ne cible pas un type de proies en particulier, ce qui tend à corroborer les résultats d'autres études qualifiant le silure de généraliste-opportuniste (Vejřík et al., 2017; Vagnon et al., 2022a).



5. Conclusions et perspectives

A. Habitats et physico-chimie

La présence de la roselière sur tout le pourtour de l'étang offre une relativement bonne richesse d'habitats littoraux favorables aux stades juvéniles ou petites espèces notamment. Le brochet en tire également fort probablement bénéfice, quoique la roselière peut devenir très dense en certains secteurs. Sa vitesse de progression est sans doute à suivre, d'autant qu'un régime hydrologique favorable à son extension a été adopté depuis 2014.

Les analyses physico-chimiques saisonnières de l'eau ont confirmé un milieu plutôt riche en nutriments, qualifié de méso-eutrophe à eutrophe lors des campagnes DCE. Le suivi en continu et sur plusieurs années de paramètres cruciaux comme la température et l'oxygène dissous a démontré un intérêt majeur ; par exemple, il a permis de comprendre la mortalité piscicole rencontrée en août 2019 en capturant toute la dynamique de l'anoxie et son ampleur verticale. Corrélé aux analyses d'eau estivales correspondantes, il a permis de bien en interpréter la teneur. Ces suivis continus permettent aussi de capturer finement la variabilité inter-annuelle, comme le chauffage printanier et le refroidissement hivernal plus ou moins précoces et marqués selon les années. L'ensemble de ces facteurs impactent la communauté piscicole et contribuent à en expliquer la dynamique, comme cet épisode d'anoxie qui semble avoir été délétère pour la population de sandre et sans la connaissance duquel l'hypothèse plausible de cet effondrement ne pourrait être avancée.

Nos résultats ont aussi montré que l'anoxie estivale à proximité du fond était récurrente. Sous certaines conditions, et grâce au stock de phosphore piégé dans le sédiment, le phénomène peut s'emballer et se propager à toute la colonne d'eau, comme en 2019. Ce relargage du phosphore piégé dans les sédiments mérite sans doute une attention particulière. Dans le contexte du changement climatique, avec des températures qui vont crescendo, on peut penser que les conditions nécessaires à ce type d'évènement se rencontreront plus fréquemment. Bien que particulièrement résistants aux faibles teneurs en oxygène, le comportement des silures a été affecté par l'épisode d'hypoxie sévère et ceux-ci ont trouvé refuge près de la principale zone d'arrivée d'eau dans l'étang. Maintenir voire agrandir cette zone ou la répliquer en d'autres endroits pourrait permettre de tamponner les effets de tels épisodes, malgré tout relativement courts, sur la communauté piscicole.

Nos résultats supportent aussi l'existence de différents états possibles de l'étang, oscillant selon les années entre un état dominé par les macrophytes et un état dominé par le phytoplancton, avec des répercussions marquées sur le réseau trophique. Il serait particulièrement intéressant d'appréhender les mécanismes de cette bascule dans un état ou un autre et les facteurs la contrôlant. Cela affecte la base du réseau, le phytoplancton notamment, et donc par effet cascade tout le réseau trophique. En mesurer les effets sur les comportements et les préférences d'habitats des différentes espèces piscicoles apparaît également intéressant car on peut supposer que ces variations dans les habitats disponibles (étang peu profond envahi de macrophytes ou non) vont impacter les relations entre espèces.

B. La communauté piscicole et le silure

La communauté piscicole apparaît plutôt riche, notamment en prédateurs dont les effectifs sont dominés par les juvéniles de l'année. Ceux-ci montrent cependant une forte variabilité inter-annuelle, en tout cas lors de ces échantillonnages de début d'automne, avec une certaine alternance dans les espèces les plus abondantes, très probablement liée aux variations environnementales. Les bonnes années permettent aux espèces de passer les mauvaises et ainsi de coexister sur le long terme (Chesson & Warner, 1981; Chesson, 1994). Les ressources de l'étang semblent également suffisamment abondantes pour permettre à ces différentes populations de prédateurs juvéniles de disjoindre leurs niches trophiques pour limiter la compétition interspécifique et ainsi croître de façon optimale. De même, lorsqu'une cohorte est particulièrement abondante, les ressources apparaissent suffisantes pour permettre à la population d'élargir sa niche et ainsi limiter la compétition intraspécifique. Les mécanismes de limitation de la compétition inter et intraspécifique mis en évidence permettent à ces espèces de coexister (Chesson, 2000; Chesson, 2018).

Concernant plus précisément le silure, nos résultats vont dans le sens de ce qui est documenté sur cette espèce à savoir un régime généraliste qui reflète la composition de la communauté. Ainsi, même si l'adulte occupe la position trophique d'un super-prédateur, il ne semble pas cibler d'espèce en particulier.

L'analyse des rythmes d'activité et de l'utilisation de l'espace par le silure (adultes et subadultes en l'occurrence) a confirmé certaines informations déjà connues et en a apporté de nouvelles. L'activité nocturne est prépondérante, avec un pic au crépuscule, mais le silure n'est pas totalement inactif en journée. Par ailleurs, deux grandes périodes de regroupement ont été identifiées, chacune en une zone particulière mais identique chaque année. Un rassemblement hivernal qui concerne la quasi-totalité de la population dure 1,5 à 2 mois quand les températures passent sous les 9°C. En fin de printemps-début d'été, lorsque les températures dépassent 20°C, les silures se rassemblent également vers la zone la plus profonde de l'étang durant un mois environ, mais seulement de jour et tout en restant beaucoup plus actifs ; par ailleurs, ce rassemblement semble concerner moins d'individus simultanément en comparaison du regroupement hivernal. Ce comportement pourrait être lié à la reproduction, la période étant a priori favorable, mais nécessite d'être confirmé car ce comportement n'a jamais été évoqué dans la littérature. De manière générale, la reproduction de cette espèce mériterait de plus amples études, ne serait-ce que pour mieux appréhender la dynamique de population.

C. Autres perspectives

La communauté piscicole a montré de fortes variations durant ces années d'échantillonnage, témoignant de l'intérêt d'un suivi de longue durée. Certains signaux restent cependant inexplicables, comme par exemple l'effondrement du stock de brèmes en 2020, après 3 années lors desquelles cette population dominait largement la communauté. Cela impacte l'ensemble du réseau dans la mesure où ce poisson fourrage fait alors défaut aux prédateurs, dont on a vu que le régime était affecté. Un suivi régulier de la communauté piscicole, encore une fois sur le long terme, serait donc intéressant à mettre en place. La présence du goujon asiatique porteur

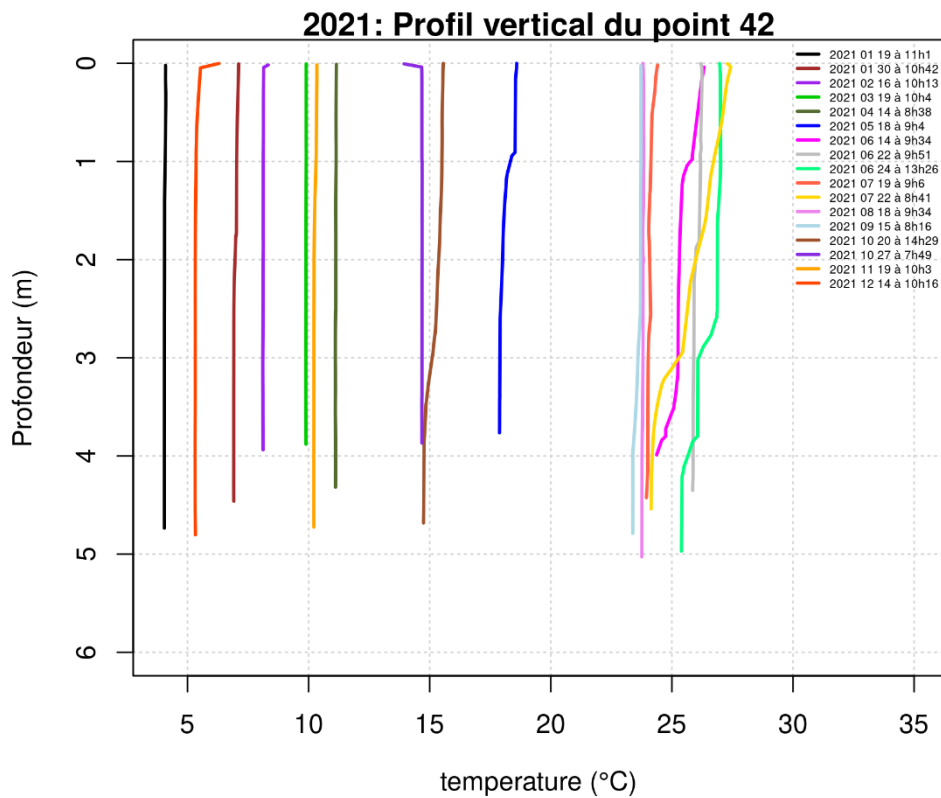
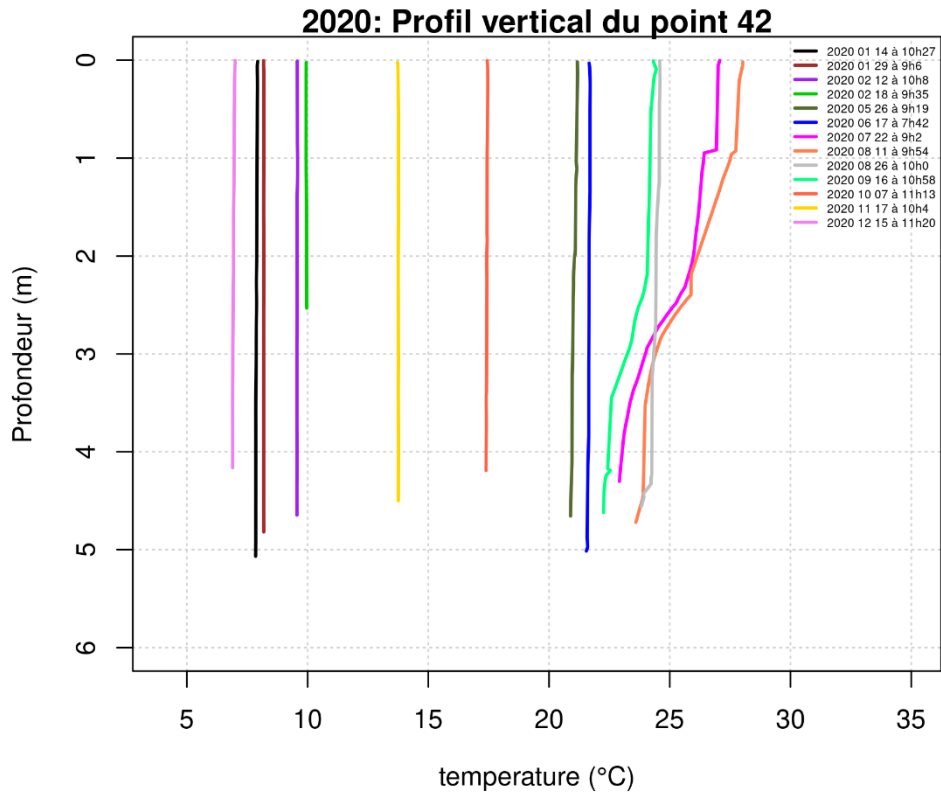
sain de l'agent rosette dont la présence est avérée en Camargue pourrait justifier de rechercher la présence éventuelle de cet agent qui décime les populations (Gozlan, 2019).

Plus précisément aussi sur ce suivi de la communauté piscicole, en lien avec ce qui a été dit sur la reproduction du silure, un focus sur la reproduction des espèces carnassières et la croissance des juvéniles, incluant l'analyse de leur régime alimentaire, apporterait des connaissances utiles. Décrypter les facteurs qui dictent la force des cohortes de juvéniles (ressources versus facteurs environnementaux) et ses variations annuelles contribuerait à la projection de scénarios de dynamique de population dans le contexte de réchauffement climatique. Concernant spécifiquement le silure, lors du présent projet nous avons échantillonné l'ADN des spécimens capturés ; l'exploitation de ces données permettrait d'accéder à une estimation du nombre de familles, notamment à partir de l'abondante cohorte de juvéniles 2019.

En lien avec cette dynamique de population, l'étude des tenants et aboutissants du regroupement hivernal de cyprinidés et percidés aux arrivées d'eau dans l'étang, qui entraîne souvent de fortes mortalités, liées, semble-t-il d'après quelques mesures que nous avons pu faire, à la forte concentration d'individus au même endroit qui vont consommer l'oxygène dissous et rendre le milieu hypoxique, serait également un sujet utile pour la gestion piscicole de l'étang.

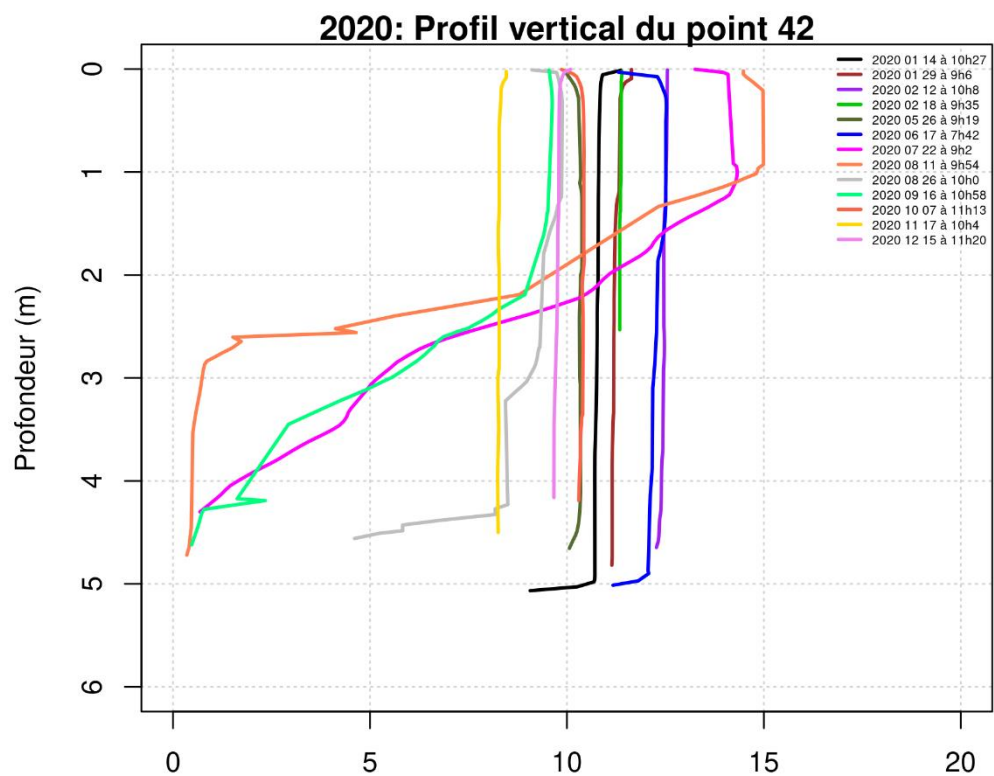
ANNEXES

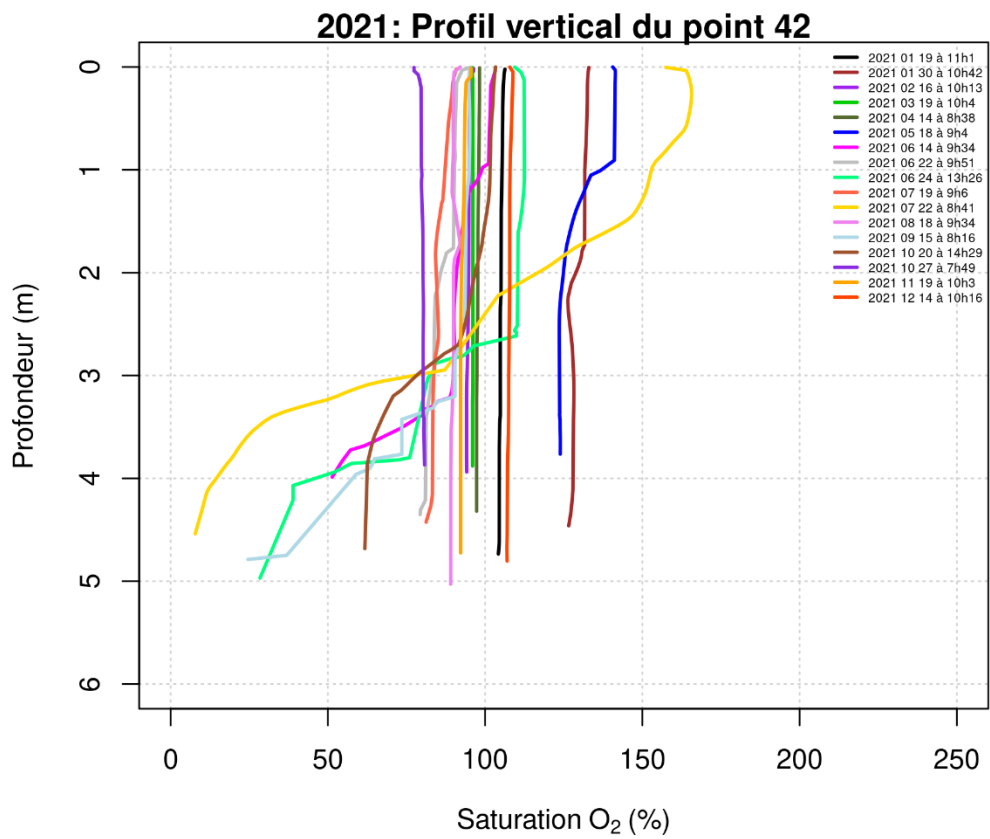
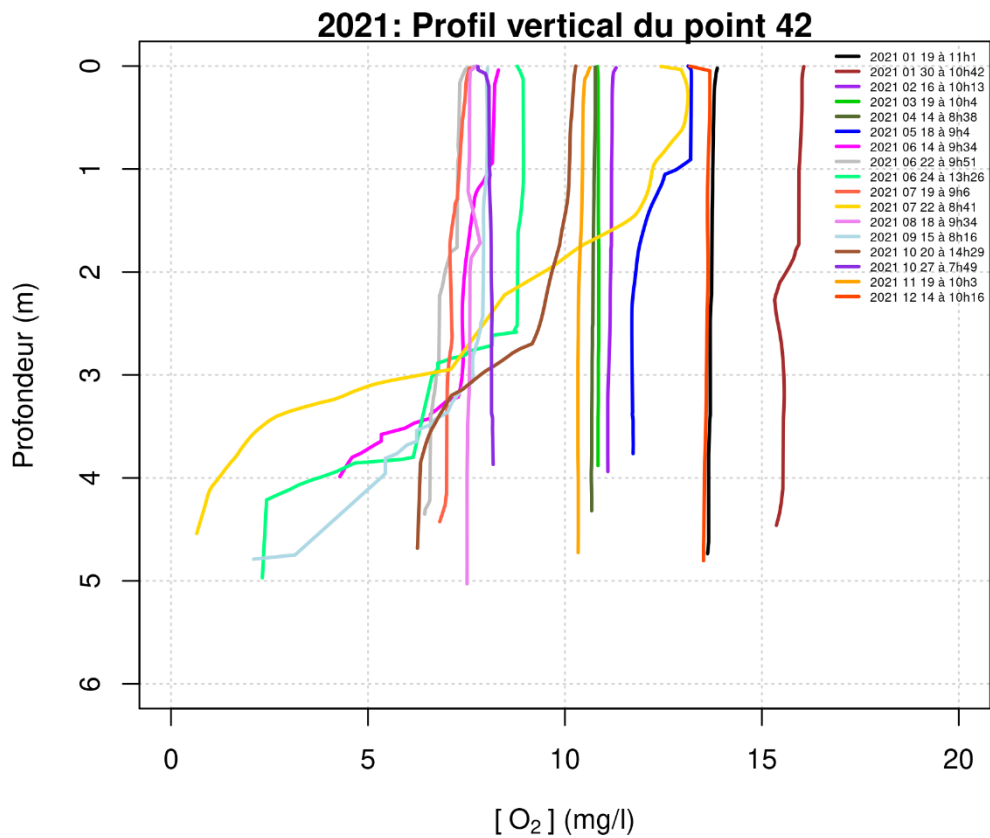
Annexe 1 : Profils verticaux mensuels (en 2020 et 2021) de température au point le plus profond réalisés avec une sonde multi-paramètre.



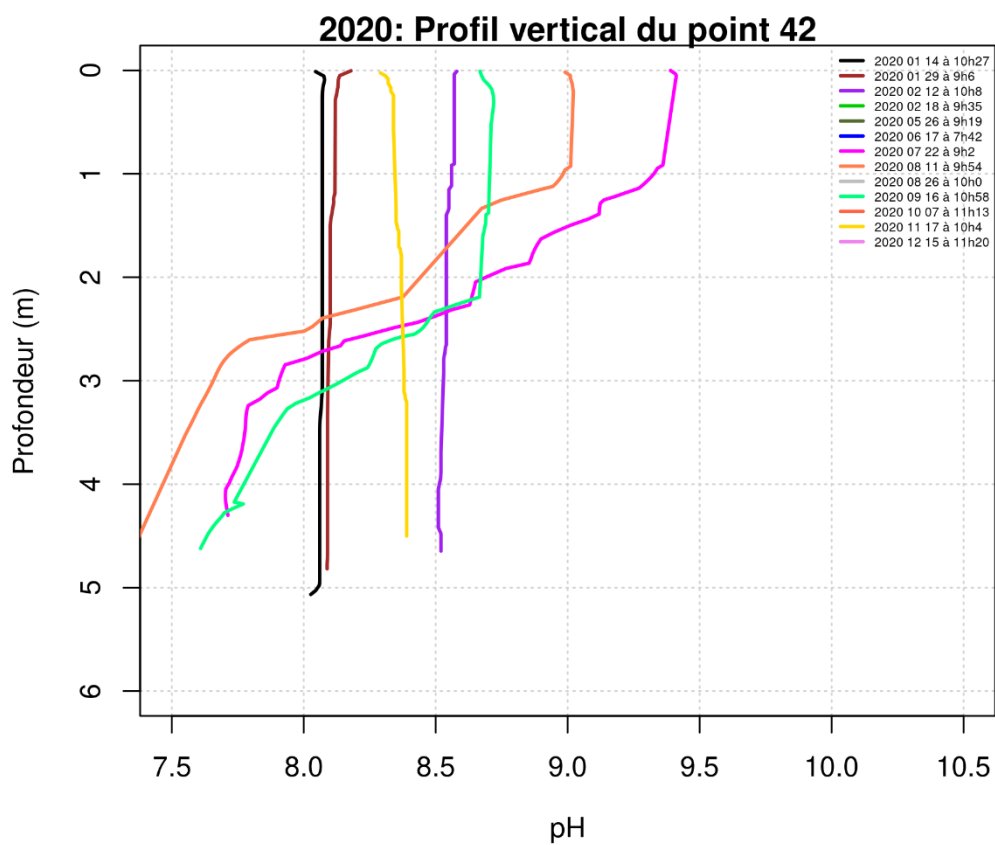
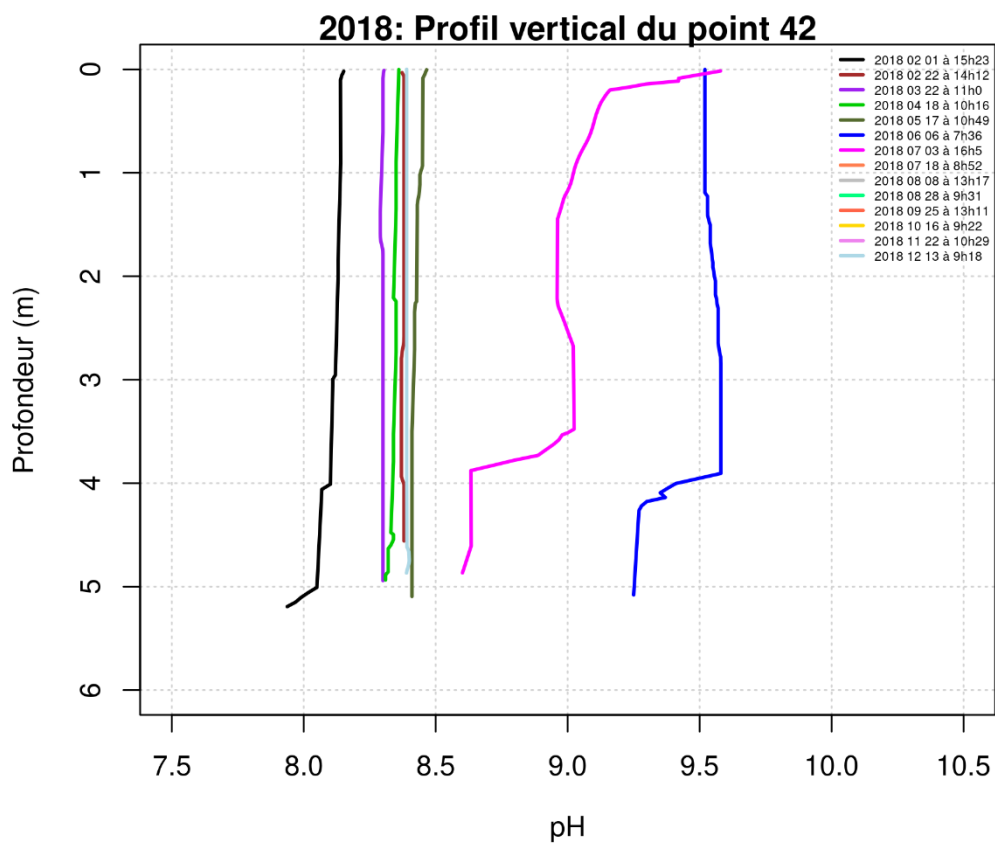
Les profils sont globalement homogènes sur la verticale, sauf en été où l'on voit la stratification en place avec des eaux chaudes surplombant des eaux plus fraîches de quelques degrés dans la moitié inférieure (11/08/2020, 16/09/2020). Les eaux sont cependant régulièrement homogénéisées par le mistral principalement ; par exemple le 26/08/2020, entre les deux dates sus-citées, la température est homogène sur toute la colonne d'eau. En 2021, le mois de juin a été particulièrement chaud, alors que l'été plutôt moins que ces dernières années et la stratification moins prononcée en conséquence également.

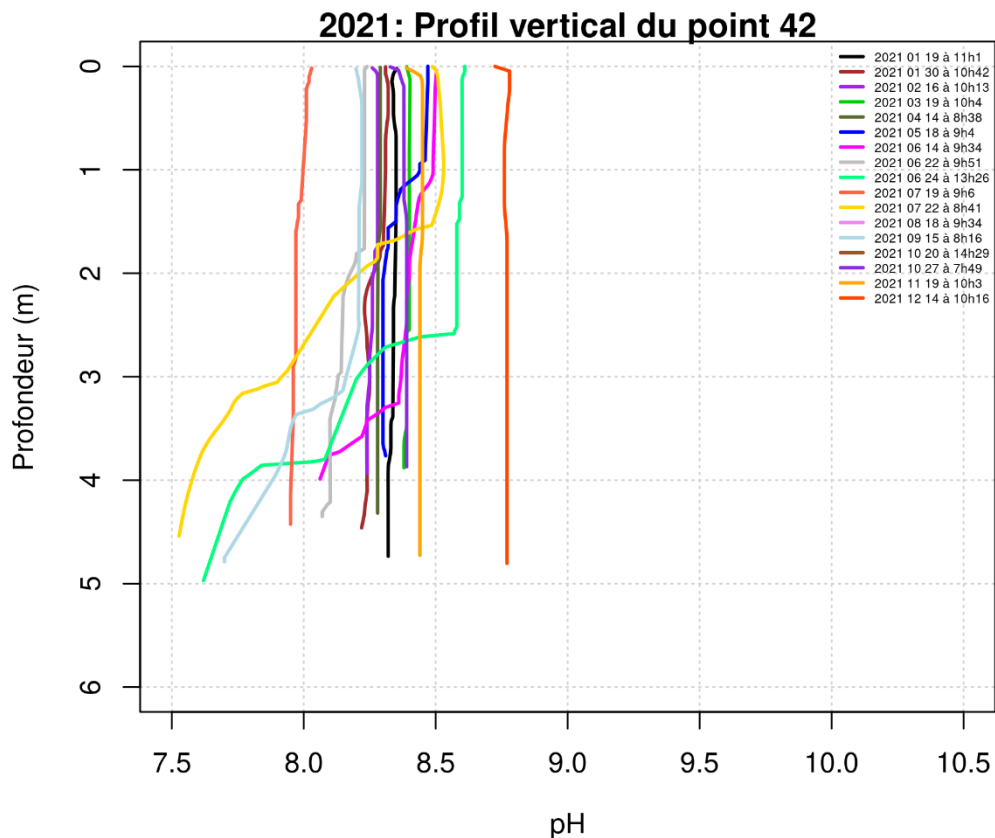
Annexe 2 : Profils verticaux mensuels (en 2020 et 2021) d'oxygène dissous au point le plus profond réalisés avec une sonde multi-paramètre.





Annexe 3 : Profils verticaux mensuels de pH au point le plus profond réalisés avec une sonde multi-paramètre.





Les valeurs de pH témoignent d'eaux basiques ou alcalines, variant au fil des saisons, mais relativement stables dans la colonne d'eau. Les profils de 2018 et 2019 sont relativement similaires. En 2020 et 2021, en été, les profils de pH suivent les variations d'oxygène avec un pH faiblement basique dans la moitié inférieure de la colonne d'eau faiblement oxygénée mais qui augmente très fortement pour devenir nettement basique dans la moitié supérieure saturée voire sursaturée en oxygène.

6. Références

- AERMC, 2009. Etang des Aulnes – Suivi annuel 2008 Etude des lacs du réseau de contrôle de surveillance du District Rhône- Méditerranée.
- AERMC, 2015. Etang des Aulnes – Suivi annuel 2014 Etude des plans d'eau du programme de surveillance des bassins Rhône Méditerranée et Corse - rapport de données brutes et interprétation
- AERMC, 2021. Etang des Aulnes – Suivi annuel 2020 Etude des lacs du réseau de contrôle de surveillance du District Rhône- Méditerranée.
- Alleaume, S., C. Heyd, C. Lanoiselée & C. Argillier, 2014. CHARLi : Protocole de caractérisation des habitats des rives et du littoral (version 2014). Irstea, Aix en Provence, 30.
- Alleaume, S., C. Lanoiselée & C. Argillier, 2010. Bathymétrie des plans d'eau. Protocole d'échantillonnage et descripteurs morphométriques. Cemagref, Aix-en-Provence, 23.
- Alp, A., 2017. Diet shift and prey selection of the native European catfish, *Silurus glanis*, in a Turkish reservoir. *Journal of Limnology and Freshwater Fisheries Research* 3:15-23.
- Araújo, M. S., D. I. Bolnick & C. A. Layman, 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* 14:948-958 doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x.
- Bailey, N. T. J., 1951. On Estimating the Size of Mobile Populations from Recapture Data. *Biometrika* 38:293-306 doi:10.2307/2332575.
- Baktoft, H., K. O. Gjelland, F. Okland & U. H. Thygesen, 2017. Positioning of aquatic animals based on time-of-arrival and random walk models using YAPS (Yet Another Positioning Solver). *Scientific Reports* 7 doi:10.1038/s41598-017-14278-z.
- Baktoft, H., P. Zajicek, T. Klefoth, J. C. Svendsen, L. Jacobsen, M. W. Pedersen, D. M. Morla, C. Skov, S. Nakayama & R. Arlinghaus, 2015. Performance assessment of two whole-lake acoustic positional telemetry systems - Is reality mining of free-ranging aquatic animals technologically possible? *Plos One* 10 doi:10.1371/journal.pone.0126534.
- Bašić, T., G. H. Copp, V. R. Edmonds-Brown, E. Keskin, P. I. Davison & J. R. Britton, 2019. Trophic consequences of an invasive, small-bodied non-native fish, sunbleak *Leucaspis delineatus*, for native pond fishes. *Biological Invasions* 21:261-275.
- Beeck, P., S. Tauber, S. Kiel & J. Borchering, 2002. 0+ perch predation on 0+ bream: a case study in a eutrophic gravel pit lake. *Freshwater Biology* 47:2359-2369 doi:<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.01004.x>.
- Bolnick, Daniel I., R. Svanbäck, James A. Fordyce, Louie H. Yang, Jeremy M. Davis, C. D. Hulsey & Matthew L. Forister, 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161:1-28 doi:10.1086/343878.
- Boulêtreau, S., L. Carry, E. Meyer, D. Filloux, O. Menchi, V. Mataix & F. Santoul, 2020a. High predation of native sea lamprey during spawning migration. *Scientific Reports* 10:6122 doi:10.1038/s41598-020-62916-w.
- Boulêtreau, S., T. Fauvel, M. Laventure, R. Delacour, W. Bouyssonnié, F. Azémar & F. Santoul, 2020b. "The giants' feast": predation of the large introduced European catfish on spawning migrating allis shads. *Aquatic Ecology* doi:<https://doi.org/10.1007/s10452-020-09811-8>.
- Boulêtreau, S., A. Gaillagot, L. Carry, S. Tetard, E. De Oliveira & F. Santoul, 2018. Adult Atlantic salmon have a new freshwater predator. *Plos One* 13 doi:10.1371/journal.pone.0196046.
- Boulêtreau, S. & F. Santoul, 2016. The end of the mythical giant catfish. *Ecosphere* 7 doi:<https://doi.org/10.1002/ecs2.1606>.
- Busst, G. M. A. & J. R. Britton, 2018. Tissue-specific turnover rates of the nitrogen stable isotope as functions of time and growth in a cyprinid fish. *Hydrobiologia* 805:49-60 doi:10.1007/s10750-017-3276-2.
- Carol, J., L. Bénéjam, J. Benito & E. Garcia-Berthou, 2009. Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages. *Fundamental and Applied Limnology* 174:317-328 doi:10.1127/1863-9135/2009/0174-0317.

- Carol, J., L. Zamora & E. García-Berthou, 2007. Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecology of Freshwater Fish* 16:450-456 doi:<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00225.x>.
- Chapman, C. A. & W. C. Mackay, 1984. Direct observation of habitat utilization by northern pike. *Copeia*:255-258.
- Chesson, P., 1994. Multispecies competition in variable environments. *Theoretical Population Biology* 45:227-276 doi:<https://doi.org/10.1006/tpbi.1994.1013>.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343-366 doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343.
- Chesson, P., 2018. Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of Ecology* 106:1773-1794 doi:<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13035>.
- Chesson, P. L. & R. R. Warner, 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist* 117:923-943 doi:10.1086/283778.
- Copp, G. H., J. Robert Britton, J. Cucherousset, E. García-Berthou, R. Kirk, E. Peeler & S. Stakenas, 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* 10:252-282 doi:<https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00321.x>.
- Craig, J. F., 1996. Pike: biology and exploitation. Chapman & Hall, London.
- Cucherousset, J., S. Boulêtreau, F. Azémar, A. Compin, M. Guillaume & F. Santoul, 2012. "Freshwater Killer Whales": Beaching Behavior of an Alien Fish to Hunt Land Birds. *Plos One* 7 doi:10.1371/journal.pone.0050840.
- Cucherousset, J., P. Horky, O. Slavik, M. Ovidio, R. Arlinghaus, S. Boulêtreau, R. Britton, E. Garcia-Berthou & F. Santoul, 2018. Ecology, behaviour and management of the European catfish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 28:177-190 doi:<https://doi.org/10.1007/s11160-017-9507-9>.
- Cucherousset, J. & J. D. Olden, 2011. Ecological Impacts of Nonnative Freshwater Fishes. *Fisheries* 36:215-230 doi:10.1080/03632415.2011.574578.
- Daněk, T., P. Horký, L. Kalous, K. Filinger, V. Břicháček & O. Slavík, 2016. Seasonal changes in diel activity of juvenile European catfish *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758) in Byšická Lake, Central Bohemia. *Journal of Applied Ichthyology* 32:1093-1098.
- Daněk, T., L. Kalous, M. Petrtyl & P. Horký, 2014. Move or die: change in European catfish (*Silurus glanis* L.) behaviour caused by oxygen deficiency. *Knowl Managt Aquatic Ecosyst*:08.
- Davidson, J. G., R. Knudsen, M. Power, A. D. Sjørnsen, L. Ronning, K. Harsaker, T. F. Nsjø & J. V. Arnekleiv, 2017. Trophic niche similarity among sea trout *Salmo trutta* in central Norway investigated using different time-integrated trophic tracers. *Aquatic Biology* 26:217-227 doi:10.3354/ab00689.
- De Santis, V. & P. Volta, 2021. Spoiled for choice during cold season? habitat use and potential impacts of the invasive *Silurus glanis* L. in a deep, large, and oligotrophic lake (lake Maggiore, north Italy). *Water* 13:2549.
- Djait, H., L. Bahri-Sfar, H. Laouar, N. Missaoui & O. K. Ben Hassine, 2019. Dietary comparison of pike-perch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) and catfish, *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 in Sidi Salem dam reservoir (Tunisia). *Cybiurn* 43:61-69 doi:10.26028/cybiurn/2019-431-006.
- Dolinin, V., 1974. Environmental dependence of the main parameters of the respiratory function in fishes in their activity and oxygen requirement. *Journal of Ichthyology* 14:122-132.
- Dubois, J.-P., C. Gillet, N. Hilgert & G. Balvay, 2008. The impact of trophic changes over 45 years on the Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, population of Lake Geneva. *Aquatic Living Resources* 21:401-410 doi:10.1051/alr:2008051.
- Ferreira, M., J. Gago & F. Ribeiro, 2019. Diet of European Catfish in a Newly Invaded Region. *Fishes* 4:58.
- France, R. L., 1995. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography* 40:1310-1313 doi:10.4319/lo.1995.40.7.1310.

- Froese, R. & D. Pauly, 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, (06/2022).
- Fry, B., 2006. Stable isotope ecology, vol 521. NY Springer, New York.
- Goubier, J., 1975. Biogéographie, biométrie et biologie du sandre, *Lucioperca lucioperca* (L.), Osteichthyen, Percidé. University Claude Bernard.
- Gozlan, R. E., 2019. Détection de l'agent rosette *Sphaerothecum destruens* dans les communautés piscicoles de France (Rosetta). IRD.
- Grey, J., 2006. The use of stable isotope analyses in freshwater ecology: current awareness. Polish Journal of Ecology 54:563-584.
- Guillerault, N., S. Bouletreau & F. Santoul, 2018. Predation of European catfish on anadromous fish species in an anthropised area. Marine and Freshwater Research 70:682-686 doi:10.1071/mf18206.
- Guillerault, N., S. Delmotte, S. Boulêtreau, C. Lauzeral, N. Poulet & F. Santoul, 2015. Does the non-native European catfish *Silurus glanis* threaten French river fish populations? Freshwater Biology doi:10.1111/fwb.12545.
- Harkonen, L., P. Hyvarinen, P. T. Niemela & A. Vainikka, 2016. Behavioural variation in Eurasian perch populations with respect to relative catchability. Acta Ethologica 19:21-31 doi:<https://doi.org/10.1007/s10211-015-0219-7>.
- Hughes, A. R. & J. H. Grabowski, 2006. Habitat context influences predator interference interactions and the strength of resource partitioning. Oecologia 149:256-264 doi:10.1007/s00442-006-0439-7.
- Hussey, N. E., S. T. Kessel, K. Aarestrup, S. J. Cooke, P. D. Cowley, A. T. Fisk, R. G. Harcourt, K. N. Holland, S. J. Iverson, J. F. Kocik, J. E. M. Flemming & F. G. Whoriskey, 2015. Aquatic animal telemetry: a panoramic window into the underwater world. Science 348 doi:10.1126/science.1255642.
- Jackson, A. L., R. Inger, A. C. Parnell & S. Bearhop, 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. Journal of Animal Ecology 80:595-602 doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x.
- Jepsen, N., S. Beck, C. Skov & A. Koed, 2001. Behavior of pike (*Esox lucius* L.) > 50 cm in a turbid reservoir and in a clearwater lake. Ecology of Freshwater Fish 10:26-34 doi:10.1034/j.1600-0633.2001.100104.x.
- Jones, J. R. E., 1964. Fish and river pollution. Butterworths.
- Kottelat, M. & J. Freyhof, 2007. Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin.
- Kowalczywska-Madura, K., R. Dondajewska, R. Gołdyn, A. Kozak & B. Messyasz, 2018. Internal Phosphorus Loading from the Bottom Sediments of a Dimictic Lake During Its Sustainable Restoration. Water, air, and soil pollution 229:280-280 doi:10.1007/s11270-018-3937-4.
- Layman, C. A., D. A. Arrington, C. G. Montaña & D. M. Post, 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure ? Ecology 88:42-48 doi:10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2.
- Lennox, R. J., S. Westrelin, A. T. Souza, M. Šmejkal, M. Říha, M. Prchalová, R. Nathan, B. Koeck, S. Killen, I. Jarić, K. Gjelland, J. Hollins, G. Hellstrom, H. Hansen, S. J. Cooke, D. Boukal, J. L. Brooks, T. Brodin, H. Baktoft, T. Adam & R. Arlinghaus, 2021. A role for lakes in revealing the nature of animal movement using high dimensional telemetry systems. Movement Ecology 9:40 doi:10.1186/s40462-021-00244-y.
- Libois, R., R. Rosoux & B. Gabris, 2016. Approche du régime alimentaire chez le Silure glane. Recherches Naturalistes en Région Centre 3 N.S.:32.
- Linzmaier, S. M., L. A. Twardochleb, J. D. Olden, T. Mehner & R. Arlinghaus, 2018. Size-dependent foraging niches of European Perch *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) and North American Yellow Perch *Perca flavescens* (Mitchill, 1814). Environmental Biology of Fishes 101:23-37 doi:10.1007/s10641-017-0678-y.

- Lund, S. S., F. Landkildehus, M. SØndergaard, T. L. Lauridsen, S. Egemose, H. S. Jensen, F. Ø. Andersen, L. S. Johansson, M. Ventura & E. Jeppesen, 2010. Rapid changes in fish community structure and habitat distribution following the precipitation of lake phosphorus with aluminium. *Freshwater Biology* 55:1036-1049 doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02300.x.
- Mao, Z. G., X. H. Gu, Y. Cao, J. H. Luo, Q. F. Zeng, H. H. Chen & E. Jeppesen, 2021. Pelagic energy flow supports the food web of a shallow lake following a dramatic regime shift driven by water level changes. *Science of the Total Environment* 756 doi:10.1016/j.scitotenv.2020.143642.
- Martino, A., J. Syvaranta, A. Crivelli, R. Cereghino & F. Santoul, 2011. Is European catfish a threat to eels in southern France? *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 21:276-281 doi:10.1002/aqc.1177.
- Miller, T., L. Crowder, J. A. Rice & E. Marschall, 1988. Larval size and recruitment in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45:1657-1670.
- Mourier, J., J. Vercelloni & S. Planes, 2012. Evidence of social communities in a spatially structured network of a free-ranging shark species. *Animal Behaviour* 83:389-401 doi:<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.11.008>.
- Nathan, R., C. T. Monk, R. Arlinghaus, T. Adam, J. Alós, M. Assaf, H. Baktoft, C. E. Beardsworth, M. G. Bertram, A. I. Bijleveld, T. Brodin, J. L. Brooks, A. Campos-Candela, S. J. Cooke, K. Ø. Gjelland, P. R. Gupte, R. Harel, G. Hellström, F. Jeltsch, S. S. Killen, T. Klefoth, R. Langrock, R. J. Lennox, E. Lourie, J. R. Madden, Y. Orchan, I. S. Pauwels, M. Říha, M. Roeleke, U. E. Schlägel, D. Shohami, J. Signer, S. Toledo, O. Vilck, S. Westrelin, M. A. Whiteside & I. Jarić, 2022. Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science* 375:eabg1780 doi:doi:10.1126/science.abg1780.
- Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop & A. L. Jackson, 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *Plos One* 5:e9672 doi:10.1371/journal.pone.0009672.
- Phillips, D. L., R. Inger, S. Bearhop, A. L. Jackson, J. W. Moore, A. C. Parnell, B. X. Semmens & E. J. Ward, 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology* 92:823-835 doi:10.1139/cjz-2014-0127.
- Pivnicka, K. & K. Cerny, 1987. *Poissons*. Gründ, Paris.
- Pohlmann, K., F. W. Grasso & T. Breithaupt, 2001. Tracking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:7371-7374 doi:10.1073/pnas.121026298.
- Post, D. M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718 doi:10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2.
- Poulet, N., 2004. *Le sandre (Sander lucioperca (L.)) : biologie, comportement et dynamique des populations en Camargue (Bouches du Rhône, France)*. Université Paul Sabatier - Toulouse III.
- Proteau, J. P., O. Schlumberger & P. Elie, 2008. *Le silure glane*. Biologie, écologie, élevage. Quae Editeur, Versailles.
- Quezada-Romegialli, C., A. L. Jackson, B. Hayden, K. K. Kahilainen, C. Lopes & C. Harrod, 2018. tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1592-1599 doi:<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13009>.
- Ruban, V., D. Demare & A. Fournier, 1997. Potentialités de relargage du phosphore dans la retenue hydroélectrique de Bort-les-Orgues. *BULLETIN-LABORATOIRES DES PONTS ET CHAUSSEES*:87-94.
- Rybczynski, S. M., D. M. Walters, K. M. Fritz & B. R. Johnson, 2008. Comparing trophic position of stream fishes using stable isotope and gut contents analyses. *Ecology of Freshwater Fish* 17:199-206 doi:<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00289.x>.
- Sagrario, M. A. G., D. R. Golpe, L. La Sala, G. S. Vuichard, P. Minotti & H. O. Panarello, 2018. Lake size, macrophytes, and omnivory contribute to food web linkage in temperate shallow eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 818:87-103 doi:10.1007/s10750-018-3594-z.

- Schlumberger, O. & J. P. Proteau, 2001. Le Silure glane (*Silurus glanis*). In Keith, P. & J. Allardi (eds) Atlas des poissons d'eau douce de France. Coll. Patrimoines naturels, vol. 47. Publications Scientifiques du M.N.H.N., Paris, 220-221.
- Skov, C., S. Berg, L. Jacobsen & N. Jepsen, 2002. Habitat use and foraging success of 0+pike (*Esox lucius* L.) in experimental ponds related to prey fish, water transparency and light intensity. *Ecology of Freshwater Fish* 11:65-73 doi:10.1034/j.1600-0633.2002.00008.x.
- Skov, C. & A. Koed, 2004. Habitat use of 0+year pike in experimental ponds in relation to cannibalism, zooplankton, water transparency and habitat complexity. *Journal of Fish Biology* 64:448-459 doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00310.x.
- Slavík, O., P. Horký, L. Bartoš, J. Kolářová & T. Randák, 2007. Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic. *Journal of Fish Biology* 71:101-114 doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01471.x.
- Slavík, O., M. Maciak & P. Horký, 2012. Shelter use of familiar and unfamiliar groups of juvenile European catfish *Silurus glanis*. *Applied Animal Behaviour Science* 142:116-123 doi:<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2012.09.005>.
- Søndergaard, M., J. P. Jensen & E. Jeppesen, 2003. Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia* 506:135-145.
- Stewart, S. D., D. Kelly, L. Biessy, O. Laroche & S. A. Wood, 2021. Individual diet specialization drives population trophic niche responses to environmental change in a predator fish population. *Food Webs* 27 doi:10.1016/j.fooweb.2021.e00193.
- Stock, B. C., A. L. Jackson, E. J. Ward, A. C. Parnell, D. L. Phillips & B. X. Semmens, 2018. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ* 6:e5096 doi:10.7717/peerj.5096.
- Svanbäck, R. & D. I. Bolnick, 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274:839-844.
- Syväranta, J., J. Cucherousset, D. Kopp, A. Crivelli, R. Céréghino & F. Santoul, 2010. Dietary breadth and trophic position of introduced European catfish *Silurus glanis* in the River Tarn (Garonne River basin), Southwest France. *Aquatic Biology* 8:137-144.
- Syvaranta, J., J. Cucherousset, D. Kopp, A. Martino, R. Cereghino & F. Santoul, 2009. Contribution of anadromous fish to the diet of European catfish in a large river system. *Naturwissenschaften* 96:631-635 doi:10.1007/s00114-009-0511-3.
- Thiemer, K., R. J. Lennox & T. O. Haugen, 2022. Influence of dense macrophyte vegetation and total gas saturation on the performance of acoustic telemetry. *Animal Biotelemetry* 10:4 doi:10.1186/s40317-022-00275-1.
- Vagnon, C., S. Bazin, F. Cattaneo, C. Goulon, J. Guillard & V. Frossard, 2022a. The opportunistic trophic behaviour of the European catfish (*Silurus glanis*) in a recently colonised large peri-alpine lake. *Ecology of Freshwater Fish* n/a doi:<https://doi.org/10.1111/eff.12659>.
- Vagnon, C., F. Cattaneo, C. Goulon, J. Guillard & V. Frossard, 2022b. The vulnerability of whitefish (*Coregonus lavaretus*) to the invasive European catfish (*Silurus glanis*) in a large peri-Alpine lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* doi:10.1139/cjfas-2021-0310.
- Vander Zanden, M. J., M. K. Clayton, E. K. Moody, C. T. Solomon & B. C. Weidel, 2015. Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: a literature synthesis. *Plos One* 10:e0116182-e0116182 doi:10.1371/journal.pone.0116182.
- Vašek, M., A. P. Eloranta, I. Vejříková, P. Blabolil, M. Říha, T. Jůza, M. Smejkal, J. Matěna, J. Kubečka & J. Peterka, 2018. Stable isotopes and gut contents indicate differential resource use by coexisting asp (*Leuciscus aspius*) and pikeperch (*Sander lucioperca*). *Ecology of Freshwater Fish* 27:1054-1065 doi:10.1111/eff.12414.
- Vejřík, L., I. Vejříková, P. Blabolil, A. P. Eloranta, L. Kocvara, J. Peterka, Z. Sajdlova, S. H. T. Chung, M. Smejkal, M. Kiljunen & M. Cech, 2017. European catfish (*Silurus glanis*) as a freshwater apex predator drives ecosystem via its diet adaptability. *Scientific Reports* 7 doi:10.1038/s41598-017-16169-9.

- Wolf, J. B. W., D. Mawdsley, F. Trillmich & R. James, 2007. Social structure in a colonial mammal: unravelling hidden structural layers and their foundations by network analysis. *Animal Behaviour* 74:1293-1302 doi:<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.02.024>.
- Xu, D., Y. Wang, D. Liu, D. Wu, C. X. Zou, Y. S. Chen, Y. Cai, X. Leng & S. Q. An, 2019. Spatial heterogeneity of food web structure in a large shallow eutrophic lake (Lake Taihu, China): implications for eutrophication process and management. *Journal of Freshwater Ecology* 34:231-247 doi:10.1080/02705060.2019.1581101.
- Yang, H. Q., K. K. He, D. P. Lu, J. F. Wang, D. Xu, Z. X. Jin, M. X. Yang & J. G. Chen, 2020. Removal of phosphate by aluminum-modified clay in a heavily polluted lake, Southwest China: Effectiveness and ecological risks. *Science of the Total Environment* 705 doi:10.1016/j.scitotenv.2019.135850.



Centre Provence Alpes Côte d'Azur

UMR RECOVER

Equipe FRESHCO

3275 Route Cézanne - CS 40061

13182 Aix-en-Provence Cedex 5

Tél. : +33 (4) 42 66 99 10

Rejoignez-nous sur :



www.inrae.fr/centres/provence-alpes-cote-dazur

**Institut national de recherche pour
l'agriculture, l'alimentation et l'environnement**



**RÉPUBLIQUE
FRANÇAISE**

*Liberté
Égalité
Fraternité*

INRAE